

Ist das Fortpflanzungssystem bei
Rothunden *Cuon alpinus* die Ursache
oder eine Konsequenz des Rudellebens?

Dissertation

zur
Erlangung des Doktorgrades
der Naturwissenschaften
(Dr. rer. nat.)

dem Fachbereich Biologie/Chemie
der Universität Osnabrück vorgelegt

von

Heike Maisch

Remseck, 07.07.2005

Dissertation

vorgelegt von:

Heike Maisch

Erstgutachter:

Prof. Dr. R. Schröpfer



„Was ist unterwegs?
sagte Phao; denn das ist die Frage, die nach
pheel - Schreien der ganze Dschungel stellt.“

„Der Dhole, der Dhole aus dem Dekkan
– Roter Hund, der Töter!“

[...]

„Sie ziehen geradeaus durch den Dschungel, und was sie
treffen, töten sie und reißen es in Stücke.

Gespräch zwischen zwei Wölfen über Rothunde im Beisein von Mowgli,
sowie eine zeitgenössische Beschreibung der Art, in:
Rudyard Kipling (1994): Das zweite Dschungelbuch; (Engl. Erstveröff.:
1895)

Aquarell, Foto und Kollage: Heike Maisch; Rahmen erstellt mit Picture Publisher

Dank

Mein Dank gilt allen, die mein Vorhaben unterstützten, förderten, bzw. gar erst ermöglichten und die mir durch ihre kritischen Betrachtungen, vielseitigen Diskussionen und ihre praktische Zusammenarbeit halfen.

Ich danke auch allen, die durch ihren Enthusiasmus und ihren persönlichen und unermüdlichen Einsatz im Zoo wie im Freiland dafür sorgen, dass diese wundervollen Wildhunde auch in Zukunft noch eine Überlebenschance haben.

Besonders danke ich

Herrn Prof. Dr. Schröpfer für die Betreuung der Arbeit, sowie ihm und der Arbeitsgruppe Ethologie der Universität Osnabrück für die Diskussionen und Anregungen zu dieser Studie;

der Graduiertenförderung der Universität Osnabrück für das Stipendium in den Jahren 2001 bis 2003;

Herrn Schneider, Zoodirektor, für sein Vertrauen in meine Arbeit und seine fortwährende, uneingeschränkte Unterstützung meiner Studie im Zoo Schwerin;

Herrn Dr. Zessin, Kurator für Säugetiere des Zoo Schwerin, der immer ein offenes Ohr für mich und die Wissenschaft hatte;

Revierleiterin Frau Schreiber im Zoo Schwerin für die hervorragende praktische Zusammenarbeit; des weiteren Frau Maack, Frau Schabanov und Herrn Reese, den Tierpflegern im Raubtierrevier, für ihre Mithilfe dabei;

Herrn Ahrends, der mir die Studie im Zoo Magdeburg ermöglichte, und der Revierleiterin Frau Oppermann für die Zusammenarbeit im Zoo Magdeburg;

für die anregenden Fachdiskussionen und die Weitergabe der Ergebnisse ihrer Beobachtungen über ihre Rothundrudel:

Herrn Dr. Encke und Frau Fels, Zoo Münster,
Herrn und Frau Ludwig, Zoo Dresden,
Herrn Dr. Fritsch und Herrn Weingard, Zoo Neunkirchen,
Frau Schappert, Zoo Dortmund,
und Herrn Törkel, Zoo Duisburg;

den Mitarbeitern der Central Science Library der Universität Delhi sowie dem Personal der International Science Academy, Delhi, Indien. Sie ermöglichten mir den Zugang zu historischer Literatur über Rothunde;

Herrn Durbin (IUCN) und Herrn Venkataraman, für die wissenschaftlichen Diskussionen und ihre Bereitschaft, sich über ihre Feldbeobachtungen an Rothunden mit mir auszutauschen;

Herrn Verberkmoes und den Mitgliedern der Canid TAG der EAZA für ihr Vertrauen und die Möglichkeit, ein europäisches Zuchtbuch für Rothunde aufstellen zu dürfen, sowie Frau Lackey, Int. Species Information System, USA, für ihre Unterstützung hierbei;

meiner Familie und meinen Freunden für ihre Hilfsbereitschaft und Unterstützung in vielfältiger Weise.

I. Abstract.....	1
II. Einleitung.....	3
<u>III. Material und Basismethode</u>	
1. Beobachtungszeitraum.....	9
2. Protokollmethoden.....	10
3. Verhaltenskatalog.....	11
4. Protokollarten.....	11
5. Datenaufnahmegeräte.....	13
6. Nomenklatur.....	13
7. Tierdaten.....	14
8. Haltungsbedingungen.....	15
9. Statistische Methoden.....	18
<u>IV. Rudelleben: Kommunikation durch Körpersprache?</u>	
1. Vorbemerkung und Fragestellung.....	19
2. Methodik.....	21
3. Ergebnisse	
3.1 Rudelverhalten.....	27
3.2 Kommunikation.....	97
<u>V. Reproduktion: die Ursache der Rollenverteilung im Rudel?</u>	
1. Vorbemerkung und Fragestellung.....	153
2. Methodik.....	157
3. Ergebnisse.....	163
3.1 Fortpflanzung und Reproduktionsunterdrückung.....	163
3.2 Welpenfürsorge.....	189
3.3 Welpenverhalten	257

VI. Haltungssysteme: Haben sie Einfluss auf die Reproduktion?

1. Vorbemerkung und Hypothesen.....	283
2. Methodik.....	285
3. Ergebnisse.....	287

VII. Abschlussdiskussion

1. Vorbemerkung.....	293
2. Methodenwahl und Statistik.....	295
3. Das Leben im Rudel: von der Spieltheorie zur Praxis.....	305
4. Ergebnisdiskussion.....	335

VIII. Zusammenfassung

1. Deutsche Version.....	505
2. Englische Version.....	507

IX. Anhang

1. Ethogramm.....	509
2. Literatur und Internetadressen.....	519
3. Glossar.....	535
4. Tabellen.....	539
5. Eidesstattliche Erklärung.....	559

I. Abstract

Dholes (*Cuon alpinus*, Pallas 1811) are medium-sized canids.

They live in packs up to twenty animals and hunt co-operatively. Basic knowledge about the species in the wild and in zoos is rather limited.

In this study, hypothetically, dholes live in packs because of high pre- and postnatal costs and not because of optimal foraging efficiency caused by communal hunting. If access to food is the limiting factor for reproduction then several females of each pack should whelp in zoos, where food is available in good quality and quantity the whole year round.

Co-operation and co-ordination within two newly formed and one established pack were observed at two different zoological institutions. Within three successive years pup raising behaviour was monitored. For the first time, infrared cameras gave insight in dhole dens. That way the birth of dhole pups and their early postnatal development could be studied. The study period comprised the years 2001 to 2004.

The dholes formed stable hierarchies within same sex groups. Only the alpha-pair showed marking behaviour. Marking and agonistic behaviour as well as behaviour associated with the pair bond of the alpha-pair raised as early as September, which was well before the time of pre-oestrus in November – December.

Oestrus was seen in both adult females in January and February, when levels of marking and intolerance between females peaked. The second female showed signs of polyoestrus. In this study reproduction was limited to the alpha-pair. The alpha-female made it impossible for a second bitch to copulate.

Towards the date of birth the whole pack resumed to its friendly pack life like during anoestrus and sociopositive behaviours increased between both females as well as between all pack members.

Each year, the whole pack helped to raise the single litter. Both females suckled the pups. The sire carried most of the food to the den to provision mother and pups. The females only fed the pups. Yearlings and other pack members acted as helpers at the den. Yearlings were not allowed inside the den. They guarded the den and the enclosure area and later the pups. They also cleaned the offspring and played with the puppies when they had left the den.

During the summer most aggressive behaviour observed was due to the defence of pups against pack members. Playful and sociopositive behaviours prevailed through the period when young were raised.

In zoos, the size and fittings of enclosures as well as the minimum pack size influence greatly the reproductive success of dholes. Packs with a least four members whelp and raise pups whereas most of the dholes kept as pairs do not even give birth.

Experienced dholes are calmer and show less maladaptive carrying behaviour than inexperienced dholes who never helped to raise pups.

Key words: dhole, pack living, co-operative hunters, reproductive suppression, hierarchy, communal rearing, sex and rank specific division of labour, helper system.

II. Einleitung

1.1 Biologie der Art

Der Asiatische Wildhund *Cuon alpinus* [Pallas 1811] ist ein mittelgroßer, im Rudel lebender Wildcanide. Er ist auch unter dem Namen Rothund bekannt.

Abstammung

Asiatische Wildhunde gehören zur Ordnung Carnivora. Sie sind Mitglied der Familie der Canidae. Der Rothund ist heute der einzige Vertreter der Gattung *Cuon* [Hodgson 1838]. Abkömmlinge der Urform der Gattung *Hesperocyon* des frühen Oligozäns wanderten von Nordamerika über die Beringstraße nach Asien, woraus sich durch mehrere adaptive Radiationen auch die Gattung *Cuon* in Asien entwickelte. Nach Thenius (1980) erfolgte die Ausbreitung der Gattung *Cuon* von Asien her nach Europa bzw. über die Beringstraße nach Nordamerika. Im Pleistozän waren mehrere *Cuon*-Arten und -Unterarten von Asien bis nach Europa verbreitet. So waren Rothunde im älteren und jüngeren Quartär in Europa heimisch (Thenius 1980). *Cuon* wird für dieses Zeitalter auch für Nordamerika angegeben. (Toepfer 1963, Thenius 1980, Martin 1996).

Allgemeine Beschreibung

Die Ohren sind rund und aufrecht. Die Körperlänge reicht von 88 bis zu 120 cm. Die Schulterhöhe liegt bei 40 - 55 cm. Die Länge der Rute wird mit 40 - 50 cm angegeben. Das Gewicht variiert von 10 - 25 kg. Rüden sind durchschnittlich schwerer als die Hündinnen (Fox 1984).

Sie besitzen eine einmalige Gebissformel: I 3/3, C 1/1, P 4/4, M 2/2. Im Unterkiefer fehlt der dritte Molar. Rothunde haben deshalb nur insgesamt 40 Zähne. Die Schnauze ist kurz und dick. Der starke Unterkiefer ermöglicht einen festen Biss. Der Schädel ist im Vergleich zu anderen Caniden sehr breit, das Rostrum vergleichsweise kurz ausgebildet (Cohen 1978).

Die Fellfarbe der Tiere variiert von hellem Sandbraun bis hin zu tiefem Mahagonirot mit unterschiedlich starker Verteilung und Ausprägung von weißen bis cremefarbenen Flächen (Stroganov 1969). Nach Norden hin sind die Tiere heller (Davidar 1975) und entwickeln eine stärkere Unterwolle (Senglaub 1978). Die Kehle ist weiß. Die Ohren sind innen mit dichten weißen Haaren besetzt, die bei manchen Tieren als Büschel aus den Ohren ragen. Die oberen Lefzen sind von einem weißen Band umgeben. Die Brust, die Bauchunterseite sowie die Laufinnenseite sind weiß bis cremefarben gefärbt und bilden teils einen starken Kontrast zum restlichen, braun gefärbten Körper. Die Lebenserwartung in Menschenobhut beträgt bis zu 16 Jahre, im Freiland bis 10 Jahre.

Verbreitung

Heute sind Rothunde in Zentralasien, Süd- bzw. Südostasien anzutreffen. Südliche Grenze ist Java. Nach Norden hin sind die Tiere bis ins Amur-Ussurigebiet und in Südsibirien anzutreffen, jedoch nicht oberhalb des 54. Breitengrades. Auch Nordpakistan, Indien, Korea, China und Tibet, Nepal, Bhutan, Bangladesh, Thailand, Kambodscha, Vietnam, Burma, Malaysia und Sumatra zählen zum Verbreitungsgebiet. Er wird in Höhen bis zu 4000 m (Green 1981) angetroffen. Er ist jedoch nirgendwo mehr häufig. Vielerorts sind nur noch Inselpopulationen vorhanden. Die Bestände gehen stark zurück. Rothunde werden von der IUCN als „Vulnerable“ eingestuft.

Lebensraum

Die Wildhunde bewohnen Hochgebirge, Gebirgs- und Hügellandschaften, aber auch Tiefland. Die Wildhunde bevorzugen Wälder und dichtes Buschwerk, vereinzelt sieht man sie auch in Steppengebieten. Sie sind dabei in montanen Wäldern ebenso anzutreffen wie in tropischen und subtropischen Wäldern und Bambushainen. In Hochgebirgen, z. B. im Himalaya, kommen sie auch oberhalb der Waldgrenze vor.

Rudelgröße und -dynamik

Asiatische Wildhunde leben ganzjährig im Rudel. Es wird diskutiert, ob in freier Wildbahn Megarudel - auch als Clan bezeichnet - auftreten (Fox 1984). Abgewanderte Wildhunde würden ihr eigenes Rudel gründen, jedoch mit ihrem eigenen Rudel friedlichen Kontakt zum Ausgangsrudel halten, und mit diesem kooperieren. Auch die zeitweilige Spaltung eines einzigen, großen Rudels in Kleingruppen ist denkbar (Prater 1965, Sharatchandra und Gadgil 1975). Diese würden dann nach Tagen oder Wochen wieder fusioniert: „fission – fusion – model“. Beide Modelle setzen eine enge Bindung der Tiere untereinander sowie lang anhaltendes individuelles Erkennen der Individuen voraus. Da innerhalb eines Rudels meist nur die Alphatiere zur Fortpflanzung schreiten dürfen, könnte eine Abspaltung von Kleingruppen auf die Paarungszeit hin erfolgen (Fox 1984). Asiatische Wildhunde leben in Rudeln respektive Clans von 5 bis 20, selten mit bis zu 40 Tieren (Davidar 1975).

Fortpflanzung

Asiatische Wildhunde sind mit einem Jahr bis anderthalb Jahren potenziell geschlechtsreif (Paulraj 1992, Ludwig 2001). Die Paarungszeit liegt in Europa zwischen Dezember und März. So paarten sich in Moskau die Rothunde (*C. a. lepturus*) im Februar (Sosnovskii 1976). Für Indien gibt es dazu verschiedene Angaben: Burton (1941) gibt die Paarungszeit mit November bis Februar für Indien an. Januar bis März (Blandford 1888, Senglaub 1978). Für das Freiland werden Tragezeiten von 60 bis 70 Tage angegeben (Burton 1941, Prater 1965, Davidar 1975, Sosnovskii 1967). Die Geburten finden entsprechend von November bis April bei indischen Rothunden (Davidar 1975) statt. Die Weibchen haben meist sechs bis sieben (Burton 1940) selten bis zu acht (Pocock 1938) Zitzenpaare.

Aufzucht

Die Welpen kommen blind zur Welt. Sie öffnen ab dem zehnten Tag ihre Augen. Das Muttertier und bei der Höhle zurück gebliebene Wächter werden mit regurgitierter Nahrung von den Jagd treibenden Rudelmitgliedern versorgt (Davidar 1974, Johnsingh 1982, Fox 1984). Im Alter von vier bis fünf Wochen verlassen die Welpen schon für kurze Zeit unter Aufsicht der Adulttiere die Wurfhöhle. Mit fünf Monaten folgen die Welpen dem Rudel auf den Streifzügen (Johnsingh 1982). Erfolgreiches Jagdverhalten im Rudelverband wurde im Alter von 8 Monaten beobachtet (Johnsingh 1982).

Nahrung und Jagdverhalten

Zum Beutespektrum gehören Kleinsäuger z. B. Mäuse, Ratten (Barnett et al. 1980, Fox 1984), Hasen (Fox 1984), ebenso wie Insekten (Barnett et al. 1980), kleine Reptilien (Fox 1984) und Vögel. Hauptbeute sind jedoch Hirschartige (Marshall 1904, Morris 1928, Johnsingh 1982, Karanth und Sunquist 1995 und 2000), Antilopen, Wildrinder, -schafe, -schweine und Wildziegen. Auch Muntjaks (*Muntiacus muntiacus*; *Muntiacus crinifrons*; *Megamuntiacus vuquangensis*), (Mackenzie 1929, Ho-Gee und He-Lin 1984, Schaller und Vrba 1996), Serau *Capricornis sumatraensis* (Manners Smith 1905) und Steinböcke (*Capra ibex*) (Fox et al. 1992) werden gejagt.

Das Gebiss weist Merkmale auf, die auf eine vorrangig carnivore Ernährung schließen lassen (Ewer 1973). Gras und weitere Vegetationsteile wurden nur in geringen Mengen in Kot gefunden (Barnett et al 1980). Gejagt und gefressen wird tags, in der Dämmerung und gelegentlich auch nachts (Carlisle 1932, Phythian-Adams 1949, Krishnan 1965, Fox und Johnsingh 1975).

Die gestellte Beute wird umkreist und wiederholt angesprungen. Gerne wird Beute an Wasserlöchern und Ufern gemacht (Connell 1943, Webb-Peploe 1947, Phytian-Adams 1949, Davidar 1969). Bei Gelegenheit treiben sie das Beutetier ins Wasser und lassen es ggf. schwimmen. Das Tier wird dann noch im Wasser gepackt und ertränkt (Karanth und Sunquist 2000) oder angegriffen, wenn es ans Ufer geht (Morris 1925, Peacock 1929, Davidar 1965). Die Rothunde verbeißen sich in das Beutetier, wo sie es zu fassen bekommen (Brander 1927, Karanth und Sunquist 2000). Kleinerer Beute, wie z. B. Mäusen, wird aufgelauert und mit einem katzenähnlichen Mäuselsprung zu Boden gedrückt (Davidar 1975). Rothunde fressen auch Aas, z. B. von selbst geschlagener Beute und nehmen zudem Tigern (Hood 1895, Morris 1925, Connell 1943, Schaller 1967) und Leoparden (Wright 1890, Caton Jones 1908, Morris 1925 und 1934) bei Gelegenheit die Jagdbeute ab. Rothunde trinken bevorzugt nach der Jagd, wenn sie gesättigt sind. Sie gehen zudem gerne ins Wasser (Pitman 1924, Webb-Peploe 1947), sind gute Schwimmer und legen sich an heißen Tagen zur Abkühlung ins Wasser.

1.2 Aufgabenstellung der Studie

Rothunde gehören bis heute zu den fast unbekanntesten Säugetierarten. Für die Dissertation wurden deshalb wichtige Themen der Grundlagenforschung sowie Schwerpunkte aus dem Bereich der angewandten Biologie ausgewählt.

Grundlagenforschung:

Mechanismen der Rudelbildung und der Rudelkommunikation wie Paarbildung, Aggressions- und Beschwichtigungsverhalten sowie Markierungs-, Reproduktions- und Aufzuchtverhalten stehen im Vordergrund der Studie.

Angewandte Biologie:

Die Auswirkungen auf die Fortpflanzung und den Erfolg der Jungtieraufzucht von bestimmten Einflussgrößen, wie beispielsweise verschiedene Haltungssysteme (herkömmliche Zweckbauten versus großzügigen naturalistisch gestalteten Freianlagen), unterschiedliche Rudelgrößen und Geschlechterverhältnisse innerhalb der Rudel werden untersucht.

Weiterer Schwerpunkt ist der Aufbau eines Europäischen Zuchtbuches für ein Europäisches Erhaltungszuchtprogramm (EEP).

Den Studienzielen entsprechend wurden zwei zoologische Einrichtungen ausgewählt: Zoo Schwerin und Zoo Magdeburg. In beiden Einrichtungen waren neue Rothundanlagen geplant und die Tiere bis dahin in herkömmlichen Gehegen gehalten. Beide Institutionen planten, zu züchten.

Die Beobachtungen konnten nicht auf andere zoologische Gärten ausgeweitet werden, da dort entweder keine Jungtieraufzucht stattfand bzw. keine neuen Anlagen geplant waren.

1.3 Verlauf der Studie

Im Zoo Schwerin wurde seit dem Eintreffen der ersten Tiere der Aufbau von zwei Rudeln mit unterschiedlichen Geschlechterverhältnissen (1,2 und 2,2) beobachtet. Es wurden Daten im herkömmlichen Kleingehege und in der modernen Freianlage aufgenommen. In Magdeburg wurden die Daten in der kleineren Anlage gewonnen. Die Fertigstellung der großen Anlage wurde technisch bedingt verzögert. Aufgrund des Elbehochwassers wurde der Zoo teilevakuert und für die Öffentlichkeit geschlossen. Die Beobachtungen mussten abgebrochen werden. In beiden Einrichtungen reproduzierten die Rudel, so dass Aufzucht- und Welpenverhalten aufgenommen werden konnten. Von 2001 bis 2004 wurden an die Rothundhalter in Deutschland jährlich Fragebogen zum Reproduktionsverhalten der Rothunde versandt, um Daten von möglichst vielen Rudeln zu erhalten. Die meisten dieser Institutionen wurden im Studienzeitraum persönlich besucht, um die Haltungssysteme zu dokumentieren.

1.4 Hypothesen

Bei den Caniden gibt es eine Vielzahl von Fortpflanzungssystemen. Es gibt sowohl weitgehend solitär lebende Arten, als auch Arten, bei denen die Geschlechter dauerhaft paarweise zusammen sind, bis hin zum komplexen Leben im Rudel.

Das Leben im Rudel bringt den einzelnen Rudelmitgliedern Vorteile, aber auch individuelle Nachteile. Für jedes Individuum entsteht eine andere Kosten – Nutzen – Relation, die das Tier zu optimieren sucht. Bei positiver Bilanz verbleibt das Tier im Rudel, ansonsten wandert es ab und erreicht ggf. durch Bildung eines eigenen Rudels eine Verbesserung.

Vorteile des Rudellebens sind die gemeinsame Jagd, bei der größere und wehrhaftere Beute geschlagen werden kann, als bei einer solitären Jagd. Weiterhin sind die gemeinsame Verteidigung eines Territoriums, sowie für die reproduzierenden Rudelmitglieder das Vorhandensein von Helfern bei der Aufzucht von Vorzug.

Die Nachteile sind, dass die Nahrung geteilt werden muss und dass häufig die Fortpflanzung auf die Alphatiere beschränkt ist. Dies gilt beispielsweise beim Afrikanischen Wildhund (Frame und Frame, 1976) Auch beim Rothund gibt es Hinweise auf ein Fortpflanzungsmonopol der Alphatiere, verbunden mit einer Reproduktionsunterdrückung der anderen geschlechtsreifen Rudelmitglieder.

Ultimative Gründe dafür könnten hohe Investmentkosten bei der Jungtieraufzucht sein. Rothunde bringen durchschnittlich 6 bis 8, jedoch auch bis zu 14 Welpen in einem Wurf zur Welt. Die Welpen wachsen relativ schnell und nehmen stark an Gewicht zu. Dies lässt insgesamt auf einen hohen prä- und postnatalen Aufwand schließen (Creel und Creel, 1991). Möglicherweise sind diese höheren Kosten nur durch den Einsatz von Helfern zu bewältigen. Die Verhinderung von konkurrierenden Würfen innerhalb des Rudels und damit die Konzentration aller Helfer auf einen einzelnen Wurf (was möglicherweise die Überlebenschance dieser Nachkommen verbessert) wäre damit die optimale Lösung der Kosten- Nutzen – Rechnung in Bezug auf die genetische Fitness.

Im Freiland ist in einem Rudel Rothunde meist nur ein Wurf anzutreffen, obwohl mehrere geschlechtsreife Weibchen vorhanden sind. Begrenzte Nahrungsressourcen könnten ein wesentlicher, limitierender Faktor sein. Diese Einflussgröße entfällt im Zoo. Dort müssten dann mehrere Weibchen im Rudel zur Fortpflanzung kommen. Dies war jedoch bisher nur vereinzelt der Fall. Möglicherweise bilden Rothunde heute Rudel aufgrund der hohen Investmentkosten der Jungtieraufzucht. Die kommunale Jagd ist dann eine Folge und nicht die Ursache des Rudellebens.

Hypothesen

Aufgrund hoher prä- und postnataler Kosten sind Helfer bei der Aufzucht von Rothundwelpen obligat. Daraus resultiert das Rudelleben der Rothunde.

Es gibt bei Rothunden eine Reproduktionsunterdrückung.

Sie resultiert aus den hohen Investmentkosten der Jungtieraufzucht.

Zur Etablierung eines Fortpflanzungsmonopols ist der Aufbau und Erhalt von Hierarchien nötig.

Es gibt bei der Aufzucht eine Aufgabenverteilung im Rudel.

Modell zum Fortpflanzungssystem der Rothunde

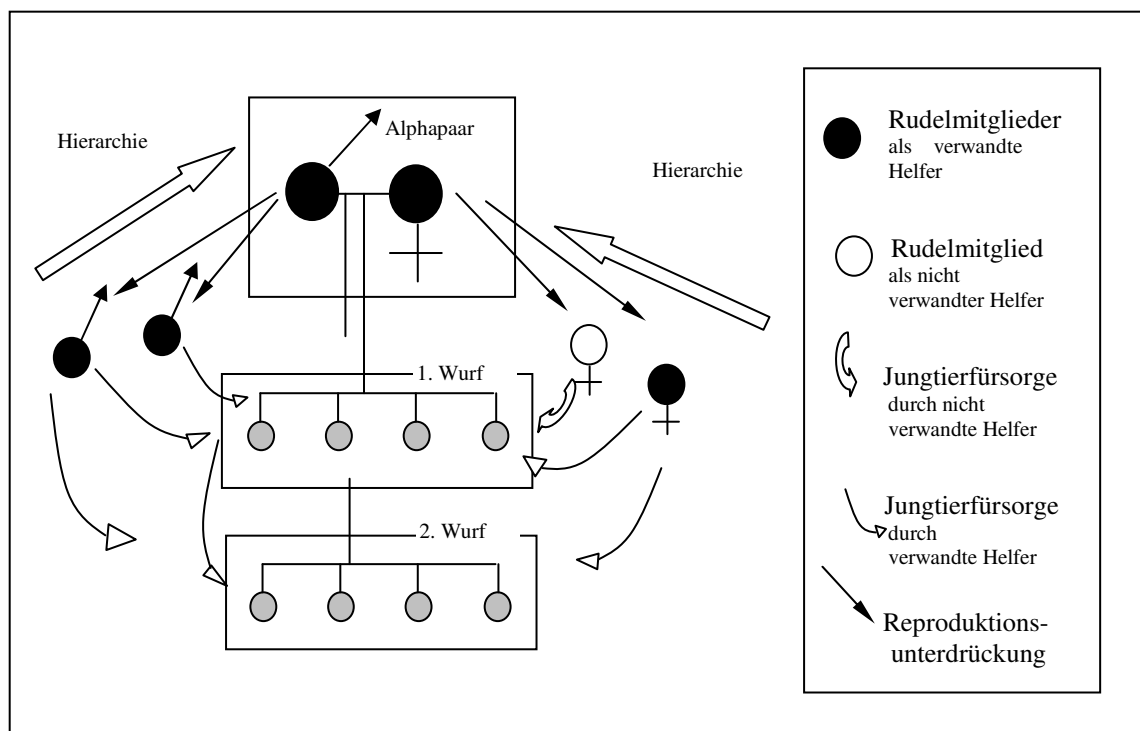


Abb. 1: Modell zum Fortpflanzungssystem der Rothunde: Monopolisierung der Fortpflanzung durch die Alphatiere mittels Reproduktionsunterdrückung geschlechtsreifer Artgenossen. Innerhalb der Geschlechter ist eine Hierarchie ausgebildet. Alle Rudelmitglieder werden als Helfer bei der Jungtieraufzucht rekrutiert.

III. Material und Basismethode

1. Beobachtungszeitraum

1.1 Protokollzeitraum

a) Quantitative Tagesbeobachtungen und Videobeobachtungen

Die Beobachtungszeit beträgt insgesamt 3100,5 Stunden. Davon wurden 2012,5 Stunden vor dem Gehege protokolliert und 1189 Stunden Videoaufzeichnungen ausgewertet.

2001 Schwerin

Kleingehege

Vorbeobachtung 13.02.- 18.02. (nicht gewertet. Gewöhnung, Ethogrammerstellung)

Block I	19.02. – 31.03.	115,0 h
Block II	02.04. – 27.04.	100,0 h
Block III	07.05. – 04.06.	97,0 h

Freianlage

Block IV	12.07. – 29.07.	84,5 h (incl. Vorbeobachtung)
Block V	30.07. – 29.08.	132,5 h
Block VI	10.09. – 27.10.	144,0 h
Block VII	29.10. – 16.12.	149,0 h (Vorpaarungszeit)

2002 Schwerin

Paarungszeit: Block I	05.01. – 27.01.	77,0 h
Trächtigkeit: Block II	28.01. – 07.03.	242,5 h
Aufzucht: Block III	08.03. – 30.05.	189,0 h Außenbeobachtungen 584,0 h Wurfboxaufnahmen

2002 Magdeburg

Aufzucht: Block I	03.06. – 30.06.	84,5 h
Trennung: Block II	03.07. – 17.08.	161,0 h

2003 Schwerin

Trächtigkeit: Block I	05.02. – 30.03.	166,0 h
Aufzucht I: Block II	31.03. – 01.06.	173,5 h Außenbeobachtungen 504,0 h Wurfboxaufnahmen
Aufzucht II: Block III	03.06. – 20.07.	97,0 h Außenbeobachtungen

b) „ad libitum“ - Beobachtungen

21.07.2003 bis 30.07.2004

In diesem Zeitraum wurden keine quantitativen Daten erhoben.

Fast täglich erfolgten bei der Fütterung und am Abend bis zu halbstündige Beobachtungen, um die allgemeinen Entwicklungen im Rudel zu erfassen.

Beobachtet wurde, ob analog zu den Jahren 2002 und 2003 Verhaltensweisen auftraten bzw. ob Tendenzen bestätigt werden konnten.

Die Geburt 2004 und tageweise die postnatalen Verhaltensweisen wurden mittels Wurfhöhlenkameras aufgezeichnet.

1.2 Geschlechterverhältnis der Wildhunde

13.02. - 08.06.2001	Zoo Schwerin	Alte Anlage	2,1 bzw. 2,0 Tiere
12.07. - 16.12.2001	Zoo Schwerin	Neue Anlage	2,2 Tiere
28.01. - 30.05.2002	Zoo Schwerin	Neue Anlage	1,2 Adulttiere + 1,0 Welpen
03.06. - 14.08.2002	Zoo Magdeburg	Alte Anlage	2,1 Adulttiere + 1,2 Welpen
05.02. - 03.07.2003	Zoo Schwerin	Neue Anlage	1,2 Adulttiere + 4,3 Welpen
ad libitum Beobachtung			
03.07. - 09.04.04	Zoo Schwerin	Neue Anlage	1,2 Adulttiere + 4,2 Welpen
09.04. - 30.07.04	Zoo Schwerin	Neue Anlage	1,2 Adulttiere + 4,2 Jährl. + 4,2 Welpen

2. Protokollmethoden

„All - occurrences – Methode“: Jedes Auftreten ausgewählter Verhaltensweisen bzw. – komplexe wurde notiert. Die betreffenden Verhaltensweisen sind in den jeweiligen „Material und Methode“ - Abschnitten der einzelnen Kapitel aufgeführt.

Kombinierte „Fokustier“/ „one – zero - Methode“: Das Rückzugsverhalten der Tiere Kleingehege in nicht einsehbare Bereiche und der extrem dichte Bewuchs in der neuen Freianlage ergaben hohen Fehlzeiten der einzelnen Tiere. Eine reine Fokustiermethode erbrachte trotz Verringerung des Fokustierzeitraums von fünf auf eine Minute kein befriedigendes Ergebnis. Zu häufig konnte ein Datensatz nicht gewertet werden, da das Fokustier nicht sichtbar war oder nur während eines Bruchteils des Fokuszeitraumes.

Es wurde deshalb eine der Situation angepasste Beobachtungsmethode entwickelt und die gewonnenen Daten im so genannten „Annäherungsprotokoll“ notiert. Sobald ein Wildhund stationär war („one - zero“: „stationär“ versus „in Bewegung“) und sich ein Artgenosse näher als fünf Meter an ihn annäherte, wurde das Verhalten protokolliert, bis sich die Tiere wieder voneinander trennten.

Es konnten sich dabei auch zwei Tiere simultan einem stationären Artgenossen (= aktuelles Fokustier) nähern, bzw. ein Tier sich zwei Artgenossen nähern, die beide beisammen und stationär waren.

Da sowohl in Schwerin als auch in Magdeburg drei Adulttiere vorhanden waren, wurden mit dieser Methode immer mindesten zwei Drittel oder alle adulten Tiere des Rudels erfasst. Damit lieferte diese Methode quantitativ und qualitativ bessere Daten über die Rudelmitglieder, als es eine Beobachtung nach der Fokustiermethode oder der „one – zero – Methode“ ermöglicht hätten.

Es ist davon auszugehen, dass alle Rudelmitglieder statistisch gesehen gleich häufig stehen bleiben, bzw. sich setzen oder legen und dies in zufälliger Reihenfolge über den gesamten Beobachtungszeitraum. Damit war gegeben, dass alle Wildhunde im Schnitt gleich häufig bei der Datenaufnahme erfasst wurden und zudem in einer zufälligen Reihenfolge.

3. Verhaltenskatalog

Es wurden bereits bekannte canidentypische Verhaltensweisen zur Kategorisierung verwendet. Zur Inventarisierung wurde Literatur von Rothunden (Ludwig 2001, Fox 1984), Wölfen (Schenkel 1984, Zimen 1978) und anderen Carnivoren (Hyänenhund *Lycaon pictus* (Kühme 1965), Waldhund *Speothos venaticus* (Drüwa 1977, Stein 1992), Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus* (Bartman und Nordhoff 1984, Maisch 2000), Kojoten *Canis latrans* (Lamp 1993) Rotfuchs (Tembrock 1957, Macdonald 1980 und 1987), Eisfuchs *Alopex lagopus* (Kullberg und Angerbjörn 1992), Krabbenfresser *Cerdocyon thous* (Brady 1978) herangezogen.

Zur Spezifizierung auf Rothunde wurden vom 13.-18.02.01 Vorbeobachtungen in Schwerin durchgeführt.

Neben Verhaltensweisen wurden auch Körperposituren sowie die Stellung der Ohren, Lefzen und der Rute notiert.

Einige Verhaltenskategorien bestehen aus einem Komplex variabler Verhaltensweisen. So kann „Futterbettelverhalten“ variable Bestandteile wie Nase-Nasekontakte, Wedeln, Fang lecken, „Auf – die – Seite – legen – vor“, und verschiedene Lautäußerungen wie Winseln und Keckern enthalten. Um als Futterbetteln zu zählen, wurde deshalb das Vorhandensein von mehreren, verschiedenen Merkmalen, die nicht immer alle auftreten müssen, als Maßstab genommen.

Es war nicht immer möglich, Verhaltensweisen eindeutig einem Funktionskreis zuzuordnen. Z. B. tritt „Futterbettelverhalten“ in verschiedenen Kontexten auf: beim Betteln um Nahrung, nach einer erfolgten Paarung, als Begrüßungszeremonie zu Aktivitätsbeginn und als Beschwichtigungsgeste.

Die einzelnen Verhaltensweisen, Verhaltenskomplexe und Posituren sind dem Ethogramm im Anhang (S. 509) zu entnehmen.

4. Protokollarten

a) Tagesprotokolle: Persönliche Beobachtungen am Gehege

Direkte Beobachtungen vor den Anlagen mittels schriftlicher Tagesprotokolle erfolgten fast täglich im unter 1.1 genannten Studienzeitraum.

„Annäherungsprotokoll“:

Dieser Protokolltyp wurde in beiden Anlagen Schwerins und in Magdeburg verwendet.

Um als Annäherung zu gelten, musste ein Tier stationär sein (stehen, liegen oder sitzen) und das zweite sich auf mehr als fünf Meter annähern.

Erfolgten Körperkontakte aufgrund der Annäherung wurden diese vermerkt, ansonsten die minimale Distanz beider Tiere. Es wurde das Verhalten (Gangart, Ruten- Ohren- und Lefzenstellung, sowie weitere Verhaltensweisen) des sich annähernden Tieres und die Reaktion des Artgenossen (Stellung: stehen, sitzen oder liegen, sowie die Ruten- Ohren- und Lefzenstellung, und weitere Verhaltensweisen) notiert.

Erfolgte gemeinsames Verhalten im Anschluss an die Annäherung, wie z. B. ein Spiel, wurde dieses ebenfalls aufgenommen.

Futterbettel-, Aggressions-, Futterversteckverhalten und Glockenlaute wurden im Annäherungsprotokoll immer mitnotiert, sobald sie auftraten („all - occurrences – Methode“).

Auch das Säugen der Welpen, das Zutragen von Nahrung, der Transport und das Locken von Welpen und Aggressionsverhalten gegen Welpen wurde immer notiert („all - occurrences – Methode“). Ebenso wurde es immer aufgeschrieben, wenn der Nachwuchs Glockenlaute äußerte.

Sonderfall:

Markierungsverhalten wurde 2001 nur bei den Annäherungsprotokollen, nicht jedoch z. B. bei reinen Video- oder Tonaufnahmen notiert.

Für das Kleingehege beträgt deshalb die Beobachtungszeit für Markierungsverhalten 91 Stunden im Block I, 95,5 Stunden im Block II und 80,5 Stunden im Block III.

Protokollstunden für die neue Freianlage betragen 2001 in den analogen Blöcken nur 84,5; 138,0; 144 bzw. 150 Stunden.

Die Markierungsdaten wurden mit diesen Werten normiert und nicht mit den Beobachtungsstunden der Blöcke. Ab 2002 entsprechen die Protokollstunden für Markierungsverhalten der Beobachtungszeit je Block.

b) Video-Protokolle (nur Schwerin)

Aufnahmen wurden am Gehege und in den Wurfhöhlen gemacht.

Außenaufnahmen VHS-C Kleingehege/Freianlage	10 h
20.02.-10.10.2001	
Außenaufnahme Digitalvideos (Freianlage)	38 h
22.10.-14.12.2001	
05.01.-16.05.2002	
Außenaufnahme VHS Camcorder (Höhleneingang)	29 h
Infrarotaufnahmen im Wurflager (Freianlage)	1088 h
10.04.-16.05.2002	584 h
31.03.- 07.06.2003	504 h
09.04.-30.07.04	Infrarotaufnahmen Wurflager 24 h

Die Daten aus den Außenaufnahmen wurden in die entsprechenden Tagesprotokolle übertragen.

Alle Infrarotaufnahmen aus den Wurflagern wurden fortlaufend in einem sogenannten Wurflagerprotokoll schriftlich niedergelegt.

Die Überwachung und Aufzeichnung der Wurflager erfolgte während 24 Stunden am Tag. Die Aufnahmen erfolgten in Echtzeit, so dass die einzelnen Szenen exakt der Tageszeit zugeordnet werden konnten.

War das Wurflager leer, wurde die Kassette wieder überspielt und nicht gewertet.

Um bestimmte Ereignisse nicht doppelt zu zählen, z.B. wenn Welpen oder Futter in die Höhle getragen wurde, was sowohl von außen als auch mittels Infrarotaufnahmen sichtbar war, wurden Wurflager- und Tagesprotokolle miteinander abgeglichen.

5. Datenaufnahmegeräte

Fotoapparat Pentax MZ 5

Außenaufnahmen

VHS - C Camcorder Panasonic NVA1E

VHS - Camcorder Philips VKR 6850

Digitalvideokamera Sony DCR-TRV 30E incl. IR - Beleuchtung

Wurflageraufnahmen

Infrarotkamas 2 analoge Miniaturkamas Sonderanfertigungen:

a) Wurfboxkamera: Schwarz-weiß CCD Kameramodul (Aufnahme ab 0,2 Lux) mit 8 dimmbaren LED und Mikrophon 40 Hz -16 kHz

b) Naturhöhlenkamera: Schwarz-weiß CCD Kameramodul (Aufnahme ab 0,2 Lux) mit 6 LED und Mikrophon 40 Hz - 16 kHz

c) 2 Digitalvideokamas im Jahr 2004, je eine im künstlichen Wurflager und eine in der Naturhöhle: Sony DCR-PC120 E

VHS Recorder Panasonic NV- HS 930 EG-S (2002)

Panasonic NV- HS 960 EG-S (2003)

2 Digital Recorder: je Sony Digital Betacam DVW-250

6. Nomenklatur

In der Studie werden die ranghöchsten Tiere „dominante Hündin“ bzw. „dominanter Rüde“ genannt. Dies bezeichnet jedoch nur die Stellung der Hunde innerhalb ihrer Geschlechtergruppe. Es wird damit nicht automatisch festgelegt, dass z. B. der zweite Rüde der dominanten Hündin untergeordnet ist. Bezeichnungen wie untergeordneter Rüde oder zweite Hündin beziehen sich jeweils nur auf die Rangfolge innerhalb desselben Geschlechts.

Adulttier: Rothunde ab dem vollendeten zweiten Lebensjahr (geschlechtsreif).

Jährling: Rothunde ab Ende ihres ersten Kalenderjahres bis zum Ende des zweiten Jahres (einjährige und zweijährige Tiere).

Welp: Rothunde ab der Geburt bis zum Ende ihres ersten Kalenderjahres.

Junghund: Alle Jugendstadien vom Neugeborenen bis zum Erreichen des Adulttieralters.

7. Tierdaten

Die beobachteten Rothunde sind in der Reihenfolge ihrer Ankunft in der jeweiligen Einrichtung aufgeführt.

Schwerin

Hausname	Geburtsdatum	Geburtsort	In Schwerin seit - bis
Dorre	07.03.1998	Zoo Dortmund	20.12.2000 - 31.05.2001
Alex	03.04.1994	Zoo Duisburg	02.2001 - 14.12.2004
Fossi	28.02.1992	Beeksebourne/GB	02.2001 - 27.12.2001
Nina	30.03.2000	Safaripark Hodenhagen	11.07.01 -
Tanja	30.03.2000(?)	Safaripark Hodenhagen	15.07.01 -
Barnie	10.04.2002	Zoo Schwerin	10.04.2002 - 22.05.2002
4,3	01.04.2003	Zoo Schwerin	31.03.2003
4.2	09.04.2004	Zoo Schwerin	09.04.2003

Rüden

Wie erst im Nachhinein bekannt wurde, war der Rüde „Alex“ der Sohn von „Fossi“. Nach dem Eintreffen in Schwerin waren beide Rüden zueinander sehr aggressiv. Recherchen ergaben, dass „Fossi“ im vorherigen Zoo lange Zeit Alpharüde gewesen war und dort von seinem Sohn „Alex“ abgesetzt wurde. Im Zoo Schwerin war „Alex“ von Anfang an dominant über „Fossi“. Durch eine Semesterarbeit von Suzanne van Loon 1998 in Duisburg waren die Rangverhältnisse der Rüden vor der Ankunft in Schwerin bekannt.

Weibchen

„Tanas“ Geburtsdatum wurde mündlich mit 30.03.1999 angegeben. Sie ist ein Schwester von „Nina“. Da sie wie „Nina“ körperlich gleich entwickelt war und nach der Ankunft in Schwerin sich noch deutlich im Aussehen veränderte – wie ihre Schwester – stufte ich beide Tiere als Jährlinge, geboren 2000, ein. „Nina“ dominierte „Tanja“ von Anfang

Welpen

Vom 4,3 er Wurf im Jahr 2003 wurde ein unheilbar kranker Welpen am 03.07.2003 eingeschläfert. Alle 4,2 Welpen von 2004 wurden aufgezogen.

Magdeburg

Hausname	Geburtsdatum	Geburtsort	In Magdeburg seit - bis
Lena	15.03.1999	Safaripark Hodenhagen	1999
Fernando	16.04.1998	Zoo Dresden	25.07.00
Kleines Monster	06.05.1999	Zoo Dresden	25.07.00
1,2 Welpen	10.03.2002	Zoo Magdeburg	-12.06. tot / 20.06. euthanasiert

Die Welpen wurden von Hand aufgezogen, da sie von den Eltern massiv im Bauchraum verletzt wurden. Ein Welpen überlebte die Verletzungen nicht, die restlichen 1,2 Welpen lebten in der Nachbaranlage (Anlage II) neben den Adulttieren.

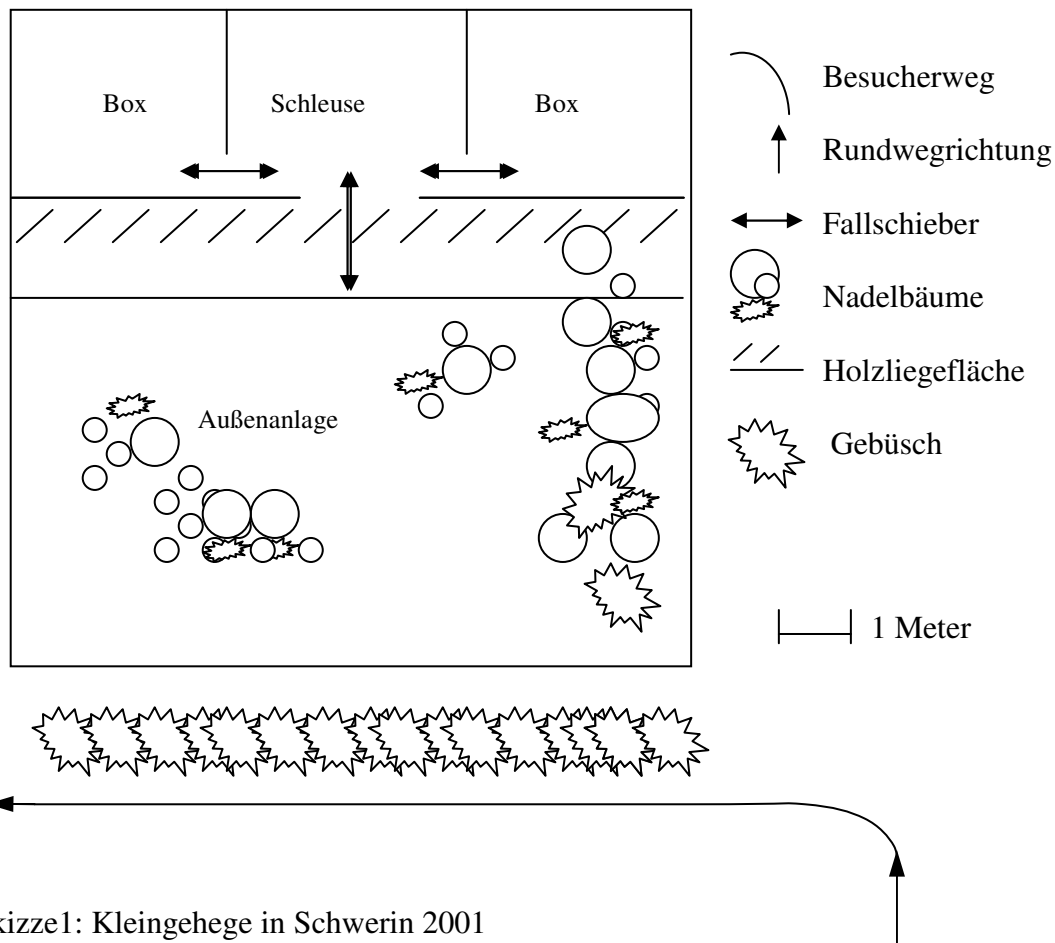
Beim Zusammenlassen am 12. Juni wurden zwei Welpen von den Elterntieren schwer verletzt. Das überlebende Junge wurde am 20. Juni euthanasiert.

8. Haltungsbedingungen

Kleingehege Schwerin 2001

Sie bestand aus einer 6 x 9 m² großen Außenanlage, die über eine 3 x 3 m² große Schleuse betreten werden konnte. An der Stirnseite der Schleuse befanden sich zwei je 3 x 3 m² große Schlafboxen, die (anders als die Außenanlage und die Schleuse) nicht einsehbar waren.

Die Rothunde waren dort vorübergehend bis zur Fertigstellung der neuen Freianlage untergebracht.



Im Außengehege war im hinteren Drittel auf voller Länge aus Holz eine Liegefläche gestaltet. Der Rest der Außenanlage war komplett besandet.

Um den Tieren Deckung zu geben, wurden Fichten, Tannen und Kiefern in Gruppen angeordnet.

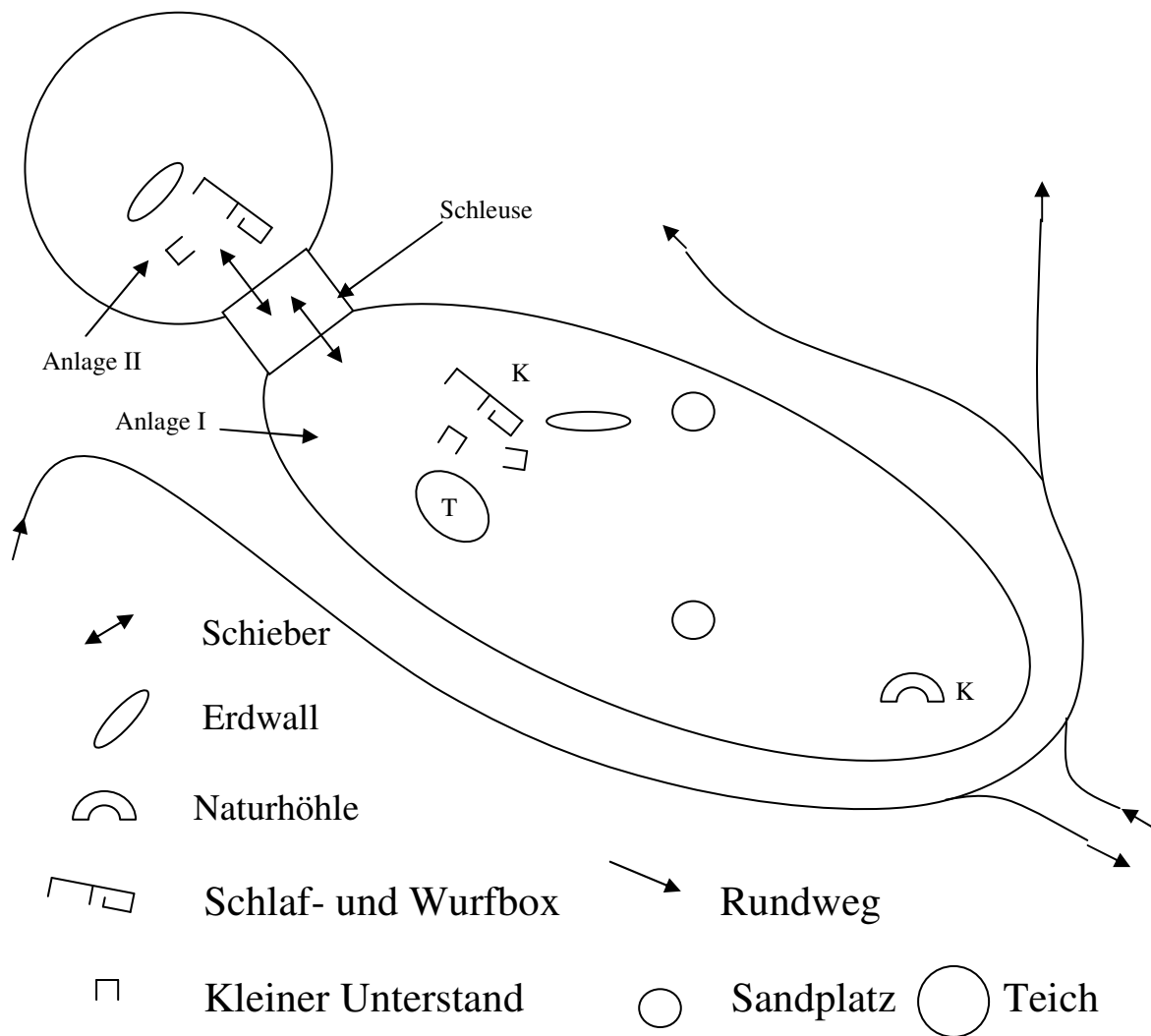
Von rechts führte der Rundweg an der Anlage vorbei. Zwischen dem Besucherweg und der Anlage befand sich eine dichte, ca. 0,5 m hohe Hecke

Besucherzaun und Gehegezaun befanden sich in zwei Meter Abstand voneinander.

Die drei Rothunde hatten Tag und Nacht freien Zugang zu allen Gehegeteilen.

Nach dem Tod der Hündin am 31. Mai mussten die Rüden aufgrund starker Beißereien ab dem 4. Juni getrennt werden. Sie wurden dann jeweils halbtags einzeln auf die Außenanlage bzw. in den Innenbereich gesperrt.

Freianlage Schwerin ab 2001



Skizze 2: Freianlage in Schwerin mit dem Anlagenteil I und II.

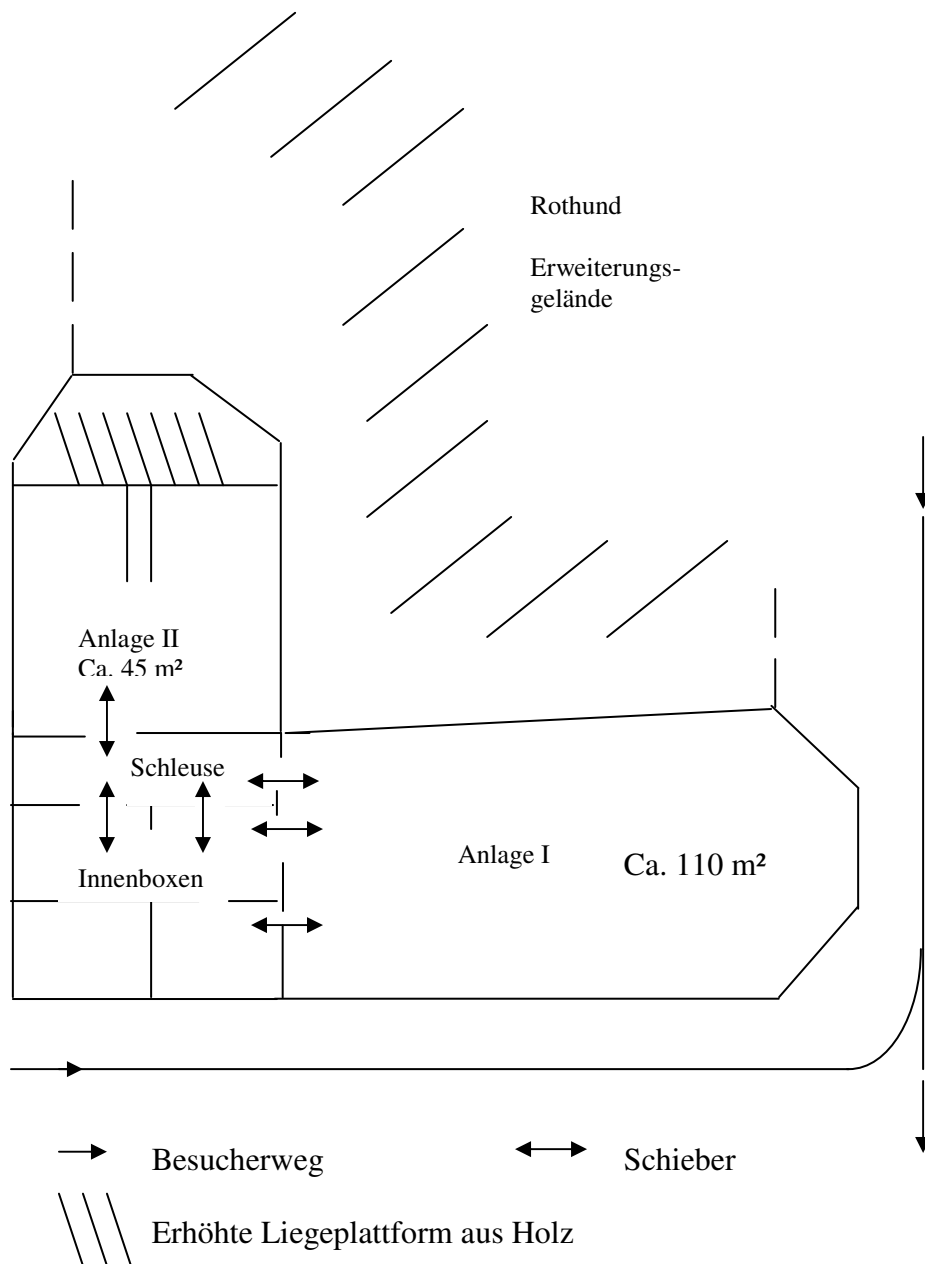
K: die Wurfhöhle enthält eine Kamera

Maßstab ca. 0 10 m

Die neue Freianlage umfasst mehr als 2 000 m². Sie liegt am Hang in einem Waldstück. Der Baumbestand setzte sich aus Europäischen Lerchen, Stieleichen, Rotbuchen, Rosskastanien und Ulmen zusammen. Weite Bereiche sind blickdicht mit Unterholz und Sträuchern bedeckt. Der Untergrund besteht aus Naturboden. Zum vorderen Besucherweg hin ist ein mehrere Meter breiter Grasstreifen angelegt. Der Teich wird jeweils zu Ostern befüllt und erst bei Frost wieder abgelassen.

Die Wildhunde hatten freien Zugang zu beiden Anlageteilen. Der zweite Rüde wurde aufgrund von permanenten Beschädigungskämpfen seitens des Alphapaars ab dem 29. August 2001 vom Rudel getrennt in der Anlage II gehalten. Dieser Rüde wurde am 27.12.2001 aus Altersgründen euthanasiert. Das Wildhundrudel konnte ab da für den restlichen Beobachtungszeitraum wieder frei zwischen den beiden Anlagen wechseln.

Die Wildhunde legten im unteren, rechten Teil der Anlage eine Naturhöhle an. Sie war ca. 60 Meter von der ersten künstlichen Wurfgelegenheit entfernt. Beide Wurfgelegenheiten wurden mit einem Miniaturkamarasystem ausgerüstet, die dritte Wurfhöhle in der Anlage II nicht.

Magdeburg

Skizze 3: Schematische Zeichnung der Anlage in Magdeburg

Beide Anlagenteile waren komplett besandet. In Anlage I befanden sich Steine und Baumstämme für eine erhöhte Sitzposition. In der Anlage II befand sich im hinteren Drittel in mehr als einem Meter Höhe eine hölzerne Plattform, auf die eine Rampe führte.

Zu Beginn des Beobachtungszeitraumes befanden sich die Welpen in der Anlage II und die Adulttiere in der Anlage I. Nach dem Tod der Welpen standen dem Rudel beide Anlagen offen. Aufgrund massiver Verletzungen wurde der zweite Rüde „Fernando“ ab dem 3. Juli 2002 für immer vom Alphapaar getrennt, allein in der Anlage II gehalten.

9. Statistische Methoden

Die meisten Daten liegen als Nominaldaten vor. Sie erwiesen sich bei Vortests als nicht normalverteilt (Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest).

Ordinaldaten wurden z. B. bei der Welpenpflege erhalten. Sie waren nicht normalverteilt.

Die beim Futtermessungen und beim Markierungsverhalten gewonnenen Intervalldaten (Minutenwerte) erwiesen sich als nicht normalverteilt. Daher wurden Mediane und keine Durchschnittswerte errechnet.

Prozentwerte werden als Intervalldaten angesehen. Für den Vergleich von nur zwei Prozentwerten wurde jedoch der G-Test, der Fisher – Test bzw. die Extension des Fishertests für Prozentwerte angewendet.

Die Stichproben sind unabhängig bei verschiedenen Individuen, d. h. Tiere verschiedenen Geschlechts und verschiedener Institutionen. Die Stichproben eines einzelnen Tieres innerhalb eines Jahres bzw. in aufeinanderfolgenden Jahren sind dagegen abhängig.

Für die Statistik wurden nicht - parametrische Methoden angewandt, die für nicht normalverteilte Daten geeignet sind und auch bei kleinen Stichprobengrößen anwendbar sind (Engel 1999). Für alle Tests wurde vorab geprüft, ob die Daten die Grundvoraussetzungen (z. B. Erwartungswerte etc.) für den Test erfüllen.

Soweit nicht anders angegeben sind alle Tests zweiseitig durchgeführt.

Das Signifikanzniveau α beträgt 0,05 bei einem einzelnen Paarvergleich.

Wurden alle möglichen Paarvergleiche durchgeführt, d. h. dieselben Daten eines Tieres mit allen weiteren verglichen, so erfolgte eine Korrektur des Signifikanzniveaus durch Teilung mit der Anzahl der Vergleiche k (Standard Bonferroni Technik: Neues Signifikanzniveau = α/k). Dies wurde notwendig, da allein durch das Signifikanzniveau von 0,05 statistisch gesehen jeder 20ste Test ein signifikantes Ergebnis liefern würde.

Als signifikant wird eine Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,01$ bezeichnet.

Sämtliche statistischen Berechnungen wurden mit der Software SsS durchgeführt.

Nominaldaten unabhängiger Stichproben wurden mit folgenden Verfahren getestet:

G-Test: Zur Prüfung, ob zwei unabhängige Stichproben von einer Gleichverteilung abweichen. Der Test wurde mit Williamskorrektur durchgeführt und einem Freiheitsgrad.

Extension des Fischertests: Zur Klärung, ob zwei unabhängige Stichproben voneinander abweichen. Vorteil des Tests ist, dass er bei sehr kleinem Stichprobenumfang und bei sehr kleinen Erwartungswerten eingesetzt werden kann. Die Teststärke ist mit 1,0 sehr hoch.

Intervalldaten wurden mit Randomisierungstest für unabhängige und abhängige Stichproben. geprüft. Sie wurden jeweils als exakte Permutationstests durchgeführt, um eine Teststärke von 1,0 zu erreichen. Beide Verfahren testen auf Mittelwerts- bzw. Varianzunterschiede bei nicht normalverteilten Daten.

10. Abbildungen

Sämtliche Fotos, Skizzen und Zeichnungen wurden von der Autorin selbst erstellt.

IV. Rudelleben

1. Vorbemerkung mit Fragestellung	19
2. Methodik	21
3. Ergebnisse	27

3.1 Das Rudelverhalten: Welche Rolle spielt die Körpersprache?

3.1.1 Rudelbildung.....	27
3.1.2 Soziopositives Verhalten	
3.1.2.1 Stationäre Körperkontakte.....	29
3.1.2.2 Fanglecken.....	35
3.1.2.3 „Auf – die – Seite – legen“	39
3.1.2.4 Futterbetteln.....	49
3.1.2.5 Spielverhalten.....	61
3.1.3 Sozionegatives Verhalten	
3.1.3.1 Imponier- und Aggressionsverhalten der Adulttiere	73

3.2 Avisuelle Kommunikation: rudelinterne Informationsweitergabe?

3.2.1 Markierungsverhalten	
3.2.1.1 Markierungsarten.....	97
3.2.1.2 Kontrolle von Markierungsstellen, ohne zu markieren.....	103
3.2.1.3 Latrinenbildung.....	113
3.2.1.4 Markierungsverhalten über Urin.....	119
3.2.1.5 Markierungsverhalten über Kot.....	129
3.2.2 Glockenlaute.....	145

1. Vorbemerkungen und Fragestellungen zum Rudelverhalten

Rudel sind Tiergruppen, deren Mitglieder sich individuell kennen und miteinander zu einem gewissen Grad verwandt sind. Bleibt der Nachwuchs über den biologisch notwendigen Zeitpunkt hinaus bei den Elterntieren, das heißt, wenn er allein überleben könnte, führt dies zur Bildung eines Familienverbandes. Der Nachwuchs kann bei der folgenden Aufzucht den Eltern als Helfer dienen und die Geschwister mit aufziehen. Erreichen sie die Geschlechtsreife, verlassen die Nachkommen die Familie und pflanzen sich in der nächsten Paarungszeit selbst fort. Dies trifft z. B. bei Goldschakalen *Canis aureus* zu. Bleiben die Nachkommen jedoch auch nach der Geschlechtsreife in der Familiengruppe, so hat sich ein Rudel gebildet, das aus verwandten Tieren besteht. Dies ist beim Wolf *Canis lupus*, Afrikanischen Wildhund *Lycaon pictus*, dem Waldhund *Speothos venaticus* und beim Rothund der Fall.

Das dauerhafte Zusammenleben von Tieren in einem sozialen Verband erfordert ein hohes Maß an Kooperation und Kommunikation der Verbandsmitglieder untereinander.

Die Kommunikation kann visuell, akustisch, olfaktorisch bzw. taktil erfolgen. Die Körperhaltung, die Ohren-, Lefzen-, Kopfhaltung und die Stellung der Rute spielen bei Canidenarten zusammen mit Lautäußerungen eine große Rolle (Senglaub 1978). Bei vielen Carnivoren sind die bei der Körpersprache wichtigen Teile kontrastreich schwarz oder weiß gefärbt gegenüber dem braunen bis roten Körper. So sind weiße Lefzen, weiße Ohrmuscheln, weiße Kehlflecken oder weiße Schwanzspitzen sowie helle Bauchflächen bei vielen Caniden in unterschiedlichen Kombinationen anzutreffen, z. B. beim Äthiopischen Wolf *Canis simensis*, beim Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus*, beim Rothund aber auch bei verwilderten Haushundformen wie z. B. dem australischen Dingo.

Durch die Kombination verschiedener Komponenten sind Caniden zu einer Vielzahl nuancenreicher Ausdrucksverhalten in der Lage. Diese regeln wiederum durch defensive und aggressive Verhaltensweisen die Etablierung und den Bestand von Rangordnungen.

Bei Neubildungen von Rudeln bildet sich bei vielen Caniden ein Alphapaar heraus. Dieses grenzt sich durch besondere Verhaltensweisen, bzw. häufigeres Verhalten untereinander von den restlichen Rudelmitgliedern ab.

Hypothesen: Bei Rothunden bildet sich ein Alphapaar heraus, wenn ein Rudel neu entsteht. Das jeweils dominanteste Tier eines Geschlechts wird zum Alphatier. Zwischen beiden Alphatieren besteht eine Paarbindung über das Jahr hinweg, besonders aber zur Fortpflanzungszeit.

Treffen die Hypothesen zu.

- ◆ sollte keine freie Partnerwahl bestehen. Die ranghöchsten Tiere bilden das Alphapaar;
- ◆ sollte das Alphapaar häufiger paarbindendes Verhalten zeigen als die Artgenossen;
- ◆ sollten sich zur Vorpaarungszeit die Imponier- und Aggressionsverhalten des jeweiligen Alphatieres gegen seine Geschlechtsgenossen erhöhen;
- ◆ sollten weitere Weibchen besonders zu ranghohen Rüden Kontakt aufnehmen und sich gleichzeitig verstärkt submissiv gegenüber der Alphahündin verhalten.

Rothunde leben überwiegend in Wäldern und Dickichten, bzw. in Lebensräumen mit hohem Grasbewuchs. Die optische Kommunikation funktioniert daher nur im Nahbereich. Rothunde verfügen deshalb über eine extrem variable akustische Kommunikation. Sie halten in den Aktivitätsphasen fast permanent Stimmkontakt zueinander. Auch die olfaktorische Kommunikation dürfte, wie bei anderen Caniden, eine große Rolle spielen.

Bei Caniden hat Markierungsverhalten verschiedene Bedeutungen. Es kann zur Revierbegrenzung eingesetzt werden (Kleiman 1966, Wells und Bekoff 1981), als Informationsquelle über die Fortpflanzungsbereitschaft der Weibchen dienen (Gorman 1980, Macdonald 1985) oder bei rudellebenden Caniden die Paarbindung und Dominanz des Alphapaars zum Ausdruck bringen (Schenkel 1948, Rothman und Mech 1979, Porton 1983, Macdonald 1985). Möglicherweise fungieren sie auch für das markierende Individuum als Sicherheitsgeber, indem sich das Tier durch die Anwesenheit seines eigenen Geruchs im betreffenden Gebiet sicher und heimisch fühlt (Kleiman 1966).

Die Literatur über im Freiland lebende Rothunde betont das Fehlen von territorialem Markierungsverhalten: Es wird jedoch von Latrinen berichtet und von Kot an Wegkreuzungen und auffälligen Stellen innerhalb des Reviers. Nur in Einzelfällen wird von Markierungsverhalten über Urin berichtet. Beobachtungen an Rothunden im Zoo belegen jedoch das Vorhandensein von Markierungsverhalten bei einzelnen Tieren.

Hypothesen: Bei Rothunden dient Markierungsverhalten dazu, das Alphapaar gegenüber den anderen Rudelmitgliedern abzugrenzen bzw. den Anspruch auf den Partner zu verdeutlichen. Der Urin der Weibchen enthält Stoffe, die den Rüden die Läufigkeit anzeigen können.

Treffen die Hypothesen zu,

- ◆ dürften nur die Alphiere Markierungsverhalten zeigen;
- ◆ sollte bei einer Rudelbildung Markierungsverhalten bei den Tieren auftreten, die das Alphapaar bilden;
- ◆ sollten diese nur den Kot und Urin des Partners und ggf. den eigenen mit Urin markieren;
- ◆ sollten die anderen Rudelmitglieder Urin und Kot der Artgenossen beriechen, ohne selbst zu markieren;
- ◆ sollte die Rate des Markierungsverhaltens zur Paarungszeit ansteigen.

2. Methodik Rudelleben

2.1. Sozialverhalten

2.1.1 Rudelbildung und –trennung: Besetzung der Anlagen

Kleingehege Schwerin 2001: 2,1 Rothunde

Zur einzelnen Hündin „Dorre“ wurden am 19. Februar zwei Rüden („Alex“ und „Fossi“) auf Sichtkontakt gebracht. Sie wurden am nächsten Tag zusammengelassen.

Am 27. April, dem letzten Tag von Block II erlitt die Hündin einen Beinbruch. Die Rothunde blieben bis zum Tod des Weibchens am 31. Mai gemeinsam in der Anlage. Ab 4. Juni bis 19. Juli wurden dann beide Rüden wegen starker Beschädigungsaggressionen getrennt und abwechselnd in die Außenanlage gelassen.

Freianlage Schwerin 2002: 2,2 Rothunde

Die Hündin „Nina“ wurde am 12. Juli in die Anlage gebracht, ihre Schwester „Tanja“ wurde am 16. Juli zu ihr gesellt. Am 19. Juli wurden beide Rüden zu den Weibchen in die neue Anlage gelassen. Aufgrund von Beschädigungskämpfen wurde der zweite Rüde „Fossi“ ab dem 30. August getrennt vom Rudel bis zum Jahresende in der benachbarten Anlage II untergebracht. Block VI und VII war er vom Rudel isoliert. Aufgrund seines hohen Alters wurde er am Jahresende eingeschläfert.

Schwerin 2002 und 2003: 1,2 Rothunde

Als adulte Tiere lebten im Rudel die Alphahündin „Nina“, ihre Schwester „Tanja“ und der (Alpha-) Rüde „Alex“. Den Tieren stand die große Anlage I und die kleinere Anlage II permanent zur Verfügung.

Magdeburg 2002: 2,1 Rothunde

Aufgrund starker Aggressionen des Alphapaars gegen den zweiten Rüden, die zu wiederholten, starken Bissverletzungen führten, wurde der zweite Rüde am 3. Juli, dem ersten Tag im Block II a, vom Alphapaar separiert. Er lebte bis zum Beobachtungsende in einer benachbarten Anlage.

2.1.2 Soziopositives Verhalten

Hierunter sind alle Verhaltensweisen aufgeführt, die durch submissives Verhalten oder neutrales Verhalten sich verstärkend auf das friedliche Zusammenleben im Rudel auswirken.

Als neutrale Verhaltensweisen wurden eingestuft:

- ◆ Stationäre Körperkontakte
- ◆ Spielverhalten

Als submissive Verhaltensweisen wurden eingestuft:

- ◆ Lecken des Fanges von Artgenossen
- ◆ „auf - die Seite - legen“ vor Artgenossen
- ◆ Futterbetteln

2.1.2.1 Körperkontakte

Die meisten Körperkontaktdaten wurden aus dem sog. Annäherungsprotokoll gewonnen. Dabei musste definitionsgemäß ein Wildhund stehen und der zweite näherte sich auf unter fünf Meter an. Als Körperkontakt wurde gewertet, wenn sich nach einer beobachteten Annäherung zwei Tiere berührten.

Es wurde unterschieden, ob ein Tier das andere kontaktiert oder ob beide simultan z. B. mit Körperkontakt abliegen. Körperkontakte treten bei einseitigen Verhaltensweisen (z. B. Belecken eines liegenden Artgenossen), als auch bei wechselseitigen aktiven Körperkontakten (z. B. Balgspele) auf. Körperkontakte, die sich Funktionskreisen wie beispielsweise

Spielverhalten oder Imponierverhalten zuordnen ließen, sind den jeweiligen Kapiteln zugeordnet.

Bei einigen Themen wurden nach der „all – occurrences – Methode“ Daten gewonnen. Dabei wurden auch Körperkontakte notiert. Zahlen zu Körperkontakten daraus können damit höher sein als diejenigen, die aus den Annäherungsprotokollen stammen, da die „all - occurrences“ Daten nicht die strengeren Kriterien der „Annäherungsdaten“ erfüllen mussten, sondern unabhängig von Einschränkungen immer notiert wurden, sobald sie gesehen wurden.

(Bsp. „Beißen“ beim Aggressionsverhalten: Aggressives Verhalten wurde mit der „all - occurrences - Methode“ notiert. Die Anzahl der beobachteten Beißverhaltensweisen ist höher als die aus den Körperkontakttabellen, die auf den Annäherungsprotokollen basieren).

Stationäre Körperkontakte

Als stationäre Körperkontakte werden Verhalten mit Körperkontakt definiert, bei denen beide Artgenossen sich nicht von der Stelle bewegen. Dabei sind alle Kombinationen von Stehen, Sitzen und Liegen möglich. Die Daten stammen aus den „Annäherungsprotokollen“.

Innerhalb der Wurfbox wurden stationäre Körperkontakte nicht gezählt, da durch die räumliche Enge ein Körperkontakt beim Betreten und Abliegen zwangsweise erfolgte.

Spielerische Körperkontakte

Die Daten stammen aus den „Annäherungsprotokollen“. Sie enthalten Daten aus Spielverhalten und Spielaufforderungsverhalten. Sie traten aber auch ohne Spielverhalten im entspannten Umfeld auf. Es wurde „Stupsen“, „Hochheben“, „Pföteln“, „Schieben“ und „an – der – Rute – zerren“ erfasst.

Imponierende Körperkontakte

Die Daten stammen aus „Annäherungsprotokollen“. Erfasst wurden „Stehen – auf“, „Stehen – über“, „Hüftrempeln“, „Rempeln“ und „Kinnauflegen“. „Aufreiten“ zählt auch zu den imponierenden Körperkontakten, es ist jedoch im Abschnitt V. Jungtieraufzucht im Kapitel Fortpflanzungsverhalten aufgeführt.

2.1.2.2 Fanglecken

Es wurde protokolliert welches Tier das Verhalten durchführte und wessen Fang geleckt wurde. Das Lecken an Lefzen von Artgenossen ist ein Verhalten, das ursprünglich Welpen beim Betteln um Nahrung bei Rudelmitgliedern zeigen. Es ist bei vielen Caniden Teil von Beschwichtigungsverhalten. Das Lecken des eigenen Fanges wurde hier nicht erfasst.

2.1.2.3 „Auf – die – Seite – legen“

Dabei legen sich die Wildhunde in gestreckter Seitenlage vor dem Artgenossen ab. Sie liegen dabei entweder längs parallel, längs antiparallel oder quer vor den Artgenossen (T-Stellung) bzw. im Winkel zu dessen Kopf und orientieren dann ihre Schnauze an die des Rudelmitgliedes. Als „Auf – die – Seite – legen“ wurde ein Verhalten eingestuft, wenn bei Annäherung eines Artgenossen ein Rothund seine bisherige Tätigkeit unterbrach und sich auf die Seite legte, bzw. wenn sich ein annäherndes Tier auf diese Weise vor einen Artgenossen ablegte. Lag ein Tier schlafend auf der Seite und ein zweites näherte sich, wurde dies nicht unter dieser Rubrik gezählt. Schlafen in Seitenlage wurde nicht einbezogen.

Als Kontext war möglich: ♦ Spielkontext ♦ Begrüßung/Futterbetteln ♦ submissiv
Konnte das Verhalten keinem Kontext eindeutig zugeordnet werden, wurde es unter „Sonstiges“ notiert.

2.1.2.4 Futterbettelverhalten

Futterbettelverhalten wurde nach der „all - occurrences – Methode“ notiert, das heißt, sobald das Verhalten auftrat. Beim Futterbetteln nähert sich ein Rothund dem anderen geduckt im Trab oder Galopp, selten im Schritt. Dabei wird mit der Rute zur Seite gewedelt, der Kopf wird tief gehalten und die Ohren sind angelegt. Beim Artgenossen angekommen, wird häufig Schnauzenkontakt und Fanglecken ausgeführt. Auch Pföteln, Wälzen und wildes Umkreisen sind möglich. Dabei wird gewinselt oder gekeckert. Aufgrund der typischen Laute laufen weitere Hunde herbei, es bildet sich eine „meet und greet“ Zeremonie aus.

Notiert wurde, wer das Futterbettelverhalten initiierte und an wen es sich richtete. Es wurde vermerkt, ob ein einzelnes Tier Ziel des Futterbettelverhaltens war oder mehrere Wildhunde. Bei simultaner Annäherung liefen zwei Wildhunde gleichzeitig zum dritten.

Als Kontexte waren möglich: ♦ Nahrung ♦ Begrüßung ♦ Spiel
♦ Verteidigung von Futtermustern ♦ Verteidigung von Welpen

Um als Futterbetteln im Kontext mit Nahrung zu gelten, musste das futterbettelnde Tier selbst Nahrung verzehren oder tragen und diese verteidigen oder einen Artgenossen, der fraß oder Fleisch trug, anbetteln. Alles Futterbetteln, das innerhalb einer halben Stunde vor und bis eine Stunde nach der Fütterung auftrat, wurde ebenfalls in den Kontext Nahrung gestellt.

Die Verteidigung von Futtermustern ist explizit unter 3.1.4 aufgeführt.

Als Reaktionen waren möglich: ♦ „Weggehen“: das Futterbetteln wird damit abgebrochen.
♦ Passiv: keine Reaktion ♦ Positiv: das Verhalten erwidern bzw. Nahrung abgeben
♦ Negativ: dominantes oder defensives Drohverhalten bzw. Nahrung wird selbst konsumiert

2.1.2.5 Spielverhalten

Spielverhalten wurde nach der „all – occurrences - Methode“ notiert, das heißt, sobald das Verhalten auftrat. Es wurden Balgspele und Jagdspiele erfasst. Objektspele wurden nicht berücksichtigt, da sie von den Adulttieren nur solitär gespielt wurden.

Bei Balgspielen halten beide Tiere Körperkontakt zueinander. Beißen, Schieben, Rempeln und Herabwerfen des Artgenossen sind typische Verhaltensweisen dabei, ebenso „an - der - Rute – ziehen“, sich überkugeln und pföteln.

Bei Jagdspielen „flüchtet“ ein Wildhund und wird von dem bzw. den Artgenossen verfolgt. Die Rolle des Gejagten und des Jägers wird abgewechselt. Es wurde notiert, von wem die Spielinitiative ausging, an wen sie sich richtete und ob ein gemeinsames Spiel erfolgte.

Initiativen für Jagdspiele enthielten Laufkomponenten wie Heranjagen, Weglaufen oder im Zickzack vor und zurück rennen. Initiativen für Balgspele fehlte diese Laufkomponente. Bei beiden Aufforderungen wurde das Spielgesicht gezeigt und weiteres Spielaufforderungsverhalten wie die Verbeugung. Es wurde auch spielerisch geschnappt, nach dem Spielpartner gepföfelt oder an seiner Rute gezogen. Jagdspiele konnten auch solitär gespielt werden.

Spielerische Körperkontakte: Siehe 2.1.2.1 Körperkontakte

2.1.3 Sozinegatives Verhalten

Hierunter sind alle Verhaltensweisen aufgeführt, die durch imponierendes oder aggressives Verhalten sich verstärkend auf die Dominanzstrukturen des Rudels auswirken.

Bei Imponier- und Drohverhalten wird häufig der individuelle Sicherheitsabstand des angedrohten Artgenossen vom drohenden Rothund unterschritten. Räumliche Nähe bzw. Körperkontakte wirken dann möglicherweise bedrohlich auf den betreffenden Wildhund. Ist eine Flucht nicht möglich, kann es zu Verteidigungsaggression kommen.

2.1.3.1 Imponier- und Aggressionsverhalten der Adulttiere

Imponier- und Aggressionsverhalten wurde nach der „all – occurrences – Methode“ notiert, das heißt, sobald das Verhalten auftrat. Um die Intensität von aggressivem Dominanzverhalten erfassen zu können, wurde es nach ansteigender Intensität in Einschüchterungsverhalten, Imponier-/Aggressionsverhalten und Kampfverhalten unterteilt.

Einschüchterungsverhalten

Es wird kein Körperkontakt aufgenommen.

Das imponierende Tier trägt die Rute waagrecht, verkehrt u - förmig bis steil erhoben. Die Rutenhaare werden gestäubt. Der Blick und die Ohren sind zum Gegner gerichtet. Es kann vor dem Kontrahenten gebuckelt werden und/oder „Vorderbeinstemmen“ gezeigt werden. Imponierverhalten läuft meist still ab.

Imponier-/Aggressionsverhalten

Es kommt nach vorherigem Einschüchterungsverhalten (s. o.) mitunter zum Körperkontakt.

Das imponierende Tier sucht Kontakt mittels „Stehen – auf“, „Stehen – über“, „Hüftrempeln“, „Rempeln“ und „Kinnauflegen“. Es kann bei steigender Aggression zugebissen werden. Aggressionsverhalten läuft seitens des Aggressors meist still ab.

Kampfverhalten

Es ist ein gesteigertes Aggressionsverhalten. Es kommen Anstarrkämpfe und Ringkämpfe vor. Bei letzterem versuchen die Parteien auf den Hinterbeinen stehend, den anderen zu Boden zu drücken. Der unterlegene flieht. Bei Ringkämpfen wehrt sich der Kontrahent, teils defensiv oder dominant aggressiv.

Bei Anstarrkämpfen liegen beide Kontrahenten am Boden und halten Nase – Nase - Kontakt. Beide zeigen mit zurückgelegten Ohren, und fast geschlossenen Augen submissives Verhalten. Beide starren sich an, bis ein Tier aufgibt. Auffällig ist die fast völlige Inaktivität der Gegner. Beiden Kampfarten ist gemein, dass dabei laut gekeckert wird oder laute „Mii - Laute“ ausgestoßen werden. Kämpfe wurden häufig lautstark durchgeführt.

Waren nur wenige Daten vorhanden, wurde Aggressions- und Kampfverhalten summiert unter „Aggressionsverhalten“ im Ergebnisteil abgehandelt. Dies ist dann aber explizit vermerkt.

Imponierende Körperkontakte

Es handelt sich um Körperkontakte, die bei Aggressions- und Kampfverhalten auftreten können. Die Daten stammen aus den Annäherungsprotokollen. Details siehe unter 2.1.2.1 Körperkontakte.

2.2 Avisuelle Kommunikation

2.2.1 Markierungsverhalten

Summiert wurde Verhalten, das sowohl die geruchliche Kontrolle von Urin, Kot und Markierungsstellen beinhaltet, ohne selbst zu Markieren, als auch erstmaliges Markieren und Mehrfachmarkierungen über Urin und Kot.

2.2.1.1 Markierungsarten

Urin und Kot enthält immer mittels Duftstoffen Informationen, sowohl für das harnende oder kotende Tier selbst und für seine Artgenossen.

Mögliche Markierungsarten waren:

- ◆ Urinieren (UR) ◆ Koten (KO)
- ◆ Urinmarkieren mit erhobenem Bein (RLU) ◆ Urinmarkieren im Handstand (HU)
- ◆ Urinmarkieren mit nach hinten abgestellten Hinterbeinen (FLU).

Es wurde unterschieden zwischen Urinieren, bei dem die Blase entleert wird und Urinmarkieren, bei dem wenige Tropfen Urin gezielt abgesetzt werden.

Analog dazu wurde zwischen Urinierstellen (UR – Stellen) und urinmarkierten Stellen unterschieden.

FLU zeigten erwachsene Rüden als Markierungsverhalten, männliche Welpen bzw. Junghunde dagegen nur im Sinne von Urinieren.

2.2.1.2 Kontrolle von Markierungsstellen, ohne zu markieren

Das prüfende Tier wittert an Urin und Kot bzw. Gemischen daraus, ohne selbst zu markieren.

Vermerkt wurde, welches Tier die Stelle geruchlich prüfte und von wem der Urin bzw. Kot stammte. Handelte es sich um ein Gemisch aus Urin, wurde das Tier angegeben, das zuletzt zu diesem Gemisch beigetragen hatte. Handelte es sich um ein Uringemisch auf Kot, wurde vermerkt von wem der Kot stammte und welcher Wildhund als letztes darauf Urin abgegeben hatte. War nicht bekannt, von wem der Kot stammte, wurde er unter „von unbekannter Herkunft“ notiert.

2.2.1.3 Latrinenbildung

Es wurden nur Stellen berücksichtigt an denen Koten bzw. Urinieren stattfand, nicht jedoch Stellen, die mit Urin markiert waren.

Berücksichtigt wurden nur sofortiges Koten oder Urinieren nach einer geruchlichen Prüfung der Stelle, da eine zeitversetzte Abgabe dann an einem anderen Ort stattfindet und nicht zur Latrinenbildung beiträgt.

2.2.1.4 Markierungsverhalten über Urin

Markieren über Urin erfolgte stets mit Urin. Es wurde vom Weibchen im Handstand (HU) oder mit erhobenem Bein (RLU) und vom Rüden mit erhobenem Bein (RLU) markiert oder durch FLU, wobei die Hinterbeine nach hinten weggestellt sind.

Notiert wurde das markierende Tier.

Es wurde unterschieden in sofortiges und späteres Markieren:

- ◆ Sofort: die Markierung erfolgte unmittelbar nach der vorherigen.
- ◆ Später: die Markierung fand mehr als eine halbe Minute nach der vorangegangenen statt.

Unterschieden wurde, ob die Stelle frisch war (nicht markiert) oder ob schon darüber markiert worden war und damit ein Uringemisch vorlag. Bei derartigen Mehrfachmarkierungen wurde notiert, von wem der letzte Urin stammte.

Verging mehr als eine Stunde zwischen zwei Markierungen oder war die Beobachtung in der Zwischenzeit unterbrochen worden, wurde die folgende Markierung vermerkt unter „über Gemisch von“, wobei die Tiere aufgelistet wurden, die dort markiert hatten, z. B. „Gemisch Alphapaar“.

2.2.1.5 Markierungsverhalten über Kot

Kot wurde nur mit Urin markiert. Dies erfolgte mit denselben Körperhaltungen wie beim Markieren über Urin (siehe 2.2.1.4).

Notiert wurde welches Tier markierte und auf wessen Kot. War nicht bekannt, von wem der Kot stammte, wurde er als „von unbekannter Herkunft“ notiert.

Es wurde dabei unterschieden in sofortiges und späteres Markieren (siehe 2.2.1.4).

Unterschieden wurde, ob der Kot frisch war (nicht markiert) oder ob schon darüber markiert worden war und damit ein Uringemisch vorlag. Bei derartigen Mehrfachmarkierungen wurde notiert, von wem der letzte Urin stammte und über wessen Kot markiert wurde.

Verging mehr als eine Stunde zwischen zwei Markierungen oder war die Beobachtung in der Zwischenzeit unterbrochen worden, wurde die folgende Markierung vermerkt unter „über Gemisch von“, wobei die Tiere aufgelistet wurden, die dort markiert hatten, z. B. „Gemisch Alphapaar“ sowie von wem der betreffende Kotstrang stammte.

2.2.2 Glockenlaute

Es wurde notiert, welches Tier die Glockenlaute äußerte.

Als Reaktion der Artgenossen war möglich:

- ◆ Antwortwinseln
- ◆ Glockenlaute
- ◆ Hinlaufen
- ◆ keine Reaktion

War ein Artgenosse nicht zu sehen, das heißt eine mögliche Reaktion konnte deshalb nicht beobachtet werden, wurde „nicht sichtbar“ notiert.

Weiter wurde vermerkt, ob vor, bzw. bei Glockenlauten Sirenen von Einsatzfahrzeugen (Feuerwehr, Krankenwagen etc.) ertönten, die möglicherweise die Glockenlaute ausgelöst haben.

3. Ergebnisse

3.1 Rudelverhalten

3.1.1 Bildung der Rudel: Erste Beobachtungen

Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Beide Rüden hatten bei ihrer Ankunft bereits eine klare Rangfolge. Der dominante Rüde „Alex“ war an der waagrecht bis senkrecht getragenen Rute und dem federnden, aufrechten Gang eindeutig vom unterlegenen zweiten Rüden „Fossi“ zu unterscheiden. Dieser trug die Rute hängend bis seitlich gekrümmt bzw. unter den Bauch gezogen. Er lief geduckt, mit tief gesenktem Kopf und war nur selten außerhalb der Boxen im Außengehege zu sehen. Die Hündin „Dorre“ lief mit gehobener bis waagrechtlicher Rute und trug den Kopf aufrecht. Ihr Gang war federnd und schwungvoll. Diese Haltung behielt sie im gesamten Beobachtungszeitraum bei.

Erstes Annäherungsverhalten

Am ersten Tag mieden sich die Wildhunde. Am zweiten Tag gingen alle protokollierten gemischtgeschlechtlichen Annäherungsverhalten von der Hündin aus. Sie richtete sie bis auf einmal immer an den dominanten Rüden. Der zweite Rüde war jedoch nur selten im Außengehege zu sehen und wurde vom dominanten Rüden permanent vertrieben.

Erstes Körperkontaktverhalten

Der erste Körperkontakt fand am zweiten Tag (21.02.) des Zusammenlassens zwischen dem dominanten Rüden und der Hündin statt. Das Weibchen hatte zuvor einmal Vorderbeinstemmen gezeigt. Beide Tiere umkreisten sich mehrfach bevor der Rüde der Hündin ein Bein auf den Rücken auflegte und Aufreiten zeigte. Am 22. konnte ein erstes synthetisches Körperschütteln des dominanten Rüden und der Hündin beobachtet werden. Zum ersten Mal wurde zwischen den beiden ein Analwittern, ausgehend vom Weibchen, beim Rüden beobachtet. Ein erstes Kinnauflegen wurde am Tag darauf vom Rüden gezeigt. Das Weibchen präsentierte dem dominanten Rüden ihre Anogenitalregion.

Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Die Hündin „Nina“ traf als erstes in der neuen Anlage ein. Sie war die ersten zwei Tage tagsüber völlig inaktiv, lag tief im Dickicht und erkundete nur nachts das Gehege. Dies war an Laufspuren im Gras eindeutig belegbar. Ihre Schwester „Tanja“ wurde am fünften Tag zu ihr gesellt. Beide Tiere zogen sich in dichtes Unterholz zurück und blieben fast den ganzen Tag inaktiv. Sie lagen am Nachmittag mit Körperkontakt. Die folgenden Tage erkundeten sie gemeinsam die Anlage und ruhten viel mit Körperkontakt. „Nina“ dominierte ihre Schwester „Tanja“ von Anfang an.

Am 19. Juli 2001 übersiedelten beide Rüden aus dem Kleingehege in die Freianlage. Der Rüde „Alex“ dominierte weiterhin den Rüden „Fossi“.

Erstes Annäherungsverhalten

Alle vier Tiere zeigten Fluchtverhalten unmittelbar nach dem Zusammenlassen am 19. Juli. Dabei flohen die Weibchen gemeinsam und die Rüden gemeinsam. Zur Fütterung betraten beide Hündinnen und der zweite Rüde die Schleuse und fraßen dort.

Erste Annäherungsverhalten, als die Hunde zur Ruhe kamen, gingen von den Weibchen aus. Die Alphahündin zeigte imponierende Körperkontakte gegen den Alpharüden (Hüfttrepeln, Aufreiten), der Rüde ignorierte sie. Dem zweiten Rüden gegenüber zeigte sie nur leichtes Imponierverhalten mit waagrecht abgestellter Rute und einer gestreckten Körperhaltung. Auch die zweite Hündin suchte Kontakt zu den Rüden und imponierte beiden durch Aufreiten und Aufstellen der Pfoten auf den Rücken.

Im Verlauf des Nachmittags zeigten beide Hündinnen wiederholt Imponierverhalten vor beiden Rüden. Die Männchen ruhten und waren selbst nicht aktiv. Im Lauf des Abends konzentrierten sich die Annäherungen beider Weibchen auf den Alpharüden.

Erstes Körperkontaktverhalten

Erste Körperkontakte gingen von den Weibchen aus. Sie zeigten zunächst imponierendes Einschüchterungsverhalten und näherten sich dann bis zum Körperkontakt an. Dies geschah bereits am ersten gemeinsamen Nachmittag.

Der Rüde Alex ruhte abends bei den Weibchen in der Nähe, der zweite Rüde lag mehr als zehn Meter entfernt allein.

In den folgenden Tagen hielt sich der zweite Rüde abseits, er wurde wiederholt von beiden Weibchen aufgesucht, die sich kurz neben ihn legten und ihn dann wieder allein ruhen ließen. Der Alpharüde dagegen hielt sich in den Ruhephasen bei den Weibchen auf bzw. beide Weibchen bei ihm.

Ergebnis der Partnerwahl beim Rothund:

In den neu gebildeten Rudeln wählten die ranghöchsten Weibchen („Dorre“ und „Nina“) das jeweils ranghöchste Männchen „Alex“ als Partner. Die ersten Annäherungsverhalten gingen jeweils von den Hündinnen aus. Die ersten Körperkontaktverhalten kamen von beiden Geschlechtern.

In den ersten Tagen traten verschiedenste soziopositive und sozionegative Verhaltensweisen auf, die in den folgenden Kapiteln aufgeführt sind.

Zur besseren Übersicht sind jedoch die Ergebnisse, die die ersten Tage nach der Rudelbildung umfassen, hier kurz summiert dargestellt.

Ergebnis der ersten Tage nach der Rudelbildung

Wie hypothetisch angenommen fanden geruchliche Prüfungen in den ersten Tagen vermehrt zwischen den Alphatieren statt und zwischen den Wildhunden, die sich bisher nicht kannten. Es trat besonders bei der Rudelneubildung auf. Belegen von Genitalien wurde am häufigsten zwischen den Alphatieren gesehen sowie bei den Hunden, die sich bisher nicht kannten. Das Verhalten ging häufig von den Weibchen aus.

Imponierverhalten trat fast nur zwischen den Alphatieren, d. h. Tieren gleichen Ranges bei der Paarbildung auf.

Anders als erwartet wurde das Lecken des Fanges von Artgenossen nicht spezifisch beim ersten Kennenlernen eingesetzt, sondern erst in etablierten Rudeln.

3.1.2 Soziopositives Verhalten

Unter soziopositiven Verhaltensweisen sind alle Verhalten aufgeführt, die das soziale Miteinander im Rudel durch positiv verstärkende oder durch submissiv beschwichtigende Aktionen erleichtern.

3.1.2.1 Stationäre Körperkontakte

Stationäre Körperkontakte traten auf, wenn beide Tiere standen, saßen oder lagen bzw. Kombinationen davon zeigten. (Paarungsaufforderungsverhalten, bei dem die Hündin mit dem Hinterteil an den Rumpf des Rüden gepresst steht, ist hier nicht erfasst).

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Insgesamt trat das Verhalten am häufigsten zwischen den Alphatieren auf.

Die Alphahündin nahm signifikant häufiger zu ihrem Partner Kontakt auf als er zu ihr ($p < 0,00001$, G-Test).

Hündin: Sie zeigte das Verhalten am Alpharüden 40 mal, am zweiten Rüden dreimal.

Alpharüde: Er hatte 20 mal stationären Körperkontakt mit der Hündin und 41 mal mit dem zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Es gingen von ihm drei derartige Körperkontaktverhalten mit der Hündin aus, er suchte jedoch nie solchen Kontakt zum Alpharüden.

Veränderungen im Jahresverlauf

Es zeigte sich keine allgemeine Tendenz einer generellen Ab- oder Zunahme mit der Gewöhnung der Tiere aneinander (Abb. 2).

Hündin: Bei ihr nahm die Kontaktrate zum Alpharüden im Beobachtungsverlauf ab.

Aufgrund der geringen Werte ist keine Aussage zu Tendenz zum zweiten Rüden möglich.

Alpharüde: Er zeigte gegenüber der Hündin keine eindeutige Tendenz im Jahresverlauf. Gegenüber dem zweiten Rüden zeigte er im letzten Block, Block III, einen starken Anstieg auf 0,39 Kontakte pro Stunde.

Zweiter Rüde: Er zeigte nur drei derartige Verhalten gegenüber der Hündin. Aufgrund der geringen Werte ist eine Aussage zur Tendenz nicht sinnvoll.

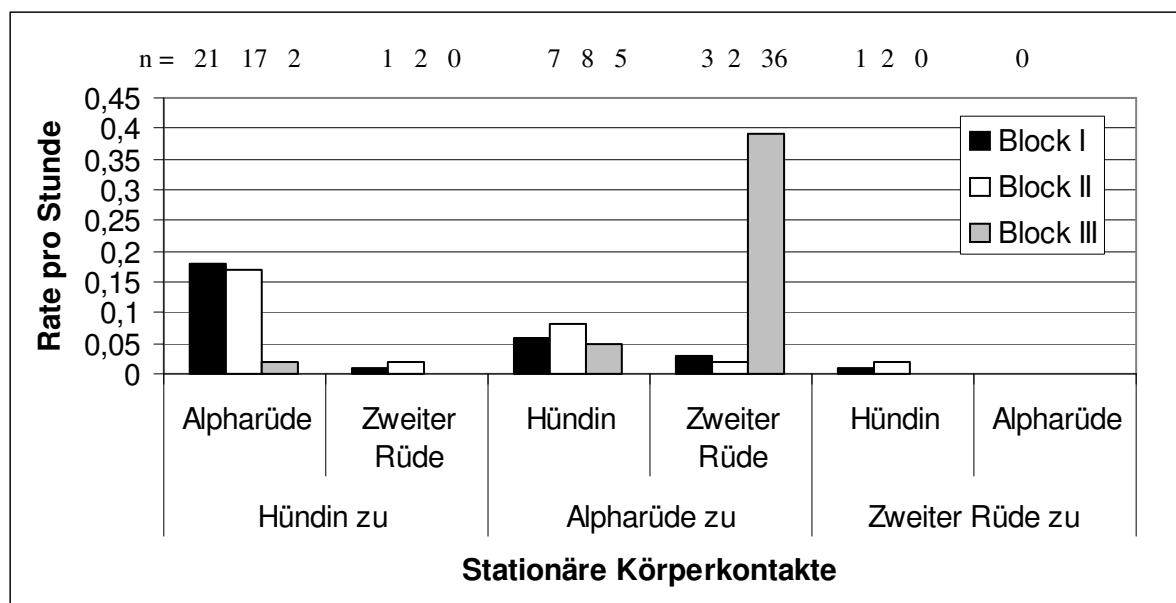


Abb. 2: Stationäre Körperkontakte zwischen den 2,1 Tieren im Kleingehege in Schwerin 2001. Aufgeführt ist das aktive Tier und zu wem es den Körperkontakt aufnahm.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Das Verhalten trat am häufigsten zwischen den Alphatieren auf. Insgesamt agierten die beiden Weibchen weit häufiger als die beiden Rüden. Beide Weibchen adressierten das Verhalten bevorzugt an den ranghöheren Rüden.

Keines der Alphatiere wählte signifikant häufiger den Partner. Beide Weibchen unterscheiden sich jedoch signifikant im prozentualen Anteil der Körperkontakte, den sie an den Alpharüden richteten ($p < 0,0001$, G-Test). Es ist ein allgemeiner Anstieg der Rate bei den Rudelmitgliedern zur Vorpaarungszeit (Block VII) hin zu erkennen (Abb.3).

Alphahündin: Sie zeigte das Verhalten insgesamt 319 mal: 57 mal an ihrer Schwester, 255 mal beim Alpharüden und siebenmal beim zweiten Rüden. Sie richtete insgesamt 79,9 % des Verhaltens an den Alpharüden.

Zweite Hündin: Sie zeigte 241 mal stationäres Körperkontaktverhalten bei Artgenossen. 103 mal richtete sie das Verhalten an die Alphahündin, 133 mal an den Alpharüden und fünfmal an den zweiten Rüden. Sie orientierte 55,2 % der Fälle auf den Alpharüden.

Alpharüde: Er nahm 128 mal stationäre Körperkontakte auf. 98 Ereignisse entfallen auf die Alphahündin (76,6 %), 17 auf die zweite Hündin und 13 auf den zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Er zeigte nur insgesamt siebenmal eine derartige Kontaktaufnahme: zweimal bei der Alphahündin, viermal bei der zweiten Hündin und einmal beim Alpharüden.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Raten steigen bei den Rudelmitgliedern zur Vorpaarungszeit, dem Block VII, an.

Alphahündin: Sie zeigte im Block IV keine stationären Körperkontakte. Im weiteren Beobachtungsverlauf nahmen die Werte gegenüber dem Alpharüden zu und erreichten die höchste Anzahl ($n = 129$) und Rate (0,87) im letzten Block des Jahres (Abb. 3). Die höchsten Werte gegenüber ihrer Schwester lagen im Block VI und VII. Die Absolutwerte liegen allerdings mit $n = 26$ bzw. 25 Ereignissen weit unter denen gegen den Rüden mit $n = 79$ bzw. 129 Ereignissen. Den zweiten Rüden suchte sie dagegen nur in Block V viermal und im Block VI dreimal auf. Eine Tendenz ist nicht erkennbar.

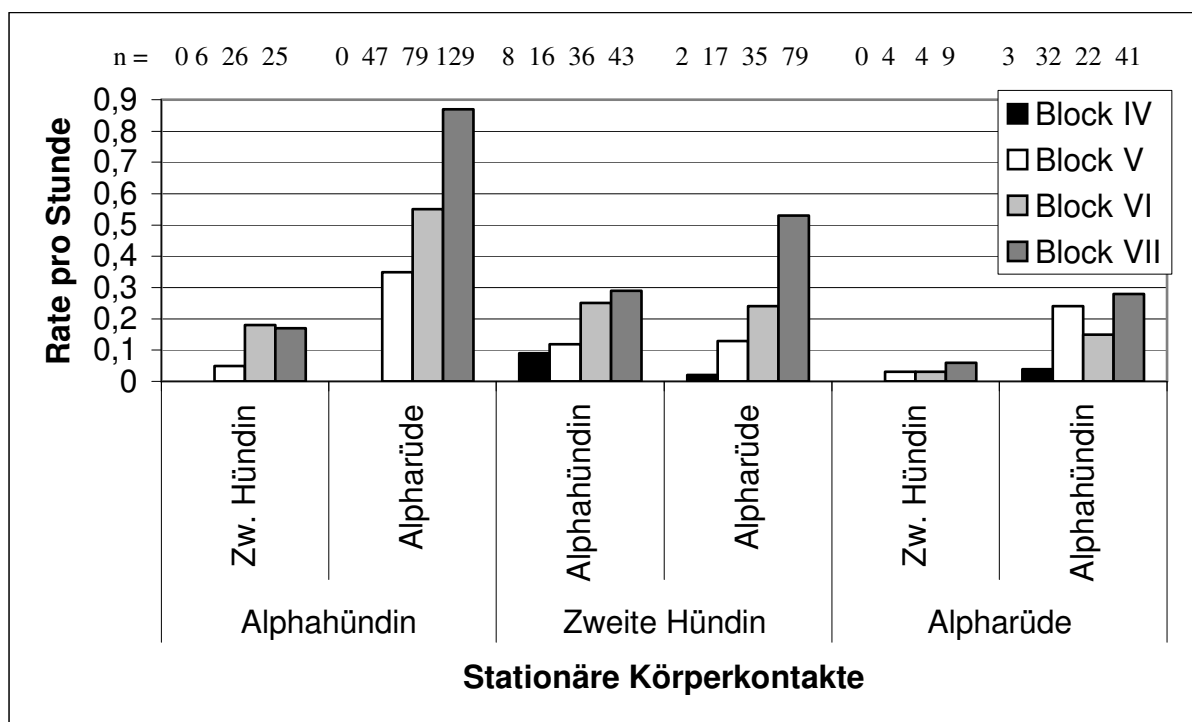


Abb. 3: Stationäre Körperkontakte zwischen den Tieren in der Freianlage Schwerin 2001. Aufgeführt ist das aktive Tier und zu wem es den stationären Körperkontakt aufnahm. Werte des zweiten Rüden sind nicht enthalten.

Zweite Hündin: Sie zeigte von Beginn an stationäre Körperkontakte zu beiden Alphatieren.

Im gesamten Beobachtungsverlauf suchte sie immer häufiger zu beiden Kontakt, die höchsten Werte erzielte sie bei beiden im Block VII, der Vorpaarungszeit. Dabei suchte sie in diesem Block häufiger Kontakt zum Alpharüden (Rate: 0,53) als zur Alphahündin (Rate: 0,29). In beiden Blocks davor waren die Kontakte zu beiden Alphatieren gleich häufig (n = 16 bzw. 17 in Block V und n = 36 bzw. 35 im Block VI).

Alpharüde: Er zeigte bei der Alphahündin und dem zweiten Rüden bereits im ersten Beobachtungsblock stationäres Körperkontaktverhalten.

Die Rate gegenüber der Alphahündin stieg im Block V auf 0,24 (n = 32), fiel im Block VI wieder ab auf 0,15 (n = 22) und erreichte den maximalen Wert von 0,28 (n = 41) im Block VII. Die höchste Rate bei der zweiten Hündin erreichte er im letzten Block (Rate: 0,06, n = 9) aufgrund der insgesamt geringen Kontakte (n = 17) sind die Ergebnisse mit Vorsicht zu bewerten.

Zum zweiten Rüden hatte er 11 stationäre Körperkontakte im Block IV hergestellt und zwei im Block V. Danach war dies nicht mehr möglich.

Zweiter Rüde: Zur Alphahündin nahm er nur je einmal Kontakt in den ersten beiden Blöcken auf.

Die zweite Hündin suchte er viermal im Block V auf, nie sonst. Zum Alpharüden hatte er einmal im Block IV Kontakt.



Abb. 4: Beide Weibchen liegen mit Körperkontakt nebeneinander. Links: Die Berührung erfolgt nur mit den Hinterläufen. Rechts: Die Berührung erfolgt mit dem ganzen Körper. Die zweite Hündin ruht mit dem Kopf auf der Alphahündin.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Die häufigsten Kontakte fanden zwischen dem Alphapaar statt. Der rangniedrige Rüde orientierte sein Verhalten auf die Hündin. Beide Alphatiere unterschieden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil der Körperkontakte, den sie an den Partner richteten.

Hündin: Sie zeigte das Verhalten insgesamt 207 mal: am Alpharüden 176 mal (85,0 %), gegenüber dem zweiten Rüden 31 mal.

Alpharüde: Er hatte 133 mal stationären Körperkontakt mit der Hündin und 28 mal mit dem zweiten Rüden. 82,6 % des Verhaltens adressierte er an die Hündin.

Zweiter Rüde: Von ihm gingen elf derartige Körperkontaktverhalten aus: zehn mit der Hündin und einmal mit dem Alpharüden. 90,1 % des Verhaltens war auf die Hündin orientiert.

Veränderungen im Jahresverlauf

Im Block II a erfolgte am ersten Tag mittags die Separierung des zweiten Rüden. Danach war Ruhen bzw. Verharren mit Körperkontakt zwischen ihm und den Alphatieren nicht mehr möglich. Die Kontaktwerte zum zweiten Rüden fallen deshalb bei beiden Alphatieren im Block II (a und b) ab. Insgesamt steigen bei der Hündin die Werte gegenüber ihrem Partner im Beobachtungszeitraum an.

Alphatiere: Bei beiden Alphatieren steigt die Rate mit der Abtrennung des zweiten Rüden gegenüber dem Partner an. Die Raten lagen bei 0,7 versus 0,95 bei der Hündin und bei 0,33 versus 0,65 beim Rüden (Werte für gesamte Blocks, das heißt für Block I und II).

Während bei der Hündin die höchste Kontaktrate im Block II b zu beobachten war (Rate: 1,01, n = 134), lag das Maximum des Rüden in der Trennungswoche (Block II a: Rate 1,02, n = 29). In den folgenden Wochen der Separierung (Block II b) fiel der Wert auf 0,57 (n = 76). Am Tag der Trennung (erster Tag von Block II a) hatte die Hündin sechsmal derartigen Kontakt zum zweiten Rüden

Zweiter Rüde: Er hatte fünfmal im Block I und fünfmal am Tag der Trennung Kontakt mit der Alphahündin. Danach war kein Kontakt mehr mit ihr möglich. Mit dem Alpharüden kam es einmal am Tag der Trennung zu derartigem Kontakt, danach nicht mehr.

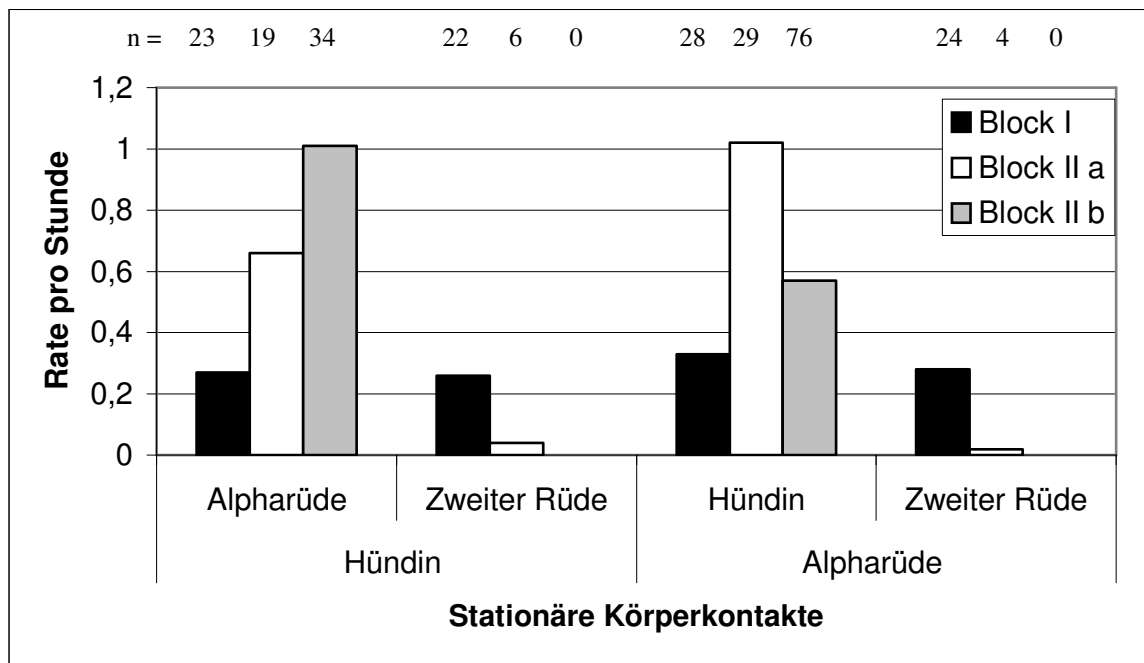


Abb. 5: Stationäre Körperkontakte zwischen den Tieren in Magdeburg 2002.

Aufgeführt ist das aktive Tier und zu wem es den Körperkontakt aufnahm.

Das Verhalten des zweiten Rüden ist nicht mit aufgeführt. Ab Block II a war der zweite Rüde vom Alphapaar dauerhaft separiert.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Beide Weibchen zeigten weit höhere Werte als der Rüde. Beide Hündinnen orientierten ihr Verhalten hauptsächlich auf den Rüden und nicht auf die Schwester.

Beide Alphatiere unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der Körperkontakte, den sie an den Partner richteten ($p < 0,0001$, G-Test).

Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der Körperkontakte, den sie an den Alpharüden richteten ($p < 0,0001$, G-Test).

Während das Maximum der Kontakte zum Rüden bei der Alphahündin in ihrer Paarungszeit lag, suchte die zweite Hündin vermehrten Kontakt während der Trächtigkeitsphase (in der sie jedoch ggf. selbst läufig war).

Alphahündin: Sie zeigte 673 mal stationäres Körperkontaktverhalten bei Artgenossen. 121 mal richtete sie das Verhalten an die zweite Hündin und 552 mal an den Alpharüden.

Sie orientierte 84,0 % der Fälle auf den Alpharüden.

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten insgesamt 626 mal: 189 mal bei ihrer Schwester und 437 mal (69,8 %) beim Alpharüden.

Alpharüde: Er nahm 221 mal stationäre Körperkontakte zu Artgenossen auf. 147 Ereignisse entfallen auf die Alphahündin (66,5 %) und 74 auf die zweite Hündin.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Kontakte zum Alpharüden zeigten ein Maximum bei der Alphahündin in der Paarungszeit und bei der zweiten Hündin in der Trächtigkeitsphase. Die höchste Rate zwischen den Weibchen lag in der Trächtigkeitsphase. Der Rüde zeigte keine Tendenz im Jahresverlauf.

Alphahündin: Im Verlauf des Jahres nahm die Rate der stationären Körperkontakte zum Rüden ab. Die maximale Rate lag mit 1,54 (n = 119) in der Paarungszeit. Danach fiel die Rate auf 1,22 (n = 297) während der Trächtigkeit ab und ging auf 0,72 (n = 136) in der Aufzucht zurück.

Die häufigsten Kontakte hatte sie zu ihrer Schwester in der Trächtigkeitsphase (Rate 0,31, n = 75), die zweithöchste Rate entfiel auf die Aufzucht (Rate: 0,21, n = 39) der niedrigste Wert (n = 7) lag in der Paarungszeit (Abb. 6).

Zweite Hündin: Sie zeigte bei beiden Artgenossen die höchste Rate jeweils in der Trächtigkeitsphase. Die Kontakte mit der Alphahündin stiegen von der Paarungszeit (Rate: 0,26, n = 20) auf 0,53 (n = 128) in der Trächtigkeitsphase an, und fielen auf eine Rate von 0,21 (n = 41) in der Aufzucht. Zum Rüden hatte sie in der Paarungszeit 50 stationäre Kontakte (Rate 0,65), der Wert stieg auf 259 (Rate: 1,07) und fiel auf 128 (Rate 0,68).

Alpharüde: Er zeigte der Alphahündin gegenüber in allen drei Blöcken fast gleich hohe Raten (0,30 während der Paarungszeit versus 0,29 in der Trächtigkeitsphase bzw. 0,29 im Block Aufzucht). Mit der zweiten Hündin kam es von ihm aus nur zweimal zu stationären Körperkontakten in der Paarungszeit, während der Trächtigkeitsphase stieg die Rate auf 0,16 (n = 40) und danach auf 0,17 (n = 32).

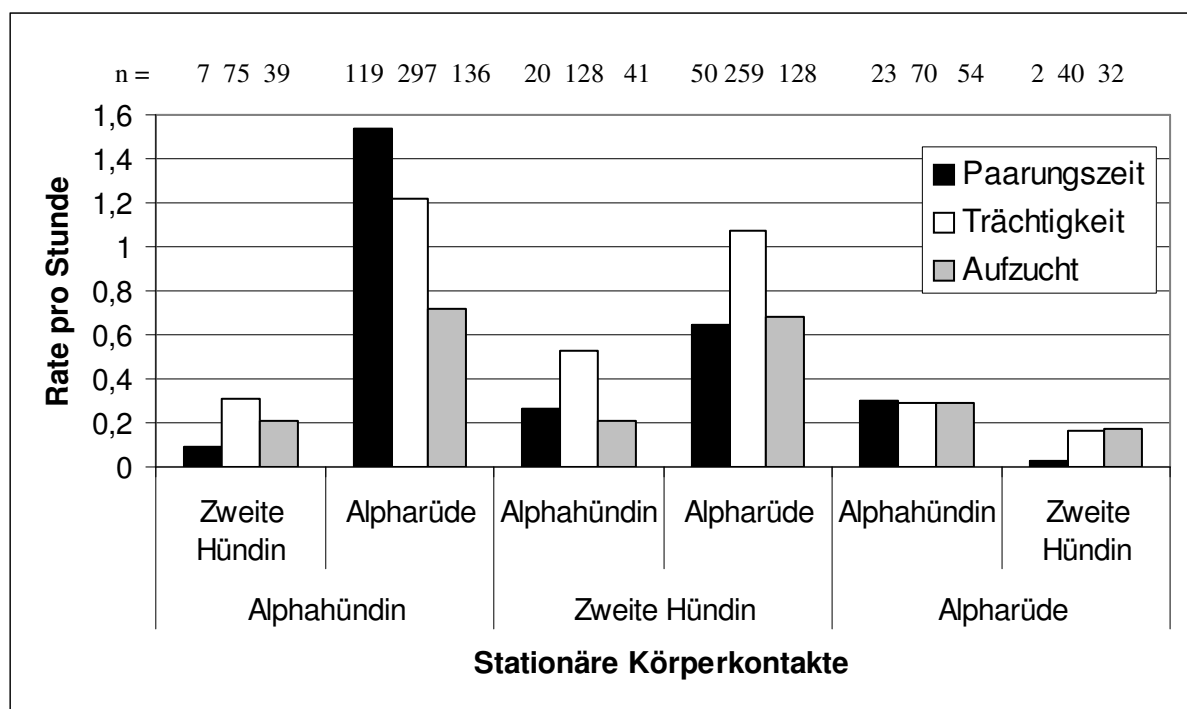


Abb. 6: Stationäre Körperkontakte zwischen den 1,2 Tieren in Schwerin 2002.

Aufgeführt ist das aktive Tier und zu wem es den Körperkontakt aufnahm.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Wie im Jahr zuvor fanden die meisten Kontakte zwischen den Alphatieren statt, wobei die Alphahündin häufiger zu ihm Kontakt aufnahm als er zu ihr (Abb. 7). Wiederum agierten beide Hündinnen häufiger als der Rüde. Beide Alphatiere unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der Körperkontakte, den sie an den Partner richteten ($p < 0,0001$, G-Test). Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der Körperkontakte, den sie an den Alpharüden richteten ($p < 0,003$, G-Test).

Alphahündin: Von den insgesamt 350 stationären Körperkontakten entfielen 86,0 % (n = 301) auf den Rüden und 49 auf die zweite Hündin.

Zweite Hündin: Sie zeigte 300 mal stationäres Körperkontaktverhalten bei Artgenossen. 69 mal richtete sie das Verhalten an die Alphahündin, 231 mal an den Alpharüden. Sie orientierte 77,0 % auf den Alpharüden.

Alpharüde: Er nahm 248 mal stationäre Körperkontakte zu Artgenossen auf. 184 Ereignisse entfielen auf die Alphahündin (64,8 %) und 64 auf die zweite Hündin.

Veränderungen im Jahresverlauf

Insgesamt zeigen alle drei Tiere gegenüber den Artgenossen die höchsten Raten jeweils in der Trächtigkeitsphase. Beide Weibchen zeigen in jedem Block gegenüber dem Rüden die höchsten Werte und nicht gegenüber dem Schwestertier. Bei allen drei Tieren fallen die Raten im gesamten Beobachtungszeitraum ab. Die häufigsten Kontakte gab es damit in der Trächtigkeitsphase, während der Aufzucht I fallen die Werte (bis auf eine Ausnahme: beim Rüden ist die Anzahl der Kontakte zur zweiten Hündin im Block Trächtigkeit und Aufzucht I gleich groß, n = 2) auf weniger als die Hälfte. Die niedrigsten Werte fallen in die Aufzucht.

Alphahündin: Mit 248 stationären Körperkontakten hatte sie während ihrer Trächtigkeit mehr als siebeneinhalb mal häufiger Kontakte zum Rüden als zu ihrer Schwester (n = 33) (Abb. 7).

Zweite Hündin: Sie hatte in der Trächtigkeitsphase 170 mal stationären Kontakt mit dem Rüden hergestellt und 44 mal zu ihrer Schwester. Auch in den beiden folgenden Blöcken hatte sie häufiger Kontakt zum Rüden gesucht als zur Alphahündin (43 versus 18 Ereignisse in der Aufzucht I, 18 versus 7 in der Aufzucht II)

Alpharüde: Während der Trächtigkeitsphase hatte er 139 mal mit der Alphahündin jedoch nur 27 mal mit der zweiten Hündin stationären Kontakt aufgenommen. Während der Aufzucht I war er mit 36 mal etwas häufiger bei der Alphahündin als bei der zweiten Hündin (n = 27) im stationären Körperkontakt anzutreffen.

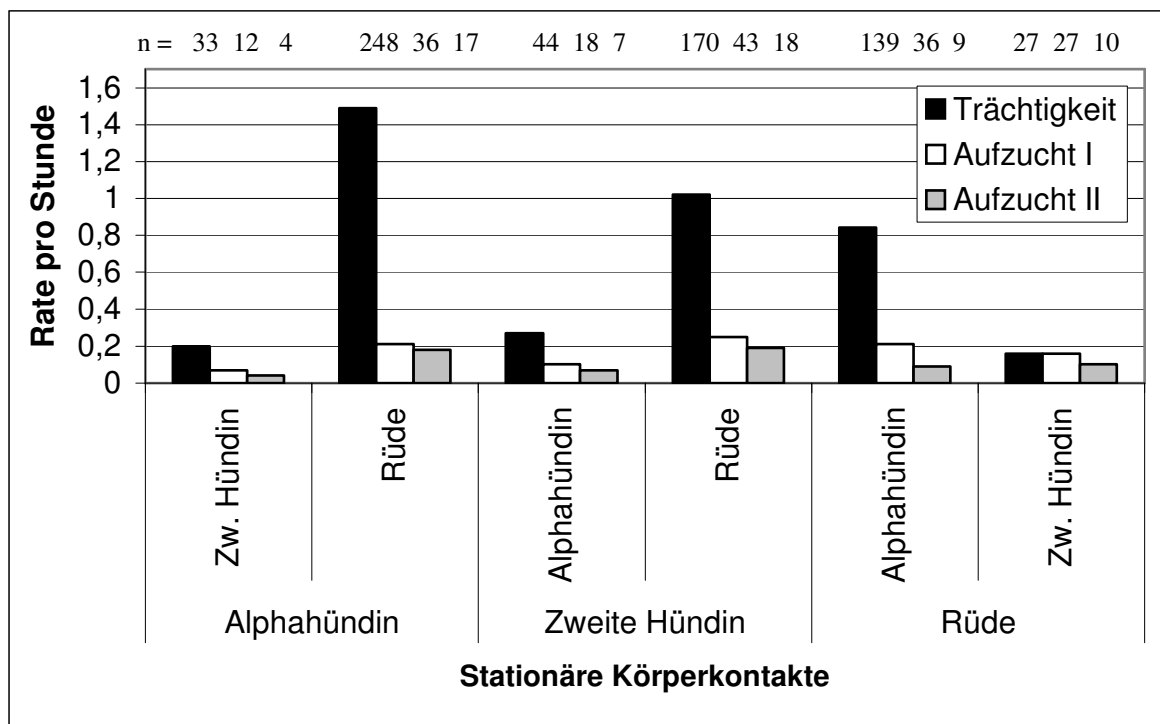


Abb. 7: Stationäre Körperkontakte zwischen den 1,2 Tieren in Schwerin 2003.

Aufgeführt ist das aktive Tier und zu wem es den Körperkontakt aufnahm.

Ergebnis: Wie hypothetisch angenommen, hielten die Alphiere am häufigsten stationäre Körperkontakte zueinander aufrecht. Zur Vorpaarungszeit hin suchte auch die zweite Hündin vermehrt Kontakt zum Rüden.

3.1.2.2 Fanglecken

Das Belegen von Lefzen ist ursprünglich ein Verhalten von Welpen, die um Futter betteln. Es findet sich bei vielen Caniden in ritualisierter Form als Beschwichtigungsverhalten. Das ebenfalls beim Rothund zu findende Belegen der eigenen Lefzen ist hier nicht mitaufgeführt.

Fanglecken wird als submissives Verhalten eingestuft.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Das Verhalten fand am häufigsten zwischen den Alphatieren statt.

Die Rüden orientierten das Verhalten nur auf das Weibchen.

Hündin: Sie orientierte das Belegen von Lefzen insgesamt 43 mal (97,7 %) auf den Alpharüden und einmal auf den zweiten Rüden.

Alpharüde: Er leckte ihr 43 mal die Lefzen und dem zweiten Rüden keinmal.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten viermal an der Hündin, nie am dominanten Rüden.

Veränderungen mit dem Jahresverlauf

Die Alphatiere zeigten beide ein Maximum in der Rate im Block II. Der zweite Rüde zeigte keine Tendenz. Das erste Mal leckte die Hündin ihrem Partner in der fünften gemeinsamen Woche die Lefzen. Er zeigte das Verhalten erstmals bei ihr in der sechsten Woche.

Beide Alphatiere weisen im Block I eine stündliche Rate von 0,11 (je n = 13) auf, der Wert steigt im Block II auf 0,29 (je n = 29) bei beiden an. Im Block III fällt er auf 0,01 (je n = 1) ab. Beide Alphatiere wiesen je Block dieselbe Anzahl von Verhalten auf.

Der zweite Rüde leckte ihr zweimal im Block I und zweimal im Block II die Lefzen.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Beide Weibchen fokussierten ihr Verhalten auf die Rüden, wobei beide den Alpharüden bevorzugten. Die Alphahündin richtete ihr Verhalten zu 69,6 %, ihre Schwester zu 62,1 % auf den Alpharüden. Beide Weibchen unterschieden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Alpharüden entfällt.

Insgesamt zeigten die Rüden das Verhalten seltener als die Weibchen. Beide Rüden zeigten das Verhalten nur an Weibchen.

Alphahündin: Sie zeigte das Verhalten insgesamt 23 mal: einmal an ihrer Schwester, 16 mal beim Alpharüden und sechsmal beim zweiten Rüden. Sie richtete insgesamt 95,7 % (n = 22) des Fangleckens an Rüden.

Zweite Hündin: Sie zeigte 29 mal ein Belegen des Fanges von Artgenossen. Zehnmal richtete sie das Verhalten an die Alphahündin, 18 mal an den Alpharüden und einmal an den zweiten Rüden. Sie orientierte 65,5 % (n = 19) der Fälle auf die Rüden.

Alpharüde: Er leckte 13 mal den Fang von Artgenossen. Sechs Ereignisse entfallen auf die Alphahündin und sieben auf die zweite Hündin. Er richtete das Verhalten zu 100 % auf Weibchen aus.

Zweiter Rüde: Er leckte je einmal den Fang bei jeder Hündin. Am Alpharüden zeigt er das Verhalten nicht. Er adressierte das Verhalten zu 100 % an Weibchen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Alphahündin erreichte im Block VI den Maximalwert von 0,07 Ereignissen pro Stunde. In den beiden letzten Blöcken leckte sie nur noch Rüden die Lefzen (Abb. 8).

Beim Alpharüden und der zweiten Hündin stiegen die Raten über den Beobachtungszeitraum an. Beide zeigten im Block VII, der Vorpaarungszeit, die höchsten Raten. Aufgrund der geringen Werte (n = 2) des zweiten Rüden sind keine Aussagen über Tendenzen machbar.

Alphahündin: Ihre maximale Rate im Block VI von 0,07 beinhaltet acht Kontakte zu ihrem Partner und zwei zum zweiten Rüden. In der anschließenden Vorpaarungszeit hatte sie ebenfalls nur noch zu den Rüden derartigen Kontakt: sieben zum Alpharüden und vier zum zweiten Rüden.

Zweite Hündin: In der Vorpaarungszeit leckte sie 14 mal dem Alpharüden und viermal ihrer dominanten Schwester submissiv die Lefzen. Sie erreicht in dieser Zeit ihre maximale Rate von 0,12. Dies ist der höchste Wert aller Rudelmitglieder.

Alpharüde: Sämtliche Ereignisse im Block VI und zwei in der Vorpaarungszeit waren an die zweite Hündin gerichtet. In der Vorpaarungszeit bevorzugte er mit fünf Leckverhalten jedoch seine Partnerin.

Zweiter Rüde: Aufgrund der geringen Ereignisse (pro Weibchen je einmal) ist keine jahreszeitliche Veränderung zu erkennen.

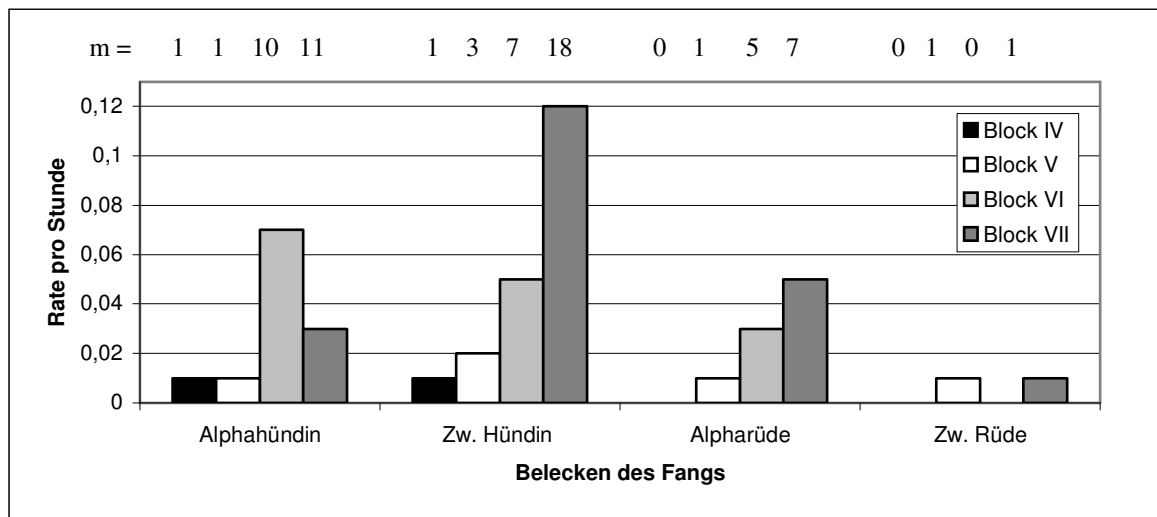


Abb. 8: Fanglecken von Artgenossen in der Freianlage (Schwerin) 2001. Aufgeführt ist das Tier, das einen Fang beleckt. Nicht aufgeführt ist, an welchem Artgenossen das Verhalten ausgeführt wird. Block VII beinhaltet die Vorpaarungszeit.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Das Verhalten trat am häufigsten zwischen den Alphatieren auf. Beide Rüden bevorzugten die Hündin als Adressat des Verhaltens (Abb. 9).

Hündin: Von den insgesamt 14 Verhalten führte sie 64,3 % ($n = 9$) am Alpharüden und fünf am zweiten Rüden durch.

Alpharüde: Er fokussierte 92,9 % ($n = 13$) des Leckens auf die Lefzen der Hündin. Einmal leckte er die Lefzenregion des zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Von den insgesamt 15 Ereignissen entfallen 86,7 % ($n = 13$) auf die Hündin. Dem Alpharüden leckte er zweimal die Lefzen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Mit der Separierung des zweiten Rüden ab Block II fallen Leckverhalten zwischen den Alphatieren und diesem Rüdem auf Null ab. Umgekehrt hielt der zweite Rüde das Lecken der Lefzen bei der Hündin durch das Gitter aufrecht (Abb. 9).

Alphahündin: Nach der Separierung leckte sie nur noch die Lefzen ihres Partners.

Die Rate im zweiten Block lag mit 0,03 jedoch unter der des Blocks I mit 0,05 (Abb. 9).

Alpharüde: Er zeigte im Block II eine höhere Rate (0,07 versus 0,02) gegenüber der Hündin als im Block I.

Zweiter Rüde: Er leckte im Block II der Hündin seltener die Lefzen. Durch das Trenngitter war dies allerdings nur schwer möglich. Aufgrund der insgesamt geringen Werte ist das Ergebnis mit Vorsicht zu bewerten. Auf eine statistische Berechnung wird deshalb verzichtet.

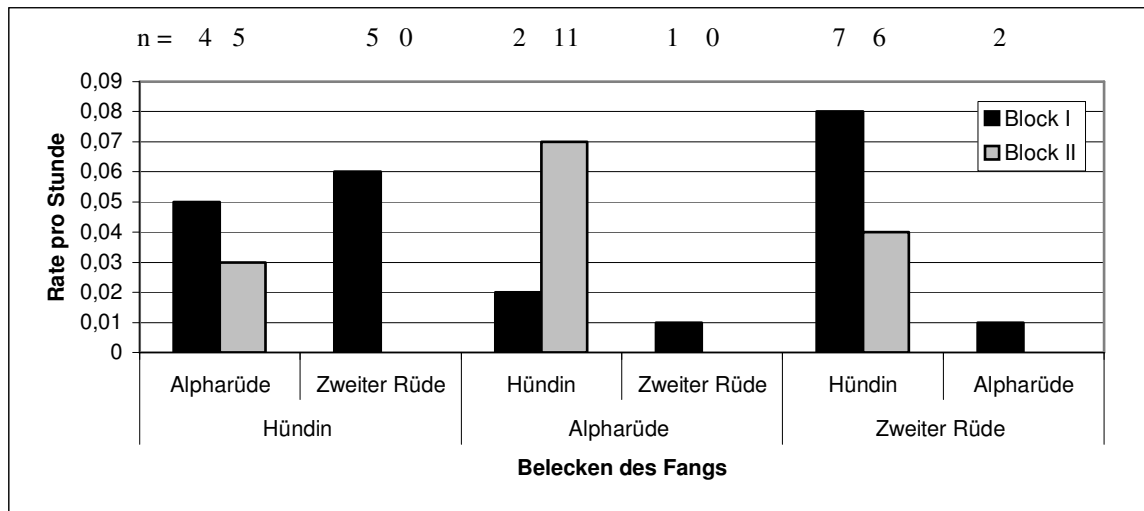


Abb. 9: Lecken des Fangs von Artgenossen in Magdeburg 2002. Im Block I waren alle drei Tiere zusammen in einer Anlage, ab Block II lebte der zweite Rüde getrennt.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Das Verhalten fand am häufigsten zwischen den Alphatieren statt. Dabei ging es meist von der Alphahündin aus. Die zweite Hündin richtete das Verhalten fast gleich häufig an die beiden Alphatiere. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der Orientierung auf den Rüden ($p < 0,0001$, G-Test). Aufgrund der geringen Werte des Rüden wird auf einen statistischen Vergleich seiner Daten verzichtet.

Alphahündin: Sie leckte insgesamt 44 mal die Leffenregion eines Artgenossen, davon entfielen 90,9 % ($n = 40$) auf den Rüden und vier Ereignisse auf die zweite Hündin.

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten 57 mal, 26 mal der Hündin und 31 mal (54,4 %) am des Rüden.

Alpharüde: „Alex“ leckte zweimal die Leffen der Alphahündin, nie der zweiten Hündin.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Werte aller drei Tiere erreichten ein Maximum in der Trächtigkeitsphase.

Die Raten in der Aufzucht liegen über denen der Paarungszeit (Abb. 10).

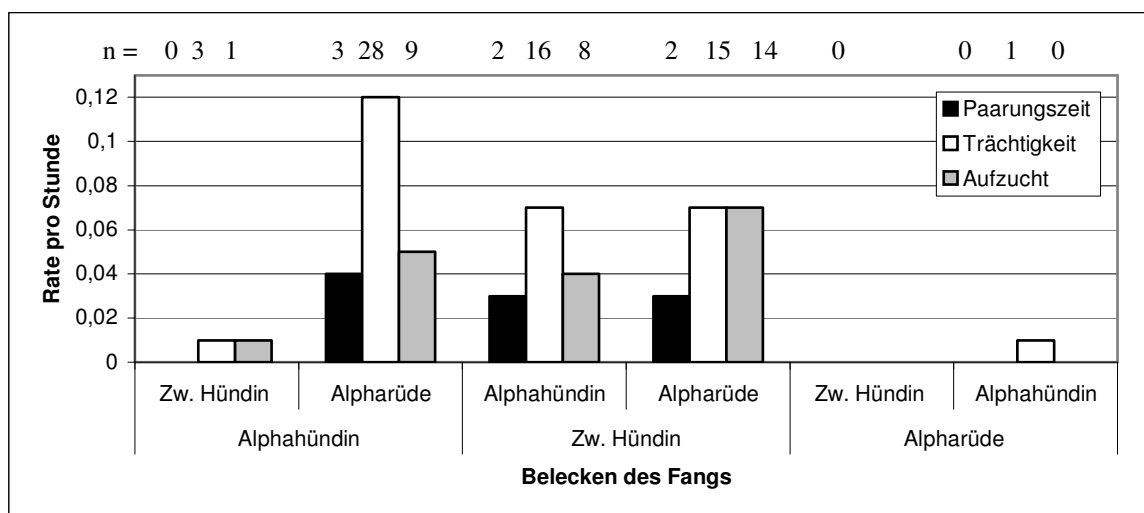


Abb. 10: Fanglecken von Artgenossen in der neuen Anlage in Schwerin 2002. Aufgeführt ist das Tier, das einen Fang beleckt, und an wen sich das Verhalten richtet.

Alphahündin: Sie zeigt die höchste Rate gegenüber dem Rüden während ihrer Trächtigkeit.

Zweite Hündin: Sie zeigt in der Phase der Trächtigkeit die höchste Rate gegenüber der trächtigen Alphahündin und die gleich hohe Rate (0,07) gegen den Alpharüden (Abb. 10). Während der Aufzucht behielt sie die Rate gegenüber dem Rüden bei, gegenüber der Alphahündin sank ihre Rate auf 0,04.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Das Verhalten trat zwischen den Alphasparten am häufigsten auf. Die zweite Hündin bevorzugte den Alpharüden. Das Alphapaar unterscheidet sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfiel. Beide Weibchen unterscheiden sich dagegen signifikant im prozentualen Anteil des Leckens an Lefzen des Rüden ($p < 0,00001$, G-Test).

Alphahündin: „Nina“ zeigte das Verhalten 59 mal, siebenmal an den Lefzen der zweiten Hündin und 52 mal (88,1 %) an denen des Rüden.

Zweite Hündin: Sie zeigte mit 110 Ereignissen den höchsten Wert der drei Rothunde. 60,9 % der Ereignisse ($n = 67$) entfielen auf die Alphahündin und 43 auf den Rüden.

Alpharüde: „Alex“ leckte seiner Partnerin 17 mal (81,0 %) die Lefzen und der zweiten Hündin viermal.

Veränderungen im Jahresverlauf

Alle drei Rothunde zeigen die höchsten Raten während der Trächtigkeit der Alphahündin. Im Verlauf der Aufzucht gibt es keine allgemeine Tendenz unter den Rudelmitgliedern.

Alphahündin: Während der Trächtigkeit zeigte sie eine höhere Rate gegen ihn als gegen ihrer Schwester.

Zweite Hündin: Sie leckte im Jahresverlauf immer seltener den Fang der Alphahündin (Abb. 11). Das Maximum lag dabei während der Trächtigkeit der Alphahündin. Gegenüber dem Rüden liegen die Werte in beiden Aufzuchtblöcken (Rate 0,08 bzw. 0,11) unter der Rate der Trächtigkeit (0,25).

Alpharüde: Er zeigt im gesamten Jahresverlauf eine geringere Rate als beide Weibchen. Die meisten Ereignisse ($n = 14$) fanden im ersten Block, der Trächtigkeit, gegenüber der Alphahündin statt. Während der Aufzucht zeigt er das Verhalten gegenüber dem Muttertier noch dreimal, gegenüber der zweiten Hündin nur einmal (Abb. 11).

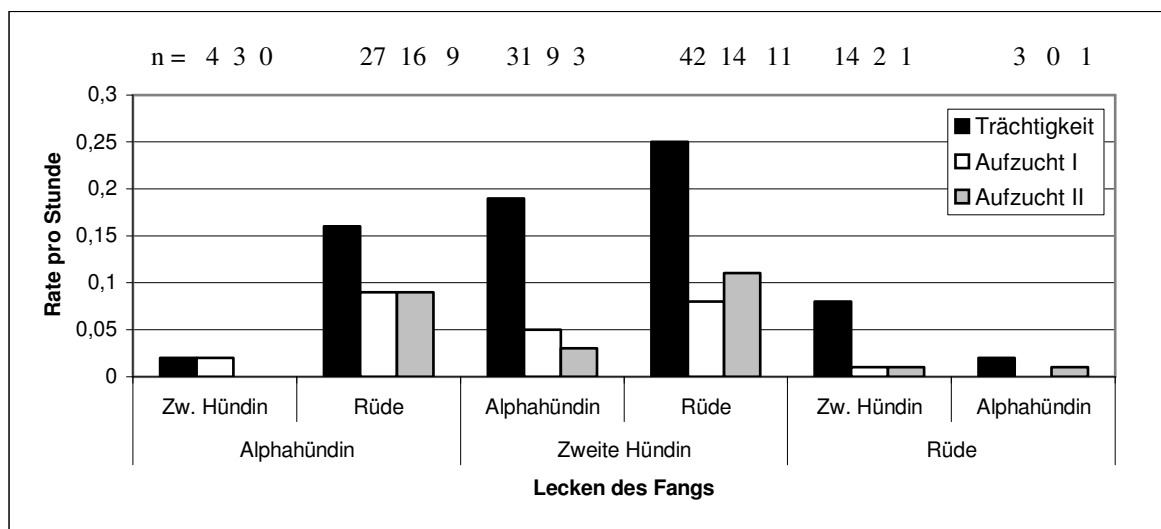


Abb. 11: Fanglecken von Artgenossen in der neuen Anlage in Schwerin 2003. Aufgeführt ist das Tier, das einen Fang beleckt, und an wen sich das Verhalten richtet.

Ergebnis: Das Belecken des Fanges spielt bei der Bildung des Alphapaars keine Rolle. Im Anschluss daran kommt es jedoch bei etablierten Alphapaaren häufiger zwischen den Partnern als zu anderen Artgenossen zum Fanglecken. Das jeweils rangniedrigere Tier eines Geschlechts sucht so vermehrt Kontakt zum ranghohen gegengeschlechtlichen Tier.

3.1.2.3 „Auf – die – Seite – legen“ vor Artgenossen

Die Rothunde legten sich direkt vor ihren Artgenossen in gestreckter Seitenlage ab.

Es konnte zum Körperkontakt beim Liegen kommen. Dabei berührte das liegende Tier den Artgenossen mit den Pfoten. Der Kopf wurde meist auf den Boden aufgelegt. Der Blick war vom Artgenossen weggerichtet, wenn das Verhalten im Kontext von Submissionsverhalten gezeigt wurde. Dabei zeigte der liegende Wildhund dann auch das sog. „submissive grin“, durch horizontales Zurückziehen der Lefzen. Die Ohren wurden dabei vom unterlegenen Tier zusammengeklappt seitlich an den Hals gelegt.

Im Anschluss an „auf – die – Seite – legen“ kann sich das Tier entfernen, so ruhend liegen bleiben oder spielerischen Körperkontakt mit dem Artgenossen suchen. Durch „Pföteln“, „Nase – Nase – Kontakte“ unter rhythmischem Winseln können sich Futterbetteln bzw. Begrüßungsverhalten anschließen. (Da Futterbetteln auch bei einer Begrüßung angewandt wird, wird das Verhalten im Folgenden unter „Begrüßung“ aufgelistet.)

Das Verhalten kann auch ein bereits liegendes Tier zeigen, wenn sich ein anderes nähert. „Auf – die – Seite – legen“ wird als submissives Verhalten eingestuft.



Abb.12: Die zweite Hündin legt sich vor der ruhenden Alphahündin ab und dreht sich auf den Rücken. Die Rute ist submissiv angezogen, der Blick jedoch der Alphahündin zugewandt. Die Alphahündin hat Blick und Ohren auf ihre Schwester gerichtet und den Kopf hoch erhoben. Das Verhalten ging in der nach der Aufnahme folgenden Situation in begrüßendes Futterbetteln über.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Das Verhalten fand häufig zwischen den Alphas statt bzw. zwischen beiden Rüden.

Hündin: Sie legte sich dreimal auf diese Weise vor dem Alpharüden ab, zweimal im spielerischen Kontext, einmal bei der Begrüßung am Morgen.

Alpharüde: Er zeigte das Verhalten zweimal vor der Hündin, beide Male im Spielkontext.

Zweiter Rüde: Er legte sich zwölfmal vor dem Alpharüden auf die Seite. Jedes Mal zeigte der Alpharüde dabei Drohverhalten vor bzw. auf dem zweiten Rüden. Neun der zwölf Ereignisse fanden im Block III statt.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Beide Alphatiere orientierten das Verhalten am häufigsten auf den Partner. Die zweite Hündin richtete ihr Verhalten bevorzugt an den dominanten Rüden.

Die Alphahündin zeigte das Verhalten sechsmal, die zweite Hündin 74 mal, der Alpharüde 54 mal und der zweite Rüde dreimal.

Die Alphatiere unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, in dem sie sich vor den Partner legten. Sie legten sich jedoch häufiger vor dem Partner ab als vor anderen Rudelmitgliedern. Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil des Verhaltens, den sie an den Alpharüden richteten. Sie richteten beide den Hauptteil ihres Verhaltens auf diesen Rüden aus.

Kein Rudelmitglied legte sich in dieser Weise vor den zweiten Rüden.

Alphahündin: Sie zeigte das Verhalten zweimal vor ihrer Schwester im Block VI in spielerischem Kontext. Gegenüber dem Alpharüden legte sie sich viermal ab, davon zweimal im Spielkontext und einmal bei der Begrüßung. Zu 66,7 % orientierte sie das Verhalten auf ihren Partner.

Zweite Hündin: Sie legte sich 24 mal vor die Alphahündin auf die Seite. 17 mal bei einer Begrüßungszeremonie/Futterbetteln, viermal beim Spiel und zweimal stark unterwürfig. Einmal war kein Kontext erkennbar.

Vor den Alpharüden legte sie sich 50 mal so ab, davon 33 mal bei einer Begrüßungszeremonie teils incl. Futterbetteln, sechsmal beim Spiel und dreimal stark unterwürfig. Acht Ereignisse entfielen auf die Kategorie „Sonstiges“. Insgesamt adressierte sie 67,6 % des Verhaltens an den Alpharüden.

Alpharüde: „Alex“ zeigte das Verhalten 38 mal vor der Alphahündin. Er legte sich 14 mal bei einer Begrüßungszeremonie, sechsmal beim Spiel und einmal stark unterwürfig vor ihr ab. 17 Ereignisse entfielen auf die Kategorie „Sonstiges“. Gegenüber der zweiten Hündin konnte es 16 mal beobachtet werden. Zehnmal bei der Begrüßung, einmal im spielerischen Kontext und fünf Ereignisse entfielen auf die Kategorie „Sonstiges“. Insgesamt adressierte er 70,4 % seines Verhaltens an die Alphahündin.

Zweiter Rüde: Er legte sich nur vor dem Alpharüden derartig ab. Insgesamt dreimal stark unterwürfig. Alle drei Ereignisse fanden im Block VI in der neuen Anlage statt.

Veränderungen im Jahresverlauf

Beim Kennenlernen (Block IV) zeigte nur die beiden rangniedrigen Tiere (Hündin und Rüde) das Verhalten überhaupt. Sie zeigten es gegenüber den Alphatieren (Abb. 13).

Nur die rangniedrigere Hündin zeigte im Jahresverlauf eine eindeutige Tendenz: Ihre Raten gegenüber beiden Alphatieren stieg zum Jahresende, d. h. zur Vorpaarungszeit an.

Die dominante Hündin und der zweite Rüde zeigten das Verhalten so selten, dass keine Aussagen zur Tendenz machbar sind. Der Alpharüde zeigte allgemein gegen beide Weibchen im Block VI und in der Vorpaarungszeit die höchsten Raten.

Alphahündin: Aufgrund der geringen Werte sind bei der Alphahündin keine eindeutigen Tendenzen im Jahresverlauf zu erkennen. Sie zeigte das Verhalten nur im Block VI gegenüber ihrer Schwester (Abb. 13). Vor dem Rüden legte sie sich erst ab dem zweiten Beobachtungsblock, Block V, so hin. Beide Male erfolgten in der letzten Woche dieses Blocks in spielerischem Kontext. Zu diesem Zeitpunkt waren die Wildhunde fünf Wochen gemeinsam in der Anlage.

Zweite Hündin: „Tanja“ legte sich im Jahresverlauf immer häufiger vor der Alphahündin und dem Alpharüden auf die Seite. Die höchsten Raten zeigte sie im Block VII am Jahresende (Rate 0,11, n = 14 bzw. 0,23 gegenüber dem Rüden, n = 33). Die zweite Hündin zeigte das Verhalten bereits im Block IV beim Kennenlernen. Beide Male erfolgten in der letzten Woche des Blocks, das heißt, die Tiere waren seit einer Woche zusammen und sie hatte sich stark submissiv je einmal vor jedes Alphatier hingelegt.

Alpharüde: Er legte sich vor der Alphahündin erstmals in Block V auf die Seite (n = 11). Bis zum Jahresende blieben die Anzahl und Raten pro Block fast gleich groß. Im letzten Block erfolgte ein Ratensprung von 0,08 (n = 12) auf 0,1 Verhaltensweisen pro Stunde (n = 15). Gegenüber der zweiten Hündin zeigte er insgesamt weniger häufig das Verhalten. Im Block V zum ersten Mal (n = 1), in der fünften gemeinsamen Woche. Die Rate stieg auf 0,05 und blieb auf dieser Höhe im Block VI und VII (n = 7 ; n = 8).

Zweiter Rüde: „Fossi“ zeigte das Verhalten nur im ersten Block, Block IV, und nur gegenüber dem Alpharüden.

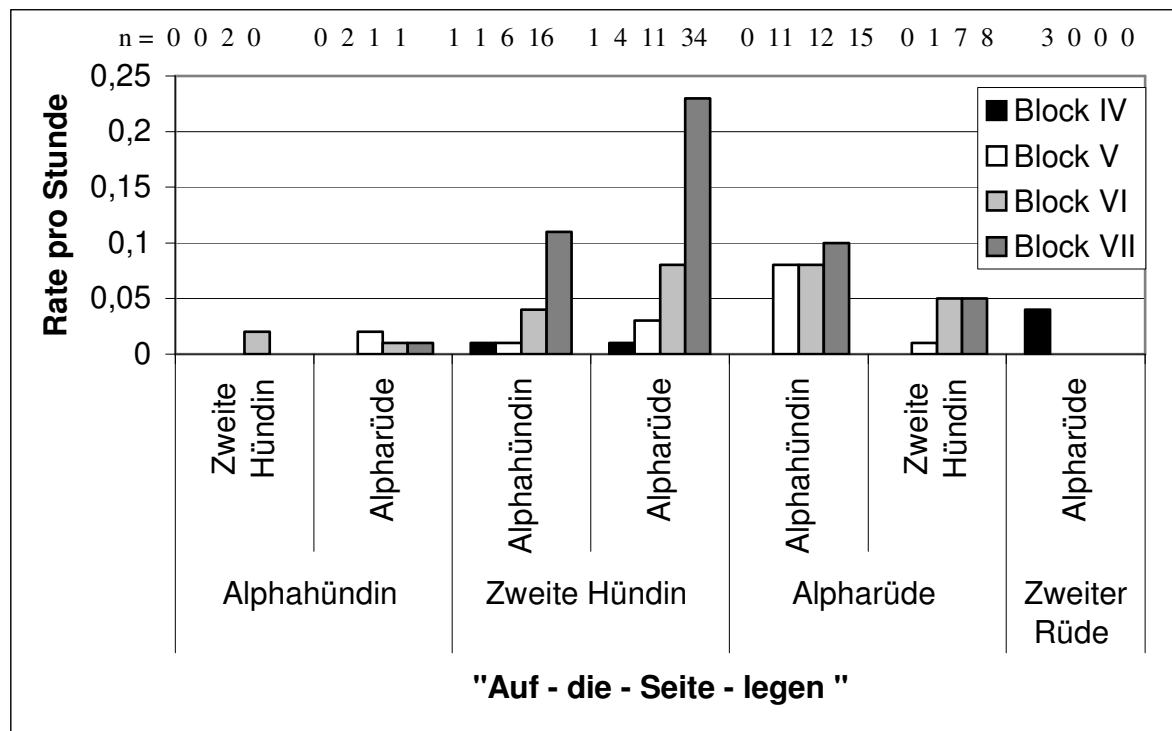


Abb. 13: „Auf – die – Seite – legen“ vor Artgenossen in Schwerin in der Freianlage 2001. Aufgeführt ist das sich ablegende Tier und vor wem es sich auf die Seite legte.

Ablegen vor mehrere Rudelmitglieder:

Die zweite Hündin legte sich insgesamt sechsmal auf die Seite vor das Alphapaar.

Dreimal bei der Begrüßung, einmal stark unterwürfig und zweimal in spielerischem Kontext. Das erste derartige Niederlegen – stark submissiv – zeigte sie in der letzten Woche von Block IV, der ersten gemeinsamen Woche in der neuen Anlage.

Insgesamt zwölfmal legte sich der Alpharüde derartig vor beide Weibchen hin.

Viermal bei der Begrüßung, sechsmal als sie ihn um Futter anbettelten, einmal im spielerischen Kontext und einmal ist der Kontext nicht eindeutig gewesen. Das Verhalten fand zum ersten Mal in der letzten Woche von Block VI statt. Die Tiere waren seit elf Wochen gemeinsam in der Anlage. Die Alphahündin und der zweite Rüde legten sich nie vor mehrere Wildhunde auf die Seite.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Die Alphiere legten sich häufiger vor ihrem Partner ab als vor dem zweiten Rüden.

Die Alphiere unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, in dem sie sich vor den Partner legten. Der Alpharüde unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil des Verhaltens, das er auf die Hündin orientierte, vom zweiten Rüden ($p < 0,01$, Fisher-Test).

Hündin: Sie legte sich insgesamt 35 mal auf die Seite, 32 mal (91,4 %) vor den Alpharüden und dreimal vor den zweiten Rüden. Sie legte sich vor ihrem Partner fünfmal bei der Begrüßung, 22 mal im Spielkontext und fünfmal bei sonstigen Ereignissen auf die Seite. Vor dem zweiten Rüden geschah das Ablegen zweimal bei der Begrüßung und einmal bei einem sonstigen Anlass.

Alpharüde: Er legte sich 28 mal vor die Hündin und nie vor dem zweiten Rüden auf die Seite. Das Ablegen vor seiner Partnerin erfolgte viermal bei der Begrüßung, dreimal submissiv, 12 mal im Spielkontext und sechsmal bei sonstigen Kontexten.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten siebenmal vor der Hündin und fünfmal vor dem Alpharüden. Er war dabei immer stark submissiv.

Veränderungen im Jahresverlauf

Aufgrund der Separierung des zweiten Rüden im Block II war ein „Auf – die – Seite – legen“ durch ihn bzw. vor ihm ab Block II b nicht mehr möglich.

Beide Alphatiere legten sich insgesamt nach der Separierung des rangniedrigen Rüden häufiger vor ihrem Partner ab als zuvor (Abb. 14).

Hündin: Sie zeigte die höchsten Raten gegenüber dem Alpharüden im Block I (Rate 0,16) und Block II b (Rate 0,15). Aufgrund der geringen Werte gegen den zweiten Rüden lassen sich keine Tendenzen erkennen.

Alpharüde: Er zeigte gegenüber der Hündin die höchste Rate (Rate 0,28) in der ersten Trennungswoche, Block II a (Abb. 14). Im weiteren Verlauf der Beobachtungszeit, im Block II b, blieb der Wert über dem Niveau von Block I (Rate 0,12 versus 0,05 im Block I).

Gegenüber dem zweiten Rüden zeigte er das Verhalten nie.

Zweiter Rüde: Aufgrund der Separierung vom Alphapaar in Block II a lassen sich keine Tendenzen feststellen.

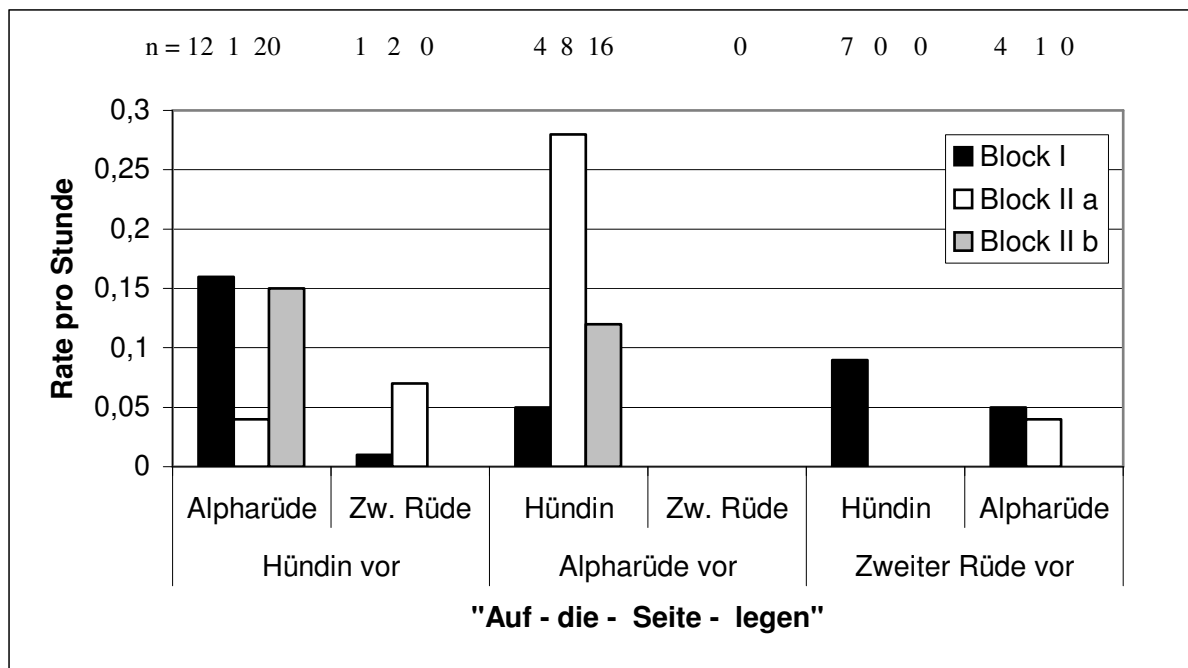


Abb. 14: „Auf – die - Seite – legen“ vor Artgenossen in Magdeburg 2002.

Aufgeführt ist das sich ablegende Tier und vor wem es sich auf die Seite legte.

Ablegen vor mehr als einem Artgenossen:

Die Hündin legte sich einmal beim Futterbetteln vor beiden Rüden auf die Seite.

Der zweite Rüde legte sich zweimal stark submissiv vor die beiden Alphatiere ab.

Der Alpharüde legte sich einmal vor der Hündin und dem zweiten Rüden bei einer Begrüßung auf die Seite.

Beide Alphatiere legten sich insgesamt fünfmal simultan mit dem Partner auf die Seite: zweimal bei der gegenseitigen Begrüßung, einmal in spielerischem Kontext und zweimal bei weiteren Anlässen

Die Hündin und der zweite Rüde legten sich einmal bei einer Begrüßung simultan voreinander auf die Seite.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Das Verhalten trat am häufigsten zwischen den Alphatieren auf. Die zweite Hündin adressierte das Verhalten zu gleichen Anteilen auf die Alphatiere.

Die Alphatiere unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, in dem sie sich vor den Partner legten. Sie legten sich jedoch häufiger vor dem Partner ab als vor anderen Rudelmitgliedern.

Beide Weibchen unterscheiden sich jedoch signifikant im prozentualen Anteil des Verhaltens, den sie an den Alpharüden richteten ($p < 0,001$, G-Test).

Alphahündin: Sie legte sich insgesamt 171 mal auf die Seite vor ihre Artgenossen. Dabei entfielen 67,3 % ($n = 115$) auf den Alpharüden und 56 Fälle auf ihre Schwester.

Vor dem Rüden erfolgte das Hinlegen 68 mal bei der Begrüßung, elfmal submissiv, 13 mal im Spielkontext, 15 mal vor bzw. nach der Paarung, achtmal in sonstigen Kontexten.

Das Ablegen vor ihrer Schwester erfolgte 38 mal bei der Begrüßung, 16 mal in spielerischem Kontext und zweimal bei sonstigen Anlässen.

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte das Verhalten 316 mal, zu 49,4 % orientierte sie ihr Verhalten an den Alpharüden ($n = 156$) und 160 mal an die Alphahündin.

Das Ablegen vor ihrer Schwester erfolgte 39 mal bei der Begrüßung, 87 mal stark submissiv, 22 mal in spielerischem Kontext, viermal bei der Paarungsaufforderungen der Alphahündin an den Rüden und achtmal bei sonstigen Anlässen.

Vor dem Rüden erfolgte das Hinlegen 56 mal bei der Begrüßung, 55 mal submissiv, 28 mal im Spielkontext, einmal bei Paarungsverhalten der Alphatiere und 15 mal in sonstigen Kontexten.

Alpharüde: Er zeigte 109 mal ein „Auf – die – Seite – legen“ vor den Weibchen. Den größten Anteil zeigte er vor seiner Partnerin ($n = 73$, 67,0 %), 36 mal legte er sich vor die zweite Hündin derartig hin. Das Ablegen vor seiner Partnerin erfolgte zehnmal bei der Begrüßung, 31 mal submissiv, 17 mal im Spielkontext, einmal bei einer Paarungsaufforderung an ihn und 14 mal bei sonstigen Kontexten. Vor der zweiten Hündin legte er sich siebenmal ab bei der Begrüßung, elfmal submissiv, zehnmal im spielerischen Kontext und achtmal bei sonstigen Anlässen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Bei allen drei Tieren lagen die höchsten Raten und die höchste Anzahl jeweils im Block Trächtigkeit (Abb. 15). Die Werte lagen in der Aufzucht über denen der Paarungszeit. Das Verhalten konnte in jeder Woche im gesamten Beobachtungsverlauf beobachtet werden.

Alphahündin: Sie zeigte ihrer Schwester gegenüber das Verhalten nur in der Trächtigkeit und während der Aufzucht, nicht jedoch während der Paarungszeit. Die Rate fiel von 0,21 ($n = 51$) auf 0,02 ($n = 5$) in der Aufzucht. Während der Paarungszeit legte sie sich siebenmal vor dem Rüden auf die Seite (Rate: 0,09), in der Trächtigkeitsphase stieg die Rate auf 0,37 ($n = 89$) und fiel in der Aufzucht auf 0,1 ($n = 19$).

Zweite Hündin: Sie weist von allen drei Tieren die höchsten Werte in der Paarungszeit gegenüber beiden Alphatieren auf. Sie legte sich vor der Alphahündin in der Paarungszeit 17 mal (Rate 0,22) auf die Seiten, während der Trächtigkeit 94 mal (Rate 0,39) und während der Aufzucht 49 mal (Rate 0,26). Vor dem Rüden legte sie sich in der Paarungszeit 19 mal (Rate 0,25) und während der Trächtigkeitsphase 79 mal (Rate 0,33). Der Wert fiel in der Aufzuchtphase auf eine Rate von 0,32 ($n = 60$).

Alpharüde: Während der Paarungszeit legte er sich nur vor der Alphahündin, nicht jedoch vor der zweiten Hündin auf die Seite. Vor der Alphahündin legte er sich in der Paarungszeit achtmal (Rate 0,1), während ihrer Trächtigkeit 41 mal (Rate 0,17) und während der Aufzucht 23 mal (Rate 0,12) auf die Seite. Vor der zweiten Hündin zeigte er derartiges Verhalten in der Trächtigkeitsphase 32 mal (Rate 0,13) und noch viermal während der Aufzucht (Rate 0,029).

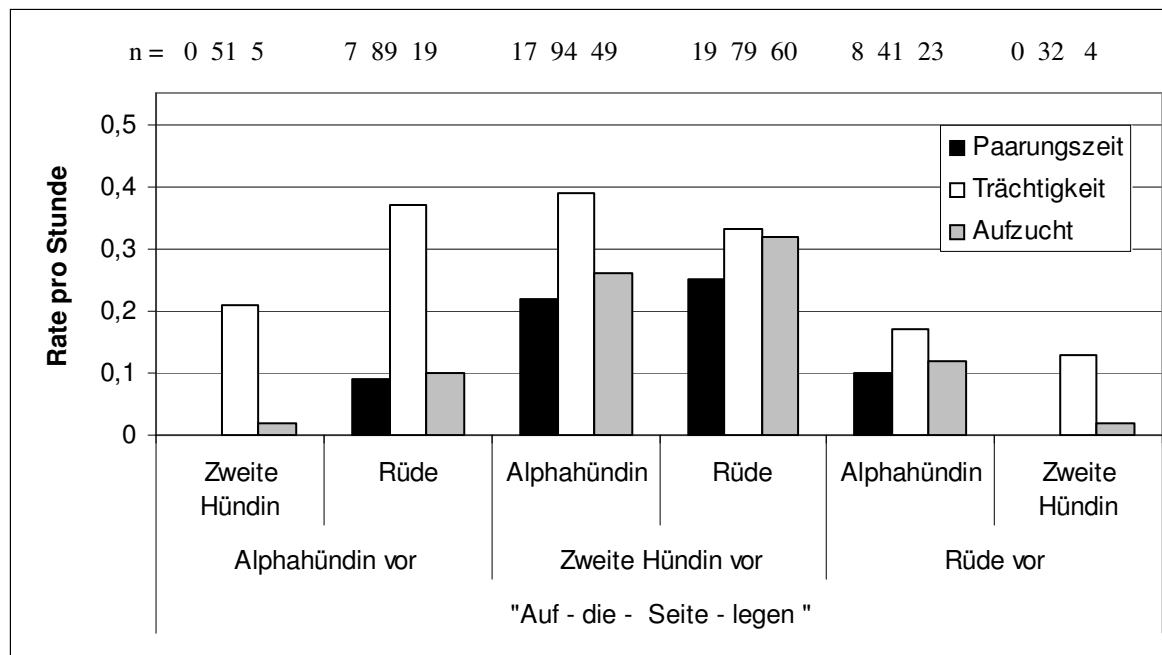


Abb. 15: „Auf – die – Seite – legen“ vor Artgenossen in der Freianlage (Schwerin) 2002. Aufgeführt ist das sich ablegende Tier und vor wem es sich auf die Seite legte.

Ablegen vor mehr als einem Artgenossen:

Die Alphahündin legte sich insgesamt 36 mal vor dem Rüden und der zweiten Hündin auf die Seite. 35 mal entfallen auf Begrüßungszeremonien mit Futterbetteln und einmal im spielerischen Kontext.

Die zweite Hündin legte sich insgesamt 96 mal vor beide Alphatiere. 34 mal bei der Begrüßung (incl. Futterbetteln), 18 mal stark submissiv, viermal in spielerischem Kontext, zweimal bei der Paarung der Alphatiere und achtmal in sonstigen Fällen.

Der Rüde legte sich vor beide Weibchen siebenmal: dreimal als sie Futterbetteln/ Begrüßung zeigten, dreimal submissiv und einmal bei einem sonstigen Anlass.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Das Verhalten wurde am häufigsten von den Alphatieren gegenüber ihrem Partner gezeigt. Die rangniedrige Hündin adressierte das Verhalten meistens an ihre dominante Schwester (Abb. 16).

Die Alphatiere unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, in dem sie sich vor den Partner legten. Sie legten sich jedoch häufiger vor dem Partner ab, als vor anderen Rudelmitgliedern.

Beide Weibchen unterscheiden sich jedoch signifikant im prozentualen Anteil des Verhaltens, den sie an den Alpharüden richteten ($p < 0,001$, G-Test).

Alphahündin: Von den insgesamt 119 Ereignissen entfielen 66,4 % ($n = 79$) auf den Rüden und 40 auf die zweite Hündin. Vor dem Rüden erfolgte das Hinlegen 65 mal bei der Begrüßung, dreimal submissiv und elfmal im Spielkontext.

Das Ablegen vor ihrer Schwester erfolgte 30 mal bei der Begrüßung, einmal submissiv, viermal in spielerischem Kontext und fünfmal bei sonstigen Anlässen.

Das meiste Hinlegen vor die Artgenossen erfolgte bei der Alphahündin bei der Begrüßung (Abb. 16), der geringste Anteil entfällt auf submissive Kontexte (2,5 % gegenüber der Schwester bzw. 3,8 % gegenüber dem Rüden).

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten insgesamt 216 mal, 137 mal vor ihrer Schwester (63,4 %) und 79 mal vor dem Rüden. Sie legte sich vor die Alphahündin 54 mal bei der Begrüßung, 44 mal submissiv, 13 mal im Spielkontext und sechsmal aus sonstigem Anlass hin. Vor dem Rüden erfolgte das Hinlegen 28 mal bei der Begrüßung, 31 mal submissiv und zwölfmal im Spielkontext und achtmal in sonstigen Kontexten. Submissive Kontexte machen einen großen Anteil beim Hinlegen aus (37,6 % der Fälle vor der Alphahündin und 39,2 % beim Hinlegen vor dem Rüden).

Alpharüde: Er legte sich 26 mal vor seiner Partnerin auf die Seite (60,5 %) und 17 mal vor die zweite Hündin. Das Hinlegen vor seiner Partnerin erfolgte elfmal bei der Begrüßung, fünfmal submissiv, siebenmal im Spielkontext und dreimal bei sonstigen Kontexten.

Er legte sich neunmal (52,9 %) submissiv, zweimal (11,8 %) bei Spielaufforderungen und fünfmal (29,4 %) bei der Begrüßung vor der zweiten Hündin auf die Seite.

Gegenüber der Alphahündin überwiegen bei ihm Begrüßungskontexte (42,3 % der Fälle), gegenüber der zweiten Hündin dagegen submissive (52,9 %).

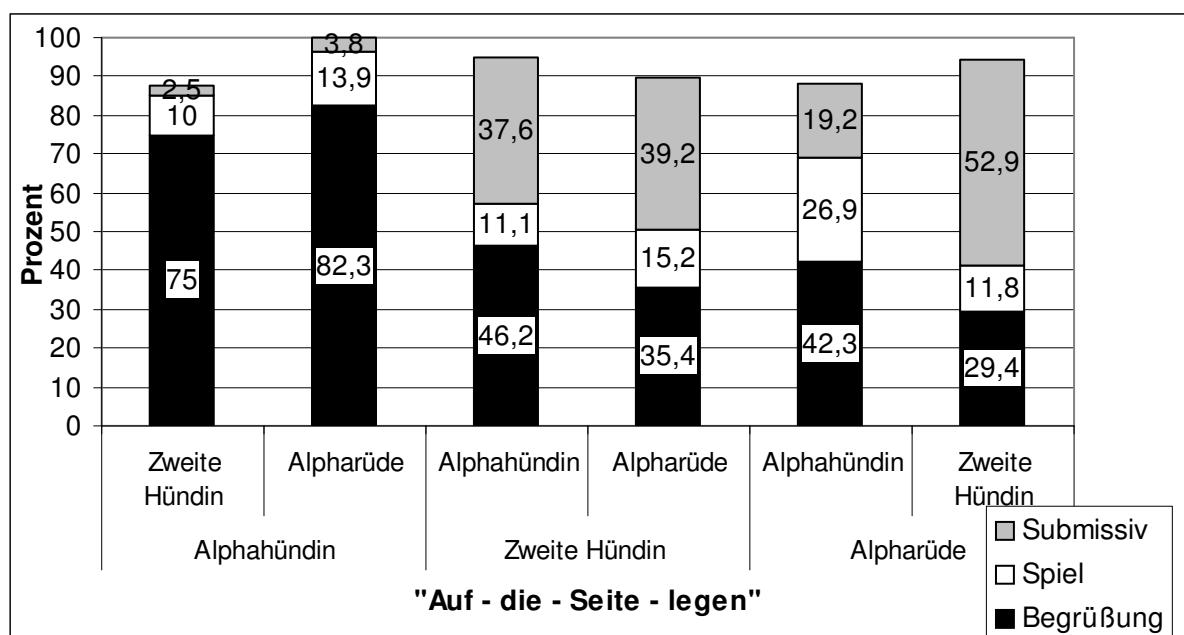


Abb.16: Prozentualer Anteil der Kontexte „Begrüßung“, „Spiel“ und „Submissiv“ beim „Auf - die – Seite - legen“ vor Artgenossen in Schwerin 2003. Die Werte addieren sich nicht auf 100 Prozent, da nicht alle Kontexte aufgeführt sind.

Veränderungen im Jahresverlauf

Alle drei Tiere zeigten jeweils in der Trächtigsphase die höchsten Raten gegenüber ihren Artgenossen und in der Aufzucht I die niedrigsten (Abb. 17).

Alphahündin: Gegenüber ihrer Schwester fiel ihre Rate von 0,15 (n = 25) während der Trächtigkeit auf 0,02 (n = 3) in der Aufzucht I ab und stieg dann auf 0,12 (n = 12) an.

Gegenüber dem Rüden fiel ihre Rate von 0,35 (n = 58) während der Trächtigkeit auf 0,05 (n = 9) in der Aufzucht I ab und stieg dann auf 0,12 (n = 12) wieder an.

Während der Aufzucht II zeigte sie das Verhalten gleich häufig vor beiden Artgenossen (je n = 2). Die größte Unterschiede ergaben sich in der Trächtigkeit, bei der sie sich 58 mal vor den Rüden aber nur 25 mal vor die Schwester auf die Seite legte.

Zweite Hündin: Gegenüber ihrer Schwester fiel ihre Rate von 0,46 (n = 77) während deren Trächtigkeit auf 0,11 (n = 19) ab und stieg dann auf 0,22 (n = 21) in der Aufzucht II wieder an. Gegen den Rüden verringerte sich ihre Rate von 0,27 (n = 45) während der Trächtigkeit auf 0,06 (n = 11) in der Aufzucht I und erhöhte sich dann auf 0,24 (n = 23).

Wie die Alphahündin, so zeigte sie während der Aufzucht II das Verhalten fast gleich häufig vor beiden Artgenossen. Analog zur Alphahündin sind auch beim zweiten Weibchen die höchsten Unterschiede während der Trächtigkeitsphase aufgetreten: 77 maliges Ablegen vor der Alphahündin, dagegen nur 45 vor dem Rüden. Allerdings orientierte sich die zweite Hündin auf ihre Schwester statt auf den Rüden.

Alpharüde: Gegenüber seiner Partnerin sank seine Rate von 0,11 (n = 19) in deren Trächtigkeit; auf 0,01 (n = 1) während der Aufzucht ab und erhöhte sich dann auf 0,06 (n = 6) in der Aufzucht II. Bezüglich der zweiten Hündin fiel seine Rate von 0,07 (n = 12) während der Trächtigkeitsphase auf 0,01 (n = 1) in der Aufzucht I und stieg dann auf 0,04 (n = 4) an. Aufgrund der geringen Werte während Aufzucht I und II sind keine Tendenzen bezüglich gleich oder verschieden häufiger Orientierung zu einem der Weibchen während bestimmter Beobachtungsblöcke möglich.

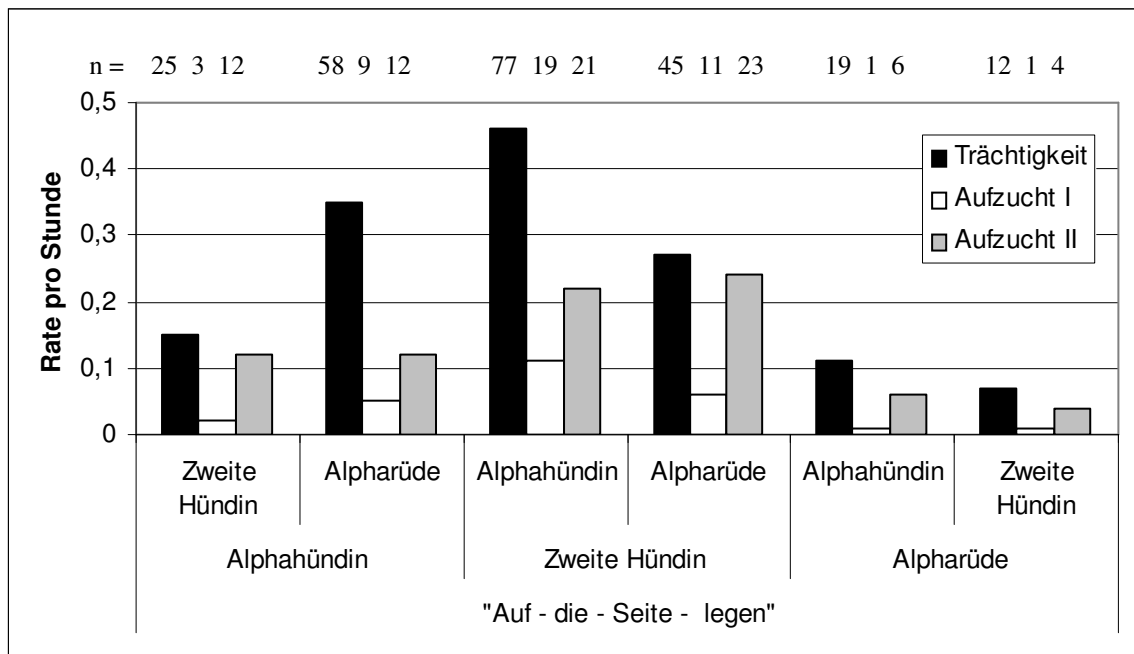


Abb. 17: „Auf – die – Seite – legen“ vor Artgenossen in Schwerin in der Freianlage 2003. Aufgeführt ist das sich ablegende Tier und vor wem es sich auf die Seite legte.

Ablegen vor mehr als einen Artgenossen:

Der Rüde legte sich fünfmal vor beide Weibchen auf die Seite. Dreimal als sie ihm gegenüber Futterbettelverhalten zeigten, einmal submissiv und einmal aus einem weiteren Anlass. Die Alphahündin kam 32 mal und legte sich auf die Seite als die zweite Hündin und der Rüde beisammen waren: 29 mal bei einer Begrüßung, einmal submissiv und zweimal bei sonstigen Anlässen. Das Alphapaar legte sich gleichzeitig 47 mal voreinander auf die Seite. 33 mal bei Begrüßungsverhalten, siebenmal submissiv, viermal in spielerischem Kontext und dreimal bei anderen Anlässen.

Ergebnis: Bei Rudelneubildungen tritt „Auf – die – Seite – legen“ am häufigsten zwischen den Alpatieren auf. Auch in etablierten Rudeln zeigen es die Alpatiere gegenüber dem Partner am häufigsten. Zudem tritt es in spannungsreichen Zeiten bei subordinierten Tieren gegenüber den ranghohen Tieren auf. Ranghohe Tiere wenden es gegen rangniedrigere vorwiegend in Zeiten der sozialen Befriedung, wie beispielsweise in der Trächtigkeitsphase, an. Es fehlt dagegen in den Zeiten, in denen sie sich gegenüber Geschlechtsgenossen abgrenzen wie in der Vorpaarungs- und Paarungszeit.



Abb. 18: Die zweite Hündin liegt submissiv auf dem Rücken vor der Alphahündin (rechts) und dem Alpharüden (links). Sie orientiert ihr Verhalten auf den Rüden. Sie pfötelt mit den Vorderbeinen und drückt die Schnauze in sein Halsfell. Ihre Augen sind dabei fast geschlossen.



Abb. 19: Die trächtige Alphahündin näherte sich dem auf dem Bauch liegenden Rüden und drehte sich dann auf den Rücken. Der Rüde legte sich darauf ebenfalls auf die Seite, blieb ansonsten jedoch passiv.

3.1.2.4 Futterbettelverhalten der Adulttiere

Futterbettelverhalten trat in verschiedenen Kontexten auf: Bei der Begrüßung von Rudelmitgliedern zu Beginn oder während Aktivitätsphasen z. B. bei „meet and greet“ Zeremonien. Im Zusammenhang mit Aufforderungen zum Spiel bzw. mitten im Spiel trat es ebenso auf, wie als Beschwichtigungsgeste bei bzw. nach aggressiven Begegnungen gegenüber Rudelgenossen. Auch im Kontext der Verteidigung von Nahrung, Futterverstecken und Welpen wurde es gegenüber dem sich annähernden Tier gezeigt. Bei der Paarung zeigte es die zweite Hündin gegenüber dem zusammenhängenden Paar. Nach erfolgter Paarung und teils als Paarungsvorspiel wurde Futterbettelverhalten von der Alphahündin an den Rüden gerichtet. Futterbetteln diente auch dem Abbeteln von Nahrungstücken bzw. um Nahrung vorgewürgt zu bekommen. Futterbetteln wird als submissives Verhalten eingestuft.



a)



b)

Abb. 20: Begrüßungszeremonie der drei adulten Rudelmitglieder 2002.

- Die Alphahündin (links) leckt dem Rüden den Fang. Die zweite Hündin (mittig) liegt submissiv mit angezogener Rute auf der Seite.
- Die Alphahündin rückt näher an den Rüden heran und legt sich submissiv mit stark angezogener Rute vor ihm auf den Rücken. Sie leckt weiter seinen Fang.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Im Kleingehege wurde Futterbettelverhalten nur im Kontext von Begrüßungsverhaltensweisen beobachtet. Ein Anbetteln um Futter bei oder kurz nach der Fütterung wurde nie beobachtet. Futtervorwürgen wurde ebenfalls nie beobachtet.

Erstmaliges Futterbetteln wurde am 21.3.2001 notiert. Zu diesem Zeitpunkt waren die Tiere seit fünf Wochen gemeinsam in der Anlage.

Im Beobachtungszeitraum wurden insgesamt sechs Begrüßungen mit Futterbettelverhalten beobachtet. Sie gingen immer von den Alphetieren aus.

Hündin: Dreimal nahm die Hündin (Block II) zu beiden Rüden futterbettelnd Kontakt auf. Einmal entfernte sich darauf der unterlegene Rüde, einmal begann er geduckt und winselnd das dominante Paar zu umkreisen, einmal blieb er winselnd sitzen.

In allen drei Fällen entgegnete der dominante Rüde die Begrüßung der Hündin durch eine bzw. mehrere der folgenden Verhaltensweisen: N - N Kontakt, Fang belecken, Pföteln, Parallellaufen und/oder Wedeln.

Alpharüde: Zweimal (Block I) begrüßte der dominante Rüde das Weibchen futterbettelnd. Beide Male näherte sich daraufhin auch der subordinierte Rüde den beiden, umkreiste sie winselnd und in geduckter Haltung, nahm aber selber nicht am Begrüßungsverhalten teil. Einmal wurde er dabei vom dominanten Paar vertrieben und verfolgt. Die Hündin reagierte auf den dominanten Rüden einmal mit N - N Kontakt und einmal mit Fang belecken.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Von den insgesamt beobachteten paarweisen Futterbettelereignissen entfallen 14,5 % (n = 9) auf die Alphahündin, 64,5 % (n = 40) auf die zweite Hündin und 21,0 % (n = 13) auf den Alpharüden. Das Verhalten trat am häufigsten zwischen den Alphetieren auf.

Der Alpharüde richtete es nur an seine Partnerin, die Alphahündin dagegen an alle Rudelmitglieder. Die rangniedrige Hündin bevorzugte den ranghohen Rüden.

Alphahündin: Sie zeigte fünfmal Futterbetteln gegen den Alpharüden, zweimal gegen die zweite Hündin und zweimal gegenüber dem zweiten Rüden. 77,8 % des Verhaltens richtete sie an Rüden.

Zweite Hündin: Sie richtete das Verhalten achtmal an die Alphahündin, 32 mal (80,0 %) an den Alpharüden und keinmal an den zweiten Rüden.

Alpharüde: Er orientierte das Futterbetteln 13 mal auf die Alphahündin. Die zweite Hündin und den zweiten Rüden bedachte er keinmal.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten nicht.

Simultanes Anbetteln von zwei Tieren

Der Alpharüde näherte sich futterbettelnd insgesamt sechsmal (je dreimal Block VI und VII) beiden Weibchen simultan.

Die zweite Hündin näherte sich so zwölfmal (Block V:1; Block VI: 5; Block VII:6) dem Alphapaar, einmal wurde sie dabei im Block VI und zweimal im Block VII (Vorpaarungszeit) von der Alphahündin vertrieben.

Futterbetteln um Nahrung

Die Hündin bettelte den Rüden einmal um Nahrung an, sie blieb erfolglos.

Die zweite Hündin bettelte einmal ihre Schwester um Nahrung an, ebenfalls erfolglos. Von den sieben Versuchen gegenüber dem Rüden waren drei erfolgreich: der Rüde gab das Fleischstück ab (jeweils im Block VII, Vorpaarungszeit), einmal würgte er Nahrung vor (Block VI), die anschließend die zweite Hündin fraß.

Veränderungen im Jahresverlauf

Beim Kennenlernen, im Block IV, trat nur einmal Futterbetteln auf: zwischen beiden Weibchen. Die Rüden waren zu dem Zeitpunkt noch nicht in der Anlage.

Erstes Futterbetteln beim Alpharüden trat in der dritten gemeinsamen Woche durch beide Weibchen auf.

Nur die rangniedrige Hündin zeigt einen generellen Anstieg zur Vorpaarungszeit hin.

Der Alpharüde zeigte das Verhalten gegenüber den Weibchen vermehrt zum Jahresende, d. h. zur Vorpaarungszeit hin (Abb. 21).

Alphahündin: Sie zeigte im Jahresverlauf keine Tendenzen, weder gegenüber ihrer Schwester noch gegenüber dem Alpharüden (Abb. 21).

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte gegenüber beiden Alphatieren einen Anstieg über das Jahr. Die höchsten Werte gegenüber beiden erreichte sie am Jahresende im Block VII mit einer Rate von 0,07 (n = 11) gegenüber ihrer Schwester und 0,2 (n = 30) gegenüber dem Alpharüden.

Alpharüde: Er zeigte die höchste Rate gegenüber der Alphahündin im Block VI (n = 11) bei einer Rate von 0,08. Sie fiel auf 0,05 im Block VII (n = 7). Gegenüber der zweiten Hündin zeigte er das Verhalten nur in den letzten beiden Blöcken des Jahres. Bei allen sechs Ereignissen waren jedoch die beiden Weibchen beieinander gewesen, als er das Futterbetteln an sie richtete. Möglicherweise war sein Verhalten primär auf die Alphahündin ausgerichtet.

Bezieht man paarweise und simultane Verhaltensweisen ein, so entfallen auf den Block IV 1,0 %, auf Block V 9,3 %, auf den Block VI 34,4 % und auf den letzten Block 55,2 % der Ereignisse. Futterbetteln trat damit in der Vorpaarungszeit am häufigsten auf und nicht beim Kennenlernen.

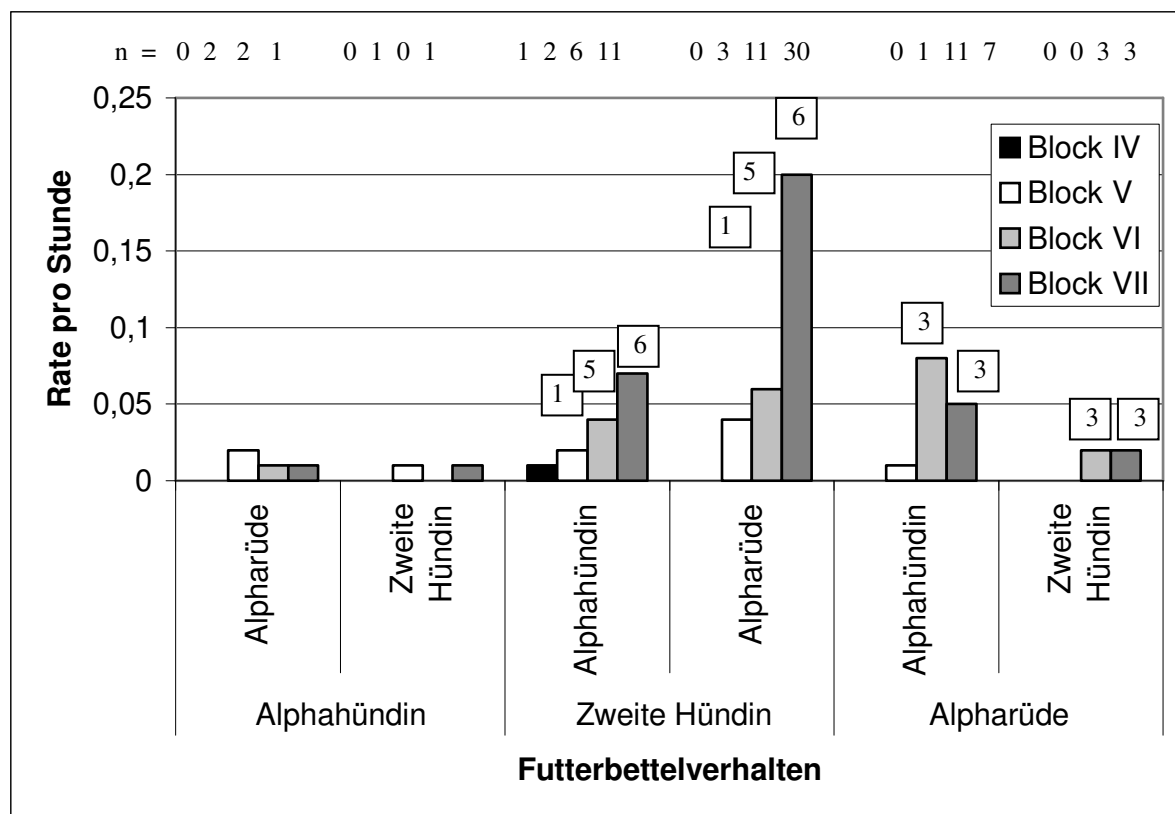


Abb. 21: Futterbettelverhalten in Schwerin 2001. Aufgeführt ist das aktive Tier und gegen wen es das Verhalten richtete. Enthalten sind die Werte aus paarweisem und simultanem Futterbetteln aller drei Tiere. Futterbetteln beim zweiten Rüden ist nicht enthalten. □ Anzahl des simultanen Futterbettelns, das je Tier in beiden Säulen einbezogen ist.

Kontext des Futterbettelns (paarweises Verhalten) und Reaktionen

Alphahündin: „Nina“ zeigte zweimal Futterbetteln zur Begrüßung, zweimal um Futter und einmal spielerisch gegenüber dem Rüden. Die Begrüßung und die spielerische Annäherung wurden vom Rüden positiv beantwortet, beim Betteln um Nahrung verteidigte er diese erfolgreich und gab nichts ab.

Gegenüber der zweiten Hündin konnte das Verhalten keinem eindeutigen Kontext zugeordnet werden.

Zweite Hündin: Fünfmal begrüßte sie die Alphahündin, einmal bettelte sie um Nahrung und dreimal geschah es im spielerischen Kontext. Das Betteln um Futter blieb erfolglos, die spielerische Kontaktaufnahme wurde zweimal positiv und einmal neutral aufgenommen. Auf zwei der fünf Begrüßungen reagierte die Alphahündin dagegen mit Imponierverhalten (je einmal in Block VI und VII).

Gegenüber dem Rüden zeigte die zweite Hündin 13 mal Futterbetteln zur Begrüßung, 13 mal um Futter, einmal spielerisch und zweimal stark submissiv. Beim Betteln um Nahrung ignorierte der Rüde ihr Verhalten achtmal, fünfmal drohte er gegen sie und behielt das Fleisch. Die spielerische Annäherung rief eine negative Reaktion hervor. Ebenso beide submissive Futterbettelverhalten. Beim Begrüßungsverhalten blieb er sechsmal passiv, erwiderte es fünfmal und zweimal war seine Reaktion negativ.

Alpharüde: Er wandte das Verhalten zwölfmal bei der Begrüßung und einmal beim Fressen gegenüber der Alphahündin an. Sein Betteln um Nahrung blieb erfolglos, zehnmal erwiderte die Alphahündin die Begrüßung, zweimal wehrte sie sein Verhalten ab (je einmal in Block VI und VII).

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Es wurden insgesamt 18 paarweise Futterbettelverhalten beobachtet und acht simultane.

Sämtliche Futterbettelverhalten wurde nur in Block I beobachtet.

Es wurde nie ein Futterbetteln um Nahrung beobachtet.

Es kam nie zum Vorwürgen von Fleisch. Es erfolgte auch keine Verteidigung von Nahrung gegen sich annähernde Artgenossen mittels Futterbettelgestik.

Auch Futterverstecke wurden nicht derartig verteidigt.

Hündin: Sie begrüßte insgesamt neunmal den zweiten Rüden. Zweimal unterwarf er sich ihr dabei, sechsmal erwiderte er das Verhalten und einmal ignorierte er es.

Den Alpharüden begrüßte sie nicht allein. Viermal näherte sie sich beiden Rüden simultan und begrüßte sie. Dreimal erwiderte der Alpharüde das Verhalten einmal drohte er ihr defensiv. Der zweite Rüde reagierte einmal mit Unterwerfung und dreimal blieb er passiv.

Alpharüde: Er zeigte das Verhalten nie gegenüber der Alphahündin, jedoch zweimal gegenüber dem zweiten Rüden, der sich in beiden Fällen sofort unterwarf.

Viermal näherte sich der Alpharüde simultan der Hündin und dem zweiten Rüden und begrüßte sie mit Futterbetteln. Die Hündin erwiderte dreimal die Begrüßung, einmal verhielt sie sich submissiv. Der zweite Rüde unterwarf sich in allen vier Fällen.

Zweiter Rüde: Er begrüßte einmal die Hündin und fünfmal näherte er sich stark submissiv futterbettelnd. Viermal erwiderte sie freundlich Futterbettelverhalten, zweimal (beides submissive Annäherungen) blieb sie passiv. Dem Alpharüden näherte er sich einmal stark submissiv mit Futterbettelgestik. Der Alpharüde blieb passiv dabei.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Es gab insgesamt 599 Futterbettelverhalten, davon 447 gegen einzelne Tiere und 152 (25,4 %) gegen zwei Tiere bzw. von zwei Tieren simultan gegenüber dem dritten Artgenossen.

Das Verhalten ging am häufigsten von den Weibchen aus. Es richtete sich meist an den Rüden.

Begann eine Hündin mit Futterbetteln beim Rüden, so eilte meist auf das laute Keckern und Winseln hin das jeweils zweite Weibchen hinzu. Egal ob sie als erstes oder zweites zum Rüden dazukam, so adressierte die Alphahündin das Verhalten fast ausschließlich auf den Rüden und nur selten auf die ebenfalls anwesende Schwester. Da alle Tiere jedoch Schnauzenkontakte suchten und sich wild umrundeten, sich wälzten etc. und dann die zweite Hündin ggf. gegen beide Alphas Tiere Begrüßungsverhalten zeigte und erwidert bekam, wurden solche Ereignisse zu beiden Artgenossen als simultanes Verhalten gezählt. Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, mit dem sie gegenüber dem allein anwesenden Rüden Futterbetteln äußerten.

Alphahündin: Sie zeigte 260 mal Futterbetteln gegen den Rüden. Bei 52 der 260 Ereignisse war die zweite Hündin beim Rüden, als die Alphahündin sich futterbettelnd beiden näherte. Bei 27 der 260 Fälle näherte sie sich simultan mit der zweiten Hündin dem Rüden. Bei insgesamt 181 Ereignissen war allein der Alphasrüde anwesend. Das entspricht 69,6 % der Fälle.

Sie zeigte 64 mal gegen die zweite Hündin Futterbetteln, zwölfmal war die zweite Hündin allein (18,8 %), bei 52 Ereignissen stand die zweite Hündin neben dem Alphasrüden.

Zweite Hündin: Sie richtete das Verhalten 25 mal an die einzelne Alphahündin (25,5 %). Insgesamt 144 mal adressierte sie das Verhalten an den Alphasrüden, davon war er 44 mal allein (74,6 %), 73 mal näherte sie sich dabei beiden Alphas Tieren und in 27 Fällen lief sie simultan mit der Alphahündin zum Rüden.

Alphasrüde: Er orientierte das Futterbetteln zweimal allein auf die Alphahündin und viermal auf die zweite Hündin. Einmal zeigte er das Verhalten simultan beiden Weibchen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Alle drei Rudelmitglieder zeigten die höchsten Raten während der Trächtigkeitsphase, die niedrigsten wurden in der Paarungszeit erreicht (Abb. 22).

Auffällig ist, dass die Alphahündin ihre Schwester insgesamt 36 mal beim gemeinsamen Futterbetteln vertrieben hat, zweimal während der Paarungszeit und 34 mal während ihrer Trächtigkeit. Sie störte dabei 18 mal das Futterbetteln der zweiten Hündin beim Rüden und reagierte 16 mal mit Vertreiben, als sich die zweite Hündin zu ihr und dem Alphasrüden gesellen wollte (die Alphahündin bettelte beim Rüden und die zweite Hündin kam hinzu). Zweimal näherte sich die Alphahündin simultan mit ihrer Schwester dem Rüden futterbettelnd und vertrieb diese dann sofort, als sie beim Rüden angekommen waren.

Nur zwei Ereignisse liegen in der Paarungszeit, der Rest in der Trächtigkeitsphase.

Dreimal vertrieb die Alphahündin ihre futterbettelnde Schwester von ihrem Rüden in der Trächtigkeit, ohne selbst Futterbettelverhalten zu zeigen.

Alphahündin: Sie zeigte mit 0,89 Ereignissen in der Trächtigkeit pro Stunde (n = 216) von allen drei Tieren den höchsten Wert. Der Wert „Futterbetteln beim Rüden“ in der Trächtigkeit liegt 200-fach höher als der in der Paarungszeit (n = 2). Der Wert in der Aufzucht ist mit 42 gegenüber 216 während der Trächtigkeit vergleichsweise gering.

Die Rate gegenüber ihrer Schwester ist in der Aufzucht (Rate 0,06) nur leicht erhöht gegenüber der in der Paarungszeit (Rate 0,05). Das Maximum lag bei 0,28 während der Trächtigkeit.

Zweite Hündin: Die Rate gegenüber der Alphahündin ist in der Aufzucht (Rate 0,08) nur leicht erhöht gegenüber der in der Paarungszeit (Rate 0,06). Das Maximum lag bei 0,31 während der Trächtigkeit. Sie zeigte in der Paarungszeit gegenüber dem Rüden mit einer Rate von 0,06 (n = 5) eine leicht höhere Rate, als die Alphahündin gegenüber dem Rüden in diesem Zeitraum. Auch die Rate während der Aufzucht ist mit 0,15 gegen den Rüden höher als die vergleichbare der Alphahündin. Während der Trächtigkeitsphase liegt ihr Wert mit einer Rate von 0,45 weit unter dem der Alphahündin.

Alphasrüde: Aufgrund der geringen Werte sind keine Aussagen über Tendenzen machbar.

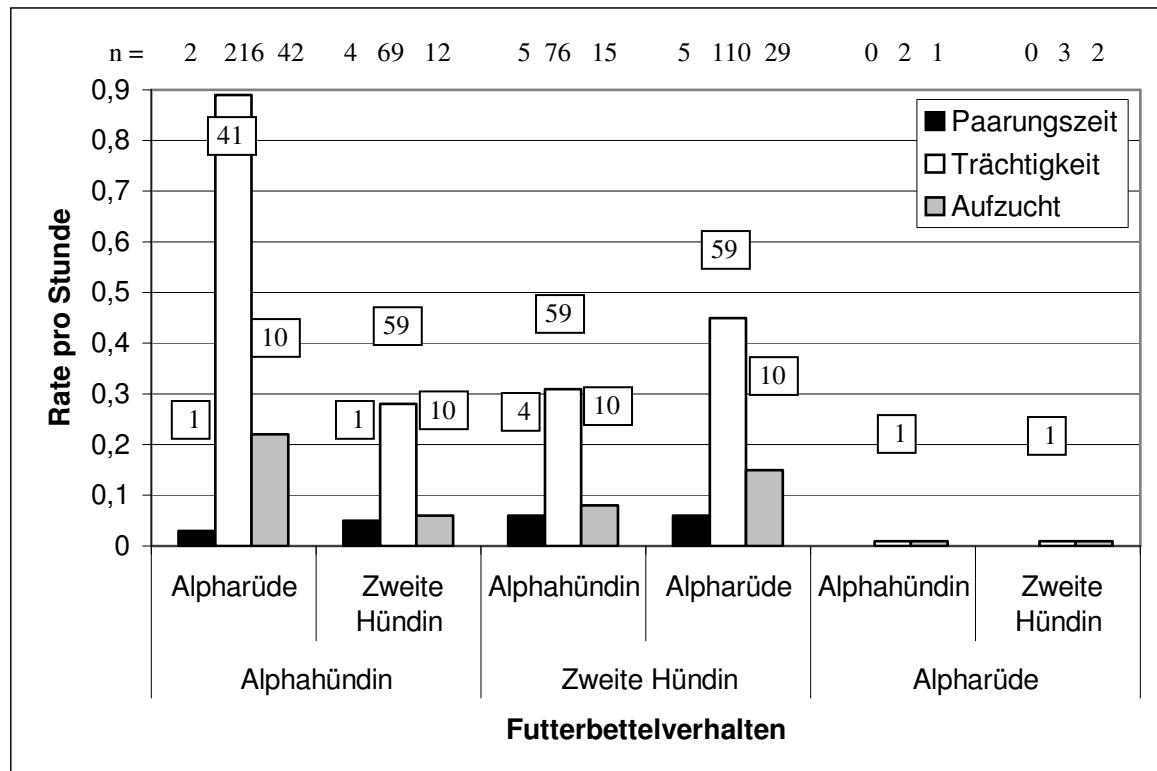


Abb. 22: Futterbettelverhalten der Adulttiere in Scherwin 2002. Aufgeführt ist das futterbettelnde Tier und gegen wen sich das Verhalten richtete. Einbezogen sind sowohl paarweise Verhalten als auch simultanes Verhalten von zwei Tieren gegen ein drittes. □ Anzahl des Futterbettelns, wenn sich ein Tier zwei beieinander stehenden Artgenossen näherte und beide simultan anbettelte.

Kontext des (simultanen und paarweisen) Futterbettelns

Beide Hündinnen zeigten beim Rüden am häufigsten Futterbettelverhalten um Nahrung. Der Alpharüde benutzte es vorwiegend, um die Weibchen zu begrüßen.

Alphahündin: Es konnten insgesamt 223 Futterbettelverhalten (simultane und paarweise) gegenüber dem Rüden eindeutig einem Kontext zugeordnet werden.

So entfielen auf Begrüßungszeremonien 33,6 % des Futterbettelns ($n = 73$), auf Betteln im Futterkontext 114 (50,7 %), im spielerischen Kontext erfolgten 15 Ereignisse, bei der Paarung sieben und bei der Verteidigung eines Futterverstecks wurde es 14 mal beobachtet. Bei den meisten Ereignissen (54,8 %, $n = 119$) verhielt sich der Rüde passiv. In 42 Fällen beendete er das Futterbetteln, indem er sich entfernte.

Sie begrüßte die zweite Hündin fünfmal mit Futterbetteln. Um Nahrung bettelte sie fünfmal und zweimal im spielerischen Kontext. Auf die Begrüßung reagierte die zweite Hündin immer mit Begrüßungsverhalten, auf das Betteln um Nahrung dreimal submissiv defensiv. Ansonsten beendete sie das Futterbettelverhalten, indem sie sich entfernte.

Alle weiteren Futterbettelverhalten adressierte die Alphahündin simultan auf die zweite Hündin und den Rüden, wobei sie sich am Rüden orientierte. Für die simultanen Futterbettelverhalten sind deshalb keine Kontexte hier aufgeführt.

Zweite Hündin: (nur paarweises Verhalten) Sie begrüßte die Alphahündin sechsmal, war achtmal submissiv ihr gegenüber beim Futterbetteln und bettelte elfmal im Kontext des Futtererwerbs. Die Alphahündin erwiderte viermal die Begrüßung und ignorierte es zweimal. Sechsmal reagierte sie mit Imponieren auf die submissive Annäherung ihrer Schwester, das Betteln nach Nahrung ignorierte sie.

Gegenüber dem Rüden konnte ihr (paarweises und simultanes) Verhalten 123 mal eindeutig einem Kontext zugeordnet werden. Sie war ihm gegenüber beim Futterbetteln zweimal unterwürfig, 34 mal begrüßte sie ihn auf diese Weise. Ein Futterversteck verteidigte sie zweimal gegen ihn, 71 mal bettelte sie um Nahrung und

im spielerischen Kontext kam es zu zwölf Ereignissen. Zweimal zeigte sie während der Paarung der Alphatiere Futterbettelverhalten.

Der Rüde ignorierte 65 mal ihr Verhalten, 17 mal beendete er es, indem er wegging. Positiv antwortete er zweimal auf das spielerische Verhalten, siebenmal beim Betteln um Nahrung und dreimal auf Begrüßungsverhalten. Insgesamt 29 mal reagierte er negativ, der Hauptteil ($n = 25$) entfällt dabei auf die Verteidigung von Nahrung. Auch bei der Paarung reagierte er mit Drohen auf das Futterbetteln der zweiten Hündin.

Alpharüde: Er begrüßte zweimal die Alphahündin und sie erwiderte das Verhalten.

Er begrüßte viermal die zweite Hündin, wobei das Verhalten in allen Fällen erwidert wurde. Beim simultanen Begrüßen beider Weibchen, begrüßten ihn ebenfalls beide.

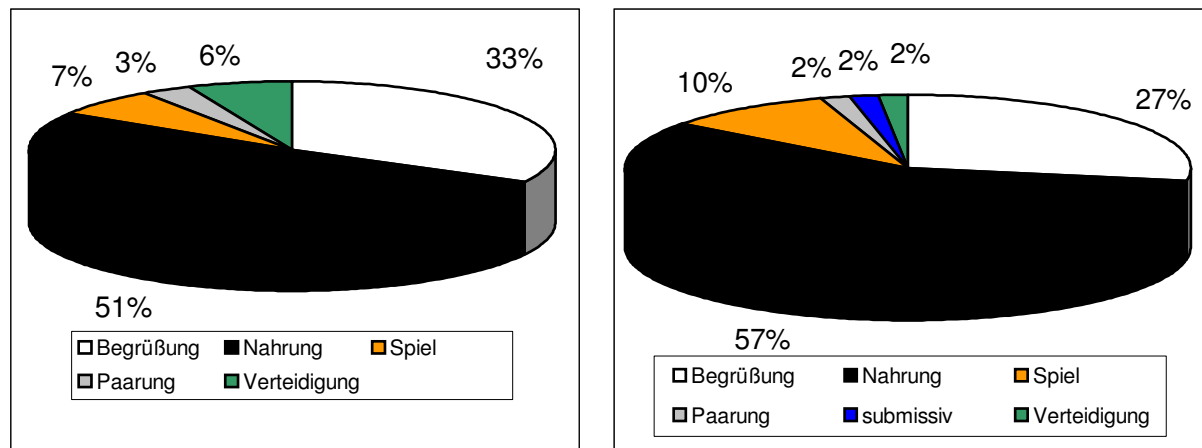


Abb. 23: Verteilung der Futterbettelkontexte der Alphahündin (links) und der zweiten Hündin (rechts) gegenüber dem Alpharüden in Schwerin 2002. Enthalten sind die Werte aus paarweisem und simultanem Futterbetteln.

Futterbetteln um Nahrung

Beide Hündinnen zeigten gegenüber dem Rüden am häufigsten Futterbettelverhalten im Bezug auf den Nahrungserwerb. Der Rüde zeigte kein Betteln um Futter.

Bei der Alphahündin erfolgte während der Trächtigkeit 39,3 % ($n = 96$ von 244) und während der Aufzucht 52,3 % ($n = 23$ von 44) des Futterbettelns im Kontext des Nahrungserwerbs. Bei der zweiten Hündin dagegen erfolgte während der Trächtigkeitsphase 56,7 % ($n = 72$ von 127), in der Aufzucht nur 23,5 % des Futterbettelns ($n = 8$ von 34) im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb.

Alphahündin: Sie bettelte insgesamt 114 mal den Rüden an im Kontext mit der Fütterung (z. B. in Erwartung der Fütterung durch Tierpfleger zur Fütterungszeit) bzw. um Nahrungsstücke an. Insgesamt 40 mal reagierte der Rüde darauf abweisend durch defensives Drohen. Insgesamt fünfmal bettelte sie bei der zweiten Hündin im Fütterungskontext.

Die zweite Hündin zeigte Verhalten im Kontext zu Futter bzw. der Fütterungszeit 71 mal beim Rüden und 43 mal bei der Alphahündin (bei 32 Ereignissen richtete sie das Verhalten simultan gegen das Alpha paar). Der Rüde reagierte 25 submissiv defensiv gegen das Bettelverhalten der zweiten Hündin, zehnmal entfernte er sich mit der Nahrung und sechsmal gab er sein Fleischstück ab.

a) Futterbetteln gegenüber fressenden Artgenossen bzw. einem, der Fleisch transportiert

Die Alphahündin weist von beiden Weibchen die höchste Erfolgsquote auf.

In den 68 Fällen, in denen die Alphahündin den Rüden um konkrete Futterteile anbettelte, war sie zu 41,2 % ($n = 28$) erfolgreich. Die zweite Hündin hatte jedoch bei 17 Versuchen, der Alphahündin Nahrung abzubetteln nur einmal Erfolg (5,8 %). Von den 43 Ereignissen gegenüber dem Rüden war sie dagegen in sechs Fällen erfolgreich (14,0 %).

b) Futterbetteln mit anschließendem Vorwürgen

Die Alphahündin fraß das vom Rüden vorgewürgte Fleisch am häufigsten allein, unabhängig davon, ob ihre Schwester mitgebettelt hatte oder nicht.

Siebenmal hatte die Alphahündin Erfolg, als sie allein den Rüden anbettelte. Fünfmal fraß sie sein vorgewürgte Fleisch allein, zweimal fraß der Rüde mit. Von den zwei Ereignissen, bei denen die zweite Hündin allein den Rüden angebettelt hatte und er vorwürgte, fraß sie einmal allein das Fleisch, einmal mit dem Rüden zusammen. Zehnmal würgte der Rüde Futter vor, als beide Weibchen simultan ihn angebettelt hatten (neunmal im Block Trächtigkeit, einmal während der Aufzucht). In neun Fällen fraß nur die Alphahündin die Nahrung, einmal beide Weibchen simultan. Der Rüde fraß nie mit.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Es gab insgesamt 578 Futterbettelverhalten, davon 330 gegen einzelne Tiere und 124 gegen zwei Tiere bzw. von zwei Tieren simultan gegenüber dem dritten Artgenossen. Die Alphahündin zeigte insgesamt 201 mal Futterbetteln gegen ein einzelnes Tier (180 mal gegen den Rüden und 21 mal gegen ihre Schwester).

Die zweite Hündin suchte beide Alphatiere etwa gleich häufig auf. Der Rüde zeigte ebenfalls keine Bevorzugung einer der beiden Weibchen beim Futterbettelverhalten.

Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil ihres Futterbettelverhaltens gegen den solitären Rüden ($p < 0,00001$, G-Test).

Alphahündin: Sie richtete das Verhalten 180 mal allein an den Alpharüden (72,0 %) und 37 mal gleichzeitig mit ihrer Schwester. 33 mal kam sie hinzu als die zweite Hündin beim Rüden war. Sie richtete insgesamt 250 mal Futterbetteln an den Rüden. 54 mal adressierte sie das Verhalten an die zweite Hündin, davon war diese 21 mal allein (38,9 %) und 33 mal näherte sie sich, als die zweite Hündin bereits beim Rüden war.

Zweite Hündin: Sie bettelte die solitäre Alphahündin 47 mal (50,0 %) an und insgesamt 47 mal, als das Alphaaar beisammen war. Sie zeigte gegenüber ihrer Schwester damit insgesamt 94 Futterbettelverhalten. Den Rüden suchte sie insgesamt 148 mal futterbettelnd auf, davon war er bei 64 Ereignissen allein (43,2 %). In 47 Fällen lief sie zum Alphaaar und 37 mal näherte sie sich dem Rüden simultan mit der Alphahündin. Bei 56,8 % ihrer Futterbettelkontakte zum Rüden war die Alphahündin anwesend.

Alpharüde: Bei acht Ereignissen war die Alphahündin allein (53,3 %), bei sieben Fällen näherte er sich den beiden Weibchen simultan (alle sieben Ereignisse fanden in der Trächtigkeitsphase statt). Zur zweiten Hündin begab er sich 17 mal, davon war sie zehnmal allein (58,8 %). Er richtet sein Verhalten damit zu gleichen Teilen auf beide Weibchen aus, unabhängig, ob das Weibchen allein war oder beide beisammen waren.

Veränderungen im Jahresverlauf

Alle drei Rudelmitglieder zeigten wie schon 2002 die höchsten Raten während der Trächtigkeitsphase. Die jeweils niedrigsten Werte wurden in der Aufzuchtphase I bei allen drei Tieren erreicht (Abb. 24). Die Werte der Aufzucht II liegen höher als in der Aufzucht I aber unterhalb der Werte der Trächtigkeit bei allen drei Rothunden.

Alphahündin: Sie zeigte mit 1,13 Ereignissen pro Stunde ($n = 187$) von allen drei Tieren den höchsten Wert. Die Rate „Futterbetteln beim Rüden“ in der Trächtigkeit liegt sechsfach höher als die Rate während der Aufzucht I (Rate 0,19) bzw. mehr als dreieinhalb mal höher als während der Aufzucht II (Rate 0,31). Auf die Trächtigkeit entfallen bei ihr 74,8 % allen Futterbetteln beim Rüden.

In der Trächtigkeit zeigte sie 64,8 % ($n = 14$) aller Futterbettelverhalten gegen die zweiten Hündin.

Zweite Hündin: Auf die Trächtigkeitsphase entfallen bei ihr 53,1 % aller Verhalten gegenüber der Alphahündin und 55,4 % gegenüber dem Rüden.

Beide Weibchen zeigten dem Rüden gegenüber in der gesamten Jungtieraufzucht fast gleichviel Futterbettelverhalten (Alphahündin 63 versus 66 von der zweiten Hündin). Dagegen adressierte die zweite Hündin mehr als doppelt so viel Futterbetteln ($n = 44$) während der gesamten Jungtieraufzucht als die Alphahündin an ihre Schwester ($n = 19$).

Alpharüde: Während er gleich oft ($n = 8$) in der Trächtigkeitsphase wie in der Aufzuchtphase II Futterbetteln gegen die zweite Hündin zeigte, adressierte er es an die Alphahündin häufiger in der Trächtigkeitsphase. Aufgrund der geringen Werte des Rüden ist das Ergebnis mit Vorsicht zu bewerten.

Von den acht Verhalten gegenüber der zweiten Hündin während der Trächtigkeitsphase entfallen allerdings sieben auf eine gemeinsame Annäherung an beide Weibchen. Die solitäre zweite Hündin suchte er nur einmal in diesem Zeitraum auf.

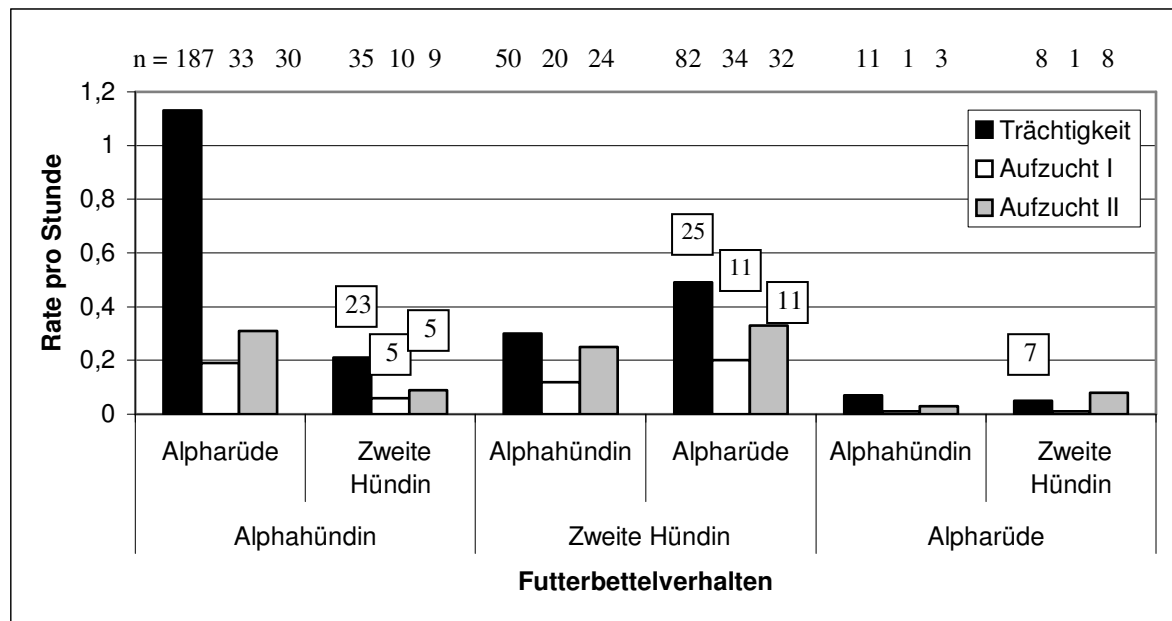


Abb. 24: Futterbettelverhalten der Adulttiere in Schwerin 2003. Aufgeführt ist das futterbettelnde Tier und an wen sich das Verhalten richtete. Einbezogen sind sowohl paarweise Verhalten als auch simultanes Verhalten von zwei Tieren gegen ein drittes. Bettelte die Alphahündin simultan die anderen beiden Tieren an, sind die Werte (□) bei beiden Rudelmitgliedern in den Säulen enthalten.

Während der Trächtigkeit vertrieb die Alphahündin die futterbettelnde zweite Hündin vom Rüden insgesamt 14 mal. Zweimal kam dies auch während der Aufzucht vor. Dabei würgte der Rüde vor und die Alphahündin vertrieb ihre Schwester aggressiv.

Kontext des (simultanen und paarweisen) Futterbettelns

Beide Weibchen nutzten es vorwiegend, um die anderen Rudelmitglieder zu begrüßen. Die Alphahündin nutzte es zudem häufig im Zusammenhang mit dem Erwerb oder der Verteidigung von Nahrung. Der Rüde setzte es am häufigsten zur Begrüßung ein.

Alphahündin: Insgesamt 249 Futterbettelverhalten (simultane und paarweise) der Alphahündin gegenüber dem Rüden konnten einem Kontext eindeutig zugeordnet werden.

126 mal benutzte sie es bei der Begrüßung des Rüden, 80 mal beim Betteln um Nahrung und elfmal um ein Futterversteck zu verteidigen. Nach einer Paarung erfolgten 21 mal Futterbetteln, sehr unterwürdig war sie achtmal und im spielerischen Kontext erfolgten drei Futterbettelverhalten.

Der Rüde erwiderte in 39 Fällen die Begrüßung, 66 mal ignorierte er sie und 21 mal beendete er die Begrüßung, indem er sich entfernte. Insgesamt (incl. Begrüßungsverhalten) verhielt er sich 91 mal passiv und beendete das Futterbetteln 52 mal. Drohend reagierte er nur auf das Betteln um Nahrung (s. u.). Der Rüde erwiderte 80 mal das Verhalten positiv.

Von den 41 Futterbettelverhalten im eindeutigen Kontext gegenüber der zweiten Hündin entfallen 29 auf Begrüßungen, sieben auf den Nahrungserwerb und fünf auf submissives Verhalten.

Die zweite Hündin reagierte nur auf das Betteln um Futter negativ mit submissivem Drohen, insgesamt 32 mal erwiderte sie das Futterbettelverhalten, dreimal blieb sie passiv und einmal entfernte sie sich.

Zweite Hündin: Sie begrüßte die Alphahündin 33 mal allein, zweimal bettelte sie um Nahrung. 39 mal wandte sie sich simultan an die Alphiere bei der Begrüßung und achtmal simultan beim Betteln um Futter.

Bei den simultanen Ereignissen, bei denen die zweite Hündin zur Alphahündin und dem Rüden lief, reagierte die Alphahündin dreimal mit Imponieren und dreimal aggressiv. Die Alphahündin blieb 27 mal passiv, ging einmal weg und erwiderte das Verhalten in zwölf Fällen gegenüber der zweiten Hündin.

Kam die zweite Hündin zur solitären Alphahündin, so erwiderte diese 20 mal das Futterbetteln, blieb 18 mal passiv und reagierte insgesamt dreimal abweisend, dreimal mit Imponierverhalten und einmal aggressiv. Fünfmal beendete sie das Verhalten, indem sie wegging.

Die zweite Hündin begrüßte den Rüden insgesamt 111 mal futterbettelnd (dabei 39 mal simultan das Alphapaar), bettelte ihn 27 mal um Nahrung an (dabei achtmal simultan das Alphapaar), dreimal verteidigte sie eigene Fleischstücke und viermal wandte sie sich stark submissiv an den Rüden. Er zeigte beim paarweisen Futterbetteln in 46 Fällen keine Reaktion, beendete neunmal durch Weggehen das Verhalten und erwiderte es insgesamt 35 mal. Insgesamt siebenmal zeigte er negative Reaktionen auf das Futterbetteln der zweiten Hündin. Bei den simultanen Ereignissen mit beiden Weibchen blieb er 30 mal passiv, ging zehnmal weg und erwiderte das Verhalten in sieben Fällen gegenüber der zweiten Hündin.

Alpharüde: Er begrüßte siebenmal die Alphahündin und neunmal die zweite Hündin sowie siebenmal beide Weibchen simultan mit Futterbetteln. Er bettelte die zweite Hündin einmal um Nahrung an.

Die Alphahündin reagierte siebenmal, indem sie das Begrüßungsverhalten erwiderte, und einmal blieb sie passiv. Die zweite Hündin reagierte negativ auf das Betteln um Fleisch, alle Begrüßungsverhalten erwiderte sie mit Futterbetteln.

Bei der simultanen Begrüßung beider Weibchen reagierten beide in allen Fällen mit Begrüßungsverhalten.

Der Alpharüde verhielt sich bei vielen Futterbettelverhalten der Weibchen passiv oder entfernte sich. Dagegen erwiderten die Weibchen sein Futterbettelverhalten überwiegend positiv.

Futterbetteln um Nahrung

Insgesamt 80 mal zeigte die Alphahündin gegenüber dem Rüden Futterbetteln im Kontext des Nahrungserwerbs und gegenüber ihrer Schwester siebenmal.

Die zweite Hündin bettelte beim Rüden 19 mal im Futterkontext, bei der Alphahündin dagegen nur zweimal. In acht Fällen bettelte sie das Alphapaar an (dabei bettelte bereits die Alphahündin den Rüden um ein Fleischstück an).

Der Rüde bettelte nie seine Partnerin und nur einmal die zweite Hündin um Nahrung an.

Bei der Alphahündin fanden 39,2 % (78 von 199) aller Futterbettelverhalten in der Trächtigkeit im Zusammenhang mit Nahrung statt und 12,5 % (neun von 72) während der gesamten Aufzucht. Bei der zweiten Hündin hatten zur Tragzeit 22,4 % des Futterbettelns (24 von 107) und in der Aufzucht 5,7 % (fünf von 88) ihren Bezug zum Nahrungserwerb.

a) Futterbetteln gegenüber fressenden Artgenossen bzw. einem, der Fleisch transportiert.

Die Alphahündin war beim Anbetteln des Rüden erfolgreicher als ihre rangniedere Schwester. Sie selbst gab nie Fleisch ab.

In den 47 Fällen, in denen die Alphahündin den Rüden um konkrete Futterteile anbettelte, war sie zu 42,6 % (n = 20) erfolgreich. Beim Betteln bei der zweiten Hündin hatte sie von drei Fällen nur einmal Erfolg.

Die zweite Hündin hatte bei den zwei Versuchen, der Alphahündin Nahrung abzubetteln keinen Erfolg. Von den 10 Ereignissen gegenüber dem Rüden war sie in zwei Fällen erfolgreich (20,0 %).

b) Futterbetteln mit anschließendem Vorwürgen

Am häufigsten würgte der Rüde Nahrung vor. Meist fraß es die Alphahündin allein auf.

Zehnmal würgte der Rüde Futter vor, viermal davon hatten beide Weibchen simultan in der Trächtigkeitsphase gebettelt, es fraß jedoch jeweils nur die Alphahündin davon.

Sechsmal (viermal in der Trächtigkeit, zweimal während der Aufzucht I) war nur die Alphahündin zugegen, als er vorwürgte. Viermal fraß nur die Alphahündin, einmal fraß er allein und einmal war es nicht zu sehen.

Einmal würgte die zweite Hündin der Alphahündin während der Aufzuchtphase I Fleisch vor. Es wurde von der Alphahündin allein gefressen.

c) Futterbetten als Verteidigung von Futterstücken gegen sich nähernde Artgenossen

Nähert sich ein Artgenosse, so läuft ihm das verteidigende Tier geduckt laut winselnd bzw. keckernd und teilweise wedelnd entgegen. Es fängt den herannahenden Artgenossen ab und zeigt ihm gegenüber Futterbetteln. Weitere Annäherung an das Fleischstück oder das Futterversteck wird mit submissivem Drohen und Futterbettelgestik zu verhindern versucht.

Alle drei Rothunde benutzten das Verhalten erfolgreich. Auf diese Weise konnte auch die rangniedere Hündin ihren Nahrungsanteil gegenüber der dominanten Hündin verteidigen.

Insgesamt dreimal verteidigte die Alphahündin futterbettelnd Nahrung gegen den sich nähernden Rüden. Sie war in allen drei Fällen erfolgreich.

Die zweite Hündin versuchte dies einmal gegen die Alphahündin und war erfolgreich. Auch der Alpharüde konnte bei seinen zwei Verteidigungsverhalten jeweils seine Nahrung futterbettelnd gegenüber der Alphahündin erfolgreich verteidigen.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2004: 5,4 Rothunde

An den Begrüßungszeremonien beteiligten sich die Adulttiere, die 4,2 Jungtiere von 2003 und mit zunehmenden motorischen Fähigkeiten auch die Welpen ab der achten Woche.

Die Begrüßungen fanden morgens aber auch abends jeweils zu Aktivitätsbeginn statt. Auch tagsüber konnte das Futterbetteln einzelner Junghunde bei den Eltern eine Begrüßungszeremonie des gesamten Rudels auslösen. Die Welpen und Junghunde orientierten das Verhalten immer an die Adulttiere. Begrüßungszeremonien nur unter den Junghunden gab es nicht. Häufig befand sich der Alpharüde in der Mitte des Geschehens.

Bei den Zeremonien unterwarfen sich die Junghunde den Adulttieren und den Welpen, die Adulttiere legten sich ebenfalls vor den restlichen Rudelmitgliedern auf die Seite.



Abb. 25: Begrüßungszeremonie im Sommer 2004: Mittig mit erhobenem Hinterbein liegt der Alpharüde, im Rücken bzw. am Bauch liegt je ein Jährling von 2003, am Kopf und an der Rute je ein Welpen von 2004.

Ergebnis des Futterbettelverhaltens von Adulttieren:

Futterbetteln trat ritualisiert bei Begrüßungszeremonien auf, wenn die Rothunde ihre Aktivitätsphasen begannen. Ein hoher Anteil des Verhaltens entfällt auf Situationen, in denen zwei Wildhunde das dritte Tier simultan anbettelten oder sich ein drittes sich nähert, wenn bereits zwei Artgenossen zusammen stehen. Anders als viele Verhaltensweisen nahm oft das gesamte Rudel am Begrüßungsverhalten teil.

Es kam auch im Zusammenhang des Nahrungserwerbs und der Verteidigung von Nahrung vor.

Allgemein wurde es am häufigsten in der Trächtigkeitsphase und dabei meist von Weibchen gegen den Rücken gezeigt.

3.1.2.5 Spielverhalten der Adulttiere

Als Spielverhalten wurden Balgspele (SLS) zwischen den Rothunden beobachtet und Jagdspele (JS). Objektspele sind hier nicht erfasst.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Insgesamt erfolgten 147 Spielinitiativen von Alphahündin und Alpharüde. Der zweite Rüde initiierte nie ein Spiel, er wurde nie aufgefordert. Sämtliches Spiel fand nur zwischen den Alphetieren statt.

Balgspiel

Es gab insgesamt 24 Initiativen zum Balgspele.

13 gingen von der Hündin aus, davon waren 92,3 % (n = 12) erfolgreich. Von den drei Spelaufforderungen des Alpharüden an die Hündin waren alle erfolgreich. Simultan begannen beide achtmal, sich zu balgen.

Kein Alphetier initiierte signifikant erfolgreicher als der Partner ein Balgspele.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Hündin forderte nur im Block I (n = 6, fünfmal erfolgreich) und II (n = 7, siebenmal erfolgreich) zum Balgspele auf. Möglicherweise verhinderte ihr Beinbruch am Ende von Block II das Spielverhalten.

Beim Rüden erfolgte in jedem Block je eine Aufforderung, die alle in Balgspele endeten. Die erste Aufforderung ging vom Rüden aus in der zweiten gemeinsamen Woche in der Anlage. Ab der Woche darauf forderte dann die Hündin zum Spelauf.

Jagdspiel

Von den insgesamt 118 Jagdspeleinitiativen gingen 78,0 % (n = 92) von der Hündin und 26 vom Rüden aus. Von ihr waren 33,7 % der Aufforderungen erfolgreich (n = 31) von ihm 38,5 % (n = 10). Fünfmal begannen sie simultan ein Jagdspele

Kein Alphetier initiierte signifikant erfolgreicher als der Partner ein Jagdspele.

Die Hündin zeigte 16 solitäre Jagdspele, alle im Block II. Der Rüde spielte zweimal im dritten Block solitär ein Jagdspele.

Veränderungen im Jahresverlauf

Im Block I, beim Kennenlernen, forderte nur die Hündin zum Jagdspele auf. Von den 12 Initiativen war nur eine erfolgreich. Alle 12 Versuche fanden in der letzten Woche von Block I statt, nachdem die Tiere fünf Wochen gemeinsam in der Anlage waren.

Block II weist die höchsten Werte auf. 77 mal initiierte die Hündin ein Jagdspele, 30 mal jagten beide danach spielerisch in der Anlage. Von den 18 Spelaufforderungen des Rüden waren zehn erfolgreich.

Im Block III erfolgten keine Jagdspele mehr, die Hündin war aufgrund ihres Beinbruches dazu nicht mehr in der Lage. Im Block III forderte sie nur dreimal den Rüden auf und er sie achtmal.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Balgspiel

Es trat nie ein Balgspiel mit allen drei bzw. vier Tieren auf. Der zweite Rüde forderte nie zu einem Spiel auf, er wurde ebenfalls nie aufgefordert.

Es wurden insgesamt 142 Aufforderungen beobachtet. Von der Alphahündin stammten 83 (58,5 %), von der zweiten Hündin 53 und vom Rüden sechs.

In 55 Fällen (38,7 %) erfolgte ein Balgspiel.

Keines der Alphatiere initiierte signifikant erfolgreicher ein Balgspiel als der Partner.

Kein Weibchen war signifikant erfolgreicher beim Auffordern der Schwester zum Balgspiel. Beide Weibchen unterscheiden sich jedoch signifikant im Anteil erfolgreicher Aufforderungen an den Rüden, das heißt, die Alphahündin war signifikant erfolgreicher dabei als die zweite Hündin ($p > 0,009$, Fisher - Test).

Alphatiere: Es gab insgesamt 63 Balgspielinitiativen zwischen den Alphatieren, 57 Initiativen stammten von der Alphahündin (davon waren 26,9 %, $n = 14$ erfolgreich) und sechs vom Rüden (vier waren erfolgreich), 14 Spiele begannen simultan.

Weibchen: Von den 59 Spielaufforderungen stammten 26 von der Alphahündin ($n = 16$ erfolgreich, 61,5 %) und 33 von der zweiten Hündin (63,6 %, $n = 21$ erfolgreich).

15 Balgspiele wurden simultan von beiden Weibchen miteinander begonnen.

Zweite Hündin und Alpharüde: Die zweite Hündin forderte den Alpharüden 20 mal zum Balgspiel auf, sie war immer erfolglos. Der Rüde forderte sie nicht auf.

Fünf Spielaufforderungen beider Weibchen simultan an den Alpharüden blieben erfolglos.

Jagdspiel

Es trat nie ein Jagdspiel mit allen drei bzw. vier Tieren auf. Der zweite Rüde forderte nie zu einem Spiel auf, er wurde ebenfalls nie aufgefordert. Der Alpharüde wurde von beiden Weibchen aufgefordert, spielte selbst jedoch nie mit. Er initiierte nie selbst ein Jagdspiel.

Von den 27 beobachteten Aufforderungen entfielen 14 auf die Alphahündin und 13 auf die zweite Hündin. 21 mal erfolgte ein Spiel, damit waren 77,8 % der Aufforderungen erfolgreich.

Es spielten nur die Weibchen miteinander Jagdspele.

Keines der Weibchen war signifikant erfolgreicher bei der Aufforderung zum Jagdspiel an die Schwester.

Alphatiere: Nur die Alphahündin forderte zum Jagdspiel auf. Alle drei Initiativen bleiben erfolglos.

Weibchen: Von den 23 Spielaufforderungen entfallen 11 auf die Alphahündin (72,7 % erfolgreich, $n = 8$) und 12 auf die zweite Hündin, die alle ein Spiel zur Folge hatten.

Zweite Hündin und Alpharüde: Der Rüde forderte nie zu einem Jagdspiel auf. Er wurde von der zweiten Hündin einmal aufgefordert, es ergab sich jedoch kein Spiel.

Veränderungen im Jahresverlauf 2001

Im Folgenden sind die Spielaufforderungen für Jagd- und Balgspele zusammengefasst.

Insgesamt waren von den Aufforderungen der Alphatiere zum Partner 25,4 % ($n = 18$) erfolgreich. Von den insgesamt 82 Aufforderungen eines Weibchens an die Schwester waren 70,7 % erfolgreich ($n = 58$). Sämtliche der 21 Aufforderungen zwischen dem Alpharüden und der zweiten Hündin waren erfolglos.

Im Block I, beim Kennenlernen, zeigte nur die Alphahündin Spielaufforderungsverhalten. Es fand in der dritten gemeinsamen Woche statt. Sie richtete es an den Alpharüden und

hatte zweimal damit Erfolg. Die höchsten Raten treten bei beiden Weibchen im Block VI auf, sowohl bei Aufforderungen an den Rüden als auch gegenüber dem Schwestertier. Zum Block VII fallen die Werte dann alle wieder ab (Abb. 26).

Beim Alpharüden zeichnen sich keine Tendenzen ab. Aufgrund der wenigen Daten ist keine eindeutige Aussage möglich. Auffällig ist jedoch, dass er nur seine Partnerin zum Spielen aufforderte.

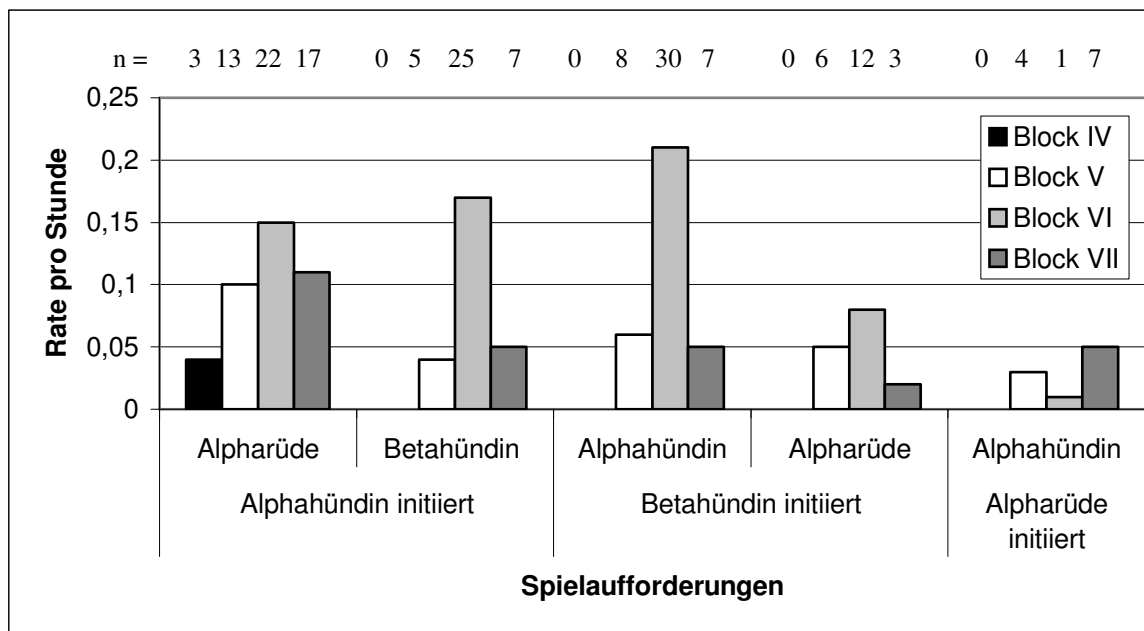


Abb. 26: Spilaufforderungen zum Balg- und Jagdspiel in Schwerin 2001.

Der zweite Rüde forderte nie auf, er wurde selbst nicht aufgefordert.

Block VII: Vorpaarungszeit, November/Dezember

Spielerische Körperkontakte

In der neuen Freianlage wurden 2001 erstmals spielerisches Körperkontaktverhalten wie „Stupsen“, „Hochheben“, „Pföteln“ und „an - der - Rute - Zerren“ erfasst. Sie traten während eines Spiels auf, bei Spilaufforderungen oder auch ohne Spielverhalten.

Das Verhalten trat am häufigsten zwischen den Alphatieren auf. Die rangniedrige Hündin bevorzugte kein Alphatier eindeutig.

Keines der Alphatier zeigte signifikant häufiger spielerisches Körperkontaktverhalten am Partner. Die Alphahündin unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil des Körperkontaktverhaltens zum Alpharüden von ihrer Schwester ($p < 0,001$, G-Test).

Alphahündin: Sie zeigte insgesamt 69 mal (76,6 %) spielerisches Kontaktverhalten beim Alpharüden, zweimal beim zweiten Rüden und 19 mal bei ihrer Schwester.

Zweite Hündin: Sie wandte die Verhaltensweisen 50 mal (46,3 %) gegenüber dem Alpharüden und 58 mal gegen die Alphahündin an. Zum zweiten Rüden hatte sie keinen derartigen Kontakt.

Alpharüde: Mit der Alphahündin hatte er 21 (95,5 %) derartige Kontakte, zum zweiten Rüden einmal und zur zweiten Hündin keinmal.

Zweiter Rüde: Er zeigte kein derartiges Verhalten.

Veränderungen im Jahresverlauf

In den ersten gemeinsamen Wochen (Block IV) gab es keinen spielerischer Körperkontakt (Abb. 27). Die ersten Kontakte fanden bei allen drei Tieren in der letzten Woche von Block V statt, das heißt in der siebten gemeinsamen Woche. Beide Weibchen zeigten die meisten Kontakte in den letzten beiden Blöcken, Block VI und VII.

Alphahündin: Sie zeigte gegenüber ihrer Schwester die höchste Rate im Block VI. Kontaktverhalten zum Rüden fand mit einer Rate von 0,12 im Block VI und mit der maximalen Rate von 0,26 (n = 38) im letzten Block statt (Abb. 27).

Zweite Hündin: Sie nahm erst im Block VI spielerischen Körperkontakt zur Alphahündin auf. Die Raten unterschieden sich kaum, sie lagen bei 0,2 (n = 29) versus 0,19 (n = 29) im Block VII. Auch die Raten bezüglich des Rüden sind in den letzten beiden Blocks fast gleich: 0,17 (n = 24) versus 0,15 (n = 23).

Alpharüde: Er zeigte nur im letzten Beobachtungsblock, Block VII, eine höhere Rate von 0,06 (n = 9) als in den beiden Blöcken davor (Rate je 0,01, je n = 1). Er nahm nur Kontakt zur Alphahündin auf.

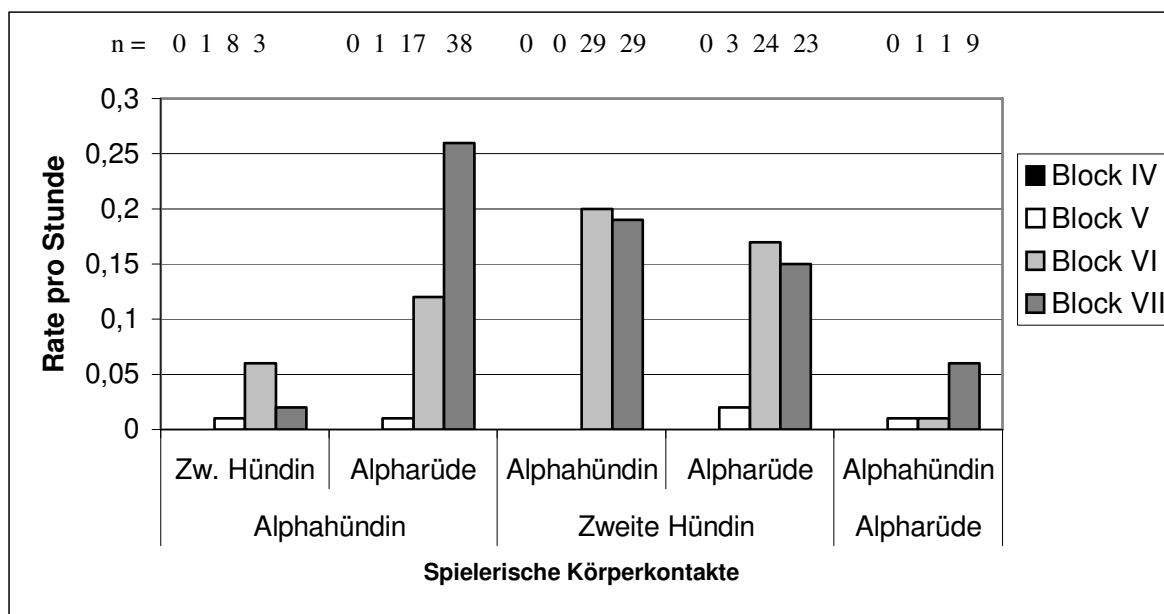


Abb. 27: Spielerische Körperkontakte („Stupsen“, „Hochheben“, „Pföteln“ und „an - der - Rute - Zerren“) in der neuen Anlage in Schwerin 2001. Das Verhalten gegenüber dem zweiten Rüden (n = 3) ist nicht mit aufgeführt.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere**Balgspiel**

Es gab insgesamt 109 Aufforderungen zu einem Balgspiel. 90 stammten von der Hündin (82,6 %) und 19 vom Alpharüden. 72 mal erfolgte im Anschluss daran ein Spiel, dies entspricht einer Erfolgsquote von 66,1 %. Der zweite Rüde initiierte nie ein Balgspiel. Das Alphapaar zeigte 21 mal simultanes Balgen.

Von den 19 Aufforderungen waren 18 (94,7 %) erfolgreich. Der Rüde war signifikant erfolgreicher im Auffordern seiner Partnerin als sie bei ihm ($p < 0,01$, G-Test).

Hündin: Sie forderte den Alpharüden 85 mal auf, in 62,3 % der Fälle (n = 53) balgten sich danach beide. Von den fünf Spielanträgen an den zweiten Rüden war nur einer erfolgreich.

Alpharüde: Er forderte nur die Hündin zum Spiel auf, den zweiten Rüden nie.

Jagdspiel

Es gab insgesamt 45 Aufforderungen für ein Jagdspiel. Die Hündin war für 32 davon (71,1 %) verantwortlich, der Alpharüde für 13. In 64,4 % der Fälle ($n = 29$) erfolgte nach der Aufforderung ein Spiel.

Keines der beiden Alphatiere war signifikant erfolgreicher im Auffordern des Partners.

Hündin: Sie war bei 18 (60,0 %) von 30 Aufforderungen beim Alpharüden erfolgreich. Sie forderte zweimal den zweiten Rüden auf, beide Male ohne Erfolg.

Alpharüde: Elfmal spielte die Hündin nach seiner Aufforderung (84,6 %), bei zwei Versuchen nicht.

Zweiter Rüde: Er initiierte nie ein Jagdspiel. Er spielte nie mit den anderen mit.

Es gab 18 simultane Jagdspiele beim Alphapaar. Solitäres Jagdspiel trat bei der Hündin 19 mal, beim Alpharüden einmal und beim zweiten Rüden dreimal auf. Beim zweiten Rüden wurde ein erstes Spiel erst nach der Separierung vom Alphapaar beobachtet.

Veränderungen im Jahresverlauf

Das Alphapaar zeigte die höchsten Raten in der Woche nach Separierung des zweiten Rüden (Block II a). Insgesamt fanden 115 Spielaufforderungen zwischen den Alphatiere im Block II, gegenüber 32 im Block I, statt (Abb. 28). Die Trennung des zweiten Rüden hatte großen Einfluss auf das Spielverhalten der Alphatiere.

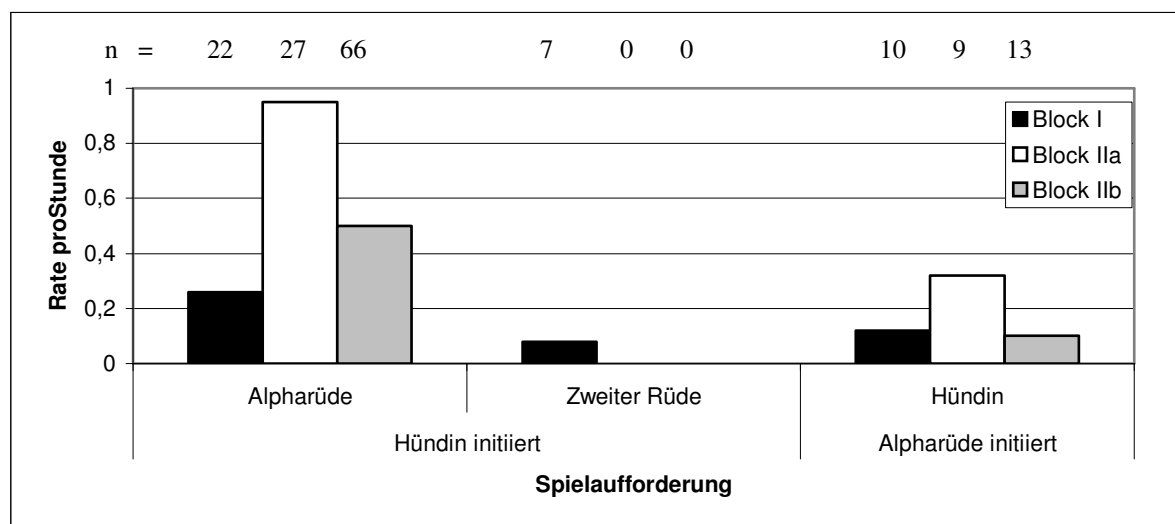


Abb. 28: Stündliche Rate der Spielaufforderungen zum Balg- und Jagdspiel in Magdeburg 2002. Der zweite Rüde zeigte keine Spielaufforderungen.

Spielerische Körperkontakte

Bedingt durch die Separierung des zweiten Rüden sind seine Werte im Block II gering, da „Pföteln“ und weitere Verhaltensweisen am Trenngitter nur bedingt möglich waren.

Die Anzahl und die Rate der spielerischen Kontakte der Hündin zu ihrem Partner stiegen im Block II stark an. Auch die Anzahl und Rate des Alpharüden zu der Hündin stieg von 0,14 im Block I auf 0,27 ($n = 44$) im Block II an. Keines der Alphatiere zeigte signifikant häufiger spielerisches Körperkontaktverhalten am Partner (Abb. 29).

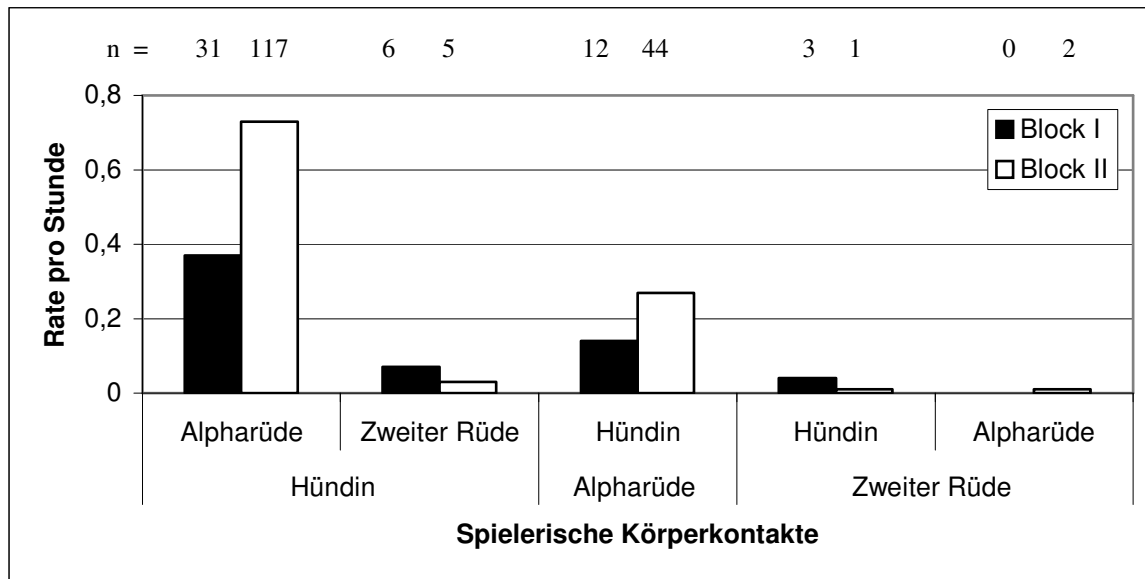


Abb. 29: Spielerische Körperkontakte („Stupsen“, „Hochheben“, „Pföteln“ und „an - der - Rute- Zerren“) in Magdeburg 2002.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Balgspiel

Nur die Weibchen forderten zu Balgspielen auf, der Alpharüde nicht. Von den insgesamt 143 Aufforderungen entfallen 32 auf die Alphahündin und 111 (77,6 %) auf die zweite Hündin. Insgesamt erfolgte in 58 Fällen ein Spiel, dies entspricht einer Erfolgsquote von 40,6 %.

Keines der beiden Weibchen war signifikant erfolgreicher bei der Aufforderung der Schwester bzw. des Rüden zum Balgspiel.

Alphahündin: Sie forderte ihre Schwester 19 mal zum Balgspiel auf, 63,2 % davon waren erfolgreich (n = 12). Den Rüden forderte sie 13 mal auf, nur einmal (7,7 %) erfolgte ein Balgen im Anschluss.

Zweite Hündin: Sie versuchte 81 mal, ihre Schwester zum Spielen zu bringen, es gelang ihr in 54,3 % der Fälle (n = 44). Von 30 Aufforderungen an den Rüden war eine (3,3 %) erfolgreich.

Alpharüde: Er initiierte nie ein Balgspiel.

Das Alpha paar begann einmal simultan ein Balgspiel, beide Weibchen 32 mal. Es spielten nie alle drei Tiere gemeinsam.

Jagdspiel

Es wurden insgesamt 109 soziale Jagdspiele beobachtet (davon 53 simultan begonnene und 56 aufgrund einer einzelnen Initiative) und 47 solitäre Jagdspiele. Insgesamt wurden 116 Aufforderungen zum Jagdspiel beobachtet, davon waren 48,2 % (n = 56) erfolgreich.

Keines der beiden Weibchen war signifikant erfolgreicher bei der Aufforderung der Schwester bzw. des Rüden zum Jagdspiel.

Alphahündin: Von sechs Aufforderungen an ihre Schwester waren 83,3 % (n = 5) erfolgreich. Der Rüde spielte nur bei drei von zwölf Aufforderungen (25,0 %) mit.

Zweite Hündin: Bei der Initiative gegenüber ihrer Schwester war die Hündin in 46 von 82 Fällen (56,1 %) erfolgreich. Mit dem Rüden erfolgte nur ein Spiel (6,7 %) bei 15 Initiativen.

Alpharüde: Er forderte einmal erfolgreich die zweite Hündin, nie jedoch seine Partnerin auf.

Das Alphapaar jagte sich einmal simultan. Bei 46 Jagdspiele der beiden Weibchen war kein eindeutiger Initiator erkennbar, davon fanden 33 in der Trächtigkeitsphase statt.

Sechsmal rannten alle drei Tiere simultan los und spielten miteinander, fünf der Ereignisse entfallen auf die Trächtigkeitsphase. Solitäre Jagdspele traten zweimal bei der Alphahündin, 44 mal bei der zweiten Hündin und einmal beim Rüden auf.

Veränderungen im Jahresverlauf

Zwischen beiden Weibchen kam es in der Trächtigkeitsphase am häufigsten zu Spielaufforderungen. Die meisten gingen von der rangniedrigen Hündin aus. In der Paarungszeit richtete fast nur die Alphahündin Aufforderungsverhalten an den Rüden (Abb. 30).

Alphahündin: Sie zeigte gegenüber dem Rüden die höchste Aufforderungsrate in der Paarungszeit (Rate 0,13, n = 10). Die Rate sank während ihrer Trächtigkeit auf 0,06 (n = 15). Zu Balgspele forderte sie ihn nur in den ersten beiden Wochen der Trächtigkeitsphase auf, zu Jagdspelen nur bis zur fünften Woche. Während der Aufzuchtphase forderte sie ihn nicht zum Spielen auf.

Die häufigsten Aufforderungen an ihre Schwester richtete sie dagegen während ihrer Trächtigkeit (n = 20) bis zwei Wochen vor der Geburt.

Während der Aufzucht forderte sie nur noch einmal ihre Schwester auf, dies geschah in der Woche, in der die Geburt erfolgte, nach der Geburt nicht mehr.

Alpharüde: Er forderte nur die zweite Hündin einmal während der dritten Woche der Aufzucht auf.

Zweite Hündin: Sie zeigte die höchste Rate (0,58, n = 141) gegen die Alphahündin während deren Trächtigkeit (Abb. 30). Während sie Balgspele aufforderungen nur in den ersten beiden Aufzuchtswochen an sie richtete, forderte sie sie in den ersten vier Wochen auch zu Jagdspelen auf, danach nicht mehr.

Gegenüber dem Rüden zeigte sie während der Paarungszeit nur eine Spielaufforderung.

Während der Trächtigkeitsphase zeigte sie nur in den ersten beiden und dann ab der sechsten Woche bis zur Geburt Aufforderungsverhalten. Während der Aufzucht richtete sie Aufforderungsverhalten an den Rüden nur in den ersten drei Wochen an ihn, sowohl für Balg- als auch für Jagdspele.

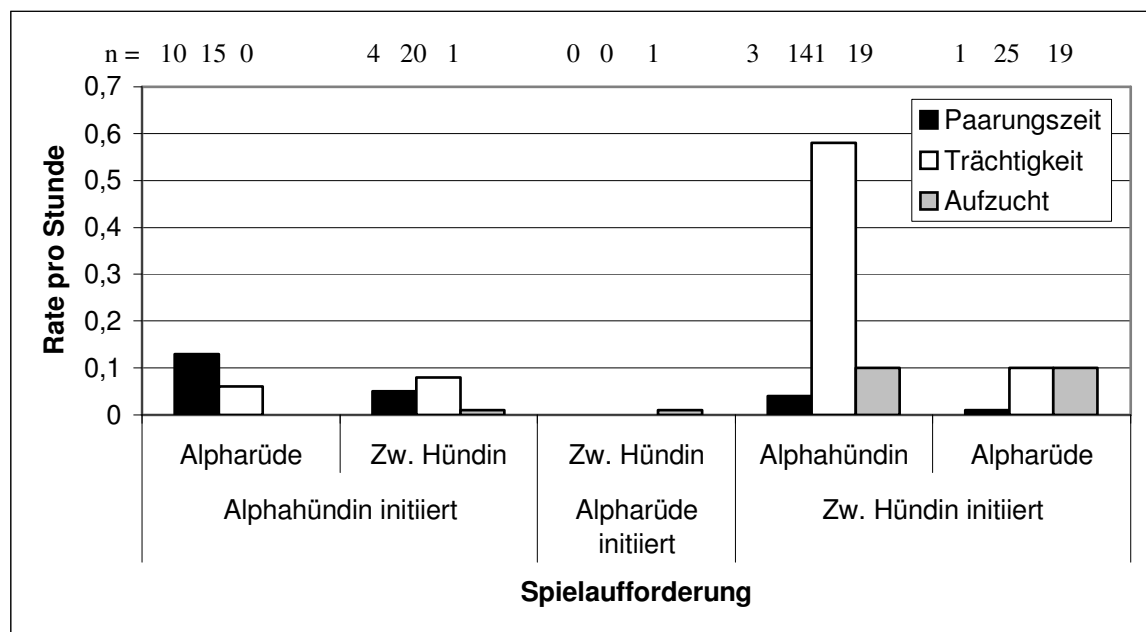


Abb. 30: Stündliche Rate der Spielaufforderungen zum Balg- und Jagdspele in Schwerin 2002. Nicht aufgeführt ist, ob im Anschluss ein Spele erfolgte.

Spielerische Körperkontakte 2002

Beide Weibchen bevorzugten den Rüden. Er zeigte keine Bevorzugung einer der beiden Hündinnen. Keines der Alphiere zeigte signifikant häufiger spielerisches Körperkontaktverhalten am Partner als das andere. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der Orientierung auf den Rüden ($p < 0,009$, G-Test).

Alphahündin: Sie wandte die Verhaltensweisen 152 mal (77,6 %) gegenüber dem Alpharüden und 44 mal gegen die zweite Hündin an.

Zweite Hündin: Sie zeigte derartiges Verhalten 145 mal bei der Alphahündin und 300 mal (67,4 %) beim Rüden.

Alpharüde: Er nahm 13 mal spielerisch Kontakt zur Alphahündin und zwölfmal zur zweiten Hündin auf.

Veränderungen im Jahresverlauf 2002

Bei beiden Weibchen sind die Anzahl und die Rate der spielerischen Körperkontakte zum Rüden während der Paarungszeit am niedrigsten, während der Trächtigkeit am höchsten und fallen während der Aufzucht auf ein Niveau über dem der Paarungszeit ab (Abb. 31). Beide Weibchen hatten die höchste Anzahl und Rate an spielerischen Körperkontakten mit der Schwester während der Trächtigungsphase.

Beim Rüden nahmen die Verhaltensweisen von der Paarungszeit zur Aufzucht gegen beide Weibchen ab.

Alphahündin: 80,6 % ($n = 158$) ihrer spielerischen Körperkontakte fanden in der Trächtigungsphase statt. Sie zeigte mit dem Rüden eine höhere Rate während der Paarungszeit als zur Aufzucht. Gegenüber ihrer Schwester ist die Rate in der Aufzucht fast gleich hoch wie in der Paarungszeit.

Zweite Hündin: Es fanden 353 der insgesamt 445 (79,3 %) Kontakte in der Trächtigungsphase statt. Zur Alphahündin hatte sie während der Aufzucht leicht häufigeren Kontakt als während der Paarungszeit. Mit dem Rüden kam es dagegen in der Aufzucht zu einer geringeren Rate als zur Paarungszeit.

Rüde: 60 % ($n = 15$) aller Fälle ereigneten sich in der Trächtigungsphase. Während der Paarungszeit hatte er zu beiden Weibchen selten ($n = 4$) aber gleich häufig spielerischen Körperkontakt. Die stündliche Rate lag dabei über der in der Trächtigungsphase.

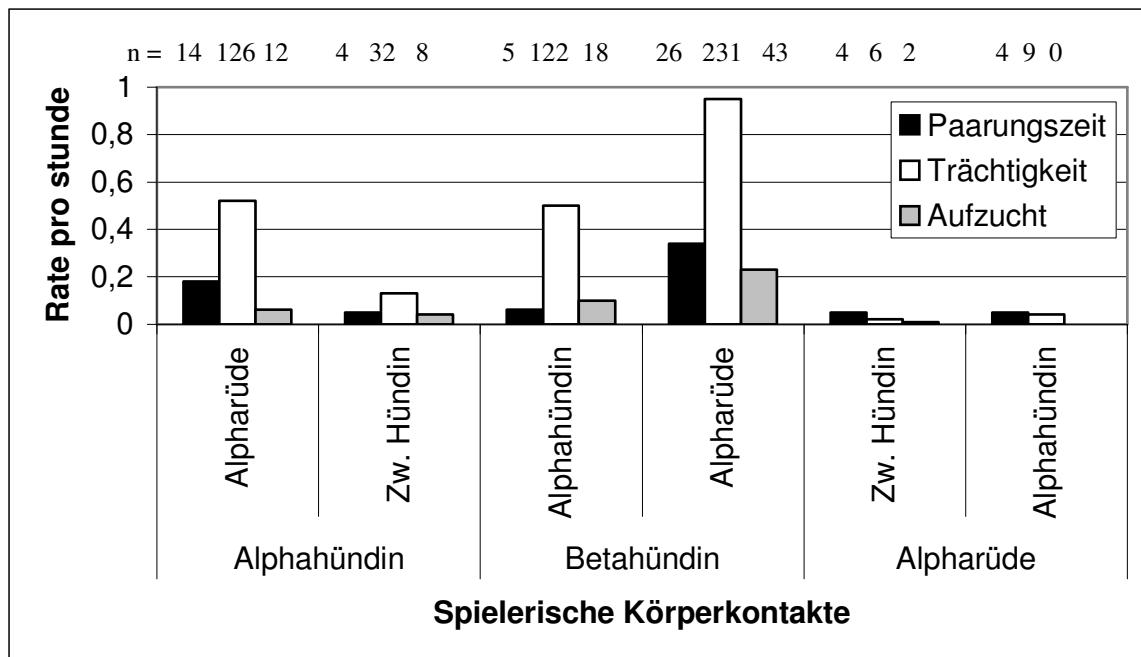


Abb. 31: Spielerische Körperkontakte („Stupsen“, „Hochheben“, „Pföteln“ und „an - der - Rute - Zerren“) in der neuen Freianlage in Schwerin 2002.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Es wurden insgesamt 176 Spielaufforderungen beobachtet. 58,5 % entfallen auf die zweite Hündin (n = 103), 23,9 % auf den Rüden (n = 42) und 31 auf die Alphahündin.

Balgspiel

Es wurden insgesamt 111 Aufforderungen zum Balgspiel beobachtet. Die Alphahündin war für 24, die zweite Hündin für 56 (50,5 %) und der Rüde für 31 verantwortlich. Es wurden insgesamt 68 Balgspele gespielt. Damit waren 61,3 % der Aufforderungen erfolgreich.

Keines der Alphatiere forderte signifikant erfolgreicher den Partner auf. Keines der Weibchen war signifikant erfolgreicher bei Balgspielaufforderungen gegenüber der Schwester. Die Alphahündin war jedoch signifikant erfolgreicher als ihre Schwester bei der Aufforderung an den Rüden ($p < 0,002$, Fisher-Test). Der Rüde initiierte nicht signifikant häufiger mit einem bestimmten Weibchen ein Spiel.

Alphahündin: Sie forderte den Rüden siebenmal auf, in allen Fällen erfolgte anschließend gemeinsames Balgen. Sie forderte ihre Schwester 17 mal auf, die zweite Hündin spielte insgesamt 13 mal (76,5 %) mit.

Zweite Hündin: Sie richtete 35 Aufforderungen an die Alphahündin, davon waren 54,3 (n = 19) erfolgreich. Den Rüden forderte sie 21 mal auf, 14 mal (66,7 %) spielten beide .

Alpharüde: Er zeigte 13 mal ein Auffordern gegenüber der Alphahündin, es resultierten vier Spiele (30,8 %) daraus. Von den 18 Initiativen an die zweite Hündin waren 61,1 % (n = 11) erfolgreich.

Zwischen dem Alphapaar kam es nie zum simultanen Spielbeginn, beide Weibchen zeigten jedoch siebenmal einen gemeinsamen Beginn und bei sechs Spielen des Rüden und der zweiten Hündin konnte ebenfalls kein Initiator ausgemacht werden.

Jagdspiel

Von den insgesamt 65 Spielaufforderungen zeigte die Alphahündin sieben, die zweite Hündin 47 (72,3 %) und der Rüde 11. Anschließend wurden 58 Jagdspele beobachtet, somit waren 89,2 % der Aufforderungen erfolgreich. Keines der Weibchen war signifikant erfolgreicher bei Jagdspielaufforderungen gegenüber der Schwester oder dem Rüden. Der Rüde initiierte nicht signifikant häufiger mit einem bestimmten Weibchen ein Spiel.

Alphahündin: Den Rüden forderte sie einmal auf, und beide spielten danach.

Sie forderte ihre Schwester sechsmal auf, die zweite Hündin spielte jedes Mal mit. Alle Ereignisse fanden während der Aufzucht II statt.

Zweite Hündin: Sie forderte die Alphahündin 24 mal auf, in 23 Fällen (95,8 %) erfolgte im Anschluss ein gemeinsames Jagdspiel. Sie forderte den Rüden 23 mal auf, er spielte insgesamt 18 mal (78,3 %) mit. 22 Dieser Aufforderungen erfolgten in der Trächtigkeitsphase und eine während der Aufzucht II.

Alpharüde: Dreimal forderte er die Alphahündin zum Jagdspiel auf, sie spielte immer mit. Von den acht Aufforderungen an die zweite Hündin waren 87,5 % (n = 7) erfolgreich.

Das Alphapaar zeigte fünfmal ein simultanes Jagdspiel, beide Weibchen 32 mal. Einmal spielte der Rüde mit der zweiten Hündin, ohne dass ein Initiator erkennbar gewesen wäre. Viermal spielten alle drei Tiere gemeinsam ein Jagdspiel. Solitäres Jagdspiel zeigte die Alphahündin zweimal, die zweite Hündin elf- und der Rüde einmal.

Veränderungen im Jahresverlauf (Jagd- und Spielverhalten summiert)

Die Alphahündin zeigte nur in der Trächtigkeitsphase und während der Aufzucht II Spielaufforderungsverhalten (Abb. 32). Der Rüde dagegen nur in der Trächtigkeitsphase. Die zweite Hündin bevorzugte in der Trächtigkeitsphase den Rüden, während der Aufzucht die dominante Schwester.

Alphahündin: Bei vier der fünf Ereignisse mit dem Rüden in der Trächtigkeit handelt es sich um Balgspele, ein Jagdspiel zeigte sie nur einmal. Sämtliche Spiele mit der zweiten Hündin in der Trächtigkeit waren Balgspele. Zu Jagdspielen forderte sie sie erstmals in der Aufzucht II auf.

Zweite Hündin: Sie forderte die Alphahündin im gesamten Beobachtungszeitraum zu Jagd- und Balgspielen auf. Die höchste Rate zeigte sie dabei im Block Aufzucht II (18 Balg- und acht Jagdspele). Die höchste Anzahl ($n = 41$) und Rate bei Aufforderungen an den Rüden zeigte sie dagegen während der Trächtigkeit. Von diesen 41 Fällen waren 19 Aufforderungen für Balgspele und 22 für Jagdspele. Während der Aufzucht I forderte sie den Rüden nicht zum Spiel auf, während der Aufzucht II nur einmal für ein Jagd- und einmal für ein Balgspele.

Alpharüde: Er forderte nur in der Trächtigungsphase die beiden Weibchen zu Jagd- und Balgspielen auf, nicht jedoch während der beiden Aufzuchtphasen.

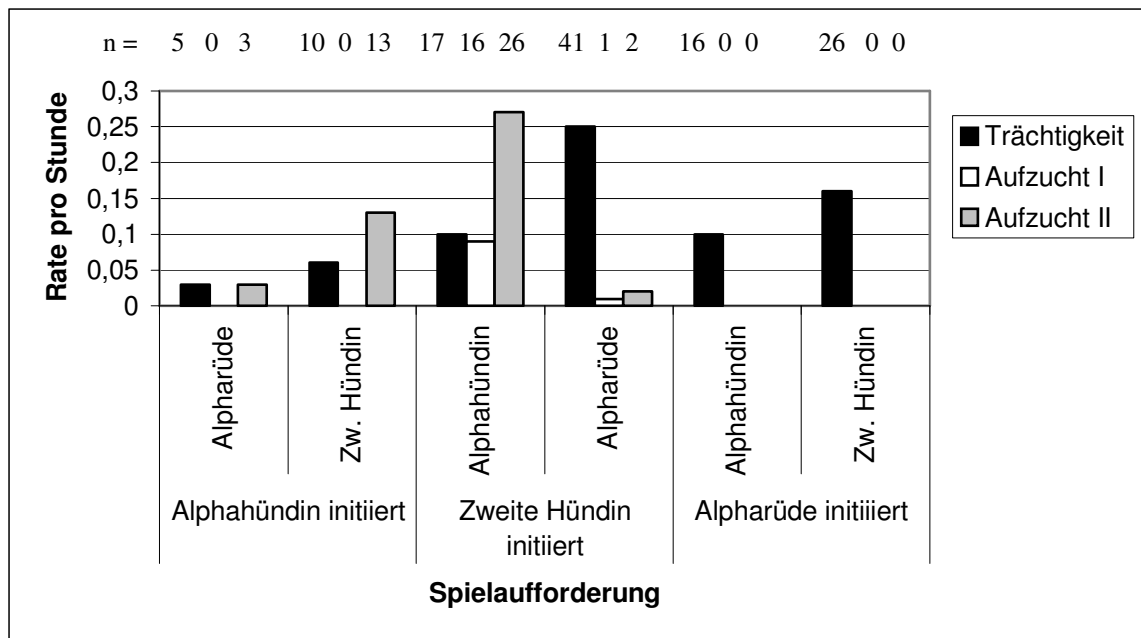


Abb. 32: Stündliche Rate der Aufforderungen zum Balg- oder Jagdspele in Schwerin 2003.

Spielerische Körperkontakte 2003

Beiden Hündinnen bevorzugten den Rüden. Er zeigte dagegen keine eindeutige Präferenz eines Weibchens. Die Hündin wählte für ihre spielerischen Körperkontakte signifikant häufiger ihren Partner als er sie ($p < 0,001$, G-Test). Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im Anteil der Körperkontakte, die auf den Rüden entfielen ($p < 0,0001$, G-Test).

Alphahündin: Sie zeigte spielerische Körperkontakte 81 mal (83,5 %) gegenüber dem Rüden und 16 mal gegenüber ihrer Schwester.

Zweite Hündin: Gegenüber der Alphahündin traten 76 und gegenüber dem Rüden 120 (61,8 %) derartige Kontaktverhalten auf.

Rüde: Er nahm 14 mal (46,7 %) spielerischen Kontakt zur Alphahündin und 16 mal zur zweiten Hündin auf.

Veränderungen im Jahresverlauf 2003

Alle drei Tiere zeigten während der Trächtigungsphase die höchsten Raten gegenüber ihren Artgenossen und die niedrigste Rate bzw. keine während der Aufzucht I (Abb. 33).

Alphahündin: Es entfallen bei ihr 82,7 % der Ereignisse ($n = 62$) gegenüber dem Rüden auf die Trächtigkeit und 14,8 % ($n = 12$) entfallen auf die Aufzucht II.

Zweite Hündin: Sie zeigte in der Trächtigungsphase 65,7 % ($n = 50$) der Verhaltensweisen gegenüber der Alphahündin und 81,7 % ($n = 98$) gegenüber dem Rüden.

Rüde: „Alex“ nahm spielerischen Körperkontakt nur während der Trächtigungsphase und der Aufzucht II, nicht aber während der Aufzucht I auf. 71,4 % ($n = 10$) seiner Kontakte zur Alphahündin und 75,0 % ($n = 12$) der Kontakte zur zweiten Hündin entfallen auf den Zeitraum der Trächtigungsphase.

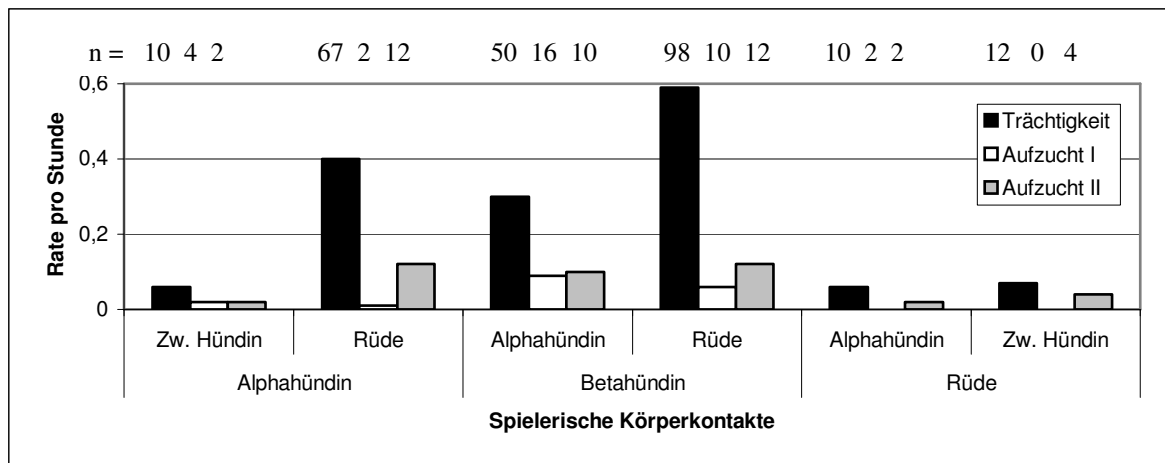


Abb. 33: Spielerische Körperkontakte („Stupsen“, „Hochheben“, „Pföteln“ und „an - der - Rute - Zerren“) in der Freianlage in Schwerin 2003.



Abb. 34: Links: Die Hündin „Tanja“ beißt den Rüden spielerisch ins Ohr. Sie hat dabei ihre Rute leicht seitlich angezogen. Rechts.: „Tanja“ zerrt an der Rute des Rüden.

Ergebnis des Spielverhaltens der Adulttiere:

Allgemein zeigten die Hündinnen am häufigsten Spielaufforderungsverhalten.

Von den Alphatieren war jedoch keines signifikant erfolgreicher bei der Initiative als der Partner. Balgspele wurden fast ausschließlich von Weibchen initiiert. Weder 2002 noch 2003 bevorzugte der Alpharüde eine von beiden Hündinnen bei seinen Spielaufforderungen. In beiden Jahren zeigte die rangniedrigere mit Abstand die häufigsten Initiativen zu einem Balg- oder Jagdspiel. Sie war dabei aber nicht signifikant mehr oder weniger erfolgreich dabei wie die ranghöhere Alphahündin. Der Erfolg einer Spielaufforderung war damit rangunabhängig.

In spannungsreichen Zeiten (Vorpaarungszeit, bei Unverträglichkeit) sinkt die Spielrate. Das Omegatier im Rudel zeigte nie Spielverhalten, es wurde nie aufgefordert und initiierte nie selbst ein Spiel.

Spielerisches Körperkontaktverhalten trat am häufigsten zwischen den Alphatieren auf, wobei der Kontakt meist vom jeweiligen Alphaweibchen ausging. Insgesamt zeigten die Rüden das Verhalten nur vereinzelt.

Die zweite Hündin suchte auf diese Weise Kontakt zu den Alphatieren, und dabei verstärkt in beiden Reproduktionsjahren zum Rüden.

3.1.3 Sozionegatives Verhalten

3.1.3.1 Imponier- und Aggressionsverhalten der Adulttiere

Als Imponierverhaltensweisen wird Verhalten eingestuft, das verwandt wird, um Artgenossen einzuschüchtern und die dominante Stellung des imponierenden Tieres zu verdeutlichen bzw. zu stärken. Imponierverhalten kann beim Artgenossen unterwürfige Verhaltensweisen auslösen oder ebenfalls Imponieren. Im Anschluss daran kann es zu defensiven Aggressionen seitens des Unterlegenen oder zu Angriffssaggressionen kommen, falls keiner sich unterwirft. Beide Verhaltensweisen können zum Kampf führen.

Es gab sog. „Keckerkämpfe“, bei denen beide Kontrahenten lagen und Nase-Nasekontakt hielten. Dabei wurden die Augen fast geschlossen, die Ohren zusammengefaltet an den Hals gelegt und laut gekeckert. Es wurde hörbar eingeatmet und beim Ausatmen lange „Miii - Laute“ oder Keckern erzeugt. Gebissen wird dabei nicht, beide Tiere verharren bewegungslos liegend, Nase an Nase. Das Verhalten beider Kontrahenten ist dabei submissiv (Abb. 35). Es ging um Nahrungsbrocken, Knochen oder Welpen. Gab keiner auf, konnte ein aggressiverer „Ringkampf“ folgen.



Abb. 35: „Keckerkampf“: Die Alphahündin (rechts) versucht dem Rüden ein Fleischstück wegzunehmen. Er lässt nicht los und beide bleiben minutenlang in dieser Position.

„Ringkampf“: Beide Kontrahenten stehen auf den Hinterbeinen, die Vorderbeine stehen auf der Brust des Gegners (Abb. 36). Der Fang ist geöffnet, die Ohren sind auf den Kontrahenten nach vorn gerichtet. Es wird laut gekeckert, während gerungen und nach dem Gegner geschnappt wird. Es kam zu keinen ernsthaften Verletzungen, das unterlegene Tier floh oder legte sich submissiv ab. Diese Kämpfe wurden in Schwerin zwischen den Weibchen beobachtet, wenn die zweite Hündin auf Imponierverhalten der Alphahündin nicht auswich und z. B. ein Fleischstück oder einen Welpen nicht abgeben wollte.



Abb.36: „Ringkampf“ der beiden Weibchen. Die Alphahündin (rechts) drückt die zweite Hündin zu Boden. Beide Weibchen haben den Fang geöffnet. Die zweite Hündin hat die Ohren defensiv angelegt, die Alphahündin ihre aufgerichtet. Ihre Rute ist stark gestäubt.

Beschädigungskämpfe

Bei den Rothunden wurden Beschädigungskämpfe jeweils zwischen den neuen Alphas „Alex“ in Schwerin und „Kleines Monster“ in Magdeburg und ihrem jeweiligen Vorgänger „Fossi“ in Schwerin, bzw. „Fernando“ in Magdeburg beobachtet.

Es kam zu permanenten Angriffen auf diese Tiere durch das gesamte Rudel, obwohl sich das Ex-Alphatier völlig unterwarf. In Schwerin beteiligte sich die Hündin „Dorre“ im Kleingehege und in der neuen Freianlage die Weibchen „Nina“ und „Tanja“ bei Angriffen auf „Fossi“. Selbst in der neuen, großen Anlage (2 000 m²) in Schwerin, in denen sich die Tiere nicht ständig sehen mussten, wurde der zweite Rüde massiv bedrängt.

In diesen Fällen wurde keine Beißhemmung beobachtet. Die Bisse wurden auf die Kruppe, den Rutenansatz und die Oberschenkel orientiert sowie auf die Ohren. Es kam zur Bildung von Schlappohren. Wird ein solches Ex-Alphatier nicht aus dem Gehege entfernt, wird es monatelang attackiert, permanent verletzt bzw. letztendlich tot gebissen.

Sowohl in Schwerin als auch in Magdeburg verhielten sich die Ex-Alphatiere, die sog. „zweiten Rüden“ gleich. Sie liefen nur geduckt umher, separierten sich von den restlichen Tieren so gut es ging und brachten fast den ganzen Tag in den Innenboxen bzw. in Schlafhütten im Außengehege inaktiv zu. Sie wurden selbst im Schlaf von den Rudelmitgliedern, besonders den Alphas aufgesucht und angegriffen. Sobald sie die Unterkünfte verließen, wurden sie vom Alpha wieder hineingetrieben.

Beide Ex-Alphas zeigten nach der Separierung vom restlichen Rudel ein höheres Maß an Aktivität, ruhiges Explorationsverhalten und teils Spielverhalten.

Imponierverhalten wird als Dominanzverhalten eingestuft. Beschädigungskämpfe gehören ebenfalls zum Dominanzverhalten. Keckerkämpfe können von einem unterlegenen Tier submissiv durchgeführt werden, um Nahrung zu verteidigen. Auch Ringkämpfe konnten von einem unterlegenen Tier als Verteidigungsaggression durchgeführt werden. Keckerkämpfe und Ringkämpfe konnten auch dominant aggressiv durch einen Angreifer begonnen werden.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Es kam nur zu dominant aggressivem Verhalten. (Submissive Verteidigungsaggression gab es nur nach vorherigen aggressiven Drohverhaltensweisen. Es erfolgte damit nur als Reaktion und ist nicht mit aufgelistet, da die Reaktionen auf Aggressionsverhalten hier nicht aufgeführt sind.)

Es wurden insgesamt 111 mal Aggressionen und 23 Kämpfe beobachtet. 25 (22,5 %) Aggressionen gingen von der Hündin und 86 (77,5 %) vom Alpharüden aus. Die meisten richteten sich gegen den rangniedrigen Rüden.

Kämpfe wurden nur zwischen den beiden Rüden beobachtet.

Das Alphapaar unterscheidet sich signifikant im Anteil des Aggressionsverhaltens (incl. Kämpfen) gegen den Partner ($p < 0,0002$, Fisher-Test).

Alphahündin: Sie zeigte fünfmal dominant aggressives Drohen gegen den Alpharüden. Einmal biss sie ihn. 20 mal war sie gegenüber dem zweiten Rüden dominant aggressiv. Bei neun Ereignissen biss sie zu. Sie kämpfte nie. Sie orientierte insgesamt 80,0 % des gesamten Aggressionsverhaltens auf den zweiten Rüden.

Alpharüde: Er zeigte gegenüber der Hündin weder dominantes Aggressionsverhalten noch Kampfverhalten. Gegenüber dem zweiten Rüden verhielt er sich insgesamt 86 mal dominant aggressiv und es kam zu 23 Kämpfen. Er richtete zu 100 % sein Aggressionsverhalten gegen den zweiten Rüden. Insgesamt biss er ihn siebenmal.

Zweiter Rüde: Er agierte nie aggressiv.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die anhaltenden Spannungen des Alpharüden gegen den zweiten Rüden nahmen im Block III stark zu. Sie hielten auch nach dem Tod der Hündin an.

Hündin: Aufgrund der geringen Werte gegenüber dem Alpharüden sind keine Aussagen zu Tendenzen möglich. Die Rate der Aggressionen gegenüber dem zweiten Rüden nahm dagegen im Jahresverlauf ab. Dies ist möglicherweise durch den Beinbruch am Ende von Block II zurückzuführen. Die Rate sank von 0,08 ($n = 10$) im Block I, über 0,07 ($n = 7$) im Block II, auf 0,03 ($n = 3$) im Block III ab.

Alpharüde: Die Rate der Aggressionen gegen den zweiten Rüden fiel vom Block I von 0,10 ($n = 11$) auf 0,02 ($n = 2$) im Block II und stieg dann auf den maximalen Wert von 0,78 ($n = 73$) im Block III an. 84,9 % seiner Aggressionsverhalten traten im Block III auf.

Gegen den zweiten Rüden zeigte er die höchste Kampftrate mit 0,24 ($n = 22$) im dritten Block. Im Block I war es zu einem Kampf gekommen, nicht aber im Block II. 95,7 % aller Kämpfe fanden im Block III statt.



Abb. 37: Der Alpharüde drückt buckelnd den zweiten Rüden in die Ecke. Der Körperkontakt wird als Dominanzverhalten eingesetzt.

Imponierende Körperkontakte

Es wurde „Vorderbein - Stoßen“, „Hüfttrepeln“, „Kinnauflegen“, „Stehen - auf“ und „Stehen - über“ einbezogen. Aufreiten wird im Kapitel Aufzucht, 3.1.2 unter „Paarungsverhalten“ explizit aufgeführt.

Von den insgesamt 191 Ereignissen entfielen auf die Alphahündin 101 (54,9 %), auf den Alpharüden 82 (42,9 %) und auf den zweiten Rüden acht. Das Verhalten trat zwischen den Alphasieren am häufigsten auf. Die Alphahündin nahm prozentual signifikant häufiger zu ihrem Partner imponierendes Körperkontakt auf, als er zu ihr ($p < 0,0003$, Fisher – Test).

Alphahündin: Sie zeigte insgesamt 90 mal (87,8 %) imponierendes Kontaktverhalten beim Alphasieren und elfmal beim zweiten Rüden.

Alpharüde: Mit der Alphahündin hatte er 54 (65,9 %) derartige Kontakte, zum zweiten Rüden 28 mal.

Zweiter Rüde: Er zeigte gegen die Hündin achtmal derartiges Verhalten, gegen den Alphasieren keinmal.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die häufigsten derartigen Kontakte zwischen den Alphasieren traten beim Kennenlernen im Block I auf (Abb. 38). Der Alphasieren zeigte die höchsten Werte gegen den männlichen Konkurrenten im Block III.

Alphahündin: Sie zeigte insgesamt 55 mal (69,6 %) imponierendes Kontaktverhalten zum Alphasieren im Block I und 24 mal im Block II. Im Block III wurde das Verhalten gegenüber dem Alphasieren nicht mehr beobachtet (Abb. 38). Die höchste Rate gegenüber dem zweiten Rüden wurde nicht im Block I (Rate 0,03, $n = 3$), sondern im Block II mit 0,08 ($n = 8$) erreicht. Auf diesen Block entfielen 72,7 % aller imponierenden Körperkontakte. Im Block III zeigte sie derartiges Verhalten nicht.

Alphasieren: Mit der Alphahündin hatte er im Block I 34 (63,0 %) derartige Kontakte, auf den Block II entfallen acht und im Block III erfolgten 22,2 % ($n = 12$) dieser Körperkontakte. Die 28 Ereignisse (Rate 0,29) mit dem zweiten Rüden fanden im Block III statt.

Zweiter Rüde: Alle 14 Kontakte ereigneten sich im Block I. Er zeigte dabei das Verhalten in der dritten und vierten gemeinsamen Woche. Danach zeigte er das Verhalten nicht mehr.

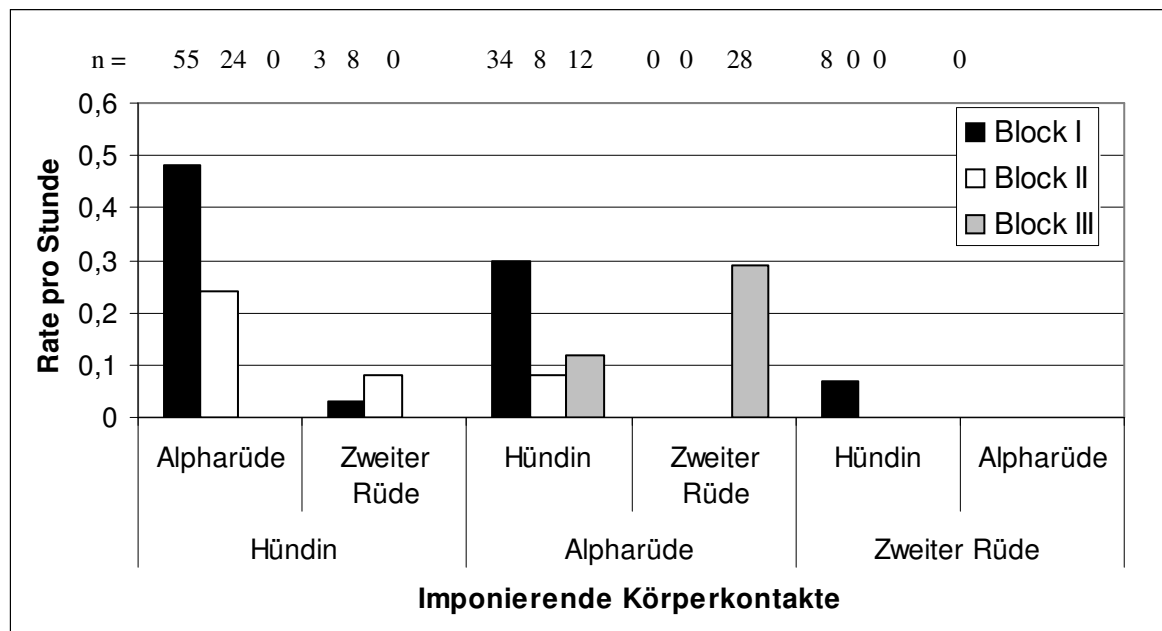


Abb. 38: Imponierende Körperkontakte („Vorderbein - Stoßen“, „Hüfttrepeln“, „Rempeln“, „Stehen - auf“ und „Stehen - über“, und „Kinnauflegen“) im Kleingehege (Schwerin) 2001.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Anders als im Kleingehege kam es in der neuen Freianlage nicht nur zu dominant aggressivem Verhalten, sondern auch zu submissiver Verteidigungsaggression.

Das unterlegene Tier zeigte das Verhalten auch ohne vorheriges Imponierverhalten eines übergeordneten Tieres. Es war damit keine Reaktion auf vorangegangenes Imponierverhalten, sondern agierendes Verhalten.

Es gab insgesamt 101 aggressive Verhaltensweisen, inklusive neun Kämpfen. Auf die Alphahündin entfallen 33,6 % (n = 34), auf die zweite Hündin 6,9 % (n = 7) und auf den Alpharüden 59,4 % und den zweiten Rüden keines der Ereignisse.

Die Alphahündin zeigte nur dominant aggressives, ihre rangniedere Schwester nur defensiv aggressives Verhalten. Der Alpharüde verwandte beides gegenüber den Weibchen jedoch nur dominant aggressives Verhalten gegen den rangniedrigeren Rüden. Das rangniedrige Männchen zeigte keinerlei aggressives Verhalten.

Die Alphahündin richtete ihr dominant aggressives Verhalten am häufigsten auf ihre Schwester, der Alpharüde dominant aggressives Verhalten am häufigsten auf das unterlegene Männchen. Mit seiner Partnerin kam es häufiger zu aggressiven (dominant und defensive summiert) Verhaltensweisen als gegenüber der zweiten Hündin.

Das Alphapaar unterscheidet sich nicht signifikant im prozentualen Anteil des Aggressionsverhaltens, den es an den Partner richtete. Die Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im Anteil des Aggressionsverhaltens, der auf den Alpharüden entfällt.

Alphahündin: Gegenüber ihrer Schwester war sie neunmal aggressiv und begann sieben Kämpfe. Mit ihrem Partner hatte sie siebenmal aggressiven Umgang und zwei Kämpfe. Neunmal war sie aggressiv gegen den zweiten Rüden. Insgesamt orientierte sie Aggressionsverhalten zu 47,1 % (n = 16) auf ihre Schwester und je 26,5 % auf beide Rüden.

Zweite Hündin: Sie war einmal defensiv aggressiv gegenüber der Alphahündin und sechsmal defensiv aggressiv gegenüber dem Alpharüden. Dominant aggressives Verhalten zeigte sie nie. Gegenüber dem zweiten Rüden zeigte sie kein Aggressionsverhalten. Sie richtete 85,7 % ihres Aggressionsverhaltens auf den Alpharüden.

Alpharüde: Er verhielt sich gegenüber dem zweiten Rüden nur dominant aggressiv, gegenüber beiden Weibchen sowohl defensiv als auch dominant aggressiv.

Gegen die Alphahündin war er zehnmal dominant aggressiv und 17 mal defensiv aggressiv. Es gab einen dominant aggressiven Kampf.

Gegen die zweite Hündin war er einmal dominant und neunmal defensiv aggressiv. Es kam nie zu einem Kampf. Mit dem zweiten Rüden gab es 22 mal dominantes Aggressionsverhalten, jedoch keine Kämpfe. Er orientierte 46,7 % seines Aggressionsverhaltens auf die Alphahündin und 36,7 % auf den zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Er agierte nie defensiv oder dominant aggressiv gegen Rudelmitglieder.

Aggression gegen mehrere Tiere simultan

Insgesamt viermal war das Alphapaar simultan dominant aggressiv zum zweiten Rüden (im Bock V). Einmal war Futter der Auslöser für das Verhalten.

Der Alpharüde verhielt sich insgesamt viermal defensiv aggressiv gegen beide Weibchen simultan. Sie forderten ihn penetrant zweimal zum Spielen auf und zweimal ging es um Nahrung.



Abb. 39: Die zweite Hündin flüchtet vor der angreifenden Alphahündin.

Aggression um Nahrung

Insgesamt 80,0 % der Aggressionen und 88,9 % der Kämpfe der Alphahündin hatten Nahrung als Ursache. Aggressives Verhalten der zweiten Hündin hatte zu 100 % einen Kontext mit Nahrung. Auch über 40 % der aggressiven Ereignisse des Alpharüden standen mit Nahrung in Verbindung. Er verteidigte dabei sein Futter gegen beide Weibchen.

Konflikte um Nahrungsbesitz war damit zwischen den Weibchen und von den Weibchen gegen den Alpharüden bzw. zweiten Rüden der Hauptauslöser, nicht jedoch zwischen den Rüden.

Das Alphapaar unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil, der auf Aggressionsverhalten durch Futterneid entfällt ($p < 0,008$, Fisher - Test).

Die zweite Hündin und der Alpharüde unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf Aggressionsverhalten wegen Futterneid entfällt

Alphahündin: Bei insgesamt sieben der neun Aggressionen (77,8 %) und bei sechs der sieben Kämpfe (85,7 %) mit der zweiten Hündin war Fleisch der Auslöser. Somit war bei insgesamt 13 von 16 aggressiven Begegnungen (81,3 %) Streit um Nahrung die Ursache.

Sie war insgesamt sechs der sieben Male (85,7 %) wegen Fleisch gegenüber dem Alpharüden aggressiv, zweimal kam es wegen Fleisch zum Kampf (100 %). Bei 88,9 % ($n = 8$) der Streitigkeiten mit dem Alpharüden war Futter die Ursache. Bei den neun Aggressionen gegen den zweiten Rüden waren siebenmal (77,8 %) Futterstreitigkeiten die Ursache.

Zweite Hündin: Sämtliche sechs Auseinandersetzungen mit dem Alpharüden betrafen Zugang zu Nahrung (100 %). Auch die eine defensive Aktion gegenüber der Alphahündin erfolgte bei der Verteidigung der Nahrungsration.

Alpharüde: Von den zehn seiner dominant aggressiven Verhaltensweisen gegen die Alphahündin wurden drei durch die Verteidigung von Fleisch ausgelöst (30,0 %).

Sechs (66,7 %) der neun defensiven Ereignisse mit der zweiten Hündin erfolgten beim Verteidigen von Nahrung. Bei den 22 Aggressionen gegenüber dem zweiten Rüden war Fleischbesitz dagegen keinmal der Auslöser.

Von den insgesamt 59 Aggressionsverhalten gegenüber allen Rudelmitgliedern hatten 27,1 % ($n = 16$) Fleisch als Ursache der Streitigkeiten. Berücksichtigt man, dass es nur mit den Weibchen um Nahrung zu Aggressionen kam, so entfallen 43,2 % seiner Streitigkeiten ($n = 16$ von 37 Ereignissen) auf Kontexte mit Nahrung.



a)



b)



c)



d)

Abb. 40: a – d: Alphahündin stehend, zweite Hündin rechts liegend, Alpharüde im Hintergrund fressend.

a) Der Alpharüde (hinten) frisst an einem Rinderknochen. Die zweite Hündin versucht, defensiv Zugang zu bekommen, was der Rüde durch ebenfalls defensives Drohen zu verhindern sucht. Sie reagiert darauf, indem sie den Fang öffnet, submissiv die untere Zahnreihe entblößt und die Rute seitlich anlegt. Durch die lauten, abwehrenden „Mii-Laute“ des Rüden aufmerksam geworden, nähert sich die Alphahündin von links kommend der zweiten Hündin.

b) Die zweite Hündin lässt vom Knochen ab und dreht ihren Kopf weg. Ihr Fang ist geöffnet, die untere Zahnreihe submissiv entblößt. Die Ohren sind unterwürfig nach hinten angelegt und zusammengeklappt. Die Alphahündin zeigt Drohbuckeln, ihre Rute trägt sie gesträubt und umgekehrt u-förmig. Die Beine sind durchgestreckt. Sie fixiert mit Augen und Ohren die zweite Hündin.

c) Die Alphahündin verstärkt das Imponieren. Sie tritt näher heran, die Rute wird weiterhin gesträubt und umgekehrt u-förmig getragen. Die Beine sind nach wie vor durchgestreckt. Die unterlegene Schwester wendet den Blick ab und orientiert den Kopf zum Boden. Ein Vorderbein wird abwehrend gegen die Brust der Alphahündin gestellt, allerdings gebeugt gehalten. Die unterlegene Hündin liegt submissiv auf der Seite.

d) Auf das weitere Drohen der Alphahündin hin streckt die zweite Hündin das Vorderbein durch, vergrößert damit die Distanz zu ihr. Der Fang wird geöffnet gegen die Alphahündin geführt, die Ohren sind jedoch nach hinten submissiv abgeklappt. Die zweite Hündin führt einen Verteidigungsangriff aus. Im Anschluss an die Bildfolge flüchtete sie.

Abwehr von Spielaufforderungen

Die Abwehr von Spielverhalten, das imponierende Züge enthielt („mobbing“), erfolgte vom Alpharüden gegen die Alphahündin sechsmal dominant und siebenmal defensiv aggressiv.

Insgesamt 48,1 % (n = 13) der beobachteten 27 Aggressionsverhalten (defensive und submissive) vom Alpharüden gegenüber seiner Partnerin hatten Spielinitiativen zur Ursache. Er wehrte sich auch zweimal defensiv gegen die zweite Hündin, als sie derartige Spielaufforderungen an ihn richtete. Dies entspricht 20,0 % (n = 2) seines Aggressionsverhaltens ihr gegenüber.

Weder die Weibchen noch der zweite Rüde zeigten derartiges abwehrendes Aggressionsverhalten bei Spielinitiativen, wie es der Alpharüde gegenüber beiden Weibchen äußerte.

Veränderungen im Jahresverlauf

Im Folgenden sind Aggressionsverhalten und Kämpfe summiert dargestellt.

Beim Kennenlernen in Block IV kam es nur zwischen dem Alpharüden und dem rangniedrigen Rüden zu vermehrten Aggressionen. Die Alphahündin ging im folgenden Block sowohl gegen die rangniedrigere Schwester als auch gegen den rangniedrigen Rüden aggressiv vor. In der Vorpaarungszeit richtete sich ihr Aggressionsverhalten gegen ihren Partner und gegen die zweite Hündin. In der Vorpaarungszeit zeigte der Alpharüde gegenüber seiner Partnerin die höchste Rate an defensivem und dominantem Aggressionsverhalten. Zum selben Zeitpunkt zeigte er keinerlei Aggressionsverhalten mehr zum benachbart untergebrachten zweiten Rüden. Nur in der Vorpaarungszeit zeigte die rangniedrige Hündin merklich defensiv aggressives Verhalten gegenüber den Alphetieren.

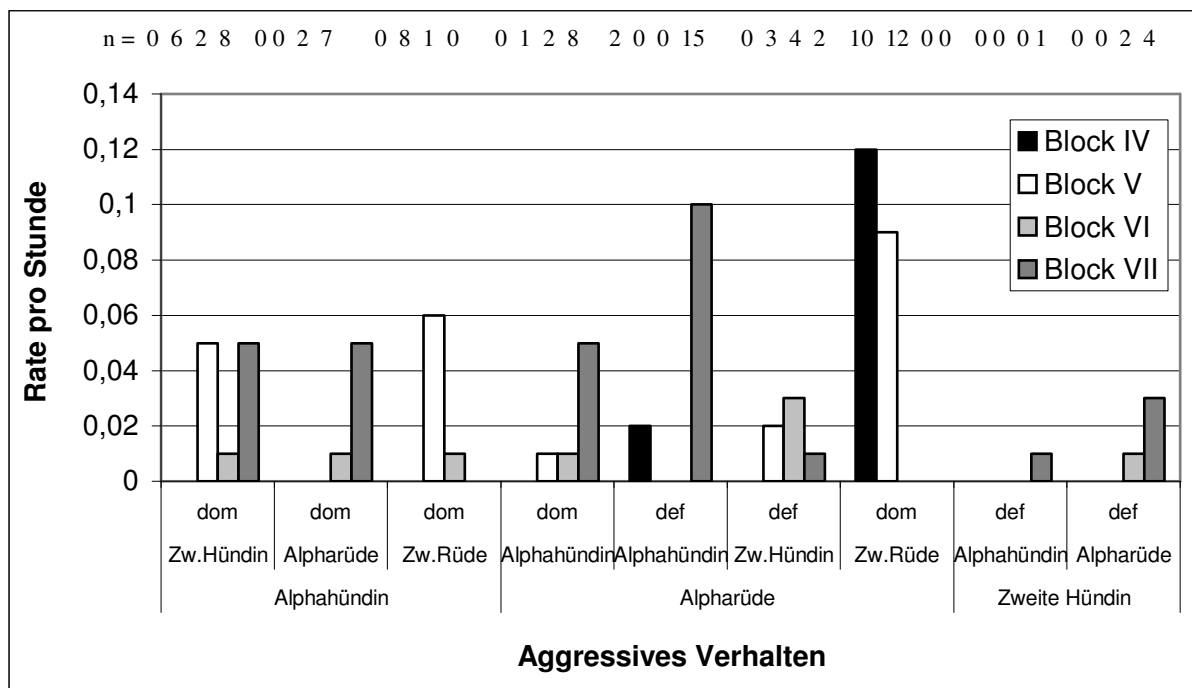


Abb. 41: Aggressionsverhalten (incl. Kämpfe) in Schwerin in der Freianlage 2001.

Aufgeführt ist das agierende Tier, ob es dominant oder defensiv aggressiv war, und gegen wen sich das Verhalten richtete. Dom: dominant, def: defensiv.

Ab Block VI lebte der zweite Rüde getrennt vom Rudel in einer benachbarten Anlage.

Alphahündin: Sie zeigte im Block IV weder aggressives Verhalten noch gab es Kämpfe. Die höchsten Raten (0,05) gegenüber ihrer Schwester erreichte sie im Block V und am Jahresende im Block VII. Gegenüber ihrem Partner zeigte sie erst ab Block VI derartiges Verhalten. Die höchste Rate 0,05 (n = 7) lag im Block VII. Gegen den zweiten Rüden zeigte sie das erstmalig im Block V solches Verhalten, die Rate lag bei 0,06 (n = 8), im folgenden Block trat es nur noch einmal auf.

Alpharüde: Gegenüber seiner Partnerin war er am meisten im Block VII aggressiv, sowohl defensiv als auch dominant (Abb. 41). Die Rate lag bei 0,05 (n = 8) der dominanten und 0,1 (n = 15) des defensiven Verhaltens. In beiden Blocks davor betrug die dominante Rate 0,01. Im ersten Block VI, beim Kennenlernen, trat zweimal defensives Aggressionsverhalten auf.

Gegenüber der zweiten Hündin war keine Tendenz zu erkennen. Die höchste Rate mit 0,03 (n = 4) lag im Block V. Die häufigsten aggressiven Verhalten gegen den zweiten Rüden fanden im Block VI (n = 10) statt. Die Rate von 0,12 sank im Block V auf 0,09 (n = 12). Anschließend, nach der Separierung des zweiten Rüden, kam es nicht mehr zu Aggressionsverhalten (Abb. 41).

Zweite Hündin: Sie zeigte nur im letzten Block, Block VII, defensives Aggressionsverhalten gegen die Alphahündin (Rate 0,01, n = 1). Gegen den Alpharüden zeigte sie zwei Verhalten im Block VI (Rate 0,01) und vier (Rate 0,05) im Block VII.

Imponierende Körperkontakte

Es kam zu insgesamt 496 imponierenden Körperkontakten. 58,9 % (n = 292) entfallen auf die Alphahündin, 12,7 % (n = 63) auf die zweite Hündin, 27,6 % (n = 137) auf den Alpharüden und vier Ereignisse auf den zweiten Rüden. Es trat am häufigsten zwischen den Alphas auf. Das Alpha-Paar unterscheidet sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt. Die Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Alpharüden gerichtet wird ($p < 0,001$, Fisher – Test).

Alphahündin: Sie zeigte insgesamt 253 mal (86,6 %) imponierendes Kontaktverhalten beim Alpharüden, 38 mal bei ihrer Schwester und einmal beim zweiten Rüden.

Zweite Hündin: Sie wandte die Verhaltensweisen 23 mal (36,5 %) gegen die Alphahündin an, 34 mal (54,0 %) gegenüber dem Alpharüden und sechsmal zum zweiten Rüden.

Alpharüde: Mit der Alphahündin hatte er 114 (83,2 %) derartige Kontakte, zum zweiten Rüden 13 mal und zur zweiten Hündin zehnmal.

Zweiter Rüde: Er zeigte derartiges Verhalten dreimal gegenüber der Alphahündin und einmal gegen die zweite Hündin.



a)



b)

Abb. 42: a) Der Alpharüde nähert sich dem ruhenden zweiten Rüden mit erhobener Rute. Er riecht am Ohr des zweiten Männchens, dieses dreht den Kopf weg und legt die Ohren an.

b) Der Alpharüde verstärkt das Imponieren, die Rute wird höher gehoben, er verringert zudem die Distanz zum zweiten Tier und sucht Nase – Nase – Kontakt. Der unterlegene Rüde hat beide Vorderpfoten seitlich vom Körper liegen, er senkt den Kopf zur Seite und kippt seitlich um.

Veränderungen im Jahresverlauf 2001

In der neuen Anlage zeigten alle vier Rudelmitglieder erstes imponierendes Körperkontaktverhalten in der zweiten gemeinsamen Woche.

Zwischen den Alphas tieren kam es besonders im Block V und am häufigsten in der Vorpaarungszeit (Block VII) zu imponierenden Körperkontakten (Abb. 43).

Dagegen nahmen die imponierenden Körperkontakte des Alpharüden zur rangniedrigeren Hündin vom Kennenlernen im Block IV zur Vorpaarungszeit hin ständig ab. Die höchste Rate der Alphahündin zu ihrer Schwester fand nicht in der Vorpaarungszeit (Block VII), sondern im Block VI statt.

Alphahündin: Imponierendes Körperkontaktverhalten gegenüber der Schwester trat erstmals im Block VI auf (n = 24). Die Rate fiel von 0,17 auf 0,09 im Block VII (n = 14).

Zu ihrem Partner nahm sie im Jahresverlauf zunehmend häufiger Kontakt auf. Die Rate stieg von 0,11 (n = 9) auf 0,42 (n = 55) im Block V, fiel ab auf 0,38 (n = 54) und erreichte das Maximum mit 0,91 im letzten Block (n = 135).

Das einmalige Kontakt ereignis mit dem zweiten Rüden fand im Block V statt (Abb. 43)

Zweite Hündin: Sie zeigte keine eindeutigen Tendenzen gegenüber ihren Artgenossen.

Gegen ihre Schwester wurde das erste Verhalten erst im Block V (Rate 0,01, n = 1) beobachtet. Im Block VI erreichte die Rate mit 0,10 (n = 15) den Höchstwert und sank auf 0,05 (n = 7) im Block VII ab.

Dem Alpharüden gegenüber zeigte sie im Block IV sechsmal imponierende Körperkontakte (Rate 0,07). Die Rate fiel auf 0,01 (n = 1) im Block V, sie stieg auf das Maximum von 0,15 (n = 22) im Block VI und sank auf 0,03 im Block VII (n = 5).

Beim zweiten Rüden zeigte sie zweimal (Rate 0,02) im Block IV und viermal (Rate 0,03) im Block V, danach nicht mehr imponierendes Körperkontaktverhalten.

Alpharüde: Bei den Werten mit der Alphahündin stieg die Rate von 0,12 im Block IV (n = 10) auf 0,26 im Block V (n = 35), sie verringerte sich auf 0,09 im Block VI (n = 13) und erreichte im letzten Block das Maximum von 0,38 (n = 56).

Gegenüber der zweiten Hündin fiel die Rate im Jahresverlauf von 0,06 im Block IV (n = 5) über 0,02 im Block V (n = 5) auf 0,01 in den beiden letzten Blocks (n = 2 bzw. 1).

Sämtliche 13 Ereignisse mit dem zweiten Rüden fanden im Block IV statt.

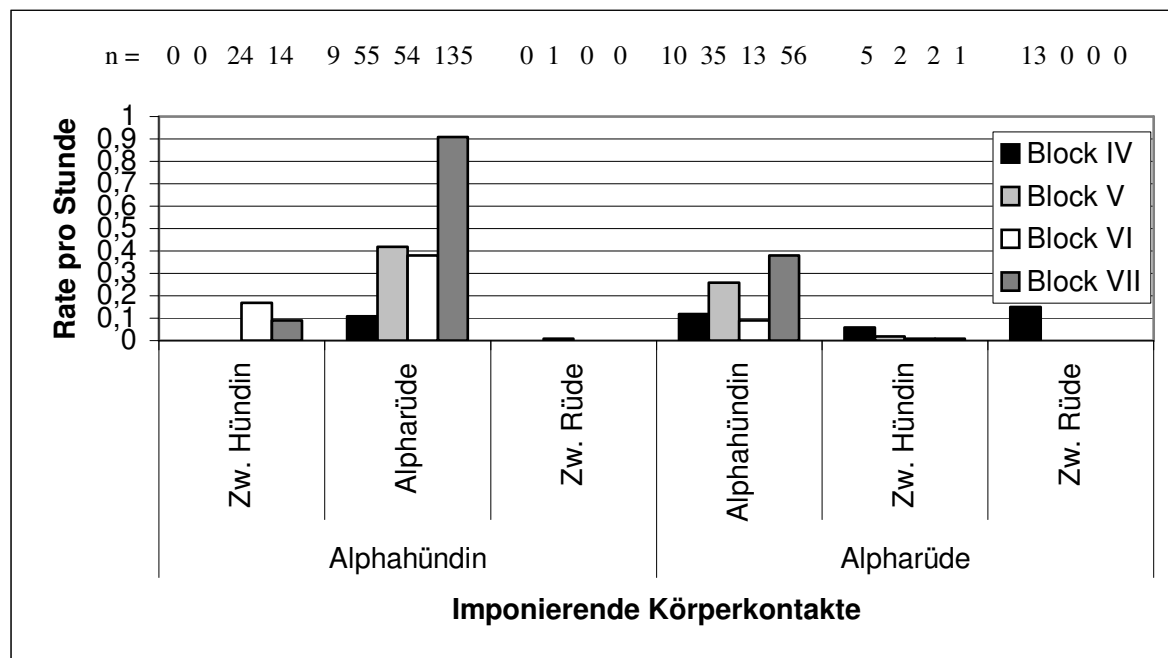


Abb. 43: Imponierende Körperkontakte („Vorderbein - Stoßen“, „Hüfttrepeln“, „Rempeln“, „Stehen - auf“, „Stehen - über“, und „Kinnauflegen“) des Alpha paares gegenüber den Artgenossen in der neuen Anlage in Schwerin 2001.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Es wurden insgesamt 317 aggressive Verhaltensweisen mit Kämpfen beobachtet. 43,2 % (n = 137) stammten von der Hündin, 52,7 % (n = 167) vom Alpharüden und 4,1 % (n = 13) vom zweiten Rüden. Bei 83,0 % der Fälle richteten sich die Aggressionen auf den zweiten Rüden. Beide Alphatiere zeigten dabei aggressives Verhalten gegen ihn. Die Alphatiere unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt.

Hündin: Sie war gegenüber dem Alpharüden einmal dominant aggressiv und einmal handelte es sich um einen Kampf. 13 mal war sie ihm gegenüber defensiv aggressiv, defensive Kämpfe von ihrer Seite gab es nicht.

Gegen den zweiten Rüden zeigte sie nur dominantes Aggressionsverhalten. Dabei war sie 118 mal aggressiv und zeigte viermal Kampfverhalten.

Alpharüde: Er war ihr gegenüber sechsmal dominant und 16 mal defensiv aggressiv. Es gab insgesamt vier dominante Kämpfe mit der Hündin.

Gegen den zweiten Rüden verhielt er sich immer dominant (133 Aggressionsverhalten und acht Kämpfe).

Zweiter Rüde: Er zeigte nur defensives Aggressionsverhalten: sechsmal gegen die Hündin und siebenmal gegen den Alpharüden. Es kam von ihm aus nicht zum Kampf.

Simultane Aggressionen

Insgesamt 51 mal war das Alphapaar simultan dominant aggressiv gegen den zweiten Rüden vorgegangen. Siebenmal lief die Hündin bei Angriffen des Alpharüden gegen den Artgenossen mit, ohne selbst aggressives Verhalten zu zeigen.

Aggression wegen Nahrung

73,3 % der Aggressionsverhalten der Hündin zum Alpharüden wurden durch „Futterneid“ verursacht, während dies gegen den zweiten Rüden nur bei 11,5 % der Fälle die Ursache war. 53,8 % der Streitigkeiten des dominanten Rüden mit der Hündin und 26,2 % seiner Aggressionen mit dem zweiten Rüden waren futterbedingt.

Die Alphatiere unterschieden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt.

Hündin: Bei den Auseinandersetzungen mit dem Alpharüden ging es elfmal um Nahrung, mit dem zweiten Rüden 14 mal.

Alpharüde: Er war im Kontext von Futter gegenüber der Hündin insgesamt 14 mal aggressiv (sechsmal dominant und achtmal defensiv) und gegen den zweiten Rüden 37 mal dominant.

Zweiter Rüde: Er zeigte nur im Zusammenhang mit Nahrung überhaupt Aggression gegen Artgenossen. Er war je einmal defensiv aggressiv gegen die Hündin und den Alpharüden.

Beißen

Die Hündin biss den Alpharüden zweimal (Block II b), den zweiten Rüden 16 mal (davon zweimal bei Streitereien um Fleisch).

Der Alpharüde biss die Hündin fünfmal (dreimal um Spielaufforderungsverhalten mit Mobbing - Charakter defensiv abzuwehren) und den zweiten Rüden zweimal bei Streit um Nahrung. Der zweite Rüde zeigte kein Beißverhalten.

Der zweite Rüde hatte fast täglich frische Bisswunden, bzw. gingen Wunden wieder auf.

Er flüchtete bei Auseinandersetzungen in die Innenboxen, der Alpharüde folgte ihm. Es waren Schreie zu hören und Poltern. Meist verließ nur der Alpharüde das Haus wieder, der unterlegene Rüde blieb drin. Da das Haus nicht einsehbar war, der Rüde außerhalb jedoch selten außerhalb blutig gebissen wurde, ist anzunehmen, dass ihm die meisten Wunden im Haus oder außerhalb der Beobachtungszeit zugefügt wurden.

Einschüchterungsverhalten

Das imponierende Tier stellte die Rute auf, zeigte ggf. Vorderbeinstemmen vor dem Kontrahenten und starrte ihn an, berührte ihn aber nicht (siehe Definition des Einschüchterungsverhaltens in dieser Studie). Einschüchtern war auch nach Abtrennung des zweiten Rüden am Trenngitter möglich. Derartiges Verhalten wurde nur von den Alphatieren und hauptsächlich gegen den zweiten Rüden gezeigt.

Hündin: Sie zeigte das Verhalten gegen den zweiten Rüden insgesamt 48 mal, 19 Ereignisse entfallen auf Block I, 14 auf Block II a und 15 auf Block II b.

Alpharüde: Er imponierte 30 mal vor dem zweiten Rüden, 16 mal im Block I, siebenmal im Block II a und zwölfmal im Block II b.

Veränderungen im Jahresverlauf

Im Folgenden wird dominant und defensives aggressives sowie einschüchterndes Verhalten summiert dargestellt. Die höchsten Raten wurden von beiden Alphatieren gegen den zweiten Rüden im Block I gezeigt.

Hündin: Aufgrund der geringen Ereignisse mit dem Alpharüden sind weder beim defensiven noch beim dominanten Verhalten Aussagen über Tendenzen möglich.

Das Imponierverhalten vor dem zweiten Rüden wurde am häufigsten in der Trennungswoche, Block II a, gezeigt. Die Rate fällt von 0,49 (n = 14) auf 0,11 (n = 15) im Block II b. Sie lag dabei über dem Ausgangsniveau von 0,22 (n = 19) im Block I.

Das dominant aggressive Verhalten gegenüber dem zweiten Rüden nahm im Beobachtungsverlauf ab. (Da es definitionsgemäß mit Körperkontakt einher geht, war dies durch die Separierung nur noch am Trenngitter möglich und dadurch erschwert.) Die Rate fiel von 0,85 (n = 72) im Block I über 0,35 (n = 13) im Block II a auf 0,28 (n = 37) im Block II b.

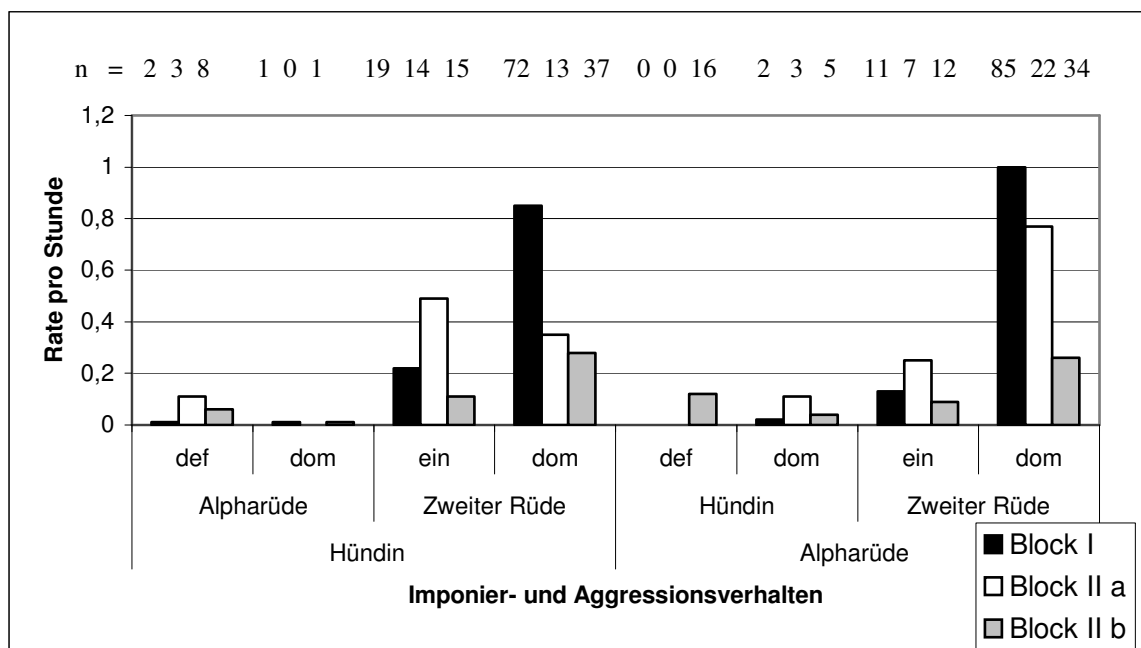


Abb. 44: Stündliche Rate in Magdeburg 2002 des dominanten (dom) und defensiven (def) Aggressionsverhaltens sowie des Einschüchterungsverhaltens (ein), das - anders als definitionsgemäß das Aggressionsverhalten - ohne Körperkontakt vor dem Kontrahenten gezeigt wird. Aufgeführt ist das agierende Tier und gegen wen sich die Aggression richtete. Block II a: Woche ab der der zweite Rüde separiert war.

Alpharüde: Aufgrund der geringen Ereignisse mit der Hündin sind weder beim defensiven noch beim dominanten Verhalten Aussagen über Tendenzen möglich. Auffällig ist jedoch, dass defensives Verhalten gegen die Hündin erst ab dem Block II b auftrat.

Das Imponierverhalten gegen den zweiten Rüden entwickelte sich analog zu dem der Hündin. Die maximale Rate von 0,25 (n = 11) wurde in der Trennungswoche erreicht, im folgenden Block ging sie auf 0,09 (n = 7) zurück und lag unter der Rate des ersten Blockes mit 0,13 (n = 12).

Zweiter Rüde: Er zeigte gegenüber den Alphas nur im Block I und im Block II a defensives Verhalten. Dabei sank die Rate gegenüber der Hündin von 0,06 (n = 5) auf 0,04 (n = 1) und gegen den Alpharüden von 0,07 (n = 6) auf 0,04 (n = 1). Das Verhalten im Block II a fand vor der Trennung statt. Nach der Separierung zeigte er es nicht mehr.

Imponierende Körperkontakte

Es wurden insgesamt 576 derartige Kontakte beobachtet. Die Hündin zeigte das Verhalten 441 mal (76,6 %), der Alpharüde 134 mal (23,3 %) und der zweite Rüde einmal.

Es kam am häufigsten zwischen den Alphas zu imponierenden Körperkontakten.

Hündin: Sie nahm 430 mal imponierenden Körperkontakt zum Alpharüden und elfmal zum zweiten Rüden auf. 97,5 % des Verhaltens adressierte sie an ihren Partner.

Alpharüde: Er hatte insgesamt 128 mal imponierende Körperkontakte mit seiner Partnerin gesucht (95,5 % der Fälle) und sechsmal zum zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Er zeigte nur einmal imponierenden Körperkontakt mit der Hündin.

Veränderungen im Jahresverlauf

Körperkontakte zum Rüden in imponierender Weise waren nur im Block I und im Block II a nur direkt am Tag der Separierung möglich. Die Separierung des unterlegenen Rüden hatte starken Einfluss auf das Alpha Paar. Beide Alphas zeigten im Block II höhere Raten mit ihrem Partner als im Block I. Von den insgesamt 430 Körperkontakten der Hündin zum Rüden erfolgten 78,6 % im Block II. Beim Rüden fanden 68,8 % der Kontakte zur Hündin im Block II statt. Die Alphas unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt.

Hündin: 92 mal nahm sie imponierenden Körperkontakt zu ihrem Partner im Block I auf.

Die Rate stieg von 1,09 im Block I auf 2,1 (n = 338) im Block II (Abb. 45).

Zum zweiten Rüden hatte sie elfmal derartige Kontakte, wobei zehn im Block I stattfanden.

Alpharüde: 40 Kontakte mit der Hündin fanden im Block I und 88 fanden im Block II statt (Abb. 45). Die Rate stieg dabei von 0,47 auf 0,55.

Zweiter Rüde: Er zeigte einmal in Block I bei der Hündin ein Kinnauflegen. Weitere Körperkontaktverhalten mit Imponiercharakter zeigte er nicht.

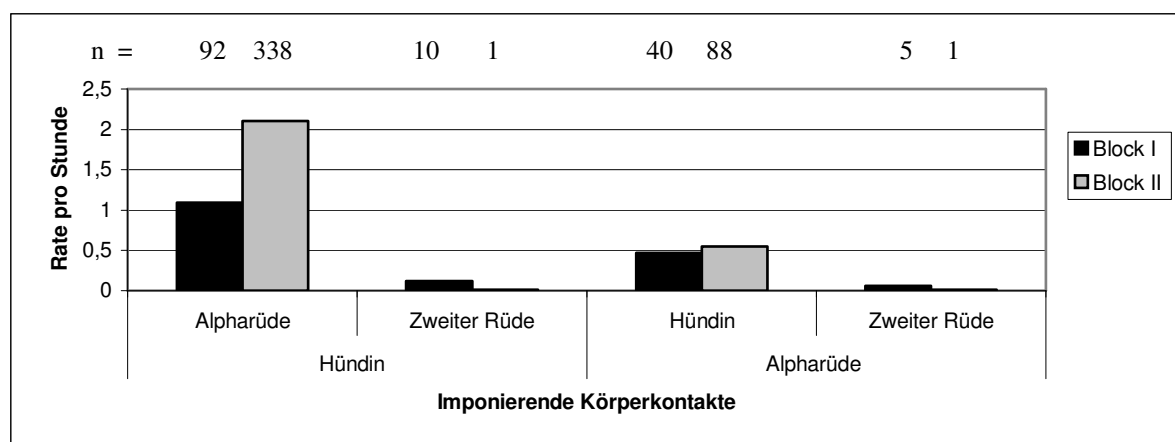


Abb. 45: Imponierende Körperkontakte („Vorderbein - Stoßen“, „Hüfttrepeln“, „Rempeln“, „Stehen - auf“, „Stehen - über“ und „Kinnauflegen“) in Magdeburg 2002. Das Verhalten des zweiten Rüden (n = 1) ist nicht aufgeführt.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Es wurden insgesamt 303 Aggressionsverhalten inklusive Kämpfe beobachtet.

80,5 % (n = 244) entfallen auf die Alphahündin, 3,3 % (n = 10) auf die zweite Hündin und 16,2 % (n = 49) auf den Rüden.

Die Alphahündin hatte die meisten aggressiven Auseinandersetzungen mit ihrer Schwester, Sie zeigte ihr gegenüber nur dominant aggressives Verhalten. Die zweite Hündin war häufiger zum Rüden als zu ihrer Schwester aggressiv. Der Alpharüde hatte mehr aggressive Auseinandersetzungen mit der rangniedrigen Hündin als mit seiner Partnerin. Das Alphapaar unterscheidet sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt. Die Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil, den sie an den Rüden adressierten ($p < 0,000001$, Fisher – Test).

Alphahündin: Sie zeigte gegenüber ihrer Schwester nur dominante Aggressionsverhalten, insgesamt 182 mal und es kam zu 34 Kämpfen. Gegenüber dem Alpharüden kam es zweimal zu defensivem und 22 mal zu dominantem Aggressionsverhalten, sowie zu vier Kämpfen.

Zweite Hündin: Es wurde zum ersten Mal ein dominantes Drohen gegen die Alphahündin beobachtet. Die zweite Hündin hatte den Welpen bei sich und wollte ihn nicht abgeben.

Sie war dem Rüden gegenüber achtmal dominant aggressiv. Es kam einmal zum Kampf.

Alpharüde: Gegenüber der Alphahündin war er zweimal dominant aggressiv und neunmal defensiv. Er begann einmal einen Kampf defensiv. Zur zweiten Hündin verhielt er sich viermal defensiv und 30 mal dominant aggressiv. Es gab drei Kämpfe.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die höchsten Raten zeigte die Alphahündin gegen ihre Schwester, dabei stieg die Rate von der Paarungszeit zur Aufzucht an. Die höchste Rate gegen ihren Partner zeigte sie in der Aufzuchtphase. Das aggressive Verhalten des Rüden nahm gegen die zweite Hündin zu, gegenüber der Partnerin dagegen ab. Die zweite Hündin war nur zur Aufzucht aggressiv gegen die dominante Hündin (Abb. 46).

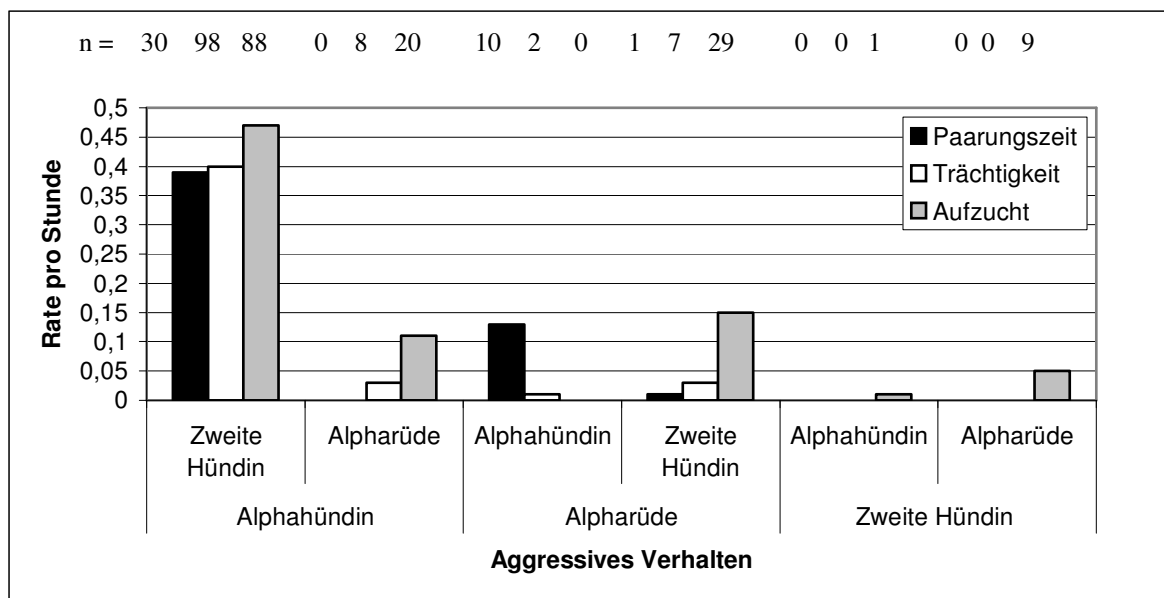


Abb. 46: Stündliche Rate des dominanten und defensiven Aggressionsverhalten in Schwerin 2002. Aufgeführt ist das agierende Tier und gegen wen sich die Aggression richtete. Summiert ist defensives und dominantes Aggressionsverhalten sowie Kämpfe.

Alphahündin: Die Rate des Aggressionsverhaltens gegenüber ihrer Schwester nahm im Jahresverlauf zu. Die Rate stieg von 0,39 (n = 30) in der Paarungszeit über 0,40 (n = 98) während ihrer Trächtigkeit auf 0,47 (n = 88) in der Aufzucht. Gegenüber dem Rüden zeigte sie derartiges Verhalten erst während ihrer Trächtigkeit. Die Rate stieg von 0,03 (n = 8) auf 0,11 (n = 20) während der Aufzucht (Abb. 46).

Zweite Hündin: Es kam nur in der Aufzucht einmal mit der Alphahündin zu Aggressionen mit dem Rüden dagegen neunmal bei einer stündlichen Rate von 0,05.

Alpharüde: Er erreichte gegenüber der Alphahündin den maximalen Wert der Aggressionen in der Paarungszeit mit einer Rate von 0,13 (n = 10). Der Wert fiel auf 0,01 (n = 2) während der Trächtigkeitsphase ab, in der Aufzucht wurde kein derartiges Verhalten gegen das Muttertier beobachtet.

Die Rate gegen die zweite Hündin stieg dagegen im Jahresverlauf an. Die Rate stieg von 0,01 (n = 1) in der Paarungszeit über 0,03 (n = 7, zwei davon dominant) während der Trächtigkeit auf 0,15 (n = 29, davon 27 dominant) in der Aufzucht.

Aggression wegen Nahrung

Im Folgenden sind alle Fälle der Paarungs- und Trächtigkeitsphase aufgeführt, von der Aufzuchtphase jedoch nur die Ereignisse, bei denen der Welpen nicht mit anwesend war, um seinen Einfluss auf das Aggressionsverhalten heraushalten zu können. Die Hälfte der Kämpfe der Alphahündin gegen ihre Schwester hatten den Zugang zu Fleisch als Ursache. Die zweite Hündin zeigte nie aggressives Verhalten wegen Nahrung. Bei den meisten Aggressionen des Rüden gegen Weibchen ging es um Nahrung. Das Alpha Paar unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil, der auf Streitigkeiten um Futter entfällt ($p < 0,001$, Fisher – Test).

Alphahündin: Von den insgesamt 111 aggressiven Verhaltensweisen zwischen der Alphahündin und ihrer Schwester – ohne dass der Welpen anwesend war - war in 24 Fällen (21,6 %) der Konflikt um Nahrung ursächlich. Ebenso bei zehn der 22 Kämpfe (45,5 %) war Nahrung ebenfalls die Ursache.

Bei zwei von vier Kämpfen (je einer in der Trächtigkeit und einer in der Aufzucht) mit dem Alpharüden war Fleisch der Auslöser, jedoch nie beim sonstigen Aggressionsverhalten.

Alpharüde: Sechs von neun defensiven Aggressionsverhalten (66,7 %) und beim einen defensiven Kampf mit der Partnerin ging es um den Zugang zu Nahrung.

Gegenüber der zweiten Hündin agierte er viermal dominant. Davon entfallen drei Ereignisse auf die Trächtigkeitsphase und eines in die Aufzucht. Einmal wehrte sich der Rüde defensiv simultan gegen beide Weibchen, er verteidigte dabei Nahrung.

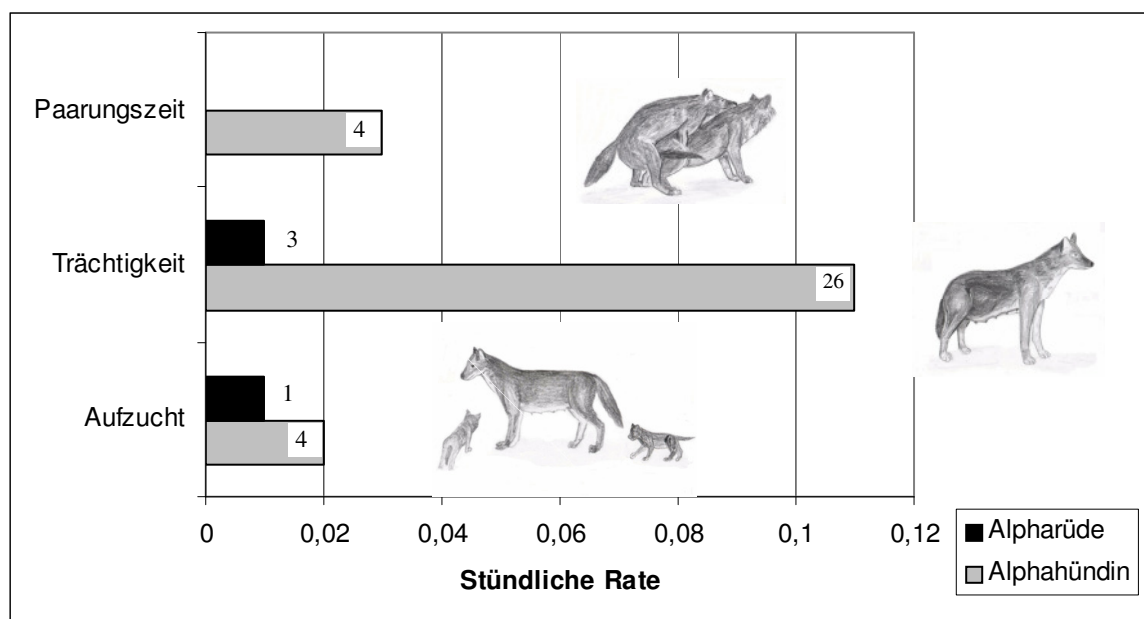


Abb. 47: Stündliche Rate der Aggressionen inklusive Kämpfe der Alphiere gegenüber der zweiten Hündin bei Streitigkeiten wegen Nahrung.

Aggression im Beisein des Welpen

Im Folgenden werden nur die Daten aus der Aufzucht erfasst.

Die häufigste Ursache der aggressiven Auseinandersetzungen der Alphahündin zu den beiden Rudelmitgliedern stand mit dem Welpen in Zusammenhang. Die zweite Hündin war gegen den Rüden nur dann aggressiv, wenn der Welpen anwesend war. Die meisten Auseinandersetzungen des Rüden mit der zweiten Hündin während der Aufzucht fanden im Beisein des Welpen statt. Der Welpen war damit für alle drei Tiere Hauptursache von Auseinandersetzungen im Zeitraum der Aufzucht.

Alphahündin: Von den 74 aggressiven Verhaltensweisen gegen die zweite Hündin während der Aufzucht waren 95,9 % (n = 71) in der Anwesenheit des Welpen begründet. 12 der 14 Kämpfe (85,7 %) gingen ebenfalls um den Welpen. Alle 18 Aggressionsverhalten gegen ihren Partner fanden wegen des Welpen statt.

Zweite Hündin: Beim ersten und einzigen dominanten aggressiven Verhalten gegen die Alphahündin ging es um den Welpen. Bei allen acht Aggressionsverhalten und beim einen Kampf der zweiten Hündin gegen den Rüden war immer der Welpen ursächlich. Aggressionsverhalten der zweiten Hündin gegen den Rüden ohne das Beisein des Welpen wurde nicht beobachtet.

Alpharüde: Es gab keine Aggressionen gegen die Alphahündin von seiner Seite aus wegen des Welpen. Beide defensiven und 22 von 24 dominanten Aggressionsverhalten gegen die zweite Hündin hatten den Welpen als Ursache, ebenso alle drei Kämpfe in dem Zeitraum.

Beißen bei aggressiven Auseinandersetzungen

Von den insgesamt 69 beobachteten Fällen, in denen der Kontrahent gebissen wurde, entfallen 84,1 % (n = 58) auf Ereignisse, bei denen der Welpen dabei war.

Die Alphahündin biss 50 mal zu. 38 mal (76,0 %) attackierte sie ihre Schwester (bei 81,6 % war der Welpen Anwesend, n = 31) und zwölfmal den Rüden (elfmal war der Welpen dabei, das entspricht 91,7 % der Fälle). Der Rüde biss 15 mal die zweite Hündin, bei 80,0 % (n = 12) war der Welpen dabei. Die zweite Hündin biss viermal den Rüden, jedes Mal war der Welpen anwesend.

Imponierende Körperkontakte

Es wurden insgesamt 659 imponierende Körperkontakte beobachtet. 43,1 % (n = 284) entfallen auf die Alphahündin, 44,6 % (n = 294) auf die zweite Hündin und 12,3 % (n = 81) auf den Alpharüden. Während die Alphahündin das Verhalten hauptsächlich an ihren Partner richtete, zeigte der Rüde keine eindeutige Präferenz gegenüber einem Weibchen. Die rangniedrige Hündin orientierte das Verhalten bevorzugt auf den Rüden. Das Alphapaar unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt ($p < 0,000001$, G – Test). Die Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, den sie an den Rüden adressierten.

Alphahündin: Sie wandte die Verhaltensweisen 220 mal (77,5 %) gegenüber dem Alpharüden und 64 mal gegen die zweite Hündin an.

Zweite Hündin: Sie zeigte derartiges Verhalten 86 mal bei der Alphahündin und 208 mal (70,7 %) beim Rüden.

Alpharüde: Er nahm 35 mal imponierende Kontakte zur Alphahündin (43,2 %) und 46 mal zur zweiten Hündin auf.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Alphahündin zeigt die mit Abstand höchsten Werte gegenüber ihrem Partner. Sie lagen in der Paarungszeit. Zur Aufzucht fallen die Raten ab. Gegen ihre Schwester zeigt sie ein Maximum in der Trächtigkeitsphase. Die rangniedrige Hündin hatte die höchste Rate zu beiden Rudelmitgliedern in der Trächtigkeitsphase. Während der Paarungszeit zeigte sie fast nur gegen den Rüden imponierendes Körperkontaktverhalten (Abb. 48).

Beim Alpharüden nehmen die imponierenden Körperkontakte zu beiden Weibchen von der Paarungszeit zur Aufzucht ab.

Alphahündin: Sie zeigte gegenüber ihrer Schwester mit 0,22 (n = 54) die höchste Rate in der Trächtigkeit, davor und danach lag die Rate bei 0,04 (n = 3 bzw. 7).

Gegenüber „Alex“ fiel die Rate im Beobachtungszeitraum ab. Das Maximum lag mit 1,45 (n = 112) in der Paarungszeit, fiel dann auf 0,42 (n = 101) und lag in der Aufzucht bei 0,04 (n = 7).

Zweite Hündin: Sie kontaktierte ihrer Schwester am häufigsten in der Trächtigkeitsphase (Rate 0,30; n = 73) gegenüber einer Rate von 0,01 (n = 1) in der Paarungszeit bzw. 0,06 (n = 12) während der Aufzucht.

Mit dem Rüden kam es ebenfalls in der Trächtigkeitsphase am häufigsten zu derartigen Körperkontakten. Die Rate lag bei 0,59 (n = 142) gegenüber 0,45 (n = 35) während der Paarungszeit und 0,16 (n = 31) während der Jungenaufzucht.

Alpharüde: Gegenüber beiden Weibchen sank seine Kontaktrate im Jahresverlauf.

Zur Alphahündin hatte er in der Paarungszeit 13 mal Kontakt (Rate 0,17), während ihrer Trächtigkeit 15 mal (Rate 0,06) und während der Aufzucht noch siebenmal (Rate 0,04). Während der Paarungszeit kam es mit der zweiten Hündin zu 25 imponierenden Körperkontakten (Rate 0,32), während der Trächtigkeitsphase zu 13 (Rate 0,05) und in der Aufzuchtphase achtmal (Rate 0,04).

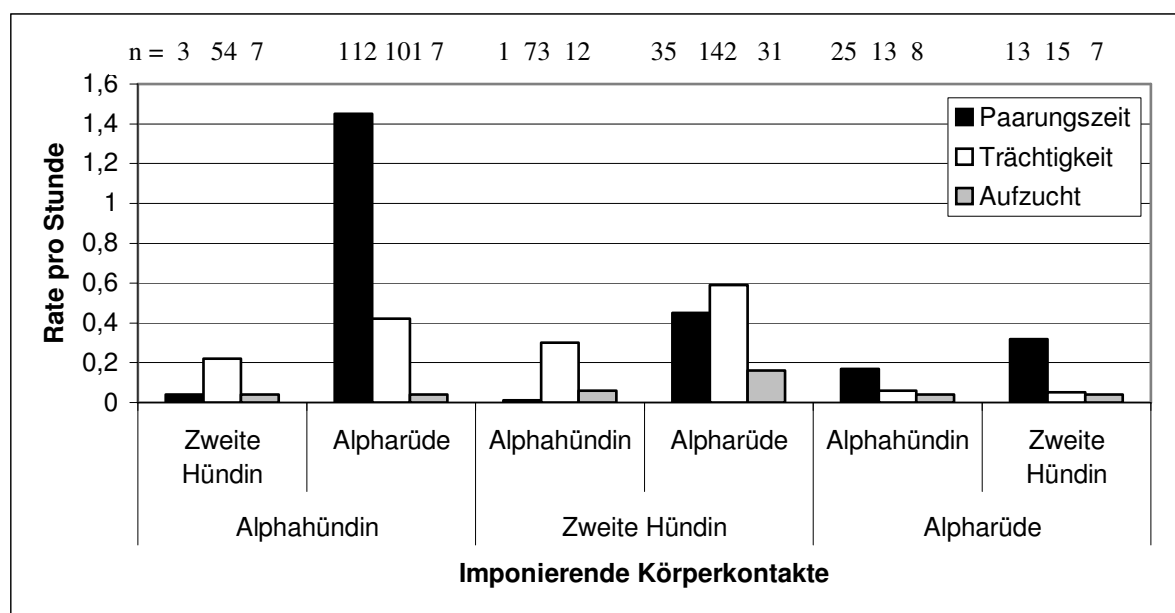


Abb. 48: Imponierende Körperkontakte („Vorderbein - Stoßen“, „Hüfttrepeln“, „Rempeln“, „Stehen - auf“, „Stehen - über“, und „Kinnauflegen“) in Schwerin 2002.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Von den insgesamt 253 aggressiven Verhaltensweisen inklusive der Kämpfe entfallen 86,2 % (n = 218) auf die Alphahündin, 6,3 % (n = 16) auf die zweite Hündin und 7,5 % (n = 19) auf den Rüden.

Die Alphahündin agierte am häufigsten gegen ihre unterlegene Schwester aggressiv. Die rangniedrige Hündin richtete ihr Aggressionsverhalten dagegen an den Rüden. Der Rüde zeigte nur gegen diese rangniedrige Hündin, nicht aber gegen seine Partnerin aggressives Verhalten.

Die Alphiere unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt. Die Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Rüden entfällt ($p < 0,000001$, Fisher - Test).

Alphahündin: Gegenüber ihrer Schwester zeigte sie nur dominantes Aggressionsverhalten, insgesamt 201 mal, darin sind 34 Kämpfe enthalten.

Gegen den Rüden war sie 14 mal dominant und dreimal defensiv aggressiv. Es gab keine Kämpfe. Sie richtete insgesamt 92,2 % ihres aggressiven Verhaltens an ihre Schwester.

Zweite Hündin: Sie zeigte kein aggressives Agieren gegenüber der Alphahündin (Reaktionsverhalten ist hier nicht aufgeführt). Gegen den Rüden agierte sie achtmal dominant (incl. fünf Kämpfen) und achtmal defensiv (incl. zwei Kämpfen) aggressiv. Sie orientierte alles aggressive Verhalten auf den Rüden.

Alpharüde: Er zeigte kein aggressives Agieren gegen die Partnerin. Gegenüber der zweiten Hündin war er elfmal dominant und achtmal defensiv aggressiv (inklusive sechs dominanter und einem defensiver Kampf).

Aggression um Nahrung

(Es sind nur Daten erfasst, die in Abwesenheit der Welpen auftraten).

Mehr als ein Drittel der Aggressionen der zweiten Hündin gegen den Rüden hatten Nahrung zum Anlass. Bei beiden Alphatieren lag der Anteil der Streitereien um Fleisch dagegen unter 20 %.

Die zweite Hündin unterscheidet sich nicht signifikant vom Rüden im prozentualen Anteil der Aggressionen, der durch Futterneid bedingt war.

Alphahündin: Bei ihr ging es 23 mal (davon 22 in der Trächtigkeit) um Nahrung beim Streit mit ihrer Schwester, dies entspricht einem Anteil von 11,4 %. Mit dem Rüden kam es bei ihr zweimal in der Trächtigkeit, sonst nie, zu Aggressionen im Streit um Nahrung

Zweite Hündin: Bei „Tanja“ spielte bei 25,0 % der Fälle (n = 4, alle in der Aufzucht I). gegen den Rüden Fleisch eine Rolle.

Rüde: Bei zwei Ereignissen (beide in der Trächtigkeitsphase) gegenüber der zweiten Hündin war Futter die Ursache der Aggressionen. Nie jedoch bei seinem Verhalten gegenüber seiner Partnerin.

Aggression im Beisein von Welpen

Die Alphahündin war besonders dann gegen ihre Schwester aggressiv, wenn der Welpen dabei war. Die zweite Hündin ging ebenfalls hauptsächlich im Beisein des Welpen gegen den Rüden vor. Der Rüde zeigte die meisten Aggressionen gegen die zweite Hündin in Anwesenheit des Welpen, dagegen nie gegenüber seiner Partnerin.

Alphahündin: Während der Aufzucht I waren 88,5 % der Aggressionen des Muttertieres gegen die zweite Hündin im Beisein der Welpen erfolgt und 81,8 % während der Aufzucht II.

Die defensiven Aggressionen (n = 2) gegen den Rüden fanden während der Aufzucht I im Beisein von Welpen statt. Bei 9,1 % der dominanten Auseinandersetzungen mit ihm im Block Aufzucht II (n = 1) lagen ebenfalls Welpen bei ihr.

Zweite Hündin: Nur während der Aufzucht I kam es zu Aggressionen gegen den Rüden. Bei 75,0 % (n = 6) der dominanten Begebenheiten und bei 62,5 % (n = 5) der defensiven Auseinandersetzungen waren Welpen bei der Hündin.

Rüde: Bei 90,0 % (n = 9) der dominanten und bei 50,0 % (n = 2) der defensiven Aggressionen gegen die zweite Hündin während der Aufzucht I waren Welpen anwesend. Während der Aufzuchtphase II waren bei allen seinen dominanten und defensiven Aggressionen (insgesamt n = 3) gegen die zweite Hündin Welpen dabei. Gegen seine Partnerin zeigte er keine Aggressionen im Beisein des Welpen.

Als sonstige Ursachen für Streitigkeiten spielte die Verteidigung von Futtermulden bei der Alphahündin während ihrer Trächtigkeit eine Rolle. Siebenmal verteidigte sie ein Futtermulde gegenüber ihrer Schwester und zweimal gegen den Rüden.

Andere Rudelmitglieder zeigten das Verhalten nicht.

Beißen

Die Verteidigung von Welpen (n = 14) und Nahrung (n = 5) waren bei allen drei Rothunden Hauptursachen bei Aggressionen, die mit Beißen einhergingen.

Alphahündin: Sie biss insgesamt sechsmal ihre Schwester. Viermal (66,7 %) waren Welpen dabei, einmal ging es um Nahrung. Den Rüden biss sie einmal als Welpen bei ihr waren.

Zweite Hündin: Sie biss sechsmal den Rüden, dreimal waren dabei Welpen in ihrer Obhut (50,0 %) und dreimal ging es um Futter.

Rüde: Zehnmal packte er die zweite Hündin mit dem Fang, einmal ging es um Fleisch und sechsmal (60,0 %) waren Welpen bei ihm.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Alphahündin zeigte während der Trächtigkeit die höchste Rate gegenüber ihrer Schwester, gegen den Rüden jedoch in der Aufzucht II.

Die zweite Hündin zeigte nur während der Aufzucht I überhaupt agierendes aggressives Verhalten (und nur gegen den Rüden).

Der Rüde zeigte die höchsten Werte gegen die zweite Hündin während der Aufzucht I.

Alphahündin: Die Rate gegenüber der zweiten Hündin fiel im Beobachtungszeitraum ab. Von 0,93 (n = 155) während der Trächtigkeit sank die Rate über 0,20 (n = 35) auf 0,11 (n = 11) im Block Aufzucht II. Gegenüber dem Rüden fand dreimal (Rate 0,02) während der Trächtigkeitsphase und elfmal (Rate 0,11) in der Aufzucht II Phase dominantes Aggressionsverhalten statt, nicht jedoch während der Aufzucht I. Es gab in jedem Beobachtungsblock einmal eine defensive Aggression gegen ihn.

Zweite Hündin: Sie zeigte nur in der Aufzucht I aggressives Verhalten gegen den Rüden mit einer Rate von 0,05 (n = 8) jeweils dominant und defensiv.

Rüde: Das erste dominante Aggressionsverhalten gegen die zweite Hündin fand in der Aufzucht I mit einer Rate von 0,06 (n = 10) statt. Die Rate sank auf 0,01 (n = 1) in der Aufzucht II. Beim defensiven Verhalten stieg die Rate von 0,01 (n = 2) während der Trächtigkeitsphase auf je 0,02 im Block Aufzucht I (n = 4) und II (n = 2) an.

Aufgrund der geringen Werte sind diese Ergebnis mit Vorsicht zu bewerten.

Imponierende Körperkontakte 2003

Von den insgesamt 455 Ereignissen entfielen auf die Alphahündin 98 (21,5 %) auf die zweite Hündin 111 (24,4 %) und auf den Rüden 246 (54,1 %). Die meisten fanden zwischen den Alphaspartnern statt. Die Alphaspartner unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Partner entfällt ($p < 0,0001$, G-Test). Die Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Rüden entfällt.

Alphahündin: Sie nahm 28 mal zur zweiten Hündin und 70 mal zum Rüden imponierende Körperkontakte auf. 71,4 % des Verhaltens orientierte sie auf ihren Partner.

Zweite Hündin: Gegenüber der Alphahündin zeigte sie derartiges Verhalten 20 mal, gegenüber dem Rüden 91 mal. 82,0 % des Verhaltens fokussierte sie auf den Rüden.

Rüde: Zu seiner Partnerin hatte er insgesamt 226 mal und zur zweiten Hündin 20 mal derartige Körperkontakte gesucht. 91,9 % der Ereignisse entfallen auf seine Partnerin.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Alphahündin und der Rüde zeigten die höchsten Raten gegenüber den Artgenossen während der Trächtigkeitsphase (Abb. 49) und die niedrigsten während der Aufzucht I.

Alphahündin: Die Rate gegenüber der zweiten Hündin fiel von 0,11 (n = 18) in der Trächtigkeitsphase auf 0,01 (n = 2) im Block Aufzucht I und stieg im Block Aufzucht II wieder auf 0,08 (n = 8) an. Gegenüber dem Rüden wurde die maximale Rate von 0,37 (n = 61) während der Trächtigkeit erreicht, der Wert fiel auf 0,02 (n = 4) ab und stieg erneut an auf 0,05 (n = 5) im Block Aufzucht II.

Zweite Hündin: Die Rate gegenüber ihrer Schwester fiel von 0,04 (n = 7) in der Trächtigkeitsphase auf 0,02 (n = 3) im Block Aufzucht I und stieg im Block Aufzucht II auf die maximale Rate von 0,10 (n = 10) an. Gegenüber dem Rüden wurde die maximale Rate von 0,52 (n = 86) während der Trächtigkeit erreicht, der Wert fiel auf 0,03 (n = 5) ab. Im Block Aufzucht II trat das Verhalten nicht auf.

Rüde: 97,8 % (n = 221, Rate 1,33) der Kontakte zur Alphahündin fanden in der Trächtigkeitsphase auf. Während der Aufzucht I zeigte er das Verhalten ihr gegenüber noch fünfmal (Rate 0,03), danach nicht mehr. Die maximale Rate gegenüber der zweiten Hündin von 0,11 (n = 18) erreichte er in der Trächtigkeitsphase. In den beiden Aufzuchtblocken hatte er noch je einmal (Rate 0,01) Kontakt zu dieser Hündin.

Auch wurden Aggressionen bei der Fütterung in der Paarungszeit und der Trächtigkeitsphase beobachtet, wenn die zweite Hündin das Nahrungsstück nicht aufgeben wollte. Von 25 Fütterungen mit Aggressionen um Fleisch war 24 mal die Alphahündin gegen ihre Schwester aggressiv.

Die Alphahündin zeigte kein Aggressionsverhalten gegen die Jährlinge (4,2) in der Paarungszeit bzw. der Trächtigkeit. Sie verhielt sich ihnen gegenüber neutral.

Am Tag der Geburt vertrieb die Alphahündin ihre Schwester fünfmal aggressiv aus der Wurfhöhle, den Alphasrüden einmal. Ihm gegenüber war sie sonst an diesem Tag neutral, er betrat die Höhle jedoch nur, wenn sie nicht darin war und verließ sie sofort auch ohne Aggressionsverhalten von ihr, sobald sie hinein ging.

Die Junghunde trauten sich am Tag der Geburt nur in den zuführenden Gang nicht aber in den Kessel, so dass keine Aggressionen gegen sie nötig waren. Nach der Geburt der Welpen zeigte das Muttertier oder die zweite Hündin, nicht jedoch der Alphasrüde, gegen die Jährlinge Imponieren, wenn diese zu rau mit den Welpen umgingen. Schrie ein Welp, griff sie oder die zweite Hündin die Jährlinge an. Den Sommer über zeigten beide Weibchen vermehrt Imponieren vor der einjährigen „Kim“. Diese wiederum dominierte ihre Schwester „Lea“ mehrfach.

Der Rüde Alex zeigte nur vereinzelt Imponierverhalten gegen männliche Jährlinge. Das Verhalten wurde jedoch nicht in der Paarungszeit, sondern erst am Ende der Trächtigkeitsphase gezeigt.

Absetzung des Alphasrüden „Alex“

Am 13. Dezember 2004 (mündliche Mitteilung von Frau Schreiber) zeigte der Alphasrüde deutliche Schwächeanzeichen, er schwankte und hatte Koordinationsschwierigkeiten. Er wurde sofort separiert in der Anlage II, einzeln gefüttert und für den Rest des Tages in der Anlage isoliert vom Rudel gehalten.

Am nächsten Tag war er vom Verhalten normal. Er wurde isoliert gefüttert und dann zum Rudel gelassen. Sofort versuchten zwei Zweijährige (wahrscheinlich Rüden), ihm den Futterrest abzunehmen, den er defensiv verteidigte. Die beiden Angreifer verbissen sich in den Alphasrüden, schleiften ihn durch die Anlage und bissen wiederholt zu. „Alex“ wurde aufgrund der schweren Bissverletzungen daraufhin eingeschläfert. Der Rüde war zehn Jahre alt geworden. Sein Gebiss zeigte deutliche Abnutzungserscheinungen. Die Schneidezähne fehlten ganz.

Die Führung des Rudels hat Anfang Januar 2005 eindeutig „Falko“ übernommen. Dieser Zweijährige war bereits als Jährling ranghoch und häufig mit der ranghohen, damals einjährigen „Kim“ zusammen.

2005

Es traten seit Mitte Dezember 2004 wieder Spannungen zwischen der Alphahündin und ihrer Schwester auf (mündliche Mitteilung von Frau Schreiber). Dies hatte sich Anfang Januar verschärft. Sie wurde von der dominanten Hündin häufig vertrieben. bzw. gejagt. Nahrung wird ihr abgenommen.

Wie in den Jahren zuvor wurde das Verhalten nicht durch Kontaktversuche der zweiten Hündin zum Rüden ausgelöst, sondern erfolgt häufig ohne erkennbaren Anlass.

Es gab keinerlei Aggressionen zwischen der Alphahündin „Nina“ und den Zweijährigen Weibchen „Kim“ und „Lea“.

Die zweijährigen Rüden waren unter sich ebenfalls friedlich. Rangkämpfe wurden auch in der Paarungszeit nicht beobachtet. Die Alphahündin verpaarte sich nicht mit einem ihrer Söhne. Es fand 2005 keine Aufzucht statt.

Sonderfall: „Vorderbeinstemmen“: ein rothundspezifisches Imponierverhalten

Vorderbeinstemmen wird vor einem Artgenossen aufgeführt. Dabei wird die Rute stets umgekehrt u-förmig getragen und der Rücken nach oben, buckelnd, gekrümmt. Die Ohren sind auf den Artgenossen gerichtet. Der Rothund stößt sich mit beiden durchgestreckten Vorderläufen simultan vom Boden ab und hält die Beine nach vorn gestreckt kurz in der Luft. Das Verhalten kann mehrfach wiederholt nacheinander ausgeführt werden.

Anders als beispielsweise der ungerichtete, federnde Imponiergang bei erhobenem Kopf und waagrecht abgestellte Rute wird Vorderbeinstemmen direkt an Artgenossen gerichtet. Es gibt auch Übergangsformen zum „Stehen - auf“ bei dem die Vorderbeine auf dem liegenden Artgenossen aufgestellt und dieser damit zu Boden gedrückt wird.

Dieses Vorderbeinstemmen wurde bisher bei keinem anderen Caniden so ausgeprägt gesehen.

Aufgrund der geringen Werte wird allgemein auf eine statistische Berechnung verzichtet. (Die Werte der Magdeburger Tiere sind im Einschüchterungsverhalten Seite 84 enthalten)

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Nur die Hündin zeigte Vorderbeinstemmen überhaupt. Sie orientierte es immer an ihren Partner. Es trat beim Kennenlernen (Block I) einmal auf, am zweiten gemeinsamen Tag.

Im Block II wurde die Hündin noch viermal dabei beobachtet.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Im gesamten Jahr trat es nur zwischen beiden Alphatieren auf. Die Alphahündin zeigte das Verhalten 22 mal, der Rüde nur einmal, im Block V.

Veränderungen im Jahresverlauf

Es trat nicht direkt beim Kennenlernen (Block IV) auf, sondern erst im Block V.

Beide Alphatiere zeigten das Verhalten am häufigsten in diesem Zeitraum. Danach trat es bei der Alphahündin erst wieder in der Vorpaarungszeit auf, wobei die stündliche Rate mit 0,05 Ereignissen ($n = 8$) nur halb so hoch war wie im Block V (Rate 0,11; $n = 14$).

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Vorderbeinstemmen wurde nur von beiden Weibchen nicht aber vom Rüden gezeigt. Insgesamt trat das Verhalten nur in Einzelfällen auf.

Insgesamt zeigte es die Alphahündin fünfmal, die zweite Hündin sechsmal.

Während die Alphahündin viermal das Verhalten an den Partner und nur einmal an die rangniedrigere Schwester richtete, zeigte die zweite Hündin keine Bevorzugung eines der beiden Alphatiere.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Alphahündin wurde nur in der Paarungszeit beim Vorderbeinstemmen ($n = 4$) vor ihrem Partner beobachtet.

Auch die zweite Hündin zeigte es in diesem Zeitraum, aber auch während der Trächtigkeitsphase gegen den Rüden. Gegenüber ihrer dominanten Schwester stemmte sie die Vorderbeine nur während deren Trächtigkeit ($n = 2$) und einmal während der Aufzucht.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin zeigte das Verhalten insgesamt 28 mal, die zweite Hündin 38 mal und der Rüde 37 mal. Am häufigsten trat es zwischen der zweiten Hündin und dem Rüden auf ($n = 45$), während es zwischen beiden Alphas nur 31 mal beobachtet wurde.

Während der Rüge keines der beiden Weibchen bevorzugte, richtete die Alphahündin das Verhalten häufiger gegen die rangniedrigere Schwester, diese dagegen fokussierte es mehr auf den Rüden.

Alphahündin : Sie zeigte das Verhalten 17 mal gegen ihre Schwester und elfmal gegen ihren Partner.

Zweite Hündin: „Tanja“ wurde zehnmal vor ihrer Schwester beim Vorderbeinstemmen beobachtet und 30 mal vor dem Rüden.

Alpharüde: Er zeigte es 20 mal vor seiner Partnerin und 17 mal vor der zweiten Hündin.

Veränderungen im Jahresverlauf

Alle drei Tiere zeigten das Verhalten am häufigsten in der Trächtigkeitsphase. In ihr wurden 73,8 % allen Vorderbeinstemmens durchgeführt. Während es nur noch zu 8,7 % ($n = 9$) in den ersten acht Lebenswochen der Welpen gezeigt wurde, trat es in den folgenden fünf Wochen doppelt so oft ($n = 18$; 17,5 % des Verhaltens) auf.

Beide Weibchen zeigten das Verhalten gegenüber dem Rüden am häufigsten während der Trächtigkeitsphase (Abb. 51). Die Raten blieben dagegen in beiden Aufzuchtblocks bei beiden auf demselben Niveau.

Alphahündin: Sie zeigte in der Trächtigkeit das Verhalten gegenüber ihrem Partner neunmal, danach nur noch je einmal. Neun Verhaltensweisen gegen ihre Schwester stehen eines in der Aufzucht I und sieben in der Aufzucht II gegenüber.

Zweite Hündin: 20 mal kam Vorderbeinstemmen in der Trächtigkeitsphase gegenüber dem Rüden vor und fünf bzw. drei Ereignisse (je Rate von 0,03) je Aufzuchtblock. Gegenüber ihrer Schwester kam es nur zweimal in der Trächtigkeitsphase und zweimal zur Aufzucht I vor, dagegen sechsmal in der Aufzucht II

Alpharüde: Er zeigte das Verhalten nur in der Trächtigkeitsphase.

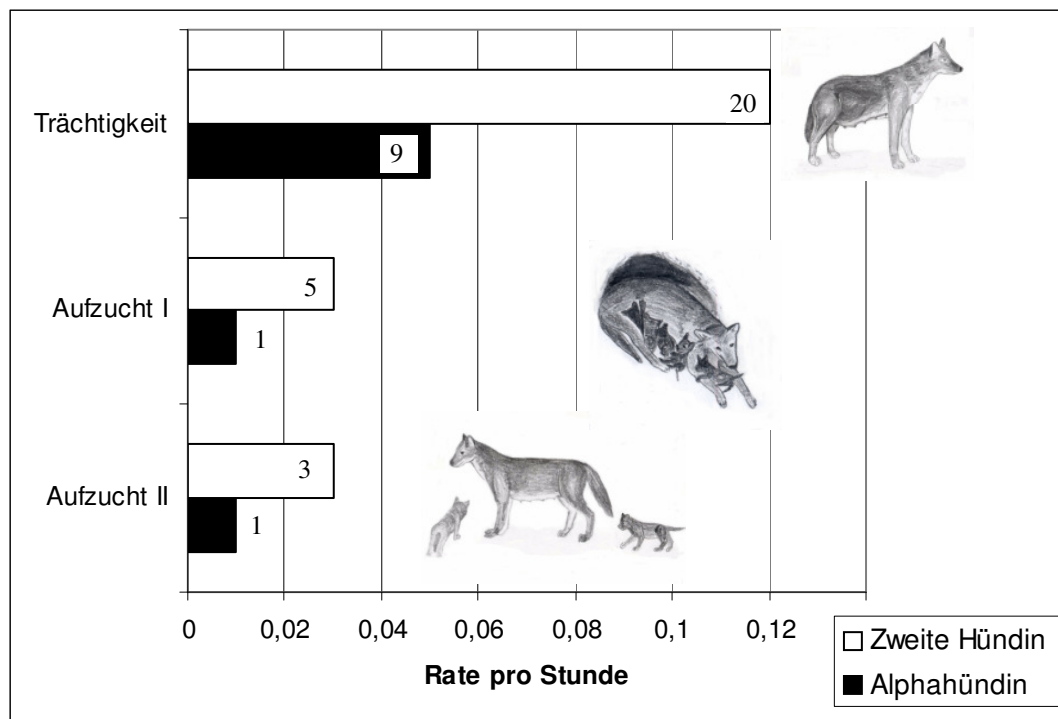


Abb. 51: Stündliche Rate des Vorderbeinstemmens beider Hündinnen gegen den Rüden in Schwerin 2003.

Ergebnis des Imponier- und Aggressionsverhaltens:

Zur Vorpaarungszeit kam es zu steigender Intoleranz der Alphahündin gegenüber ihrer Schwester. Während der Paarungszeit hielt sich die zweite Hündin am Rand und weit entfernt von der Alphahündin auf, so dass die Rate der Imponier- und Aggressionsverhalten relativ gering ist.

Aggressionen unter den Rothunden während der Trächtigkeit und Aufzucht traten meist im Zusammenhang mit dem Nahrungserwerb bzw. der Verteidigung von Futter auf. Während der Aufzucht kam Streit um Zugang zum Nachwuchs hinzu.

Imponierende Körperkontakte wurden in dieser Studie am häufigsten von den Alphas ausgeübt. Es trat am häufigsten zwischen ihnen auf. Dabei war es von Jahr zu Jahr innerhalb desselben Rudels verschieden, ob der Rüde oder die Alphahündin es häufiger zeigte.

Ehemalige Alphas werden nicht mehr vom Nachfolger im Rudel geduldet. Es kommt zu Beschädigungskämpfen und schweren Bissverletzungen unter den unverträglichen Tieren. Meist beteiligen sich weitere Rudelmitglieder gemeinsam mit dem neuen Alpha an den Angriffen.

Vorderbeinstemmen ist ein Imponierverhalten, das gerichtet gegenüber einem Artgenossen eingesetzt wird. Es tritt nur beim Rothund so ausgeprägt auf.

3.2 (Avisuelle) Kommunikation

3.2.1 Markierungsverhalten

Beim Markierungsverhalten können Art, Häufigkeit und die Lage der Markierungsstelle auf die Bedeutung für die Paarbindung, die Reproduktion und die Revierabgrenzung hinweisen. Für den Rothund gibt es bisher keine detaillierte Untersuchung des Markierungsverhaltens.



Abb. 52: Die Hündin (links) markiert im Handstand, der Rüde (rechts) mit erhobenem Bein.

3.2.1.1 Markierungsarten

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Nur die Alphatiere zeigten Markierungsverhalten mit erhobenem Bein.

Der zweite Rüde zeigte nur Eliminierung von Urin in Hockstellung. Es wurde nie ein Markieren von Futterverstecken beobachtet. Knochen wurden jedoch vom Alpharüden insgesamt sechsmal mit Urin markiert. Fünf der Ereignisse lagen im Block III.

Hündin: Sie wurde achtmal beim Markieren mit erhobenem Hinterbein (RLU) und 43 mal beim Urinieren in Hockstellung (UR) beobachtet. Eine Urinabgabe im Handstand (HU) und in vorgelehnter Position (FLU) wurde nicht gesehen. Insgesamt gab sie 51 mal Urin ab. Sie kotete 24 mal. Insgesamt zeigte sie die meisten (n = 7) Markierungen mit erhobenem Bein und die häufigste Kotabgabe (n = 17) im Block I.

Alpharüde: „Alex“ zeigte 315 mal eine RLU, 29 mal FLU, Urinieren in Hockstellung 26 mal und kotete 32 mal. Die meisten RLU (n = 115) führte er im Block I durch, danach sank die Zahl auf 108 bzw. 92 ab. Die Zahl des Kotabsetzens ging von 18 über 10 auf 4 Ereignisse zurück. Er setzte insgesamt 370 mal Urin und 32 mal Kot ab.

Zweiter Rüde: „Fossi“ zeigte nie eine RLU oder FLU sondern ausschließlich eine Urinabgabe in Hockstellung, insgesamt 12 mal. Sein Koten wurde fünfmal beobachtet.

Veränderungen im Jahresverlauf

Beide Alphatiere zeigten im Block I, dem Kennenlernen, die höchsten RLU - und Kotabgaberraten. Bei der Alphahündin entfallen 49,0 % (n = 25) aller Urinabgaben auf Block I, beim Alpharüden 35,7 % (n = 132) und beim zweiten Rüden 16,7 % (n = 2).

Keiner der drei Wildhunde unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil der Urinabgabe im Block I bezüglich der Urinabgabe im gesamten Beobachtungszeitraum.

Hündin: Bei ihr nahm die Rate des RLU und des Kotens zum Block III hin ab. (Dies ist ggf. auf ihre Verletzung, einen Beinbruch am letzten Tag des Block II, zurückzuführen. Sie hielt sich mehr in den Schlafboxen auf, so dass dortige Urin- und Kotabgaben nicht gesehen wurden).

Alpharüde: Über den Beobachtungszeitraum sank seine Rate des RLU leicht von 1,26 auf 1,13 pro Stunde ab und nahm im Block III auf 1,14 wieder leicht zu. Die stündliche Rate des Kotens nahm jedoch kontinuierlich ab von 0,2 über 0,1 auf ein Viertel des Ausgangswertes (0,05) ab. Bedingt durch das abwechselnde Einsperren der Rüden in die Schlafboxen und den Schleusenbereich in der letzten Woche von Block III, konnten nicht alle Kot- und Urinabgaben des Rüden in dieser Zeit erfasst werden.

Zweiter Rüde: Bei ihm nahm die Rate des Kotabsetzens und Urinierens im Block III zu. Dies ist offensichtlich darauf zurückzuführen, dass er nach dem Tod des Weibchens in der letzten Woche getrennt vom Alpharüden halbtags in der Außenanlage war, und nicht wie sonst, unsichtbar in den Schlafboxen lag

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Die ersten Urinmarkierungen erfolgten am 22. Juli, am zweiten Tag an dem alle vier Tiere auf der neuen Anlage waren. Es markierten der Alphasrüde „Alex“ und die „Alphahündin“ Nina. Nur die Alphasriere gaben Urin mit erhobenem Hinterbein (RLU) ab. Eine Urinabgabe im Handstand wurde 2001 in der neuen Anlage nur vom Alphaweibchen gezeigt. Dies war das erste Mal am 11. September zu beobachten. Sie lernte erst, sich auszubalancieren. Zu Beginn kippte sie mehrfach um. Auffällig ist, dass beide Alphasriere sehr viel höhere Raten und eine größere Anzahl an Kotabgaben haben als die beiden Artgenossen. So stehen insgesamt 172 maliges Koten des Alphapaars 32 Kotereignisse der anderen gegenüber.

Alphahündin: Sie wurde 114 mal bei RLU, 33 mal beim HU und 30 mal beim Urinieren in Hockstellung beobachtet. FLU konnte nicht beobachtet werden. Insgesamt setzte sie 177 mal Urin und 86 mal Kot ab.

Zweite Hündin: Sie zeigte die Urinabgabe nur in Hockstellung, 43 mal. Koten wurde 26 mal gesehen.

Alphasrüde: Insgesamt gab „Alex“ Urin 234 mal als RLU, einmal als FLU und 17 mal als UR ab. 252 mal gab der Rüde insgesamt Urin ab. Er kotete 86 mal.

Zweiter Rüde: Er urinierte (n = 18) ausschließlich in Hockstellung. Ein Koten wurde sechsmal beobachtet.

Veränderungen im Jahresverlauf 2001

Allgemein nahm bei den Rudelmitgliedern die Abgaberate von Urin und Kot im Jahresverlauf zu (Abb. 53). Auf die Vorpaarungszeit (Block VII) entfallen bei der Alphahündin 52,0 % (n = 92) ihrer Urinabgaben, bei der zweiten Hündin 53,5 % (n = 23), beim Alphasrüden 36,9 % (n = 93) und beim zweiten Rüden 5,6 % (n = 1).

Das Alphapaar unterscheidet sich signifikant voneinander im prozentualen Anteil der Urinabgabe im Block VII ($p < 0,002$, G-Test), der zweite Rüde unterscheidet sich signifikant von der Alphahündin, der zweiten Hündin und dem Alphasrüden ($p < 0,0001$, $p < 0,0002$ bzw. $p < 0,0001$, G-Test). Die zweite Hündin unterscheidet sich nicht signifikant von der Alphahündin bzw. vom Alphasrüden im prozentualen Anteil der Urinabgabe im Block VII.

Alphahündin: Bei „Nina“ stiegen die Werte innerhalb der Beobachtungszeit sowohl bei der Urin- als auch bei der Kotabgabe stark an (Abb. 53). Ab dem Block VI waren bei ihr auch Urinabgaben im Handstand zu beobachten.

Zweite Hündin: Sie zeigte ebenfalls bei der Urin- und Kotabgabe steigende Werte in den ersten beiden Blöcken. Den höchsten Wert der Urinabgabe mit n = 23 wurde im Block VII beobachtet.

Alphasrüde: Bei „Alex“ stiegen die Werte des Markierens mit erhobenem Bein in den beiden letzten Blöcken stark an. Vom Block V stieg die Rate von 0,28 auf 0,58 RLU-Markierungen pro Beobachtungsstunde. Auch die Rate des Kotabsetzens stieg in den ersten drei Blöcken an. Im letzten Block liegt der Wert (n = 33) nur drei Ereignisse unter dem des Blocks zuvor (n = 36).

Die Werte des zweiten Rüden sind zu gering, um eindeutige Tendenzen erkennen zu können.

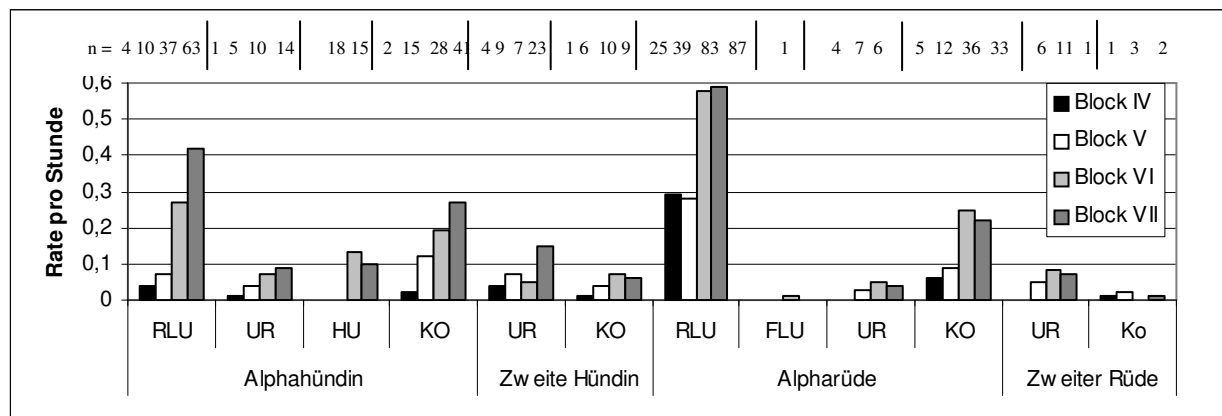


Abb. 53: Stündliche Rate des Markierungsverhaltens in Schwerin 2001 in der Freianlage.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Markierungsverhalten wurden nur von den Alphatieren gezeigt. Erst nach seiner Separierung markierte auch der zweite Rüde einmal. Nur die Hündin zeigte Markieren im Handstand. Während beim Alphapaar nur 5,5 % bzw. 4,0 % der Urinabgaben größere Urinmengen beinhalten, d. h. ein UR vorlag, war dies beim Rüden bei 95,0 % der Ereignisse der Fall. Der zweite Rüde unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil des UR am gesamten Miktionsverhalten ($p < 0,00001$, G-Test). Das Alphapaar unterscheidet sich nicht signifikant.

Hündin: Sie wurde elfmal bei einer RLU, 262 mal beim HU und 16 mal beim UR beobachtet. Bei 5,5 % ($n = 16$ UR) der insgesamt 289 Urinabgaben gab sie eine größere Urinmenge ab. Sie setzte 56 mal Kot ab.

Alpharüde: Er zeigte 259 mal ein RLU, fünfmal FLU und 11 UR. Von den 275 Urinabgaben wurden bei 11 (4,0%) größere Urinmengen abgesetzt. Er kotete 40 mal.

Zweiter Rüde: Er wurde einmal bei einer RLU und 19 mal beim UR beobachtet. Bei 95,0 % der Urinabgaben des Rüden handelte es sich um ein Entleeren der Blase (UR) nur einmal wurden markierungstypisch kleine Urinmengen bei einer RLU abgegeben. Er kotete fünfmal.

Veränderungen im Jahresverlauf: Einfluss der Separierung

Aufgrund von massiven Verletzungen, die dem zweiten Rüden „Fernando“ zugefügt wurden, wurde dieses Männchen in der ersten Juliwoche (Block II a) vom Alphapaar getrennt und in einer benachbarten Anlage untergebracht. Nach der Separierung zeigten beide Alphatiere höhere Markierungsraten als zuvor (Abb. 54). Insgesamt entfielen bei der Hündin von den 289 Urinabgaben 14,2 % ($n = 41$) auf Block I und 85,8 % ($n = 248$) auf Block II. Insgesamt erfolgten beim Alpharüden von den 275 Urinabgaben 20,7 % ($n = 57$) im Block I und 79,3 % ($n = 218$) im Block II. Beim zweiten Rüden finden je 50 % der Urinabgaben in einer der beiden Beobachtungsphasen statt. Das Alphapaar unterscheidet sich nicht signifikant in der Rate der Urinabgabe im ersten Block, der zweite Rüde unterscheidet sich jedoch signifikant von beiden Alphatieren ($p = 0,0004$ bzw. $0,006$ (Alpharüde), G-Test).

Hündin: In der ersten Trennungswoche (Block II a) liegen ihre höchsten Raten der Urinabgabe (Abb. 54). Während im folgenden Block die RLU-Rate und die UR-Rate auf den Wert vom Block I bzw. darunter abfiel, blieb ihre HU-Rate über dem Maß von Block I. Auch die Rate des Kotens war im zweiten Teil von Block II höher als in den vorherigen Beobachtungseinheiten.

Alpharüde: Seine RLU-Rate stieg von Block zu Block an. Das Maximum ($n = 173$) lag im Block II b. Auch die UR-Rate und die Rate des Kotens stieg über alle drei Beobachtungsphasen beim Alpharüden an.

Zweiter Rüde: Es konnte die einzige Markierung mit erhobenem Bein (RLU) in der ersten Woche der Separierung (Block II a) beobachtet werden. Die UR und Kot-Rate nahm ab, was ggf. durch die ungünstige Einsichtsmöglichkeiten in die zweite Anlage erklärbar ist.

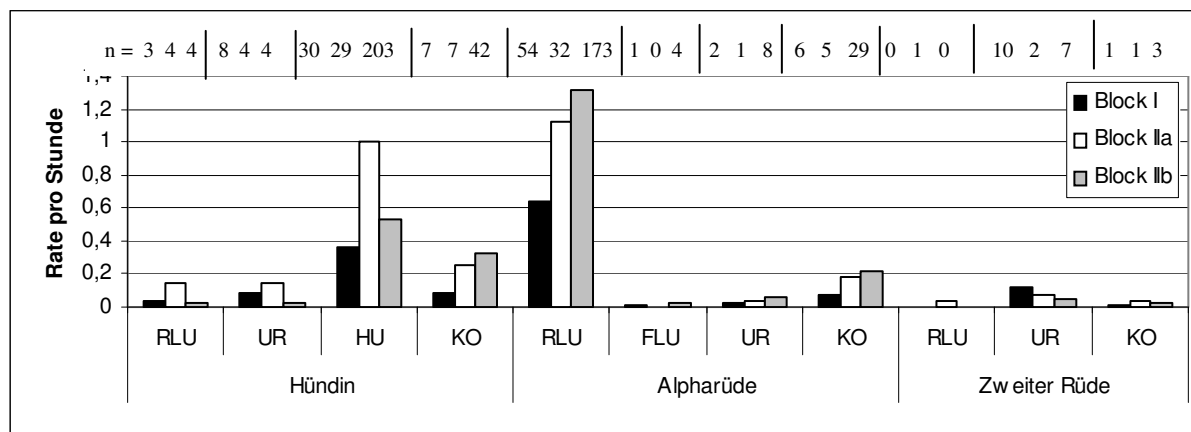


Abb. 54: Stündliche Abgaberate von Kot und Urin in Magdeburg 2002. Block II a: erste Woche, ab der der zweite Rüde vom Alphapaar getrennt war.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Nur die Alphatiere zeigten Urinmarkieren mit erhobenem Bein. Urinmarkieren im Handstand wurde nur von der Alphahündin gezeigt.

Alle Urinabgaben der zweiten Hündin entfallen auf die Kategorie Urinieren (UR). Sie unterscheidet sich damit signifikant vom Alphapaar ($p < 0,000001$, G-Test).

Der Rüde zeigte signifikant häufiger ein Markieren mit Urin (RLU) gegenüber einer reinen Blasenentleerung (UR) als die Alphahündin ($p < 0,000001$, G-Test).

Alphahündin: „Nina“ wurde 142 mal beim RLU, 81 mal bei HU und 49 beim UR beobachtet. FLU wurde nicht gesehen. Insgesamt gab sie 272 mal Urin ab, wobei eine Abgabe von viel Urin nur bei den 49 UR (18,0 %) erfolgte. Eine Kotabgabe wurde 88 mal beobachtet.

Zweite Hündin: Sie gab Urin ($n = 45$) nur in der Hockhaltung ab. Sie setzte 26 mal Kot ab.

Rüde: „Alex“ hob insgesamt 328 mal das Bein beim Markieren. Es wurden 24 FLU und 29 UR bei ihm beobachtet. 381 mal wurde der Rüde damit bei der Urinabgabe beobachtet. 7,6 % davon ($n = 29$ UR) war ein Urinieren mit Abgabe einer größeren Urinmenge. Er kotete 79 mal.

Veränderungen mit dem Jahresverlauf

Die Rate der Urinabgaben (Markieren bzw. Eliminierung) nahm bei allen drei Tieren ab. Auch die Rate des Kotens ging insgesamt bei allen Rothunden zurück (Abb. 55).

Alphahündin: So entfielen 56,3 % ($n = 153$) der Urinabgaben auf die Paarungszeit, 39 % auf die Trächtigkeitsphase ($n = 106$). Die Rate des Markierens mit erhobenem Bein ging fast auf Null zurück. Urinmarkieren im Handstand (HU) wurde nur während der Paarungszeit ($n = 66$) und seltener ($n = 15$) während der Trächtigkeit beobachtet (Abb. 55). Während der Aufzucht trat es nicht auf. Koten nahm im Jahresverlauf ab.

Zweite Hündin: Ihre Rate der Urin- und Kotabgabe ging von Block zu Block zurück. Bei „Tanja“ entfielen auf die Paarungszeit 31,1 % ($n = 14$) aller Urinabgaben und auf den folgenden Block 57,8 % ($n = 26$).

Alpharüde: Die höchste RLU-Rate von 1,7 Markierungen pro Stunde zeigte der Rüde während der Paarungszeit. Danach fiel die Rate auf 0,7 pro Stunde ab. Während der Aufzucht zeigte er noch 19 mal ein RLU. In der Paarungszeit zeigte er jedoch nur 36,0 % ($n = 137$) aller Urinabgaben, davon 131 mal als RLU. Auf die Trächtigkeitsphase entfielen 55,1 % ($n = 210$, incl. 178 RLU). Wie bei beiden Weibchen, so ging auch beim Rüden die Kotabsetzrate vom zweiten zum dritten Block stark zurück.

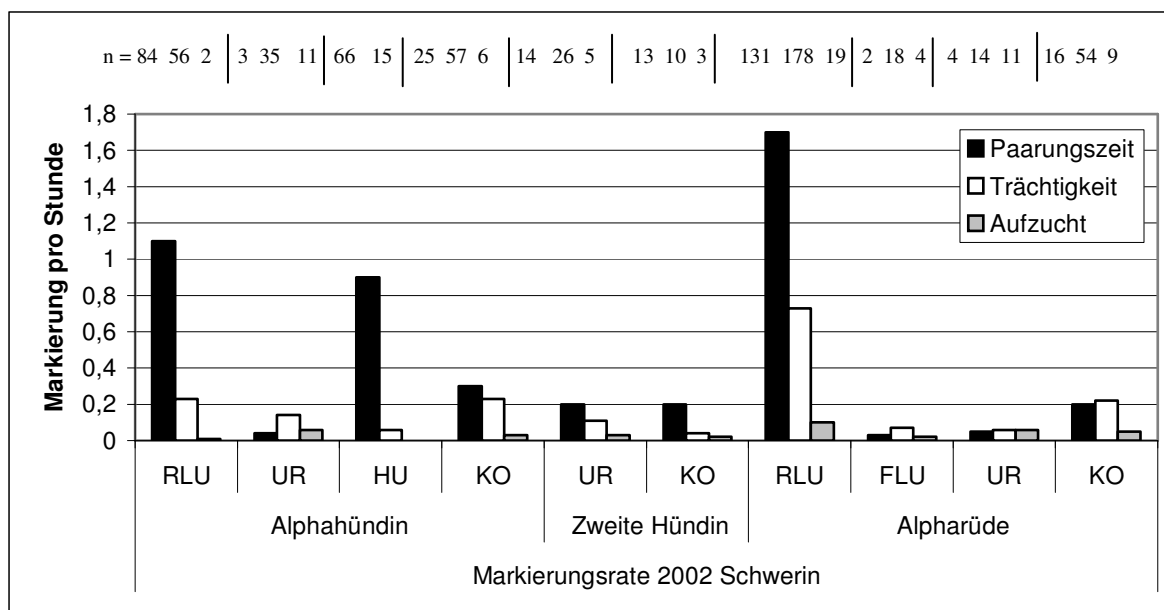


Abb. 55: Stündliche Rate der Markierungsarten in Schwerin 2002.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Alle drei Tiere unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil der UR an den gesamten Urinabgaben (je $p < 0,000001$, Fisher -Test).

Alphahündin: Sie zeigte 27 mal ein RLU, 26 mal HU und 40 mal eine Urinabgabe in Hockstellung (UR). Von den insgesamt 93 Urinabgaben waren 43,0 % Blasenentleerungen (UR). Koten wurde 44 mal beobachtet.

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte nur UR, insgesamt 32 mal. Sie kotete zwölfmal.

Rüde: „Alex“ zeigte mit $n = 262$ die häufigste Urinabgabe. Er wurde 219 mal beim RLU, 13 mal bei FLU und 30 mal beim UR (11,5 %) beobachtet. Er setzte 33 mal Kot ab.

Veränderungen im Jahresverlauf

Sämtliche Urin- und Kotabgaben der beiden Weibchen nahmen über den Beobachtungszeitraum ab. Während der Aufzucht I zeigte die Alphahündin kein Urinmarkierungsverhalten, sondern eliminierte nur (Abb. 56). Auch der Rüde zeigte kaum noch RLU. Keines der drei Tiere unterscheidet sich signifikant in der Rate der Urinabgabe im ersten Beobachtungsblock, der Trächtigkeitsphase.

Alphahündin: 65,6 % aller Urinabgaben entfallen auf den Block Trächtigkeit. Während der Aufzucht I zeigte sie weder RLU noch HU, dies wurde erst vereinzelt wieder im Block Aufzucht II beobachtet (Abb. 56). Während der Aufzucht I zeigte sie damit nur Blasenentleerungen (UR), kein echtes Urinmarkierungsverhalten. Die Rate des Kotens ging stark zurück.

Zweite Hündin: Ihre Raten bezüglich Urin- und Kotabgabe gingen ebenfalls im Verlauf der Beobachtungszeit zurück. Sie zeigte 65,6 % aller Urinabgaben im Block Trächtigkeit.

Alpharüde: Seine Rate des RLU ging von 1,11 während der Trächtigkeitsphase auf fast ein Zehntel des Wertes: 0,12 im Block Aufzucht I zurück. Beim Rüden entfallen auf die Trächtigkeitsphase 208 Urinabgaben (79,4 %) gegenüber 31 in der Phase Aufzucht I bzw. 23 in der Aufzucht II.

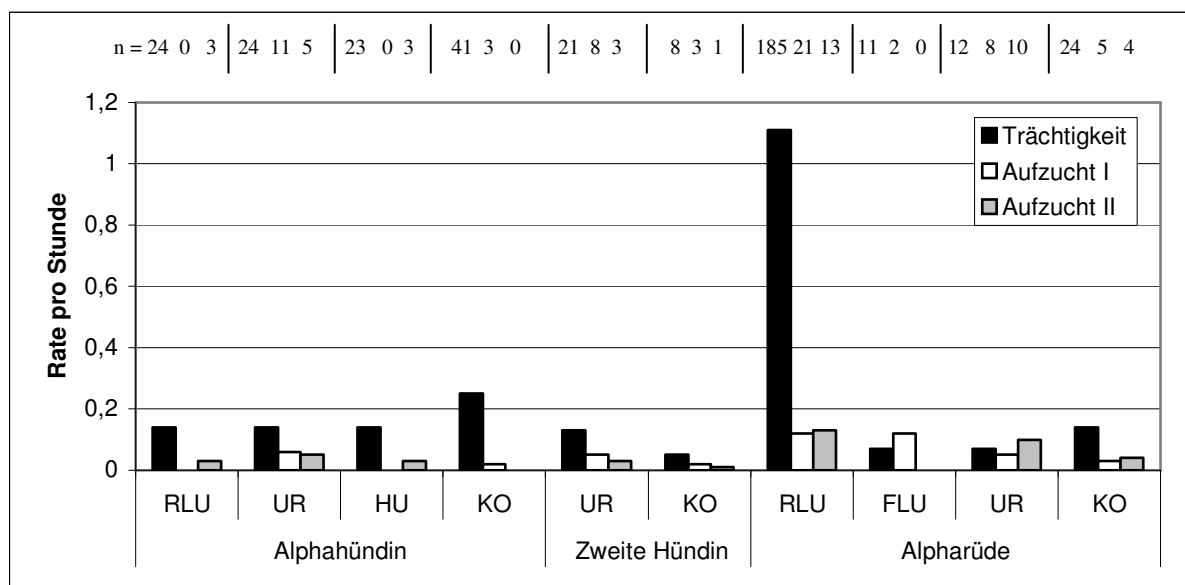


Abb. 56: Stündliche Rate von Markierungsarten je Beobachtungsphase in Schwerin 2003.

Ergebnis: Es markierten nur die Alphetiere. Sie zeigten es verstärkt zur Vorpaarungs- und Paarungszeit. Die Raten nahmen über die Trächtigkeit ab und erreichten während der Aufzucht die tiefsten Werte. Auch Eliminierungen wie Urinieren und Koten waren reproduktionsspezifisch jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen.

3.2.1.2 Kontrolle von Markierungsstellen

Die Markierungen der Rothunde, d. h. abgesetzter Kot oder Urin oder eine Kombination von beidem wurden von den Artgenossen einer geruchlichen Prüfung unterzogen, ohne anschließend auf diese Markierung eigenen Urin abzusetzen. In einigen Fällen erfolgte das Beriechen sofort, nachdem der Urin oder Kot von einem Artgenossen abgegeben wurde. Durch mehrfaches Übermarkieren mit Urin auf Kot kam es zu Uringemischen auf Kotsträngen. Es ist dann das Tier aufgeführt, das gerade zuvor die letzte Urinabgabe gemacht hatte oder falls die Markierung weit vor dem Beriechen zurücklag wird „Uringemisch“ angegeben. Ereignisse, bei denen nach einer geruchlichen Prüfung der Kot oder Urin übermarkiert wurde, sind hier nicht mit aufgeführt.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

a) Riechen an frischem Kot, der nicht mit Urin markiert war (n = 86)

Alle drei Tiere prüften bevorzugt den Kot des Alpharüden.

Jeder Rothund überprüfte auch seinen eigenen Kot.

Hündin: Sie roch insgesamt zweimal an ihrem eigenen, frischen Kot und 32 mal an dem des Alpharüden. Der Kot des zweiten Rüden wurde von ihr nicht geruchlich geprüft.

Alpharüde: „Alex“ prüfte den eigenen Kot 17 mal, den der Hündin zweimal und den des zweiten Rüden ebenfalls zweimal sofort nachdem er abgesetzt wurde.

Zweiter Rüde: „Fossi“ zeigte das Verhalten zweimal bei eigenem Kot, sechsmal beim Kot der Hündin und 23 mal beim Kot des Alpharüden.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Hündin zeigte beim Kennenlernen (Block I) die höchste Interessensrate am Kot ihres Partners. Der zweite Rüde zeigte nur im Block I Interesse am Kot der Hündin.

Hündin: „Dorre“ zeigte nur im Block I Interesse an ihrem eigenen, unmarkiertem Kot. Ihr Interesse am Kot des Alpharüden nahm über den Beobachtungszeitraum ab. Das Maximum lag im Block I mit 0,16 Verhaltensweisen pro Stunde (n = 15), das Minimum im Block III mit einer Rate von 0,07 Ereignissen pro Stunde (n = 6). Es lagen damit 46,9 % des Beriechens von Rüdenkot im ersten Abschnitt des Zusammenlebens.

Alpharüde: Bei ihm ist keine eindeutige Tendenz erkennbar. Das häufigste „sofortige“ Beriechen des eigenen Kotes (n = 8) fand bei ihm im Block II statt.

Zweiter Rüde: „Fossi“ zeigte nur im Block I Interesse am Kot der Hündin. Den Kot des Alpharüden beroch er neunmal im Block I (Rate pro Stunde: 0,1) und 14 mal im Block II mit einer stündlichen Rate von 0,15.

b) Riechen an Kot, der zuvor mit Urin markiert wurde (n = 44)

Insgesamt zeichnete sich keine Häufung in einem Beobachtungsblock ab. Beriechen wurde jedoch halb so oft bei benetztem wie bei unmarkiertem Kot ausgelöst.

Kot der Hündin

Die Hündin roch an ihrem Kot 14 mal, nachdem der Alpharüde darauf Urin abgegeben hatte. Im Block III erfolgte nur ein Ereignis, im Block I sechs, im Block II sieben.

Der Alpharüde beroch solchen Kot keinmal, ohne zu markieren. Der zweite Rüde beroch den Weibchenkot mit Alpharüdenurin insgesamt 20 mal (zehnmal im Block I und neunmal im Block II) und zweimal als das Weibchen darüber mit Urin markiert hatte.

Kot des Alpharüden

Die Hündin roch zweimal daran, nachdem der Alpharüde darauf Urin abgegeben hatte. Der Alpharüde zeigte das Verhalten viermal, der zweite Rüde einmal. Anders als das Alphapaar zeigte der zweite Rüde auch einmal Interesse am Kot des Alpharüden, den die Hündin zuvor markiert hatte und einmal sofort, nachdem das Alphapaar diesen Kot markiert hatte.

Kot des zweiten Rüden

Die Hündin zeigte einmal im Block III Interesse am Kot des zweiten Rüden. Dieser war zuvor vom Alpharüden mit Urin markiert worden.

c) Riechen an Urin, der bisher nicht übermarkiert wurde (n = 85)

Der Urin des Alpharüden wurde von allen drei Tieren am häufigsten berochen. Jeder Rothund prüfte auch seinen eigenen Urin.

Hündin: Sie beroch achtmal eigenen Urin, 22 mal den des Partners und zweimal den des zweiten Rüden.

Alpharüde: Er prüfte 16 mal den eigenen, siebenmal den der Hündin und fünfmal den Urin des zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Er unterzog einmal seinen eigenen Urin, fünfmal den der Hündin und 19 mal den Urin des Alpharüden einer geruchlichen Prüfung.

Veränderungen im Jahresverlauf

Bei beiden Alphatieren nahm das Riechen am eigenen Urin zu, die Rate des Riechens am Urin des Partners dagegen ab. Der zweite Rüde prüfte den Urin beider Alphatiere am häufigsten im Block I.

Hündin: Bei der Hündin nahm das Beriechen von eigenem Urin während der Beobachtungszeit zu. Dagegen fielen ihre Werte beim Beriechen des Urin des Alpharüden von Block I zu Block III ab. Der höchste Wert mit 0,11 Verhalten pro Stunde (n = 10) zeigte sie im Block I. Bezüglich des Urins des zweiten Rüden zeigte sie keinerlei Tendenz im Beobachtungszeitraum.

Alpharüde: Er beroch den eigenen, reinen Urin im Beobachtungszeitraum immer häufiger. Sein Maximum lag bei einer stündlichen Rate von 0,09 (n = 7) im Block III. Das häufigste Beriechen von Weibchenurin war im Block I (n = 4) zu beobachten, das Maximum (n = 3) des Riechens am Urin des zweiten Rüden lag dagegen im Block III.

Zweiter Rüde: „Fossi“ zeigte sowohl beim Weibchenurin als auch bei dem des Alpharüden das Maximum im ersten Block: Es lagen 80,0 % (n = 4) der geruchlichen Prüfungen des Weibchenurins und 73,7 % (n = 14) des Prüfens von Urin des Alpharüden im Block I.

d) Riechen an einer Urinmarkierung, die mehrfach mit Urin übermarkiert wurde

Es gab nur Uringemische (n = 46), die Urin des Alphapaars enthielten.

Die Hündin beroch 13 mal ein Gemisch. Der Alpharüde beroch ein Gemisch achtmal. Der zweite Rüde zeigte das Verhalten insgesamt 25 mal.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde**a) Riechen an frischem Kot, der nicht mit Urin markiert war (n = 52)**

Beide Hündinnen prüften bevorzugt den Kot des Alpharüden. Bei den Rüden ist keine eindeutige Bevorzugung einer Hündin zu belegen.

Alphahündin: Sie roch viermal am Kot ihrer Schwester (einmal sofort nachdem diese ihn abgesetzt hatte) und 13 mal an dem des Alpharüden. Fünf Ereignisse erfolgten sofort, als der Rüde gekotet hatte. Eigenen Kot und den des zweiten Rüden beroch sie nicht.

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten dreimal bei eigenem, zweimal beim Kot der Alphahündin, einmal beim zweiten Rüden und 17 mal bei Kot des Alpharüden, fünfmal unmittelbar, als dieser kotete.

Alpharüde: Er roch einmal am Kot der Alphahündin und insgesamt dreimal am Kot der zweiten Hündin, wobei in zwei Fällen der Kot gerade erst abgesetzt worden war.

Zweiter Rüde: Er beroch dreimal den Kot der Alphahündin (einmal als sie ihn gerade abgesetzt hatte), zweimal den Kot der zweiten Hündin und dreimal den des Alpharüden.

Veränderungen im Jahresverlauf

Bei allen vier Tieren ist keine eindeutige Zu- bzw. Abnahme über den Beobachtungszeitraum in 2001 zu beobachten. Bei beiden Weibchen lag das Maximum der geruchlichen Kontrollen von Kot des Alpharüden im Block VI. Die Alphahündin zeigte in dieser Zeit achtmal, die zweite Hündin zehnmals ein Beriechen seines Kotes. Der Alpharüde zeigte nur im Block V Beriechen des Kotes der zweiten Hündin.

b) Riechen an Kot, der mit Urin markiert wurde (n = 51)

Markierter Kot wurde nicht häufiger geprüft als unmarkierter. Da nur Alphatiere markierten und fast nur der Kot der Alphatiere markiert wurde, häufen sich die geruchlichen Prüfungen des Kotes der Alphatiere.

Kot der Alphahündin

Die Alphahündin beroch ihren Kot fünfmal, als er zuvor vom Alparüden markiert wurde.

Die zweite Hündin beroch den Kot ihrer Schwester dreimal, als zuvor die Alphahündin markiert hatte, fünfmal als der Alparüde Urin darauf abgegeben hatte und viermal als der Urin vom Alphapaar darauf war.

Der Alparüde beroch den Kot einmal, als die Alphahündin zuvor ihren Kot markiert hatte und einmal, als er mit Urin von beiden Alphatiere benetzt war.

Der zweite Rüde wurde nie beim Beriechen von benetztem Kot der Alphahündin beobachtet.

Kot der zweiten Hündin

Als einzige kontrollierte die Alphahündin diesen Kot einmal, als der Alparüde darüber markiert hatte. Alle anderen Wildhunde hatten an diesem Kot kein Interesse.

(Der Kot der zweiten Hündin wurde nur extrem selten überhaupt mit Urin benetzt).

Kot des Alparüden „Alex“

Die Alphahündin zeigte siebenmal Interesse, als ihr eigener Urin auf dem Kot war, einmal beim Urin des Alparüden und einmal als er Urin vom Alphapaar trug. Die zweite Hündin zeigte ein Beriechen insgesamt zwölfmal, als der Kot den Urin der Alphahündin trug und achtmal als Urin vom Alphapaar darauf war.

Der Alparüde zeigte je einmal Interesse beim Urin der Alphahündin und einmal als Urin vom Alphapaar auf seinem Kot war. Der zweite Rüde zeigte nie ein Beriechen von markiertem Kot des Alparüden.

Kot des zweiten Rüden „Fossi“

Da kein Rothund den Kot des zweiten Rüden markierte, war auch eine geruchliche Kontrolle eines markierten Kotes nicht möglich.

Veränderungen im Jahresverlauf

Während des Kennenlernens wurde nur einmal (zweite Hündin) Kot berochen ohne zu markieren. Von allen geruchlichen Prüfungen von bereits markiertem Kot entfallen auf Block V 12,1 % (n = 7), auf Block VI 58,6 % (n = 34, 23 entfallen auf die zweite Hündin) und auf die Vorpaarungszeit Block VII 27,6% (n = 16, neun Ereignisse stammen von der zweiten Hündin).

c) Riechen an Urin (ohne Kot), der nicht übermarkiert war (n = 42)

Es zeigten beide Weibchen eine Kontrollen des Urins der Alphahündin nur zur Vorpaarungszeit (Block VII) bzw. im Block zuvor. Urin der zweiten Hündin wurde nur in der Vorpaarungszeit von ihr selbst und dem Alparüden geprüft. Insgesamt sind die Ereigniszahlen jedoch so niedrig, dass keine eindeutigen Tendenzen belegbar sind. Nur der zweite Rüde zeigte das Verhalten ausschließlich im Block IV, beim Kennenlernen.

Urin der Alphahündin: Die Alphahündin beroch ihren eigenen Urin dreimal, der Alparüde keinmal ohne zu markieren, die zweite Hündin dreimal und der zweite Rüde zweimal. Die Alphahündin zeigte das Verhalten im letzten Block VII 2001 und die zweite Hündin in den letzten beiden Blöcken.

Urin der zweiten Hündin: Die Alphahündin beroch ihn keinmal, die zweite Hündin ihren eigenen Urin zweimal, der Alparüde einmal, der zweite Rüde keinmal. Alle Ereignisse fanden im letzten Block VII statt.

Urin des Alparüden: Die Alphahündin beroch den Urin neunmal, ihre Schwester 15 mal, der Alparüde seinen eigenen Urin dreimal und der zweite Rüde viermal.

d) Riechen an einer Urinmarkierung, die mit Urin übermarkiert worden war (n = 26)

Es gab nur gemeinsame Urinmarkierungsstellen des Alphapaars.

Die anderen Rudelmitglieder setzten Urin an gesonderten Stellen ab.

Alphahündin: Sie kontrollierte sechsmal ein Uringemisch geruchlich. Zweimal beim Kennenlernen und viermal im Block VI.

Zweite Hündin: Sie roch 13 mal am Uringemisch (Block IV: 3 mal; Block VI: 6 mal; Block VII 4 mal).

Alparüde: Er zeigte das Verhalten ebenfalls sechsmal (Block VI: 4 mal; Block VII 2 mal).

Zweiter Rüde: Er wurde nur einmal beim Beriechen beobachtet.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

a) Riechen an frischem Kot, der noch nicht mit Urin markiert wurde (n = 32)

Sämtliche Ereignisse fanden im Block II statt.

Insgesamt wurde nur Kot des Alphapaars geruchlich geprüft, der des zweiten Rüden nie.

Hündin: Sie prüfte neunmal ihren eigenen und sechsmal den Kot des Alparüden.

Alparüde: Er prüfte insgesamt sechsmal seinen eigenen Kot und zehnmal den der Hündin.

Zweiter Rüde: Er prüfte einmal den Kot des Alparüden (direkt vor der Separierung im Block II a).

b) Riechen an Kot, der mit Urin markiert wurde (n = 53)

Es konnte keine eindeutige Bevorzugung von Kot eines bestimmten Tieres durch ein bestimmtes Individuum festgestellt werden. Allgemein wurde Kot, der mit Urin des Alparüden zuletzt benetzt worden war, von beiden Alpatieren häufig berochen.

Kot der Hündin

Die Hündin roch insgesamt zwölfmal an ihrem benetzten Kot. Zweimal stammte die letzte Urinmarkierung von ihr, achtmal vom Rüden und zweimal war es ein Uringemisch des Alphapaars.

Der Alparüde beroch dreizehnmal den Kot, der zuletzt von ihm markiert worden war und einmal, als die Hündin den Kot benetzt hatte.

Der zweite Rüde kontrollierte den Kot geruchlich zweimal nach einer Markierung des Alparüden und einmal bei einem Uringemisch des Alphapaars.

Kot des Alparüden

Die Hündin beroch den Kot insgesamt 15 mal, neunmal nachdem der letzte Urin von ihr aufgebracht worden war. Fünfmal stammte der Urin zuletzt vom Rüden und einmal war es ein älteres Uringemisch

Der Alparüde kontrollierte seinen Kot dreimal nach einer eigenen Urinmarkierung und viermal nachdem ihn die Hündin markiert hatte. In zwei Fällen lag ein Uringemisch des Alphapaars vor.

Der zweite Rüde zeigte keine geruchliche Reaktion auf benetzten Kot des Alparüden.

Kot des zweiten Rüden

Da der Kot nicht markiert wurde, konnte auch keine geruchliche Kontrolle erfolgen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Aufgrund der räumlichen Trennung des zweiten Rüden vom Alphapaar in Block II konnte ab diesem Zeitpunkt keine geruchliche Kontrolle von Kot bzw. Urin zwischen diesem Tier und den anderen erfolgen. Mit der Separierung des zweiten Rüden kam es zu verstärktem geruchlichen Prüfen der Alpatiere an Kot von sich und ihrem Partner. Die Abtrennung hatte damit Einfluss auf das Markierungs- bzw. Kontrollverhalten der Alpatiere.

Hündin: Sie prüfte zehnmal den eigenen Kot im Block II gegenüber zwei Fällen im Block I. Den Kot des Alparüden kontrollierte sie ausschließlich im Block II.

Alparüde: Er kontrollierte den Kot der Hündin nur im Block II, nie im ersten Block. Bei seinem eigenen Kot entfallen acht der zehn Ereignisse auf Block II.

c) Riechen an reinem Urin (ohne Kot), der nicht übermarkiert war (n = 27)

Die Alpatiere zeigten das Verhalten am häufigsten. Sie bevorzugten dabei Urin des Partners. Beide Rüden bevorzugten den Urin der Hündin. Der Alparüde roch häufiger am Urin seiner Partnerin im Block II als zuvor.

Urin der Hündin: Der Alparüde roch insgesamt 13 mal am reinen Urin der Hündin, neunmal zeigte er das Verhalten im Block II. Der zweite Rüde roch einmal daran im Block I.

Urin des Alparüden: Die Hündin roch je viermal am reinen Urin des Rüden je Block. Der Rüde beroch seinen eigenen Urin einmal im Block II.

Urin des zweiten Rüden: Die Hündin roch zweimal, der Alparüde einmal und der zweite Rüde ebenfalls einmal am Urin.

d) Riechen an einer Urinmarkierung, die mindestens einmal mit Urin übermarkiert worden war (n = 34)

Es gab nur Gemische des Urins des Alphapaars. Beide Alphiere zeigten das Verhalten häufiger im Block II als im Block I oder nur im Block II.

Hündin: Sie beroch es 19 mal, 14 Fälle (73,7 %) fanden im Block II statt.

Alpharüde: Er prüfte das Gemisch elfmal im Block II und keinmal im Block I.

(Der zweite Rüde zeigte das Verhalten viermal im ersten Block. Danach war es ihm nicht mehr möglich).

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde**a) Riechen an frischem Kot, der nicht mit Urin markiert war (n = 51)**

Während die Alphahündin keine Präferenz zeigte, bevorzugte die zweite Hündin Kot der Alphiere vor ihrem eigenen. Der Rüde zeigte das größte Interesse am Kot seiner Partnerin.

Alphahündin: Sie roch viermal ihren eigenen Kot, sechsmal den ihrer Schwester und sechsmal den des Alpharüden, ohne anschließend zu markieren.

Zweite Hündin: Sie beroch eigenen Kot zweimal, den der Alphahündin elfmal und den des Alpharüden zwölfmal.

Alpharüde „Alex“: Er unterzog den eigenen Kot einmal, den der Alphahündin siebenmal und den der zweiten Hündin zweimal einer geruchlichen Kontrolle, ohne anschließend zu markieren.

Veränderungen im Jahresverlauf

Das häufigste Beriechen von nicht markiertem Kot zeigten alle drei Tiere in der Trächtigkeitphase. Insgesamt wurden in der Paarungszeit elf, in der Trächtigkeitphase 37 und drei Kontrollen während der Aufzucht durchgeführt.

Alphahündin: Sie zeigte im Block I, Paarungszeit, nur Kontrollen (n = 2) des Kotes der zweiten Hündin. Während ihrer Trächtigkeit, Block II, prüfte sie beim Rüden (n = 6), bei ihrer Schwester (n = 4) und sich (n = 2) den Kot, während der Aufzucht, Block III, nur ihren eigenen (n = 2).

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte die höchsten Werte im Block II. 83,3 % aller Ereignisse (n = 10) des Beriechens von Kot des Alpharüden entfallen auf diesen Zeitraum bzw. 63,3 % (n = 7) vom Beriechen des Kotes der Alphahündin. Ihren eigenen Kot beroch sie nur in diesem Zeitraum (n = 2). In der Paarungszeit beroch sie zweimal den Kot des Rüden und viermal den der Alphahündin.

Alpharüde: Bei ihm liegt das Maximum des Beriechens von Alphahündinnenkot mit fünf Ereignissen ebenfalls im Block Trächtigkeit. Das zweimalige Prüfen des Kotes der zweiten Hündin fand dagegen in der Paarungszeit (Block I) statt. In der Paarungszeit prüfte er auch einmal den Kot seiner Partnerin.

b) Riechen an Kot, der mit Urin markiert war (n = 66)

Der Kot der Alphahündin wurde nur in den ersten beiden Blöcken einer geruchlichen Prüfung durch alle drei Wildhunde unterzogen. Während der Aufzucht erfolgte je ein Beriechen durch den Rüden und eines durch die zweite Hündin. Der Kot des Rüden wurde von allen nur in der Paarungszeit und Trächtigkeitphase berochen, jedoch nie während der Aufzuchtphase (Block III). Insgesamt entfallen auf die Paarungszeit 16,7 %, (n = 11), die Trächtigkeitphase 77,3 % (n = 51) und auf die Aufzucht noch vier Ereignisse.

Insgesamt 28 mal wurde der Kot der Alphahündin und 30 mal der des Rüden geprüft.

Achtmal fand es bei Kot unbekannter Herkunft statt

19 mal prüfte die Alphahündin, 41 mal ihre subordinierte Schwester den Kot und der Rüde sechsmal.

Kot der Alphahündin

Die Alphahündin roch dreimal an ihrem Kot, nachdem der Rüde ihn benetzt hatte, und fünfmal, als ein Uringemisch von ihr und dem Rüden darauf war. Alle Ereignisse fanden im Block Trächtigkeit statt.

Die zweite Hündin zeigte zweimal Interesse am Kot, der zuvor zuletzt von der Alphahündin markiert worden war, siebenmal als der Rüde ihn zuletzt benetzt hatte und zehnmal bei einem Uringemisch des Alphapaars.

Alle Ereignisse, bei denen nur der Urin eines Tieres vorhanden war, lagen im Block Trächtigkeit. Insgesamt sieben der zehn Ereignisse beim Uringemisch entfallen ebenfalls auf den Trächtigkeitszeitraum.

Der Rüde zeigte nur einmal geruchlich Interesse im Block Aufzucht, als ein Uringemisch des Alphapaars auf dem Kot vorhanden war.

Kot der zweiten Hündin

Kein Artgenosse zeigte ein Beriechen.

Kot des Rüden Alex

Die Alphahündin roch einmal daran, als sie ihn zuvor markiert hatte, einmal als der Urin zuletzt von der zweiten Hündin stammte, zweimal beim Urin vom Rüden und dreimal bei einem Uringemisch des Alphapaars. Sechs Ereignisse fanden in der Trächtigkeit statt.

Die zweite Hündin beroch den Kot dreimal mit dem Urin der Alphahündin, sechsmal als der Rüde zuvor markiert hatte und neunmal bei einem Uringemisch des Alphapaars. 7 Fälle erfolgten in der Paarungszeit.

Der Rüde roch dreimal am eigenen Urin, einmal beim Urin der Alphahündin und einmal beim Uringemisch von beiden. Alle fünf Ereignisse fanden in der Trächtigkeitsphase statt.

c) Riechen an Urin (ohne Kot), der nicht übermarkiert war (n = 44)

Beide Hündinnen prüften in der Paarungszeit am häufigsten den Urin der Schwester.

In der Trächtigkeitsphase prüfte der Rüde am häufigsten den Urin der zweiten Hündin und diese seinen (Abb. 57). (Er prüfte den Urin seiner Partnerin nie, ohne diesen zu markieren).

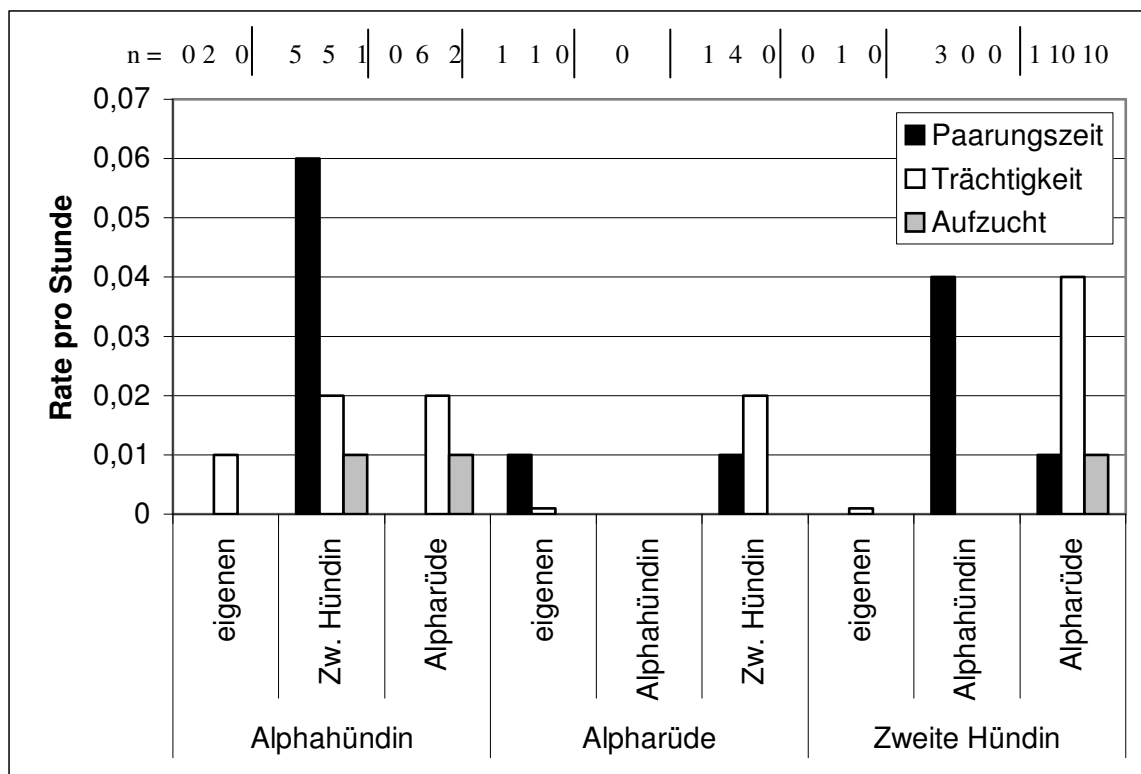


Abb. 57: Stündliche Rate der geruchlichen Kontrolle von Urin, ohne selbst zu markieren in Schwerin 2002. Der Urin war nicht übermarkiert und stammte von einem einzelnen Wildhund.

Urin der Alphahündin: Eigenen Urin beroch die Alphahündin zweimal. Die zweite Hündin beroch den Urin ihrer Schwester insgesamt dreimal, alles in der Paarungszeit. Der Rüde zeigte nie ein reines Beriechen ohne zu markieren (Abb. 57).

Urin der zweiten Hündin: Die Alphahündin prüfte den Urin ihrer Schwester insgesamt elfmal, je fünf Ereignisse entfielen auf den Block Paarungszeit und Trächtigkeit. Insgesamt nahm die Kontrollrate von Block zu Block ab.

Die zweite Hündin zeigte einmal Interesse an ihrem eigenen Urin, während der Trächtigkeit ihrer Schwester. Der Alpharüde zeigte fünfmal Interesse, vier Mal davon entfielen auf den Block Trächtigkeit .

Urin des Alpharüden: Die Alphahündin beroch den Urin achtmal ohne zu markieren, sechs Ereignisse fanden während der Trächtigkeit und zwei während der Aufzucht statt.

Die zweite Hündin prüfte den Urin des Rüden zwölfmal, zehn Fälle fanden während der Trächtigungsphase ihrer Schwester statt. Der Rüde selbst zeigte zweimal Interesse an seinem Urin ohne zu Markieren, je einmal im Block Paarungszeit und Trächtigkeit.

d) Riechen an einer Urinmarkierung, die mindestens einmal mit Urin übermarkiert worden war (n = 34)

Die zweite Hündin zeigte das größte Interesse der Rudelmitglieder.

Gemisch Alpha paar: Die Alphahündin roch neunmal daran: sechsmal zur Paarungszeit und dreimal in der Trächtigungsphase. Der Rüde prüfte es fünfmal, zweimal in der Paarungszeit und dreimal während der Trächtigkeit. Die zweite Hündin zeigte 18 mal Interesse. Zehnmal zur Paarungszeit und achtmal im folgenden Block.

Gemisch Rüde und zweite Hündin: Die Alphahündin roch einmal daran, die zweite Hündin einmal und der Rüde keinmal, ohne zu markieren.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

a) Riechen an frischem Kot, der nicht mit Urin markiert war (n = 35)

Der Kot des Rüden wurde von allen drei Rothunden bevorzugt berochen.

Im Zeitraum der Trächtigkeit wurde 30 mal Kot geruchlich geprüft, in der Aufzucht I zweimal und während der Aufzucht II dreimal. Die zweite Hündin und der Rüde zeigten das Verhalten nur in der Trächtigungsphase.

Alphahündin Sie prüfte einmal den eigenen (Trächtigungsphase), zweimal den der zweiten Hündin (Aufzucht I) und elfmal den Kot des Rüden (achtmal in der Trächtigkeit, und dreimal in der Aufzucht I.).

Zweite Hündin: Sie beroch dreimal den Kot ihrer Schwester und zehnmal den des Rüden. Alle Ereignisse fanden im Block I, Trächtigkeit, statt.

Alpharüde: Er beroch fünfmal den eigenen und dreimal den Kot der Alphahündin. Alle Ereignisse entfielen auf die Trächtigungsphase.

b) Riechen an Kot, der mit Urin markiert war (n = 51)

Alle Ereignisse fanden nur in der Trächtigungsphase statt. Das Verhalten wurde während der Aufzucht nicht beobachtet.

Kot der Alphahündin

Die Alphahündin beroch insgesamt neunmal ihren Kot, in acht Fällen stammte die letzte Urinmarkierung vom Rüden. Der Rüde prüfte den urinmarkierten Kot dreimal. Einmal stammte die letzte Markierung von ihm. Die zweite Hündin zeigte das Verhalten 17 mal, achtmal stammte der Urin vom Alpha paar, neunmal vom Alpharüden zuvor.

Kot der zweiten Hündin

Die Alphahündin beroch den Kot zweimal, beide Male stammte der Urin vom Rüden. Die zweite Hündin kontrollierte ihren Kot fünfmal, viermal stammte der letzte Urin vom Rüden, zweimal vom Alpha paar gemeinsam.

Kot des Rüden

Die Alphahündin beroch den Kot neunmal, einmal war die letzte Markierung von ihr und zweimal vom Rüden. Sechsmal war es ein Gemisch aus ihrem Urin. Die zweite Hündin interessierte sich sechsmal für seinen Kot, viermal stammte dabei der letzte Urin vom Rüden.

c) Riechen an reinem Urin (ohne Kot), der nicht übermarkiert war (n = 42)

Insgesamt entfielen auf die Trächtigkeit 86,0 % aller Fälle (n = 37) der geruchlichen Prüfung von nicht markiertem, reinen Urin und nur sechs Ereignisse auf die Aufzucht. Der Urin des Rüden war für beide Hündinnen von besonderem Interesse. Der Rüde zeigte keine Bevorzugung des Urins einer Hündin. Die Alphahündin prüfte den Urin ihrer Schwester häufiger als ihren eigenen.

Urin der Alphahündin: Die zweite Hündin roch einmal (Trächtigkeit), der Rüde viermal (Aufzucht II).

Urin der zweiten Hündin: Die Alphahündin prüfte ihn insgesamt siebenmal, jeweils in der Trächtigungsphase. Die zweite Hündin roch an ihrem reinen Urin einmal während der Trächtigungsphase, der Rüde viermal im selben Zeitraum.

Urin des Alpharüden: Die Alphahündin zeigte zehnmal Interesse, achtmal zur Trächtigungsphase und zweimal in der Aufzucht II. Die zweite Hündin kontrollierte den Urin 13 mal, jeweils während der Trächtigkeit. Der Rüde zeigte dreimal während der Trächtigungsphase ein Beriechen, später nicht mehr.

d) Riechen an einer Urinmarkierung, die mindestens einmal mit Urin markiert worden war (n = 21)

Die zweite Hündin zeigte das größte Interesse der Rudelmitglieder.

Gemisch Alphapaar: Die Alphahündin roch daran viermal, der Alpharüde ebenfalls viermal. Die zweite Hündin beroch es elfmal. Alle Verhaltensweisen traten in der Trächtigungsphase auf.

Gemisch zweite Hündin und Rüde: Die Alphahündin kontrollierte es einmal, die zweite Hündin ebenfalls. Beide Fälle lagen in der Trächtigungsphase.

Vergleich vom Beriechen von Markierungsstellen mit und ohne Kot

Bei Markierungsstellen, die mehrfach benutzt werden, ist es schwierig abzuschätzen, welcher Bestandteil ggf. einen Wildhund zum Beriechen oder Übermarkieren anregt. Zum Beispiel ist beim Übermarkieren von urinmarkiertem Kot nicht gesichert, ob der Kot oder die letzte Urinmarkierung ausschlaggebend für eine weitere Urinmarkierung ist. Für 2003 ist deshalb exemplarisch ein Vergleich angegeben zwischen Markierungen, die nur aus Urin bestehen (Abb. 58) und solchen, bei denen Kot mit Urin markiert wurde (Abb. 59).

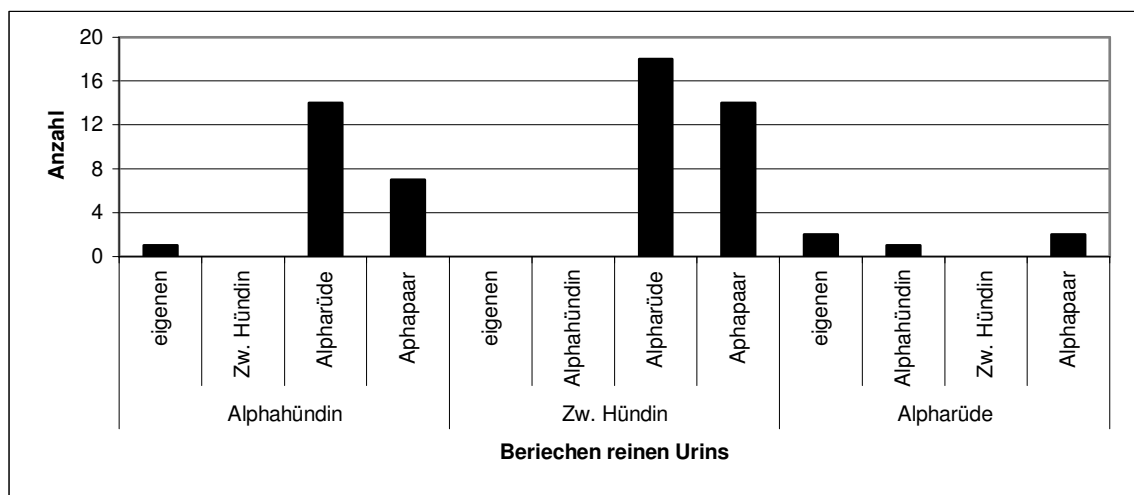


Abb. 58 Beriechen von Markierungsstellen, die nur aus Urin bestehen in Schwerin 2003. Angegeben ist das riechende Tier und von wem die letzte Urinabgabe auf die Stelle erfolgte. Lag mehr als eine Stunde Zeit zwischen der letzten Markierung und dem Beriechen wurde kein Einzeltier, sondern „Alphapaar“ als Urinurheber angegeben, da ggf. eine weitere Markierung nicht gesehen wurde.

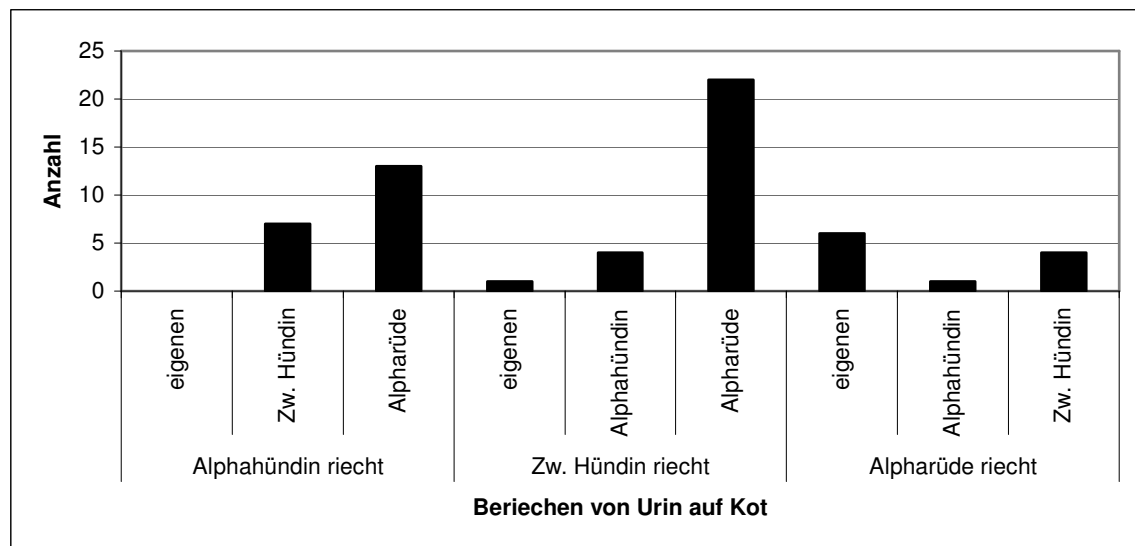


Abb. 59: Anzahl des Beriechens von Urinmarkierungen auf Kot in Schwerin 2003. Aufgeführt ist, das witternde Tier und von wem der letzte Urin (Urinmarkierung bei Alphasieren bzw. im Fall der zweiten Hündin Urinieren) auf dem Kot stammt. Es wird nicht zwischen Kot verschiedener Rothunde unterschieden.

In beiden Grafiken wird deutlich, dass beide Weibchen bevorzugt Markierungsstellen beriechen, die zuvor vom Alpharüden benetzt wurden, bzw. bei Gemischen sein Urin enthalten ist. Für den Rüden dagegen sind seine eigenen Urinstellen bzw. Uringemische, die seinen eigenen Urin enthalten, sehr wichtig.

Auflecken von Urin

Das Auflecken von Urin trat in der gesamten Beobachtungszeit sehr selten auf. Der Urin wurde dabei vom Boden aufgeleckt. (Die Aufnahme von Urin direkt von den Geschlechtsorganen der Artgenossen ist unter „Belecken der Genitalien“ aufgeführt). Aufgrund der geringen Werte sind keine Aussagen über Tendenzen machbar.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Die Hündin leckte einmal den eigenen und zweimal den Urin des Alpharüden auf. Alle drei Ereignisse lagen im ersten Block.

Der Rüde leckte in jedem Beobachtungsblock je einmal den Urin der Hündin auf.

Der zweite Rüde zeigte das Verhalten nicht.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Das Verhalten wurde nicht beobachtet.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

In Magdeburg leckte der Alpharüde zweimal den Urin der Hündin auf. Beide Ereignisse fanden im Block II nach der Separierung des zweiten Rüden vom Alphapaar statt.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Der Alpharüde leckte nur den Urin von Hündinnen auf.

Die Alphahündin leckte nur Urin von sich und ihrer Schwester auf. Die zweite Hündin von beiden Alpatieren.

Paarungszeit: Die zweite Hündin leckte einmal den Urin der Alphahündin auf, der Alpharüde dreimal.

Trächtigkeit: Die Alphahündin leckte zweimal den Urin der zweiten Hündin auf, der Alpharüde viermal. Der Alpharüde nahm zudem viermal den Urin der Alphahündin auf.

Die zweite Hündin zeigte das Verhalten einmal am Urin des Alpharüden.

Aufzucht: Die Alphahündin leckte einmal ihren eigenen Urin auf.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Das Verhalten wurde nur während der Trächtigkeitsphase beobachtet. Die Alphahündin prüfte einmal den Urin der zweiten Hündin geschmacklich. Der Rüde leckte dreimal den Urin der Alphahündin und einmal den der zweiten Hündin auf.

Ergebnis der geruchlichen und geschmacklichen Kontrolle:

In der Studie wurde reiner Urin öfter als Uringemische geruchlich geprüft. Frischer Kot und markierter Kot wurden dagegen fast gleich häufig berochen. Die Hündinnen bevorzugten allgemein den Urin des ranghohen Rüden und sowohl in reiner Form als auch auf Kot.

Geruchliche Kontrollen fanden bevorzugt beim Kennenlernen auf. Danach trat es vermehrt zur Vorpaarungszeit auf und noch häufiger in der Paarungszeit..

Während der Paarungszeit war jeweils der Urin der Schwester für die Weibchen von größter Bedeutung.

Alle drei Rudelmitglieder zeigten während der Aufzucht nur noch vereinzelt eine geruchliche bzw. geschmackliche Kontrolle von Urin.

3.2.1.3 Latrinenbildung: Auslöser für Kot- und Urinabgaben

Kot von Rothunden wurde sowohl einzeln als auch in sogenannten Latrinen gefunden. Die Ansammlungen von Kot waren bereits optisch sehr auffällig. Durch Markieren des Kotes mit Urin (siehe 3.2.2.5) wird die olfaktorische Komponente für Rudelmitglieder und ggf. Konkurrenten noch verstärkt.

Der Kot wurde das Jahr über auf häufig begangenen Pfaden aber auch auf grasfreien bzw. laubfreien Stellen abgesetzt. Während der Aufzucht waren keinerlei Latrinen zu finden. Kot wurde dann einzeln im Dickicht und in der Laubstreu gefunden. Selten lag ein Kothäufchen noch auf einem Pfad während der Aufzucht. Die offene oder versteckte Lage des Kotes hat damit beim Rothund ebenfalls Informationscharakter.

Im Folgenden wird nur Koten und Urinieren behandelt. Markierungsverhalten, bei dem Kot oder Urinierstellen mit wenigen Tropfen Urin markiert wird (durch RLU oder HU, ggf. FLU), wird in den folgenden Kapiteln 3.2.2.4 und 3.2.2.5 behandelt.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

a) Sofortiges Koten nachdem Kot berochen wurde

Insgesamt 20 Mal löste Beschnupern von Kot Koten aus. Die Anzahl von 11 Kotsträngen unbekannter Herkunft macht eine Aussage, wessen Kot bei wem tendenziell eine Kotabgabe auslöst, unmöglich.

Hündin: Sie kotete einmal sofort nachdem sie an Kot des Alpharüden und einmal nachdem sie an Kot des zweiten Rüden gerochen hatte. Dreimal kotete sie nach geruchlicher Prüfung von Rothundkot unbekannter Herkunft im Block I.

Alpharüde: Er kotete fünfmal (Block I: n = 2; Block II: n = 3) nach Beriechen von Kot der Hündin und einmal nach dem Beschnupern von Kot des zweiten Rüden. Sechsmal löste ein Beriechen von Kot unbekannter Herkunft bei ihm Koten aus (je zwei Ereignisse pro Block).

Zweiter Rüde: Er kotete einmal sofort nachdem er den Kot der Hündin beschnuppert hatte und zweimal nach Beriechen von unbekanntem Rothundkot.

b) Sofortiges Urinieren nach Beriechen einer Urinier-Stelle

Im Folgenden wird nur die Abgabe von Urin im Sinne einer völligen Blasenentleerung „Urinieren“ behandelt. Rothunde urinieren als Weibchen in Hockstellung „UR“, die Rüden ebenfalls in Hockstellung mit nach hinten geknickten Läufen oder als „forward-lean-urination: FLU“ stehend mit nach hinten abgestellten, gestreckten Beinen.

Nur der Alpharüde zeigte überhaupt Urinieren nach geruchlicher Prüfung einer UR-Stelle.

Hündin: Bei „Dorre“ löste das Beriechen einer Urinierstelle nie selbst Urinieren aus.

Alpharüde: Er urinierte zweimal, nachdem er den Urin der Hündin berochen hatte, und zweimal nach einer Prüfung des Urins des zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Er zeigte keinmal ein Urinieren nach dem Beriechen einer UR-Stelle.

c) Sofortiges Urinieren nach dem Beriechen von Kot

Der Alpharüde zeigte zweimal Urinieren nach dem Beriechen von Kot, der einmal von der Hündin und einmal vom zweiten Rüden stammte.

Kein anderes Rudelmitglied urinierte, nachdem es an Kot gerochen hatte.

Veränderung im Jahresverlauf:

Insgesamt wurde im Block I siebenmal etwas zu einer Latrinen hinzugefügt (Rate 0,08), im Block II sechsmal (Rate 0,06) und im dritten Block zwölfmal (Rate 0,14).

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Insgesamt zeigte die Alphahündin 30 mal und ihr Partner 21 mal Koten oder Urinieren nachdem sie Kot oder Urin berochen hatten, die zweite Hündin dagegen nur dreimal und der zweite Rüde fünfmal.

Veränderung im Jahresverlauf:

Insgesamt wurde im Block IV einmal das Verhalten ausgelöst (Rate 0,01), im Block V zwölfmal (Rate 0,09), im Block VI 22 mal (Rate 0,15) und im dritten Block 24 mal (Rate 0,16).

a) Sofortiges Koten nachdem Kot berochen wurde

Es wurde 54 mal ein Koten nach Riechen von Kot beobachtet. 48,1 % davon zeigte die Alphahündin, 38,9 % der Alpharüde, 5,6 % die zweite Hündin und 7,4 % der zweite Rüde. Bei insgesamt 87,0 % der Fälle (n = 47) kotete einer von beiden Tieren des Alphapaars. Bei 74,1 % (n = 40) der Ereignisse war es Kot der Alphatiere, der ein Koten bei den Rudelmitgliedern auslöste.

Alphahündin: „Nina“ setzte einmal Kot ab, nachdem sie ihren eigenen Kot berochen hatte, einmal nach der Prüfung des Kots ihrer Schwester, 14 mal nach dem Riechen von Kot des Alpharüden und zweimal nach dem Beriechen eines Kothaufen, der Kot von ihr und dem Alpharüden enthielt. Bei acht Ereignissen ist nicht bekannt, von wem der Kot stammte. Von den insgesamt 16 Ereignissen mit Kot bekannter Herkunft entfallen 87,5 % (n = 14) auf Kot vom Alpharüden.

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte einmal Koten nach dem Beriechen von Kot der Alphahündin und zweimal nachdem sie an Losung des Alpharüden gerochen hatte.

Alpharüde: Er kotete 20 mal nach der geruchlichen Prüfung des Kots der Alphahündin und einmal nach dem Beriechen von Kot der zweiten Hündin. Kot von Rüden löste bei ihm kein Koten aus.

Zweiter Rüde: „Fossi“ kotete viermal nach Beriechen von Kot unbekannter Herkunft.

b) Sofortiges Urinieren nach Beriechen einer Urinier-Stelle

Insgesamt löste nur der Urin des Alphapaars und nur beim Alphapaar Urinieren aus.

Alphahündin: „Nina“ urinierte einmal nach dem Beriechen einer eigenen UR-Stelle, einmal nach dem riechen von Urin des Alpharüden und einmal bei einer Stelle, wo Urin von ihr und dem Alpharüden vermischt war.

Zweite Hündin: „Tanja“ urinierte nie nach der geruchlichen Inspektion einer UR-Stelle.

Alpharüde: „Alex“ urinierte zweimal, nachdem er eine UR-Stelle von ihm und der Alphahündin berochen hatte.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten nicht.

c) Sofortiges Urinieren nach dem Beriechen von Kot

Die Alphahündin urinierte einmal nach dem Beriechen von Kot des Alpharüden.

Der zweite Rüde urinierte einmal nach dem Beschnüffeln von Kot unbekannter Herkunft.

d) Sofortiges Koten nach dem Beriechen einer UR-Stelle

Alle sechs Ereignisse wurden durch Urinstellen eines Alphatieres ausgelöst.

Die Alphahündin kotete einmal nach dem Beriechen einer eigenen UR-Stelle, einmal nachdem sie den Urin des Alpharüden gerochen hatte und zweimal bei einer Stelle, wo Urin von ihr und dem Alpharüden vermischt war. Die zweite Hündin kotete zweimal nach dem Beriechen einer UR-Stelle des Alphapaars. Keiner der Rüden zeigte das Verhalten.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Die Alphahündin zeigte das Verhalten 14 mal, ihr Partner sechsmal und der zweite Rüde nie. Auf Block I entfielen zwei Ereignisse (Rate 0,02) und auf Block II 22 (Rate 0,14).

a) Sofortiges Koten nachdem Kot berochen wurde

Von den insgesamt 20 Reaktionen entfielen 14 auf die Alphahündin und sechs auf den Alphasüden. Nur die Alphasüde zeigten eine Reaktion. Bei insgesamt 17 Ereignissen (85,0 %) löste der Kot von einem der Alphasüde die Reaktion aus. Beim Rest der Fälle war die Herkunft des Kotes unbekannt, und stammt ggf. ebenfalls von einem Alphasüde.

Hündin: Sechsmal löste eigener Kot, sechsmal der Kot des Alphasüden und zweimal Kot unbekannter Herkunft bei ihr sofortiges Koten aus.

Alphasüde: Auf eigenen Kot reagierte er einmal mit Koten, auf den der Hündin viermal und einmal auf Kot unbekannter Herkunft.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten nicht.

b) Urinieren sofort nach Beriechen einer Urinier-Stelle

Keiner der Rothunde zeigte ein solches Verhalten in Magdeburg.

c) Sofortiges Urinieren nach dem Beriechen von Kot

Keiner der Rothunde zeigte ein solches Verhalten in Magdeburg.

d) Sofortiges Koten nach dem Beriechen einer UR-Stelle

Insgesamt wurde das Verhalten nur von der Hündin und nur nach dem Beriechen ihrer UR-Stelle gezeigt.

Alphahündin: Viermal reagierte sie mit Koten auf das Beriechen der eigenen Urinierstelle (Block II)

Rüden: Keiner der beiden Rüden zeigte solch ein Verhalten.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin zeigte das Verhalten 14 mal, der Alphasüde 29 mal und die zweite Hündin 22 mal. Auf die Paarungszeit entfielen acht Ereignisse (Rate 0,10), auf die Trächtigkeit 56 (Rate 0,23, 86,2 % aller Fälle) und auf die Aufzucht eines (Rate 0,01).

a) Kotabsetzen: Koten sofort nachdem Kot berochen wurde

Insgesamt löste 34 mal (in 75,6 % der Fälle) der Kot von einem der beiden Alphasüde bei den Wildhunden sofortiges Koten aus.

Der Rüde reagierte besonders auf den Kot von Weibchen bzw. auf den Kot seiner Partnerin mit sofortiger Kotabgabe. Der Kot des Rüden löste bei beiden Hündinnen am häufigsten Koten aus. Insgesamt löste das Beriechen von Kot bei der Alphahündin 14 mal, bei der zweiten Hündin zehnmal und beim Alphasüden 21 mal das sofortige Absetzen von Kot aus. 77,8 % dieser Kotabgaben (n = 35) wurden somit vom Alphaaar durchgeführt. Bei einer Gleichverteilung der Kotabgaben wären 66,7 % zu erwarten gewesen.

Alphahündin: „Nina“ kotete zweimal nach dem Beriechen von eigenem Kot, fünfmal nach Beriechen von Kot des Alphasüden und einmal nach einer Inspektion des Kotes ihrer Schwester. Sechsmal war nicht bekannt, von wem der Kot stammte.

Zweite Hündin: Sie setzte Kot ab, nachdem sie einmal eigenen, dreimal den der Alphahündin und fünfmal Kot des Alphasüden berochen hatte. Bei einem Ereignis war die Herkunft des Kotes nicht klar.

Alphasüde: „Alex“ kotete nach geruchlicher Prüfung des eigenen Kotes dreimal. Der Kot der Alphahündin löste 14 mal, der der zweiten Hündin einmal und unbekannter Kot dreimal eine sofortige Kotabgabe aus. Von den 18 geruchlichen Prüfungen von Kot bekannten Ursprungs, die ein Koten beim Rüden zur Folge hatten, entfielen 15 auf Weibchenkot.

b) Urinieren sofort nach Beriechen einer Urinier-Stelle

Nur Urin der Alphatiere löste sofortiges Urinieren aus.

Alphahündin: Sie urinierte nie nach dem geruchlichen Prüfen einer UR-Stelle.

Zweite Hündin: „Tanja“ reagierte zweimal auf eine UR-Stelle des Alpharüden und einmal auf eine unbekanntes Urin mit Urinieren.

Alpharüde: „Alex“ zeigte das Verhalten zweimal, nachdem er eine UR-Stelle seiner Partnerin berochen hatte.

c) Sofortiges Urinieren nach dem Beriechen von Kot

In vier der sechs Fälle löste Kot von einem der Alphatiere sofortiges Urinieren aus.

Alphahündin: Sie urinierte einmal nach dem Beriechen von Kot des Alpharüden und einmal nach dem Prüfen einer gemischten Kotstelle von ihr und dem Alpharüden. Einmal urinierte sie nach der Kontrolle eines Kotstranges unbekannter Herkunft.

Zweite Hündin: Sie urinierte einmal nach dem Beriechen von Kot unbekannter Herkunft.

Alpharüde: Er reagierte zweimal auf Kot der Alphahündin mit Urinieren.

d) Sofortiges Koten nach dem Beriechen einer UR-Stelle

Das Absetzen von Kot sofort nach dem Beriechen einer UR-Stelle wurde insgesamt elfmal beobachtet. Nur die Urinierstellen der Alphatiere lösten ein Koten bei den Rudelmitgliedern aus. 90,9 % (n = 10) des Kotabsetzens nach einer geruchlichen Kontrolle einer Urinierstelle wurde von einem der beiden Alphatiere durchgeführt.

Alphahündin: Sie kotete dreimal nach dem Beriechen einer UR-Stelle des Alpharüden und zweimal als sie eine gemeinsame UR-Stelle von ihr und dem Rüden beroch.

Zweite Hündin: Sie reagierte auf eine UR-Stelle des Alpharüden einmal mit Koten.

Alpharüde: Er kotete nachdem er seine eigene UR-Stelle berochen hatte einmal, nach einer Prüfung der UR-Stelle der Alphahündin dreimal und einmal auf eine gemeinsame Stelle von ihm und der Alphahündin.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin zeigte 21 mal eine Reaktion, der Alpharüde 15 mal und die zweite Hündin dreimal. Auf die Trächtigkeit entfallen 84,6 % aller Ereignisse (n = 33, Rate 0,20), auf die Aufzucht I ein Ereignis (Rate 0,01) und auf die Aufzucht II fünf (Rate 0,05).

a) Sofortiges Koten nachdem Kot berochen wurde

Von den insgesamt 26 Kotabgaben entfallen 96,2 % (n = 25) auf eines der beiden Alphatiere. In 84,6% der Fälle (n = 25) löste der Kot von einem der beiden Alphatiere bei den Rothunden sofortiges Koten aus. (dreimal war die Herkunft des Kotes unbekannt, einmal stammte er von der zweiten Hündin).

Alphahündin: Auf eigenen Kot reagierte „Nina“ fünfmal, auf den des Alpharüden siebenmal, auf den der zweiten Hündin einmal und dreimal auf Kot unbekannter Herkunft mit dem Absetzen von Kot.

Zweite Hündin: Sie kotete einmal nach einer geruchlichen Prüfung von Kot des Alpharüden.

Alpharüde: Auf Kot der Alphahündin reagierte er neunmal mit Koten.

b) Urinieren sofort nach Beriechen einer Urinier-Stelle

Das Verhalten trat bei jedem Rudelmitglied nur einmal auf.

Alphahündin: Sie urinierte einmal sofort nach dem Beriechen einer UR-Stelle ihres Partners.

Zweite Hündin: Sie reagierte einmal auf die UR-Stelle des Alpharüden mit Urinieren auf die selbe Stelle.

Alpharüde: Er zeigte eine derartige Reaktion auf eigenem Urin.

c) Sofortiges Urinieren nach dem Beriechen von Kot

Nur die zweite Hündin reagierte insgesamt einmal auf den Kot der Alphahündin mit sofortigem Urinieren.

d) Sofortiges Koten nach dem Beriechen einer UR-Stelle

Insgesamt war bei allen Urinierstellen, die eine Reaktion auslösten, Urin von mindestens einem Alphatier vorhanden.

Nur die beiden Alphatiere reagierten auf UR-Stellen mit Kotabsetzen.

Alphahündin: Sie reagierte dreimal auf ein UR-Stelle des Rüden und einmal auf eine gemeinsame Stelle von ihr und dem Rüden mit Kotabsetzen.

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten nicht.

Rüde: Er kotete viermal nach Kontakt mit der eigenen UR-Stelle und einmal auf eine gemeinsame Urinierstelle beider Weibchen.

Ergebnis der Latrinenbildung: Fast nur bei den Alphatieren löste das Beriechen von Kot oder Urinierstellen auch Koten oder Urinieren aus. Damit dürften die Latrinen zu einem großen Teil Kot der Alphatiere enthalten bzw. zumindest im Zentrum.

Latrinenbildung tritt verstärkt in Phasen auf, in der sich die Paarbindung vertieft (Magdeburg nach Separierung des zweiten Rüden) und in Schwerin bereits in der Vorpaarungszeit (Block VII, 2001).

In beiden Reproduktionsjahren trat es in der Trächtigkeit weit häufiger auf als während der Jungtieraufzucht. Auf den sonst üblichen, auffälligen Stellen, wie Trampelpfaden und sonst benutzten Latrinenstellen, wurde während der Aufzucht kaum Kot abgelegt. Bei der Gehegereinigung wurde Kot während der Aufzuchtphase verstärkt einzeln im Gebüsch gefunden.

3.2.1.4 Markierungsverhalten über Urin

Die Wildhunde markierten Äste, Objekte oder den Boden mit Urin. Über derartigen Urin konnten dann wiederholt weiteres Markierungsverhalten gezeigt werden.

Vor dem Markieren wurde die Stelle – teils sehr intensiv – berochen.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Erstes Markierungsverhalten auf Urin wurde in der zweiten Beobachtungswoche gesehen.

Nur das Alphapaar zeigte Markierungsverhalten auf Urin.

a) Sofortiges Markieren von Urin

Der Alpharüde bevorzugte den Urin seiner Partnerin beim sofortigen Markieren. Er markierte im Beobachtungsverlauf immer häufiger sofort über Urin.

Hündin: „Dorre“ markierte einmal im Block I sofort über den Urin des Alpharüden.

Alpharüde: „Alex“ markierte dreimal sofort über den eigenen frischen Urin und 20 mal sofort über den der Hündin. Die Rate der Markierungen pro Stunde stieg dabei von 0,04 im Block I über 0,07 im Block II auf 0,11 im Block III an.

Zweiter Rüde: Er zeigte kein Markierungsverhalten auf Urin

b) Späteres Markieren von Urin

Der Alpharüde bevorzugte den eigenen Urin vor dem seiner Partnerin. Er markierte im Beobachtungsverlauf immer häufiger über seinen Urin und immer seltener über den der Partnerin. Der Rüde markierte zwar insgesamt häufiger, nicht aber signifikant schneller hintereinander. Im Block II, der von starken Aggressionen des Alpharüden zum zweiten Rüden geprägt war, markierte der dominante Rüde dreimal über Urin des unterlegenen Männchens. Der zweite Rüde zeigte kein Markierungsverhalten auf Urin (Abb. 60).

Hündin: Sie markierte einmal im Block I nach sieben Minuten über den Urin des Alpharüden.

Alpharüde: Er markierte insgesamt 79 mal den eigenen frischen Urin, 19 mal den der Hündin und dreimal den des zweiten Rüden (Abb. 60). Die Rate des Markierens von eigenem Urin stieg im Beobachtungszeitraum von 0,2 im Block I über 0,27 auf 0,43 im Block III an. Der Median zeigte keine Tendenzen. Er lag bei 12,5 Minuten im Block I und II und 15,0 Minuten im Block III. Die stündliche Rate des Markierens des Urins der Hündin nahm dagegen von 0,14 über 0,04 auf 0,02 ab. Der Median zeigte keine Tendenz. Er lag bei 8,0 Minuten im Block I, 8,5 Minuten im Block II und 7,5 Minuten im Block III. Sämtliche Markierungsverhalten am Urin des zweiten Rüden fanden im Block III statt.

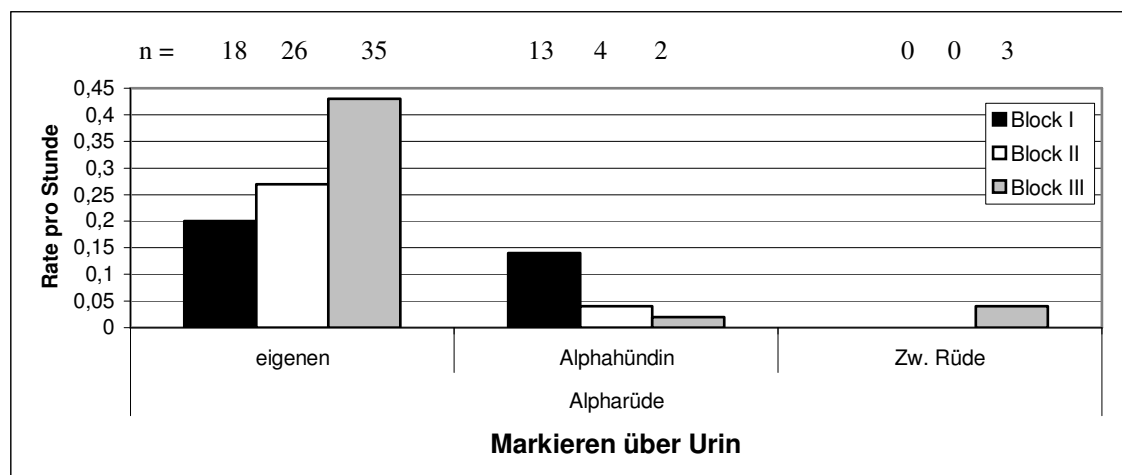


Abb. 60: Markierungsverhalten des Alpharüden über eigenen und fremden, nicht markierten Urin im Kleingehege in Schwerin 2001. Sein Übermarkieren erfolgte mehr als eine halbe Minute nach der Urinabgabe zuvor. (Werte der Hündin sind nicht aufgeführt).

Gesamtes Urinmarkierungsverhalten 2001 im Kleingehege

Der Alpharüde markierte Urin erstmals in der zweiten Beobachtungswoche.

Die Hündin zeigte nur in der dritten Woche derartiges Markierungsverhalten.

Bis auf zwei Markierungsverhalten der Hündin (eines sofort, eines später) markierte nur der Alpharüde auf Urin. Dabei besprenkelte er insgesamt seinen eigenen Urin 82 mal und den der Hündin 39 mal. Gravierende Unterschiede gibt es beim sofortigen ($n = 3$) und späteren ($n = 79$) Markieren seines Urins, während die Werte des sofortigen Markierens des Urins der Hündin mit $n = 20$ sich nicht sehr vom Wert des späteren Markierens mit $n = 19$ unterscheidet.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Das erste Markierungsverhalten auf Urin wurde am zweiten gemeinsamen Tag gezeigt. Beide Alphatiere markierten in der betreffenden Woche.

a) Sofortiges Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Nur die Alphatiere markierten und nur über Urin der Alphatiere (Abb. 61).

Der Urin des Partners wurde zur Paarungszeit hin immer häufiger markiert. Die Alphahündin markierte nur in der Vorpaarungszeit ihren eigenen Urin über.

Alphahündin: „Nina“ markierte ihren eigenen Urin sofort insgesamt siebenmal im Block VII über. Davor zeigte sie das Verhalten nicht. Insgesamt markierte sie zwölfmal den Urin des Alpharüden sofort über, nachdem er die Stelle benetzt hatte. Die Rate stieg dabei zum Jahresende an (Abb. 61) Den höchsten Wert von 0,05 Markierungen pro Stunde erreichte sie im Block VII.

Sie markierte nie sofort über Urin ihrer Schwester und nie über den des zweiten Rüden.

Zweite Hündin: Sie zeigte kein derartiges Markierungsverhalten.

Alpharüde: „Alex“ markierte siebenmal sofort über seine eigene Urinmarkierung und zwölfmal sofort über die der Alphahündin. Die Anzahl und Rate der Markierungen stiegen im Beobachtungsverlauf ab Block V an und erreichten mit 0,04 Markierungen pro Stunde den Höchstwert im Block VII (Abb. 61). Der Alpharüde markierte nie sofort über Urin der zweiten Hündin und nie über den des zweiten Rüden.

Zweiter Rüde: Er zeigte kein derartiges Markierungsverhalten.

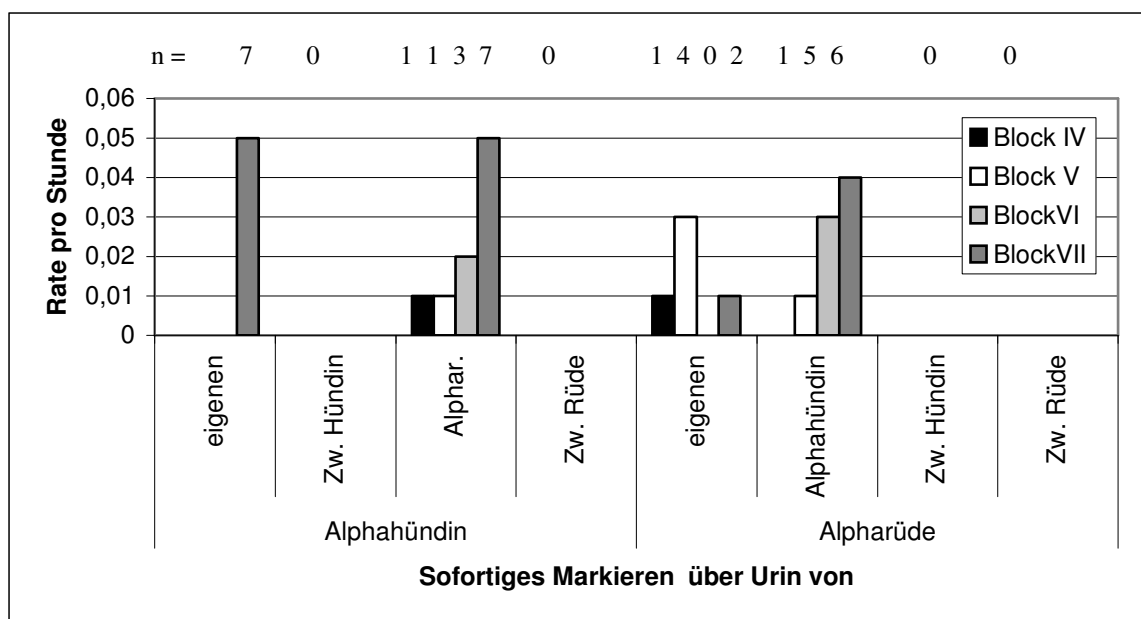


Abb. 61: Sofortiges Markieren über eigenen und fremden Urin in Schwerin 2001.

Aufgeführt sind das markierende Tier und von wem die letzte Markierung zuvor an der Stelle erfolgte.

b) Späteres Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Es zeichneten sich keine eindeutigen Tendenzen ab in der Zeitdauer zwischen den Markierungen im Beobachtungszeitraum. Das heißt, dass zum Beispiel zum Jahresende und damit zur Paarungszeit hin, das Übermarkieren nicht signifikant schneller erfolgte als in der Jahresmitte. Nach Separierung stieg die Rate beim Rüden bezüglich der Doppelmarkierung über Urin seiner Partnerin, die Rate über seinen eigenen Urin sank.

Alphahündin: „Nina“ markierte dreimal ihren eigenen und 17 mal den Urin des Alpharüden nicht sofort sondern später über. Die Anzahl der Markierungen über den Urin des Alpharüden stieg zum Jahresende an. Mit Ausnahme des Blocks V stieg auch der Median dabei an, von einer Minute auf 12 Minuten im Block VII. Aufgrund der geringen Anzahl im Block IV (n = 1) und im Block V (n = 1) ist das Ergebnis jedoch mit Vorsicht zu betrachten. Urin der zweiten Hündin und des zweiten Rüden markierte sie nicht.

Zweite Hündin: Sie zeigte kein derartiges Markierungsverhalten.

Alpharüde: Er markierte insgesamt 24 mal seinen eigenen Urin zu einem späteren Zeitpunkt über. Die Anzahl fiel im Beobachtungszeitraum leicht ab, der Median stieg dagegen von sieben Minuten im Block IV auf 13 Minuten im Block VII an.

Er markierte insgesamt elfmal über den Urin der Alphahündin. Die höchste Anzahl (n = 5) wurde im Block VI beobachtet bei einem Median von sieben Minuten. Im Block VII, am Jahresende und damit unmittelbar vor der Paarungszeit, lag der Median bei 1,5 Minuten. Urin der zweiten Hündin und des zweiten Rüden markierte er nie.

Zweiter Rüde: Er zeigte kein derartiges Markierungsverhalten.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere**a) Sofortiges Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)**

Nur die Alphatiere markierten. Sie bevorzugten den Urin des Partners (Abb. 62).

Hündin: Sie markierte insgesamt zweimal ihren und elfmal den Urin des Alpharüden sofort.

Alpharüde: Er markierte seinen Urin einmal und den der Hündin 19 mal sofort.

Zweiter Rüde: Er zeigte kein Markierungsverhalten.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Trennung des zweiten Rüden hatte starken Einfluss auf das Markierungsverhalten.

Die Alphahündin markierte häufiger den Urin ihres Partners. Der Alpharüde ihren seltener.

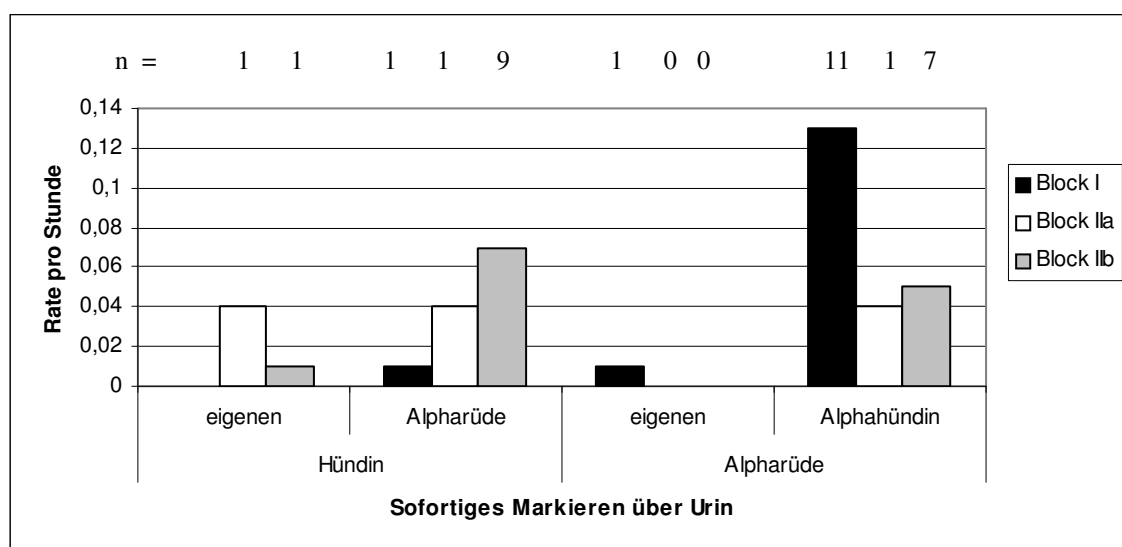


Abb. 62: Sofortiges Markieren mit Urin über Urin in Magdeburg 2002. Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der zuletzt abgesetzte Urin stammte, der übermarkiert wurde. Die zweite Hündin zeigte kein Markierungsverhalten.

Hündin: Sie markierte immer häufiger den Urin des Rüden sofort (Abb. 62). 90,1 % dieser Markierungsverhalten ($n = 10$) traten im Block II auf, als der zweite Rüde abgetrennt war. Eigenen Urin markierte sie erst im Block II. (Aufgrund der geringen Werte ist dieses Ergebnis mit Vorsicht zu bewerten).

Alpharüde: Er markierte am häufigsten im Block I den Urin der Hündin sofort über. 57,9 % der Markierungen über den Urin der Hündin ($n = 11$) traten darin auf. In dieser Zeit kam es zu massiven Aggressionen von ihm gegen den zweiten Rüden. Nachdem dieser Rüde aus der Anlage entfernt war, markierte der Alpharüde seltener den Urin der Hündin sofort: Im Block II a einmal, danach siebenmal.

b) Späteres Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Beide Alphatiere markierten häufiger den eigenen Urin zu einem späteren Zeitpunkt. Es markierten nur die Alphatiere.

Hündin: Sie markierte 36 mal den eigenen und 16 mal den Urin des Rüden mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen Markierung.

Alpharüde: Er markierte 23 mal den eigenen und 19 mal den Urin der Hündin.

Zweiter Rüde: Er zeigte kein Markierungsverhalten.

Veränderungen mit dem Jahresverlauf: Auswirkung der Separierung des zweiten Rüden

Beide Alphatiere markierten nach der Separierung des zweiten Rüden häufiger sowohl ihren eigenen Urin als auch den des Partners. Die Abtrennung hatte damit großen Einfluss auf das Markierungsverhalten der Alphatiere (Abb. 63).

Hündin: Sie markierte im Verlauf immer häufiger ihren eigenen Urin.

91,7 % ($n = 33$) dieser Markierungsverhalten traten nach dem Absperren des zweiten Rüden auf.

Sie markierte auch immer häufiger über den Urin des Alpharüden (Abb. 63). 81,3 % ($n = 13$) dieser Ereignisse traten im Block II, das heißt nach der Separierung des zweiten Rüden auf.

Alpharüde: Er markierte 15 mal seinen eigenen Urin im Block II gegenüber achtmal im Block I, somit liegen 65,2 % dieses Markierungsverhaltens im Zeitraum der Separierung vom zweiten Rüden. Auch über den Urin der Hündin markierte er im Beobachtungszeitraum immer öfter. 78,9 % ($n = 15$) der Ereignisse fanden im Block II statt.

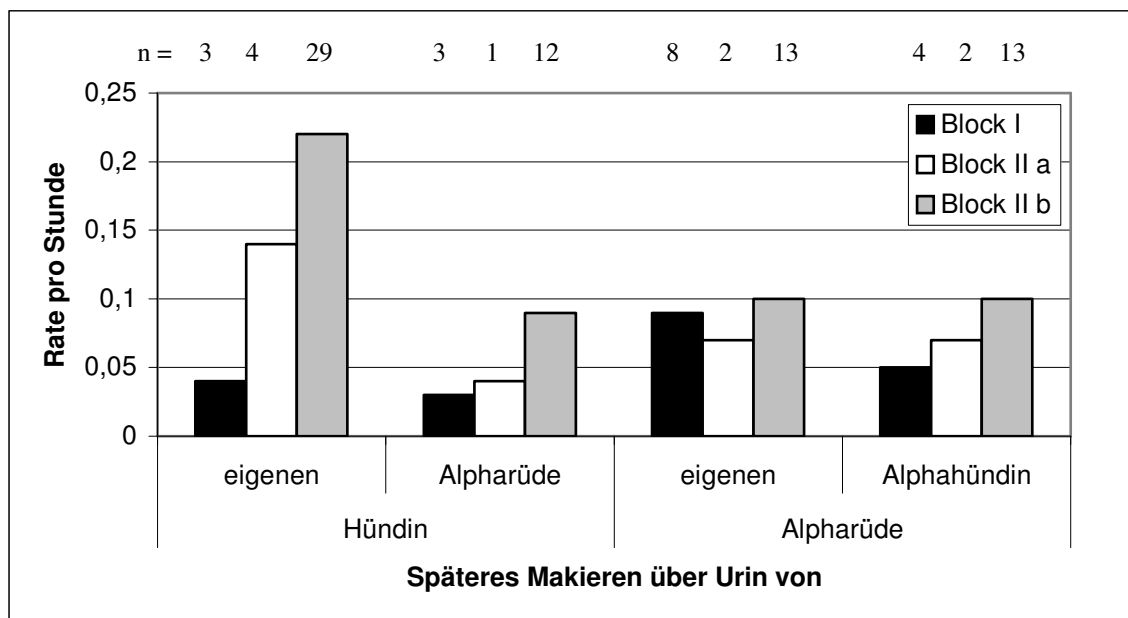


Abb. 63: Markieren über Urinmarkierungen durch das Alphapaar in Magdeburg 2002. Das Besprenkeln erfolgte mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen Markierung. Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der vorherige Urin stammte.

Es veränderte sich auch der zeitliche Abstand zwischen zwei Markierungen (Abb. 64). Die Hündin markierte im Block II ihren eigenen und den Urin des Rüden kurzfristiger als im Block zuvor. Der Rüde markierte über den Urin der Partnerin im Block II schneller, über seinen eigenen langsamer. Beide Tiere unterscheiden sich nicht signifikant im Zeitraum, in dem sie den Urin des jeweiligen Partners übermarkieren.

Hündin: Ihr Median lag beim Markieren des eigenen Urins im Block I bei 19 Minuten (n = 3) und im Block II bei 12 Minuten, (n = 33). Bei ihrem Markieren des Urins des Rüden lag ihr Median bei 12 Minuten (n = 3) im Block I und im Block II bei 4 Minuten (n = 13). Der Rüdenurin wurde damit von ihr deutlich schneller übermarkiert als ihr eigener Urin. (Abb. 64). Das Ergebnis ist jedoch nicht signifikant.

Alpharüde: Die zeitlichen Abstände beim Markieren des Alpharüden über seinen eigenen Urin nahm von 4,5 Minuten (n = 8) auf 11 Minuten (n = 15) zu. Dagegen erfolgte das Markieren über den Urin der Hündin im Block II schneller aufeinander, der Median lag bei 6 Minuten (n = 15) gegenüber 24 Minuten (n = 4) im Block I. (Abb.). Aufgrund der geringen Werte im Block I (n = 4) ist das Ergebnis unter Vorbehalt zu bewerten und es wurde auf eine statistische Auswertung verzichtet. Der Rüde markierte ihren Urin schneller über (Median: 6 Minuten, n = 19) als seinen eigenen (Median: 11 Minuten, n = 48), das Ergebnis ist jedoch nicht signifikant.

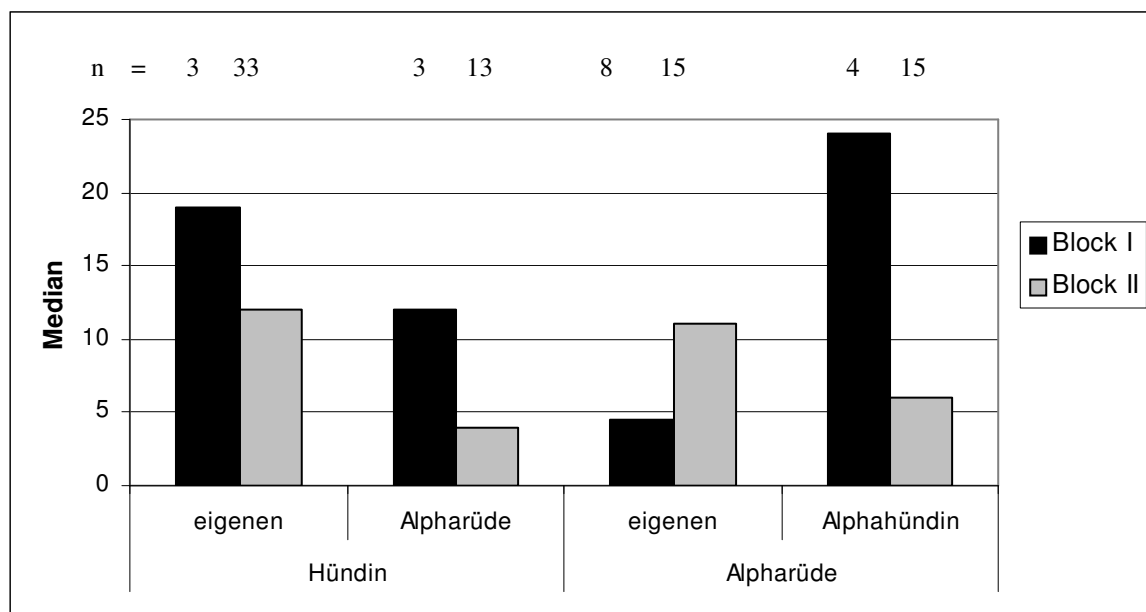


Abb. 64: Mediane des Zeitraums zwischen zwei Urinmarkierungen. Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der zuletzt abgesetzte Urin stammte, der übermarkiert wurde. Es zeigte nur das Alphapaar das Markieren über Urin in Magdeburg 2002.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

a) Sofortiges Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Nur die Alphiere markierten. Insgesamt 82,5 % aller sofortigen Markierungsverhalten der Hündin fanden über Urin des Rüden statt und 91,7 % aller Markierungen des Rüden setzte er über den Urin der Alphahündin (Abb. 65).

Alphahündin: „Nina“ markierte sofort siebenmal über den eigenen und 33 mal über den Urin des Alpharüden (Abb. 65).

Alpharüde: Er markierte zweimal den eigenen, 44 mal den Urin der Alphahündin und zweimal den Urin der zweiten Hündin sofort.

(Zweite Hündin: Sie urinierte (nicht markierte!) einmal sofort über den Urin des Rüden während der Trächtigkeitsphase.)

Veränderungen des sofortigen Markierens im Beobachtungszeitraum

Gravierende Unterschiede bestehen zwischen den einzelnen Beobachtungsblöcken.

Die Alphahündin und der Rüde markierten am häufigsten während der Paarungszeit.

Die letzte sofortige Urinmarkierung der Hündin auf Urin fand in der letzten Märzwoche, d. h. eine Woche vor der Geburt, statt.

In der Aufzuchtphase war der Rüde der einzige, der sofortiges Urinmarkieren (n = 1) zeigte (Abb. 65). Es fand in der zweiten Woche der Aufzucht statt.

Die Alphatiere markierten jeweils den Urin des Partners häufiger als den eigenen, sowohl innerhalb einer Beobachtungseinheit als auch über das Jahr. Urin der zweiten Hündin wurde nur vom Rüden markiert und nur in der Trächtigkeitsphase.

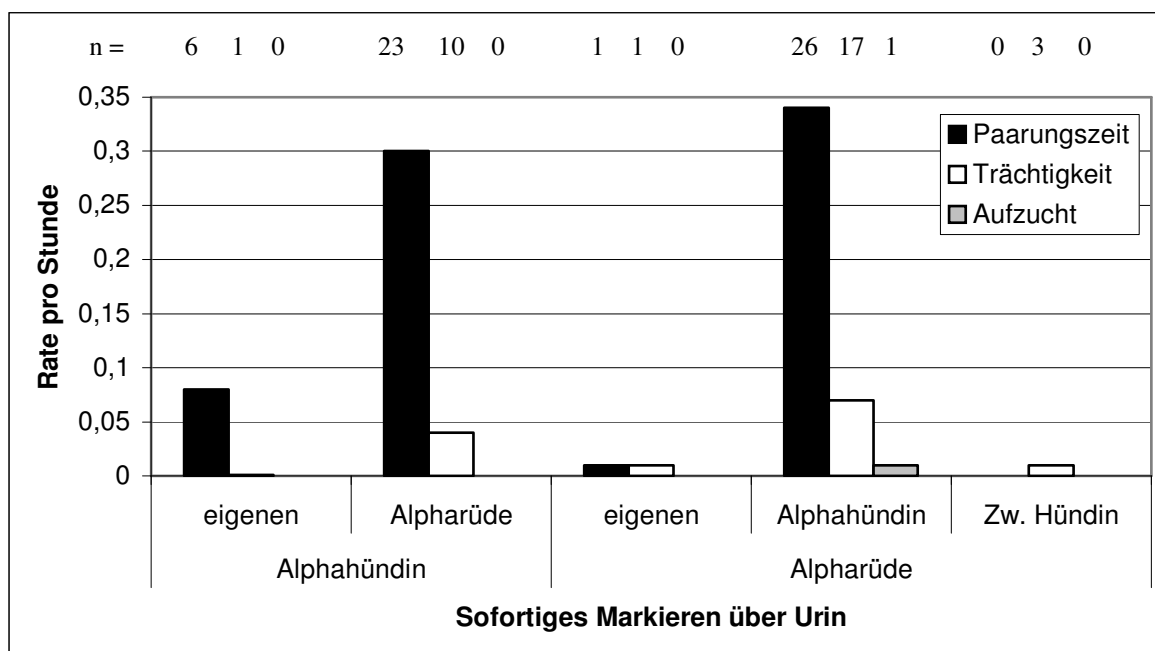


Abb. 65: Sofortiges Markieren mit Urin über Urin in Schwerin 2002.

Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der zuletzt abgesetzte Urin stammte, der übermarkiert wurde.

b) Späteres Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Beide Alphatiere markierten häufiger über den Urin des Alpharüden als über ihren.

Alphahündin: Sie markierte 17 mal den eigenen Urin und 32 mal den des Rüden.

Alpharüde: Er markierte 32 mal den eigenen, 28 mal den der Alphahündin und sechsmal den der zweiten Hündin über. Das Markieren des Urins der zweiten Hündin fand während der zweiten Hälfte der Trächtigkeitsphase in einem Zeitraum von fünf Wochen statt.

Zweite Hündin: Sie zeigte kein Urinmarkierungsverhalten. (Sie urinierte jedoch insgesamt zweimal über Urin des Rüden. Über diese Urinstelle markierten dann im Anschluss der Rüde)

Veränderungen des späteren Markierens im Beobachtungszeitraum

In der Trächtigkeitsphase fanden 45,5 % (n = 30) aller Markierungsverhalten des Rüden statt, die sich über die neun Wochen verteilen. Urinmarkierungsverhalten wurde im Block Aufzucht nur in der zweiten und dritten Aufzuchtswuche beobachtet, danach nicht mehr. In diesem Zeitraum markierte nur der Rüde, insgesamt zweimal.

Die Mediane des Rüden unterscheiden sich nicht signifikant von Block I zu Block II, weder beim Markieren vom eigenen noch vom Urin der Partnerin.

Die Alphas unterscheiden sich nicht signifikant in ihren Medianen beim Markieren des jeweiligen Urins des Partners 2002. Die Hündin markiert damit nicht signifikant schneller den Urin des Rüden als er ihren.

Auch die Mediane des Markierens von eigenem und fremdem Urin bei der Hündin und beim Rüden unterscheiden sich nicht signifikant. Der Rüde und die Hündin markieren nicht signifikant schneller, wenn es sich um den Urin des Partners statt des eigenen handelt. Das häufigste Urinmarkieren wurde von den beiden Alphas während der Paarungszeit gezeigt. Nach der Paarungszeit fallen die Werte bei beiden Tieren auf unter 0,1. (Abb. 66).

Alphahündin: Bei ihr entfallen auf die Paarungszeit 87,2 % (n = 34) aller Markierungsverhalten (Median: 16 Minuten über Rüdenurin (n = 17) und 3 Minuten über eigenen Urin (n = 17)).

Rüde: Es fanden 42,4 % (n = 27) seiner Ereignisse während der Paarungszeit statt. Der Median lag beim Markieren von eigenem Urin bei 15,5 Minuten (n = 12) und bei 7,5 Minuten (n = 16) beim Urin des Weibchens. In der Trächtigkeitsphase lag sein Median bei 7 Minuten, wenn er eigenen Urin (n = 19) und bei 3 Minuten wenn er den Urin der Alphahündin (n = 11) markierte (Abb. 66).

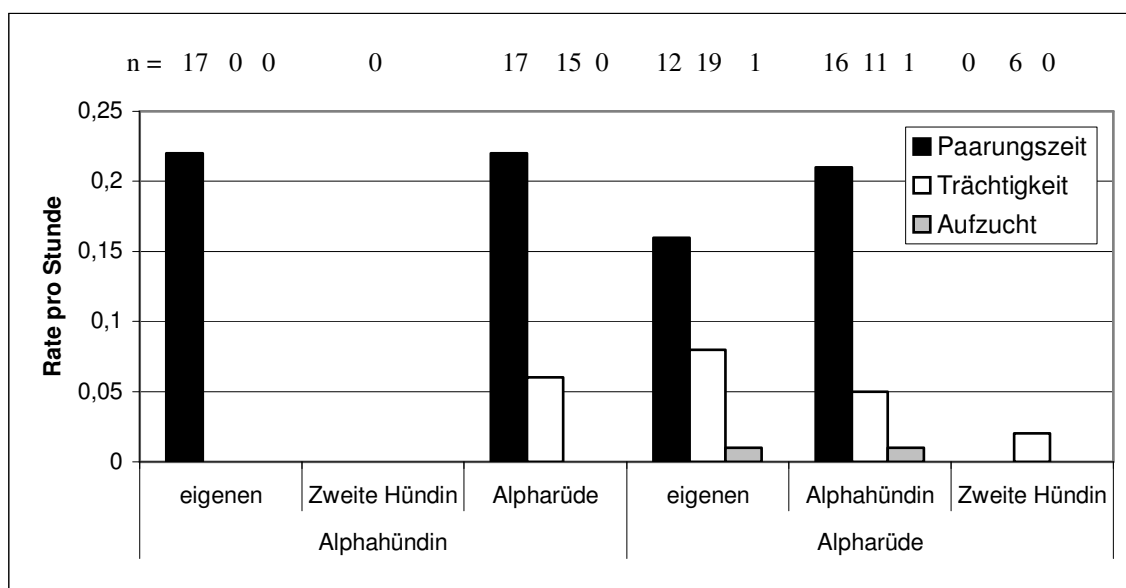


Abb. 66: Markieren über Urinmarkierungen durch das Alphapaar in Schwerin 2002. Das Benetzen erfolgte mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen Markierung. Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der vorherige Urin stammte.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

a) Sofortiges Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Kein Wildhund markierte über den eigenen Urin.

Der Rüde markierte nur über Weibchenurin, die Alphahündin nur über den Urin des Rüden.

Alphahündin: „Nina“ markierte achtmal sofort über den Urin des Alpharüden. Anderen Urin markierte sie nicht.

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte kein Markierungsverhalten über Urin.

Rüde: Er markierte 16 mal sofort über den Urin der Partnerin und viermal über den der zweiten Hündin.

Veränderungen des sofortigen Markierens über Urin im Jahresverlauf

Die Alphahündin markierte nur in der Trächtigkeitsphase, nie während der Aufzucht. Der Rüde zeigte die höchsten Raten ebenfalls in der Trächtigkeitsphase. Von seinen insgesamt 20 Markierungsverhalten (über den Urin der beiden Weibchen) lagen 85,0 % (n = 17) im Block Trächtigkeit. Er war der einzige, der während der Aufzucht I Markierungsverhalten (n = 3). Im Block Aufzucht II markierte keine Wildhund über Urin (Abb. 67).

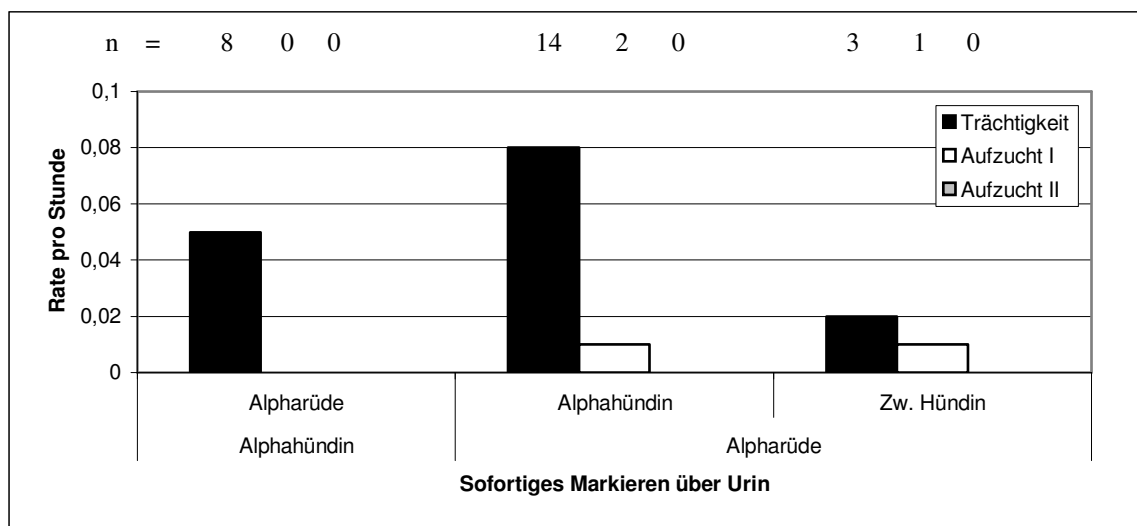


Abb. 67: Sofortiges Markieren mit Urin über Urin in Schwerin 2003. Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der zuletzt abgesetzte Urin stammte, der übermarkiert wurde. Die zweite Hündin zeigte kein Markierungsverhalten. Kein Wildhund markierte über eigenen Urin sofort.

b) Späteres Markieren von Urin (unmarkiertem und markiertem)

Der Urin des Alpharüden wurde von beiden Alpatieren am häufigsten markiert (Abb. 68).

Alphahündin: „Nina“ markierte 19 mal den Urin des Rüden. Anderen markierte sie nicht.

Rüde: Er markierte 19 mal eigenen, zwölfmal den der Partnerin und fünfmal den Urin der zweiten Hündin.

Zweite Hündin: Sie zeigte kein Markierungsverhalten.

Veränderungen des späteren Markierens über Urin im Jahresverlauf

Sämtliche Urinmarkierungsverhalten fanden im Block Trächtigkeit und Aufzucht I statt. Während der Aufzucht II Phase wurde es nicht beobachtet (Abb. 68). Die Mediane unterscheiden sich nicht signifikant zwischen dem Alphaaar. Keiner markierte signifikant schneller den Urin des Partners. Der Rüde markierte nicht signifikant schneller den Urin der Alphahündin als seinen eigenen Urin. Er markierte auch nicht signifikant kurzfristiger den Urin der Alphahündin als den der zweiten Hündin.

Alphahündin: Sie markierte am häufigsten während der Trächtigkeit. 94,7 % (n = 18) der Markierungsverhalten über Urin des Rüden entfallen auf diesen Zeitraum. Der Median lag bei 4,5 Minuten. Einmal (Abb. 69) markierte sie seinen Urin während der Aufzucht I nach einer Minute, nie zur Aufzucht II

Rüde: Von ihm entfallen von 36 Markierungsverhalten über seinen Urin und über den der Weibchen insgesamt 94,4 % (n = 34) auf den Block Trächtigkeit (Abb. 68). 27 der 29 Ereignisse über seinen eigenen Urin fanden im Block Trächtigkeit statt. Der Median lag bei 12 Minuten. Während der Trächtigungsphase hatte er elfmal über den Urin der Alphahündin markiert (Median: 6 Minuten) und fünfmal über den der zweiten Hündin (Median: 24 Minuten).

In der Aufzuchtphase I zeigte er zweimal das Verhalten über eigenem Urin (Median: 26,5 Minuten) und einmal nach einer Minute über dem der Alphahündin. Das Verhalten trat nur in der zweiten und in der fünften Aufzuchtwoche auf.

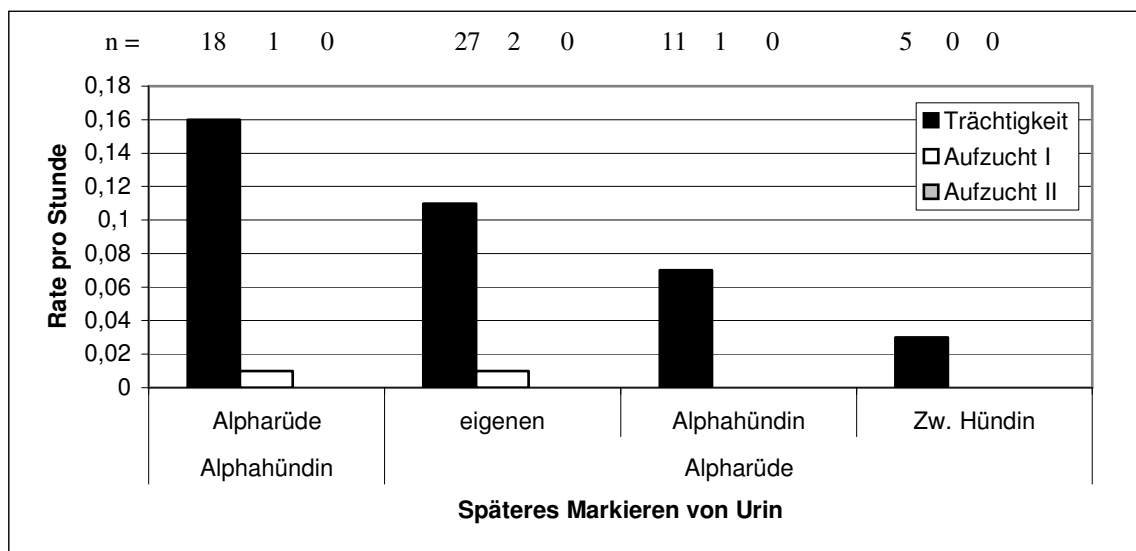


Abb. 68: Markieren über Urinmarkierungen durch das Alphaaar in Schwerin 2003.

Es erfolgte mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen Markierung.

Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der vorherige Urin stammte.

Sonderfall: Markieren des Urins der zweiten Hündin in beiden Jahren

2002 markierte der Rüde dreimal sofort nachdem die zweite Hündin uriniert hatte über diese Stelle und sechsmal zu einem späteren Zeitpunkt. Alle Ereignisse fanden in der Trächtigungsphase statt aber über den gesamten Zeitraum verteilt. Auffällig ist, dass der Rüde zweimal je über den frischen Urin dieser Hündin Erde schob und nach Minuten dann den kleinen Erdhügel markierte. Mit Urin der Partnerin verfuhr er nie derartig. 2003 markierte er dreimal sofort und viermal später über Urin der zweiten Hündin. Auch diesmal trat das Verhalten nur in der Trächtigkeit und über Wochen verteilt auf. In dem Jahr markierte auch die Alphahündin über den Urin und urinierte auch über diese Stelle. Die zweite Hündin zeigte Interesse an diesen Stellen sie zeigte jedoch nie eine Urinabgabe mit erhobenem Bein.

Ergebnis des Markierens über Urin:

Insgesamt trat Markierungsverhalten (sofortiges und späteres) über Urin in der Studie in den verschiedenen Rudeln nur beim Alphapaar auf. Bei der Rudelneubildung 2001 markierten beide Alphantiere bereits am zweiten Tag über Urin.

Die Separierung des zweiten Rudeln in Magdeburg und Schwerin führte bei beiden Alphantieren zu einem Anstieg des Markierungsverhaltens.

Das Markieren über Urin unterliegt reproduktionsbedingt jahreszeitlichen Schwankungen.

Beide Alphantiere markierten am häufigsten in der Paarungszeit, seltener während der Trächtigkeit und nur noch vereinzelt in der Aufzucht. Beim sofortigen Markieren in der Paarungszeit wurde bevorzugt der Urin des Partners besprenkelt, beim späteren Markieren sowohl der des Partners (2002 und 2003) als auch eigener (2002).

3.2.1.5 Markierungsverhalten über Kot

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Nur das Alphapaar zeigte überhaupt Markierungsverhalten über frischen bzw. bereits markierten Kot.

Es ergaben sich Unterschiede zwischen sofortigem und späterem Übermarkieren (nach einer halben Minute oder später) und zwischen den Alphasieren.

Ein erstes Markieren über Kot wurde am vierten gemeinsamen Tag von der Hündin gezeigt, das letzte in der dritten Woche im Block III.

a) Markieren von frischem, bisher nicht markiertem Kot

Beide Alphasieren markierten am häufigsten den Kot des Partners sofort.

Hündin: Sie markierte einmal sofort den Kot des Alphasieren und einmal nach eineinhalb Minuten.

Alphasier: Er markierte ihren, frisch abgesetzten Kot elfmal sofort mit Urin sechsmal zu einem späteren Zeitpunkt (Median 28 Minuten im Block I, n = 5 und eine Minute im Block II, n = 1). Seinen eigenen markierte er nie sofort jedoch einmal nach 16 Minuten (Block II).

b) Markieren von bereits mit Urin markiertem Kot

Der Rüde markierte am häufigsten über eigenen Urin, egal von wem der Kot darunter stammte. Die Hündin dagegen markierte bevorzugt über seinen Urin auf ihrem Kot und auf Kot unbekannter Herkunft. Sie markierte nie über Rüdenkot. Sie markierte nie direkt über ihren Urin, sondern nur, wenn die letzte Markierung vom Rüden stammte.

Kot der Hündin

Der Alphasier markierte sofort siebenmal über eigenen Urin und zweimal sofort nachdem die Hündin den Kot benetzt hatte.

Die Hündin markierte nie sofort über eine vorangegangene Markierung, sondern erst nach einer halben Minute oder später. Sie markierte ihren Kot nur, wenn er zuvor vom Rüden benetzt worden war. Ihr Median lag bei 22 Minuten (n = 2).

Markierte der Rüde nicht sofort, sondern erst nach mindestens einer halben Minute, dann markierte er auf ihren Kot nur, wenn die letzte Markierung von ihm stammte. Insgesamt markierte er 67 mal seinen Urin auf ihrem Kot über. Dabei stieg der Median von neun Minuten im Block I (n = 23) über elf Minuten im Block II (n = 33) auf 17 Minuten (n = 11) im dritten Block.

Kot des Alphasieren

Sofortiges Übermarkieren zeigte nur der Alphasier: je einmal über eigenen und einmal über den Urin der Hündin. Alle seine anderen Markierungen erfolgten nach einer halben Minute oder später. Den Urin der Hündin markierte er einmal nach einer halben und einmal nach einer Minute über. Den eigenen Urin markierte er nur im Block II über, insgesamt zehnmal (Median: 9,5 Minuten).

Die Hündin zeigte kein sofortiges oder späteres Übermarkieren auf seinem Kot.

Kot des zweiten Rüden

Der Alphasier markierte zweimal sofort jeweils über eine eigene Urinmarkierung.

Die Hündin markierte weder sofort noch später über den Kot des zweiten Rüden.

Kot unbekannter Herkunft

Die Hündin markierte einmal sofort und zweimal später (Median: 19 Minuten) über den Urin des Rüden auf unbekanntem Kot. Sie markierte nie direkt über ihren eigenen Urin, weder sofort, noch später auf Kot mit unbekannter Herkunft. Der Alphasier markierte dreimal sofort und zweimal später (Median: 14,5 Minuten) über den Urin der Hündin. Über eigenen Urin markierte er einmal sofort und 27 mal später (Median: 10 Minuten).

Veränderungen des sofortigen Übermarkierens

Die Hündin zeigte nur im Block I beim Kennenlernen überhaupt sofortiges Markieren. Der Alpharüde markierte ebenfalls im ersten Block am häufigsten (Abb. 69). Aufgrund der geringen Zahl der sofortigen Markierungsverhalten ($n = 18$) ist das Ergebnis vorsichtig zu interpretieren.

Die Hündin zeigte sofortiges Übermarkieren nur über Urin des Rüden (Abb. 69) und nur im Block I. Der Alpharüde markierte sowohl seinen als auch den Urin der Hündin auf Kot sofort über. Allerdings markierte er nur in Block I sofort über den Urin der Hündin, später nicht mehr.

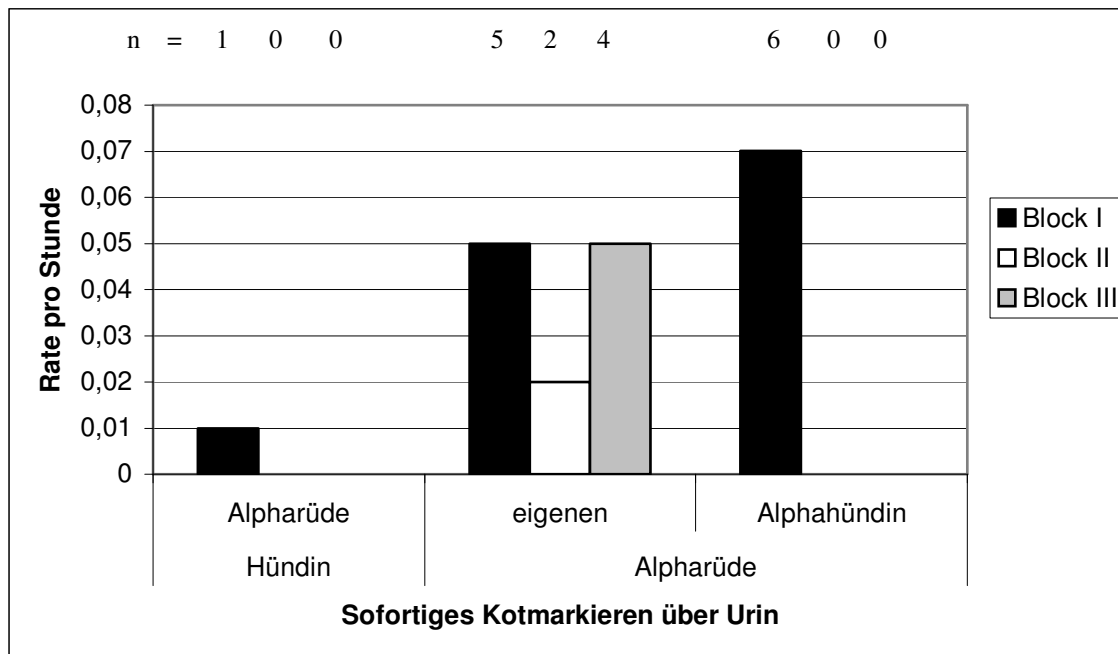


Abb. 69: Sofortiges Übermarkieren mit Urin über eigenen und fremden markierten Kot in Schwerin 2001. Aufgeführt ist das markierende Tier und von wem der Urin stammt, über den markiert wird, nicht jedoch, von wem der Kot stammt, der übermarkiert wird.

Veränderungen des späteren Übermarkierens

Keines der Alphiere markierte im Jahresverlauf schneller oder langsamer als im Block zuvor. Die Mediane des Markierens von Urin des Partners unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. Die Mediane des Rüden (Markieren über eigenen Urin) im Block I bis III unterschieden sich ebenfalls nicht signifikant voneinander.

Beim Kennenlernen erfolgte damit nicht signifikant schneller ein Übermarkieren als nach der Gewöhnung bzw. Paarbildung.

Betrachtet man nur die vorangegangene Urinmarkierung, egal vom wem der Kot darunter stammte, so ergeben sich folgendende Werte:

Hündin: Der Median der Hündin lag bei 21 Minuten ($n = 4$) nach der vorherigen Markierung durch den Rüden. Eigenen Urin markierte sie nicht über. Sie markierte nur im Block I.

Alpharüde: Er markierte über den Urin der Hündin insgesamt viermal. Drei Ereignisse fanden im Block I statt (Median: 3 Minuten), eines im Block II (Median: 1 Minute).

Der Alpharüde markierte insgesamt 111 mal über seinen eigenen Urin. Im Block I 33 mal (Median: 9 Minuten, Rate 0,36), im Block II 51 mal (Median: 11 Minuten, Rate 0,53) und im Block III 27 mal (Median: 9 Minuten, rate 0,33). Die Mediane unterschieden sich nicht signifikant voneinander.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde**a) Markieren von frischem, nicht markiertem Kot**Sofort Übermarkieren

Nur die Alphatiere markierten und zwar bevorzugt den Kot des Partners (Abb. 70).

Alphahündin: „Nina“ markierte 30 mal sofort den frischen Kot des Alpharüden (Abb. 70).

Alpharüde: „Alex“ markierte einmal sofort seinen eigenen Kot und 29 mal den der Alphahündin sofort. Die zweite Hündin und der zweite Rüde zeigten kein sofortiges Markieren von Kot.

Veränderung im Jahresverlauf:

Bei beiden Alphatieren lag das Maximum der Rate pro Stunde im letzten Block VII, der Vorpaarungszeit, im Jahr 2001. Im Block IV, in dem sich die Tiere kennen lernten, erfolgte jedoch keine Markierung von frischem Kot. Bei beiden stieg die Markierungsrate zum Jahresende an.

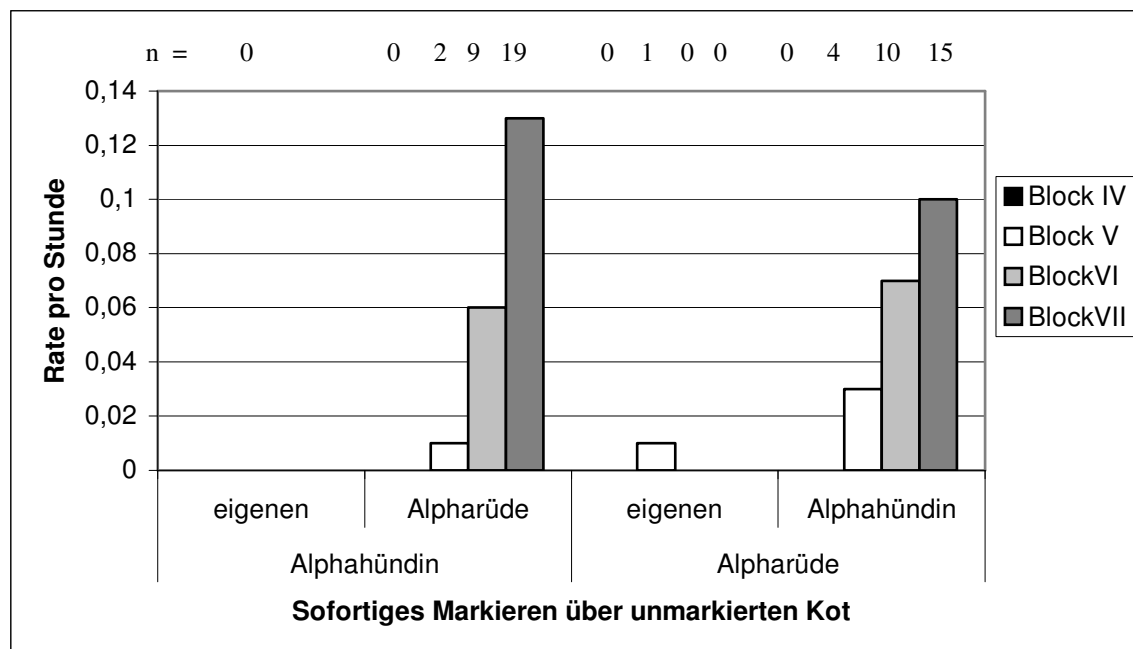


Abb. 70: Sofortiges Markieren von Kot, der gerade abgesetzt wurde und noch nicht mit Urin markiert war in Schwerin 2001 in der neuen Anlage.

Es markierten nur die Alphatiere. Block VII: Vorpaarungszeit.

Späteres Übermarkieren von nicht markiertem Kot

Der Alpharüde markierte nur frischen Weibchenkot, jedoch nie Kot von ihm oder dem zweiten Rüden. Die Alphahündin markierte nur Kot ihres Partners.

Die zweite Hündin und der zweite Rüde zeigten kein späteres Markieren von Kot.

Alphahündin: Sie markierte sechsmal den bisher unmarkierten Kot des Alpharüden nicht sofort, sondern nach mehr als einer halben Minute. Ihr Median lag bei fünf Minuten. Das erste Mal fand dies in der letzten Woche des Blocks V statt, viermal im Block VI und zweimal im Block VII.

Alpharüde: Der Median des Rüden lag beim Urinmarkieren des Weibchenkotes bei acht Minuten (n = 5), wobei drei der fünf Ereignisse im letzten Block stattfanden. Den frischen Kot der zweiten Hündin benetzte er einmal nach elf Minuten im Block VII.

b) Markieren von mit Urin markiertem Kot

Sofort Übermarkieren

Es markierten nur die Alphatiere. Insgesamt markierte die Hündin nur sofort über, wenn die letzte Markierung vom Rüden stammte, egal ob es ihr Kot, seiner oder unbekannter war (Abb. 71). Der Alpharüde markierte sowohl eigenen Urin als auch den der Hündin sofort auf Kot von ihm, ihr und unbekannter Herkunft. Die weiteren Rudelmitglieder zeigten keine Kotmarkierungsverhalten. Beide Alphatiere markierten in der Vorpaarungszeit am häufigsten den Urin des Partners über.

Kot der Alphahündin

Die Alphahündin markierte zehnmal sofort nachdem der Rüde ihren Kot mit Urin benetzt hatte über seine Markierung. Ein Fall trat im Block VI, neun im Block VII auf (Abb. 71).

Der Alpharüde markierte insgesamt fünfmal sofort über seine eigene Urinmarkierung und fünfmal sofort über den Urin der Alphahündin. Während das sofortige Übermarkieren über seinen eigenen Kot von der Anzahl gleichmäßig über die letzten drei Blöcke verteilt war, erfolgten vier der fünf Ereignisse über Urin der Alphahündin im letzten Block VII.

Kot des Alpharüden

Die Alphahündin markierte zweimal sofort über den Urin des Alpharüden im Block VI.

Der Alpharüde gab dreimal sofort Urin über seinen eigenen Urin (Block VI) und siebenmal sofort über den Urin der Alphahündin (Block VII) ab.

Kot unbekannte Herkunft

Die Alphahündin markierte viermal sofort die Urinmarkierung des Alpharüden auf unbekanntem Kot über, bei eigenem Urin zeigte sie das Verhalten nicht.

Der Alpharüde markierte sofort zweimal seinen und einmal den Urin der Alphahündin auf unbekanntem Kot.

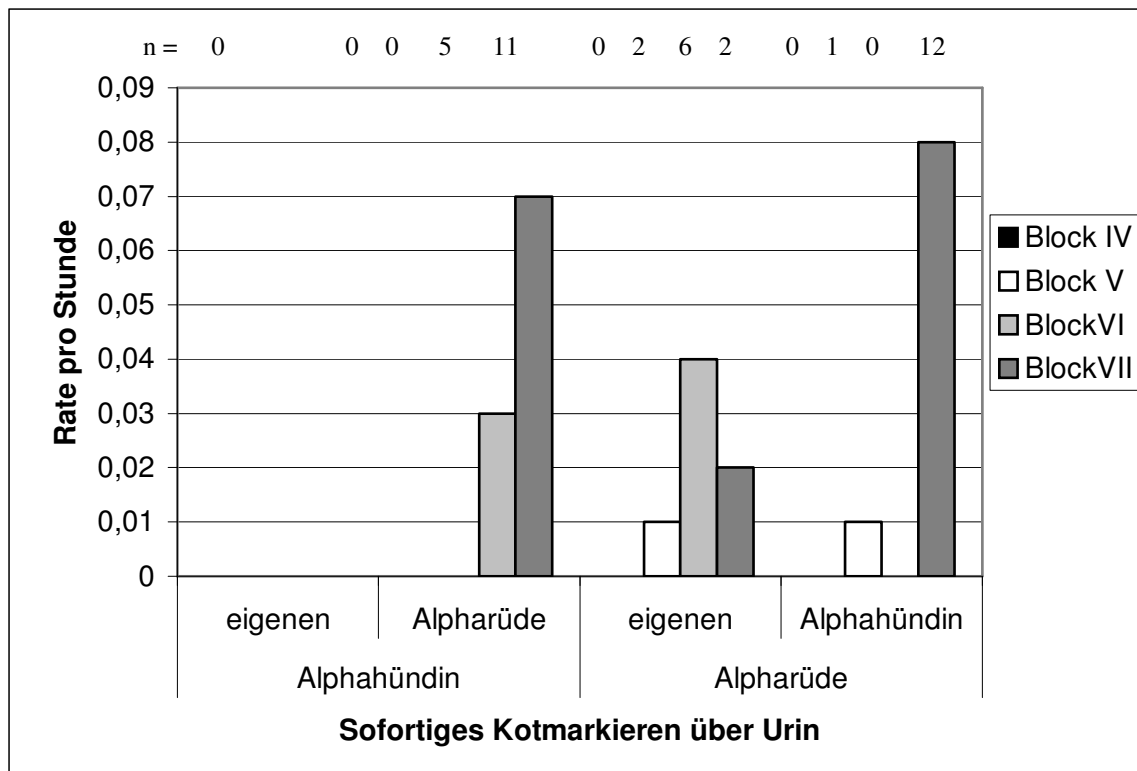


Abb. 71: Sofortiges Übermarkieren mit Urin über eigene und fremde Urinmarkierungen auf Kot in der neuen Anlage in Schwerin 2001. Es wird nicht zwischen dem Kot der Alphatiere unterschieden, sondern von wem die letzte Urinmarkierung auf dem Kotstrang stammte.

Später Übermarkieren

Nur die Alphatiere zeigten das Verhalten. Beide markierten sowohl über eigenen als auch über den Urin des Partners (Abb. 72).

Kot der Alphahündin

Alphahündin: Urin des Alpharüden auf ihrem Kot markierte sie fünfmal (Median: 11 Minuten). Eigenen Urin auf ihrem Kot markierte sie zweimal (Median: 26,5 Minuten) .

Der Alpharüde markierte über den eigenen Urin elfmal (Median: 5 Minuten) und über den Urin der Alphahündin achtmal (Median: 7 Minuten).

Kot des Alpharüden

Die Alphahündin markierte sechsmal den eigenen Urin über (Median: 9 Minuten), den des Rüden einmal nach zwei Minuten. Der Alpharüde markierte über seinen eigenen Urin siebenmal (Median: 13,5 Minuten) und über den der Hündin viermal (Median: 6 Minuten).

Kot unbekannter Herkunft

Die Alphahündin markierte einmal nach neuen Minuten über den Urin des Alpharüden auf unbekanntem Kot. Der Rüde markierte zweimal über den Urin der Alphahündin (Median: 20 Minuten) und zweimal über seinen eigenen (Median: 4 Minuten).

Veränderungen im Jahresverlauf

Es nimmt der Zeitraum zwischen den einzelnen Übermarkierungen zu. Die Mediane steigen zum letzten Block hin an (Abb. 72).

Es gab keinen signifikanten Unterschied der Mediane der Hündin und des Rüden beim Markieren von Urin des Partners. D. h. die Hündin markiert nicht schneller über den Urin des Rüden als er über ihren. Es gab auch keinen signifikanten Unterschied zwischen dem Markieren von eigenem Urin und dem des Partners.

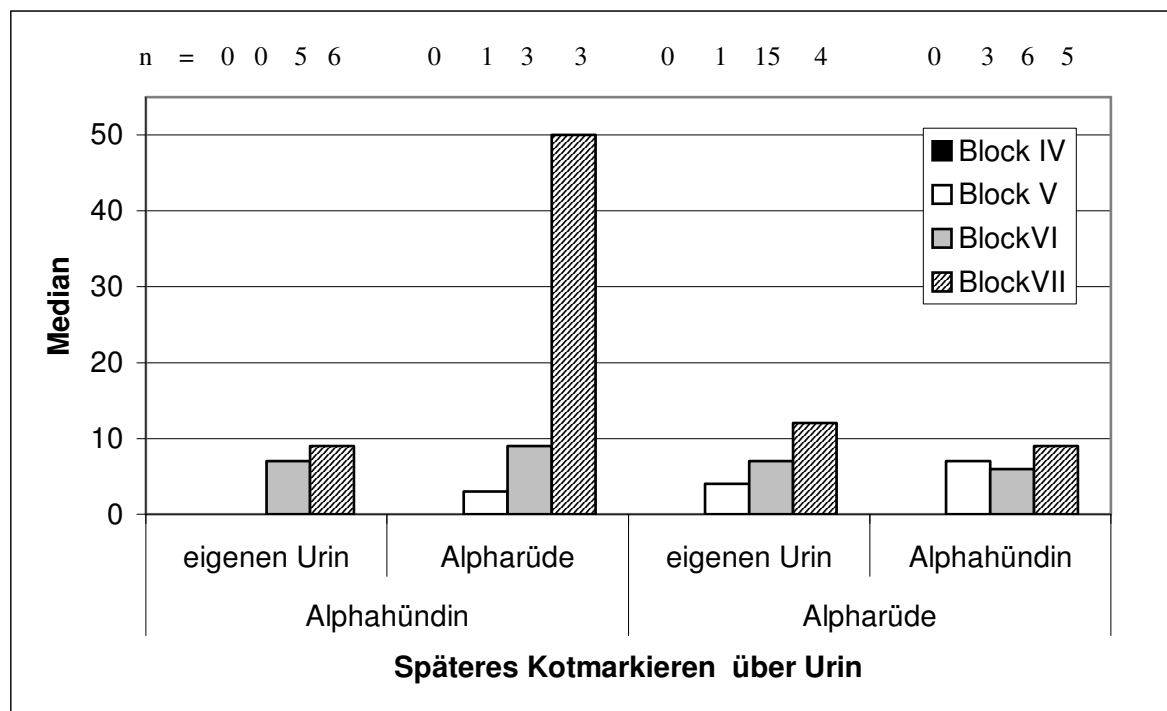


Abb. 72: Übermarkieren von Urin auf Kot nach mehr als einer halben Minute in Schwerin 2001. Angegeben ist, von wem der Urin stammt der übermarkiert wird, nicht jedoch auf wessen Kot (Alpharüde, Alphahündin oder unbekannt) die neue Urinmarkierung gesetzt wird. Der Median ist in Minuten angegeben.

Wiederholtes Markieren über Kot der Alphahündin trat erst ab dem Block V auf. Doppelmarkieren über Kot des Alphasüden zeigte das Paar dagegen erst ab dem Block VI. Insgesamt wurde wiederholtes Markieren nur von den Alphasüden und nur über den Kot der Alphasüde gezeigt bzw. unbekanntem Kot.

Kot der zweiten Hündin und des zweiten Rüden wurde nie mehrfach markiert.

Die höchsten Raten des Übermarkierens (nach mindestens einer halben Minute) liegen bei beiden Alphasüden im Block VI, noch vor der Vorpaarungszeit.

Die Markierungsrate des Alphasüden war in allen drei Blöcken stets höher als die der Alphahündin (Abb.73).

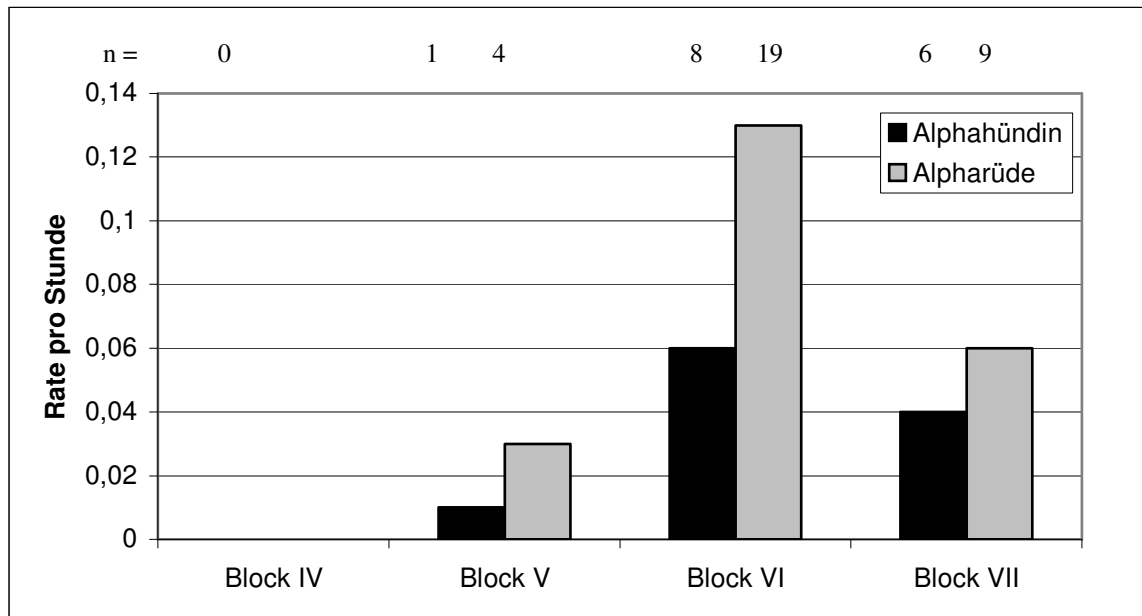


Abb. 73: Stündliche Rate des Übermarkierens (ohne sofortiges Übermarkieren) von bereits mit Urin markiertem Kot je Alphasüde in Schwerin 2001.

Auffällig ist, dass in den ersten Wochen des Zusammengewöhnens, im Block IV, kein Mehrfachmarkieren von Kot – wie bei einer entstehenden Paarbindung zu erwarten gewesen wäre – beobachtet wurde (Abb. 73).

Im Beobachtungszeitraum wurden mit der Gewöhnung die Intervalle zwischen dem Übermarkieren länger (Abb. 72 Mediane), mit dem Näherücken des Jahresendes und damit der Paarungszeit wurden die Raten des Übermarkierens dagegen höher.

Zwar fallen die Raten von Block VI zu Block VII beim „späteren“ Markieren (d. h. markieren nach mindestens einer halben Minute nach der letzten Markierung) ab (Abb. 73), die Rate des „sofortigen“ Übermarkierens dagegen stieg zum letzten Block an (Abb. 71). Es wurde in der Vorpaarungszeit schneller eine Urinmarke gesetzt als zuvor.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Nur das Alphapaar zeigte sofortiges und späteres Markierungsverhalten über Kot.

Sie markierten jedoch nur sofort über nicht markierten Kot der vom Partner stammte. Eigenen unmarkierten Kot markierten sie nichts selbst sofort, sondern nur zu einem späteren Zeitpunkt. Der zweite Rüde markierte Kot nicht. Sein Kot wurde nie markiert.

a) Markieren von frischem, nicht markiertem Kot

Sofort Übermarkieren

Auffallend ist, dass sofortiges Markieren jeweils nicht am eigenen Kot sondern an dem des Partners ausgeführt wird. Die Hündin zeigte das Verhalten erst nach Separierung des zweiten Rüden, der Alpharüde markierte in diesem Zeitraum weit häufiger den Kot seiner Partnerin sofort über als zuvor. Die Trennung hatte großen Einfluss auf das Markierungsverhalten.

Hündin: Sie markierte fünfmal sofort den Kot des Alpharüden. Alle fünf Ereignisse fanden im Block II b statt, nachdem der zweite Rüde separiert worden war (Rate: 0,04).

Alpharüde: Er markierte 17 mal den Kot der Alphahündin sofort über, 82,3 % (n = 14) fanden im Block II statt. Die höchste Rate (0,14, n = 4) lag im Block II a, sie sank danach auf 0,08 (n = 10).

Zweiter Rüde: Er markierte nie Kot. Sein Kot wurde nie sofort markiert.

Späteres Übermarkieren von unmarkiertem Kot

Während der Alpharüde nur den Kot der Partnerin zu einem späteren Zeitpunkt markierte, zeigte sie das Verhalten nicht viel häufiger an seinem als an ihrem Kot. Beide Alphatiere zeigten es viel häufiger, nachdem der zweite Rüde aus der Anlage entfernt worden war.

Hündin: Sie markierte achtmal über ihren eigenen Kot (Median: 13 Minuten), alle acht Fälle fanden im Block II statt. Sie markierte insgesamt neunmal über den frischen Kot des Alpharüden (Median: 3 Minuten), 77,8 % (n = 7) fanden im Block II statt.

Alpharüde: Er markierte insgesamt 18 mal den Kot der Hündin (Median: 1 Minute). 94,4 % (n = 17) dieser Fälle fanden im Block II statt. Anderen unmarkierten Kot als den der Hündin markierte der Rüde nie zu einem späteren Zeitpunkt.

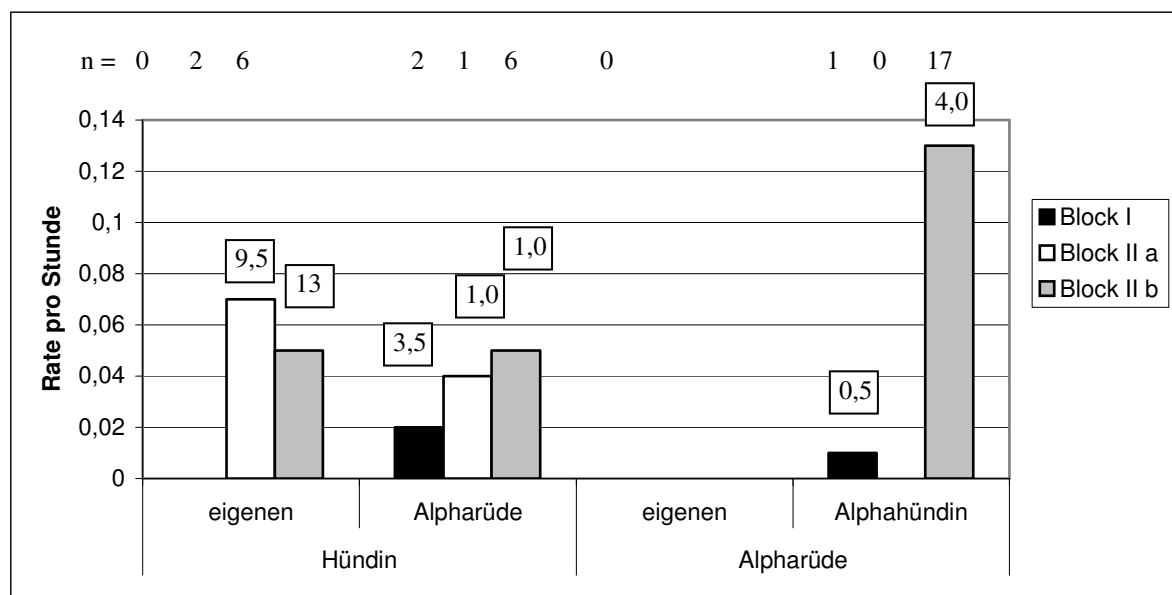


Abb. 74: Stündliche Rate des Markierens. Aufgeführt ist das markierende Tier und über wessen Kot die Urinmarkierung gesetzt hatte. Der Median \square ist in Minuten angegeben.

Einfluss der Trennung vom zweiten Rüden:

Auffällig ist, dass die Hündin ihren eigenen Kot nie sofort markierte, sondern immer erst nach einem Zeitraum von mindestens einer halben Minute. Das erste (spätere) Markieren von eigenem Kot trat in Block II auf. Den Kot des Alphanrüden dagegen markierte sie im Block I immer zu einem späteren Zeitpunkt und nie sofort. Nach der Absperrung des zweiten Rüden zeigte sie dagegen ab der zweiten Trennungswoche sofortiges Markieren über den Kot des Alphanrüden.

Der Alphanrüde zeigte in der Trennungswoche eine stark erhöhte Rate von 0,14/0,13 Markierungen pro Stunde (sofortiges/späteres Markieren), gegenüber 0,04/0,01 in der Zeit, in der alle drei Tiere zusammen waren. Die Rate in den folgenden Wochen blieb mit 0,08 höher als im Block I.

Aufgrund der geringen Werte wurde auf einen statistischen Vergleich zwischen den Tieren und den Beobachtungsblocken verzichtet.

b) Markieren von bereits mit Urin markiertem Kot

Sofort Übermarkieren

Das häufigste Markieren trat jeweils über Urin des Geschlechtspartners auf. Bei beiden Tieren steigt die Rate von Block I zu II stark an. Die Hündin markierte nie eigenen Urin sofort über (Abb. 75).

Hündin: Sie markierte nur über den Urin des Alphanrüden, insgesamt zehnmal, egal ob ihr oder sein Kot sich darunter befand. Alle Ereignisse fanden im Block II (a + b) statt (Abb. 75).

Alphanrüde: Er markierte dreimal seinen eigenen Urin sofort über, zwei Ereignisse fanden im Block II statt. Insgesamt 13 mal markierte er über den Urin der Hündin, dabei entfallen 92,3 % (n = 12) auf Block II.

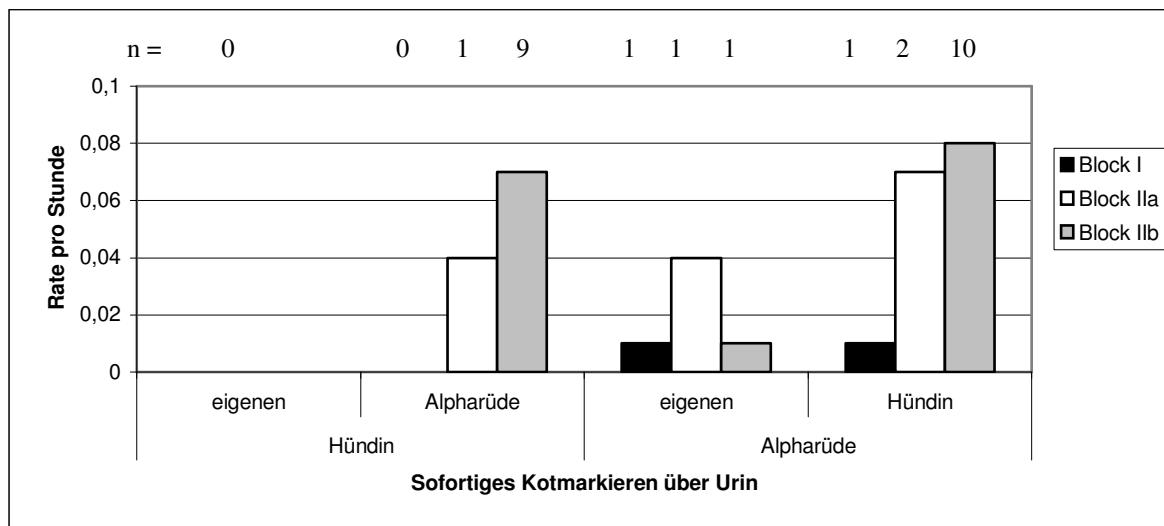


Abb. 75: Sofortiges Markieren über eine Urinmarkierung auf Kot in Magdeburg 2002.

Block II a umfasst die erste Woche der Separierung des zweiten Rüden vom Alphanrüde, Block II b die folgenden Wochen der Trennung.

Späteres Übermarkieren von bereits markiertem Kot

Beide Alphanrüden zeigen sowohl über eigenem als auch über Urin des Partners viel höhere Werte nach der Abtrennung des rangniedrigen Männchens. Bei beiden Alphanrüden ist die höchste Rate im Block II b und die zweithöchste im Block II a, (der Woche der Abtrennung des zweiten Rüden) zu verzeichnen (Abb. 76).

Der Alpharüde markierte häufiger seinen Urin über als den der Hündin. Die Hündin markierte eigenen Urin zu einem späteren Zeitpunkt über (Median: 6,5 Minuten, n = 44) als den des Rüden (Median: 4,0 Minuten, n = 37). Ihre Mediane unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Der Alpharüde markierte den Urin der Hündin schneller über (Median: 4,0 Minuten, n = 36) als den eigenen Urin (Median: 7,0 Minuten, n = 57). Seine Mediane unterschieden sich jedoch nicht signifikant voneinander.

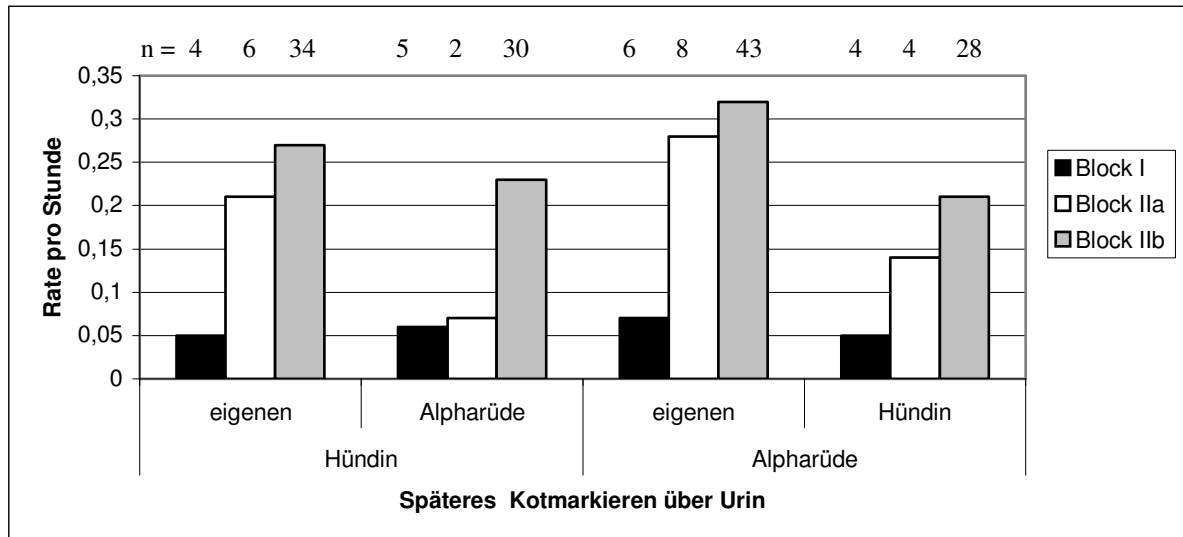


Abb. 76: Markieren über den Urin mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen Urinmarkierung von Kot in Magdeburg 2002. Aufgeführt ist das markierende Tier und über wessen Urin es seinen Urin setzte, unabhängig auf wessen Kot das Markieren stattfand. (Es wurde nur Kot der Alphatiere benetzt).

Hündin: Sie markierte insgesamt 44 mal ihren eigenen Urin auf Kot über und 37 mal den des Alpharüden. 90,1 % der Markierungen der Hündin über eigenen Urin fanden im Block II statt und 86,5 % der Markierungen über den Urin des Alpharüden.

Alpharüde: Er markierte über seinen eigenen Urin 57 mal und über den der Hündin 36 mal zu einem späteren Zeitpunkt. 89,5 % des Markierens über eigenen Urin und 88,9 % der Fälle über Urin der Hündin lagen im Block II, in dem der zweite Rüde separiert war.

Der zweite Rüde zeigte kein Übermarkieren auf Kot, weder sofort noch später.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

a) Markieren von frischem, bisher nicht markiertem Kot

Sofort Übermarkieren

Beide Alphatiere markierten häufiger den Kot des Partners sofort als ihren eigenen. Auffällig ist das fast völlige Fehlen von Markierungsverhalten über frischen Kot während der Aufzucht. Nur der Alpharüde zeigte in diesem Zeitraum ein Markieren von frischem Kot, allerdings den von der zweiten Hündin (Abb. 77).

Beim sofortigen Markieren von frischem Kot zeigte die Alphahündin in der Paarungszeit die höchste Rate mit 0,09 Ereignissen pro Stunde (n = 7). Die Rate des Alpharüden über den Kot der Alphahündin war ebenfalls im ersten Block, der Paarungszeit, mit 0,09 (n = 7) am höchsten (Abb. 77).

Alphahündin: Sie markierte nur über den Kot des Alpharüden, insgesamt 18 mal sofort.

Alpharüde: Er markierte einmal sofort seinen eigenen Kot, 30 mal sofort über den der Alphahündin und zweimal über den der zweiten Hündin.

Zweite Hündin: Sie markierte nie Kot.

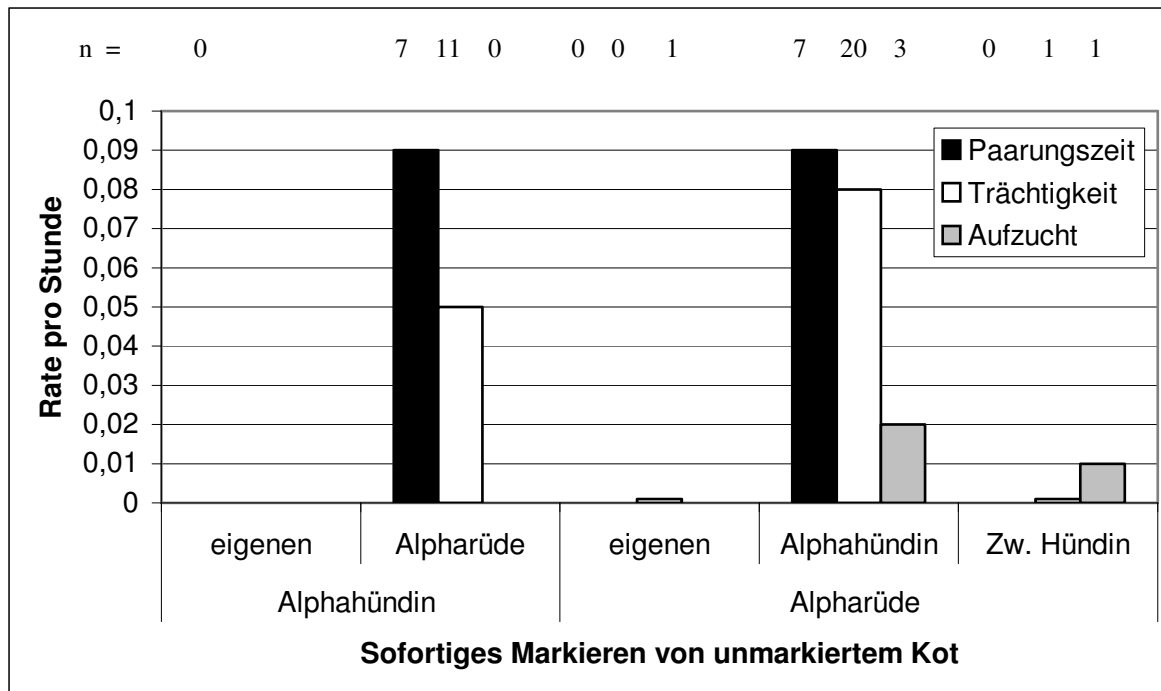


Abb. 77: Sofortiges Markieren von frischem, bisher nicht markiertem Kot in Schwerin 2002. Nur das Alphapaar zeigte derartiges Markierungsverhalten.

Späteres Übermarkieren von nicht markiertem, frischem Kot

Der Alpharüde markierte häufiger den Kot seiner Partnerin zu einem späteren Zeitpunkt als seinen eigenen. Insgesamt wurde das Verhalten nur von den Alphetieren überhaupt gezeigt.

Kot der Alphahündin

Die Alphahündin markierte zweimal ihren eigenen Kot (je nach neun und 26 Minuten). Der Alpharüde markierte insgesamt zwölfmal ihren frischen Kot (Median: 17,5 Minuten) in der Paarungszeit, n = 2 und 10,5 Minuten in der Trächtigungsphase, n = 10).

Kot des Alpharüden

Die Alphahündin markierte fünfmal den frischen Rüdenkot (Median: 17 Minuten) während ihrer Trächtigkeit.

Der Alpharüde markierte einmal nach 45 Minuten den eigenen, bisher unmarkierten Kot in der Trächtigungsphase.

Kot der zweiten Hündin

Der Rüde markierte einmal (Block Aufzucht) den Kot der zweiten Hündin nach einer Minute

Veränderung des späteren Markierens auf nicht markiertem Kot im Jahresverlauf

Die Alphahündin markierte am häufigsten während der Trächtigkeit zu einem späteren Zeitpunkt. Während der Aufzucht markierte nur der Rüde. Auch der Rüde zeigte die höchste Rate in der Trächtigungsphase.

Alphahündin: Sie markierte zweimal ihren eigenen frischen Kot (je einmal in der Paarungszeit und in der Trächtigungsphase) und fünfmal den des Rüden (jeweils im Bock Trächtigkeit)

Rüde: Er markierte zwölfmal den Kot der Alphahündin: zweimal in der Paarungszeit und zehnmal während ihrer Trächtigkeit. Er markierte einmal den der zweiten Hündin (Aufzucht) und einmal seinen eigenen bisher nicht markierten Kot in der Trächtigungsphase.

b) Markieren von bereits mit Urin markiertem Kot

Sofort Übermarkieren

Sofortiges Markieren trat bei beiden Alphatieren mit Abstand am häufigsten während der Paarungszeit auf. Nur zur Paarungszeit zeigte die Alphahündin überhaupt sofortiges Übermarkieren von eigenem Urin. Im Verlauf der Beobachtungszeit ging die Rate des Übermarkierens zurück. Während der Aufzucht konnte nur ein Markieren von urinmarkiertem Kot beobachtet werden (Abb. 78).

Beide Alphatiere zeigten die höchsten Raten beim Übermarkieren des Urins des Partners, unabhängig davon, auf welchem Kot das Markieren stattfand.

Alphahündin: Sie markierte viermal ihren eigenen Urin sofort über und den des Rüden 22 mal (Abb. 78).

Rüde: Er markierte sechsmal den eigenen, 14 mal den der Alphahündin und einmal den der zweiten Hündin sofort über.

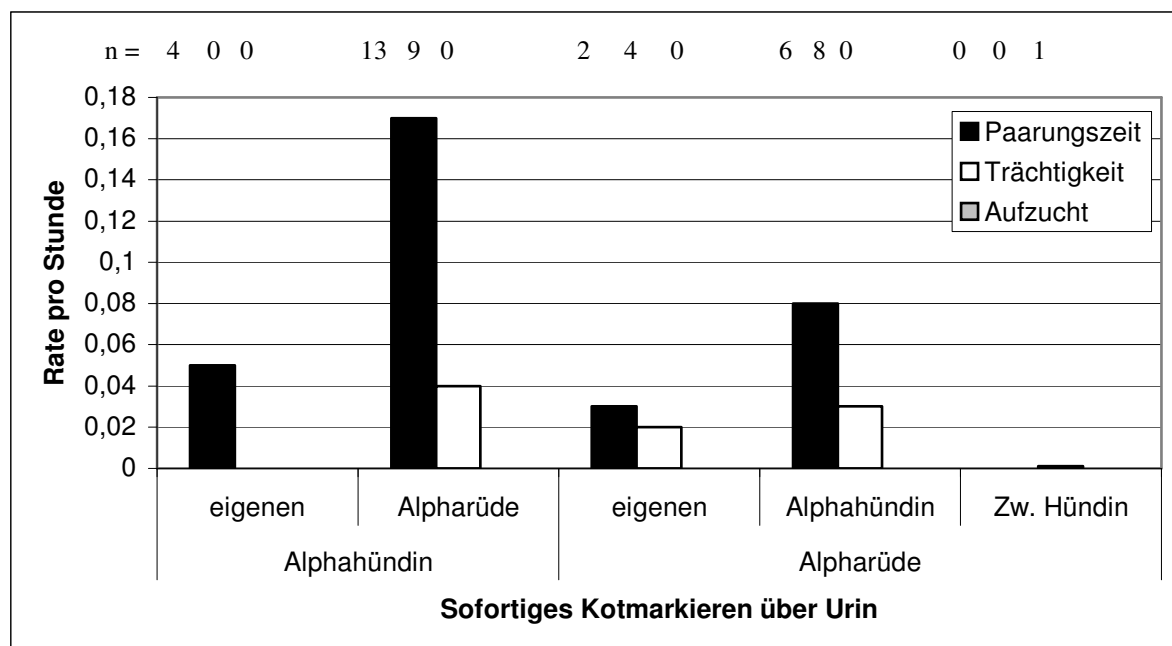


Abb. 78: Sofortiges Übermarkieren einer Urinmarkierung auf Kot im Jahresverlauf 2002 in Schwerin. Aufgeführt ist das markierende Tier und über wessen Urin es seine Markierung gesetzt hat. Der benutzte Kot stammte von den Alphatieren bzw. war unbekannter Herkunft.

Kot der Alphahündin

Die Alphahündin markierte viermal sofort ihren eigenen Urin wieder über. Alle Fälle traten in der Paarungszeit auf. Den Urin des Rüden markierte sie insgesamt 13 mal sofort.

Der Alpharüde markierte fünfmal sofort über seinen eigenen Urin und neunmal über den der Alphahündin.

Kot des Rüden

Die Alphahündin markierte fünfmal sofort über den Urin des Rüden, nie ihren eigenen. Der Rüde markierte viermal sofort über den Urin der Alphahündin, seinen eigenen nie.

Kot der zweiten Hündin

Der Kot wurde vom Rüden je nur einmal mit Urin benetzt, nie mehrfach.

Kot unbekannter Herkunft

Die Alphahündin markierte viermal sofort über den Urin des Rüden in der Paarungszeit.

Der Alpharüde markierte je einmal sofort über den Urin der Alphahündin und einmal über seinen eigenen. Einmal markierte er den Urin der zweiten Hündin auf unbekanntem Kot.

Späteres Übermarkieren von bereits markiertem Kot

Die Alphahündin markierte etwas häufiger über den Urin ihres Partners als über ihren eigenen. Der Alpharüde zeigte dagegen keine eindeutige Tendenz. Beide markierten am häufigsten in der Paarungszeit und am seltensten während der Aufzucht

Bis auf beim Benetzen von eigenem Urin bei der Alphahündin liegen die höchsten Mediane jeweils im letzten Block, bei der Aufzucht. Es wurde jedoch von beiden Alphasieren nur je einmal in diesem Block Markierungsverhalten über den Urin des Partners gezeigt (Abb. 79). Aufgrund der geringen Anzahl von Ereignissen wurde auf einen statistischen Vergleich der Mediane verzichtet.

Alphahündin: Sie markierte insgesamt achtmal ihren eigenen Urin (Median: 11,5 Minuten) und elfmal den des Rüden über (Median: 6,5 Minuten).

Alpharüde: Er markierte insgesamt 15 mal den eigenen (Median: 12 Minuten) und 13 mal den der Alphahündin über (Median: 5 Minuten). Einmal markierte er über die Urinierstelle der zweiten Hündin nach 22 Minuten. (Diese UR-Stelle war auf seinem Kot, der bereits von der Alphahündin markiert worden war).

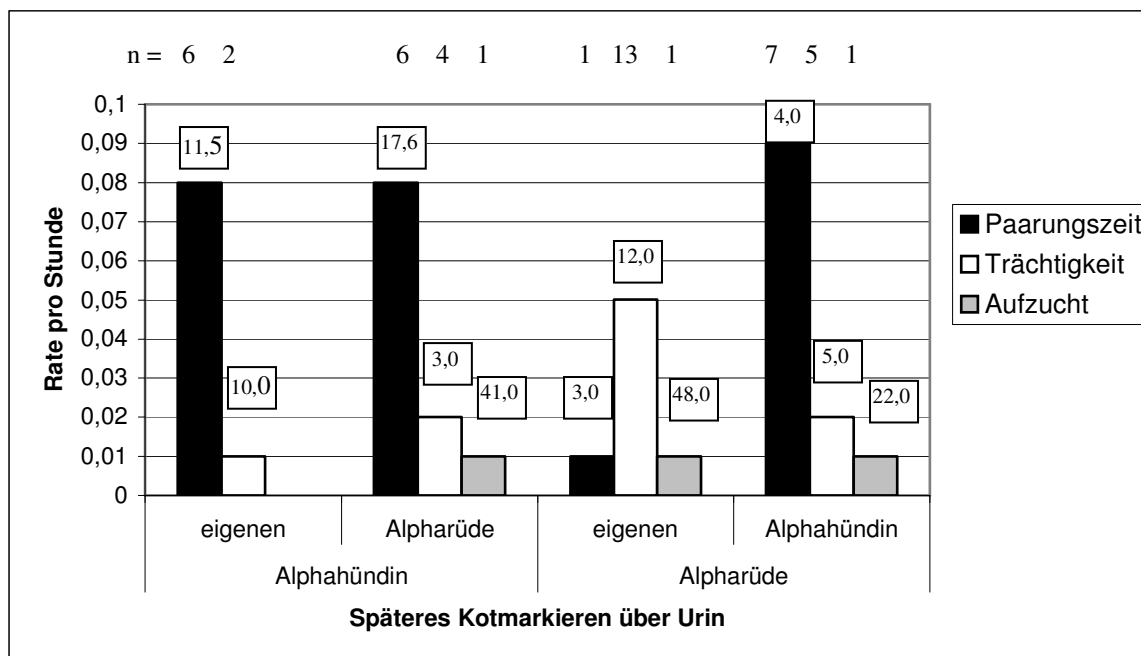


Abb. 79: Übermarkieren von bereits mit Urin markiertem Kot in Schwerin 2002.

Aufgeführt ist das markierende Tier und über wessen Urin die Markierung erfolgte, nicht aber von wem der Kot darunter stammte.

□ Median in Minuten



Abb. 80: Von den vielen Kotsträngen der Latrine sind nur zwei Stücke mit Urin markiert.



Abb. 81: Die Alphahündin markiert (RLU) über am bodenliegenden Kot.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde**a) Markieren von frischem, nicht markiertem Kot**Sofort Übermarkieren

Kein Rothund markierte den eigenen Kot sofort.

Nur der Alpharüde markierte im Block Aufzucht I und Aufzucht II je einmal (ihren Kot).

Die Alphahündin zeigte sofortiges Markieren über Kot nur während ihrer Trächtigkeit.

Alphahündin: „Nina“ markierte dreimal sofort über den frischen Kot des Rüden. Alle drei Ereignisse traten während ihrer Trächtigkeit auf. Sie markierte weder ihren eigenen Kot noch den ihrer Schwester sofort.

Zweite Hündin: „Tanja“ urinierte einmal über den Kot der Alphahündin in der Trächtigungsphase. Echtes Urinmarkieren, d. h. die Abgabe von wenig Urin bei erhobenem Bein, trat bei ihr nicht auf.

Rüde: „Alex“ markierte 18 mal den frischen Kot der Alphahündin, 88,9 % (n = 16) traten während der Trächtigungsphase auf und zwei während der Aufzucht. Den Kot der zweiten Hündin markierte er einmal in der Trächtigungsphase.

Späteres Übermarkieren von bisher nicht markiertem Kot

Kein Rothund markierte den eigenen, frischen Kot zu einem späteren Zeitpunkt, d. h. nach mindestens einer halben Minute nach dem Koten.

Nur der Alpharüde markierte im Block Aufzucht I (n = 2) und Aufzucht II (n = 1).

Die Alphahündin zeigte sofortiges Markieren über Kot nur während ihrer Trächtigkeit.

Alphahündin: Sie markierte „später“ zweimal den Kot des Rüden (Median: 12,5 Minuten).

Rüde: Er markierte insgesamt zwölfmal Kot der Alphahündin zu einem späteren Zeitpunkt (Median: 3 Minuten). Den Kot der zweiten Hündin markierte er einmal drei Minuten nachdem sie gekotet hatte.

Zweite Hündin: Sie zeigte kein späteres Markierungsverhalten.

b) Markieren von bereits mit Urin markiertem KotSofort Übermarkieren

Die Alphahündin markierte häufiger den Urin ihres Partners sofort über, als ihren eigenen Urin. Der Rüde zeigte dagegen keine Bevorzugung.

Die Alphahündin zeigte nur in der Trächtigungsphase Markierungsverhalten an bereits markiertem Kot. Von den neun Ereignissen des Rüden fanden acht in der Trächtigungsphase und einer im Block Aufzucht I statt.

Alphahündin: Sie übermarkierte sofort dreimal ihre eigene und neunmal die Urinmarkierung des Rüden auf Kot. Sämtliches Übermarkieren von eigenem Urin fand auf dem Kot des Rüden statt. Das Übermarkieren des Urins des Rüden erfolgte dagegen auf ihrem eigenen Kot und auf Kot unbekannter Herkunft.

Rüde: Er markierte insgesamt viermal sofort den eigenen und fünfmal den Urin der Alphahündin mit seinem Urin. Das viermalige Übermarkieren des eigenen Urins fand auf Kot der Alphahündin statt. Das Markieren des Urins der Alphahündin fand dagegen auf seinem Kot und auf Kot unbekannter Herkunft statt.

Späteres Übermarkieren von bereits markiertem Kot

Aufgrund der geringen Ereignisse wird auf eine separate Abhandlung getrennt nach Kot der Einzeltiere verzichtet und auf eine statistische Auswertung der Mediane ebenfalls.

Die Markierungen erfolgten mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen.

In der Aufzucht II wurde kein Übermarkieren von mit Urin benetztem Kot beobachtet.

Während der Aufzuchtphase I wurde nur einmal ein Übermarkieren (durch den Rüden) beobachtet. 97,2 % aller Fälle (n = 35) traten in der Phase Trächtigkeit auf (Abb. 82).

Alphahündin: „Nina“ markierte einmal über den eigenen Urin (Median: 5 Minuten) und siebenmal (Median: 11 Minuten) über den des Rüden. Alle Ereignisse fanden während der Trächtigungsphase statt.

Alpharüde: „Alex“ markierte 23 mal den eigenen Urin auf Kot über, davon entfallen 95,7 % (n = 22) auf den Block I (Median: 6,5 Minuten), die Trächtigungsphase und ein Ereignis auf den Block Aufzucht I (Abb. 82).

Er markierte fünfmal über den Urin der Alphahündin (Median: 8 Minuten), und nur in der Trächtigsphase.

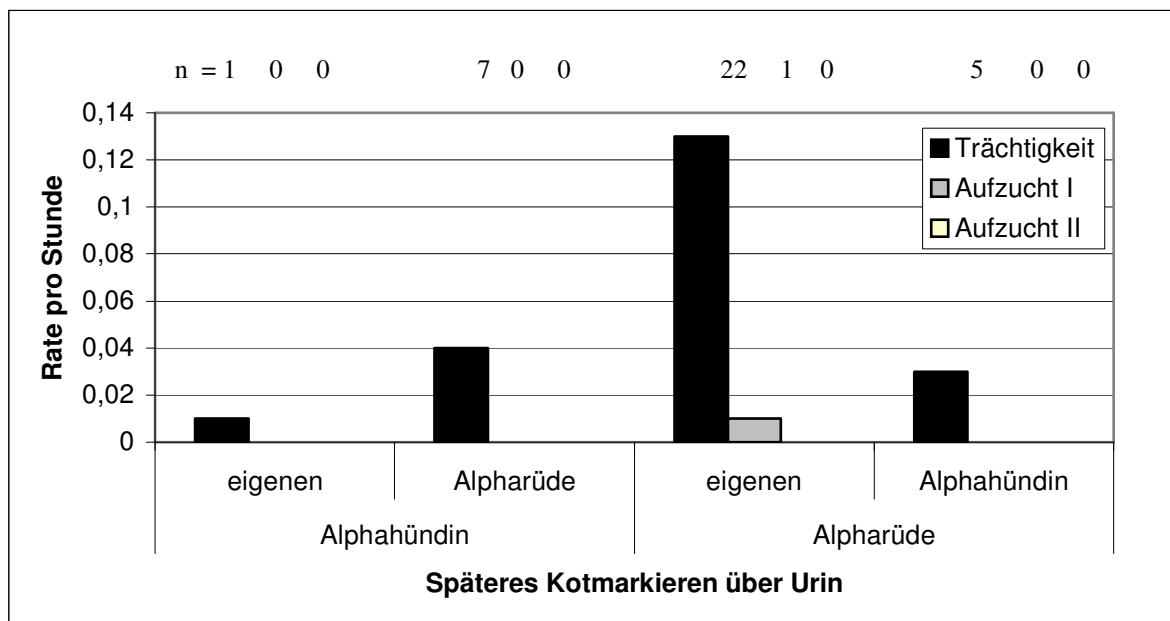


Abb. 82: Übermarkieren über eine Urinmarkierung auf Kot zu einem späteren Zeitpunkt, (d. h. mindestens eine halbe Minute nach der vorherigen Markierung) in Schwerin 2003. Aufgeführt ist das markierende Tier und über wessen Urin es die Markierung auf dem Kot anbringt. Der Kot stammte von allen drei Tieren.

Sonderfall: Markierungsverhalten auf dem Kot der zweiten Hündin

Der Rüde markierte zwei Kotstränge der zweiten Hündin im Jahr 2003 (beide in der Trächtigsphase): einmal sofort nach dem sie gekotet hatte und einmal nach drei Minuten. Die Alphahündin markierte daraufhin einen nach acht und einen nach 31 Minuten über den Urin des Rüden. Beide Male markierte der Rüde sofort über den Urin der Alphahündin. Weiteres Markierungsverhalten trat nicht auf.

Der Kot der zweiten Hündin war unmarkiert für die Alphahündin nicht von Interesse, sondern erst von Bedeutung als der Rüde den Kot markiert hatte.

Ergebnis des Markierens auf Kot:

Es markierten nur die Alphatiere. Sie taten dies bevorzugt auf Kot der Alphatiere und selten auf Exkrementen von rangniedrigen Rudelmitgliedern.

Sofortiges und späteres Markieren von frischem Kot wurde in allen Rudeln bevorzugt oder nur an Kot des Partners gezeigt. Und dies unabhängig von der Fortpflanzung (Präöstrus/Östrus/Anöstrus).

War Kot bereits mit Urin benetzt, so markierte der Alpharüde bevorzugt, wenn die letzte Markierung von ihm stammte und die Alphahündin bevorzugt, wenn der Rüde die letzte Marke gesetzt hatte. Es gab dabei Unterschiede zwischen sofortigem und späterem Markieren und mit dem Jahresverlauf.

In beiden Reproduktionsjahren stieg das Markierungsverhalten über die Vorpaarungszeit zum Maximum in der Paarungszeit an und fiel zur Trächtigkeit wieder ab. Während der Aufzucht trat es kaum auf.

3.2.2 Glockenlaute

Während die Rothunde fast permanent über Winsellaute miteinander kommunizieren, sind die lauten, über weite Distanzen hörbaren, Glockenlaute selten zu hören. Teilweise sind auch glockenlautähnliche Winseltöne (GLW) zu vernehmen, die kürzere Silben als die Glockenlaute aufweisen. Anders als Afrikanische Wildhunde, die nur stehend mit gesenktem Kopf Glockenlaute äußern, taten Rothunde dies stehend, sitzend, liegend oder laufend. Der Kopf konnte dabei nach oben, waagrecht oder nach unten gehalten werden.

Rudelneubildung im Kleingehege (Schwerin) 2001: 2,1 Rothunde

Die Hündin äußerte einmal Glockenlaute als eine Krankenwagensirene zu hören war. Die beiden Rüden reagierten nicht darauf. Der Alpharüde ließ dreimal einen Glockenlaut hören, die Artgenossen zeigten keine Reaktion darauf. Der zweite Rüde ließ nie Glockenlaute vernehmen.

Rudelneubildung in der Freianlage (Schwerin) 2001: 2,2 Rothunde

Die Alphahündin ließ nur einmal einen Glockenlaut hören. Sie antwortete dabei auf einen Glockenlaut, der von einer Kassette abgespielt wurde. Die übrigen Artgenossen reagierten nicht auf das Playback. Die zweite Hündin äußerte insgesamt 96 mal Glockenlaute, der Alpharüde zehnmal und der zweite Rüde insgesamt 35 mal. Glockenlautähnliches Winseln ließ die zweite Hündin dreimal und der Alpharüde einmal verlauten.

Reaktionen auf Glockenlaute

a) bezogen auf das rufende Tier

Auf Rufe ranghoher Rothunde wurde nicht häufiger reagiert als auf die rangniedriger Tiere. Aufgrund der wenigen Rufe sind Aussagen mit Vorsicht zu betrachten

Rief die Betahündin so zeigte die Alphahündin bei 70,8 % der Rufe ($n = 68$) keine Reaktion, und bei 17,7 % ($n = 11$) eine Reaktion. Der Rüde reagierte bei 26 % der Rufe ($n = 25$) und überhaupt nicht bei 68,8 % ($n = 66$). Der zweite Rüde reagierte nicht in 64,6 % der Fälle ($n = 62$) und zeigte bei 15,6 % ($n = 15$) eine Reaktion. (Die Alphahündin war bei 11 Rufen, der Alpharüde bei fünf und der zweite Rüde bei 19 nicht sichtbar, so dass über Reaktionen keine Aussagen gemacht werden können).

Auf die 11 Rufe des Alpharüden reagierte die Alphahündin zu 40 % ($n = 4$) und zeigte bei 40 % keine Reaktion. Viermal war sie selbst nicht sichtbar. Die zweite Hündin zeigte bei 70 % eine Reaktion ($n = 7$), zweimal keine und war einmal nicht zu sehen. Der zweite Rüde reagierte zweimal nicht und war bei den restlichen acht Ereignissen selbst nicht zu sehen.

Bei den 35 Glockenlauten des zweiten Männchens reagierte die Alphahündin 11 mal (31,4 %), und insgesamt 20 mal (57,1 %) nicht. Sie war viermal nicht sichtbar. Die zweite Hündin reagierte in 51,4 % der Fälle nicht ($n = 18$) und reagierte bei 34,3 % ($n = 18$). Bei fünf Ereignissen war sie außer Sicht. Der Alpharüde zeigte nur fünfmal (14,3 %) eine Reaktion und bei 74,3% ($n = 26$) keine, viermal war er nicht zu sehen.

b) bezüglich aller gehörten Rufe durch ein Individuum

Auffallend war, dass alle vier Tiere auf die Glockenlaute von Artgenossen häufiger keine erkennbare Reaktion zeigten, als dass sie reagierten. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil des Reagierens auf die Glockenlaute der Artgenossen ($p < 0,009$, G-Test). Die übrigen Paarkombinationen ergaben kein signifikantes Ergebnis.

Alphahündin: Auf die insgesamt 141 Glockenlautreufe, die die Alphahündin hörte, reagierte sie nur in 32 Fällen (22,7 %), sie war 17 mal nicht sichtbar und zeigte 92 mal (65,2 %) keine Reaktion.

Die Alphahündin reagierte insgesamt 15 mal mit Antwortwinseln und 17 mal mit Hinlaufen.

Zweite Hündin: Sie zeigte bei den 46 gehörten Rufen je 20 mal (43,5 %) eine und 20 mal keine Reaktion. Sie war viermal nicht sichtbar. Sie zeigte nur viermal Winseln als Antwort, zweimal ließ sie einen Glockenlaut hören und 14 mal lief sie zum rufenden Tier hin.

Alpharüde: Er reagierte auf die zu hörenden 132 Rufe nur 30 mal (22,7 %) und 93 mal nicht. Neunmal war er nicht sichtbar. Der Alpharüde antwortete dreimal mit Glockenlauten und 21 mal mit Winsellauten. Er lief sechsmal zum Rufer.

Zweiter Rüde: Er reagierte auf die 107 Rufe der Artgenossen 20 mal (18,7 %) und 64 mal nicht.

Der zweite Rüde äußerte dreimal Glockenlaute und 14 mal Winseln als Antwort. Er rannte dreimal zum rufenden Wildhund hin.

c) bezogen auf Sirenen

Krankwagensirenen lösten bei der zweiten Hündin sechsmal ein Antworten mit Glockenlauten aus, beim Alpharüden viermal und beim zweiten Rüden neunmal. Die Alphahündin reagierte nicht.

Veränderungen den Ruftrate mit der Dauer des Zusammenlebens.

Im Beobachtungsblock IV, d. h. direkt nach dem Zusammenlassen der Tiere in der neuen Freianlage, wurden keine Glockenlaute gehört. Die meisten Rufe wurden am Jahresende, kurz vor Beginn der Paarungszeit vernommen (Abb. 83.).

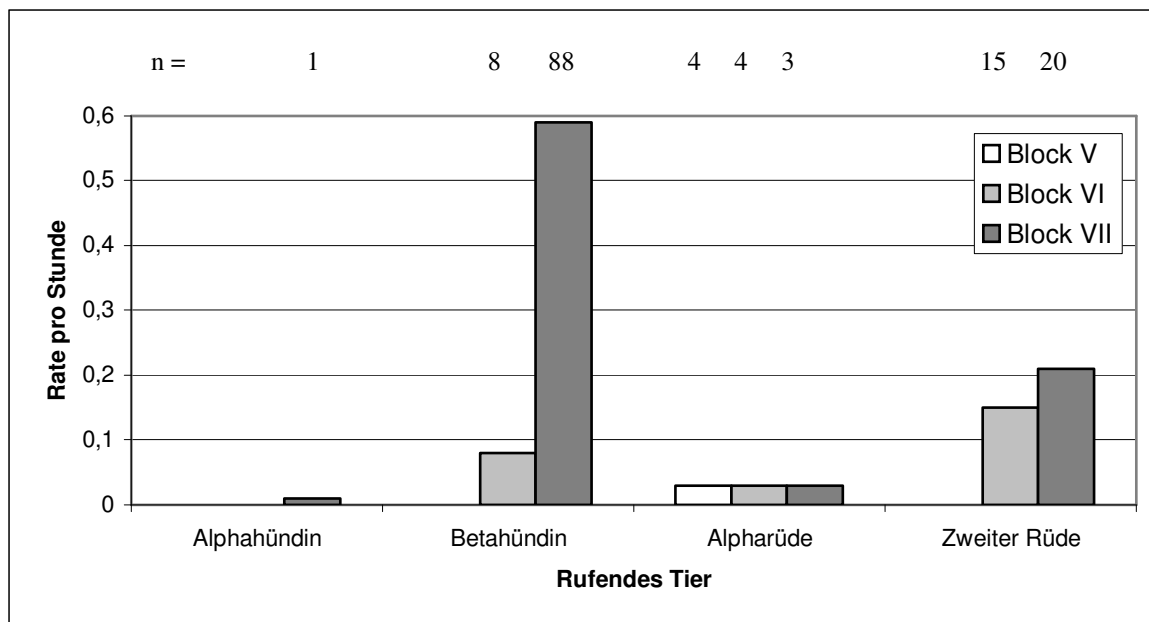


Abb. 83: Stündliche Ruftrate der Rothunde im Jahr 2001 auf der Freianlage.

Im Block IV waren keine Glockenlaute zu vernehmen. Ab Block VI war der zweite Rüde getrennt von den übrigen Rudelmitgliedern in einer benachbarten Anlage untergebracht.

Auffällig ist, dass die zweite Hündin den höchsten Wert von allen Tieren aufweist. Der zweite Rüde rief am zweithäufigsten. Ab 30. August (Block VI) befand sich der zweite Rüde getrennt vom restlichen Rudel in einer benachbarten Anlage mit Sicht- und Rufkontakt zu den anderen. Ab diesem Zeitpunkt waren von diesem Tier überhaupt erst Glockenlaute zu hören. Bei der zweiten Hündin entfallen 91,7 % aller Rufe auf den letzten Abschnitt im Jahr 2001, beim zweiten Rüden beträgt der Anteil 57,1 %.

Rudelumbildung (Magdeburg) 2002: 2,1 Tiere

Die Hündin ließ insgesamt 70 Glockenlaute und 25 mal glockenlautähnliches Winseln (GLW) hören. Der Alpharüde äußerte nur zwei Glockenlaute und kein GLW. Der zweite Rüde lies insgesamt 35 Glockenlaute und 9 mal das glockenlautähnliche Winseln hören.

Reaktionen auf Glockenlaute

a) je rufendes Tier

Beide Rüden reagierten gleich häufig auf die Rufe der Hündin. Auf die Glockenlaute des zweiten Rüden dagegen zeigte die Alphahündin doppelt so häufig eine Reaktion wie ihr Partner. Die Rufrate des Alpharüden ($n = 2$) ist für eine Aussage über Tendenzen zu klein.

Auf die 95 Rufe der Hündin reagierte der Alpharüde insgesamt 28 mal (auf 29,5 % ihrer Rufe). Er lief siebenmal zu ihr, antwortete einmal per Glockenlaut und winselte 20 mal als Reaktion.

Der zweite Rüde zeigte 29 mal eine Reaktion (30,5 %): 10 mal antwortete er mit Glockenlauten, die übrigen Male winselte er. Er lief nie zu ihr hin.

Auf die zwei Rufe des Alpharüden reagierte die Hündin einmal mit Hinlaufen. Der zweite Rüde reagierte nie. Die 44 Laute des zweiten Männchens lösten beim Weibchen achtmal Glockenlaute, elfmal Antwortwinseln und einmal Hinlaufen aus. Sie reagierte damit bei 45,5 % der Rufe. Der Alpharüde dagegen lief sechsmal zu ihm hin, und viermal antwortete er winselnd. Er reagierte nur bei 22,7 % der Rufe des rangniedrigen Männchens.

b) bezüglich aller gehörten Rufe durch ein Individuum

Die Hündin unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil des Antwortens auf Rufe der Artgenossen vom zweiten Rüden bzw. vom Alpharüden ($p < 0,021$ bzw. $p < 0,005$, G-Test). Die Rüden unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Auf die 46 Rufe ihrer Artgenossen reagierte die Hündin 23 mal (50,0 %), der Alpharüde auf die 139 gehörten Laute insgesamt 38 mal (27,3 %). Der zweite Rüde zeigte auf 97 Rufe 29 Reaktionen (29,9 %).

c) bezogen auf Sirenen

Insgesamt antwortete die Hündin 44 mal auf Krankenwagensirenen, davon 33 mal im letzten Beobachtungsblock. Der Alpharüde antwortete nur einmal mit einem Glockenlaut auf Sirenenlärm, der zweite Rüde insgesamt 15 mal, wobei 11 Fälle im letzten Beobachtungsblock liegen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Die Hündin und der zweite Rüde zeigten nach der Separierung des zweiten Rüden weit höhere Raten als zuvor im Block I (Abb. 84). Bei sämtlichen acht Rufen der Hündin im Block II a liefen Sirenen (100 %). Alarmsirenen liefen jedoch nur bei drei von 15 Fällen (20 %), in denen der zweite Rüde in diesem Zeitraum rief. Sein Rufen könnte trennungsbedingt sein, während die der Hündin möglicherweise reine Reaktionen auf die Sirenen waren.

Block I

Alle drei Tiere zeigten in der gemeinsamen Beobachtungsphase (Block I) nur wenig Rufe. Die Hündin rief nur sechsmal, dreimal war dabei eine Sirene davor bzw. dabei zu hören.

Von den zwei Rufen des zweiten Rüden war einer ebenfalls eine Antwort auf eine Sirene.

Block II a (Trennungswoche)

Während im Block I alle drei Tiere auf einer Anlage zusammen waren, erfolgte im Block II a die Trennung des zweiten Rüden vom Alphapaar, im Block II b blieb der zweite Rüde abgesperrt. Mit dem Tag der Trennung des zweiten Rüden vom Alphapaar stieg bei allen dreien die Rufrate und die Zahl der Rufe an. So lag das Maximum der Rufrate (0,63) des zweiten Rüden in der Woche, in der die Trennung erfolgt war (Block II a). Der einzelne Ruf des Alpharüden fand mit einer Sirene zusammen statt.

Block II b

Die maximale Rate der Hündin lag im Block II b, den Wochen nach der Trennung. Von ihren 81 Rufen entfallen jedoch 33 auf Ereignisse (40,7 %), bei denen eine Sirene lief.

Der Alpharüde dagegen rief im Block II b überhaupt nicht mehr. Von den 24 Rufen des zweiten, separierten Männchens fanden 11 (45,8 %) statt, wenn eine Sirene zu hören war.

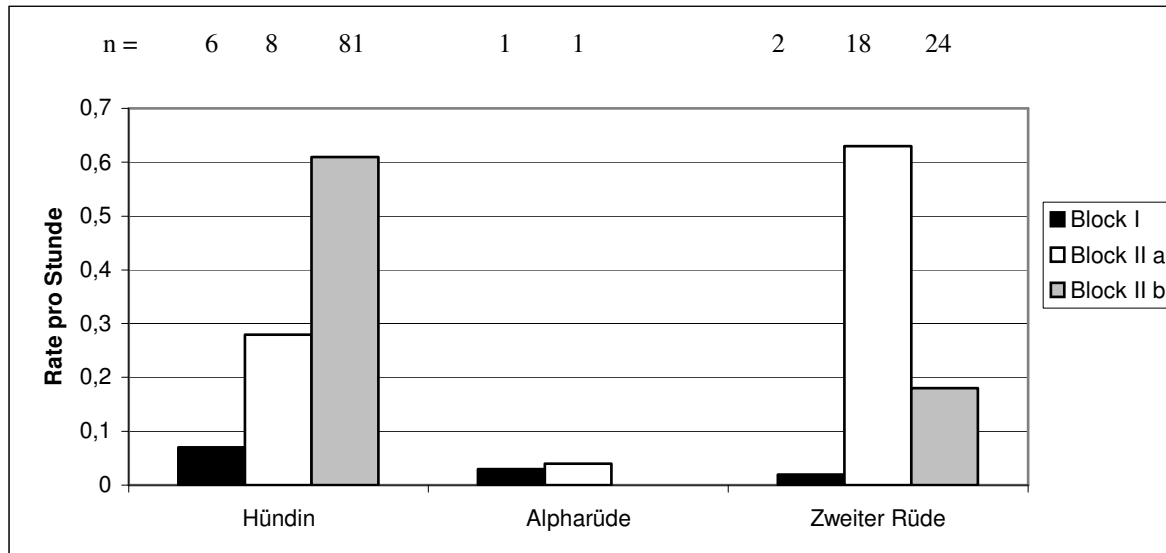


Abb. 84: Stündliche Rate der Rufe (Glockenlaute und glockenlautähnliches Winseln) je Tier in Magdeburg 2002 je Beobachtungseinheit.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2002: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin rief insgesamt viermal mit Glockenlauten und 54 mal mit glockenlautähnlichem Winseln. Mit 96 Glockenlautrufen hat die zweite Hündin den höchsten Wert von allen drei Tieren. Glockenlautähnliches Winseln wurde dagegen von ihr nur dreimal geäußert. Der Rüde ließ nur Glockenlaute vernehmen, insgesamt 25 mal.

Die Alphahündin war bei 32 Ereignissen nicht allein beim Rufen. Dreimal lag der Rüde bei ihr mit Körperkontakt, zweimal waren beide Artgenossen bei ihr in der Wurfgelegenheit und 27 mal verließ oder betrat der Rüde die Wurfgelegenheit, als das Muttertier mit den glockenlautähnlichen Winseltönen begann.

Dagegen war bei dem rufenden zweiten Weibchen nur einmal ein Artgenosse bei ihr: die Alphahündin. Bei den Rufen des Rüden waren zweimal die zweite Hündin und einmal die Alphahündin bei ihm. Einmal befanden sich alle drei Tiere beieinander.

Reaktionen auf Glockenlaute**a) bezüglich rufendem Tier**

Der Rüde reagierte auf die Rufe seiner Partnerin häufiger als auf die der zweiten Hündin. Der Rüde unterscheidet sich vom zweiten Weibchen signifikant im prozentualen Anteil der Reaktionen auf die Rufe der Alphahündin ($p < 0,0000001$, G-Test). Alle übrigen Paarkombinationen ergaben keinen signifikanten Unterschied bei der Reaktion gegenüber einem bestimmten Rufer.

Auf die 58 Rufe der Alphahündin reagierte die zweite Hündin nur 13mal (22,0 %), der Rüde 43 mal (74,1 %). Auf die 99 Laute der zweiten Hündin reagierte die Alphahündin 21 mal (21,2 %), der Rüde 15 mal (15,2 %). Die 25 Rufe des Rüden lösten bei der dominanten Hündin 15 mal (60,0 %) Reaktionen aus, bei dem zweiten Weibchen 12 (48,0 %).

b) bezüglich aller gehörten Rufe durch ein Individuum

Beide Alphatiere reagierten prozentual häufiger als die zweite Hündin.

Die zweite Hündin unterscheidet sich im prozentualen Anteil der Reaktionen auf alle Rufe signifikant von ihrer Schwester und signifikant vom Rüden ($p < 0,02$ bzw. $0,021$, G-Test). Das Alpha paar unterscheidet sich dagegen nicht signifikant voneinander.

Alphahündin: Insgesamt zeigt die Alphahündin auf die 94 gehörten Rufe 78 mal keine Reaktion, 36 mal eine Reaktion (46,2 %) und in 10 Fällen war die Hündin nicht sichtbar. Die Alphahündin reagierte insgesamt 18 mal mit Hinlaufen, 16 mal antwortete sie winselnd und zweimal mit Glockenlauten.

Zweite Hündin: Sie reagierte auf die insgesamt 87 Rufe 18 mal nicht, 25 mal reagierte sie (28,7 %) und bei 41 Rufen war das Weibchen nicht sichtbar, so dass keine Aussage über eine Reaktion möglich war. Das zweite Weibchen lief 20 mal zum Rufer hin und antwortete fünfmal winselnd.

Rüde: Er reagierte auf die 131 Rufe 89 mal nicht, er zeigte in 58 Fällen (44,3 %) eine Reaktion und war bei 11 Ereignissen selbst nicht zu sehen. Der Rüde lief 17 mal zu einem rufenden Hund, elfmal antwortete er mit einem Winseln und einmal mit einem Glockenlaut.

c) bezüglich Sirenen

Wie 2001 reagierte die Alphahündin nicht auf Krankenwagensirenen, die zweite Hündin jedoch dreimal mit Glockenlauten, der Rüde ebenfalls dreimal.

Veränderungen im Jahresverlauf

Insgesamt wurden während der Paarungszeit 65, der Trächtigkeit 42 und der Aufzucht 75 Glockenlaute bzw. das betreffende Winseln gehört (Abb. 85).

Glockenlautähnliches Winseln wurde zum ersten Mal am 3. April beim Muttertier gehört, eine Woche vor der Geburt. D. h., dass von den neun Wochen im Block „Tragzeit“ nur in einer Woche überhaupt Rufe ($n = 2$ GLW) von ihr vorkamen. In der Tragzeit äußerte sie auch zweimal Glockenlaute. Das Maximum des Muttertieres liegt bei den glockenlautähnlichen Winseltönen in der Aufzuchtphase mit 52 Ereignissen. In der Paarungszeit äußerte sie keine Glockenlaute und auch kein glockenlautähnliches Winseln. Die zweite Hündin äußerte ihr erstes glockenlautähnliches Winseln während der Trächtigkeitsphase des Muttertieres am 12. Februar. Während der Jungtieraufzucht ließ sie es noch zweimal hören. Der Rüde äußerte die meisten Glockenlaute ($n = 14$) während der Jungtieraufzucht.

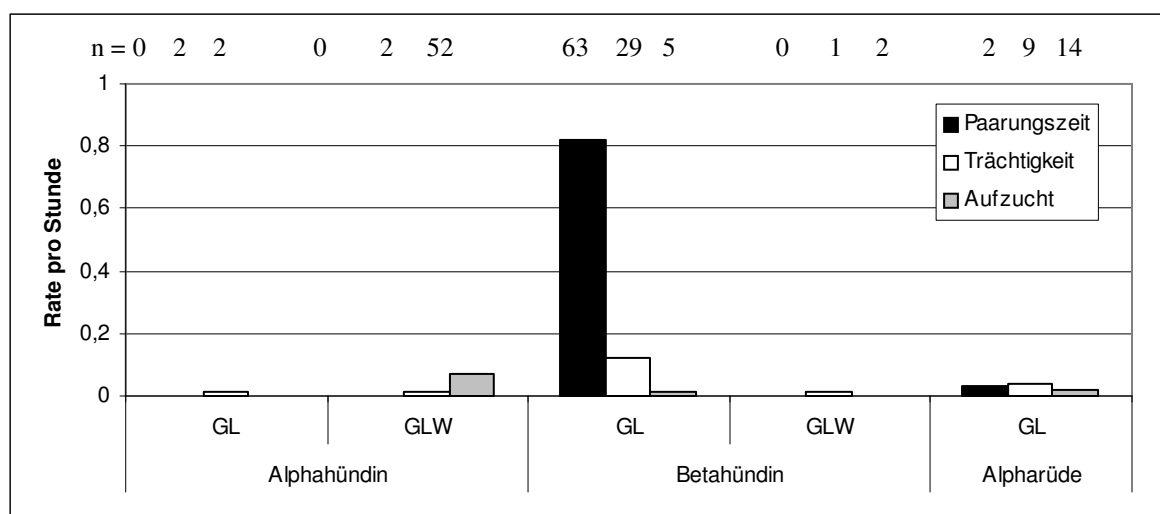


Abb. 85: Stündliche Rate der Glockenlaute und des glockenlautähnlichen Winselns je Tier und Beobachtungseinheit in Schwerin 2002. GL: Glockenlaute, GLW: glockenlautähnliches Winseln.

Auffallend ist, dass vom 16. Februar bis zum 17. März (4. bis 6. Woche) kein einziger Glockenlaut mehr zu hören war. Die lauten Distanzrufe verteilten sich damit auf die Paarungszeit und kurz danach sowie mit dem herannahen der Geburt während der Trächtigkeitsphase und bei der anschließenden Aufzucht (Abb. 86).

In den neun Wochen der Trächtigkeit ließ der Rüde nur in der zweiten, sechsten und siebten Woche überhaupt Glockenlaute hören.

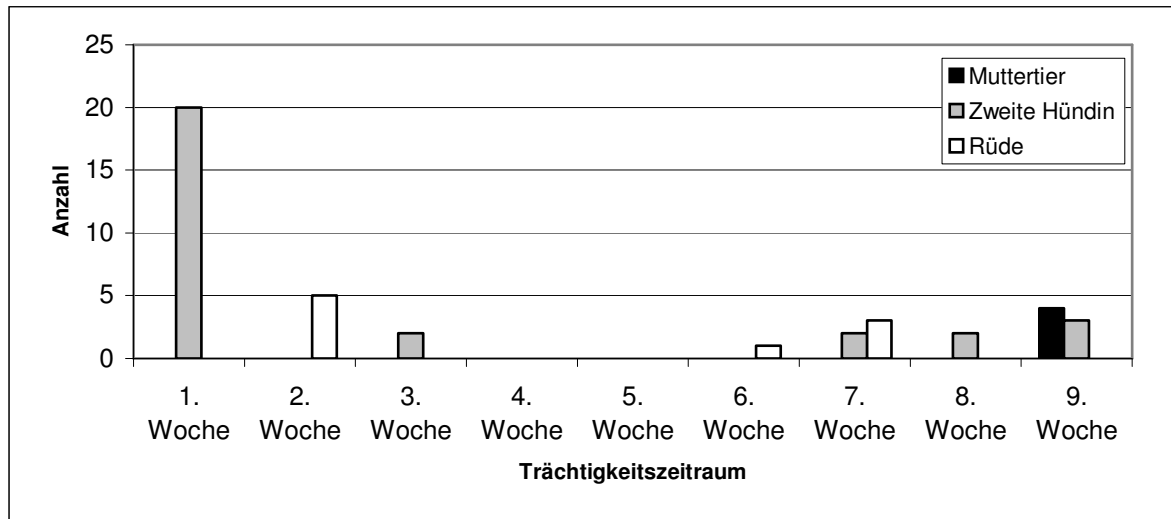


Abb. 86: Anzahl der Rufe je Woche in der Trächtigungsphase der Alphahündin je Tier in Schwerin 2002.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin äußerte insgesamt dreimal Glockenlaute und siebenmal glockenlautähnliches Winseln. Die zweite Hündin ließ sechsmal Glockenlaute hören und insgesamt 22 GLW. Der Rüde gab viermal Glockenlaute von sich.

a) bezüglich rufendem Tier

Der Rüde reagierte häufiger auf die Rufe seiner Partnerin als auf die der zweiten Hündin. Insgesamt reagierte der Rüde am häufigsten von allen drei Rothunden.

Auf die Rufe der Alphahündin reagierte die zweite Hündin zweimal mit Antwortwinseln und einmal mit einem Glockenlaut. Ein Hinlaufen erfolgte nie. Sie reagierte auf 30 % der Rufe ihrer Schwester. Der Rüde reagierte einmal mit Annäherung, und sechsmal mit Antwortwinseln. Er reagierte auf 70 % ihrer Rufe.

Auf die Laute des zweiten Weibchens reagierte die Alphahündin einmal mit Hinlaufen, fünfmal mit Winseln und einmal mit einem Glockenlaut. Eine Reaktion erfolgte von ihr damit in 25 % der Fälle. Der Rüde lief einmal hin und winselte in zehn Fällen. Dies entspricht 39,3 % ihrer Rufe.

Auf die Rufe des Rüden reagierte die Alphahündin je einmal mit Winseln und Hinlaufen. Die zweite Hündin lief einmal hin und antwortete einmal mit Winsellaute.

b) bezüglich aller gehörten Rufe durch ein Individuum

Alle Rudelmitglieder haben reagiert. Jedoch unterscheidet sich keines der Tiere signifikant im prozentualen Anteil der Reaktion.

Die Alphahündin reagierte bei den 32 Rufen ihrer Artgenossen insgesamt neunmal (28,1 %), die zweite Hündin bei fünf (35,7 %) der 14 Rufe und der Rüde auf 38 gehörte Rufe in 18 Fällen (47,4 %).

c) bezüglich Sirenen

Die Alphahündin antwortete in der ersten Februarwoche einmal auf eine Sirene mit GLW. Die zweite Hündin zeigte nie eine Reaktion auf Sirenen im Jahr 2003.

Veränderungen mit der Jahreszeit

Insgesamt entfallen auf die Trächtigkeit 32 Rufe, auf den Teil Aufzucht I neun und nur noch ein Ereignis auf die Phase Aufzucht II (Abb. 87). Somit wurden 92,3 % der Glockenlaute und 63,0 % des GLW während der Trächtigkeit gehört.

Alphahündin: Sämtliche Glockenlaute der Alphahündin (n = 3) fanden während ihrer Trächtigkeit statt. GLW äußerte sie dreimal während der Trächtigkeit und viermal während der Aufzucht I. Alle vier Rufe erfolgten in der zweiten Woche nach der Geburt.

Zweiten Hündin: Alle ihrer Glockenlaute liegen ebenfalls im Trächtigungszeitraum. Während der Trächtigkeit der Alphahündin äußerte sie auch insgesamt 17 mal GLW. Während der Aufzucht I Phase war von ihr noch viermal GLW zu hören (Abb. 87), das letzte derartige Winseln im Block Aufzucht I war von ihr in der fünften Lebenswoche der Welpen zu hören. Nach siebenwöchiger Ruffpause wurde das einzige und letzte GLW während der Aufzucht II in der letzten Beobachtungswoche am 18. Juli gehört.

Rüde: Er ließ drei Glockenlaute während der Trächtigungsphase und noch einen im Block Aufzucht I, in der fünften Lebenswoche der Welpen, verlauten.

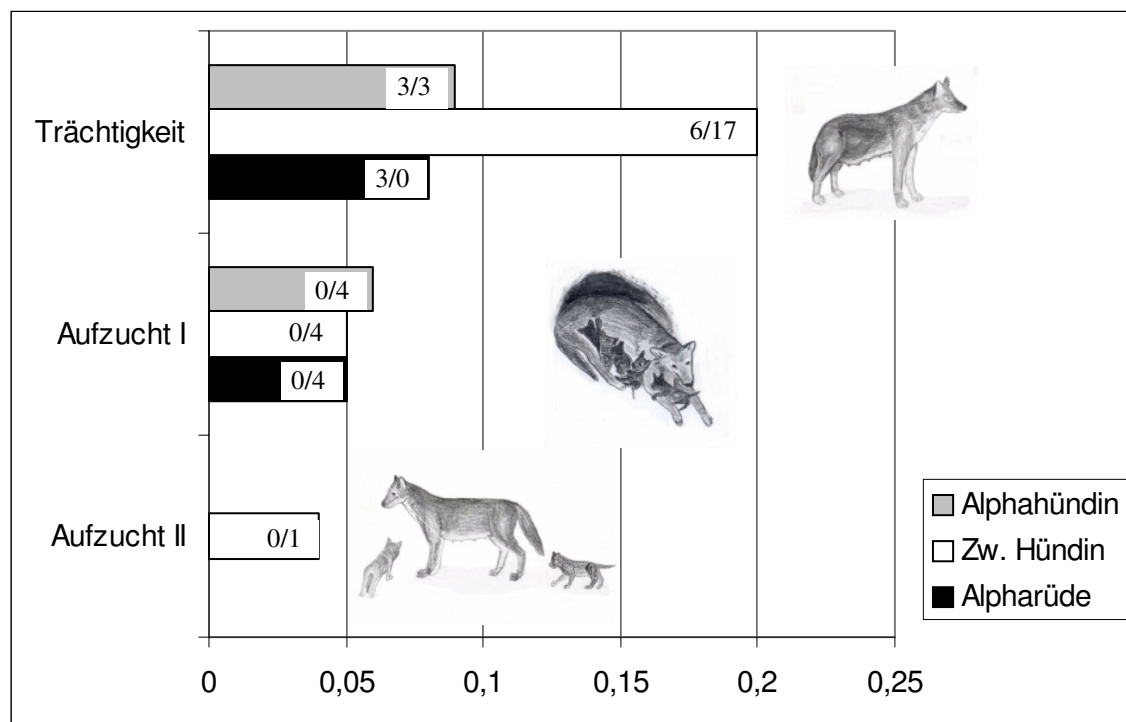


Abb. 87: Stündliche Rate der Rufe (Glockenlaute/glockenlautähnliches Winseln) in Schwerin 2003 in Abhängigkeit vom Tier und der Beobachtungsphase.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2004: 5,4 Rothunde

Am Tag der Geburt ließ das Muttertier siebenmal glockenlautähnliches Winseln hören. Sie befand sich dabei jeweils in der Wurfhöhle und lag dabei. Dreimal rief sie als der Alpharüde den Gang zur Höhle betrat. Einmal äußerte sie die Rufe, als ihre Schwester hereinkam und einmal als diese ging. Wie im Vorjahr wurden GLW nur im Zusammenhang mit der Reproduktion/Aufzucht gehört, danach nicht mehr.

(Schwerin) 2005: 9,6 Rothunde

Im März wurden die beiden zweijährigen Weibchen über mehrere Tage in einer benachbarten Anlage getrennt vom restlichen Rudel gehalten bis zum Transport in eine andere Einrichtung. Die ersten Tage rief vor allem das ranghöhere der beiden Weibchen „Kim“ laut mit Glockenlauten (Persönliche Mitteilung Fr. Schreiber).

Ergebnis der Glockenlaute von Adulttieren:

Sie wurden besonders gehört, wenn ein Artgenosse separiert war. Dabei rief nicht notwendigerweise das abgesperrte Tier häufiger als die im Rudel befindlichen Hunde.

Sirenen von Krankenwagen etc. lösten bei einzelnen Individuen Glockenlaute aus. Dies war aber weder geschlechts- noch rangspezifisch.

Wer Glockenlaute äußerte, war weder vom Geschlecht noch von der Stellung in der Hierarchie abhängig, sondern individuell verschieden.

Es wurde nicht häufiger auf die Glockenlaute eines ranghohen oder rangniedrigen Rothundes reagiert. Allgemein zeigte jedoch der Rüde die Tendenz, besonders auf Rufe seiner Partnerin zu reagieren.

Glockenlautähnliches Winseln trat bevorzugt im Zusammenhang mit der Geburt bzw. Aufzucht auf.

V. Reproduktion und Jungtieraufzucht

1. Vorbemerkung mit Fragestellung	153
2. Methodik	157
3. Ergebnisse	163

3.1 Fortpflanzung: Reproduktionsunterdrückung: Fakt oder Fiktion ?

3.1.1 Geruchliche Prüfung von Artgenossen	
3.1.1.1 Geruchliche Prüfung der Anogenitalregion.....	163
3.1.1.2 Belecken der Anogenitalregion.....	169
3.1.2 Paarungsverhalten.....	173
3.1.3 Trächtigkeit und Gesäugeentwicklung.....	183
3.1.4 Höhlenbau.....	185
3.1.5 Umfrageergebnisse.....	186

3.2 Welpenfürsorge: Wer hilft wie bei der Aufzucht?

3.2.1 Geburtsverhalten.....	189
3.2.2 Säugen.....	197
3.2.2.1 Gesäugeentwicklung nach der Geburt.....	197
3.2.2.2 Säugen der Welpen.....	199
3.2.3 Körperpflege.....	203
3.2.4 Futterzutragen.....	211
3.2.5 Futtermittelvergraben.....	215
3.2.5.1 Anlegen von Futterdepots.....	215
3.2.5.2 Inspektion von Depots.....	220
3.2.5.3 Leerung eines Depots.....	226

3.2.6 Welpentransport.....	231
3.2.6.1 Richtige und falsche Tragegriffe.....	231
3.2.6.2 Lautgebung beim richtigen Transport.....	234
3.2.6.3 Lautgebung beim falschen Transport.....	236
3.2.6.4 Ziel des Welpentransports.....	237
3.2.6.5 Verhalten nach dem Transport.....	239
3.2.7 Locken.....	245
3.2.8 Aggressions- und Imponierverhalten.....	247
3.2.8.1 Verhalten gegenüber Welpen.....	247
3.2.8.2 Aggression gegen Personen.....	251
3.2.8.3 Reaktionen auf Haushunde.....	255

3.3 Welpenverhalten: Eingliederung in das Rudelleben

3.3.1 Welpenentwicklung.....	257
3.3.2 Glockenlaute	261
3.3.3 Futterbettelverhalten	267
3.3.4 Futtermittelvergraben.....	269
3.3.5 Spielverhalten.....	271
3.3.5.1 Verhalten gegenüber Adulttieren.....	271
3.3.5.2 Verhalten gegenüber Welpen.....	273
3.3.6 Submissives Verhalten.....	277
3.3.7 Aggressions- und Imponierverhalten.....	279
3.3.7.1 Verhalten gegenüber Artgenossen.....	279
3.3.7.2 Verhalten gegenüber Personen.....	281

1. Vorbemerkungen und Fragestellungen zur Reproduktion und Aufzucht

Das Leben im Rudel hat Auswirkungen auf die Fortpflanzung aller Mitglieder.

Ultimativer Grund einer Fortpflanzungsstrategie ist die Optimierung der individuellen genetischen Fitness, d. h., die Weitergabe der eigenen Gene.

Als Möglichkeiten zur Fitnessmaximierung kommen neben der eigenen Fortpflanzung (direkte Fitness) auch die Mithilfe bei der Aufzucht verwandter Nachkommen (indirekte Fitness) in Frage, wenn die Mithilfe die Überlebenschance des einzelnen Welpen erhöht, bzw. mehr Welpen überleben als ohne Helfersystem. Auch der momentane Verzicht auf eine eigene Reproduktion zugunsten erhöhter Chancen zu einem späteren Zeitpunkt (Übernahme der Alphaposition, Lernen von Fürsorgeverhalten etc.) kann eine erfolgreiche Fortpflanzungstaktik sein. Das altruistische Verhalten von Helfern, die ggf. nie selbst reproduzieren können, ist durch die Verwandtenselektion erklärbar: das Verhalten kommt bevorzugt verwandten Artgenossen zugute.

Neben der biologisch notwendigen Paarung zur Zeugung von Nachkommen ist die anschließende Welpenfürsorge von großer Bedeutung, damit der Nachwuchs überlebt. Denn nur Nachkommen, die sich letztendlich selbst fortpflanzen, tragen zur Fitnessmaximierung der Elterntiere und deren Verwandten bei.

Häufig wird die kommunale Aufzucht von Welpen bei Caniden als Folge des Rudellebens angesehen, das auf den Vorteilen einer gemeinsamen Jagd basieren soll. Für Rothunde wird mit der vorliegenden Arbeit jedoch der umgekehrte Ansatz angenommen: aufgrund hoher prä- und postnataler Kosten ist die Anwesenheit von Helfern obligat und damit das Rudelleben.

Gibt es ein obligatorisches Helfersystem beim Rothund?

Beim Rothund ist denkbar, dass Helfer nötig sind, um die Welpen aufzuziehen. Der mittelgroße Canide bringt verhältnismäßig viele Welpen zur Welt. Bis zu 16 Junge sind möglich. Der pränatale Kostenaufwand ist damit für die Weibchen sehr hoch.

Die Hündinnen haben mit sieben bis acht Zitzenpaaren die Möglichkeit, auch bei sehr großen Würfen, alle Welpen mit Milch zu versorgen.

Wenn mehrere Rudelmitglieder einen Beitrag zur Versorgung leisten können, würde sich das Investment der Mutter nach der Geburt verringern, was ihre Chancen auf eine weitere erfolgreiche Reproduktion im nächsten Jahr steigern könnte. Zudem würde es sich positiv auf die Überlebenschancen der Welpen auswirken. Eine derartige Fürsorge könnte direkt erfolgen, wenn auch nicht gebärende Weibchen laktierten und wenn mehrere Mitglieder die Welpen wärmen, säubern und ihnen feste Nahrung bringen. Indirekte Fürsorge könnten das Bewachen der Höhle und der Umgebung darstellen, sowie das Aufpassen auf die Nachkommen, wenn die Welpen die schützende Höhle verlassen.

Es ist denkbar, dass eine Koevolution vom Verbleib von Nachkommen im Rudel über das Erreichen der Geschlechtsreife hinaus aus Gründen des Nahrungserwerbs (Jagd im Rudel etc.) und der kommunaler Aufzucht stattgefunden hat. Ggf. war durch die Jagd und das Rudelleben zunächst die Versorgung größerer Würfe möglich. Genetisch bedingte, große Würfe wiederum könnten letztendlich irgendwann zu einer obligatorischen Aufzucht mit Helfern geführt haben.

Im Zoo ist das Nahrungsangebot konstant. Auch andere im Freiland wirksame Faktoren wie Feinde und Seuchen sind im Zoo nicht existent. Die Rudelgrößen und die Geschlechterverhältnisse variieren jedoch von Einrichtung zu Einrichtung, so dass diese Einflussgrößen unter sonst gleichen Bedingungen getestet werden können.

Hypothese: Das Leben im Rothundrudel ist heute eine Folge der obligat gewordenen kommunalen Aufzucht und die Rudeljagd lediglich eine Konsequenz davon.

Treffen diese Vermutungen zu,

- ◆ dürften trotz optimaler Nahrungsangebote nur eine Hündin, die dominanteste, Junge werfen. Ansonsten wäre auch das Töten konkurrierender Würfe durch die Alphahündin anzunehmen. Es könnte aufgrund der hohen Kosten je Rudel durchschnittlich nur ein Wurf geboren bzw. aufgezogen werden.
- ◆ sollten Rudel, die nur aus zwei Tieren bestehen, überhaupt nicht reproduzieren oder wenn, dann durchschnittlich weniger Welpen aufziehen können als solche mit drei Tieren oder mehr Mitgliedern.

Um nur einen Wurf entstehen zu lassen, sollte die Alphahündin weitere Hündinnen an der Fortpflanzung hindern.

Hypothesen: Es gibt beim Rothund eine Reproduktionsunterdrückung. Die Alphatiere haben das Reproduktionsmonopol. Alle geschlechtsreifen Tiere im Rudel sind während der Paarungszeit potenziell fortpflanzungsfähig. Es werden alle geschlechtsreifen Weibchen läufig. Die Alphahündin verhindert bei ihnen den Deckakt.

Treffen die Hypothesen zu,

- ◆ sollten alle geschlechtsreife Weibchen Anzeichen einer Läufigkeit zeigen.
- ◆ sollte die Alphahündin aggressiv gegen weitere Weibchen vorgehen, wenn der Rüde bei ihnen Paarungsvorspielverhalten zeigt und so Kopulationen verhindern.

Besonders wichtig wäre für die Alphahündin, die herannahende Läufigkeit der Weibchen im Rudel detektieren zu können. Auch für den Alpharüden ist die Erkennung der Läufigkeit wichtig. Er sollte nicht nur selbst decken, sondern zu diesem Zeitpunkt geschlechtsreife Männchen am Deckakt hindern.

Caniden besitzen um den Anus Perianaldrüsen und Analbeutel, die Sekrete absondern. Es ist anzunehmen, dass wie bei anderen Caniden der Kot, Urin und Sekrete beim Rothund Informationen über das individuelle Tier, sein Geschlecht und bei Weibchen über die Paarungsbereitschaft bzw. ggf. eine Trächtigkeit enthalten.

Hypothese: Urin, Kot und Körpersekrete enthalten beim Rothund Informationen über das individuelle Tier, sein Geschlecht und seinen Fortpflanzungsstatus.

Treffen diese Vorhersagen zu, sollte

- ◆ die Zahl der geruchlichen Prüfungen sowie das Belecken der Anogenitalregion besonders beim Kennenlernen von Rothunden, bei der Rudelbildung, beim Aufbau einer Paarbindung und im Präöstrus, Östrus und zur Trächtigkeitsphase auftreten;
- ◆ die Alphahündin häufiger das zweite östrische Weibchen als den Rüden an der Geschlechtsöffnung geruchlich prüfen und belecken.

Ist der Wurf geboren, so wird das Muttertier umso mehr entlastet, je mehr Investment von den anderen Rudelmitgliedern geleistet wird. Dabei sollte z. B. nicht nur das Muttertier mit Nahrung versorgt werden, sondern direktes Investment an den Welpen gezeigt werden.

Hypothesen: Alle Rudelmitglieder beteiligen sich an der Aufzucht. Es gibt dabei alters- und/oder geschlechtsabhängig verschiedene Aufgaben.

Treffen die Hypothesen zu, sollten

- ◆ sich die Geschlechter und Altersklassen bei der Welpenfürsorge unterscheiden.
- ◆ das Pflegeverhalten des Muttertieres abnehmen, während das der Artgenossen zunimmt.
- ◆ ggf. mehrere Weibchen lactieren, auch wenn sie selbst nicht geworfen haben.

Der Verzicht auf die eigenen Fortpflanzung unter Aufzucht verwandter Nachkommen steigert die indirekte Fitness der Helfer. Neben der Möglichkeit, ggf. später die Alphaposition im Rudel einnehmen zu können, könnte das Helfen dann Vorteile für den Helfer bringen, wenn die Welpenfürsorge zu einem Teil gelernt werden müsste. Erfahrungen bei der Aufzucht von verwandten Welpen würden dann die Überlebenschancen der späteren, eigenen Nachkommen des ehemaligen Helfers erhöhen.

Hypothesen: Rothunde lernen zu einem Teil, wie man Welpen aufzieht. Durch Erfahrung verbessert sich ihr Umgang mit Jungen.

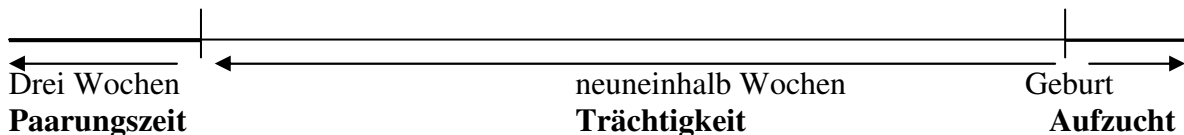
Treffen die Hypothesen zu,

- ◆ sollte das Muttertier bzw. Rudelmitglieder nach der ersten Aufzucht wesentlich ruhiger sein und länger bei den Welpen liegen, statt bei jeder Störung die Welpen zu verlassen.
- ◆ sollte nach einer erfolgten Aufzucht im folgenden Jahr weniger Fehlverhalten auftreten.
- ◆ sollte die Zahl der Welpentransporte sinken und sich das Trageverhalten verbessern.

2. Methodik Reproduktion und Jungtieraufzucht

Beobachtungszeitraum

Zur besseren Übersicht wurde die Beobachtungszeit in die Phasen **Paarungszeit**, **Trächtigkeit** und **Aufzucht** wie folgt unterteilt.



Die Trächtigkeit wird mit 63 bis 70 Tagen angegeben. Zur Festlegung der Trächtigkeitsphase wurden deshalb neuneinhalb Wochen vor dem Geburtstermin als „Trächtigkeitsphase“ eingeteilt, unabhängig ob darin noch Kopulationen vorkamen oder nicht. Da Hündinnen bis zu drei Wochen vor der Hitze Anzeichen für die Läufigkeit zeigen, wurde als Paarungszeit diese Zeit ab Jahresbeginn bis zur Trächtigkeitsphase benannt.

	Block	Datum	Stunden
<u>2002 Schwerin</u>			
Paarungszeit:	I	05.01. – 27.01.02	77,0 h
Trächtigkeit:	II	28.01. – 07.04.02	242,5 h
Aufzucht:	III a	08.04. – 21.04.02 (2 Wochen)	68,0 h Außenbeobachtung 292,0 h Wurfboxaufnahmen
	III b	22.04. – 30.05.02 (5 Wochen)	121,0 h Außenbeobachtung 292,0 h Wurfboxaufnahmen
<u>2002 Magdeburg</u>			
Aufzucht I:	I	03. – 30.06.02	84,5 h
<u>2003 Schwerin</u>			
Trächtigkeit:	I	05.02. – 30.03.03	166,0 h
Aufzucht I	II a	31.03. – 01.06.03 (2 Wochen)	53,0 h Außenbeobachtung 120,0 h Wurfboxaufnahmen
	II b	31.03. – 01.06.03 (6 Wochen)	120,5 h Außenbeobachtung 384,0 h Wurfboxaufnahmen
Aufzucht II	III	03.06. – 20.07.03 (5 Wochen)	97,0 h Außenbeobachtung
<u>2004 Schwerin</u>			
Aufzucht		09.04. - 09.05.04	24,0 h Wurfboxaufnahmen ad libitum Beobachtungen

Datennormierung

Zur Ermittlung der Verhaltenshäufigkeit pro Stunde wurden bei folgenden Themen nur die Außenbeobachtungszeiten verwendet:

- ◆ Futterbetteln der Welpen
- ◆ Spielverhalten der Welpen
- ◆ Locken
- ◆ Aggressions- und Imponierverhalten gegen Welpen, Personen und Haushunde

Bei den übrigen Themen wurde mit der Summe der Außen- und Videozeiten normiert, da ein Hauptanteil der Verhaltensweisen auch in den Wurfhöhlen stattfand:

- ◆ Welpenkörperpflege
- ◆ Futterzutragen
- ◆ Welpentransport
- ◆ Glockenlaute

Die Normierung erfolgte je nach Thema wochenweise oder nach Beobachtungsblock.

Vorbemerkung zur Reproduktion und Aufzucht

In Magdeburg waren die Welpen von Hand aufgezogen worden und lebten als Welpengruppe in einem an die Anlage der Elterntiere angrenzenden Gehege. Die Geburt, Welpenfürsorge und weitere Interaktionen fanden vor dem Beobachtungszeitraum in Magdeburg statt. Außer Imponierverhalten und Lautgebung zwischen den adulten Tieren und den Welpen konnten daher im Beobachtungszeitraum keine Daten zur Interaktion von Adult- und Jungtieren gewonnen werden. Sämtliche Daten zur Reproduktion, Geburt und Welpenfürsorge beziehen sich daher auf die Schweriner Tiere. Welpenverhalten wurde sowohl in Schwerin als auch in Magdeburg protokolliert. 2004 wurde nur das Geburtsverhalten gefilmt, sowie alle drei Tage abends für 1,5 Stunden Höhlenaufzeichnungen gemacht. Tags wurden ad libitum Beobachtungen protokolliert.

2.1 Fortpflanzung

2.1.1 Geruchliche Prüfung von Artgenossen

2.1.1.1 Geruchliche Prüfung der Anogenitalregion

Aufgrund der räumlichen Nähe konnte bei den Weibchen außerhalb der Läufigkeit nicht immer zweifelsfrei zwischen dem Beriechen des Anus und der Vulva unterschieden werden. Unter Anogenitalregion wird deshalb bei den Weibchen sowohl die Analzone als auch die Öffnung der Geschlechtsorgane verstanden. Wenn nicht anders angegeben, bezieht sich die Angabe bei den Weibchen deshalb immer auf die Analzone und Vulva.

War eine Unterscheidung möglich, wird die Analzone und die Vulva bzw. das männliche Geschlechtsteil explizit erwähnt.

Notiert wurde, von wem das Verhalten ausging und an wen es sich richtete.

2.1.1.2 Belecken der Anogenitalregion

Notiert wurde, wer wen beleckt.

2.1.2 Paarungsverhalten

Notiert wurden Paarungsaufforderungsverhalten, Aufreiten und ob es zum Hängen kam.

2.1.3 Trächtigkeit und Gesäugeentwicklung

Notiert wurde das Verkahlen und den Schwellungszustand der Gesäugeleiste. Auch auffällige Einzelereignisse wurden protokolliert.

2.1.4 Fragebogen zum Fortpflanzungsverhalten

Es wurden neben den zoologischen Gärten, in denen die Beobachtung erfolgte, d. h. Magdeburg und Schwerin, weitere Halter von Rothunden jedes Jahr kontaktiert. Damit sollte das Reproduktions- und Aufzuchtverhalten anderer Rudel, mit gleichen und verschiedenen Geschlechterverhältnissen, erfasst werden. Erfasst wurden die Jahre 1996 bis 2004. Mehrfachnennungen waren möglich.

Inhalt des Fragebogens war:

- ◆ Geschlechter- und Verwandtschaftsverhältnisse der Tiere im Rudel;
- ◆ ob Hierarchien vorhanden sind innerhalb/zwischen den Geschlechtern;
- ◆ Anzeichen einer Läufigkeit; Hüteverhalten von paarungsbereiten Partnern;
- ◆ Wer deckt wen und wie viele Würfe gibt es?
- ◆ Wer leistet weiteres Investment wie Futter zutragen, Bewachen etc.?

Die Antworten erfolgten nach dem „multiple choice“ Verfahren, wobei jeweils verschiedene Geschlechter, Tiere verschiedenen Alters (subadulte, adulte) und Rangs (Alphatier/nicht Alphatier) als Antwort angekreuzt werden konnten.

2.2 Welpenfürsorge

2.2.1 Geburten

2002 brachte die Alphahündin „Nina“ drei Welpen am 10. April zur Welt.

Zwei davon – beides Steißgeburten – verstarben noch in derselben Nacht.

Der dritte Welpe starb nach sieben Wochen an einer Infektion.

2003 warf die Alphahündin „Nina“ am 31. März abends 4,3 Welpen.

2004 gebar die Alphahündin am 09. April 4,2,5 Welpen. Fünf starben im Lauf des Tages.

2.2.2 Säugen

Gezählt wurde, wie oft der Welpe am Gesäuge aktiv war. Als Indizien wurden Milchtritt, rhythmisches Atmen und das Verstummen von Meckerlauten genommen. Das Verfahren ist nicht geeignet, um einwandfrei festzustellen ob wirklich getrunken, bzw. Milch geschluckt wurde. (Ein Welpe zeigte z. B. Milchtritt, Saugbewegung und rhythmisches Atmen, er schlief dabei jedoch völlig allein in der Höhle ohne Adulttier).

Häufig befand sich 2002 der einzelne Welpe nicht sichtbar zwischen den Hinterbeinen der Weibchen, so dass keine Aussagen gemacht werden konnten.

2.2.3 Welpenkörperpflege

Notiert wurde, welcher Körperteil des Welpen beleckt wurde. Möglich waren Fang, Kopf, Rücken, Anogenitalregion und „Sonstiges“ (Bauch, Ohr, Rute, Pfoten etc.). War es nicht eindeutig erkennbar, wurde „nicht sichtbar“ vermerkt. Es gab zwei Kategorien:

- ◆ „Sec.“ Lecken erfolgt bis zu fünf Sekunden lang.
- ◆ „Int.“ Intensives Belecken dauerte mehr als fünf Sekunden.

2.2.4 Futterzutragen

Futterzutragen erfolgte entweder in die Wurfgelegenheit, in der sich teils der Welpe allein, teils mit einem Adulttier zusammen aufhielt, oder zu einem Adulttier oder zu Welpen außerhalb der Höhle.

Das Eintragen von Fleisch mit anschließendem Vergraben in der Wurfkiste, dem Verzehr durch das Tier selbst (Eigenbedarf) und das sofortige Wiederverlassen der Wurfhöhle mit dem Nahrungsstück wurde nicht als Futterzutragen gewertet.

2.2.5 Futterhorten

Erfasst wurde, wer den Nahrungshort anlege, und wer ihn leerte. Es wurde notiert, was vergraben wurde: unzerkaute, im Fang transportierte Nahrung oder vorgewürter Mageninhalt. Es wurde erfasst, wie viele Minuten nach der Fütterung das Versteck angelegt wurde und wie viel Zeit bis zur Leerung verging.

2.2.6 Welpentransportverhalten

Als Transport wurde eingestuft, wenn der Welpen gegriffen wurde, mit den Pfoten den Bodenkontakt verlor und nicht wieder an exakt derselben Stelle abgesetzt wurde.

Transportverhalten wurden vom mitgeschriebenen Tagesprotokoll, aus Außenvideos und Wurfboxvideos entnommen. Um ein Eintragen in die Höhle nicht doppelt zu zählen bzw. Werte wie „Ziel und Verhalten nach dem Transport“ zu ergänzen, wurden Außen- und Wurfboxvideos sowie das Tagesprotokoll abgeglichen. Protokolliert wurde:

- an welchem Körperteil der Welpen getragen wurde.

War dies nicht zu sehen, wurde „nicht sichtbar“ vermerkt.

- die Lautgebung des Welpen beim Transport:

◆ still ◆ schreit ◆ keine Angabe ◆ tot

- das Ziel des Transports:

◆ „in Wurfgelegenheit umher“ ◆ „Eintragen in Wurfgelegenheit“
 ◆ „zu Liegeplatz im Gelände“ ◆ „sofortiger neuer Transport“
 ◆ „Zutragen zu anderem Adulttier“ ◆ „Sonstiges“

War das Ende des Transports nicht zu beobachten, wurde ◆ „nicht sichtbar“ vermerkt.

- das Verhalten des tragenden Tieres nach dem Transport:

◆ „Ablegen zum Welpen“ ◆ „Stehen beim Welpen“ ◆ „sofort gehen“
 ◆ „Eingang gehört“*
 ◆ „weiterhin liegen“ (z.B. beim Umbetten von Welpen innerhalb der Höhle)

Wurde das Verhalten nicht beobachtet, wurde es mit ◆ „nicht sichtbar“ vermerkt.

* Die Kategorie „Eingang gehört“ bezieht sich auf die Tonaufnahmen der Wurfboxvideos.

Der Rüde ist an seinen Winseltönen eindeutig zu erkennen. Nachdem er einen Welpen aus der Wurfbox transportiert hatte, war er dann am Höhleneingang zu hören. (Außenbeobachtungen zeigten, dass er sich oft am Eingang ablegt und Wache hält). Da kein Sichtbeweis vorlag, sondern nur die Tondaten zu Verfügung standen, wurde dies unter „Eingang gehört“ und nicht als „Ablegen zum Welpen“ bzw. „nicht sichtbar“ vermerkt.

Der Transport toter Welpen wurde im Jahr 2002 einbezogen in die Daten der Transportsumme („Summe Transporte“ und „Summe gegriffen je Körperteil“), des Transportzieles und des Verhaltens der tragenden Tiere nach dem Transport. Alle Tabellen und Grafiken, die sich auf die Lautgebung der Welpen beim Transport bzw. dem Vergleich „Tragen mit richtigem versus falschem Griff“ beziehen, enthalten nur Werte transportierter, lebender Jungtiere.

Die Daten „nicht sichtbar“ an welchem Körperteil getragen wurde, sind nur in der Gesamtsumme, unter „Ziel des Welpentransports“ und beim „Verhalten nach dem Transport“ 2002 und 2003 enthalten.

Alle anderen Themen wie „Lautgebung beim Transport“ und „richtiger versus falscher Tragegriff“ enthalten nur Daten bei denen der Tragegriff gesehen wurde.

2.2.7 Locken

Locken wurde durch das rhythmische, laute Lockwinseln der Adulttiere identifiziert.

Gelockt werden konnten Welpen: ♦ „aus der Höhle“ ♦ „zu Nahrung oder Wasser“
♦ „weg von Gefahr“ ♦ „allgemein zum lockenden Tier“

2.2.8 Imponier- und Aggressionsverhalten

Imponierverhalten gegen Personen und Haushunde wurden anders als unter 2.1.3.1 (S. 24) angegeben jeweils ohne Körperkontakt durchgeführt.

Imponierverhalten gegen Welpen konnte vor ihnen, ohne Körperkontakt mittels Vorderbeinstemmen, und Drohbuckeln bei erhobener Rute, aber auch mit Körperkontakt („Stehen- auf“, „Stehen-über“, Beißen etc.) durchgeführt werden. Es wurde hier nicht zwischen Einschüchterungsverhalten (siehe 2.1.3.1) und Imponierverhalten unterschieden.

a) gegen Welpen: Es wurde unterschieden zwischen:

- aktiven Welpen, die mit ihrem Verhalten eine Reaktion bei den Erwachsenen auslösten (durch „Saugen“, „Futterbetteln“, „Beißen“, „Spielaufforderungen“ oder „Aggressionen von Welpen gegen Welpen“) und
- passiven Jungen, die aktiv vom erwachsenen Tier aufgesucht wurden.

b) gegen Personen: Vermerkt wurde, ob es sich um den Hunden bekannte Personen (Tierärztin, Zooinspektor und Protokollantin) oder um unbekannte Menschen handelt.

Als Reaktionen waren möglich:

- ♦ „Beobachten“ (das Tier stand dabei) ♦ „Imponieren“
- ♦ „Mitlaufen“ (der Wildhund lief im Gehege auf Höhe der Person mit)
- ♦ „Akustisch Warnen“ (Knurren und ggf. Warnschrei) ♦ „Angriff“

c) gegen Haushunde: Es waren die selben Reaktion wie gegenüber Personen möglich.

2.3 Welpenverhalten

2.3.1 Welpenentwicklung

Protokolliert wurden allgemeine Veränderungen des Verhaltens und neu hinzugekommene Verhaltensweisen mit dem Datum, an dem sie das erste Mal beobachtet wurden.

2.3.2 Glockenlaute der Welpen

Notiert wurde, ob der Welpen allein (ggf. mit weiteren Welpen, jedoch ohne Adulttier) oder bei mindestens einem erwachsenen Tier war, wenn er diese Laute von sich gab.

Glockenlaute kranker Welpen wurden gesondert gezählt. Als Reaktionen waren möglich:

- ♦ „Zuwenden“ (wenn das erwachsene Tier beim Welpen lag) ♦ „Hinlaufen“
 - ♦ „Antworten mit Winseln“ ♦ „Antworten mit Glockenlauten“ ♦ „nicht sichtbar“
- War keine Reaktion zu beobachten, wurde dies unter „keine Reaktion“ vermerkt.

2.3.3 Futterbetteln der Welpen

Notiert wurde, an wen sich das Futterbetteln richtete und in welchem Kontext.

Es war möglich: ♦ „um Futter“ ♦ „spielerisch“ ♦ „Begrüßung“ ♦ „Sonstiges“

Futterbetteln um Nahrung wurde als solches gezählt, wenn das Verhalten eine halbe Stunde vor bzw. bis eine Stunde nach der Fütterung gezeigt wurde bzw. wenn es an ein gerade fressendes Tier angetragen wurde oder dieses Tier gerade Nahrung trug. Trat es im

Spiel oder beim Begrüßen auf, wurde es entsprechend vermerkt. Konnte kein eindeutiger Bezug erkannt werden, wurde es der die Kategorie „Sonstiges“ zugeordnet. Vermerkt wurde auch, ob ein Vorwürgen von Nahrung erfolgte.

2.3.4 Futtermalgraben der Welpen

Es wurde protokolliert, ob der blinde Welpel „Nele“ oder ein anderer Welpel ein Futtermalversteck anlegte, beroch oder leerte.

Es wurde notiert, was vergraben wurde: unzerkaute, im Fang transportierte Nahrung oder vorgewürgtel Mageninhalt. Es wurde erfasst, wie viele Minuten nach der Fütterung das Versteck angelegt wurde und wie viel Zeit bis zur Leerung verging.

Notiert wurde auch, wer den Hort leerte und was mit dem Inhalt geschah.

2.3.5 Spielverhalten der Welpen

Unterschieden wurde zwischen Balgspielen, Jagdspielen und Objektspielen.

Bei letzteren wird ein Objekt allein oder gemeinsam getragen, bzw. um seinen Besitz gerangelt. Jagdspiele bestehen aus Verfolgungsläufen.

Bei Balgspielen spielen zwei und mehr Tiere miteinander. Dabei kommt es zu Körperkontakt.

Bei Balgspielen kann auch ein Spielpartner passiv sein, z. B. wenn die Welpen auf der Mutter rutschten oder sie spielerisch bissen und an ihrer Rute zerrten.

Vermerkt wurde jeweils, wer das Spiel initiierte, ob überhaupt ein Spiel auf die Aufforderung hin erfolgte sowie ob alle aktiv spielten oder ein Tier passiv blieb.

Da bestimmtes Spielverhalten erst ab spezifischen Lebenswochen auftrat, enthielt der entsprechende Block „Aufzucht“ je Spielart verschieden viele Wochen. Es wurden Balgspiele mit 105,5 h (ab der 4. Lebenswoche), Objektspiele mit 88 h (ab der 5. Lebenswoche), und Jagdspiele mit 48 h normiert, da letztere erst ab der siebten Woche auftraten.

2.3.6 Submissives Verhalten der Welpen

Die Welpen legten sich vor Wurfgeschwister oder Adulttiere auf die Seite bzw. den Rücken. Das „Auf - die - Seite - legen“ zählt zu den submissiven Verhaltensweisen.

Notiert wurde, in welchem Kontext das Verhalten auftrat. Möglich waren:

◆ „spielerisch“ ◆ „Futtermalbetteln“ ◆ „submissiv“ ◆ „Sonstiges“

Unter „Sonstiges“ wurde alles vermerkt, was sich nicht in die ersten drei Kategorien einordnen ließ. Unter „submissiv“ wurde das Verhalten dann eingeordnet, wenn der Welpel dabei bewegungslos erstarrte, unterwürfiges Grinsen zeigte und die Ohren submissiv angelegt hatte. Trat es im Spiel oder beim Futtermalbetteln auf, wurde es entsprechend vermerkt.

2.2.7 Imponier- und Aggressionsverhalten der Welpen

Imponierverhalten äußerte sich bei den Welpen wie bei erwachsenen Wildhunden. Mit aufrechtem Gang, die Rute bis zu senkrecht erhoben und den Blick auf den Kontrahenten geheftet, nähert sich der imponierende Welpel dem Artgenossen. Es wurde nicht immer Körperkontakt aufgenommen. Bei offenen Aggressionen wurde zugebissen und teils nicht wieder losgelassen. Es konnte dabei geknurrte werden

3. Ergebnisse

3.1 Fortpflanzungsverhalten: Ist die Reproduktionsunterdrückung Fakt oder Fiktion?

Reproduktionsunterdrückung ist beispielsweise durch die Verhinderung von Kopulationen machbar. Damit dies für die Alphatiere möglich wird, sollten sie die Fortpflanzungsbereitschaft der Rudelmitglieder detektieren können. Geruchliche Kontrollen vor allem der Geschlechtsöffnungen könnten dies ermöglichen.

3.1.1 Geruchliche Kontrolle von Artgenossen

3.1.1.1 Geruchliche Prüfung der Anogenitalregion

Die Wildhunde berochen sich gegenseitig an den Genitalien und im Bereich der Analdrüsen, nachdem ein Tier Kot oder Urin abgegeben hatte, oder auch ohne erkennbaren Auslöser. Bei Caniden befinden sich zirkumanal verstärkt Duftdrüsen. Sekrete werden mit Kot, aus den Analbeuteln und bei Weibchen mit Vaginalflüssigkeit abgegeben. Auch der Urin enthält Duftstoffe, die für die Artgenossen für die Reproduktion wichtige Informationen enthalten können.

Alle bisher untersuchten Caniden-Weibchen sind nur zu bestimmten, einzelnen Tagen aufnahmefähig. Es ist anzunehmen, dass auch bei Rothunden die Detektion der Läufigkeit vergleichbar wie bei Wolf, Haushund und anderen Caniden, olfaktorisch bzw. geschmacklich geschieht.



Abb. 88: Die läufige Alphahündin beriecht das Geschlecht des Rüden. Er hat sich in gestreckter Lage auf die Seite abgelegt und verhält sich passiv. Sie hält ihre Rute verkehrt u-förmig und leicht seitlich im Bogen abgestellt, wie bei der Aufforderung zur Paarung.

Rudelneubildung im Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Von den insgesamt 166 Ereignissen entfielen auf die Hündin 76 (45,8 %), den Alpharüden 31 (18,7 %) und den zweiten Rüden 59 (35,5 %). Das Verhalten fand am häufigsten zwischen den Alphas statt. Der zweite Rüde orientierte sein Verhalten vor allem auf die Hündin. Von den insgesamt beobachteten 166 geruchlichen Prüfungen der Anogenitalregion eines Artgenossen fanden 84,9 % (n = 141) im Block I, beim Kennenlernen, statt und 9,6 % (n = 16) im Block II (Abb. 89). Insgesamt 92,2 % der beobachteten Fälle fanden zwischen Tieren verschiedenen Geschlechts statt (n = 153).

Hündin: „Dorre“ beroch insgesamt 75 mal den Alpharüden am Anus und einmal am Geschlecht. Den zweiten Rüden prüfte sie nie an diesen Stellen geruchlich. 88,0 % (n = 66) entfallen auf den Block I, beim Kennenlernen der Tiere.

Alpharüde: „Alex“ beroch die Hündin insgesamt 28 mal in der Anogenitalregion. 67,9 % der Fälle entfallen auf den Block I. Insgesamt dreimal beroch er den zweiten Rüden am Anus. Ein Ereignis fand im Block II und zwei im Block III statt. Bei einem der zwei Fälle zwischen den Rüden im Block III war die Hündin bereits verstorben.

Zweiter Rüde: „Fossi“ beroch die Anogenitalregion der Hündin insgesamt 49 mal, alle Beobachtungen fanden im Block I statt. Den Alpharüden beroch er neunmal im Block I und einmal im Block II. Danach wurde er nicht mehr dabei beobachtet. Nur einmal wurde dabei der Anus berochen, die anderen Verhaltensweisen richteten sich auf die Geschlechtsöffnung.

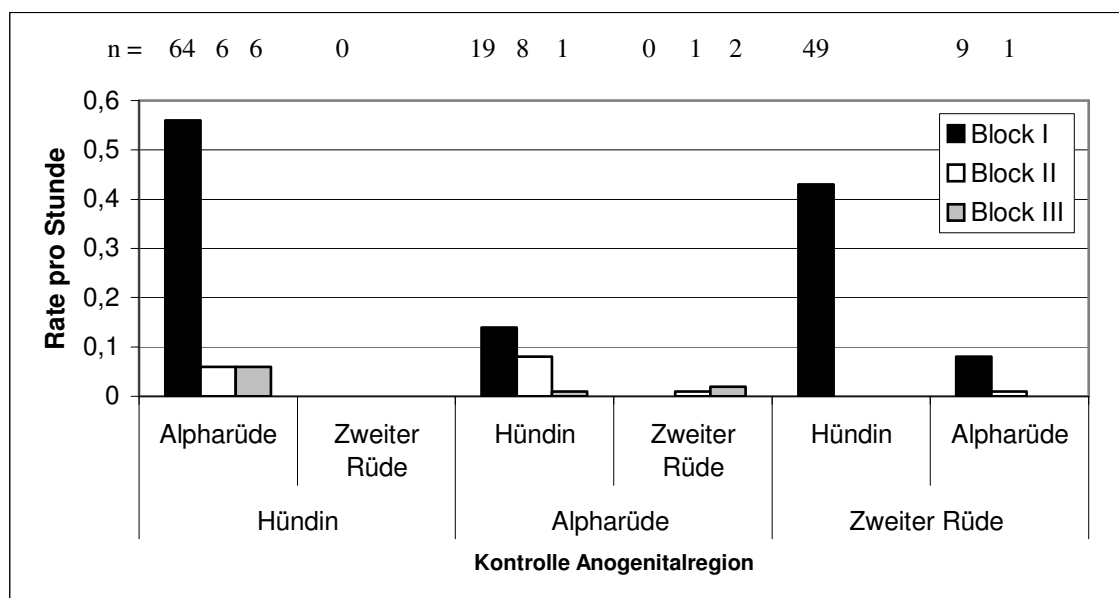


Abb. 89: Geruchliche Prüfung der Anogenitalregion (Genitalien und Anus) im Kleingehege 2001 in Schwerin.

Rudelneubildung in der Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Von den insgesamt 138 Ereignissen entfielen auf die Alphahündin 55 (40,7 %), die zweite Hündin 47 (34,1 %), den Alpharüden 25 (18,5 %) und den zweiten Rüden 11 (8,0 %).

Während die Alphahündin ihren Partner bevorzugte, zeigte der Alpharüde keine eindeutige Präferenz ihr gegenüber. Die zweite Hündin richtete das Verhalten an beide Rüden. Der zweite Rüde prüfte geruchlich die Weibchen häufiger als den dominanten Rüden.

Beide Weibchen unterschieden sich signifikant im prozentualen Anteil der Orientierung auf andersgeschlechtliche Artgenossen ($p < 0,02$, G-Test). Die Rüden unterscheiden sich dagegen nicht signifikant voneinander. Nur der Alpharüde und die zweite Hündin zeigten mehrfach beim Kennenlernen Naso-Anogenital-Riechen an Artgenossen im Block I. Es zeigt sich keine allgemeine Tendenz, z. B. eine Zunahme zur Paarungszeit hin (Abb. 90).

Alphahündin: „Nina“ beroch ihre Schwester „Tanja“ insgesamt viermal, den Alpharüden „Alex“ 45 mal und den zweiten Rüden „Fossi“ sechsmal. Im ersten Block, Block IV, zeigte sie das Verhalten gegenüber keinem Artgenossen. Im folgenden Block wurde sie 20 mal beobachtet, wobei 13 Ereignisse auf den Alpharüden entfallen. Im Block VI trat bei ihr das Verhalten noch 16 mal auf, 14 mal war es dabei auf den Alpharüden orientiert. Im letzten Block wurde sie 19 mal beim Beriechen der Anogenitalregion ihrer Artgenossen beobachtet. Dabei war das Verhalten 18 mal auf den Alpharüden ausgerichtet. Insgesamt richtete sie das Verhalten in 81,8 % der Fälle (n = 45) auf den Alpharüden. Allgemein richtete sie 92,7 % aller Verhaltensweisen auf Rüden gegenüber 7,3 % an ihre Geschlechtsgenossin.

Zweite Hündin: Sie beroch die Alphahündin „Nina“ insgesamt zwölfmal in der Analzone, den Alpharüden 18 mal am Anus und den zweiten Rüden 17 mal (davon 16 mal am Anus und einmal an den Genitalien). Es entfallen auf den Alpharüden 38,3 % und auf den zweiten Rüden 36,2 % der Fälle. Die Werte des Beriechens ihrer Schwester nehmen über den Beobachtungszeitraum zu, beim Alpharüden ebenfalls, jedoch fällt der Wert nach dem Block VI stark ab (Abb. 90). Den zweiten Rüden beroch sie im Block IV am häufigsten von allen drei Artgenossen. Der Wert fällt bei ihr auf den Block V hin ab. Danach beroch sie den zweiten Rüden nicht mehr am Anus. Insgesamt richtete das zweite Weibchen 74,5 % der Verhaltensweise an männliche Tiere und 25,5 % an ihre Geschlechtsgenossin.

Alpharüde: Die Alphahündin wurde von ihm insgesamt zehnmal in der Anogenitalregion geruchlich geprüft, die zweite Hündin sechsmal und der zweite Rüde neunmal.

Gegenüber der Alphahündin zeigte er das Verhalten am häufigsten im Block IV und V, bei der zweiten Hündin im Block V (im Block IV zeigte er das Verhalten gegen das zweite Weibchen nicht).

Seinen Geschlechtsgenossen prüfte er nur in den ersten beiden Beobachtungsblocks vier- bzw. fünfmal, jeweils in der Analzone. Der Rüde richtete 64,0 % seines Verhaltens an Weibchen und 36,0 % an seinen Geschlechtsgenossen.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten insgesamt elfmal, wobei er es viermal an die Alphahündin, sechsmal an die zweite Hündin und einmal an den Alpharüden orientierte.

Im ersten Block des Kennenlernens, Block IV, beroch er nur die zweite Hündin. Sämtliche weiteren Ereignisse fanden nur im Block V statt, danach beroch er keinen Artgenossen mehr in der Anogenitalregion. Er orientierte 90,9 % seines Verhaltens (n = 10) auf Weibchen.

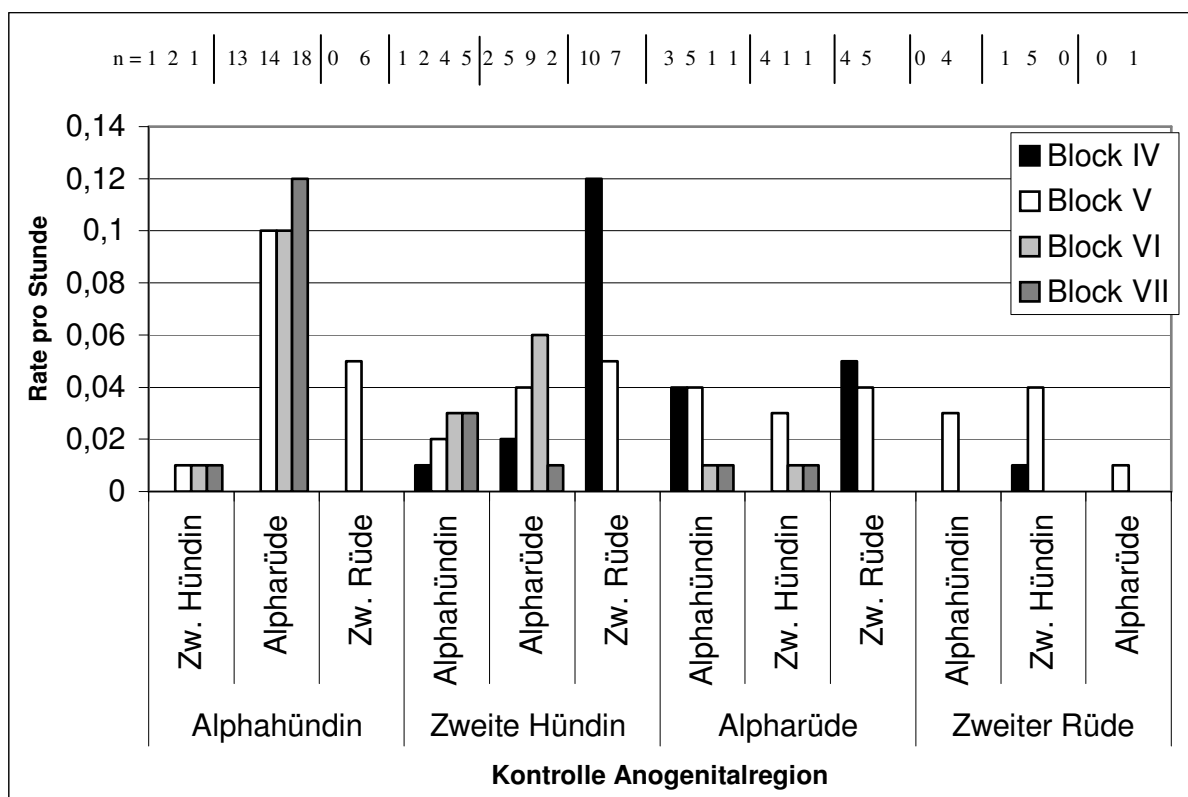


Abb. 90: Stündliche Rate der geruchlichen Prüfung der Anogenitalregion der Artgenossen in Schwerin 2001.

Rudelumbildung 2002 in Magdeburg: 2,1 Rothunde

Das Verhalten wurde nur von Alphaspielen gezeigt und fast ausschließlich an den Partner orientiert. So entfallen von den insgesamt 76 beobachteten Ereignissen 94,7 % (n = 72) auf das Alphapaar. Auffällig ist, dass im Block I nur 21,1 % (n = 16) der Beobachtungen auftraten und 78,9 % (n = 60) im Block II.

Das Herausnehmen des zweiten Rüden aus dem Rudel hatte demnach einen großen Einfluss auf das Alphapaar (Abb. 91).

Hündin: „Lena“ beroch die Anogenitalregion des Alpharüden insgesamt 45 mal, 86,7 % davon entfallen auf Block II, in dem der zweite Rüde abgesperrt war. In 17 Fällen beroch sie sein Geschlecht, 28 mal die Analzone.

Den zweiten Rüden beroch sie insgesamt viermal, wobei dreimal die Analregion geprüft wurde.

Alpharüde: „Monster“ prüfte die Anogenitalregion der Hündin insgesamt 27 mal. 77,8 % der Fälle traten im Block II auf.

Den zweiten Rüden „Fernando“ beroch er nie an diesem Körperteil (Abb. 91).

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten nicht.

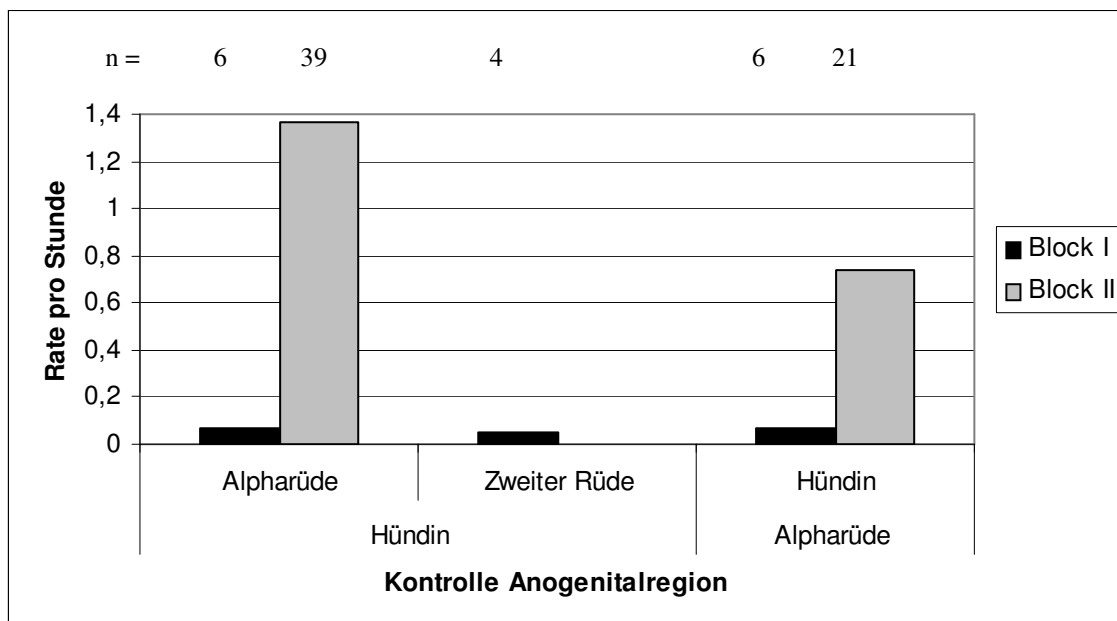


Abb. 91: Stündliche Rate des Beriechens der Anogenitalregion von Artgenossen in Magdeburg 2002. Im Block II war der zweite Rüde aufgrund von Beschädigungskämpfen durch das Alphapaar dauerhaft in einem benachbarten Gehege vom Alphapaar getrennt untergebracht. Naso-anales Beriechen konnte in diesem Zeitraum nur zwischen dem Alphapaar auftreten.

Reproduktionsjahr 2002: 1,2 Rothunde

Das Verhalten wurde 180 mal beobachtet. Die Alphahündin zeigte es 76 mal (42,2 %), die zweite Hündin 79 mal (43,0 %) und der Rüde 25 mal (13,9 %). Beide Weibchen prüften häufiger den Rüden als die Schwester geruchlich (Abb. 92).

Die Alphahündin zeigte das Verhalten gegen beide Artgenossen am häufigsten in der Paarungszeit. Die zweite Hündin dagegen während der Trächtigkeitsphase. Der Rüde bevorzugte die Alphahündin in der Paarungszeit, während der Trächtigkeitsphase beroch er dagegen leicht häufiger die zweite Hündin.

Alphahündin: „Nina“ prüfte insgesamt neunmal die Anogenitalregion ihrer Schwester geruchlich. Zwei Fälle fanden während der Paarungszeit statt, sechs während der Trächtigkeitsphase der Alphahündin. Insgesamt fiel die Rate im Jahresverlauf ab.

Den Rüden beroch die Alphahündin insgesamt 67 mal (davon achtmal am Geschlecht, ansonsten zirkumanal). 68,7 % der Fälle (n = 46) wurden während ihrer Trächtigkeit beobachtet. Während der Paarungszeit zeigte sie das Verhalten 19 mal. Insgesamt richtete sie 88,2 % ihres Verhaltens gegen andersgeschlechtliche Artgenossen.

Zweite Hündin: „Tanja“ beroch die Alphahündin insgesamt 14 mal in der Afterregion. Die meisten Ereignisse (n = 10) entfielen auf die Trächtigkeitsphase. Den Rüden beroch sie insgesamt 65 mal, das Maximum mit n = 54 Ereignissen lag ebenfalls in der Trächtigkeitsphase der Alphahündin. Elfmal beroch sie dabei sein Geschlechtsorgan und 43 mal die Analzone. Danach wurde das Verhalten von ihr nicht mehr ausgeübt.

Insgesamt richtete sie 82,3 % des Verhaltens auf andersgeschlechtliche Artgenossen.

Alpharüde: „Alex“ prüfte die Anogenitalregion der Alphahündin viermal während der Paarungszeit und siebenmal in der Trächtigkeitsphase (Abb. 92). Während der Aufzucht zeigt er an ihr das Verhalten nicht. Bei der zweiten Hündin prüfte er insgesamt vierzehnmal die Anusregion geruchlich. Das Maximum mit n = 9 Ereignissen lag in der Trächtigkeitsphase.

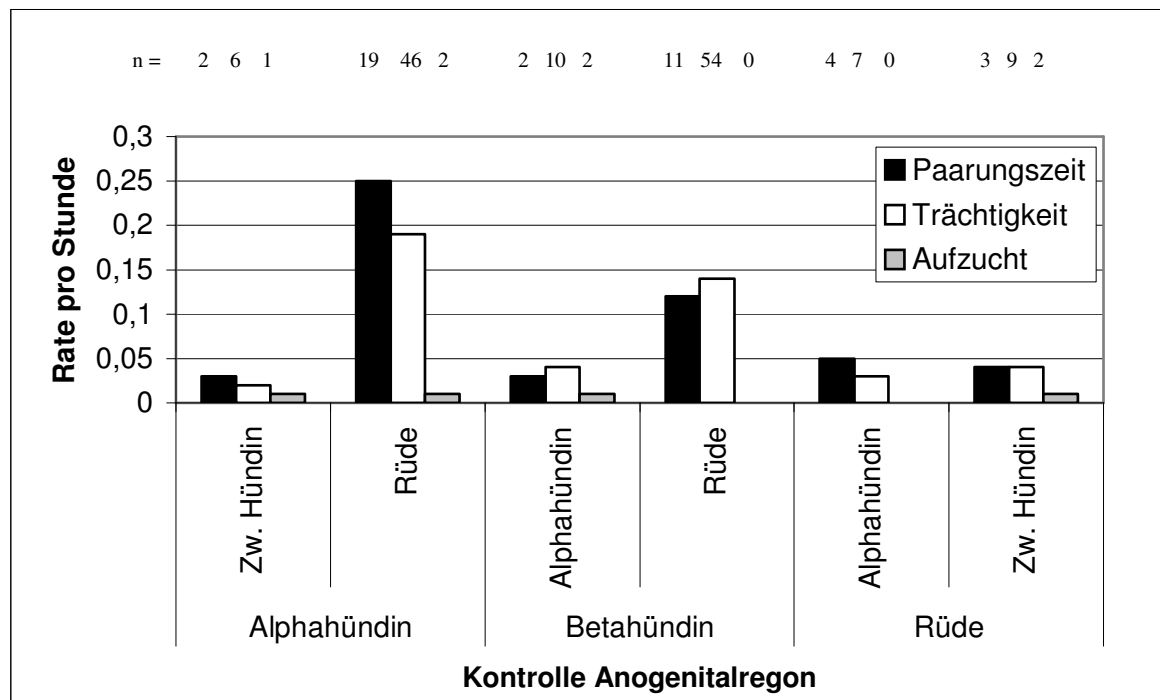


Abb. 92: Stündliche Rate des Beriechens der Anogenitalregion von Artgenossen in Schwerin 2002.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Beide Weibchen berochen die Anogenitalregion einer Geschlechtsgenossin seltener als die des Rüden. So orientierte die Alphahündin 79,5 % ihres Verhaltens auf den Rüden und die zweite Hündin 83,9 %. Beide Weibchen zeigten das Verhalten nur in der Trächtigkeitsphase (Abb. 93). Das Verhalten des Rüden fand ebenfalls hauptsächlich in der Trächtigkeitsphase statt.

Alphahündin: Sie zeigte das Verhalten achtmal an ihrer Schwester (wobei viermal ein Riechen eindeutig an der Vulva beobachtet wurde) und 31 mal am Rüden. Vier Ereignisse waren auf das Geschlecht des Rüden orientiert, die übrigen Fälle auf die Analzone.

Das Verhalten führte sie nur während der Trächtigkeitsphase, nicht aber während der Aufzucht durch.

Zweite Hündin: Sie beroch die Artgenossen ebenfalls nur in der Trächtigkeitsphase. Die Anogenitalregion der Alphahündin wurde von ihr fünfmal (dreimal die Analzone und zweimal eindeutig die Vulva), die des Rüden 26 mal geruchlich geprüft, wobei nur zwei Fälle am Geschlecht des Männchens vorkamen (Abb. 93).

Alpharüde: Er beroch die Alphahündin insgesamt siebenmal, ihre Schwester zweimal in der Anogenitalregion. Auf die Trächtigkeitsphase entfallen sechs Ereignisse bei der Alphahündin und eines bei der zweiten Hündin. In der Phase Aufzucht I zeigte er es einmal bei der zweiten Hündin und im Block Aufzucht II einmal beim Muttertier.

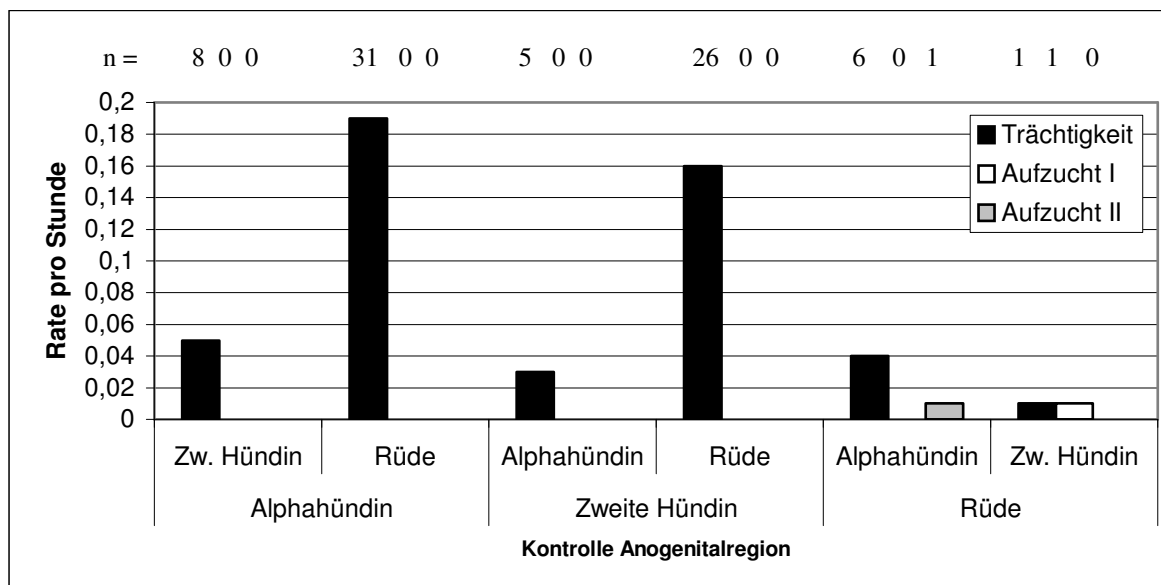


Abb. 93: Stündliche Rate des Beriechens der Anogenitalregion von Artgenossen in Schwerin 2003.

Ergebnis des naso-anales Beriechens:

In allen drei Rudeln zeigten die Alphahündinnen die höchsten Werte überhaupt.

Sie richteten es am häufigsten an ihren Partner.

Rüden zeigten das Verhalten seltener als Hündinnen. Dabei weist der rangniedrigere Rüde nicht automatisch die niedrigsten Werte unter den Rüden auf.

Der Geruch Anogenitalregion ist für die Rudelmitglieder im Jahresverlauf unterschiedlich interessant. Die häufigsten geruchlichen Kontrollen traten im Präöstrus und Östrus der Weibchen auf. Zudem trat es in den Wochen nach der Rudelbildung im Anöstrus auf.

3.1.1.2 Belecken der Geschlechtsorgane

Die Aufnahme von Duftstoffen auf die Zunge und die folgende geschmackliche Prüfung liefert ggf. den Wildhunden intensivere Informationen als es eine rein geruchliche Kontrolle vermag.

Rudelneubildung im Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Von den insgesamt beobachteten 28 Ereignissen entfallen auf die Hündin 15 und auf den Alpharüden 13. Das Verhalten wurde nur von Alphatieren gezeigt und zu 96,4 % auf ein Alphatier orientiert.

Insgesamt entfallen auf Block I (dem Kennenlernen) 85,2 % der Ereignisse.

Hündin: Sie beleckte insgesamt 14 mal die Genitalien des dominanten Rüden. 71,4 % (n = 10) entfallen dabei auf den Block I, beim Kennenlernen. Gegen den zweiten Rüden zeigte sie das Verhalten nur einmal, im Block II. Ihre eigenen Genitalien leckte sie nicht.

Alpharüde: Er leckte insgesamt 13 mal die Hündin an der Vulva, alle Ereignisse fallen auf den Block I. Den zweiten Rüden beleckte er nie.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten nie an sich und nie gegenüber einem Artgenossen.

Rudelneubildung in der Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Von den insgesamt 43 Ereignissen entfielen auf die Alphahündin 31 (72,1 %), auf die zweite Hündin sieben und auf den Alpharüden fünf. Insgesamt entfallen auf das Alphapaar 83,7 % der gezeigten Verhalten. Es wurde das jeweils andere Geschlecht bevorzugt.

Alphahündin: Sie zeigte ein Belecken der Genitalien nur gegenüber dem Alpharüden. Von den insgesamt 31 Ereignissen entfallen fünf auf den Block VI und 26 (83,9 %) auf den letzten Beobachtungsblock VII im Jahr 2001.

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten nie bei sich und nur einmal im letzten Beobachtungsblock VII bei ihrer Schwester. Den Alpharüden leckte sie insgesamt viermal, wobei zwei auf den letzten Block und je ein Ereignis auf die Beobachtungseinheiten davor entfallen. Den zweiten Rüden leckte sie zweimal, je einmal im Block IV und V. Sie orientierte das Verhalten zu 85,7 % auf Rüden.

Alpharüde: Er wurde nie beim Belecken der eigenen und nie beim Lecken der Genitalien des zweiten Rüden beobachtet. Der Alphahündin gegenüber zeigte er das Verhalten nur zweimal, einmal im Block V und einmal im letzten Block VII. Die zweite Hündin beleckte er insgesamt dreimal, alle Verhalten fanden im Block V statt. Er richtete 100 % des Verhaltens auf Weibchen.

Zweiter Rüde: Er zeigte das Verhalten nicht.

Rudelumbildung 2002 in Magdeburg: 2,1 Rothunde

Von den 34 Verhaltensereignissen wurden von der Hündin 27 gezeigt (79,4 %), vom Alpharüden sechs und vom zweiten Rüden eines. Die Alphatiere beleckten nur sich selbst und den Partner. Das Verhalten trat erst nach der Separierung beim Alpharüden auf, bei der Hündin verstärkt gegenüber ihrem Partner und erstmals an sich selbst (Abb. 94)

Hündin: Sie leckte sich insgesamt viermal selbst an der Vulva. Allein drei Ereignisse fallen in die Woche, in der der zweite Rüde das Gehege verlassen hatte (Block II a) und ein Nachbargehege bewohnte. Die Wochen danach (Block II b) zeigte sie das Verhalten nur noch einmal (Abb. 94).

Den Alpharüden beleckte sie insgesamt 23 mal. Vier Fälle fanden im Block II a statt, 16 im Block II b nach der Abtrennung des zweiten Rüden. Der zweite Rüde selbst wurde von ihr nie an den Genitalien beleckt.

Alpharüde: Er leckte sich selbst zweimal, jeweils einmal im Block I und II a. Die Hündin beleckte er zweimal, beide Male liegen im Block II a. Den zweiten Rüden leckte er nie.

Zweiter Rüde: Er leckte sich nur einmal, in der Woche der Trennung. Die Hündin und den dominanten Rüden beleckte er nie in der Anogenitalregion.

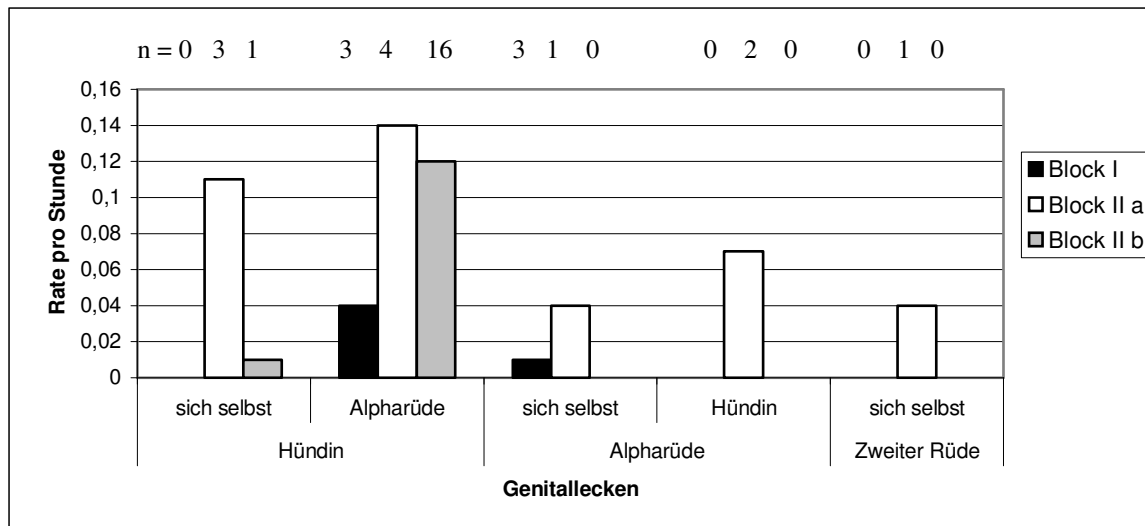


Abb. 94: Stündliche Rate des Leckens von Genitalien in Magdeburg 2002.

Reproduktionsjahr 2002 : 1,2 Rothunde

Von den insgesamt in Schwerin im Jahr 2002 beobachteten 415 Fällen, stammten 248 (59,8 %) von der Alphahündin, 112 (27,0 %) von der zweiten Hündin und 55 vom Alpharüden.

Die Alphahündin zeigt gegenüber den Artgenossen die höchsten Werte in der Paarungszeit. Die zweite Hündin leckte den Rüden im Jahresverlauf immer seltener, das Verhalten gegenüber der dominanten Hündin weist keine Tendenz auf. Der Rüde zeigte in der Paarungszeit eine Bevorzugung der Alphahündin.

Alphahündin: Sie beleckte 167 mal beobachtet ihre Vulva leckte. 81,4 % (n = 136) entfallen auf die Geburt im Block Aufzucht. In der Paarungszeit wurde sie achtmal, im folgenden Block 23 mal dabei protokolliert Sie leckte die zweite Hündin insgesamt 42 mal, wobei 13 Ereignisse in der Paarungszeit lagen, und 21 während ihrer Trächtigkeit. In der Aufzuchtphase leckte sie noch achtmal die Vulva der zweiten Hündin. Den Rüden leckte sie insgesamt 39 mal. Auf die Paarungszeit entfallen 11 Vorkommnisse (28,2 %), auf die folgende Beobachtungseinheit 23 (59,0 %). Während der Aufzucht wurde sie nur fünfmal beim Belecken des Rüden beobachtet. Die stündliche Rate fällt bei der zweiten Hündin als auch beim Rüden insgesamt von der Paarungszeit zur Aufzuchtzeit ab (Abb. 95).

Zweite Hündin: Sie beleckte sich die eigene Vulva insgesamt 14 mal, wobei nur drei Ereignisse auf die eigentliche Paarungszeit und 11 auf die Beobachtungseinheit „Trächtigkeit“ entfallen. Während der Aufzucht zeigte sie das Verhalten an sich nicht.

Sie leckte die Alphahündin 84 mal an der Vulva. 14 Ereignisse entfielen auf die Paarungszeit, 36 auf die Trächtigungsphase des Muttertieres und 34 auf die Geburtsphase.

Den Rüden leckte sie insgesamt 14 mal, viermal während der Paarungszeit, siebenmal bei der Trächtigungsphase und dreimal während der Aufzuchtseinheit (Abb. 95). Während die stündliche Rate von ihr beim Rüden abfällt, steigt sie beim Belecken der Alphahündin durch die Geburt bedingt zum dritten Block wieder an.

Alpharüde: Er zeigte an sich insgesamt 21 Leckverhalten. Allein 12 Ereignisse (57,1 %) entfallen auf die Aufzuchtphase. Insgesamt steigt die Rates des Eigenleckens zur Aufzucht an (Abb. 95).

Die Alphahündin leckte er insgesamt 28 mal an der Vulva. 67,9 % (n = 19) traten während der Paarungszeit auf, neun Fälle während ihrer Trächtigkeit und nie während der Aufzucht.

Die zweite Hündin wurde von ihm nur sechsmal beleckt. Fünf Ereignisse fallen in die Phase der Trächtigkeit, keines in die der Aufzucht. Während der Aufzuchtphase zeigte er damit an keinem Weibchen derartiges Leckverhalten sondern nur an sich selbst.

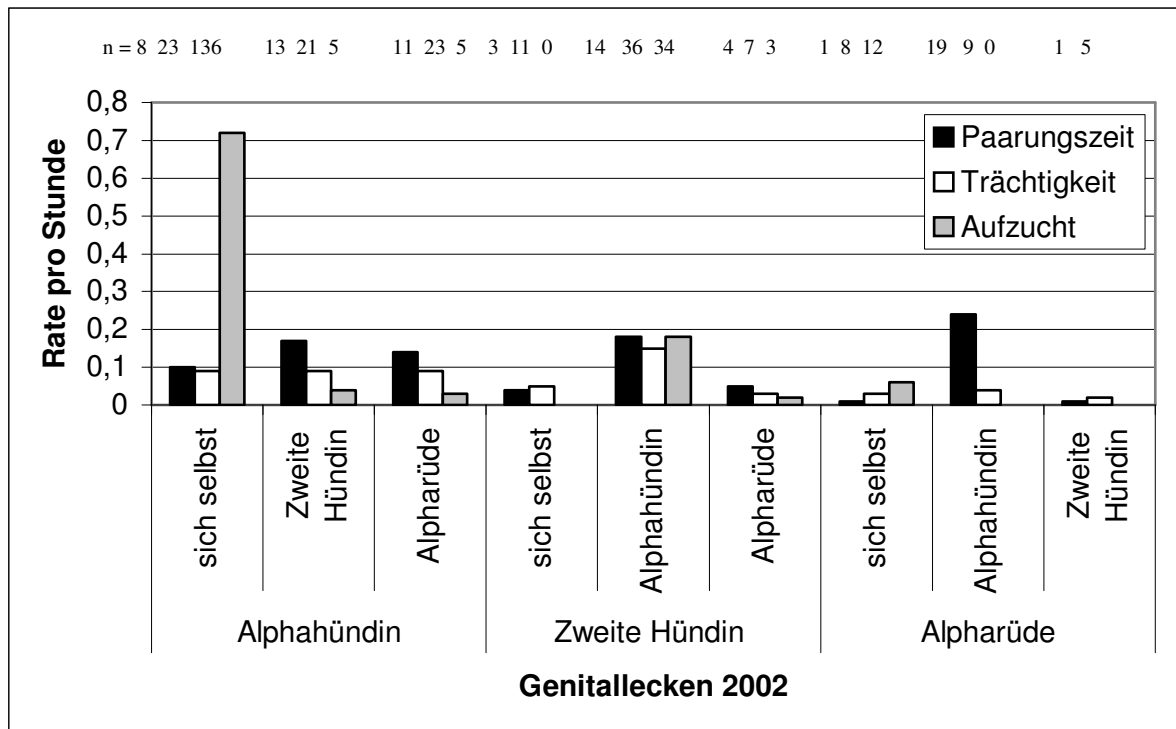


Abb. 95: Stündliche Rate des Beleckens von Genitalien in Schwerin 2002 während der Paarungszeit, Trächtigungsphase und während der Aufzucht des Welpen.



Abb. 96: Der Rüde leckt die Vulva der Alphahündin kurz vor der Paarung 2002.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde

Das Belecken der eigenen Genitalien trat bei der Alphahündin in allen drei Beobachtungseinheiten, bei den anderen beiden Tieren nur in den Beobachtungsphasen Trächtigkeit und Aufzucht I auf. Das Belecken von Genitalien der Artgenossen wurde bei allen drei Tieren nur in der Trächtigungsphase beobachtet. D. h., dass während beider Aufzuchtphasen kein Belecken fremder Genitalien erfolgte.

Alphahündin: Sie leckte sich insgesamt sechsmal selbst, wovon vier Ereignisse auf die Trächtigkeit entfallen. In diesem Zeitraum leckte sie die zweite Hündin zweimal und den Rüden insgesamt 24 mal.

Zweite Hündin: Sie leckte sich selbst zweimal, die Alphahündin keinmal und den Rüden dreimal in der Trächtigungsphase.

Rüde: „Alex“ leckte sich fünfmal selbst, wobei drei Ereignisse während der Trächtigkeitseinheit beobachtet wurden. Die Alphahündin beleckte er 22 mal, die zweite Hündin im selben Zeitraum, der Trächtigungsphase nur zweimal.

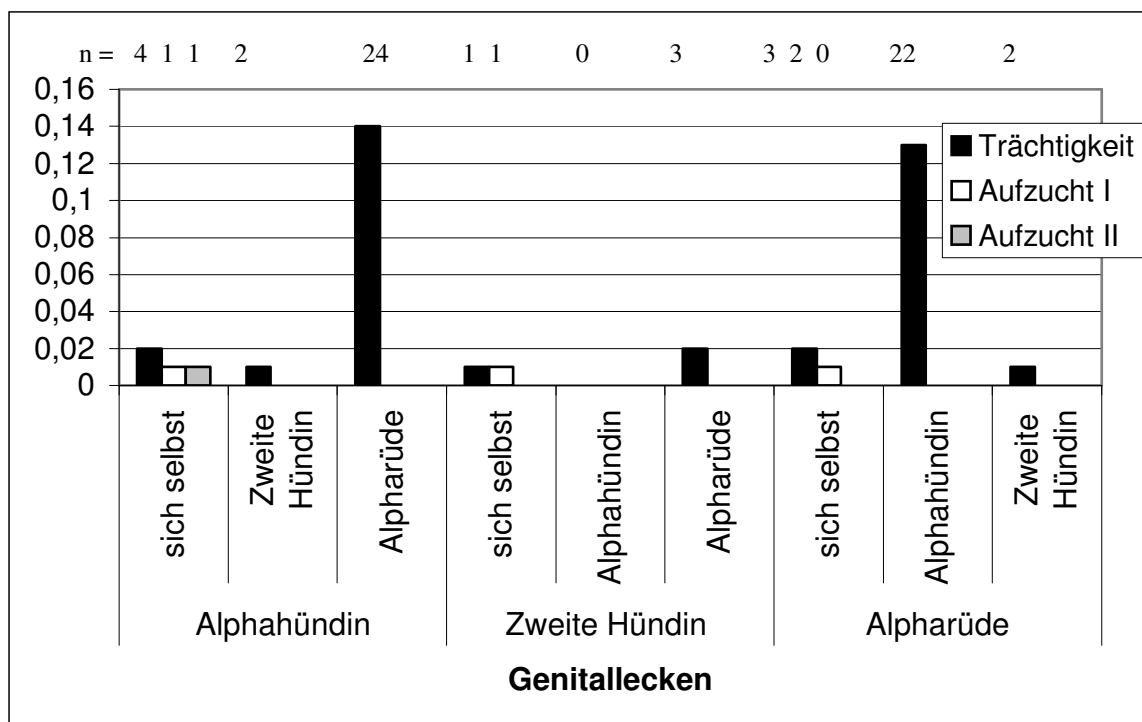


Abb. 97: Stündliche Rate des Leckens von Genitalien in Schwerin 2003.

Ergebnis des Genitalleckens:

Das Belecken trat vorwiegend beim Kennenlernen der Tiere, im Präöstrus und Östrus auf. In allen Rudeln zeigten die Alphiere am häufigsten das Verhalten.

In der Vorpaarungszeit trat es nicht zwischen den Hündinnen verstärkt auf. In der Paarungszeit prüften sich die Weibchen gegenseitig. Sie kontrollierten die andere Hündin jeweils häufiger als den Rüden.

3.1.2 Paarungsverhalten

Beim Paarungsverhalten der Rothunde wurde ein Aufreiten des Rüden immer erst beobachtet, wenn die Hündin zuvor Aufforderungsverhalten gezeigt hatte. Dazu stellte sich die Alphahündin längs oder quer so vor den Rüden, dass ihre Vulva direkt vor seiner Nase war. Sie stellte die Hinterbeine nach hinten und seitlich weg und hob die Rute seitlich an (Lordosestellung). Der Rüde legte das Kinn auf ihren Rücken auf, wenn sie quer vor ihm stand, und ritt dann von der Seite her auf. Stand sie längs vor ihm ging er parallel neben sie auf halbe Höhe und ritt ebenfalls von der Seite auf. Er umklammerte ihre Beckenregion. Bei den folgenden Beckenstößen sank die Hündin bisweilen in eine sitzende Position. Schloss sich ein Hängen an, so lagen beide Bauch an Bauch oder Bauch an Rücken. Aufreiten außerhalb der Paarungszeit wird als Dominanzverhalten eingestuft.



Abb. 98: Paarungsaufforderung: Die zweite Hündin presst ihre Vulva an den Rumpf des Rüden. Ihre Rute ist zur Seite gelegt, die Hinterbeine sind nach hinten und zur Seite gestellt.



a)



b)

Abb. 99: a) Echter Deckakt zwischen dem Alpharüden und der Alphahündin.
b) Aufreiten der zweiten Hündin auf den Alpharüden.

Rudelneubildung im Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Die Hündin „Dorre“ zeigte im Block I und Block II je einmal Anuspräsentationsverhalten gegenüber dem Alphanrüden. Gegenüber dem zweiten Rüden äußerte sie kein solches Verhalten. Aufreiten erfolgte jeweils nur wenige Sekunden ohne Hängen. Das Aufreitverhalten trat bei beiden Rüden nur im Block I, beim Kennenlernen der Tiere auf. So ritt der Alphanrüde 18 mal auf die Hündin auf, der zweite Rüde sechsmal.

Die Hündin zeigte insgesamt 21 mal Aufreiten auf den Alphanrüden, wobei 18 Ereignisse in Block I beobachtet wurden. Dem zweiten Rüden gegenüber äußerte sie dieses Verhalten nicht. Eine Läufigkeit der Hündin war nicht zu bemerken. So war beispielsweise die Vulva nie geschwollen.

Rudelneubildung in der Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Paarungsaufforderung

Die Alphahündin „Nina“ präsentierte dreimal dem Alphanrüden ihre Vulva mit erhobener Rute im Block V. Gegenüber anderen Tieren zeigte sie dieses Verhalten 2001 nicht. Die drei anderen Rothunde zeigten das Verhalten nicht.

Aufreiten

Alle beobachteten Ereignisse erfolgen im Falle des Rüden ohne Hängen. Sie dauerten jeweils nur Sekunden. Die Alphahündin ritt am häufigsten in der Vorpaarungszeit auf den Alphanrüden auf. Die zweite Hündin zeigte dagegen in der Vorpaarungszeit die niedrigste Rate im Beobachtungszeitraum 2001. Beide Rüden zeigten das Verhalten nur an der zweiten Hündin.

Alphahündin: „Nina“ bestieg den Alphanrüden insgesamt 60 mal, 65,0 % davon entfallen auf den letzten Block VII (Vorpaarungszeit) im Jahr 2001. Auf den zweiten Rüden ritt sie nur einmal auf im Block V.

Zweite Hündin: Bei „Tanja“ nimmt die Häufigkeit in den ersten drei Beobachtungsblöcken zu. Im letzten Block ist jedoch nur noch ein Ereignis zu beobachten gewesen (Abb. 100).

Alphanrüde: Er zeigte kein Aufreiten auf die Alphahündin, jedoch fünfmal auf die zweite Hündin. Das Verhalten verteilte sich gleichmäßig auf alle vier Beobachtungsblöcke. Im Block V trat das Verhalten zweimal, sonst je Block einmal auf.

Zweiter Rüde: Er zeigte einmal das Verhalten an der zweiten Hündin im Block V, sonst nie.

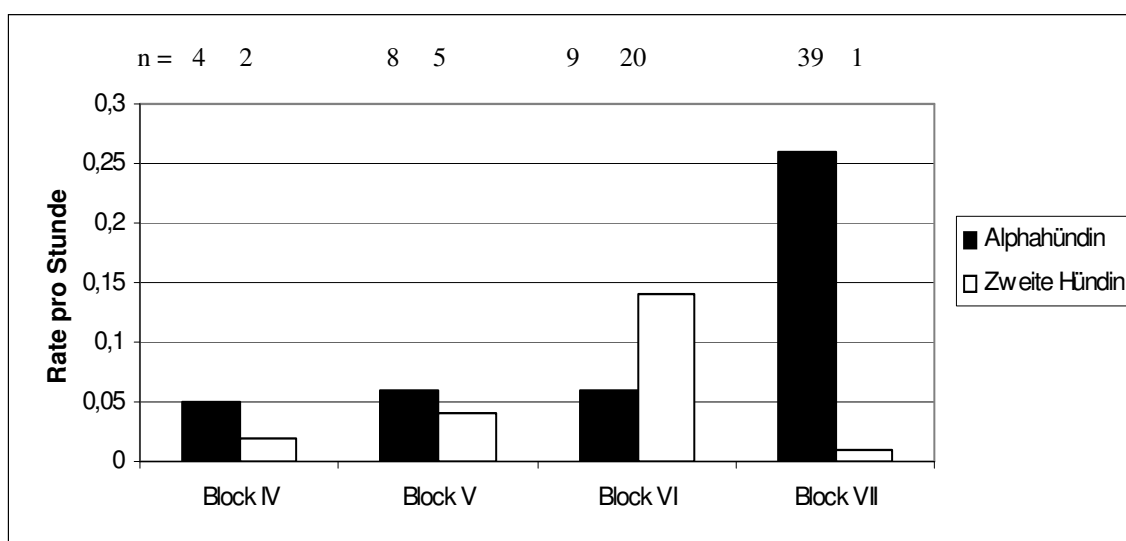


Abb. 100: Stündliche Rate des Aufreitens auf den Alphanrüden je Weibchen 2001.

Rudelumbildung 2002 in Magdeburg: 2,1 Rothunde

Die Hündin zeigte insgesamt 15 mal eine Vulvapräsentation gegenüber dem Alpharüden und nie gegen das zweite Männchen. Alle Verhaltensweisen fallen in den Block II.

Zu diesem Zeitpunkt konnten keine Anzeichen einer Läufigkeit, wie beispielsweise eine geschwollene Vulva, festgestellt werden.

Aufreiten

Das Aufreiten dauerte wenige Sekunden und stellt keinen echten Deckakt dar. Es kam nie zum Hängen.

Hündin: Sie zeigte das Verhalten 18 mal im Block I und 46 mal im Block II auf dem Alpharüden. Auf das zweite Männchen ritt sie einmal im Block I auf.

Alpharüde: Er ritt einmal im Block I und 13 mal im Block II auf die Hündin auf, nie auf den zweiten Rüden. **Zweiter Rüde:** Er zeigte nie ein Aufreiten auf einen Artgenossen.

Reproduktionsjahr 2002 : 1,2 Rothunde**Paarungsaufforderung**

Die Alphahündin stelle sich entweder geradlinig vor den Rüden oder in einem Winkel von 90 Grad, wobei ihr Anus und ihre Vulva vor seiner Schnauze präsentiert wurden.

Die zweite Hündin zeigte nur vereinzelt eine Präsentation vor der Schnauze des Rüden. Meist rangierte sie sich rückwärts gehend an das Schulterblatt, den Rumpf oder die Hinterhand des Rüden. Teils saß sie auch auf ihm. Sie stand oder saß mit hängendem Kopf, seitlich abgestellter Rute bis über eine Minute lang am Rüden. Rutschte er weg, rückte sie sofort nach (Abb. 98 und 99 b).

Die Alphahündin zeigte das Verhalten vor allem in der Paarungszeit. Der Rest erfolgte während der Trächtigkeit, in der Zeit, in der auch der Rüde auf diese Hündin auftritt.

Die zweite Hündin forderte den Rüden hauptsächlich in der Trächtigkeitsphase auf.

Während der Aufzucht zeigte keines von beiden Weibchen das Verhalten.

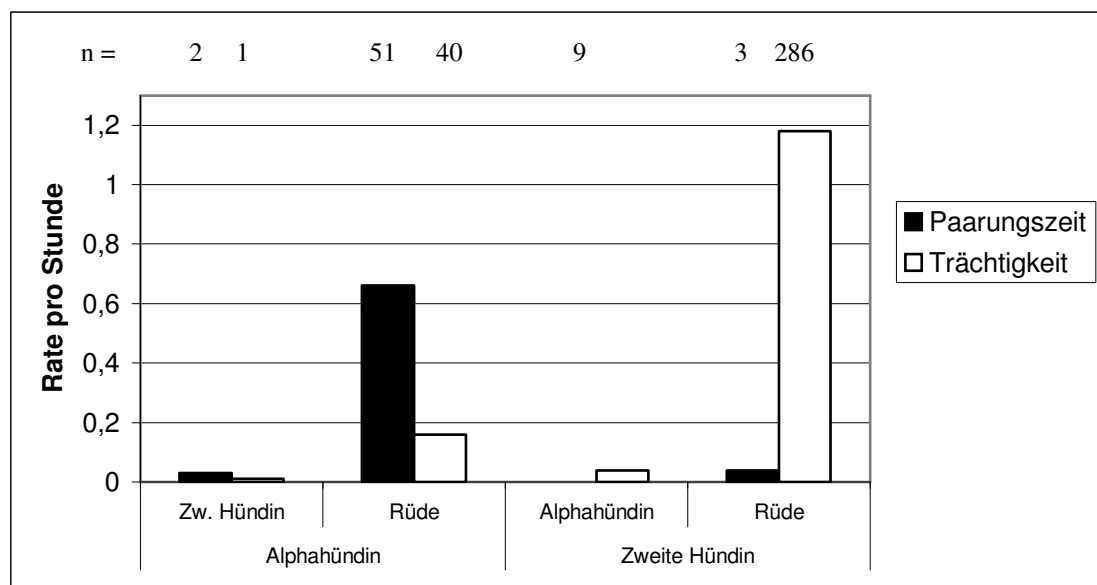


Abb. 101: Stündliche Rate der Paarungsaufforderung eines Weibchens an den Rüden 2002.

Die Angaben „Paarungszeit“ bzw. „Trächtigkeit“ beziehen sich auf den jeweiligen Beobachtungsblock. Die zweite Hündin war im Zeitraum „Trächtigkeit“ läufig.

Alphahündin: „Nina“ zeigte insgesamt dreimal eine Anuspräsentation gegenüber der zweiten Hündin. Gegenüber dem Rüden konnte das Verhalten 91 mal beobachtet werden. 56 % aller Ereignisse traten in der Paarungszeit auf.

Zweite Hündin: Sie adressierte neunmal eine Anuspräsentation an ihre Schwester, alles während der Trächtigkeitsphase der Alphahündin. Insgesamt 289 Verhalten führte sie am bzw. vor dem Rüden aus. Davon entfallen 286 (99,0 %) auf den Block II, der Trächtigkeitsphase (Abb. 101).

Auffällig ist, dass die Rate der Alphahündin am höchsten ist in der zweiten Beobachtungswoche, in der nur ein Deckakt erfolgte, und in der dritten Woche schon zurückgegangen war, obwohl in diesem Zeitraum die meisten Deckakte stattfanden. Nach den erfolgten Deckakten ging die Aufforderungsrate bis auf fast null zurück, wie es zum Ende der Läufigkeit zu erwarten ist.

Die zweite Hündin dagegen zeigt entgegengesetzt dazu einen enormen Anstieg des Paarungsaufforderungsverhaltens gegenüber dem Rüden (Abb. 102).

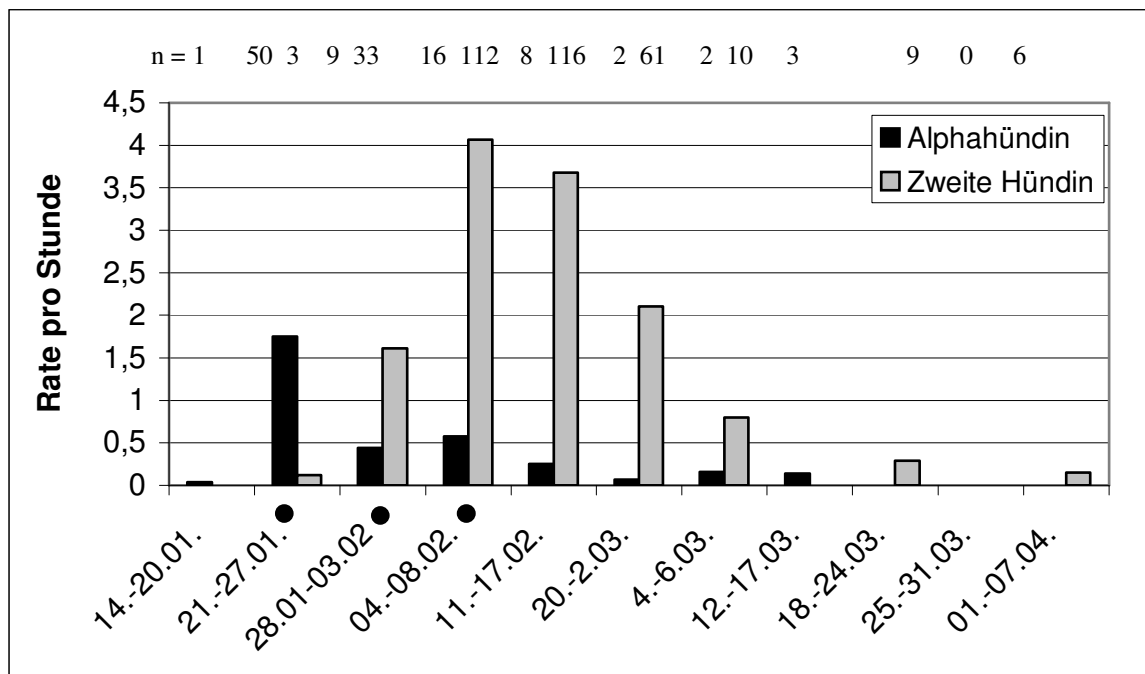


Abb. 102: Stündliche Rate des Paarungsaufforderungsverhalten der Weibchen gegen den Rüden je Woche in Schwerin 2002. In den mit Punkt markierten Wochen wurde die Alphahündin gedeckt.

Nach dem letzten Deckakt am 5. Februar zeigte die Alphahündin nur noch die nächsten beiden Tage leichtes Paarungsauffordern. Sie präsentierte zwar die Vulva dem Rüden. Sie legte aber weder die Rute zur Seite, noch stellte sie wie bisher die Hinterbeine seitlich nach außen weg. Ab dem 8. Februar war keine Anuspräsentation von ihr mehr an den Rüden gerichtet worden. Das zweite Weibchen dagegen verfolgte den Rüden penetrant während der nächsten Wochen und forderte ihn immer wieder zur Paarung auf.

Aufreiten des Rüden

Ab der zweiten Januarwoche legten sich beide Weibchen häufig in Seitenlage voreinander ab bzw. vor den Rüden. Ab dem 13. Januar konnte Belegen der Genitalien beobachtet werden, was sonst nur nach Markierungsverhalten auftrat. Am 21. Januar war bei beiden Weibchen die Vulva deutlich geschwollen und damit zu sehen. Am 22. Januar ritt der Rüde bei der Alphahündin zum ersten Mal auf, am selben Tag insgesamt viermal. Es kam jedoch nie zum Hängen.

Am 23. Januar wurde eine erste Paarung mit Hängen (6 min 58 sec). beobachtet. Bis zum 30. Januar trat kein Paarungsverhalten auf. Am 30. Januar konnte zweimaliges Aufreiten beobachtet werden, einmal hingen die Hunde anschließend über 15 Minuten zusammen. Einen Tag später kam es zum zweimaligen Hängen (über 15 min bzw. 12 min). Am 3. und 5. Februar wurden je eine Paarung mit Hängen (über 6 min bzw. 14 min) beobachtet.

Insgesamt wurden 13 mal Aufreiten und dabei siebenmal ein Hängen beobachtet.

Das Aufreiten mit Beckenstößen dauerte jeweils nur Sekunden, das Hängen deutlich länger (Median: 13 Minuten 4 Sekunden).

Zwei Paarungen fanden je kurz vor bzw. kurz nach 9 Uhr statt, die übrigen im Zeitraum von kurz vor 16 Uhr bis 17.38 Uhr. Die Wildhunde paarten sich damit außerhalb der Öffnungszeiten des Zoos und abends erst nach Dienstschluss der Tierpfleger.

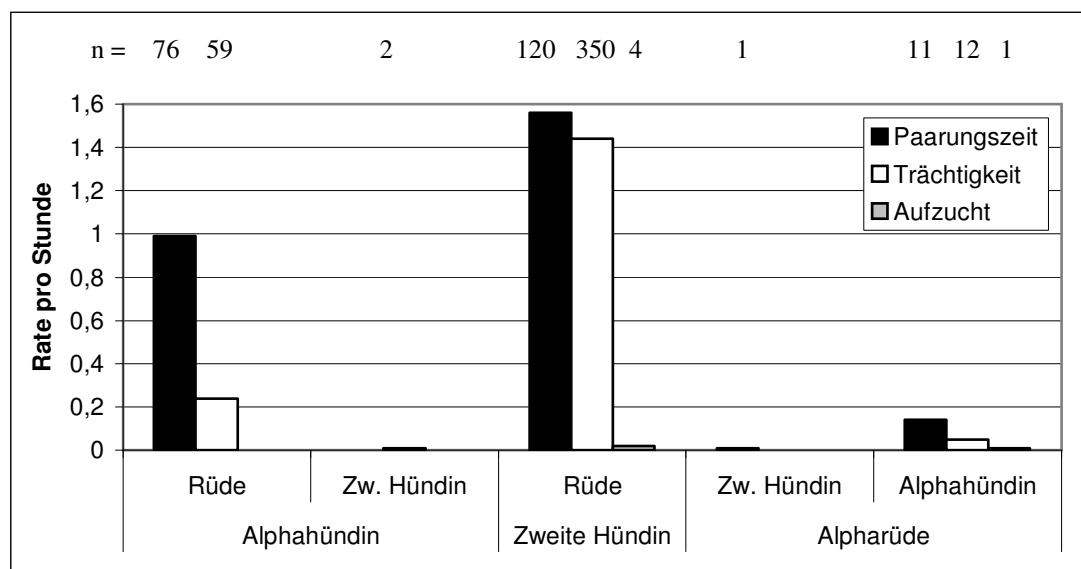


Abb. 103: Stündliche Rate des Aufreitens je Tier und Beobachtungseinheit in Schwerin 2002.

Aufreiten der Weibchen

Die meisten beobachteten Aufreitverhaltensweisen wurden von den Weibchen an den Rüden adressiert (Abb. 104). Die Alphahündin zeigte dabei ein Aufreiten von der Seite bzw. von hinten auf den stehenden Rüden, teils mit Beckenstößen und Klammergriff.

Die zweite Hündin ritt auf dem stehenden, sitzenden und liegenden Rüden auf. Sie zeigte dabei häufig Beckenstöße, auch wenn sie verkehrt herum auf dem Rüden stand bzw. saß (Abb. 99 b). Die zweite Hündin zeigte das Verhalten weit öfter ($n = 474$) als ihre Schwester ($n = 135$) am Rüden. Während das Verhalten der Alphahündin vor den Deckakten ein Maximum aufweist, zeigte es die zweite Hündin um den Deckzeitraum.

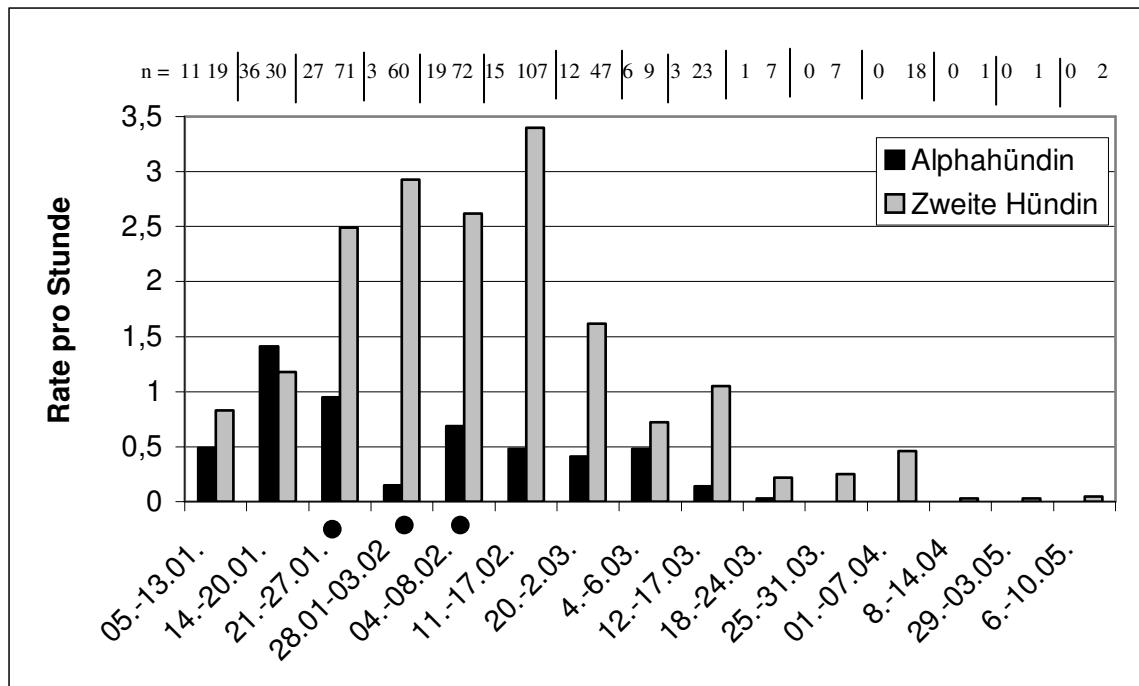


Abb. 104: Wöchentliche Rate des Auftretens der Weibchen auf den Rüden in Schwerin 2002. ● In den markierten Wochen wurde die Alphahündin begattet.

Bewachen eines Partners während der Paarungszeit

Es konnte keinerlei Hüteverhalten des Rüden gegenüber den Weibchen beobachtet werden. Die Alphahündin dagegen bewachte den Rüden vom 21. Januar bis zum 24. Januar. Sie lag dabei häufig beim Rüden oder dicht dabei und vertrieb ihre Schwester aggressiv. Ab dem 26. Januar suchte die zweite Hündin stark den Kontakt des Rüden, was von der Alphahündin geduldet wurde. Der Rüde zeigte allerdings keinerlei Interesse an der zweiten Hündin, obwohl diese ihn massiv zur Paarung aufforderte.

Auch in der zweiten Phase im Februar verfolgte die zweite Hündin den Rüden den ganzen Tag penetrant und forderte ihn zur Paarung auf. Die Alphahündin bewachte den Rüden nicht. Teils waren er und die zweite Hündin allein in einem Gehegeteil. Der Rüde zeigte nach wie vor kein Interesse an diesem Weibchen.

Verhalten der zweiten Hündin bei der Paarung der Alphiere

Während der ersten richtigen Verpaarung mit Hängen hielt die zweite Hündin Abstand zum Alphaaar. Bei der zweiten Kopulation mit Hängen störte die zweite Hündin dagegen massiv. Auch bei der Paarung am 1. und 2. Februar störte das zweite Weibchen stark beim Hängen. Sie ritt auf den liegenden Rüden auf, verhielt sich dann submissiv um Sekunden später völlig aufgedreht nach beiden zu schnappen, um sie zu laufen, sie zu bepföten und dabei submissiv zu wedeln. Das Alphaaar reagierte mit Drohen, was jeweils submissives Verhalten der zweiten Hündin zur Folge hatte, sie ließ die beiden jedoch nicht in Ruhe.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde

Im Jahr 2003 lag die Paarungszeit vor dem Studienbeginn. Echte Deckakte fanden in der letzten Januarwoche zwischen dem Rüden und der Alphahündin statt (Fr. Schreiber, mündliche Mitteilung). Die trächtige Alphahündin zeigte weiterhin Paarungsaufforderungsverhalten und Aufreiten. Das Aufreiten des Rüden erfolgte damit auf ein trächtiges Weibchen.

Paarungsaufforderungsverhalten

Die trächtige Alphahündin forderte den Rüden nach der Paarungszeit noch insgesamt 118 mal zur Paarung auf (Abb. 105). (Insgesamt 111 mal reagierte der Rüde mit Aufreiten).

Die zweite Hündin forderte den Rüden 483 mal auf (Abb. 105).

Die Alphahündin ging dazwischen, wenn der Rüde an der zweiten Hündin Paarungsvorspielverhalten wie Kinnauflegen oder Belecken der Vulva zeigte. Ansonsten ignorierte sie das Verhalten ihrer Schwester.

Insgesamt kam es jedoch allgemein zu vielen Imponierverhaltensweisen und aggressivem Verhalten der Alphahündin gegenüber ihrer Schwester in der ersten Februarwoche auch unabhängig von deren Reproduktionsverhalten.

Alphahündin. Drei Wochen lang nahm die Rate der Paarungsaufforderung ab, um in der vierten Woche nach den echten Deckakten wieder anzusteigen. Das Maximum lag bei ihr mit 49 Ereignissen in der zweiten Märzwoche, zwei Wochen vor der Geburt ihrer Welpen. Zeitgleich stiegen auch die Werte ihrer Schwester wieder an (Abb. 105).

Zweite Hündin: In der ersten Februarwoche forderte die zweite Hündin den Rüden 95 mal zur Paarung auf. Die Werte fielen drei Wochen lang ab, um dann sprunghaft in der vierten Woche den Maximalwert mit 159 Ereignissen zu erreichen (Abb. 105). Auch den gesamten März hindurch zeigte die Hündin das Verhalten gegenüber dem Rüden. Dabei stiegen die Werte wie bei der Alphahündin von der ersten zur zweiten Märzwoche an und fielen dann auf null innerhalb zwei Wochen ab.

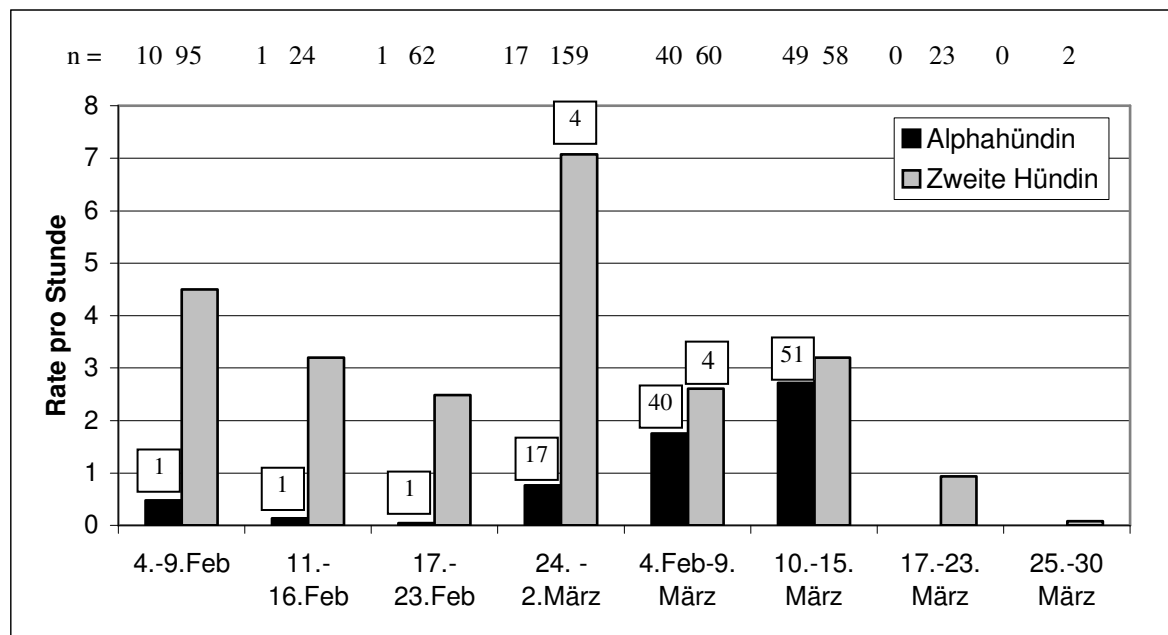


Abb. 105: Paarungsaufforderung durch die beiden Weibchen mittels Präsentation der Anogenitalregion zum Rüden während der Trächtigkeit der Alphahündin in Schwerin 2003. □ Anzahl des Aufreitens des Rüden

Aufreiten des Rüden

Der Rüde ritt auf die trächtige Alphahündin auf. Es wurde insgesamt 111 mal beobachtet (Abb. 105/106). Sie hatte jedes Mal vorher mittels Anuspräsentation bzw. Lordosestellung den Rüden aufgefordert.

Es kam teils zur Penetration, jedoch begann die Hündin dann jeweils kurz vor dem Hängen zu winseln bzw. zu schreien. Sie biss dann heftig nach dem Rüden, drehte sich weg von ihm und unterbrach so die Paarung

(Zu diesem Zeitpunkt war die Hündin bereits deutlich gerundet, es waren die ersten Zitzen des sich entwickelnden Gesäuges zu sehen. Das Tier war eindeutig bereits trächtig). Anschließend zeigte sie Futterbettelverhalten oder Spielaufforderungsverhalten oder forderte den Rüden sofort zur erneuten Paarung auf. Tauchte die zweite Hündin dabei auf, wurde diese von der Alphahündin meist energisch vertrieben.

Der Rüde ritt am 1. März insgesamt viermal für Sekunden auf die zweite Hündin auf. Zweimal am 4. und zweimal am 6. März. Bei den beiden letzten Ereignissen griff die Alphahündin sofort die Schwester an.

Bis auf ein Paarungsverhalten morgens um 9.45 Uhr fanden alle nach 17 Uhr statt, d. h. außerhalb der Öffnungs- und Betriebszeiten des Zoos. Alle Paarungsverhalten fanden im Block I, der Trächtigkeitsphase der Alphahündin statt. Während der Aufzucht wurde das Verhalten nicht mehr beobachtet.

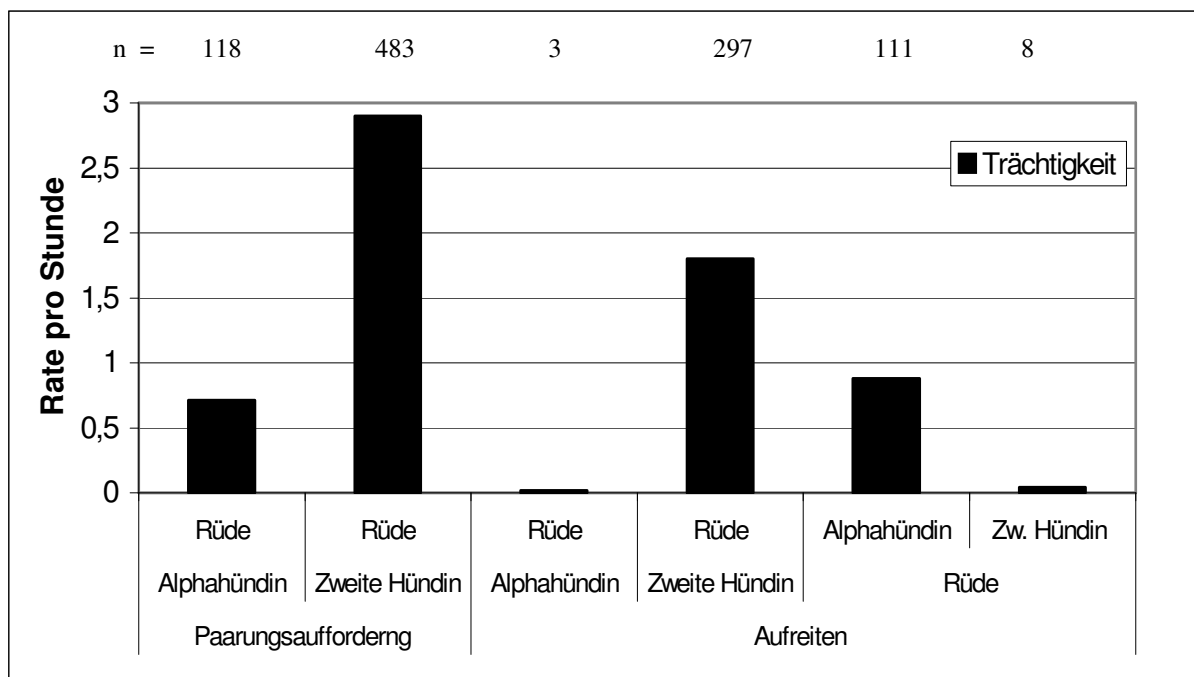


Abb. 106: Paarungsaufforderung und Aufreiten je Tier in der Phase der Trächtigkeit der Alphahündin 2003. Aufgeführt ist das aktive Tier und an wen sich das Verhalten richtete.

Bei sämtlichen Aufreitverhaltensweisen auf beiden Weibchen kam es nie zum Hängen.

Das Aufreiten auf die zweite Hündin dauerte je nur einzelne Sekunden.

Auf die Alphahündin ritt der Rüde 46 mal ebenfalls nur für wenige Sekunden auf. Der längste Akt mit Beckenstößen dauerte 38 Sekunden (Median: 9 Sekunden).

Die zweite Hündin störte nicht bei den Paarungsversuchen. Da kein Hängen beobachtet wurde, ist kein Vergleich mit dem Störungsverhalten von 2002 möglich.

Aufreiten durch Weibchen

Die Weibchen ritten nur auf den Rüden auf, nicht jedoch auf eine Geschlechtsgenossin (Abb. 103). Das Aufreiten durch Weibchen fand den ganzen Tag über statt und war nicht wie beim Rüden an die Abendstunden bzw. Betriebszeiten des Zoos gebunden.

Alphahündin: „Nina“ ritt insgesamt dreimal auf den Rüden auf (Abb. 107).

Alle drei Ereignisse fanden im Februar statt.

Zweite Hündin: Sie zeigte das Verhalten auf dem Rüden insgesamt 300 mal.

Wie beim Paarungsaufforderungsverhalten fallen ihre Werte in den ersten drei Februarwochen ab und steigen in der vierten Woche zum Maximum von 53 Ereignissen an, um dann auf fast die Hälfte ($n = 29$) in der folgenden Woche abzufallen, zur sechsten wieder auf 40 Ereignisse anzusteigen und dann bis Ende März zurückzugehen (Abb. 107). Im April trat das Verhalten nicht mehr bei ihr auf.

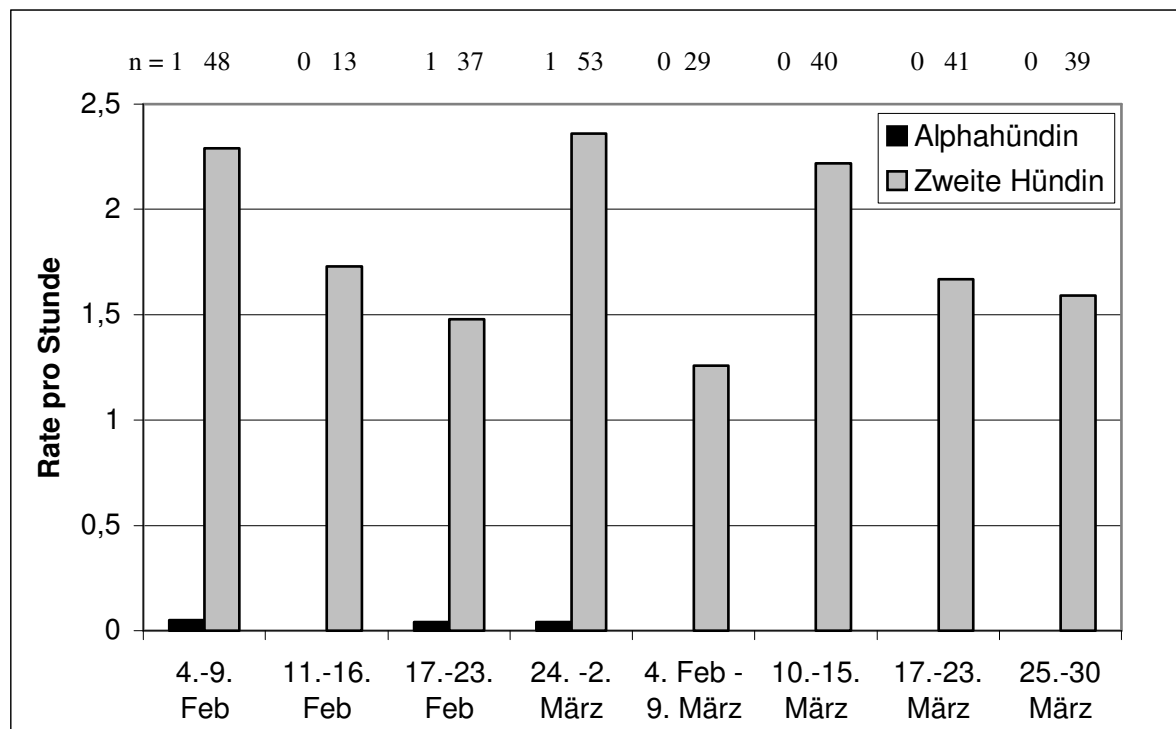


Abb. 107: Aufreiten auf den Rüden durch Weibchen in Schwerin 2003 während der Trächtigkeit der Alphahündin. Während der Aufzucht trat das Verhalten nicht mehr auf.

Reproduktionsjahr 2004 4,4 Rothunde

Wie in beiden Jahren zuvor wurde nur die Alphahündin vom Alpharüden gedeckt.

Die zweite Hündin zeigte wieder wochenlanges Paarungsaufforderungsverhalten analog wie 2002 und 2003. Sie verfolgte den Rüden penetrant und stellte sich minutenlang den ganzen Tag über an seinen Körper gepresst hin. Sie ritt auch häufig auf ihn auf.

Die Alphahündin ging nur dazwischen, wenn der Rüde Paarungsvorspielverhalten wie Kinnauflegen zeigte. Ansonsten ignorierte sie das Verhalten ihrer Schwester. Sie unterband nicht den Kontakt der Hündin zum Rüden. Die Jährlinge zeigten das Verhalten nicht.

Ergebnis des Paarungsaufforderungsverhalten und Aufreitens:

Paarungsaufforderungsverhalten trat verstärkt beim Kennenlernen auf sowie im Östrus.

Die zweite Hündin forderte in beiden Reproduktionsjahren den Rüden wochenlang erfolglos zur Paarung auf, auch noch in der Trächtigkeitsphase der Alphahündin, in der sie selbst läufig war. Auch die trächtige Hündin forderte noch erfolgreich in fortgeschrittenen Trächtigkeitzzustand den Rüden zum Deckakt auf.

Die Tage des Östrus lassen sich nicht durch die Rate des Aufforderungsverhaltens eingrenzen.

Der Rüde zeigte Aufreiten zur Verpaarung und selten als Dominanzverhalten. Er ritt zum Decken nur nach vorheriger Aufforderung durch die Hündin auf. Er reagierte jedoch nicht auf jede Aufforderung mit Aufsteigen. Echte Deckakte fanden außerhalb der Betriebs- bzw. Öffnungszeiten des Zoos auf. Die Weibchen bestiegen dagegen den Rüden zu allen Tageszeiten. Während die zweite Hündin den gesamten Tag über den Rüden aufforderte, tat die Alphahündin (im Östrus sowie bereits trächtig) dies nur dämmerungsnah.

3.1.3 Trächtigkeit

Da Kopulationen häufig außerhalb der Betriebszeiten des Zoos stattfanden und auch die Anzeichen einer Läufigkeit nur schwer zu erkennen sind, wurde auf eine frühestmögliche optische Erkennung einer Trächtigkeit geachtet. Trächtigkeiten wurden nur in Schwerin beobachtet.

Reproduktionsjahr 2002 : 1,2 Rothunde

Eine deutliche Rundung vor dem Knie war beim Muttertier ab dem 14. März zu beobachten. Ab dem 18. März ruhte die Hündin häufiger als sonst.

Am 21. März war die Vulva leicht geschwollen, wie auch die nächsten fünf Tage. Am 26. und 27. März war die Vulva stark angeschwollen und wie bei der Läufigkeit sehr deutlich zu erkennen. Der Rüde markierte an diesen Tagen wieder ihren Urin über. Am 30. März schwoll die Vulva zum Abend hin sehr stark an und blieb es am folgenden Tag. Erst am 2. April war die Vulva wieder auf Normalgröße abgeschwollen und blieb so bis zum Tag der Geburt. Der Bauch war am 21. März sehr deutlich gerundet. Beim Anblick von hinten stand er seitlich über die Oberschenkel hinaus. Ab dem 23. März hing der Unterbauch stark nach unten durch. Die folgenden Tage ruhte die Hündin tagsüber viel und war erst am Abend lauffaktiv. Ab dem 30. März bewegte sie sich tags sehr behäbig und langsam. Ab dem 1. April ging sie abends häufig und lang ins Wasserbecken. Bis einen Tag vor der Geburt war sie jeden Abend sehr lauffaktiv.

Reproduktionsjahr 2003 : 1,2 Rothunde

Seit dem 7. März war eine deutliche Rundung der Hündin vor den Hinterbeinen zu sehen. Der Unterbauch dehnte sich nach unten aus. Von hinten gesehen ragte der Bauch seitlich über die Oberschenkelmuskeln hinaus. Ab dem 12. März lag die Hündin öfter in Bauchseitenlage statt zusammengerollt, wenn sie außen ruhte. Am 17. März war die Vulva leicht geschwollen (wie auch am 5. und 6. März, an den Tagen als sie den Rüden zur Paarung aufforderte). Seit dem 23. März war die Hündin sehr rund. Der Unterbauch hing tief durch. Das Weibchen ging häufig baden und blieb lang im Wasser stehen. Ein letztes Baden wurde am 28. März, d. h. zwei Tage vor der Geburt beobachtet. (Nach der Geburt ging sie wochenlang nicht ins Wasser). Ab dem 21. und massiv ab dem 26. März verhinderte die Hündin Spielverhalten zwischen der zweiten Hündin und dem Rüden. Bis zur Geburt war die Hündin sehr lauffaktiv. Abends trabte sie bis zu über eine Stunde lang in der Anlage.

Gesäugeentwicklung vor der Geburt

Reproduktionsjahr 2002 : 1,2 Rothunde

Muttertier: Zum Ende der Tragzeit hin ging das Fell am Bauch der Hündin aus. Das Verkahlen begann zwischen den Hinterbeinen und setzte sich gen Vorderbeine fort. Am Schluss war die gesamte Gesäugeleiste haarlos. So war am 31. März der Bauch fast kahl und vier Zitzenpaare gut sichtbar. Vier Tage später war die Gesäugeleiste vollkommen enthaart. Ein erstes Beleckten des Gesäuges durch die Hündin wurde am 8. April, zwei Tage vor der Geburt, beobachtet.

Am 9. April war das Gesäuge leicht geschwollen. Am 10. April, dem Tag der Geburt, war das Gesäuge bereits morgens stark angeschwollen. Viermal wurde das Weibchen beim Beleckten der Gesäugeleiste an diesem Tag beobachtet.

Zweite Hündin: Sie entwickelte vor dem Geburtstermin kein Gesäuge.

Reproduktionsjahr 2003 : 1,2 Rothunde

Muttertier: Bereits am 3. März konnten bei der Hündin die Zitzen als dunkle Punkte erkannt werden, wenn sie in gestreckter Seitenlage lag. Am 10. März war das zweite Zitzenpaar zwischen den Hinterbeinen zu sehen. Am 13. März war die Hündin bereits zwischen den Hinterbeinen kahl und bereits das 3. Zitzenpaare dort gut zu sehen. Einen Tag später war die gesamte Gesäugeleiste zu sehen, allerdings noch mit einzelnen Fellbüschel daran. Am 17. März war die gesamte Gesäugeleiste bis zu den Vorderbeinen leicht geschwollen. Dies intensivierte sich in den folgenden drei Tagen. Am 22. März wurde die Hündin zum ersten Mal beim Belecken des Gesäuges beobachtet. Drei Tage später leckte die zweite Hündin das geschwollene Gesäuge ihrer Schwester. Ab dem 27. März war das Gesäuge stark geschwollen. Am Tag der Geburt, dem 31. März, war auf den geschwollenen Leisten jede einzelne Zitze prall gefüllt.

Zweite Hündin: Sie entwickelte vor dem Geburtstermin kein Gesäuge.



Abb. 108: Die hoch trüchtige Alphahündin kurz vor der Geburt von sieben Welpen.



Abb. 109: Zwei Tage vor der Geburt sind die letzten Zitzen noch nicht stark geschwollen.

Reproduktionsjahr 2004 4,4 Rothunde

Wenige Tage vor der Geburt war das Gesäuge der Mutter wie 2003 deutlich auf voller Länge zu sehen und geschwollen. Die zweite Hündin entwickelte vor der Geburt keine Gesäuge, ebenso wenig die Jährlingsweibchen.

3.1.4 Höhlenbau

Künstliche Wurfgelegenheiten

Den Rothunden stand seit 2001 in der großen Anlage eine künstliche Wurfgelegenheit (Wurfbox I) zur Verfügung. Nach außen führte ein 90 cm langer Gang. Diese Wurfhöhle wurde für diese Studie mit einem Kamerasystem ausgestattet. Eine baugleiche künstliche Wurfgelegenheit (WB II) war in der kleinen Anlage aufgebaut worden. Die Wurfbox I diente von Anfang an den Wildhunden als Nachtlager. Die Wurfbox II wurde bis wenige Stunden vor der Geburt 2003 von den Wildhunden nie genutzt, es war deshalb keine Kamera installiert worden.

Naturhöhlenbau und Nutzung

2002

Am 16. April grub der Rüde unter einem Wurzelblock. Die Alphahündin suchte ihn dort auf, anschließend grub er weitere zwei Minuten. In den folgenden Tagen war keine Grabtätigkeit zu beobachten. Es lag jedoch immer wieder etwas frischer Erdaushub am Eingang. Ende April war die Höhle so erweitert, dass ein ausgewachsenes Tier ganz hineinpasste. Der einzige Höhleneingang lag direkt unter dem Wurzelblock.

Am 30. April grub die zweite Hündin in der Höhle. Zeitgleich trug der Rüde den Welpen von der oberen Wurfgelegenheit bereits Richtung der neuen Höhle, wurde aber vom Muttertier daran gehindert. Anschließend kam der Rüde ohne Welpen zur neuen Höhle. Als das grabende zweite Weibchen die Höhle verließ, begann der Rüde über eine Viertelstunde lang eifrig zu graben.

Am 1. Mai befand sich der Welpen mit dem Muttertier in der neuen, selbst gegrabenen Naturhöhle. Vom 1. bis zum 3. Mai und vom 6. bis zum 8. Mai war der Welpen wiederholt in dieser Naturhöhle bzw. lag bei einem Adulttier in unmittelbarer Nähe der Höhle. Dort war seit 7. Mai eine ca. 20 cm tiefe Liegemulde in den Hang gegraben worden.

Die Transporte über ca. 60 m zwischen künstlicher Wurfgelegenheit und Naturhöhle wurden am 6. Mai vom Rüden durchgeführt, ebenso der Rücktransport am 8. Mai. Der Welpen wurde jedoch vom Muttertier sofort wieder zur Naturhöhle zurückgetragen. In den folgenden Tagen wurde der Welpen tagsüber an verschiedenen Höhlen und Liegeplätzen auf dem ganzen Anlagenareal verteilt gesehen.

Die Naturhöhle wurde nach der Aufzucht von den Rothunden nicht mehr benutzt. In der künstlichen Wurfhöhle, in der die Geburt erfolgt war, schliefen die Wildhunde jedoch weiterhin nachts.

2003

Ein erstes Graben im Jahr 2003 wurde am 4. Februar bemerkt. Der Rüde grub eifrig in der Naturhöhle vom Vorjahr. Am 5. Februar wies die Höhle einen zweiten Eingang unter dem Wurzelblock auf. Der Eingang lag an der Rückseite des Wurzelblockes. Am 7. und 8. Februar markierte der Rüde die Wurzeln mit Urin. In den folgenden Tagen gingen die Weibchen wie auch der Rüde für kurze Zeit in die Höhle und verließen sie sofort wieder. Am 4. und 6. März zeugte frischer Erdaushub vom Ausbau der Höhle. Es wurde daraufhin am 12. März eine Kamera installiert. In den folgenden Tagen suchten alle drei Tiere immer wieder kurzfristig die Höhle auf.

Die Welpen wurden am 1. April in der künstlichen Wurfgelegenheit (WB II) in der kleinen Anlage geboren. Erstmals waren sie am 15. April in der Naturhöhle. Dort in der Höhle und am Höhlenhang, blieben sie bis zum 13. Mai. In dieser Zeit waren sie nur stundenweise in der künstlichen Höhle (WB I).

3.1.5 Ergebnisse der Fragebogen

Zur Ergänzung der eigenen Beobachtungen wurden jedes Jahr an alle Rothundhalter Fragebogen zum Fortpflanzungs- und Aufzuchtverhalten versandt. Die Einrichtungen halten Rothunde verschiedener Geschlechterzusammensetzungen und in verschieden großen Rudeln.

Folgende Einrichtungen haben Fragebogen ausgefüllt:

Zoo Dortmund, Zoo Dresden, Zoo Magdeburg, Zoo Münster, Zoo Neunkirchen, Zoo Schwerin, Safaripark Beekse Bergen (NL).

Der abgefragte Zeitraum umfasste Daten zu Zuchtjahren von 1996 bis 2004 und kann pro Zoo mehrere Fragebogen umfassen, z. B. für jedes Jahr bei denen die Rothunden der selben Einrichtung reproduzierten. Aus Schwerin sind nur die Daten von 2004 einbezogen.

Hierarchien im Rudel

Keine Rangfolge war bei einem Paar von 1,1 Tieren feststellbar.

Viermal wurde nur das Alphapaar als abgrenzbar von den restlichen Rudelmitgliedern angegeben, unter letzteren war keine Hierarchie zu erkennen.

Zweimal wurde angegeben, dass innerhalb der Geschlechter getrennte Rangfolgen herrschen.

In einem Rudel aus 2,1 Tieren waren die Weibchen hierarchisch gegliedert, beide standen über dem Rüden in der Rangstufe.

In einem Fall zeigte nur die Alphahündin Dominanzverhalten und nur zur Fütterungszeit.

Dreimal wurde die angegebene Hierarchie nur zur Paarungs- und Trächtigkeitszeit bemerkt, viermal das ganze Jahr über.

Läufigkeit

In zwei Rudeln wurde nur bei der Alphahündin eine Läufigkeit gesehen, fünf Rudel beinhalten nur ein Weibchen, das läufig wird. In einem Rudel (Schwerin 2004, Mitteilung von Frau Schreiber) wurde ein zweites Weibchen 21 Tage versetzt zur Alphahündin läufig.

Als Anzeichen einer Läufigkeit wurden genannt

(Die Anzahl der Nennungen ist in Klammern angegeben).

Geschwollene Vulva (2), häufiges Belecken und Riechen an der eigenen Vulva (1), häufiges Riechen und Lecken der Vulva durch weitere Weibchen (1) bzw. durch den Alphasrüden (1).

„Auf – die – Seite – legen“ vor den Alphasrüden wurde sechsmal genannt, wobei bei drei Rudeln nur ein Männchen im Rudel lebt. Die läufigen Weibchen suchten insgesamt in sieben Rudeln die Nähe des Alphasrüden, wobei in vier Rudeln nur ein Rüde lebt.

Markierungsverhalten

(Die Anzahl der Nennungen ist in Klammern angegeben).

Häufigeres Markieren durch die Alphahündin (1) und dem Alphasrüden (2) sowie Markierungsverhalten nur zur Paarungszeit und nicht im sonstigen Zeitraum von der Hündin (3) bzw. vom Alphasrüden (1).

Es markierten dabei in einem Rudel mit mehreren geschlechtsreifen Tieren jeweils nur die Alphahündin (3) bzw. der Alphasrüde (2).

Dreimal wurde genannt, dass zur Paarungszeit die Alphahündin über die Markierungen des Rüden markiert.

Bewachung des paarungsbereiten Partners

Fünfmal konnte kein Hüteverhalten festgestellt werden, wobei in zwei Fällen die Tiere nur paarweise gehalten werden.

Zweimal hinderte die Alphahündin läufige Rudelgenossinnen am Kontakt zum Alpharüden bzw. anderen Rüden.

Dreimal hinderte der Alpharüde andere Männchen am Kontakt zur läufigen Alphahündin und in einem Fall am Kontakt zu allen Weibchen im Rudel, in einem Fall hinderte er seine Partnerin am Kontakt zu anderen Rüden.

Deckverhalten

Siebenmal deckte nur der Alpharüde (in vier Rudeln gab es jedoch nur ein geschlechtsreifes Männchen). Deckakte von anderen Rüden als dem Alphantier wurden nicht gemeldet.

In vier Rudeln wird nur die Alphahündin gedeckt, wobei ein Rudel nur ein Weibchen hat.

In einem Fall werden alle Weibchen gedeckt, in einem weiteren die β – Hündin zu einem späteren Zeitpunkt als die Alphahündin.

Hängen

Das canidentypische Hängen wurde bei einem Paar beobachtet.

Geburten

In sieben Rudeln warf nur die Alphahündin (in fünf war jedoch nur ein Weibchen vorhanden). Zweimal, d. h. beim selben Rudel in zwei verschiedenen Jahren, warfen jeweils mehrere Weibchen in der Gruppe.

Säugen der Welpen

Es wurden keine Angaben zum Säugen von Welpen fremder Weibchen gemacht.

Futterzutragen (Muttertier- und Welpenversorgung)

In drei Rudeln tragen alle Adulttiere Futter zu, in einem Rudel ist es nur ein Weibchen und in drei Rudeln trägt nur der Alpharüde Futter zu.

Bewachung von Welpen

In fünf Rudeln hüten alle Adulttiere die Welpen, in einem Rudel mit 1,1 Tieren wachen beide Eltern, in einer Einrichtung hüten alle Weibchen.

3.2 Welpenfürsorge

3.2.1 Geburtsverhalten

Mit der vorliegenden Forschungsarbeit konnte erstmals das Geburtsverhalten von Rothunden beobachtet und dokumentiert werden. Auch die Entwicklung der Welpen in der Höhle und das Verhalten von adulten Artgenossen gegenüber neugeborenen Welpen konnte erstmals protokolliert werden. Bisher waren nur Aussagen über das Verhalten möglich, wenn die Welpen alt genug waren, und die Höhle verlassen hatten.

Reproduktionsjahr 2002

Die drei Welpen wurden von der Alphahündin in der Nacht vom 10. zum 11. April 2002 geboren. Bereits zur Fütterung um 11.28 Uhr fraß die trächtige Hündin nicht, sondern vergrub ihre gesamte Portion. Sie nahm erst eine Stunde später Nahrung auf. Ab 14.27 Uhr suchte die Hündin immer wieder die Wurfgelegenheit auf und ruhte dort. Sie verließ sie nur noch, um sofort darauf zurückzukommen. Ab 15.50 Uhr verteidigte sie die Höhle gegen den Rüden. Ein erstes Belecken der Vulva wurde um 16 Uhr beobachtet. Ab 16.48 Uhr griff sie jeden Wildhund an, der in die Wurfgelegenheit kommen wollte.

Um 17.48 Uhr ließ die Hündin glockenlautähnliches Winseln hören, als der Rüde aus dem Höhlengang ins Freie trat. Der Rüde antwortete winselnd. Im weiteren Verlauf waren dreimal von der trächtigen Hündin diese glockenlautähnlichen Laute zu hören, wenn sich die zweite Hündin oder der Rüde im Gang zur Wurfgelegenheit befanden. Auf Glockenlaute außerhalb der Wurfkiste reagierte die trächtige Hündin winselnd.

Wiederholt traten die beiden anderen Hunde in den Gang der Wurfhöhle. Sie winselten dabei laut, wurden aber von der Alphahündin am Betreten der Höhle gehindert bzw. von ihr submissiv angedroht.

Wehentätigkeit

Um 18.41 Uhr war zum ersten mal eine leichte Wehenwelle zu erkennen, die sich im Abstand von 10 und 9 Sekunden zweimal wiederholte. Die Hündin lag dabei still und ausgestreckt auf der Seite. Wie die folgenden lief die Kontraktionswelle von Richtung Schulter nach hinten in Richtung Rute/Unterbauch.

Um 18.45 Uhr erfolgte erneut eine einzelne Wehenzuckung und 21 Sekunden später eine weitere leicht Wehe. Von 18.49 Uhr bis 18.53 Uhr folgten insgesamt 31 Kontraktionen aufeinander, die alle leicht waren. Um 18.53 Uhr folgte 45 Sekunden lang eine neue Wehenwelle mit insgesamt 21 Kontraktionen, wobei die letzten drei starke Muskelkontraktionen waren. Um 18.59 Uhr folgten insgesamt sechs leichte Wehen. Anschließend rollte sich die Hündin eng zusammen und ruhte.

Im Abstand von drei, neun, vier und einer Minute erfolgten neue Wehenschübe, die minimal eine und maximal sechs Einzelzuckungen beinhalteten. Alle Zuckungen bisher waren kurz und in Körperrichtung nach hinten gerichtet.

Ab 19.21 Uhr wurden die Einzelkontraktionen länger bzw. stärker. Die Wellen liefen nun vom Unterbauch Richtung Rücken, so dass bei starken Kontraktionen der Unterbauch angehoben wurde. Ab 19.38 Uhr lag die Hündin nicht mehr in Seiten- sondern Bauchlage. Die einzelnen Kontraktionen der Wehenschübe erfolgten so dicht aufeinander, dass eine Zählung nicht mehr möglich war. Ab 20.18 Uhr saß sie wiederholt bei den Wehenwellen. Ab 20.52 Uhr hob sich die Rute bei den Kontraktionen. 20.55 Uhr wurden die Kontraktionen stärker. Eine erste Presswehe wurde um 21.08 Uhr beobachtet.

Um 21.19 Uhr war ein dunkles Objekt in der Vulva zu sehen. Die Hündin leckte es intensiv. Um 21.25 Uhr fraß sie dort etwas, dann zog sie einen Welpen aus der Vulva.

Der Welpen wurde mit dem Rumpf voran geboren (Steißgeburt). Er war im Vergleich zu dem folgenden sehr groß.

Seit 22.10 Uhr befand sich die zweite Hündin mit in der Höhle. Sie war bei der folgenden Geburt anwesend. Bis um 22.51 Uhr waren keine Wehen mehr zu sehen. Auf eine erste leichte Zuckung folgten Wehenschübe im Abstand von drei bis maximal sechs Minuten aufeinander. Die Hündin lag dabei auf der Seite. Um 23.50 Uhr war der zweite Welpe in der Vulva zu sehen. Das Muttertier leckte ihn sofort – während sich die zweite Hündin den erstgeborenen Welpen zu sich holte. Nach 57 Sekunden war der zweite Welpe aus der Vulva heraus. Es handelte sich ebenfalls um eine Steißgeburt. Dieser Welpe war deutlich kleiner als der erste. Die zweite Hündin verließ die Höhle, der Rüde legte sich zum Muttertier. Um 0.17 Uhr kam der nächste Wehenschub. Weitere Wehenschübe erfolgten im zwei- und dreiminütigem Abstand. Um 0.24 Uhr war eine erste Presswehe zu sehen, zwei weitere Presswehenschübe folgten im Abstand von einer halben Minute. Die Hündin saß dabei, die Rute hob sich stark an. Um 0.31 Uhr erschien ein Welpenkopf in der Vulva, der Welpe wurde sofort vollständig ausgetrieben. Er war gleich groß wie der erste Welpe.

Versorgung der Welpen direkt nach der Geburt

Der erste und zweite Welpe bewegten sich nur sehr schwach. Nur an den Extremitäten und am Fang waren Bewegungen zu erkennen. Die Neugeborenen unternahmen keinen Versuch, zu kriechen. Sie ließen leise, langgezogene „wiih“- Laute hören. Beide wirkten fast leblos. Der dritte Welpe war von Geburt an bewegungs- und stimmfreudig.

Erster Welpe

Der erste Welpe wurde sofort von der Hündin intensiv beleckt. Sie beroch ihn intensiv und reagierte auf sein Winseln mit Zuwendung wie Beriechen und Belecken. Um 21.39 Uhr schob sie ihn weg von sich, nahm ihn dann in den Fang und trug ihn in den Gang und sofort wieder in die Höhle zurück. Insgesamt war die Hündin sehr unruhig und verließ häufig die Höhle und ließ den ersten Welpen zurück. Sie kehrte jedoch sofort wieder zurück, da die Artgenossen versuchten, in die Wurfgelegenheit zu gelangen.

Das Muttertier half dem Welpen nicht, zum Gesäuge zu kommen. Sie legte den Kopf auf den ersten Welpen, rollte ihn mit den Vorderpfoten und schob ihn immer wieder von sich weg. Der Welpe blieb auf der Seite im Stroh liegen. Die Hündin suchte keinen Körperkontakt zu ihm.

Zweiter Welpe

Die Alphahündin fraß die Nabelschnur sofort nach dem Austreiben des Jungen. Beide Weibchen leckten anschließend simultan den neugeborenen Welpen sehr intensiv.

Drei Minuten nach der Geburt äußerte der Welpe einen ersten Schrei. Insgesamt bewegte er sich kaum, war fast leblos. Er suchte nicht aktiv die Nähe. Keines der Weibchen versuchte den Welpen zum Bauch bzw. Gesäuge zu bringen. Beide reagierten zunächst auf Stimmäußerungen des Welpen. In der folgenden Ruhephase löste das Winseln jedoch kein intensives Beriechen oder Belecken mehr aus. Wie der Erstgeborene lag er meist allein im Stroh neben der Hündin.

Dritter Welpe

Die Geburt erfolgte im Sitzen. Das Muttertier fraß sofort nach der Geburt die Nabelschnur. Dann griff sie den Welpen und legte ihn zwischen ihren Vorderbeinen ab, wo sie ihn intensiv leckte. Der Rüde leckte simultan mit der Hündin den Welpen. Auf den ersten Schrei um 0.36 Uhr reagierten beide mit intensivem, simultanem Lecken. Der Welpe krabbelte von dort weg in Richtung Bauch. Auf einen Schrei von ihm reagierte die Mutter mit einem Angriff auf den Rüden, den sie über den Fang biss. Anschließend leckte sie den Welpen sofort wieder sehr intensiv. Auf Winseln des Welpen reagierte sie jeweils stark mit Zuwendung.

Nach der dritten Geburt wurden die ersten beiden Welpen nur noch kurz berochen und geleckt. Die Hunde konzentrierten ihre Fürsorge auf den dritten, aktiven Welpen.

Reaktionen der Welpen auf die erwachsenen Hunde

Der erste und zweite Welpe reagierte auf Beriechen, Belecken und Tragen mit leisen „wii“- Lauten und ggf. lauterem, langgezogenen Schreien. Insgesamt reagierten sie nur schwach und suchte selbst nicht den Kontakt zu den erwachsenen Hunden.

Der dritte Welpe war von Anfang an sehr agil. Er krabbelte suchend umher und suchte aktiv Körperkontakt. Auf Beriechen und Belecken wurde mit lauten „wiih“-Winseltönen reagiert.

Reaktionen der adulten Hunde

Sowohl der Rüde als auch die zweite Hündin versuchten wiederholt, nach der Geburt des ersten Welpen in die Höhle zu gelangen. Einer von beiden holte den Welpen, als er an der Tür lag. Er wurde sofort von beiden Weibchen simultan zurückgetragen, wobei die zweite Hündin zuerst losließ und anschließend massiv vom Muttertier angegriffen wurden.

Um 22.10 Uhr näherte sich die zweite Hündin dem Muttertier und den Welpen in der Höhle. Sie unterwarf sich, legte sich auf die Seite und blieb reglos liegen. Sobald sie sich bewegte, griff die Alphahündin an, worauf das zweite Weibchen reglos auf der Seite liegend erstarrte.

Um 22.39 Uhr schaffte es die zweite Hündin zum ersten Mal, den Welpen zu lecken, da das Muttertier schlief. Auf sein Protestwinseln hin, griff die Mutter sofort an, worauf die Kontrahentin wieder reglos erstarrte, die Höhle aber nicht verließ.

Die zweite Hündin leckte wiederholt das Hinterbein der Alphahündin und arbeitete sich mit der Zunge in Richtung Gesäuge/Welpe. Um 23.04 Uhr begann sie die Vulva der Gebärenden intensiv und wiederholt zu lecken. Dies tat sie auch während der folgenden Wehenschübe. Sie beleckte dabei auch den Rücken, die Hinterbeine und Rute. Bis auf Abwehrkeckern mit eng angelegten Ohren zeigte die Gebärende kaum Abwehrverhaltensweisen gegen das Körperpflegeverhalten der zweiten Hündin. Die Alphahündin ruhte teils mit dem Kopf auf ihr und legte auch ein Hinterbein auf deren Rumpf. Sie reagierte jedoch ihr gegenüber aggressiv, wenn der Welpe winselte, worauf die zweite Hündin erst erstarrte und dann das Körperpflegeverhalten bei ihr intensivierte.

Auf den ersten und zweiten Schrei des zweiten Welpen hin versuchte der Rüde, in die Wurfhöhle zu gelangen. Die zweite Hündin griff ihn insgesamt viermal an und bewachte den Durchgang in die Höhle. Trotzdem gelang es dem Rüden um 0.01 Uhr, den neugeborenen Welpen aus der Höhle zu tragen. Beide Weibchen verließen die Wurfbox und das Muttertier trug sofort den Welpen wieder zurück. Die zweite Hündin blieb außerhalb, der Rüde folgte bis in die Höhle und wurde dort geduldet. Er war bei der dritten Geburt anwesend.

Der Rüde verhielt sich während der Wehenschübe und der Geburt des dritten Welpen passiv. Versuchte er, die bereits geborenen zwei Welpen zu beriechen oder zu lecken, wurde er von der Mutterhündin angedroht. Die meiste Zeit lag er reglos auf der Seite.

Direkt nach der Geburt des dritten Welpen leckte er ihn intensiv, was vom Muttertier geduldet wurde. Winselte dieser Welpe jedoch oder schrie er, wenn der Rüde ihn leckte, drohte sie sofort den Rüden an. Dieser reagierte wiederum, indem er die Hündin leckte. Um 0.48 Uhr verließ der Rüde die Höhle. Um 0.50 Uhr betrat die zweite Hündin die Wurfgelegenheit. Sie wurde dabei massiv angedroht. Sie legte sich auf die Seite und blieb passiv liegen. Beide Weibchen ruhten anschließend.

Die beiden zuerst geborenen Welpen rührten sich nicht mehr, gaben keine Laute von sich. Der genaue Todeszeitpunkt war nicht festzustellen.

Welpenfürsorge in den ersten 24 Stunden nach der Geburt 2002

Wurfhygiene

In der Nacht um 4.42 Uhr trug der Rüde den erstgeborenen toten Welpen aus der Höhle. Das Muttertier zeigte keine Reaktion. Sofort anschließend trug er den zweiten toten Welpen zunächst hinaus, dann sofort wieder zurück und legte ihn vor der Mutterhündin ab. Sie beroch ihn, kümmerte sich aber nicht weiter um den Körper. Aus dem Gang holte sie den ersten toten Welpen wieder in die Höhle. Um 4.54 Uhr kam der Rüde erneut und nahm einen toten Welpen mit, dicht gefolgt von der Hündin. Sie holte sofort den toten Welpen wieder zurück in die Wurfhöhle.

Weitere Versuche des Rüden, an diesen Welpen zu gelangen, verhinderte sie einmal durch einen Angriff, bei dem sie den Rüden biss, bei weiteren Versuchen genügte es, wenn sie drohte. Der Rüde verließ daraufhin jeweils sofort die Wurfgelegenheit. Nach dem letzten Versuch leckte die Hündin den kleineren, toten Leib mehrfach intensiv. Um 5.07 Uhr begann sie, die Hinterbeine zu fressen. Anschließend verzehrte sie die Innereien.

Um 5.20 Uhr holte der Rüde den noch unversehrten, toten Welpen aus der Höhle, das Muttertier verfolgte ihn und trug die Tierleiche sofort wieder in die Wurfhöhle zurück. Während der folgenden Ruhephase beroch und beleckte die Hündin wiederholt die toten und sehr viel intensiver den lebenden Welpen. Dieser reagierte mit lautem Winseln und äußerte Protesttöne. Dieser Welpen befand sich permanent am Gesäuge.

Erst um 10.48 Uhr trug der Rüde den toten (halben) Welpentorso hinaus und legte ihn vor dem Bau ab. Sofort holte ihn das Muttertier zurück. Währenddessen trug der Rüde den anderen toten Welpen aus dem Wurflager. Dieser wurde nicht mehr zurückgetragen.

Um 10.50 Uhr fasste der Rüde den lebenden Welpen. Dieser schrie sofort laut, worauf der Rüde ihn sofort fallen ließ. Das Muttertier griff den Rüden an und biss ihn. Zwei Minuten später beroch der Rüde den lebenden Nachwuchs. Als er quiekte, wandte sich der Rüde ab und trug den angefressenen Welpentorso raus. Das Muttertier kümmerte sich nicht mehr um den Leichnam. Sie trug ihn dreimal nicht mehr zurück in den Bau.

Eine Minute später trug der Rüde den laut schreienden Welpen in den Gang. Sofort holte die Mutterhündin den Welpen zurück.

Anschließend versuchte das Muttertier an dem Tag nicht mehr, das lebende Jungtier rauszutragen. Die toten Welpen wurden von dem Rüden und der zweiten Hündin teilweise verzehrt, ein Teil wurde vergraben.

Verhalten der Wildhunde außerhalb der Höhle

Das Muttertier verließ die Wurfgelegenheit vormittags zur Fütterung, sowie bei geringfügigsten Störungen und wiederholt auch ohne ersichtlichen Grund. Sie war insgesamt sehr unruhig und wurde erst am Nachmittag ruhiger, d. h. sie blieb über Stunden in der Wurfhöhle.

Der Rüde und die zweite Hündin verhielten sich nachmittags fast völlig inaktiv. Beide hatten sich Liegemulden in unmittelbarer Nähe des Wurfhöhleingangs gegraben. Der Rüde lag in 2 m Entfernung in einer Mulde unter einem Baumstamm getarnt direkt gegenüber dem Eingang, die zweite Hündin ca. 5 m entfernt davon.

Auch die folgenden drei Tage waren beide Tiere völlig inaktiv und hielten sich an diesen Liegeplätzen auf.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2003: 1,2 Rothunde

Wehentätigkeit

Am Tag der Geburt, dem 31. März suchte die trächtige Hündin bereits morgens ab 8 Uhr die künstliche Wurfhöhle I auf, in der sie bisher jede Nacht geschlafen hatte und das Jahr zuvor auch geworfen hatte. Sie kratzte am Boden, beroch das Stroh und wechselte während des Vormittags wiederholt rein und raus.

Eine erste Zuckung am Bauch war um 14.26 Uhr erkennbar. Der Bauch hob sich dabei stark gen Rücken. Ein erster leichter Wehenschub war um 14.27 Uhr zu sehen, ein zweiter um 14.36 Uhr und ein dritter folgte um 14.44 Uhr. Die Hündin verließ häufig diese Wurfhöhle und war sehr unruhig. Nach 14.44 Uhr betrat sie diese Höhle nicht mehr. Sie ruhte außerhalb und schlief um 15.30 mit den anderen auf der Anlage. Bei der Kontrolle um 19 Uhr befand sie sich bereits in der Wurfhöhle II in der kleineren Anlage, wo die Geburt stattfand. Um 19.55 Uhr war ein erster Welpenlaut zu hören. Das Muttertier war allein in der Wurfhöhle.

Verhalten der Wildhunde außerhalb der Höhle

Die zweite Hündin drängte den Rüden ab, sobald er versuchte, von der großen Anlage in die kleine zu wechseln. Zweimal griff sie den Rüden an, als Welpen in der Wurfhöhle schrieten. Das Männchen betrat dann dennoch die kleine Anlage und wurde von der zweiten Hündin mehrfach am Betreten des Höhlenganges gehindert. Der Rüde legte sich danach direkt außerhalb der Höhle ab, die zweite Hündin ebenfalls.

Am nächsten Tag legte die zweite Hündin eine Liegemulde zusammen mit dem Rüden an, direkt außerhalb der Wurfhöhle. Von der Liegemulde aus versuchten beide Tiere, grabend unter der Wand durch in die Höhle zu gelangen. Dies wurde vom Muttertier von innen durch Beißen verhindert. In dieser Mulde ruhten beide die nächsten vier Tage nach der Geburt. Das Muttertier ruhte immer in der Höhle bei den Welpen.

Insgesamt waren alle erwachsenen Tiere die nächsten Tage fast völlig inaktiv.

Nur zur Fütterung und zur Abgabe von Urin und Kot wurden sie kurzfristig aktiv.

Reproduktionsjahr (Schwerin) 2004: 5,4 Rothunde

Die insgesamt elf Welpen wurden von der Alphahündin am 9. April tagsüber geboren. Der erste Welpen wurde um 8 Uhr 45 geboren, die weiteren Welpen folgten um 9 Uhr 33, 12 Uhr 01, 12 Uhr 19, 14 Uhr 11, 14 Uhr 51, 14 Uhr 55, 15 Uhr 25, 15 Uhr 46, 16 Uhr 33 und der letzte um 18 Uhr 51. Der minimalste Abstand zwischen den Geburten lag bei vier Minuten, der größte bei zwei Stunden 28 Minuten.

Wehentätigkeit

Die Hündin verhielt sich während der Wehenschübe sehr ruhig. Sie lag dabei gestreckt auf der Seite, den Kopf meist am Boden. Bei stärkeren Kontraktionen zog sie die Hinterbeine unter den Leib und stützte sich damit ab. Die Kontraktionswellen verliefen in Längsrichtung nach hinten bzw. vom Bauch gen Wirbelsäule.

Bei sehr starken Kontraktionen hob sich die Rute an der Basis. Während der Wehen leckte sich die Hündin wiederholt an der Vulva sehr intensiv. Die Wehen konnten den gesamten Tag beobachtet werden. Sie traten nicht nur direkt vor der Geburt auf, sondern auch in den Phasen, in denen die Hündin schlief. Während des Tages ruhte die Hündin viel. Sie nahm an dem Tag keine Nahrung zu sich.

Versorgung der Welpen direkt nach der Geburt

Die Hündin gebär alle Welpen im Liegen. Während der Geburt leckte sie intensiv ihre Vulva und den jeweils austretenden Welpen. Befand sich der Welpen noch in der Hülle, zerriss sie diese und fraß sie sofort auf, bevor sie den Welpen leckte. Austretende Flüssigkeiten wurden von ihr ebenfalls sofort vom Boden aufgeleckt.

Sofort nach der Austreibung leckte sie den Welpen intensiv am ganzen Körper, nahm ihn dann in den Fang und legte ihn zwischen ihren Vorderbeinen ab. Dort fuhr sie fort, das Neugeborene intensiv an Kopf, Bauch und Rücken zu lecken. Die Welpen krochen von dort gen Gesäuge, sofern sie agil waren. Lebensschwache Welpen blieben im Stroh bei ihren Vorderbeinen liegen bzw. an der Peripherie, wenn sich das Muttertier nach dem kurzfristigen Verlassen der Höhle wieder in die Wurfgelegenheit begab. Die Welpen krochen selbsttätig wieder zum Muttertier. Diejenigen, die dazu zu schwach waren blieben außen liegen. Das Muttertier kümmerte sich nur direkt nach der Geburt um den neugeborenen Welpen. Dann ruhte sie bis zur Geburt des nächsten Welpen.

Die ersten beiden Welpen waren nur kurz nach der Geburt agil. Sie krochen zum Bauch und blieben dort. Milchtritt am Gesäuge wurde jedoch nicht beobachtet. Die Hündin war sehr unruhig und verließ häufig das Lager. Vor der Geburt des dritten Welpen waren die ersten beiden bereits tot. Der erste zeigte einer Dreiviertelstunde nach seiner Geburt keine Lebenszeichen mehr, der zweite nach eineinhalb Stunden. (Zu diesem Zeitpunkt wurden sie oft aus der Höhle getragen, dabei waren sie schlaff und ohne Muskeltonus). Der Drittgeborene war von Anfang an fast leblos. Die Mutterhündin trug ihn häufig raus und sofort wieder in die Höhle. Sie war sehr unruhig. Eine halbe Stunde nach seiner Geburt zeigte er kein Lebenszeichen mehr. Der vierte Welpen war am Anfang sehr aktiv. Er wurde jedoch oft durch die Hündin raus und rein getragen. Eine halbe Stunde nach der Geburt zeigte er kein Lebenszeichen mehr. Es ist nicht auszuschließen, dass der Welpen ggf. draußen zu Tode kam. Insgesamt war die Hündin am Vormittag sehr unruhig und verließ häufig die Wurfgelegenheit. Ab dem fünften Welpen blieb sie bis zum Abend dann dauernd bei den Welpen und verließ das Lager nur für sehr kurze Zeit.

Der fünfte bis zehnte Welpen war sofort nach ihrer Geburt sehr mobil und krochen zum Bauch der Hündin. Legte sie sich neu hin, so krochen sofort alle sechs Welpen wieder zum Gesäuge. Diese Welpen wurden auch nur innerhalb der Wurfbox von der Vulva weg zum Säubern zu den Vorderbeinen getragen, jedoch nicht aus der Höhle.

Der letzte, elfte Welpen bewegte sich nach der Geburt nur schwach. Nach dem Trockenlecken beachtete ihn die Hündin nicht mehr und ließ ihn liegen. Dafür leckte sie die sechs Welpen am Gesäuge sehr intensiv am ganzen Körper.

Im Vergleich zur ersten Geburt im Jahr 2002 war sie viel ruhiger und legte sich, wenn sie das Lager kurz verlassen hatte, gezielt zu den Welpen bzw. um sie herum. Trageverhalten zeigte sie nur bei den leblosen Welpen verstärkt. Die anderen ließ sie völlig in Ruhe.

Reaktionen der Welpen auf die Adulttiere

Die meisten Welpen waren sofort nach der Geburt sehr mobil und krochen umher. Sie schoben sich mit den seitlich neben dem Körper liegenden Beinen voran bis sie am Bauch bzw. zwischen den Beinen der Hündin waren. Bei Kontakt mit dem Körper konnten Pendelbewegungen des Kopfes beobachtet werden. Sieben Minuten nach der Geburt des fünften Welpen (der erste, der überlebte) zeigte dieser Milchtritt am Gesäuge.

Die Hündin half keinem Welpen zum Gesäuge. Sie legte sich jedoch immer so ab, dass die meisten Welpen zwischen ihren Vor- und Hinterbeinen zu liegen kamen. Selbst neugeborene Welpen waren in der Lage, über ihre Beine zu klettern bzw. sich unter ihnen durchzuschieben, um ans Gesäuge zu kommen. Nicht mobile, schwache Welpen bleiben beim Umbetten der Hündin dann in ihrem Rücken oder abseits von ihr im Stroh liegen. Ggf. kühlen sie stark aus, was zu weitere Immobilität führt, und sterben dann.

Reaktionen der anderen Rudelmitglieder

Während der Geburten war nur das Muttertier in der Höhle. Den ganzen Tag kam der Alpharüde in den Gang, setzte sich kurz und ging dann wieder hinaus. Er betrat die Wurfhöhle nur sehr kurz und ging sobald das Muttertier wieder in den Gang zur Höhle trat. Nur einmal schnappte sie nach ihm, ansonsten reagierte sie nicht, wenn sie sich im Lager befand und er dazu kam. Achtmal trug er im Lauf des Tages Fleisch zu.

Die zweite Hündin betrat die Höhle, wenn das Muttertier nicht dort war, sie wurde jedoch sofort aggressiv von der hinzukommenden Alphahündin vertrieben. Bei einem dieser Ereignisse trug die zweite Hündin nach dem Aggressionsverhalten einen toten Welpen hinaus. Viermal vertrieb der Rüde die zweite Hündin aus dem Gang.

Die Jährlinge betraten die Höhle nicht. Sie wurden aus dem Gang einmal von der zweiten Hündin vertrieben. Ansonsten hielten sie sich nur Sekunden im Gang auf und gingen sofort wieder, ohne von einem Adulttier bedroht worden zu sein.

Wurfhygiene

Der Rüde holte die ersten vier Welpen nach und nach aus der Höhle. Das Muttertier war dabei nicht im Wurflager.

Die Welpen, die der Rüde hinaustrug, zeigten keine Lebenszeichen mehr. Mindestens einer lebte jedoch noch schwach, da er sich bewegte, nachdem ihn das Muttertier wieder zurückgeholt hatte. Dieser Welpen zeigte dann später keine Lebenszeichen mehr und wurde eine Dreiviertelstunde später vom Rüden endgültig aus der Höhle getragen.

Die zweite Hündin trug den viertgeborenen Welpen von der Tür weg weiter in die Wurfhöhle rein. Zu diesem Zeitpunkt bewegte er sich und krabbelte. Sie trug nur leblose Welpen hinaus, jedoch keine agilen Welpen.

Ab der Geburt des fünften Welpen trugen der Rüde und die zweite Hündin keine Welpen mehr hinaus. Der fünfte und alle fünf weiteren Welpen waren sehr mobil. Die Mutterhündin blieb bei ihnen liegen.

Die ersten vier geborenen Welpen wurden je nach der Geburt vom Muttertier aus der Höhle getragen und sofort wieder hineingebracht. Zwei waren von Beginn an fast leblos, zwei nur in den ersten Minuten beim Tragen gestreckt, danach schlaff. Auch die leblosen Welpen, die von der zweiten Hündin und dem Rüden hinausgetragen wurden, wurden von ihr wieder geholt. Diese Welpen waren beim Tragen völlig schlaff, die Extremitäten und der Kopf baumelten. Agile Welpen dagegen – selbst sofort nach der Geburt – zeigten die typische Tragstarre mit gestreckten Vorder- und Hinterbeinen.

Während das Muttertier die ersten vier Welpen unruhig rein und raustrug – unabhängig davon ob sie leblos waren oder Tragstarre zeigten, holte der Rüde nur leblose, schwache Welpen hinaus. Das Muttertier trug tote und lebende Welpen in die Höhle zurück. Der Rüde und die zweite Hündin jedoch nicht. Sie trugen nur lebensschwache Welpen hinaus nicht jedoch wieder hinein.

Beide holten Welpen nur, wenn das Muttertier nicht anwesend war. Entweder verhinderte die Anwesenheit des Muttertieres ab dem fünften Welpen (der sehr mobil und kräftig war) ein weiteres Wegtragen oder der Rüde wählte gezielt nur schwache, lebensuntüchtige Welpen und entfernte diese. Er war auch nach der Geburt mehrfach in der Wurfhöhle ohne dass das Muttertier aggressiv vertrieben hätte. Er versuchte jedoch nie, einen dieser agilen Welpen zu greifen. Er prüfte sie jedoch intensiv geruchlich.

Der Verbleib des elften, lebensschwachen Welpen ist nicht klar, ggf. wurde er während einer Aufnahmepause rausgetragen. Der endgültige Verbleib der toten Welpen konnte nicht protokolliert werden. Sie wurden wahrscheinlich von den restlichen Rudelmitgliedern draußen verzehrt. Sie wurden jedenfalls nicht in der Wurfhöhle aufgefressen.

Entwicklung der Welpenfürsorge

Reproduktionsjahr 2002 1,0 Welpen

Die ersten drei Tage war nur das Muttertier tagsüber in der Höhle. Die beiden anderen Hunde mussten das Lager jeweils sofort verlassen, wenn die Alphahündin zurückkam. Der Rüde durfte am vierten Tag zum ersten Mal allein beim Welpen bleiben.

Die fünfte Nacht waren der Rüde und das Muttertier gemeinsam im Lager. Am fünften Tag wurde ein erstes Futterzutragen durch die zweite Hündin beobachtet. Am sechsten Tag war die zweite Hündin erstmals nach der Geburt mehrere Minuten beim Welpen, wobei sie vom Muttertier massiv angedroht wurde. Den nächsten Nachmittag, am 7. Lebenstag, verbrachte sie jedoch stundenlang allein mit dem Welpen in der Höhle, während die Mutterhündin vor der Höhle ruhte. Den ganzen Nachmittag war der Welpen ohne Milch. Abends trug die Mutter ihn mehrfach hinaus, so dass er erst bei ihrem Einschlafen um 18.30 Uhr wieder saugen konnte. Auch am folgenden Tag war nachmittags die zweite Hündin und teils der Rüde beim Welpen in der Höhle. Allgemein wechselten sich meist beide Weibchen beim Hüten ab. Der Rüde suchte gelegentlich die Wurfgelegenheit auf, ging aber sofort wieder, wenn ein Weibchen drin war bzw. hereinkam. War der Welpen allein, trug er ihn hinaus vor den Höhleneingang. Nachts war mindestens ein Weibchen in der Höhle beim Welpen, öfters auch zwei oder alle drei Tiere.

Reproduktionsjahr 2003 4,3 Welpen

Die ersten fünf Tage war das Muttertier dauerhaft in der Wurfhöhle. Sie verließ sie nur kurz zur Urin- und Kotabgabe und selten aus anderen Gründen. Wollte ein Artgenosse dann in die Wurfgelegenheit, drehte sie sofort um und drängte den anderen ab. War sie darin, so ging der Rüde hinein und kam meist sofort wieder heraus. Die zweite Hündin war zum ersten Mal am fünften Tag kurzfristig allein bei den Welpen. Erst ab dem sechsten Lebenstag war das Muttertier öfter außen. Die zweite Hündin übernahm dann das Hüten. In den folgenden Tagen kam es zu häufigen Keckerduellen der beiden Weibchen, da die zweite Hündin die Welpen nicht verlassen wollte, wenn das Muttertier zurückkam. Der Rüde dagegen ging sofort. Insgesamt war das Muttertier viel ruhiger und länger bei den Welpen als im Jahr zuvor, was den Zugang für die anderen zwei adulten Tiere für Welpenfürsorgeverhalten entsprechend erschwerte und auf einen späteren Zeitpunkt verschob. Nachts war mindestens ein Weibchen bei den Welpen in der Höhle, teilweise waren auch zwei Tiere dort. Mit zunehmender Größe der Welpen ruhte nur noch ein Adulttier in der Nacht mit den Jungen.

Reproduktionsjahr 2004 4,2 Welpen

Die ersten vier Tage nach der Geburt lag das Muttertier dauernd bei den Welpen. Sie war dabei meist allein. Sie verließ die Geburtsstätte, um Kot und Urin abzusetzen und zur Fütterungszeit. Durch Störungen war sie nur selten zum Verlassen des Wurflagers zu bringen.

Am fünften Tag befand sich der Wurf in der Naturhöhle. Am Nachmittag lag die zweite Hündin über Stunden bei den Welpen. Am sechsten Tag waren sie wieder in der künstlichen Wurfhöhle, wurden aber vom Rüden zur Naturhöhle gebracht. Am folgenden Tag blieben sie in der künstlichen Wurfhöhle. Beide Weibchen waren bei ihnen.

Danach waren nachts meist beide Weibchen, tags über Stunden die zweite Hündin bei den Welpen und das Muttertier kam zum Säugen hinein. Als die Welpen dann tagsüber im Gelände waren, verteilten sie sich auf beide adulten Weibchen und die Jährlingshündin Kim. Die anderen Jährlinge ruhten nur kurz bei den Welpen, lagen aber in deren Nähe.

Bau von Liegemulden 2002 bis 2004

Alle drei Adulttiere gruben in den Jahren Mulden zum Liegen direkt nach der Geburt der Welpen. Die meisten lagen in unmittelbarer Nähe zur jeweiligen Höhle.

2002 hatte sich der Rüde in der Geburtsnacht eine Mulde gegenüber dem Eingangs zur Wurfgelegenheit in der großen Anlage gegraben. Diese wurde dann am elften Lebenstag von der Mutterhündin vertieft und erweitert, während sie dort mit dem Welpen war. Auch 2003 wurde diese Mulde von allen drei Tieren genutzt.

2003 gruben sich der Rüde und die zweite Hündin eine Liegefläche direkt an der Außenwand der künstlichen Wurfgelegenheit II in der Nacht der Geburt.

Eine Reihe von Liegeplätzen entstand 2002 in unmittelbarer Nähe zur Naturhöhle, sobald der Wurf dorthin verlegt worden war. Die Ruheplätze waren am Hang im Dickicht neben dem hinteren Höhleneingang angelegt worden. Diese Mulden wurden 2003 erneut benutzt und neue in unmittelbarer Nähe angelegt. Der Erdaushub erfolgte durch Graben mit den Vorderpfoten. Es wurde aber auch Erde mit der Schnauze nach außen über den Rand der Mulde befördert. Wurzeln wurden durchgebissen. Manche Mulden waren so tief, dass vom liegenden Hund nur der Kopf über den Rand ragte. Vereinzelt markierte die Alphahündin die Liegeflächen mit Urin, jedoch jede nur einmal. Ob dies zur Orientierung der Welpen dient, ist nicht bekannt. Da die meisten Liegeplätze überhaupt nicht benetzt wurden, ist dies eher unwahrscheinlich. Die Welpen suchten jedoch zum Ruhen diese Mulden gezielt und häufig auf, auch wenn darin kein erwachsenes Tier lag.

Zu Beginn der Erkundungsphase der Welpen wurden sie 2002 und 2003 jeweils in den Mulden neben der Naturhöhle gesäugt. Von dort aus starteten sie dann das Explorationsverhalten oder liefen allein wieder zur Höhle zurück.

2004 wurden diese Liegemulden in Höhlennähe wieder genutzt. Die Welpen verteilten sich auf die beiden säugenden Weibchen ruhten aber auch bei Jährlingen in den Liegemulden. Sie legten sich auch als reine Welpengruppe in die Mulden.

3.2.2 Säugen

3.2.2.1 Gesäugeentwicklung nach der Geburt

Reproduktionsjahr 2002 1,0 Welpen

Muttertier: Am dritten Tag nach der Geburt war die Gesäugeleiste bei den Vorderbeinen nur leicht verdickt, jedoch das letzte Paar posterior stark angeschwollen. Während der Säugezeit blieb das letzte Paar stark angeschwollen, das davor leicht, der Rest bildete sich zurück. Insgesamt beleckte das Muttertier 25 mal ihr Gesäuge. 17 Ereignisse fanden in der ersten Lebenswoche, sechs in der zweiten und noch zwei in der dritten Lebenswoche des Welpen statt.

Zweite Hündin: Während beim Muttertier schon lang vor der Geburt das Gesäuge zu sehen war, entwickelte es sich bei der zweiten Hündin erst, nachdem sie beim Welpen lag. Bei ihr schwellen auch nur die letzten beiden Zitzenpaare an.

Reproduktionsjahr 2003 4,3 Welpen

Muttertier: In den folgenden Tagen nach der Geburt blieb das Gesäuge auf voller Länge mit Milch gefüllt. Erst am 3. Juni war das Gesäuge schwächer geschwollen. An diesem Tag biss das Muttertier einen Welpen weg, der Saugen wollte. Am 17. Juni war ihr vorderes Gesäuge bis auf die beiden Zitzenpaare zwischen den Hinterbeinen fast völlig zurückgebildet. Am 18. Juli war das Gesäuge vollständig rückgebildet. Das Belecken des Gesäuges wurde bei ihr nur zweimal beobachtet. Viermal leckte es die zweite Hündin.

Zweite Hündin: Auch im Jahr 2003 entwickelte die Hündin erst ein Gesäuge, als sie Zugang zu den Welpen hatte, und nicht bereits während der Trächtigkeit der Alphahündin. Ab dem 8. April konnte bei der zweiten Hündin das erste Zitzenpaar zwischen den Hinterbeinen gesehen werden, wenn sie saß. Am 11. April war bei ihr dieses Paar stark angeschwollen, das Paar davor leicht. Die Hündin war dort kahl, nach vorne war ihr Bauch wie im Jahr zuvor voll behaart. Am 3. Juni war ihr Gesäuge bereits wieder fast völlig zurückgebildet.



Abb. 110: Gesäugeentwicklung beim Muttertier (links) und zweiter Hündin (rechts) bei der Aufzucht eines solitären Welpen 2002.



Abb. 111: Links: Das Gesäuge der Mutter ist voll entwickelt und auf der gesamten Länge produktiv bei der Aufzucht von sieben Welpen 2003.
Rechts: Das Gesäuge bildet sich bereits zurück.

Reproduktionsjahr 2004 4,2 Welpen

Während das Muttertier wie 2002 und 2003 zur Geburt ein voll entwickeltes Gesäuge ausgebildet hatte, schwoll es bei der zweiten Hündin erst nach mehrtägigem Kontakt mit den Welpen an. Dabei entwickelten sich wiederum wie in den Jahren zuvor nur die letzten beiden Zitzenpaare zwischen den Hinterbeinen.

3.2.2.2 Säugen der Welpen

Reproduktionsjahr 2002 1,0 Welpen

Der Welpen versuchte sofort nach der Geburt, aktiv zum Muttertier bzw. zur zweiten Hündin zu kommen. Er suchte in den Winkeln zwischen Vorderbeinen und Hals-Bauchbereich, sowie zwischen den Hinterbeinen.

Wiederholt legte sich die Mutterhündin so hin, dass der Welpen unter ihrem Hals zu liegen kam, sobald er das Gesäuge erreicht hatte. Oder sie nahm ihn in den Fang und legte ihn vor sich ab. Um 0.57 Uhr hörte man ihn am Gesäuge schmatzen. Sofort wurde er dort vom Muttertier weggeholt. Ein erstes eindeutiges Trinken mit Milchtritt wurde um 1.27 Uhr beobachtet. Beide Weibchen schliefen tief, so dass der Welpen nicht mehr von der Alphahündin weggeholt wurde. Der Welpen nahm damit 26 Minuten nach seiner Geburt die erste Milch zu sich. In der ersten Lebenswoche ruhte der Welpen zwischen den Hinterbeinen der Hündinnen, so dass er teils über Stunden nicht sichtbar war, bzw. ein Säugen nicht zu sehen war. In seiner 1. Lebenswoche wurde er insgesamt 85 mal aktiv am Gesäuge der Mutter gesehen (Abb. 112).

In den folgenden zwei Wochen zeigte er sehr hohe Saugaktwerte mit 154 bzw. 152 Ereignissen. Das Muttertier war sehr unruhig. Sie unterbrach tagsüber permanent das Säugen indem sie die Wurfgelegenheit verließ. Sobald sie sich wieder zum Welpen legte, begann er erneut zu trinken, worauf sie wiederum die Höhle verließ. Ungestörtes Säugen war meist nur während der Schlafphasen der Hündin möglich. Auffällig war auch, dass der Welpen häufig die Zitzen wechselte, laut schmatzte und Meckerlaute ausstieß. Ggf. hatte die Hündin wenig Milch.

Ein letztes Säugen bei der Mutter wurde am 13. Mai in der sechsten Lebenswoche beobachtet. In der fünften und sechsten Woche befand sich das Jungtier meist außerhalb der Höhle im Dickicht, so dass nicht alle Saugakte gezählt werden konnten. Insgesamt wurden bei ihr 459 Saugakte gezählt.

Der Welpen leckte am 10. Mai zum ersten Mal an rohem Fleisch. Ab da nahm er auch feste Nahrung zu sich. Fünf Tage später fraß er ganze Küken. Am Wasserbecken wurde jedoch nie beim Trinken gesehen.

Zweite Hündin: Ein erstes Säugen wurde bei ihr am 20. April in der zweiten Lebenswoche beobachtet. An diesem Tag zeigte der Welpen eindeutigen Milchtritt bei der zweiten Hündin. Das leicht geschwollene Gesäuge war zwischen den Hinterbeinen zu erkennen. Das Fell war dort sehr schütter, der vordere Bauchbereich bei ihr jedoch normal behaart. Insgesamt trank der Welpen an diesem Tag dreimal und am folgenden sechsmal bei ihr. An diesem zweiten Tag waren die Zitzen abends deutlicher geschwollen. Das Muttertier zupfte ihrer Schwester das Fell am Gesäuge vorsichtig aus.

Am 29. April war das letzte Zitzenpaar nur noch leicht geschwollen.

Zum letzten Mal trank der Welpen am 1. Mai bei ihr. Am 14. Mai war das Gesäuge vollständig rückgebildet. Insgesamt trank der Welpen 41 mal bei ihr.

Veränderungen im Beobachtungsverlauf 2002

In den ersten drei Wochen erfolgte das Säugen innerhalb der Höhle. Danach war der Welpen auch tagsüber in einer Liegemulde bei einer der beiden Weibchen und trank dort. Nachts war er meist in der Höhle. Der Welpen wurde meist im Liegen gesäugt.

Die maximale Rate lag in der zweiten Woche beim Muttertier und in der dritten bei der zweiten Hündin (Abb. 112).

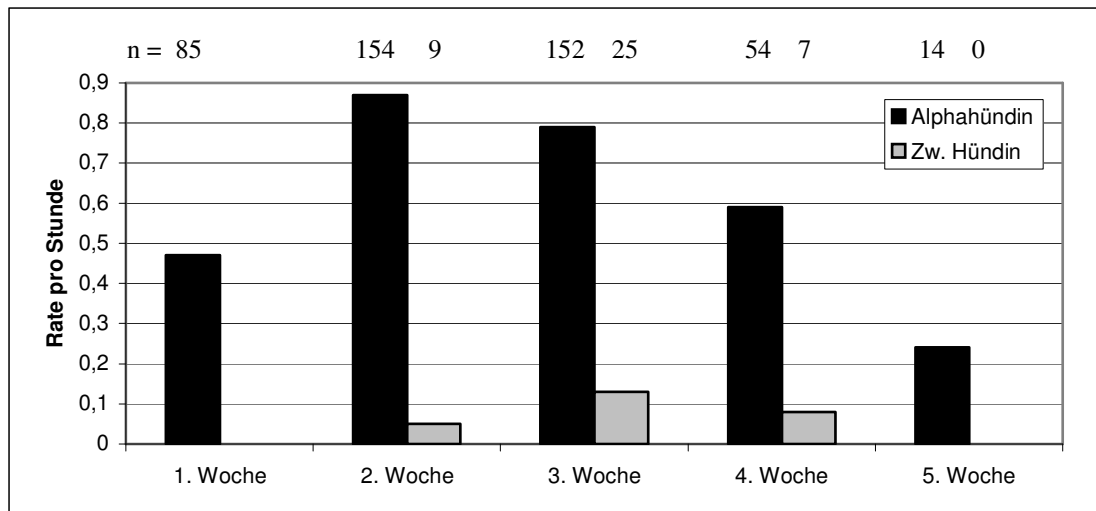


Abb. 112: Säugerate im Jahr 2002 je Weibchen und Lebenswoche des Jungen.

Reproduktionsjahr 2003 4,3 Welpen

Die Welpen wechselten beim Säugen die Zitzen. Es gab keine feste Saugordnung. Teilweise wurde um den Zugang zur Zitze gestritten. Die Welpen versuchten, dabei, den anderen abzudrängen. Die Welpen tranken in der Höhle in Bauch-, Seiten oder Rückenlage. Bedingt durch ihre zunehmende Größe tranken sie anschließend im Freien erst im Stehen und im weiteren Verlauf (Abb. 114) sitzend bzw. liegend.

Muttertier: Ein erstes Säugen bei der Mutter konnte am 11. April gegen Ende der zweiten Lebenswoche beobachtet werden, als der Wurf in die kamerabestückte Höhle gezogen war. Der letzte echte Saugakt bei ihr erfolgte am 25. Juni. Am 10. Juli nuckelte ein Welpen noch einmal für Sekunden am völlig abgeschwollenen Gesäuge. Insgesamt wurden bei ihr 149 Saugakte gezählt, wobei 95,3 % (n = 142) im Block II stattfanden.

Zweite Hündin: Das erste Säugen durch die zweite Hündin wurde am 11. April, d. h. in der zweiten Lebenswoche beobachtet. Wiederum war bei dieser Hündin vor der Geburt kein Gesäuge zu sehen. Am 17. Mai gaben die Welpen das Säugen schnell auf, sie schmatzten auch beim Säugen. Das Gesäuge war nur noch leicht geschwollen. Ggf. hatte die Hündin zu diesem Zeitpunkt nur noch wenig Milch. Am 21. Mai drohte die Hündin einen Welpen an und biss ihn vom Gesäuge weg.

Ein letztes Trinken bei der zweiten Hündin wurde am 5. Juni beobachtet

Veränderungen im Beobachtungszeitraum 2003

In den ersten vier Lebenswochen erfolgte das Säugen innerhalb der Wurfgelegenheiten und selten in einer Liegemulde im Freien, zu der die Welpen dann getragen wurden. Ab der fünften Lebenswoche wurde im Freien gesäugt, da die Welpen in der Lage waren, sich selbst fortzubewegen. Die ersten anderthalb Lebenswochen und die Hälfte der vierten Lebenswoche befand sich der Wurf in einer Höhle ohne Kamera, so dass darüber keine Säugewerte vorliegen.

Allgemein nimmt die Säugehäufigkeit mit dem Heranwachsen der Welpen bei beiden Weibchen ab (Abb. 113). Während beim Muttertier meist fünf und mehr Welpen tranken, waren es bei der zweiten Hündin maximal vier. Teilweise lagen beide Weibchen gemeinsam in der Wurfhöhle und die Welpen wechselten beim Trinken zwischen ihnen.

Als sie später im Freien säugten, hatte jede Hündin mehrere Welpen bei sich in einer Liegemulde, die im Gelände verteilt waren, so dass jede einen Teil des Wurfes versorgte.

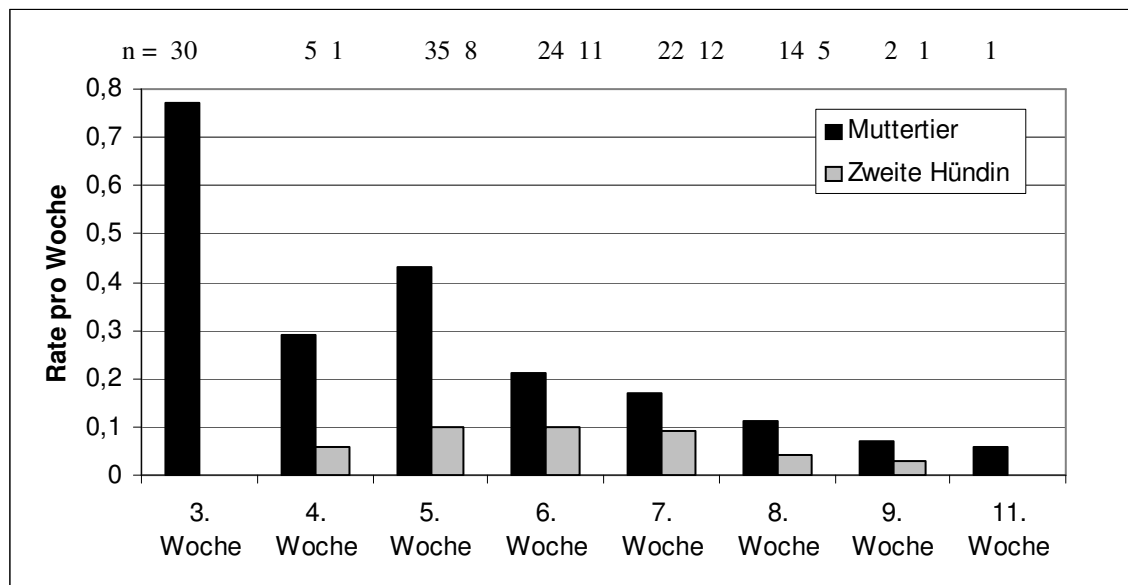


Abb. 113: Stündliche Säugerate im Jahr 2003 je Weibchen von der 3. bis zur 11. Lebenswoche der Welpen. (Anm.: In der 1., 2. und 4. Woche waren die Welpen in einem Bau ohne Kamera, so dass nicht alle Saugakte erfasst wurden).

Am 24. April versuchte ein Welpen zum ersten Mal bei der stehenden Hündin zu saugen, kam jedoch nicht hoch. Am 6. Mai, in der fünften Lebenswoche, wurde ein erstes erfolgreiches Trinken bei der stehenden Mutter beobachtet. Zuvor säugte die Hündin immer im Liegen. Ab der fünften Lebenswoche suchte das Muttertier die Wurfhöhle auf, verließ sie sofort lockend. Sie säugte die mit ihr herausgelaufenen Welpen am Höhleneingang stehend.

Am 5. Mai fraßen sie Fleisch. Ab der siebten Lebenswoche unterbrachen beide Weibchen das Säugen indem sie weggingen bzw. durch Drohen oder Imponieren das Trinken beendeten. Die Welpen wurden erstmals am 1. Juni beim Trinken von Wasser gesehen.



Abb. 114: Die Alphahündin säugt ihre Welpen. Rechts: die Welpen sitzen beim Trinken. Links: Sie sind so groß, dass sie im Liegen an die Zitzen heranreichen.

Reproduktionsjahr 2004 4,2 Welpen

Beide adulten Weibchen säugten die Welpen. Die Mutterhündin hatte auf voller Länge der Gesäugeleiste Milch, die zweite Hündin nur in den letzten beiden Zitzenpaaren zwischen den Hinterbeinen. Dort war das Gesäuge verkahlt. Allerdings sah man die Zitzen durch das Fell bis zu den Vorderbeinen. Das Muttertier säugte häufiger als die zweite Hündin. Die beiden Jährlingsweibchen „Kim“ und „Lea“ säugten nicht.

Ergebnis der Geburt und des Säugens:

Nur bei der ersten Geburt durften Rudelmitglieder mit dem Muttertier in der Höhle bleiben, in den folgenden Jahren nicht mehr. Lebensschwache Welpen wurden von der Mutter nach kurzer Zeit nicht mehr beachtet. Welpen müssen selbstständig zum Gesäuge kommen. Bei der dritten Geburt war das Muttertier viel ruhiger und blieb bei den lebensfähigen Welpen fortwährend liegen.

Die zweite Hündin leistete 2002 Geburtshilfe.

Die zweite Hündin und der Rüde betrieben Wurfhygiene und entfernten lebensschwache und tote Welpen aus dem Bau.

In alle drei Jahren säugte auch die zweite Hündin die Welpen. Dies allerdings seltener und über einen kürzeren Zeitraum als das Muttertier.

Ab der Geburt ist das gesamte Rudel die nächsten Tage fast inaktiv. Die Rudelmitglieder halten in unmittelbarer Nähe zur Höhle in selbst gegrabenen Liegemulden Wache.

3.2.3 Körperpflege: Belecken des Welpen

Durch die Kameraeinrichtung in der Wurfhöhle konnte das Körperpflegeverhalten von Rothunden innerhalb der Höhle direkt ab der Geburt erstmals beobachtet werden.

Das Belecken des Nachwuchses durch Rudelmitglieder kann verschiedene Ursachen und Ziele beinhalten. Gleich nach der Geburt findet ggf. ein gegenseitiges Erlernen des mütterlichen bzw. kindlichen Geruchs und Geschmacks statt. Durch Lecken wird der Nachwuchs zunächst von Eihautresten und anhaftender Flüssigkeit gesäubert. Das Trockenlecken fördert zudem die Durchblutung. Reaktionen des Nachwuchses auf Kontakt können weiteres Fürsorgeverhalten der Mutter triggern oder ggf. zum Aufgeben des Nachwuchses bei ausbleibenden Reaktionen führen. Vermutlich ist das Belecken der Welpen wichtig für die Mutter-Kind-Bindung. Später diene die Körperpflege der Entfernung von Milchresten am Maul und die Anogenitalmassage zur Abgabe von Kot und Urin.

Reproduktionsjahr 2002 1,0 Welpen

Das Muttertier wurde insgesamt 356 mal beim Belecken der lebenden Welpen beobachtet. Die zweite Hündin leckte sie 246 mal, der Rüde insgesamt 394 mal. Die in der Geburtsnacht verstorbenen zwei Welpen wurden vom Muttertier insgesamt zehnmal am Rücken und der Anogenitalregion beleckt, als sie eindeutig tot waren.

Das erste Belecken durch das Muttertier wurde sofort nach der Geburt bei allen drei Welpen beobachtet.

Pflege verschiedener Körperteile

Alle drei Adulttiere leckten am häufigsten die Anogenitalregion. Der Rüde zeigte zudem eine starke Präferenz für den Rückenbereich (Abb. 115).

Muttertier: Es orientierte 3 % ihres Leckverhaltens auf den Fang des Welpen, 4 % auf den Kopf, 55 % auf den Rücken, 61 % auf die Anogenitalregion und 4 % auf die übrigen Körperteile.

Zweite Hündin: Sie fokussierte je 9 % auf den Fang und auf den Kopf des Welpen, 10 % auf den Rücken, 57 % auf die Anogenitalregion und 8 % auf die übrigen Körperteile.

Rüde: Der Welpen wurde von ihm zu 1 % am Fang, zu 7 % am Kopf, zu 31 % am Rücken, zu 34 % in der Anogenitalregion und zu 9 % an sonstigen Körperteilen beleckt.

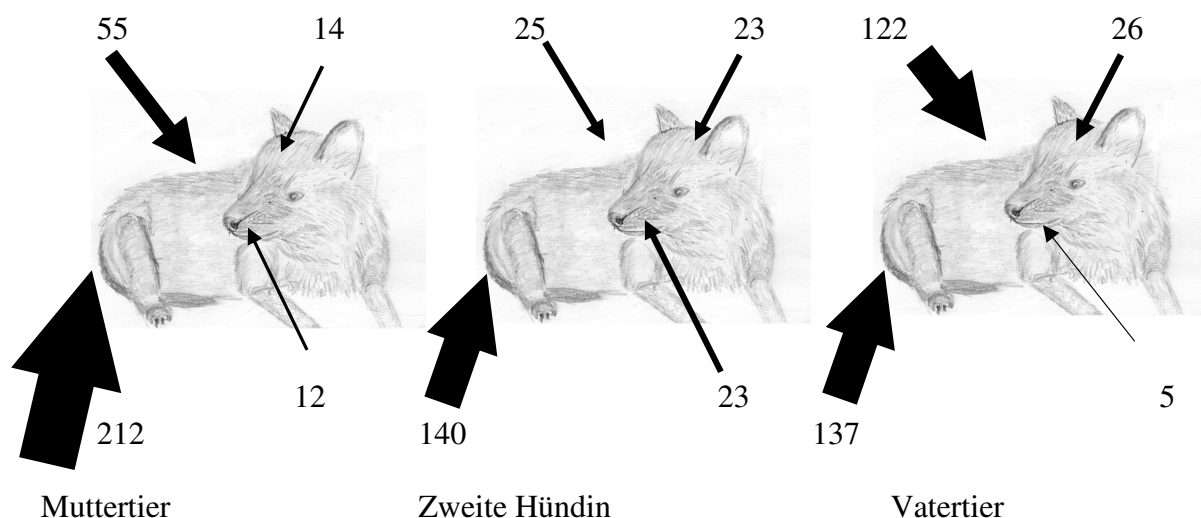


Abb. 115: Anzahl des Beleckens der verschiedenen Körperteile des überlebenden Welpen durch adulte Hunde. Die Dicke der Pfeile ist maßstäblich gezeichnet und gibt die Häufigkeit an.

Veränderungen der gesamten Körperpflege mit dem Lebensalter des Welpen

Nach der dritten Lebenswoche des Welpen zeigten alle drei erwachsenen Tiere einen Rückgang der Leckhäufigkeit.

Es entfielen 58,1 % aller Pflegemaßnahmen durch das Muttertier auf die ersten beiden Lebenswochen, beim Rüden waren es 47,5 %, bei der zweiten Hündin 28,9 %.

Alle drei Tiere unterscheiden sich signifikant in der Häufigkeit des Leckens zwischen den ersten beiden Lebenswochen des Welpen und den folgenden vier Wochen (Weibchen: $p < 0,0001$, Zweite Hündin mit Rüde $p < 0,0001$, Elterntiere $p < 0,004$, G-Test).

Während beim Muttertier die stündliche Leckrate von der ersten Lebenswoche an abfällt, steigt sie bei der zweiten Hündin über drei Wochen an (Abb. 116) und fällt erst zur vierten Lebenswoche des Welpen ab.

Beim Rüden steigt die Rate über die ersten drei Wochen an, fällt dann in der vierten ab und steigert sich wieder bis zur sechsten Lebenswoche. In der sechsten Woche war der Welpe todkrank. Das Hauptpflegeverhalten wurde zu diesem Zeitpunkt vom Rüden durchgeführt.

Muttertier: Ihre Rate war in der ersten Lebenswoche mit 121 Leckakten maximal, danach fielen die Werte kontinuierlich.

Zweite Hündin: Sie zeigte mit 103 maligem Beleckem in der dritten Woche gegenüber 71 in den ersten beiden Wochen zusammen und 72 in den folgenden drei Wochen ihr stärkstes Welpenpflegeverhalten in der dritten Woche.

Rüde: Sein absolutes Maximum mit 176 maligem Lecken des Welpen lag in der zweiten Lebenswoche.

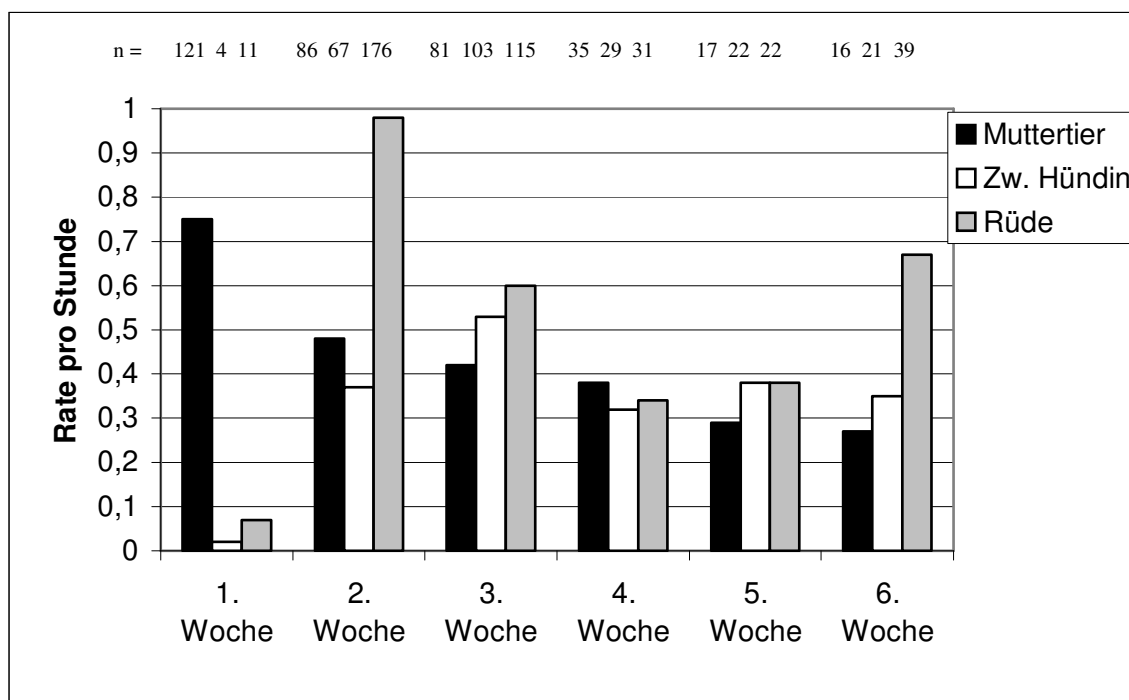


Abb. 116: Stündliche Rate der gesamten Körperpflege am Welpen durch die drei erwachsenen Hunde während der Aufzucht 2002 in Schwerin. In diesen Werten sind Anogenitalmassagen enthalten.

Anogenitalmassage

Das Beleckem von Genitalien und After löste Urin- und Kotabgabe beim Welpen aus. Eine erste eigenständige Urinabgabe ohne vorheriges Beleckem des Welpen wurde am 5. Mai in der vierten Lebenswoche beobachtet.

Beim Belecken wurde der Welpen in Rückenlage gedreht. Es erfolgte auch in Bauchlage, z. B., wenn er am Gesäuge trank. Später legte sich der Welpen von selbst auf dem Rücken. Bei sonstigen Säuberungen wurde der Welpen teils mit den Vorderpfoten vom Adulttier festgehalten, da der Welpen sich mit zunehmendem Alter dem Lecken entzog. Die Adulttiere leckten den Urin auf und fraßen den Kot vollständig.

Das Muttertier säuberte am häufigsten, der Rüde am seltensten die Anogenitalregion des Welpen. Während sich die Weibchen beim Belecken der Anogenitalregion nicht signifikant unterscheiden, ist der Wert des Rüden signifikant verschieden vom Wert des Muttertieres und von dem der zweiten Hündin (je $p < 0,0001$, G-Test).

Muttertier: Es wurde 212 mal dabei beobachtet (59,6 % aller Leckverhaltensweisen).

Zweite Hündin: Sie säuberte den Welpen dort 140 mal (56,9 % ihrer Leckvorgänge).

Rüde: Er orientierte dagegen nur 34,6 % (137 mal) seines Leckverhaltens auf die Anogenitalregion.

Veränderungen der Anogenitalmassagen mit dem Heranwachsen des Welpen

In der ersten Woche war das Muttertier fast allein für die Massage der Anogenitalregion verantwortlich. Die zweite Hündin hatte - ebenso wie der Rüde - in der ersten Woche kaum Zugang zum Welpen. Sobald der Rüde Kontakt zum Welpen hatte, d. h. ab der zweiten Woche, kümmerte er sich wie die beiden Weibchen um die Säuberung des Welpen von Kot und Urin. Mit 70 Säuberungen erreichte er sein Maximum in der zweiten Lebenswoche des Welpen. Anschließend lagen seine Werte jeweils unterhalb der der Weibchen. Die zweite Hündin zeigte in der dritten, fünften und sechsten Woche von allen drei Tieren die jeweils höchste Wochenleistung (Abb. 117).

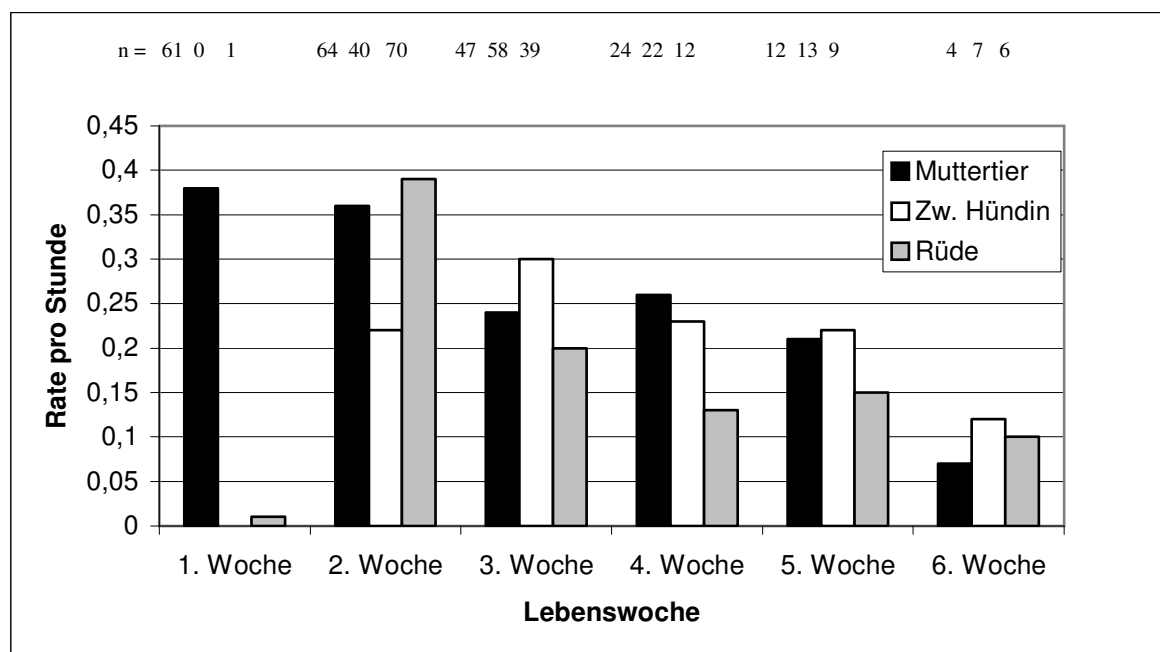


Abb. 117: Lecken der Anogenitalregion des Welpen in den ersten sechs Lebenswochen durch die adulten Hunde 2002.

Intensität des Beleckens

53,4 % der Körperpflege wurden vom Muttertier intensiv durchgeführt.

Bei der zweiten Hündin waren es 41,5 %, beim Rüden 74,1 %.

Die beiden Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander bei der Intensität des Beleckens, beide Weibchen jedoch signifikant vom Rüden ($p < 0,0001$, G-Test).

Reproduktionsjahr 2003 4,3 Welpen

Geburt und Aufzucht fanden 2003 in der ersten Woche in einer Wurfhöhle ohne Kamera statt, so dass erst ab der zweiten Lebenswoche der Welpen (die folgenden) Werte vorliegen. Das Muttertier wurde beim Lecken der Welpen insgesamt 57 mal, der Rüde 370 mal und die zweite Hündin in 229 Fällen beobachtet. Damit liegen alle drei Tiere unter den Vorjahreswerten, obwohl 2003 sieben Welpen im Vergleich zu nur einem in 2002 zu säubern waren. Bei der Alphahündin ist ein Rückgang auf 16,0 % des Wertes von 2002 zu verzeichnen. Die zweite Hündin liegt bei 93,1 % und der Rüde bei 93,9 % der Vorjahreswerte. Dabei muss berücksichtigt werden, dass die erste und die vierte Lebenswoche bedingt durch das Wählen einer Höhle ohne Kameraeinsicht nur wenig Daten lieferte.

Pflege verschiedener Körperteile

Alle drei Adulttiere säuberten am häufigsten die Anogenitalregion der Welpen. Wie im Vorjahr zeigte der Rüde zusätzlich häufiges Beleckens des Rückens (Abb. 118).

Keines der Tiere zeigte signifikante Unterschiede von einem Jahr zum nächsten in der Rate der beleckten Körperteile (Randomisierungstest für abhängige Stichproben).

Alphahündin: Von allen Leckvorgängen des Muttertieres entfielen 7 % auf den Fang, 3,5 % auf den Kopf, 0 % auf den Rücken, 81,7 % auf die Anogenitalregion und 1,8 % auf sonstige Körperteile des Welpen.

Zweite Hündin: Sie orientierte 13,5 % ihrer Leckvorgänge auf den Fang, 5,7 auf den Kopf, 3,4 % auf den Rücken, 63,3 % auf die Anogenitalregion und 2,6 % auf sonstige Körperteile.

Rüde „Alex“ leckte zu 2,4 % den Fang, zu 4,1 % am Kopf, zu 13,8 % am Rücken, zu 60,8 % in der Anogenitalregion und zu 2,7 % an weiteren Körperstellen.

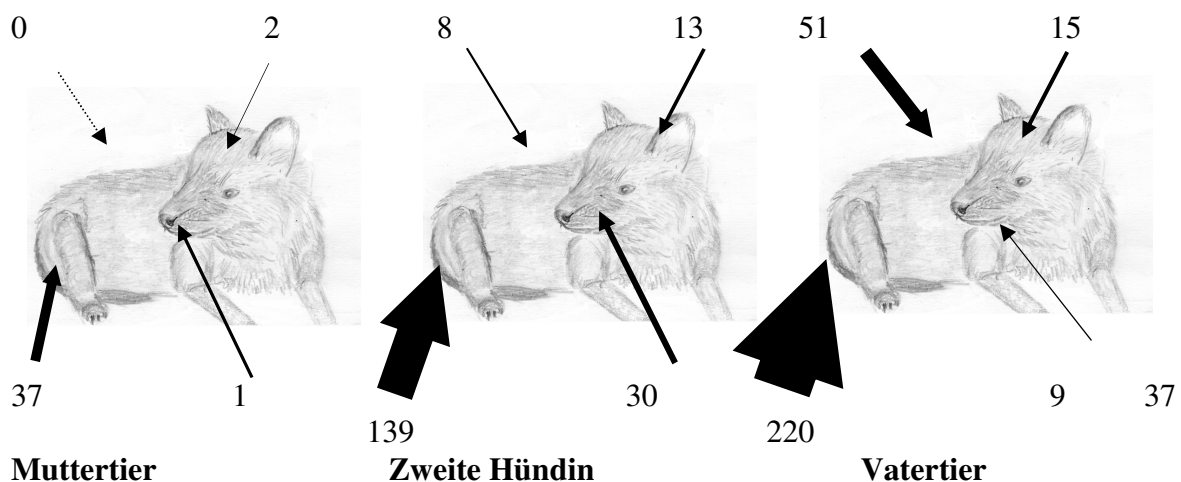


Abb. 118: Beleckens der Körperteile der Welpen (ohne Sonstiges) in den ersten acht Lebenswochen durch die adulten Tiere in Schwerin 2003. Die Pfeildicke gibt maßstäblich die Anzahl wieder.

Veränderungen der gesamten Körperpflege mit dem Lebensalter des Welpen

Das Muttertier zeigte in den ersten beiden beobachteten Aufzuchtswochen 61,4 % aller Leckvorgänge. Bei der zweiten Hündin entfielen 48,9 % des Leckens auf diesen Zeitraum während es beim Rüde 18,9 % waren.

Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant in diesem Zeitraum, wohl aber die Weibchen je signifikant vom Rüden (je $p < 0,0001$, G-Test).

In den folgenden fünf Wochen wurden beim Muttertier 17,5 %, von der zweiten Hündin 48,0 % und beim Rüden 78,4 % aller Leckereignisse gezählt.

In den weiteren fünf Wochen fielen beim Muttertier noch 21,1 %, bei der zweiten Hündin 3,1 % und beim Vater tier 2,7 % der Welpenkörperpflege an. In beiden fünf wöchigen Zeiträumen unterscheiden sich alle drei Tiere je signifikant untereinander in ihrem Pflegeverhalten (je: $p < 0,0001$, G-Test).

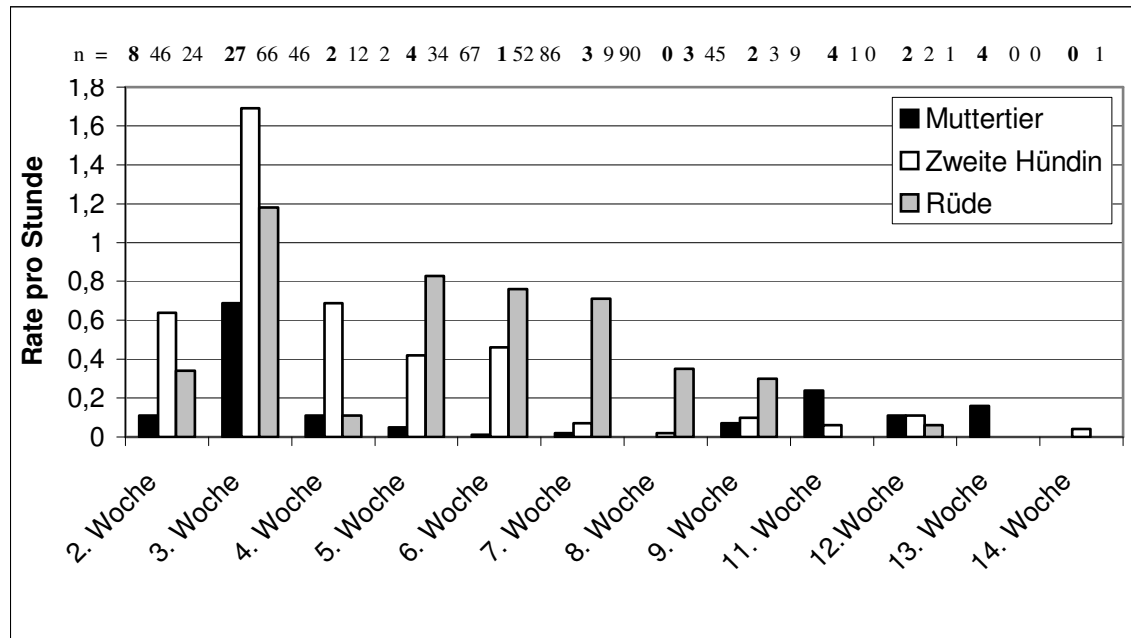


Abb. 119: Stündliche Rate des gesamten Körperpflegeverhaltens je Woche in Schwerin 2003. (In der zehnten Woche erfolgte keine Beobachtung).
Enthalten sind auch Anogenitalmassagen.

Bedingt durch die Wahl einer kamerafreien Wurfgelegenheit liegen keine Werte in der ersten Lebenswoche vor. Die geringe Anzahl in der zweiten und vierten Woche (Abb. 119) ist ebenfalls durch den tageweisen Aufenthalt außerhalb des Kamerabereichs erklärbar. Auffällig ist der sehr geringe Anteil des Muttertieres. Bereits in der zweiten und dritten Lebenswoche liegen die Werte des Rüden und besonders die der zweiten Hündin weit oberhalb der Rate der Alphahündin. In folgenden Wochen liegen die Werte der Mutter bei maximal vier Ereignissen.

Bis zur vierten Woche zeigt die zweite Hündin die höchsten Werte. In der fünften bis neunten Woche wird das Maximum vom Rüden geleistet. Ab der zehnten Lebenswoche tritt bei allen drei Tieren nur noch vereinzelt Belegen der Welpen auf.

Anogenitalmassage

Die erwachsenen Tiere fraßen den Welpenkot direkt bei der Massage. Später verzehrten sie die Kotstränge, die die Welpen im Gelände abgesetzt hatten. In unmittelbarer Nähe der Wurfhöhlen und in ihnen war deshalb kein Welpenkot vorhanden. Welpenurin wurde direkt am Welpen aufgenommen oder vom hölzernen Boden der künstlichen Wurfhöhle. Im Gelände draußen erfolgte kein Auflecken von Welpenurin vom Boden.

Eine erste eigenständige Kotabgabe ohne vorherige Anogenitalmassage wurde am 44. Lebenstag beobachtet. Am 48. Tag war eine Urinabgabe ohne vorherige Massage zu beobachten.

Wie 2002 waren die meisten Pflegeverhalten auf die Anogenitalregion der Welpen orientiert. Das Muttertier wandte 80,7 % ihrer Pflegeverhaltensweisen dafür, die

zweite Hündin 63,3 % und der Rüde 60,8 %. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0,01$, G-Test).

Die Elterntiere unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0,003$, G-Test). Die zweite Hündin und der Rüde unterscheiden sich nicht signifikant.

Veränderungen der Anogenitalmassagen mit dem Heranwachsen der Welpen

Für die erste Lebenswoche der Welpen liegen keine Daten vor, da die Geburt und Aufzucht in der ersten Woche in einer Wurfhöhle ohne Kamera erfolgte.

In der vierten Lebenswoche befand sich der Wurf in einer Höhle außerhalb des Kamerabereichs, so dass nur Außenbeobachtungen vorliegen. Auffallend ist die allgemein sehr niedrige Rate des Muttertieres (Abb. 120). Ab der vierten Woche erbrachte sie nur noch vereinzelt Anogenitalmassagen, maximal drei je Woche.

Die zweite Hündin und der Rüde übernahmen 2003 offensichtlich die Reinigung der Welpen. Wie im Jahr zuvor steigen die Werte der zweiten Hündin zur dritten Woche hin stark an. Ihr Maximum lag mit 43 Säuberungen von After und Genitalien in der dritten Lebenswoche der Welpen. Die Werte steigen von der fünften ($n = 18$) zur sechsten Woche ($n = 40$) erneut an, um dann auf maximal drei pro Woche abzufallen. Der Rüde zeigt ab der fünften Woche bis zum Beobachtungsende die höchsten Raten von allen drei Tieren

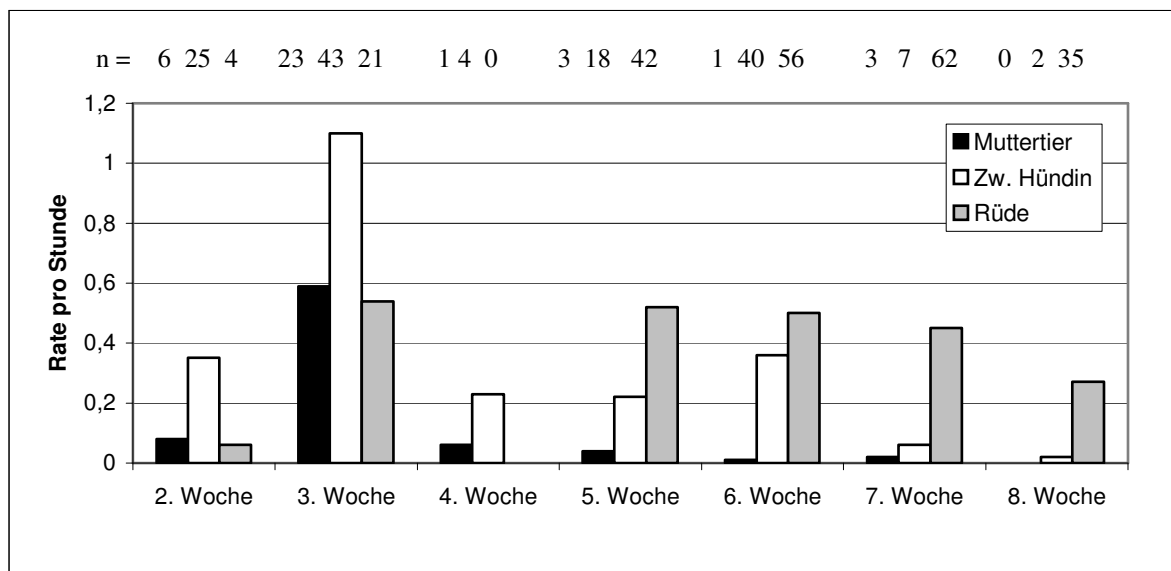


Abb. 120: Verteilung der Anogenitalmassagen auf die Lebenswochen der Welpen in hängigkeit vom pflegenden Hund 2003. In der 1. Lebenswoche waren die Welpen die ganze Zeit, in der 2. und 4. Woche teils in Höhlen ohne Kamera.

Intensität des Beleckens

Die intensiven Pflegemaßnahmen des Muttertieres machen 63,2 % ihres Säuberungsverhaltens aus und bei der zweiten Hündin 71,6 %. Der Rüde zeigt mit 85,7 % den höchsten Anteil an intensivem Pflegeverhalten. Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander. Beide unterscheiden sich signifikant von den Werten des Rüden (je: $p < 0,0001$, G-Test). Im Vergleich zum Vorjahr führten alle drei Tiere prozentual mehr intensive Leckvorgänge aus. Keines der beiden Weibchen erreichte jedoch im zweiten Jahr den Vorjahreswert des Rüden. Während beim Muttertier die intensiven Leckereignisse um 18,4 % und die des Rüden um 15,5 % anstiegen, zeigte die zweite Hündin mit einer Steigerung des Vorjahreswertes um 72,5 % eine starke Verbesserung des Säuberungsverhaltens.

Reproduktionsjahr 2004 4,2 Welpen

Am Tag der Geburt führte nur das Muttertier Körperpflege an den Welpen durch. Der Rüde und die zweite Hündin rochen nur an den Welpen. Beide hielten sich jeweils nur kurz in der Höhle auf. Die Welpen wurden von der Alphahündin jeweils sehr intensiv direkt nach der Geburt am gesamten Körper geleckt. Von den an diesem Tag beobachteten Körperpflegeereignissen führte die Hündin insgesamt 31 nur sekundenlang und 72 intensiv durch. Beim Säubern fraß sie auch die Hüllreste sorgfältig auf. Wiederum ab der dritten Lebenswoche haben der Rüde und die zweite Hündin (abends) in der Wurfhöhe mehr Pflegeverhalten an den Welpen gezeigt als das Muttertier. Beide orientieren das Säuberungsverhalten hauptsächlich auf die Anogenitalregion. (Die Höhlen-Aufzeichnungen wurden nach der Geburt nur abends durchgeführt, so dass das Pflegeverhalten tags nicht erfasst ist.). Als sich die Welpen dauerhaft außerhalb der Wurflager aufhielten, wurden sie ebenfalls von der zweiten Hündin und dem Rüden sowie dem Muttertier gesäubert. In diesem Jahr beteiligten sich die Jährlinge am Säubern der Welpen. Besonders Kim, das ranghöhere der beiden Jährlingsweibchen, wurde häufig mit ein oder zwei Welpen bei sich angetroffen.



Abb.: 121: Das Muttertier leckt einen männlichen Welpen sauber und nimmt den Urin auf. Der Welpel liegt ohne Zwang auf dem Rücken und lässt sich säubern.



Abb. 122: Ein Jährling leckt den vom männlichen Welpen abgegebenen Urin auf, Schwerin 2004. Im Hintergrund liegt das Muttertier.

Ergebnis der Welpenkörperpflege:

Alle Rudelmitglieder säubern die Welpen.

In beiden Jahren wurde das Muttertier ab der zweiten Woche von den Adulttieren beim Säubern unterstützt. Sie übernahmen zeitweise die Säuberungen fast völlig.

Besonders häufig wurde von allen Wildhunden die Anogenitalregion der Jungen gesäubert.

Alle drei Adulttiere zeigten bei der zweiten Aufzucht viel häufiger intensives Pflegeverhalten als im Jahr zuvor. Besonders die zweite Hündin hatte sich stark verbessert.

Mit zunehmendem Alter drehen sich die Welpen freiwillig zur Anogenitalmassage auf den Rücken. Mit der selbstständigen Abgabe von Urin und Kot durch die Welpen geht die Säuberungsrate der Rudelmitglieder an ihnen zurück.

3.2.4 Futterzutragen

Die Versorgung von bei der Höhle gebliebenen Sippenmitgliedern und dem Nachwuchs ist von einigen Caniden wie dem Wolf und dem Afrikanischen Wildhund bekannt. Auch Rothunde zeigen das Verhalten im Freiland wie im Zoo. Auf diese Art können auch männliche Säugetiere bei der Ernährung des Nachwuchses helfen.

Rothunde bringen Fleisch zur Höhle indem sie es im Fang tragen oder im Magen transportieren und dann vorwürgen.

Das Zutragen von Nahrung zu Welpen wurde nur in Schwerin beobachtet. Es erfolgte das Zubringen von Fleisch zu den Welpen in die Höhle bereits zu einem Zeitpunkt, als diese noch keine feste Nahrung aufnehmen konnten. Dabei konnten die Welpen allein in der Höhle sein oder im Beisein eines Adulttieres. Der Rüde trug bereits einige Tage vor der Geburt Fleisch in die Wurfhöhle.



Abb. 123: Die Alphahündin transportiert trabend ein Stück Fleisch.

Aufzucht 2002 1,0 Welpen

Das Zutragen von Nahrung wurde fast nur vom Rüden durchgeführt (Abb. 124). Anders als die Hündinnen trug der Rüde Fleisch nicht nur zum einzelnen Welpen, sondern häufiger dem Muttertier (52 %) oder der zweiten Hündin (14,6 %) zu. Das Muttertier trug dagegen zu 100 % (n = 3) dem solitären Welpen zu. Sie unterscheidet sich nicht signifikant beim Zutragen zum solitären Welpen vom Rüden bzw. der zweiten Hündin. Der Rüde und die zweite Hündin unterscheiden sich signifikant im Futterzutragen zum einzelnen Welpen ($p < 0,001$, G-Test).

Alphahündin: Das Muttertier trug dreimal Futter zu. In allen Fällen befand sich der Welpen dabei allein in der Höhle. Sie brachte nie Nahrung zu einem Adulttier.

Zweite Hündin: Sie trug siebenmal Futter zu. Sechsmal (85,7 %) trug sie das Fleisch zum Welpen, der allein in der Wurfhöhle war. Einmal trug sie es außerhalb der Höhle dem Muttertier zu. Ein Zutragen zum Rüden wurde nie beobachtet.

Rüde: Er wurde 96 mal beim Futterzutragen beobachtet. 30 mal (31,3 %) trug er es dem Welpen zu, der allein in der Wurfgelegenheit war. Beim Eintragen in die Wurfhöhle trug er insgesamt 46 mal dem Muttertier mit Welpen (52 %) und 12 mal (14,6 %) der zweiten Hündin mit dem Welpen Fleisch und Knochen zu. Außerhalb der Wurfbox legte er sechsmal das Futter vor dem Muttertier nieder, zweimal trug er es dort der zweiten Hündin zu.

Veränderungen der Rate mit dem Lebensalter des Welpen

Die zweite Hündin und der Rüde zeigten beide jeweils in den Wochen, in denen sie erstmals zutragen, insgesamt die häufigsten Trageverhalten. Sie trugen damit nicht immer häufiger zu, je älter der Welp wurde.

Sie unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil in dieser Zeit voneinander. Bei der Rate des Futterzutragens in den ersten sechs Wochen unterschied sich der Rüde von beiden Weibchen je signifikant (je $p < 0,003$, exakter Randomisierungstest für unabhängige Stichproben). Die beiden Weibchen unterschieden sich ebenfalls signifikant in der Rate des Zutragens ($p < 0,006$, exakter Randomisierungstest für unabhängige Stichproben).

Am 14. Mai 2002 in der sechsten Lebenswoche wurde das letzte Zutragen durch den Rüden beobachtet (das Jungtier verstarb am 22. Mai 2002).

Alphahündin: Das Muttertier trug in der dritten Woche zweimal, in der folgenden Woche einmal Fleisch zum Welpen (Abb. 124).

Zweite Hündin: Ihr Maximum lag in der zweiten Lebenswoche ($n = 4$). Sie trug nur von der zweiten bis vierten Lebenswoche Nahrung in die Höhle hinein, wobei sie jede Woche weniger zutrug. In ihren ersten beiden Wochen, in denen sie Nahrung zutrug, erfolgte 57,1 % ihres Zutrageverhaltens.

Rüde: Die Rate des Futterzutragens durch den Rüden nahm von Woche zu Woche ab. In den ersten beiden Wochen, in denen er Fleisch brachte, erfolgten 64,6 % aller seiner Ereignisse. Der Höchstwert des Zutragens durch ihn lag bei 36 mal in der zweiten Woche (Abb. 124). Er trug in der ersten, fünften und sechsten Woche als einziger Nahrung zu.

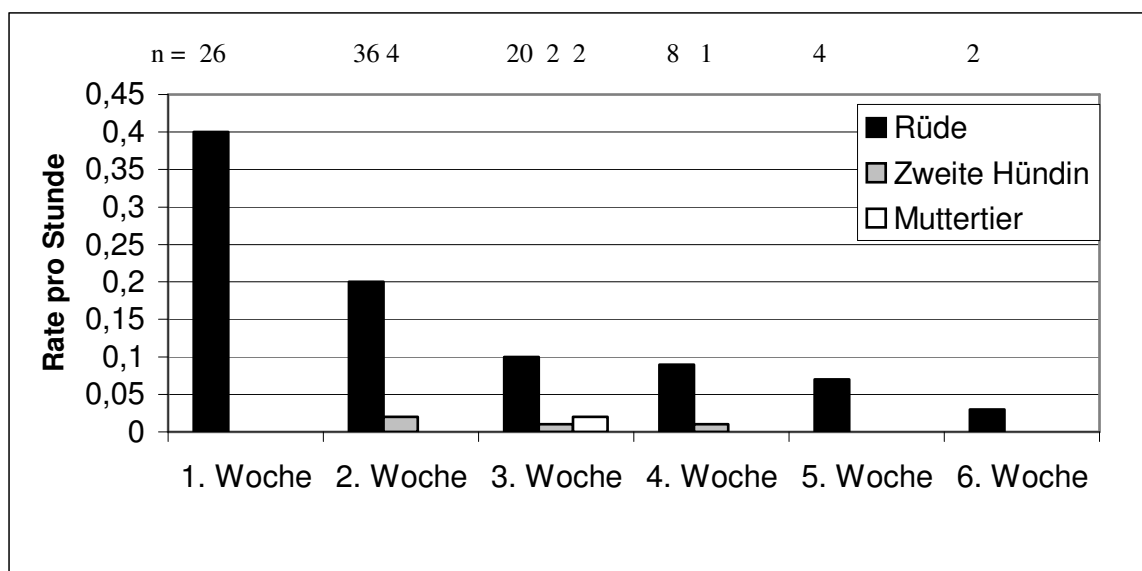


Abb. 124: Stündliche Rate des Zutragens von Nahrung je erwachsenes Tier in den verschiedenen Lebenswochen des Welpen in Schwerin 2002.

Aufzucht 2003 4,3 Welpen

Insgesamt trug der Rüde 34 mal, das Muttertier dreimal und die zweite Hündin zehnmal Nahrung zu. Im Vergleich zum Vorjahr (n = 106) liegt der Gesamtwert mit 49 Ereignissen bei 46 % des Vorjahreswertes. Wie im Vorjahr trugen beide Weibchen bevorzugt nur den Welpen zu. Auch der Rüde trug bevorzugt Nahrung zu, wenn kein Adulttier bei den Welpen war.

Alphahündin: „Nina“ trug in allen drei Fällen den Welpen Fleisch zu. Ein Zutragen zu adulten Tieren konnte bei ihr nie beobachtet werden.

Zweite Hündin: Bei ihr waren siebenmal die Welpen allein (70,0 % des Zutragens), 20 % des Zutragens (n = 2) erfolgten zum Muttertier mit Welpen, einmal ließ die Hündin Fleisch vor dem einzelnen Muttertier fallen. Dem Rüden wurde nie Nahrung gebracht.

Rüde: Bei 14,7 % der Fälle (n = 5) trug der Rüde Fleisch zum Muttertier mit Welpen, bei 5,8 % (n = 2) zur zweiten Hündin mit Welpen und bei 79,4 % (n = 27) waren die Welpen allein ohne erwachsenen Hund in der Wurfbox. Ein Tragen von Nahrung zu einem Adulttier ohne Welpen wurde nicht beobachtet.

Veränderungen der Rate mit dem Lebensalter des Welpen

In der dritten und vierten Lebenswoche konnte keinerlei Futterzutragen beobachtet werden, weil sich die Welpen in einer Höhle außerhalb des Kamerabereiches befanden.

Der Rüde trug immer häufiger Futter zu (Abb. 125). Beim Vergleich der wöchentlichen Raten der ersten acht Wochen unterscheiden sich der Rüde und die zweite Hündin signifikant voneinander ($p < 0,003$, exakter Randomisierungstest für unabhängige Stichproben). Die Raten des Alphapaars unterscheiden sich ebenfalls signifikant voneinander ($p < 0,003$, exakter Randomisierungstest für unabhängige Stichproben). Die Raten der beiden Weibchen unterscheiden sich dagegen nicht signifikant.

Die zweite Hündin und der Rüde unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil des Futterzutragens im Block II b bzw. III. Die Alphahündin unterscheidet sich ebenfalls nicht signifikant vom Rüden und der zweiten Hündin im prozentualen Anteil im Block II b und Block III.

Alphahündin: Die drei Ereignisse des Muttertieres (100 %) liegen in der siebten und achten Woche im Block II b. Davor und danach wurde kein Nahrungstransport von ihr zu den Welpen beobachtet.

Zweite Hündin: „Tanja“ wurde erst ab der fünften Lebenswoche beim Zutragen von Nahrung beobachtet. Im Block II a trug sie insgesamt dreimal (Rate: 0,006), im Block II b siebenmal (stündliche Rate: 0,06) Fleisch zu. Bei der zweiten Hündin liegen 30 % des Nahrungszutragens im Bereich 5. bis 8. Woche (Block II b) und 70 % in den folgenden fünf Wochen (Block III).

Rüde: Anders als im Jahr zuvor nimmt im Jahr 2003 die Rate des Zutragens wöchentlich bis zur siebten Woche beim Rüden zu. In der achten Woche wurde er nicht beim Futterzutragen beobachtet.

In den folgenden fünf Wochen (Block III, n = 12) lag seine Rate mit 0,11 noch höher als in den ersten beiden Wochen (Block II a: stündliche Rate 0,02, n = 4) und der dritten bis achten Woche (Block II b: stündliche Rate 0,04, n = 4). Insgesamt 11,8 % des Futterzutragens entfallen beim Rüden auf die ersten beiden Wochen (Block II a), 52,9 % auf die Wochen 5 bis 8 (Block II b) und 35,3 % auf die Wochen 9 bis 13 (Block III).

Das letzte Zutragen wurde am 16. Juli 2003 vom Rüden durchgeführt. Zu diesem Zeitpunkt waren die Welpen regelmäßig allein zur Fütterungsstelle bzw. zu einem geschlachteten Ganzkörper gelaufen. Sie waren damit in der Lage, sich selbst Nahrung anzueignen.

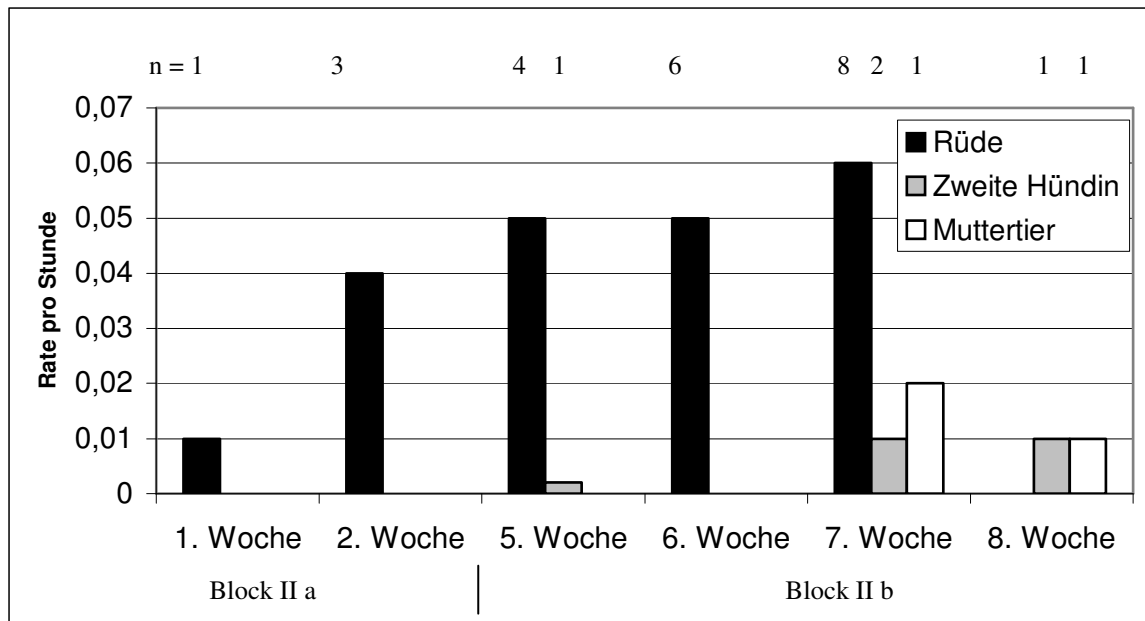


Abb. 125: Rate des Futterzutragens je Adulttier in den ersten acht Lebenswochen der Welpen in Schwerin 2003 (In der ersten Woche war der Wurf in einer Höhle ohne Kamera, so dass nicht alles Zutragen erfasst wurde.).

Versorgung eines kranken Welpen 2003

Ein Welpen war aufgrund einer Erkrankung nicht in der Lage, den anderen Welpen von der Naturhöhle zum 70 m entfernten Fütterungsplatz zu folgen. Ihm wurde zweimal von der zweiten Hündin und dreimal vom Rüden Nahrung gezielt zugetragen.

Das Muttertier versorgte den Welpen während seiner Erkrankung nicht.

Aufzucht 2004 4,2 Welpen

Während der Geburt der Welpen trug der Alpharüde insgesamt achtmal dem gebärenden Muttertier Fleisch bzw. Knochen zu. In der folgenden Woche trug er insgesamt zweimal abends Fleisch in die Wurfhöhle. Nur einmal fraß er kurz daran. In allen anderen Fällen ließ er das Nahrungsstück fallen und verließ sofort das Wurflager wieder.

Am Tag der Geburt würgte die zweite Hündin im Gang stehend Nahrung vor, ohne dass ein Wildhund sie um Nahrung angebettelt hätte. Sie fraß sofort alles wieder auf. Das Muttertier lag mit zwei Welpen in der Wurfhöhle einen halben Meter entfernt und zeigte keine Reaktion. Alle drei Adulttiere würgten den Welpen auch Nahrung vor.

Im November wurde der Alpharüde noch beim Vorwürgen von Nahrung für seinen diesjährigen Nachwuchs beobachtet.

Ergebnis des Futterzutragens:

Bei jeder der drei Aufzuchten hatte der Rüde mit Abstand am häufigsten Fleisch sowohl zum Muttertier als auch zu den Welpen gebracht.

Beide Weibchen versorgten bevorzugt die Welpen und selten ein anderes Adulttier bei den Welpen mit Nahrung.

Beim großen Wurf im Jahr 2003 trug der Rüde von Woche zu Woche mehr zu.

3.2.5 Futtervergraben

Das Horten von Nahrung ist bei Carnivoren weit verbreitet. Es dient zur Überbrückung von Zeiten des Nahrungsmangels oder zur Sicherung der Beute vor Konkurrenten wie Aasfressern. Futtervergraben wird in der Literatur für den Rothund verneint. In dieser Studie zeigte sich jedoch, dass auch Rothunde Nahrung horteten. Die Zeitspanne betrug wenige Minuten bis maximal zwei Tage. Nicht immer holte der „Eigentümer“ das Futter wieder hervor. Die Rudelmitglieder räumten auch Futterverstecke der Artgenossen leer.

Fleisch und Knochen wurden im Fang getragen, eine geeignete Stelle gesucht und beim anschließenden Graben im Fang gehalten. Das Futterstück wurde ins Loch gelegt und dann lose Erde, Sand oder Laub vollständig oder unvollständig darüber geschoben.

Fleisch und Knochen aus „normalen“ Verstecken wurden später ausgegraben und unmittelbar dort verzehrt oder weggetragen bzw. neu vergraben. Es wurden nicht nur Fleisch und Knochen vergraben, sondern auch Fleisch gezielt in die frisch gegrabenen Löcher aus dem Magen vorgewürgt. Dazu lief der Rothund suchend umher, prüfte verschiedene Stellen geruchlich und begann dann zu graben. In das offene Loch wurde gezielt der Mageninhalt vorgewürgt und darüber mit der Schnauze Erde, Sand oder Laub geschoben. Die Horte mit angedauter Nahrung enthielten üblicherweise viele kleine Fleischstücke, bis zu 30 Stück. Beim Öffnen eines solchen Hortes leckten die Wildhunde die kleinen Stücke im Erdaushub auf und fraßen an Ort und Stelle. Die meisten derartigen Futterverstecke wurden nach großen Ganzkörperfütterungen (Schaf, Ziege, Damwild) angelegt.

Wenige Wochen alte Welpen vergruben ebenfalls gezielt Fleisch oder von ihnen vorgewürgte Nahrung.

Es gab bevorzugte Stellen, die mehrfach neu belegt wurden. Es wurden an Stämmen, Steinen und an Elektrozaunstäben häufig Futterverstecke angelegt, selten allgemein im Gebüsch. Ein Versteck wurde nicht doppelt belegt, sondern zunächst geleert und ggf. erneut gefüllt.

3.2.5.1 Anlegen von Futterdepots

Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Die Wildhunde legten sechs Verstecke an. Einmal vergrub die Hündin Fleisch, viermal der Alpharüde und einmal wurde nicht beobachtet, wer das Versteck angelegt hatte. Alle Verstecke wurden im Sandboden angelegt. Der zweite Rüde hortete keine Nahrung.

Es wurden nur Fleisch und Knochen, nicht jedoch vorgewürgte Nahrung vergraben.

Das erste Vergraben erfolgte in der ersten Woche durch die Hündin. Der Alpharüde vergrub im Block II zweimal und auch im Block III zweimal Nahrung.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Von den insgesamt 30 Futterdepots legte die Alphahündin fünf, die zweite Hündin zwei, der Alpharüde drei und der zweite Rüde keines an. 20 mal war der Urheber des Hortes nicht bekannt. 22 Futterverstecke (73,3 %) enthielten Fleisch und Knochen, acht vorgewürgten, angedauten Mageninhalt. In sieben Fällen (87,5 %) ging dem Vergraben von Mageninhalt eine Ganzkörperfütterung mit einer Futtermenge von über 15 kg voraus.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde

Es wurden 283 Futterhorte angelegt. 121 (43,5 %) stammten von der Alphahündin, 70 (25,2 %) von der zweiten Hündin und 20 (7,2 %) vom Alpharüden. 72 mal (25,9 %) ist der Urheber nicht bekannt. In 254 Futterverstecken (91,4 %) befanden sich Fleisch und Knochen. 29 Horte enthielten vorgewürgten Mageninhalt der Rothunde. Bei 23 der Verstecke (79,3 %) mit angedauter Nahrung war bis zu zwei Tage zuvor ein großer

Ganzkörper (Schaf, Ziege, Damwild) verfüttert worden, von dem die Wildhunde bis drei Tage lang fraßen. Die Alphahündin wurde elfmal, die zweite Hündin viermal und der Rüde viermal beim Vorwürgen und Vergraben von Mageninhalt beobachtet.

Veränderungen im Beobachtungszeitraum

Im Folgenden sind alle Horte (normale und solche mit Mageninhalt) summiert (Abb. 126). Das erste Vergraben von Nahrung wurde von der Alphahündin in der zweiten Woche gezeigt.

Insgesamt wurden 18,0 % (n = 51) aller Horte in der Paarungszeit, 37,1 % (n = 105) während der Trächtigkeitsphase und 44,9 % (n = 127) während der Aufzucht angelegt. Die Rate bei den Verstecken unbekannter Herkunft fiel im gesamten Beobachtungszeitraum.

Alphahündin: Sie legte im Beobachtungszeitraum immer häufiger Verstecke an (Abb. 126).

Ihre maximale Rate von 0,25 (n = 50) erreichte sie während der Aufzucht.

Zweite Hündin: Sie legte während der Paarungszeit sieben Horte an, die minimale Rate von 0,03 (n = 7) erreichte sie in der Trächtigkeitsphase, das Maximum bei 0,3 (n = 56) während der Aufzucht.

Alpharüde: Seine Werte fallen im Beobachtungszeitraum. Der Höchstwert von 0,19 (n = 15) lag in der Paarungszeit, danach fiel die Rate über 0,02 (n = 4) in der Trächtigkeitsphase auf 0,01 (n = 1) während der Aufzucht.

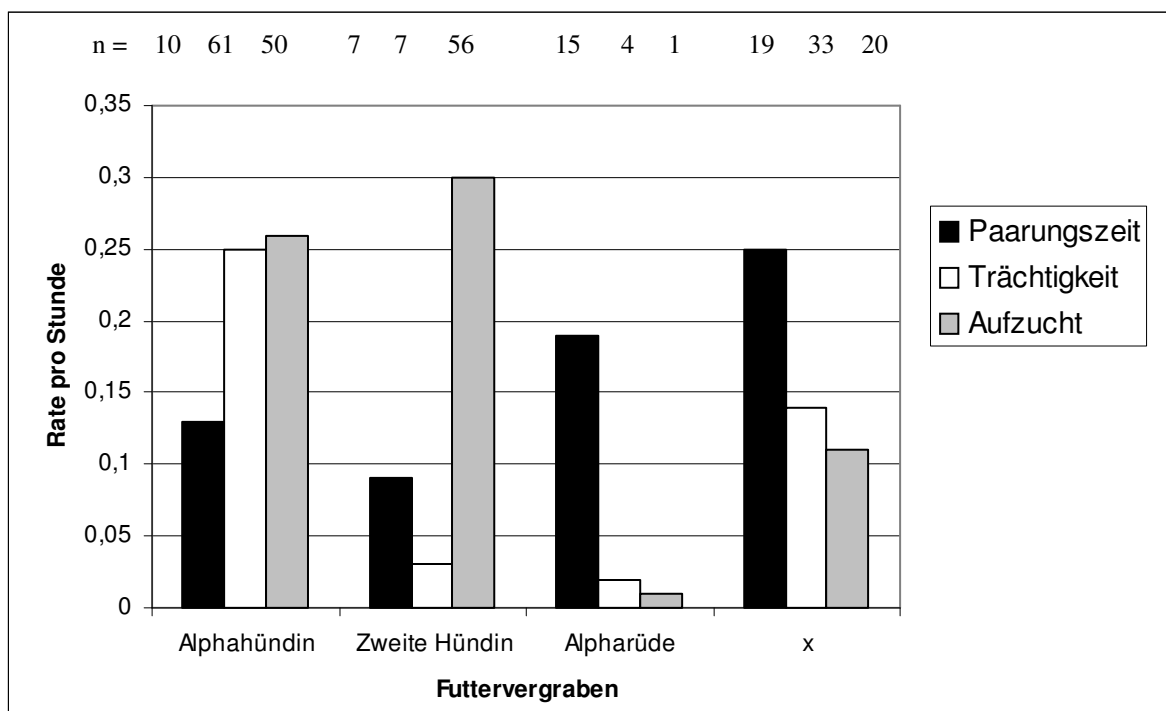


Abb. 126: Futtervergraben je Tier und Beobachtungszeitraum in Schwerin 2002.

Aufgeführt ist, welches Tier Nahrung vergrub. Summiert ist das Vergraben von Fleisch und Mageninhalt. x: es ist nicht bekannt, wer den Nahrungshort anlegte.

Magdeburg 2002: 2,1 Rothunde

Die Hündin vergrub keine Nahrung, der Alpharüde zehnmal, der zweite Rüde nie. Fünfmal war nicht bekannt, wer das Fleisch hortete. Es wurde nie vorgewürgte Nahrung vergraben. Insgesamt 80,0 % (n = 12) wurden im Block I und drei Horte im Block II angelegt.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Die Rothunde legten insgesamt 177 Verstecke an. 169 enthielten unverdaute Nahrung (Fleisch und Knochen) und sieben (4,0 %) Mageninhalt (Alphahündin: n = 3; zweite Hündin n = 1; unbekannt: n = 4).

Auf die Alphahündin entfallen 28,2 % (n = 50) der Horte, auf die zweite Hündin 25,4 %, (n = 45) auf den Rüden 16,9 % (n = 30) und 29,4 % der Verstecke (n = 52) sind unbekannter Herkunft.

Alphahündin: Sie vergrub 48 mal Fleisch, dreimal Mageninhalt.

Zweite Hündin: „Tanja“ legte 44 normale Horte an und einen mit Mageninhalt.

Alpharüde: Er grub 30 Verstecke für Fleisch und Knochen. Er würgte nie vor.

Bei 48 normalen Verstecken und vierein mit Mageninhalt ist nicht bekannt, wer sie anlegte.

Veränderungen im Beobachtungszeitraum

Im folgenden sind alle Horte (normale und solche mit Mageninhalt) summiert.

Insgesamt nahm die Rate im Beobachtungsverlauf ab. Das Maximum von 0,48 Ereignisse pro Beobachtungsstunde in der Trächtigkeitsphase (45,8 %; n = 81) sank auf 0,41 in der Aufzuchtphase I (40,7 %; n = 72) und auf den minimalen Wert von 0,25 in der Aufzuchtphase II (13,5 %; n = 24).

Alphahündin: Ihre Rate stieg von 0,11 (n = 19) auf 0,17 in der Aufzucht I (n = 30) und fiel auf 0,01 (n = 1) während der Aufzucht II.

Zweite Hündin: Sie zeigte während der Trächtigkeitsphase eine Rate von 0,07 (n = 11), die auf 0,14 in der Aufzucht (n = 25) anstieg und auf 0,11 während der Aufzucht II (n = 9) sank.

Alpharüde: Bei ihm nahm die Rate von 0,15 (n = 25) in der Trächtigkeitsphase ab auf 0,03 (n = 5). In der Aufzucht II hortete er kein Futter.

x: Die Rate von 0,16 (n = 26) sank auf 0,07 (n = 12) und stieg auf 0,14 (n = 14) in den entsprechenden Phasen.

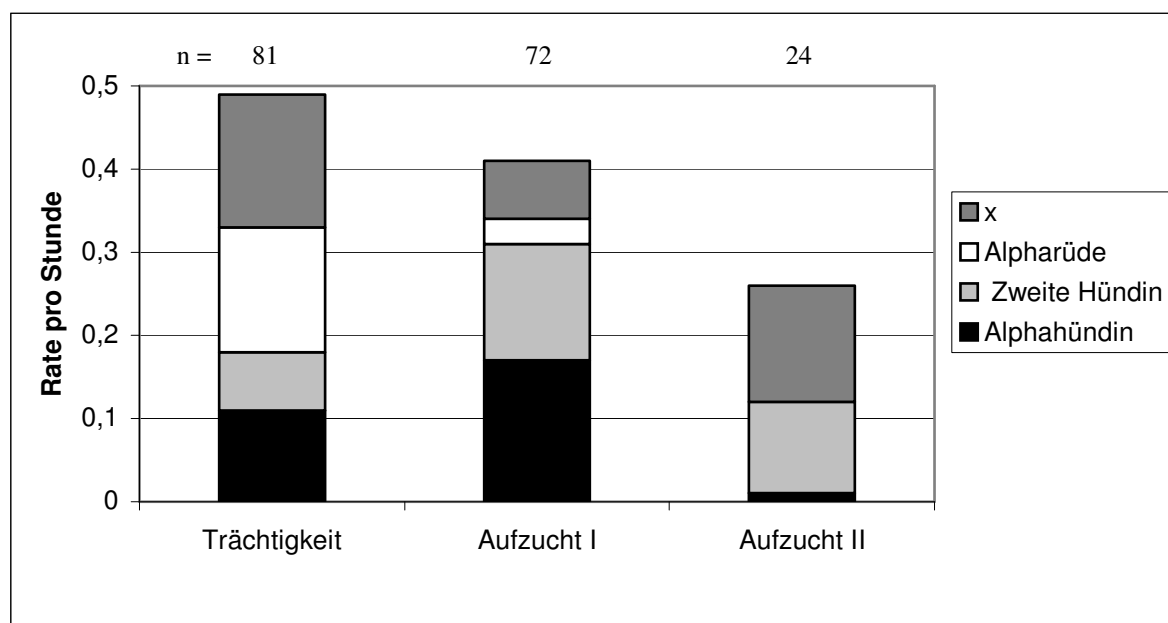


Abb.127: Futtermittelvergraben je Tier und je Beobachtungszeitraum in Schwerin 2003.

Aufgeführt ist der Anteil des jeweiligen Rothundes an der Hortrate je Beobachtungsblock. Summiert ist das Vergraben von Fleisch und Mageninhalt.

x: Es ist nicht bekannt, wer den Nahrungshort anlegte.

Größen der Futterverstecke

2001 wurden an zwei Tagen insgesamt 13 leere, offene Hortlöcher vermessen.

Die durchschnittliche Tiefe betrug 16 cm, der obere Durchmesser auf Bodenebene durchschnittlich 18 cm.

Die minimale Tiefe betrug 7 cm, die maximale 30 cm.

Der kleinste Durchmesser war 12 cm der maximale 24 cm.

Nach der Messung wurde das betreffende Loch zugeschüttet. Die Wildhunde gruben es jedoch umgehend wieder auf.



Abb.128: Die Hündin Tanja hat ein Futterversteck in Sand angelegt. Die Tiefe des Lochs kann an der Höhe des Sandes auf der Stirn des Tiers abgeschätzt werden.



Abb. 129: Unvollständig bedecktes Fleisch in einem Futterdepot im Waldboden.

Zeitpunkt des Anlegens nach der Fütterung

Futterverstecke werden sofort nach dem Füttern angelegt oder erst nach einiger Zeit, z. B. wenn erst gefressen wird und nur Reste gehortet werden. Die Zeiten variieren zwischen Minuten und mehreren Stunden bzw. Tagen bei Ganzkörperfütterungen.

Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Sofortiges Vergraben wurde nicht beobachtet.

Der Alpharüde legte im Block II einmal sieben und einmal 14 Minuten nach der Fütterungszeit Verstecke an. Im Block III vergrub er einmal nach zwei Minuten Fleisch und einmal 7 Stunden 49 Minuten nach der Fütterung einen Knochen.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Es wurde nie sofort Nahrung vergraben, sondern immer erst gefressen und anschließend Fleisch vergraben.

Der Median beider Weibchen lag bei 81,5 Minuten nach der Fütterungszeit (n = 2 für die Alphahündin und n = 5 für die zweite Hündin), beim Alpharüden bei 84 Minuten (n = 3).

Aufgrund der wenigen Werte ist das Ergebnis mit Vorsicht zu bewerten. Einbezogen waren alle Daten inklusive der Verstecke mit vorgewürgter Nahrung.

Das Vorwürgen erfolgte einmal nach 58 Minuten nach der Fütterung und einmal nach 2 Stunden und 28 Minuten.

Reproduktionsjahr 2002: 1,2 Rothunde

Sofortiges Vergraben

Die Alphahündin vergrub elfmal sofort nach der Fütterung Fleisch: zweimal während der Trächtigkeit und neunmal während der Aufzucht. Die zweite Hündin vergrub nur während der Aufzucht sofort, d. h. ohne vorher zu fressen, insgesamt neunmal.

Der Rüde zeigte das Verhalten nicht.

Späteres Vergraben

Die Wildhunde unterscheiden sich nicht signifikant im Median beim Anlegen von normalen Horten. Die Alphahündin legte signifikant früher nach der Fütterung ein Versteck mit vorgewürgter Nahrung an ($p < 0,009$, exakter Permutationstest).

Beide Weibchen und der Rüde und die zweite Hündin unterscheiden sich nicht signifikant im Zeitpunkt zu dem sie nach der Fütterung Verstecke mit vorgewürgter Nahrung anlegen.

Alphahündin: Ihr Median lag bei 12 Minuten für normale Verstecke (n = 82) und bei 45 Minuten (n = 11) für das Vergraben von vorgewürgter Nahrung.

Zweite Hündin: Bei normalen Verstecken lag der Median bei 12 Minuten (n = 47), beim Verstecken von Mageninhalt bei 56 Minuten (n = 4).

Alpharüde: Sein Median belief sich auf 126 Minuten (n = 11) nach der Fütterung bzw. auf 91 Minuten (n = 4) beim Vorwürgen von Fleisch.

Bei Ganzkörperverfütterungen von Schaf, Ziege oder Damwild wurde von der Alphahündin viermal am nächsten Tag und einmal am übernächsten Tag Fleisch gehortet. Die zweite Hündin zeigte das Verhalten dreimal am folgenden Tag. Der Rüde wurde zweimal am übernächsten Tag beim Vergraben von Teilen beobachtet.

(Nach Verfütterung großer Tierkörper mit mehr als 15 kg wurde an zwei bis drei Tagen nicht gefüttert. Die Wildhunde fraßen bis zu drei Tage an den Kadavern.)

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Sofortiges Vergraben

Die Alphahündin vergrub fünfmal sofort Fleisch, zweimal während der Trächtigkeit und dreimal während der Aufzucht I, danach nicht mehr. Die zweite Hündin legte nur während der Aufzucht I insgesamt dreimal sofort ein Futterversteck an, in den Phasen davor und danach jedoch nicht mehr. Der Rüde zeigte das Verhalten sechsmal: einmal in der Trächtigkeitsphase und fünfmal in der Aufzucht I, nicht jedoch in der Aufzucht II.

Späteres Vergraben

Das Alpha paar unterscheidet sich signifikant im Zeitpunkt an dem sie nach der Fütterung normale Verstecke anlegten ($p < 0,002$, Permutationstest).

Beide Weibchen unterscheidet sich signifikant im Zeitpunkt an dem sie nach der Fütterung normale Verstecke anlegten ($p < 0,009$, exakter Permutationstest). Der Rüde und die zweite Hündin unterschieden sich dagegen nicht signifikant.

Verstecke mit vorgewürgtem Inhalt wurden nur von der Alphahündin angelegt. Ein statistischer Vergleich der Rudelmitglieder ist deshalb nicht möglich.

Alphahündin: Ihr Median lag bei 10 Minuten für normale Verstecke ($n = 28$) und bei 47 Minuten ($n = 3$) beim Vergraben von vorgewürgter Nahrung.

Zweite Hündin: Bei normalen Verstecken lag der Median bei 15 Minuten ($n = 41$). Sie würgte keine Nahrung hervor.

Alpharüde: Sein Median belief sich auf 21 Minuten ($n = 22$) nach der Fütterung. Er würgte keine Nahrung hervor.

Bei der einmaligen Verfütterung eines Großtieres im Juli wurde von der Alphahündin nur am Fütterungstag, nicht aber an den Folgetagen Fleisch gehortet.

Die zweite Hündin vergrub Teile einmal am folgenden Tag. Der Rüde wurde dreimal am Tag nach der Fütterung beim Vergraben beobachtet. Anders als im Jahr 2002 trat kein Vergraben am zweiten Tag nach der Ganzkörperfütterung auf. Es wurde jedoch nur eine Ganzkörperfütterung im Beobachtungszeitraum durchgeführt. Möglicherweise ist dies der Grund für die geringe Anzahl des Vorwürgens in Futterverstecke im Jahr 2003. Die beobachteten sieben Vorwürgevorgänge hatten keinen Bezug zu Ganzkörperfütterungen.

3.2.5.2 Verhalten an Depots, ohne Futterentnahme

a) Riechen, ohne das Versteck zu leeren

Rothunde prüften die Futterverstecke geruchlich. Dies geschah meist, ohne sie zu öffnen. Selten gruben sie das Loch auf, berochen den Inhalt und bedeckten das Fleisch wieder, ohne davon gefressen zu haben. (Jeder Öffnung eines Verstecks geht wahrscheinlich eine geruchliche Prüfung voraus. Dies ist hier nicht erfasst). Beriechen eines Hortes hat teilweise Verteidigungsverhalten bei Rudelmitgliedern ausgelöst (siehe Abschnitt b im folgenden Text).

Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Die Hündin zeigte das Verhalten zu 40,0 % an gefüllten Verstecken ($n = 2$), der Alpharüde zu 66,7 % ($n = 4$) und der zweite Rüde zu 100 % ($n = 1$). Aufgrund der geringen Datenmengen sind die Werte mit Vorsicht zu betrachten. Auf eine statistische Auswertung wurde verzichtet.

Hündin: Sie prüfte fünfmal Verstecke geruchlich, zwei waren noch gefüllt.

Alpharüde: Er roch an insgesamt sechs Verstecken, vier waren noch gefüllt.

Zweiter Rüde: Er witterte einmal an einem vollen Futterlager.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Die Alphahündin zeigte das Verhalten zu 72,3 % an vollen Verstecken (n = 8), die zweite Hündin zu 100 % (n = 5) der Alpharüde zu 50,0 % (n = 9) und der zweite Rüde keinmal. Die Alphahündin orientierte 63,6 % (n = 7) der geruchlichen Kontrolle auf Verstecke ihrer Rudelmitglieder. Alle anderen Hunde prüften nie die selbst gefüllten Horte, sondern nur die der Artgenossen (100 %). Aufgrund der geringen Datenmenge wird auf eine statistische Berechnung verzichtet.

Alphahündin: Sie roch an insgesamt 13 Versteckplätzen, acht waren voll, fünf leer.

Zweite Hündin: Sie witterte fünfmal an Futterhorten, alle waren gefüllt.

Alpharüde: Er zeigte das Verhalten 18 mal, neun Lager waren voll und neun leer.

Zweiter Rüde: Er schnüffelte einmal an einem leeren Futterversteck.

Magdeburg 2002: 2,1 Rothunde

Die Hündin beroch zu 100 % (n = 9) Futterhorte ihrer Rudelmitglieder, der Alpharüde zu 28,6 % (n = 2) und der zweite Rüde zu 100 Prozent (n = 3, er legte selbst keine an).

Sie zeigte das Verhalten zu 88,9 % an vollen Verstecken (n = 8), der Alpharüde zu 71,4 % (n = 5) und der zweite Rüde zu 100 % (n = 3).

Aufgrund der geringen Datenmenge sind die Resultate mit Vorsicht zu betrachten. Auf eine statistische Berechnung wird verzichtet.

Hündin: Sie roch neunmal an Verstecken: acht vollen und einem leeren.

Alpharüde: Er witterte siebenmal an Nahrungshorten: fünf vollen und zwei leeren.

Zweite Rüde: Er prüfte dreimal volle Lager geruchlich.

Reproduktionsjahr 2002: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin zeigte das Verhalten zu 50,7 % an vollen Verstecken (n = 34), die zweite Hündin zu 36,4 % (n = 47) und der Alpharüde zu 58,3 % (n = 67).

Die Alphahündin orientierte 62,7 % (n = 42) der geruchlichen Kontrolle auf Verstecke ihrer Rudelmitglieder, die zweite Hündin 81,4 % (n = 105) und der Rüde 100 % (n = 115).

Die beiden Weibchen und die beiden Alphiere unterschieden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil des Beriechens voller Verstecke. Die zweite Hündin und der Rüden unterschieden sich dagegen signifikant ($p < 0,0006$, G-Test).

Die beiden Weibchen unterschieden sich signifikant im prozentualen Anteil des Beriechens der Verstecke von Artgenossen ($p < 0,005$, G-Test). Das Alphapaar sowie der Rüde und die zweite Hündin unterschieden sich ebenfalls signifikant voneinander beim Riechen an fremden Verstecken (je $p < 0,00001$, Fisher-Test)

Alphahündin: „Nina“ beroch 67 mal Fleischlager. 34 mal war das Futterversteck gefüllt, 26 mal leer und siebenmal war der Füllungszustand unbekannt.

Zweite Hündin: Sie roch an insgesamt 129 Versteckplätzen, 47 waren voll, 75 leer und siebenmal war der Füllungszustand unbekannt.

Alpharüde: Er zeigte das Verhalten 115 mal, 67 Lager waren gefüllt, 43 leer und bei fünf Horten war es nicht bekannt.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin zeigte das Verhalten zu 40,0 % an vollen Verstecken (n = 8), die zweite Hündin zu 38,7 % (n = 12) und der Alpharüde zu 52,3 % (n = 23).

Die Alphahündin orientierte 65,0 % (n = 13) der geruchlichen Kontrolle auf Verstecke ihrer Rudelmitglieder, die zweite Hündin 74,2 % (n = 2) und der Rüde zu 95,5 % (n = 42).

Alle drei Hunde unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil des Beriechens voller Verstecke. Die beiden Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil des Beriechens der Verstecke von Artgenossen. Das Alphapaar sowie der Rüde und die zweite Hündin unterschieden sich je signifikant voneinander beim Riechen an fremden Verstecken ($p < 0,002$ für das Alphapaar und $p < 0,009$ für den Rüden und die zweite Hündin, G-Test).

Alphahündin: Sie prüfte insgesamt 20 Versteckplätze: acht waren voll, 11 leer, bei einem war der Füllungszustand unbekannt.

Zweite Hündin: Sie witterte 31 mal an Futterplätzen, 12 gefüllten, 18 leeren und bei einem war der Füllungszustand unbekannt.

Alpharüde: Er zeigte das Verhalten 44 mal, 23 Lager waren voll, 19 leer und bei zweien ist nichts bekannt über den Füllungszustand.

b) Bewachen und verteidigen von Futterverstecken

Rothunde legten sich beim Bewachen in unmittelbarer Nähe zum Futterhort ab.

Teilweise liefen sie auch über größere Distanzen bis zu 50 Meter herbei und verteidigten das Versteck, z. B. wenn ein Artgenosse am Versteck witterte.

Näherte sich ein Artgenosse, wurde vom Bewacher versucht, dominant aggressiv oder defensiv, z. B. durch Futterbettelgestik, das Rudelmitglied abzudrängen und ihm den Zugang zum Versteck zu verwehren.

Es wurden sowohl eigene als auch fremde Verstecke, d. h. solche der Artgenossen, und auch leere Verstecke verteidigt.

Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Es wurde kein Ablegen neben Futterverstecken beobachtet.

Der Rüde verteidigte jedoch einmal gegen die Hündin sein eigenes Versteck (Füllungszustand unbekannt) und einmal eilte er gegen den zweiten Rüden herbei und vertrieb ihn vom vollen Versteck.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Die Alphahündin legte sich dreimal und der Alpharüde zweimal direkt neben ein Futterversteck. In allen Fällen ist nicht bekannt, wer die Nahrung vergrub.

Die Alphahündin kam und verteidigte dreimal gegen den Alpharüden ein eigenes, gefülltes Versteck. Die zweite Hündin verteidigte einmal ein eigenes, volles Versteck gegen den Alpharüden. Der Alpharüde hinderte dreimal die Alphahündin und einmal die zweite Hündin am Zugang zu seinen jeweils vollen Nahrungshorten.

Es wurden damit nur volle und meisteigene Verstecke verteidigt.

Magdeburg 2002: 2,1 Rothunde

Es wurde kein Ablegen neben Futterverstecken beobachtet.

Der Alpharüde hinderte zweimal die Hündin daran, einmal zu seinem eigenen, vollen Versteck und einmal zu einem Hort unbekannter Herkunft und mit unbekanntem Füllungszustand zu gelangen.

Er hinderte zweimal den zweiten Rüden am Zugang zu einem vollen Futterversteck, von dem nicht bekannt war, wer es angelegt hatte. Insgesamt verteidigte er zu 75,0 % volle Verstecke. Bei einem Viertel war der Füllungszustand unbekannt.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde

Fast alle bewachten und verteidigten Verstecke waren voll.

Ablegen bei Verstecken

Die Alphahündin lag 14 mal direkt bei ihrem eigenen, vollen Hort. Der Alpharüde legte sich fünfmal neben Verstecke, die von der Alphahündin stammten. Viermal waren sie voll, einmal leer.

Verteidigung durch Herbeilaufen

Die Alphahündin verteidigte insgesamt 157 mal ein Versteck, die zweite Hündin 15 mal und der Rüde keinmal. Die Weibchen verteidigten häufiger eigene als fremde Horte oder als unbekanntem Ursprungs.

Alphahündin: Von den 73 Verstecken, die die Alphahündin gegen ihre Schwester verteidigte, waren 51 eigene (69,9 %; 48 voll, drei leer), dreimal ein fremdes (alle voll) und 19 eines unbekannter Herkunft (17 voll, zwei leer). Sie verteidigte gegen den Rüden 76 eigene (90,5 %; 71 voll, fünf leer), zwei fremde (beide voll) und sechs Horte unbekannter Herkunft (drei voll, drei leer).

Zweite Hündin: Sie verteidigte dreimal ein fremdes Versteck gegenüber ihrer Schwester, der Füllungszustand war nicht bekannt. Gegen den Rüden verteidigte sie nur volle Verstecke: neunmal ihre eigenen (81,8 %) und zweimal fremde.

Rüde: Er zeigte kein Verteidigen von Nahrungshortplätzen mittels Heranlaufen gegenüber den Weibchen.



Abb. 130: Die Alphahündin (links) hat direkt am Baumstamm Fleisch im Sand vergraben. Sie drängt den Alpharüden (rechts) submissiv ab. Ihre Ohren sind angelegt, die untere Zahnleiste entblößt. Er droht auf die selbe Weise defensiv.

Füllungszustand

Die Alphahündin verteidigte zu 91,7 % volle Verstecke gegen Rudelmitglieder.

Die zweite Hündin zu 73,3 % volle und zu 6,7 % leere Verstecke.

Der Rüde verteidigte Depots nicht.

Alphahündin: Von den 73 Verstecken, die die Alphahündin vor ihrer Schwester verteidigte, waren 68 voll (93,2 %) und fünf leer. Bei der Abwehr des Rüden waren 76 voll (90,5 %), fünf leer und bei fünf ist der Füllungszustand nicht bekannt.

Zweite Hündin: Sie verteidigte dreimal gegen die Alphahündin ein Versteck, bei dem nicht bekannt ist, ob es noch voll war. Gegen den Rüden verteidigte sie elf volle und ein leeres Versteck.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Ablegen bei Verstecken

Die Alphahündin lag sechsmal neben einem eigenen und zweimal unmittelbar neben einem fremden Futterversteck. Die zweite Hündin zeigte das Verhalten nicht.

Der Alpharüde lag einmal bei einem eigenen Depot und viermal bei einem der Alphahündin. Zweimal wachte er unmittelbar bei einem Hort unbekannter Herkunft.

Verteidigung durch Herbeilaufen

Die Alphahündin verteidigte 23 mal ein Versteck, die zweite Hündin sechsmal und der Rüde siebenmal. Alle drei Rothunde verteidigten vor allem bzw. nur eigene Verstecke.

Alle drei verteidigten das Versteck meist unterwürfig.

Alphahündin: Sie verteidigte dreimal ihre eigenen, vollen Verstecke gegen die Schwester und 20 mal Nahrungshorte gegen den Rüden. Davon waren 19 eigene (18 voll) und zwei von unbekannter Herkunft (beide voll). Von den eigenen Horten verteidigte sie eines dominant und 18 mal submissiv gegen ihren Partner.

Zweite Hündin: Sie verteidigte gegen ihre Schwester ein eigenes, volles Versteck unterwürfig. Gegen den Rüden lief sie fünfmal herbei und verteidigte dabei ihre eigenen, vollen Verstecke. Dies tat sie viermal unterwürfig, einmal dominant. Sie verteidigte nur eigene und nur gefüllte Verstecke.

Alpharüde: Er verteidigte nur gegenüber der zweiten Hündin insgesamt siebenmal ein Versteck. Alle waren gefüllt. Es handelte sich fünfmal um eigene Futterlager, einmal um eines der Alphahündin und einmal war der Ursprung unbekannt. Das Versteck der Alphahündin verteidigte er dominant, alle anderen dagegen submissiv gegenüber der zweiten Hündin.

Füllungszustand

Fast alle verteidigten Verstecke waren gefüllt.

Alphahündin: Sie verteidigte zu 95,7 % (n = 22) volle Futterlager.

Zweite Hündin: Alle sechs verteidigten Futterhorte waren voll.

Alpharüde: Die sieben verteidigten Futterverstecke waren alle gefüllt.

c) Zusätzliches Bedecken von fertigen Futterverstecken

Rothunde prüften Futterverstecke geruchlich, ohne sie anschließend zu öffnen. In wenigen Fällen schoben sie dann zusätzlich Erde, Sand oder Laub über das bestehende Versteck.

Dies erfolgte unabhängig davon, ob noch Futterreste herausragten oder die Nahrung schon bereits vollständig bedeckt war.

Es wurden sowohl eigene als auch fremde Horte weiter zugedeckt.

In wenigen Fällen wurde ein Versteck zugeschüttet, obwohl die Nahrung zuvor von einem Artgenossen herausgeholt worden war.

Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

Das Verhalten wurde nicht beobachtet.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Die zweite Hündin und der Alpharüde bedeckten jeweils ein Versteck zusätzlich. In beiden Fällen war der Hort voll, jedoch nicht bekannt wer ihn angelegt hatte.

Die Alphahündin und der zweite Rüde zeigten kein derartiges Verhalten.

Magdeburg 2002: 2,1 Rothunde

Die Hündin schüttete einmal zusätzlich Sand über ein gefülltes Futterversteck des Alpharüden. Die Rüden zeigten das Verhalten nicht.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde

Alle drei Rothunde bedeckten neben eigenen auch fremde Verstecke zusätzlich mit **Streu**
Beide Weibchen bedeckten nur volle, der Rüde auch zwei leere Horte.

Alphahündin: „Nina“ bedeckte insgesamt fünf eigene Verstecke und eines von ihrer Schwester sowie eines unbekannter Herkunft zusätzlich mit Streu. Alle waren voll.

Zweite Hündin: Sie bedeckte ihre eigenen sechsmal, die der Alphahündin zweimal und viermal Horte unbekannter Herkunft mit Streu. Alle Verstecke waren belegt.

Alpharüde: Er überdeckte ein eigenes Versteck, vier der Alphahündin und zwei unbekannter Herkunft noch zusätzlich mit Streu. Sein eigener Hort war leer und einer der Alphahündin ebenfalls.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Alle Futterverstecke enthielten unzerkautes Fleisch und keinen Mageninhalt.

Beide Weibchen bedeckten auch fremde Verstecke, der Rüde nur fremde und kein eigenes.

Alphahündin: Sie bedeckte zusätzlich einmal ein eigenes Versteck, einmal eines ihrer Schwester und einmal eines unbekannter Herkunft.

Zweite Hündin: Sie schüttete zweimal ihr eigenes Depot, einmal das der Alphahündin, einmal das des Rüden, eines unbekannter Herkunft und zweimal ein von Welpen angelegtes mit Streu zu.

Alpharüde: Er bedeckte einmal ein Versteck unbekannter Herkunft und einmal einen Hort eines Welpen.

d) Markieren von Futterverstecken

Markieren über Nahrungshorte könnte im Sinne eines „Besitzanspruches“ erfolgen.

Es ist unklar, ob mehrfaches Übermarkieren allein aufgrund der Markierung erfolgt oder einen Bezug zum „Nahrungsbesitz“ besteht.

Es wurden sowohl volle, als auch leere Verstecke markiert. Markieren erfolgte auf eigenen und fremden Horten sowie auf Verstecken unbekannter Herkunft.

Es markierten nur die Alphaspieler.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Der Alpharüde markierte ein unmarkiertes, volles Versteck der Alphahündin und zweimal eines unbekannter Herkunft.

Mehrfachmarkierungen wurden ebenfalls beobachtet.

So markierte der Alpharüde zweimal über den eigenen Urin auf einem vollen Futterversteck der Alphahündin und einmal über seinen eigenen Urin auf ein leeres Versteck unbekannter Herkunft. Er markierte einmal über den Urin der Alphahündin über einem leeren Versteck unbekannter Herkunft.

Die Alphahündin markierte über den Urin des Rüden bei einem leeren Versteck unbekannter Herkunft.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde

Insgesamt markierte der Alpharüde einmal ein Versteck, nachdem er zuvor dessen Inhalt gefressen hatte. Die Alphahündin markierte einmal ein volles Versteck, kehrte später zurück, leerte es und markierte im Anschluss daran das leere Versteck.

Unmarkierte Horte

Jedes Alphaspieler zeigte das Verhalten einmal.

Alphahündin: Sie markierte einmal ein unmarkiertes Versteck unbekannter Herkunft.

Alpharüde: Er markierte einmal ein nicht markiertes Futterversteck seiner Partnerin, und zweimal eines unbekannter Herkunft.

Mehrfachmarkierungen

Sie traten auf, wenn ein Alphapaar über den Urin des Partners oder den eigenen das selbe Versteck markierten. Beide Alphatiere zeigten das Verhalten.

Alphahündin: Sie markierte zweimal über den Urin des Alpharüden über ihrem eigenen Futterversteck (es war einmal voll und einmal leer), einmal über eigenen Urin auf einem gefüllten Hort unbekannter Herkunft und dreimal über den Urin des Rüden auf einem vollen Versteck unbekannter Herkunft. Insgesamt markierte sie fünfmal über Urin des Rüden und einmal über ihren eigenen.

Alpharüde: Er markierte über den Urin der Alphahündin auf ihrem gefüllten Versteck.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Kein Rudelmitglied markierte ein Futterdepot.

3.2.5.3 Leerung eines Futterverstecks

Futterverstecke wurden sowohl vom „Eigentümer“ als auch von Rudelmitgliedern geleert. Der Inhalt wurde selbst verzehrt, neu vergraben oder zu den Welpen gebracht. In einigen Fällen wurde das Fleisch nur herausgezogen und dann blieb es ungenutzt offen liegen.

Kleingehege 2001: 2,1 Rothunde

In der Anlage konnte nie die Leerung eines Versteckes beobachtet werden. Sie waren abends voll und bei Beobachtungsbeginn am nächsten Morgen offen und leer.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Die Alphahündin leerte elfmal, die zweite Hündin 17 mal und der Alpharüde elfmal ein Futterversteck, der zweite Rüde dagegen nie.

Die Alphahündin leerte nur Verstecke, von denen nicht bekannt war, wer sie angelegt hatte. Die zweite Hündin leerte ein Versteck des Alpharüden und zehn Lager von unbekannter Herkunft. Der Alpharüde öffnete einen Hort der Alphahündin (21 Minuten nachdem sie es angelegt hatte), bei allen anderen Verstecken war der Urheber unbekannt.

Verwendung der Nahrung

Die Alphahündin fraß in allen elf Fällen das ausgegrabene Fleisch auf, die zweite Hündin in allen 17 Fällen ebenfalls. Der Alpharüde verzehrte ebenso alle elf Stücke, die er ausgegraben hatte.

Magdeburg 2002: 2,1 Rothunde

Es wurde von beiden Alphatiern nach dem Ausgraben zu 100 % der Inhalt verzehrt.

Hündin: Sie räumte zweimal einen Hort leer. Die Hündin leerte ein Versteck des Rüden und eines von einem unbekanntem Urheber. Beide Male verzehrte sie den Inhalt.

Alpharüde: Er öffnete ein Futterlager (sein eigenes) und konsumierte den Inhalt.

Zweiter Rüde: Er öffnete nie ein Futterversteck.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde

Die Alphahündin leerte 54 mal, die zweite Hündin 54 mal und der Alpharüde 80 mal ein Futterlager. (Insgesamt wurden sechsmal der Inhalt sofort nach dem Vergraben wieder vom selben oder einem anderen Rudelmitglied herausgeholt und gefressen oder sofort neu an anderer Stelle vergraben).

Keines der Tiere unterscheidet sich signifikant im Zeitpunkt an dem das eigene oder ein fremdes Versteck von ihm geleert wurde. Das eigene wurde nicht signifikant später oder früher geleert als das der Artgenossen. Bei allen drei Rothunden liegt der Anteil der Leerungen, die auf Lager unbekannter Urheber entfallen, zwischen 36 bis 41 Prozent (Alphahündin: 35,2 %, zweite Hündin: 40,7 %, Rüde: 36,3 %).

Alphahündin: Sie leerte zu 51,9 % (n = 28; Median: 54 Minuten) ihre eigenen Verstecke, zweimal das ihrer Schwester (Median: 4 Minuten) und fünfmal eines des Rüden (9,3 %; Median 5 Minuten).

Zweite Hündin: Sie leerte zu 22,2 % (n = 12; Median: 29 Minuten) eigene, zu 29,6 % (n = 16; Median: 11 Minuten) die ihrer Schwester und zu 7,4 % (n = 1; Median: 5 Minuten) die Futterlager des Alpharüden.

Rüde: Er leerte zu 6,3 % (n = 5; Median: 8 Minuten) eigene, zu 40,0 % (n = 32; Median: 16 Minuten) die Horte der Alphahündin und zu 17,5 % (n = 14; Median: 20 Minuten) die der zweiten Hündin.

Verwendung der Nahrung

In über der Hälfte der Fälle wurde der Inhalt vom ausgrabenden Tier verzehrt.

Der Anteil liegt bei der Alphahündin bei 63,0 %, bei der zweiten Hündin bei 61,1 % und beim Rüden bei 55,0 %. Nur der Rüde trug Fleisch aus Verstecken in die Wurfhöhle. Beide Weibchen zeigen höhere Wiedervergraberaten als der Rüde.

Alphahündin: Sie fraß 34 mal das Fleisch, ließ es fünfmal ungenutzt liegen und ging, und viermal war das Ende eines Futtertransports nicht sichtbar. Elfmal vergrub sie es sofort wieder (fünfmal hatte ein Artgenosse ihr Futterversteck öffnen wollen, sie holte das Fleisch und vergrub es an anderer Stelle).

Zweite Hündin: Sie fraß das Fleisch 33 mal sofort auf. Siebenmal zertrümmerte sie die Nahrung heraus und ließ sie ungenutzt liegen. Zwölfmal transportierte sie das Stück fort und vergrub es sofort wieder an anderer Stelle. Zweimal war nicht zu erkennen, was sie damit tat.

Rüde: Er verzehrte 44 mal das ausgegrabene Futter. 18 mal ließ er die Nahrung ungenutzt offen liegen und entfernte sich. Zweimal vergrub er sie sofort an anderer Stelle. Viermal war das Ende eines Futtertransports nicht sichtbar. Zwölfmal trug er die Nahrung während der Aufzucht in die Wurfbox.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin leerte 30 mal, die zweite Hündin 21 mal und der Alpharüde 50 mal ein Futterlager. (Insgesamt wurden fünf Nahrungsstücke sofort nach dem Vergraben wieder vom selben oder einem anderen Wildhund herausgeholt und gefressen oder sofort an anderer Stelle vergraben).

Keines der Tiere unterscheidet sich signifikant im Zeitpunkt zu dem das eigene oder ein fremdes Versteck von ihm geleert wurde. Das eigene wurde nicht signifikant später oder früher geleert als das der Artgenossen.

Bei allen drei Rothunden liegt der Anteil der Leerungen, die auf Futterlager unbekannter Urheber entfallen, zwischen 19 bis 26 Prozent (Alphahündin: 20,0 %, zweite Hündin: 19,0 %, Rüde: 24,0 %).

Alphahündin: Die von ihr geleerten Verstecke waren zu 26,7 % ihre eigenen (n = 8; Median: 28 Minuten), zu 16,7 % die ihrer Schwester (n = 5; Median: 20,5 Minuten) und zu 36,7 % die des Rüden (n = 11; Median: 10 Minuten).

Zweite Hündin: Von den Leerungen entfallen 14,3 % auf ihre eigenen (n = 3; Median: 8 Minuten), 28,6 % auf die ihrer Schwester (n = 6; Median: 5 Minuten) und 38,1, % auf die Verstecke des Rüden (n = 8; Median: 15,5 Minuten).

Rüde: Er leerte zu 22,0 % seine eigenen (n = 11; Median: 8 Minuten), zu 40,0 % die Horte der Alphahündin (n = 20; Median: 22,5 Minuten) und siebenmal (14,0 %; Median: 54 Minuten) ein Versteck der zweiten Hündin.

Verwendung der Nahrung

Die Alphahündin verzehrte zu 46,7 % den Inhalt des Depots, das sie geöffnet hatte, die zweite Hündin bei 36,7 % der Horte und der Rüde bei 46,0 %.

Alphahündin: Sie fraß den Inhalt 14 mal auf, ließ ihn dreimal ungenutzt offen liegen und zweimal war das Ende des Fleischtransports nicht zu sehen. Sie vergrub elfmal sofort den Inhalt an anderer Stelle erneut (einmal hatte ein anderer Wildhund am Versteck gerochen und einmal hatte die zweite Hündin beim Vergraben zugesehen).

Zweite Hündin: Sie verzehrte elfmal das Fleisch, ließ es zweimal fallen und ungenutzt liegen, fünfmal vergrub sie es sofort neu und dreimal trug sie das Stück außer Sichtweite.

Rüde: Er fraß den Inhalt 23 mal auf, ließ ihn sechsmal liegen, vergrub ihn achtmal sofort wieder, trug achtmal Nahrung in die Wurfbox und fünfmal war das Ende des Transports nicht zu beobachten.



Abb. 131: Die Alphahündin trägt ein Fleischstück, dem noch Laub des Verstecks anhaftet.



Abb. 132: Die Alphahündin verzehrt ein Stück Fleisch, das sie gehortet hatte. Das Stück wird vor dem Verzehr geschüttelt, um die am Fleisch haftende Erde zu entfernen.

Sonderstellung der Verstecke mit Mageninhalt

Nicht immer war das Anlegen des Versteckes beobachtet worden. Die Art des Inhaltes gab aber Aufschluss über die Art (normal oder vorgewürgt), wie es angelegt worden war.

In normalen Horten steckten je ein großes Stück Fleisch mit oder ohne Knochen oder nur ein abgenagter Knochen. Viele dieser Stücke waren jedoch zu groß, als dass ein Schlucken am Stück möglich gewesen wäre, so dass nur der Transport im Fang in Frage kam. Es gab jedoch auch Futterverstecke, die jeweils viele kleine, einzelne Fleischstücke enthielt. Aufgrund der Größe und Anzahl konnte man schließen, dass sie nur im Magen und nicht im Fang zum Depot gebracht worden waren.

Dadurch konnten normale Horte von denen mit Mageninhalt eindeutig unterschieden werden, auch wenn das Anlegen des Verstecks nicht immer beobachtet worden war.

Bei allen beobachteten Vorwürgefällen stand der Rothund. Er hielt den Kopf tief, teils mit der Schnauze im Loch. Der Bauch zog sich rhythmisch zusammen. Das Tier buckelte dabei, die Rute war nur leicht angehoben (Abb. 133). Mit dem Ausspeien wurde der Kopf nach oben gehoben. Anschließend wurde mit der Schnauze Streu in und über das Versteck geschoben.



Abb. 133: Die zweite Hündin würgt Mageninhalt in ein zuvor gegrabenes Loch.

Freianlage 2001: 2,2 Rothunde

Die zweite Hündin wurde einmal beobachtet, wie sie 28 Minuten nachdem der Alpharüde Nahrung vorgewürgt hatte, dessen Futterversteck öffnete und den Inhalt verzehrte.

Von den insgesamt sechs Futterverstecken, die am Tag nach einer Ganzkörperfütterung von den Wildhunden wieder geöffnet wurden, enthielten vier Mageninhalt.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde

Die Alphahündin öffnete einmal ein Versteck mit vorgewürgter Nahrung 36 Minuten nachdem sie es selbst angelegt hatte.

Die zweite Hündin verzehrte den Inhalt eines derartigen Hortes, einmal fünf Stunden nachdem die Alphahündin es angelegt hatte und einmal nach sieben Minuten (es stammte ebenfalls von ihrer Schwester).

Der Rüde fraß dreimal aus derartigen Verstecken den Inhalt auf. Alle Horte waren von der Alphahündin angelegt worden. Er öffnete sie fünf, 15 und 34 Minuten nachdem sie durch Vorwürgen angelegt worden waren.

Die Alphahündin öffnete einen und die zweite Hündin zwei Horte einen Tag nach dem Anlegen: alle drei enthielten vorgewürgte Nahrung. Sie waren von der Alphahündin angelegt worden.

Reproduktionsjahr 2003: 1,2 Rothunde

Die Alphahündin öffnete ein Versteck mit vorgewürgter Nahrung sechs Stunden und 34 Minuten, nachdem sie es selbst angelegt hatte und einmal ihr eigenes Futterversteck nach sechs Stunden und fünf Minuten.

Ergebnis des gesamten Futterhortens:

Die Rothunde fanden problemlos ihre eigenen Verstecke wieder. Sie suchten sie gezielt auf.

Ob Nahrung gehortet wurde, hing vom Nahrungsangebot und der Jahreszeit ab. Wurden große Ganzkörper verfüttert, die nicht auf einmal konsumiert werden konnten, vergruben alle Rudelmitglieder Beuteteile.

Depots standen aber auch in Zusammenhang mit der Aufzucht. In der Trächtigkeit und den ersten Aufzichtswochen horteten beide Weibchen häufiger Nahrung als sonst das Jahr über.

Geleert werden nicht nur eigene, sondern auch fremde Futterverstecke. Eigene Depots wurden dabei nicht signifikant später geleert als fremde.

Durch Verteidigung von Depots war es vor allem der Alphahündin möglich, Futterlager zu schützen.

Markierungsverhalten spielt bei Rothunden bezüglich Futterdepots keine Rolle.

3.2.6 Welpentransportverhalten

Der Transport von Welpen erfolgt beim Wechsel der Höhle, wenn die Welpen zu klein sind, um die Strecke zu Fuß zu bewältigen. Auch bei Gefahr werden die Welpen gegriffen und aus dem Gefahrenbereich getragen. Gegen das Fassen wehren sich die Welpen später indem sie sich auf den Rücken drehen oder weglaufen.

Verletzungen, die durch übermäßiges und falsches Tragen entstehen, sind ursächlich für viele Todesfälle bei Rothundwelpen in Menschenobhut. Deshalb wurde das Trageverhalten detailliert untersucht, um zu klären, ob das richtige Trageverhalten gelernt wird. Trageverhalten wurde nur in Schwerin protokolliert.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Das Muttertier trug insgesamt einen Welpen 549 mal (zehnmal handelte es sich um einen toten Welpen), die zweite Hündin 85 mal und der Rüde 593 mal (achtmal handelte es sich um einen toten Welpen). Auf den lebenden Welpen entfallen damit insgesamt 1209 Trageverhalten. Bei insgesamt 80 Trageverhalten des Muttertieres wurde nicht gesehen, welcher Körperteil ergriffen wurde. Beim zweiten Weibchen war 23 mal nicht erkennbar, wo der Welpe gefasst wurde, beim Vatertier 54 mal.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Die Alphahündin trug insgesamt 128 mal einen der sieben Welpen. Die zweite Hündin wurde 178 mal dabei beobachtet, der Rüde 495 mal. Durchschnittlich wurde damit jeder Welpe der sieben Welpen insgesamt 114 mal getragen. 2003 war beim Muttertier 17 mal, beim zweiten Weibchen 23 mal und beim Rüden 54 mal nicht zu sehen, an welchem Körperteil der Welpe gefasst wurde.

3.2.6.1 Tragen mit richtigem bzw. falschem Tragegriff

Richtige Griffe erfolgen am Hals, dem Rücken und der Hüfte, falsche an Beinen, Rute oder Ohren. Rothundwelpen zeigen beim Tragen eine Tragstarre, wenn sie richtig gefasst werden. Dabei werden die Beine gestreckt gehalten.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Der Rüde nutzte am häufigsten die richtigen Griffe. 96 % seiner Trageverhalten erfolgten mit richtigem Tragegriff, die des Muttertieres zu 92 % und die der zweiten Hündin zu 60 %. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil richtigen Tragens im Jahr 2002 ($p < 0,001$, G-Test), auch der Rüde unterscheidet sich signifikant von der zweiten Hündin ($p < 0,001$, G-Test), jedoch nicht signifikant vom Muttertier.

Muttertier: Sie ergriff den Welpen insgesamt 422 mal an den richtigen Körperstellen (Genick, Rücken, Hüfte bzw. Schulter) zum Tragen (Abb. 134). Dies entspricht einem Anteil von 91,9 % richtiger Trageverhaltensweisen. Sie griff ihn insgesamt 37 mal falsch (8,1 %).

Zweite Hündin: Sie zeigte zu 60,4 % richtiges Tragen ($n = 32$), und 21 mal griff sie den Welpen falsch.

Rüde: Er zeigte mit 95,9 % ($n = 405$) den höchsten Wert der erwachsenen Tiere beim richtigen Griff, bzw. mit 19 falschen die niedrigste absolute Anzahl und den niedrigsten prozentualen Anteil falscher Tragegriffe von allen drei Wildhunden.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Das Muttertier wandte zu 96,4 % ($n = 107$) den Griff an der richtigen Stelle des Welpen an. Die zweite Hündin zeigte zu 92,9 % richtiges Trageverhalten, das Vatertier hatte auch in diesem Jahr mit 97,7 % ($n = 431$) den höchsten Wert.

Beide Weibchen unterscheiden sich 2003 nicht signifikant im prozentualen Anteil richtigen Tragens. Der Rüde jedoch unterscheidet sich signifikant von der zweiten Hündin ($p < 0,01$, G - Test), aber nicht signifikant vom Muttertier.

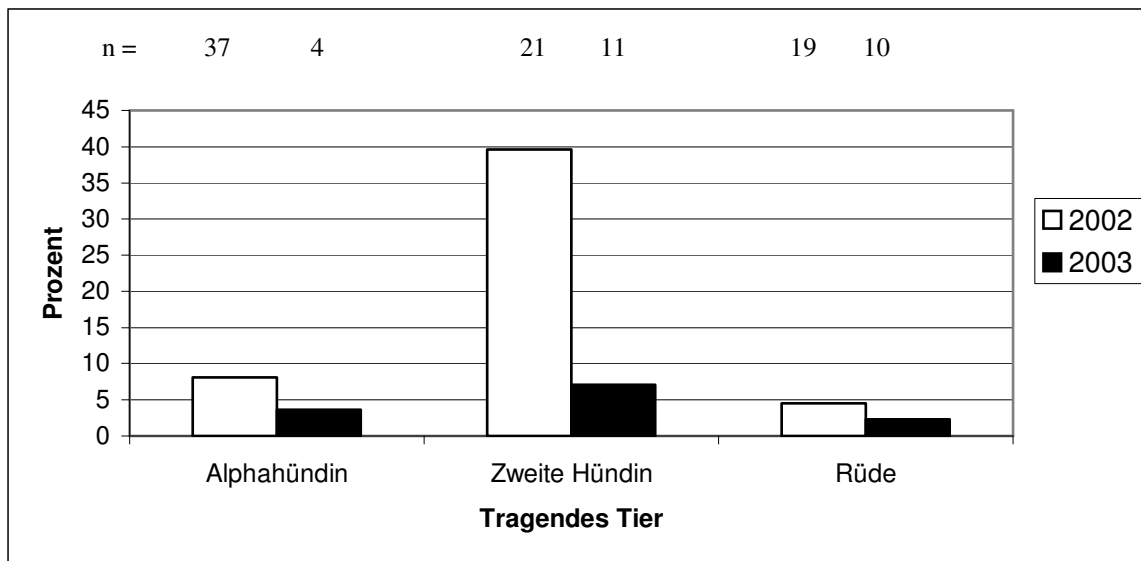


Abb. 134: Prozentualer Anteil des Tragens mit falschem Griff je Tier und Jahr.

Alle drei Tiere verbesserten ihren Anteil richtiger Griffe gegenüber dem Vorjahr, der Anteil falschen Trageverhaltens ging bei allen dreien zurück (Abb. 134).

Kein Welpen wurde wie im Vorjahr an der Rute getragen. Wurde er 2002 noch insgesamt 24 mal an den Vorder- bzw. Hinterbeinen gegriffen und über den Boden geschleift, so trat im Jahr 2003 nur noch ein einziger Transport am Hinterbein durch die zweite Hündin auf. Auch das Tragen am Kopf und an der Kehle ging von 31 Ereignissen auf neun zurück.



a)

b)

Abb. 135: a): 2002 Die Alphahündin (links) packt den zwölf Tage alten Welpen an der Kehle, um ihn wieder in die Wurfbox zu tragen. Dort hatte ihn der Rüde (links hinten) gerade herausgeholt. Die zweite Hündin (hinten rechts) bleibt passiv. b): 2003 Die Alphahündin trägt mit richtigem Griff einen Welpen von einer Höhle zur anderen. Der Welpen zeigt die typische Tragstarre: die Beine sind gestreckt, der Welpen zappelt nicht.

Veränderungen während der Aufzuchtphase innerhalb des Jahres

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Während die Alphahündin von Block III a zu III b das Trageverhalten stark verbesserte, verschlechterte sich die zweite Hündin stark. Die Werte des Rüden blieben fast gleich.

Alphahündin: Sie verbesserte sich von 79,2 % richtigen Tragens (n = 96) in den ersten zwei Lebenswochen des Welpen (Block III a) auf 95,3 % im Block III b (n = 363).

Zweite Hündin: „Tanja“ verschlechterte sich im selben Zeitraum von 75 % (n = 4) auf 59,0 % (n = 49).

Rüde: Sein prozentualer Anteil ging von 96,3 % richtiger Griffe (n = 82) auf 95,3 % (n = 342) leicht zurück (Abb. 136).

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Alle drei Adulttiere verbesserten ihr Trageverhalten vom Block II a zum Block II b (Abb. 136). Im Block III wurde nur noch richtige Griffe angewandt.

Alphahündin: Sie verbesserte sich von 90,6 % richtigen Tragens (n = 32) in der 2. und 3. Lebenswoche der Welpen (Block II a) auf 98,7 % im Block II b (n = 77). Im anschließenden Block III trug die Alphahündin noch zweimal einen Welpen, beide Male richtig.

Zweite Hündin: „Tanja“ verbesserte sich im selben Zeitraum von 85,7 % (n = 42) auf 95,6 % (n = 111).

In den Wochen darauf trug sie keinen Welpen mehr.

Rüde: Er erhöhte seinen Wert von 96,1 % richtiger Griffe (n = 76) auf 98,0 % (n = 356).

Von den neun Trageverhalten des Rüden im Block III waren alle richtig (Abb. 136).

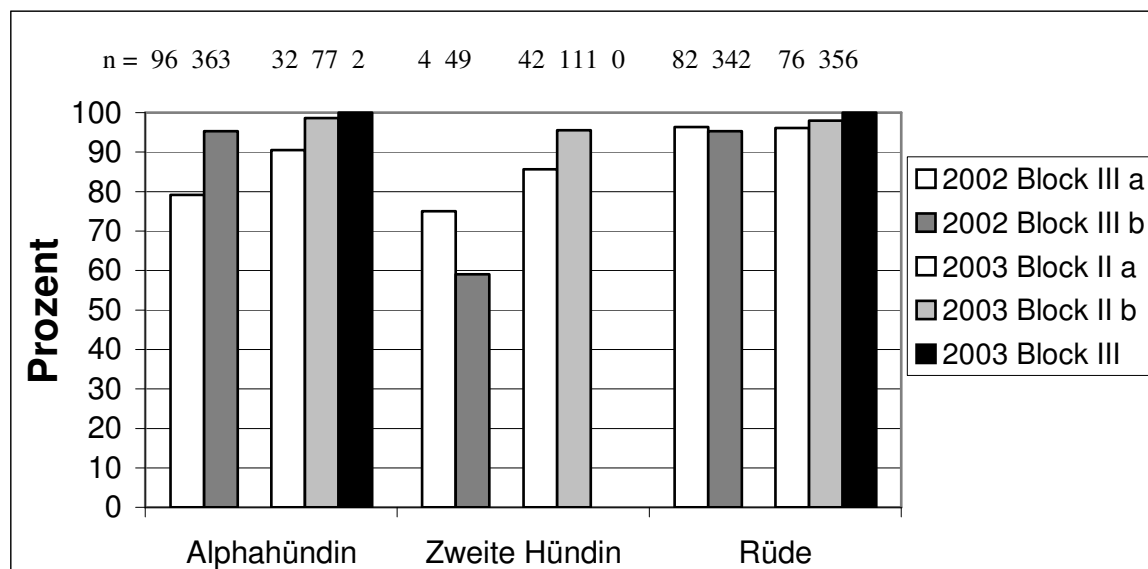


Abb. 136. Prozentualer Anteil richtiger Trageverhalten je Beobachtungsblock im Jahr 2002 und 2003 je Adulttier.

3.2.6.2 Lautgebung beim richtigen Transport 2002 und 2003

Obwohl die Welpen beim Tragen an den richtigen Körperstellen gegriffen wurden, schrienen sie dabei teilweise laut. Dies ändert sich jedoch mit dem Heranwachsen der Jungtiere. Ein erster stiller Transport erfolgte am neunten Tag. Mit steigendem Alter ab der dritten Woche waren sie zunehmend still, wenn sie getragen werden.

Block III, 2002 und Block II a, 2003

Beim Muttertier und beim Rüden schrienen der bzw. die Welpen bei über 80 % der Transporte im Jahr 2002. Die zweite Hündin führte nur drei Transporte durch, wobei bei zweien die Lautäußerungen nicht bekannt sind. 2003 schrienen die Welpen bei 80 % und mehr der Transporte von beiden Weibchen. Beim Rüde dagegen waren 2003 bereits in den ersten Wochen die Welpen häufiger still als laut beim Getragenwerden.

Block III b, 2002 und Block II b, 2003

In der 3. bis 5. Lebenswoche 2002 bzw. der 3. bis 6. im Jahr 2003 waren bei allen drei Tieren mehr Transporte erfolgt, bei denen die Welpen still waren also solche, bei denen die Welpen schrienen. D. h., dass unabhängig vom tragenden Tier die Welpen mit zunehmendem Alter eher still sind, wenn sie getragen werden und sich vor allem in den ersten zwei bis drei Lebenswochen mit Schreien auf das Tragen reagieren.

Block III, 2003

Das Muttertier trug noch zweimal, die zweite Hündin keinmal und der Rüde noch neunmal einen Welpen. Bei der Mehrzahl der Welpentransporte des Rüden in diesem Zeitraum waren die Jungen still.

Muttertier

In beiden Jahren nimmt die Anzahl der Transporte innerhalb der ersten Aufzuchtblöcke (Block III, 2002 und Block II, 2003) zu. Der Anteil der Transporte, bei denen der Welpe schrie, nahm dagegen in beiden Jahren im selben Zeitraum ab.

Beim Muttertier schrienen 2002 der bzw. die Welpen jeweils in den ersten zwei (Block III a, 2002) bzw. der 2. und 3. Lebenswoche (Block II a, 2003) sehr oft beim Getragenwerden, auch wenn die angewandten Griffe richtig waren (Abb. 137).

So waren im Block III a, 2002 die Welpen bei 86,2 % der Transporte mittels richtigem Griff (n = 10) stimmgewaltig. Im anschließenden Zeitraum III b jedoch nur noch bei 31,8 % der Transporte (n = 110).

Für das Jahr 2003 stehen 23 Transporte schreiender Welpen (79,3 %) in der ersten Beobachtungseinheit II a noch acht (10,5 %) im Zeitraum II b gegenüber. Im letzten Beobachtungsblock (Block III, 2003) schrie der Welpe einmal und war einmal still als ihn die Alphahündin trug. Die Zahl der Transporte (n = 2) ist sehr gering im Vergleich zu den Transportzahlen in den vorherigen Lebensabschnitten der Welpen.

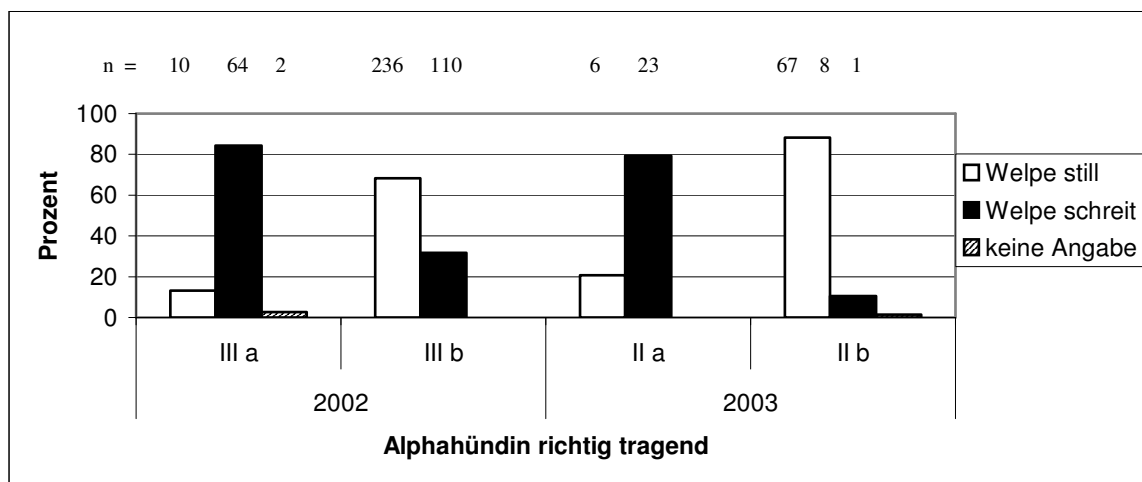


Abb. 137: Prozentualer Anteil der Lautgebungskategorien des Welpen beim richtigen Transport durch das Muttertier in den ersten sieben bzw. acht Lebenswochen der Welpen 2002 und 2003.

Zweite Hündin

Der Anteil der Transporte eines schreienden Welpen im zweiten Aufzuchtsteil lag 2002 bei 34,5 % und ging 2003 von 86,1 % auf 6,5 % zurück. Obwohl die zweite Hündin in beiden Jahren jeweils im zweiten Aufzuchtsteil häufiger Welpen trug, sind diese beim Tragen öfter still (Abb. 138). Über Block III entfällt bei diesem Weibchen die Aussage, da kein Transportverhalten mehr beobachtet wurde.

In den ersten beiden Lebenswochen in 2002 trug sie den Welpen nur dreimal, wobei er einmal still war und bei zweien gibt es keine Angaben dazu (Abb. 138). Im folgenden Zeitraum, Block III b, schrie beim richtigen Tragegriff der zweiten Hündin der Welpen nur noch 10 mal (34,5 %), dagegen war bei der Mehrzahl der Transporte der Welpen still (n = 19; 65,5 %).

2003 schrieten die Welpen in der 2. und 3. Lebenswoche (Block II a, 2003) sehr viel beim Getragenwerden, auch wenn die angewandten Griffe richtig waren (Abb. 138). 31 Transporte (86,1 %), bei denen der Welpen schrie, stehen nur vier Transfers gegenüber, bei dem der Welpen still war. In den darauf folgenden Wochen (Block II b) erhöhte sie die Anzahl der Transporte insgesamt, die Mehrzahl (n = 97; 89,8 %) erfolgten jedoch mit einem stillen Welpen. Nur bei sieben Transfers schrie der Nachwuchs (6,5 %).

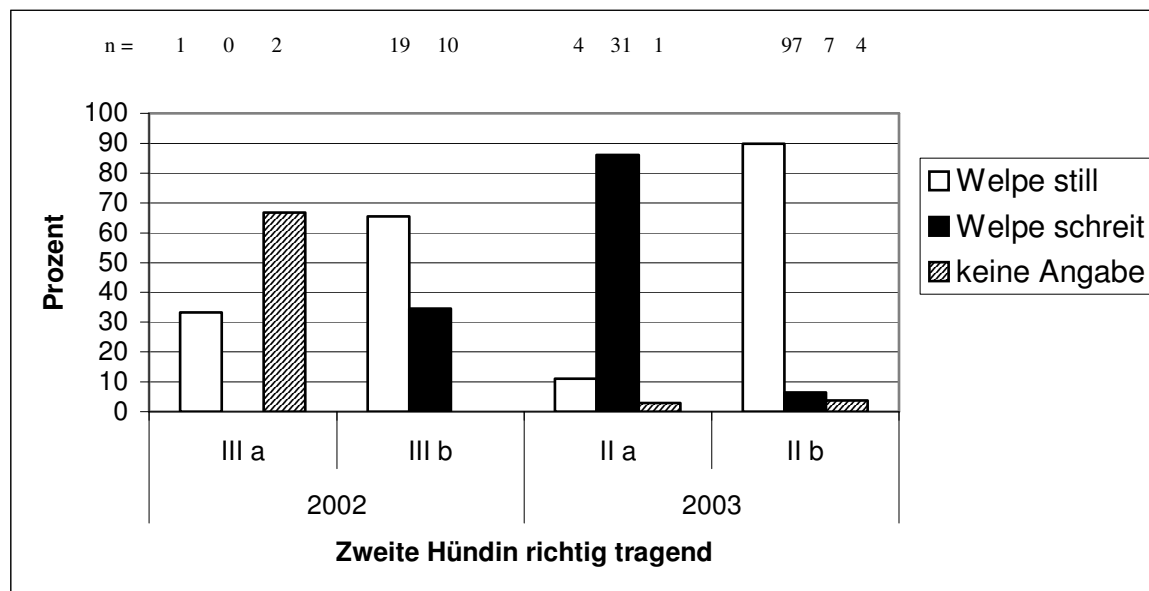


Abb. 138: Prozentualer Anteil der Lautgebungskategorien des Welpen beim richtigen Transport durch die zweite Hündin in den ersten sieben bzw. acht Lebenswochen der Welpen 2002 und 2003. a: Die ersten zwei Lebenswochen

Vatertier

Auch beim Rüden (Abb. 139) waren im jeweils zweiten Aufzuchtblock je Jahr viel mehr stille als laute Transporte zu beobachten. Der Anteil schreiender Welpen beim Transport mit richtigem Griff ging sowohl 2002 als auch 2003 innerhalb der ersten sieben bzw. acht Wochen stark zurück (von 82,3 % auf 12,3 % 2002 bzw. von 45,2 % auf 3,2 % im Jahr 2003). Zudem liegt der Anteil im zweiten Zuchtjahr bereits zu Beginn weit unterhalb des ersten Jahres.

So sind 2002 im Block III a 13 Transporte still (16,5 %) und 65 mit Schreien erfolgt (82,3 %).

Im Block III b dagegen war der Welpen bei 286 Transporte still (87,7 %) und äußerte bei 40 Transfers Schreie (12,3 %).

2003 waren im Block II a die Welpen 39 mal (53,4 %) still und schrieten 33 mal (45,2 %).

Sie waren im Block II b dagegen bei 327 still (93,7 %) und schrieten bei 11 (3,2 %).

Im Block III waren ebenfalls die meisten Male die Welpen beim Transport still.

Insgesamt ist die Anzahl der Trageverhalten mit richtigem Griff (n = 9) in diesem Zeitraum sehr gering gegenüber den Werten der Wochen zuvor.

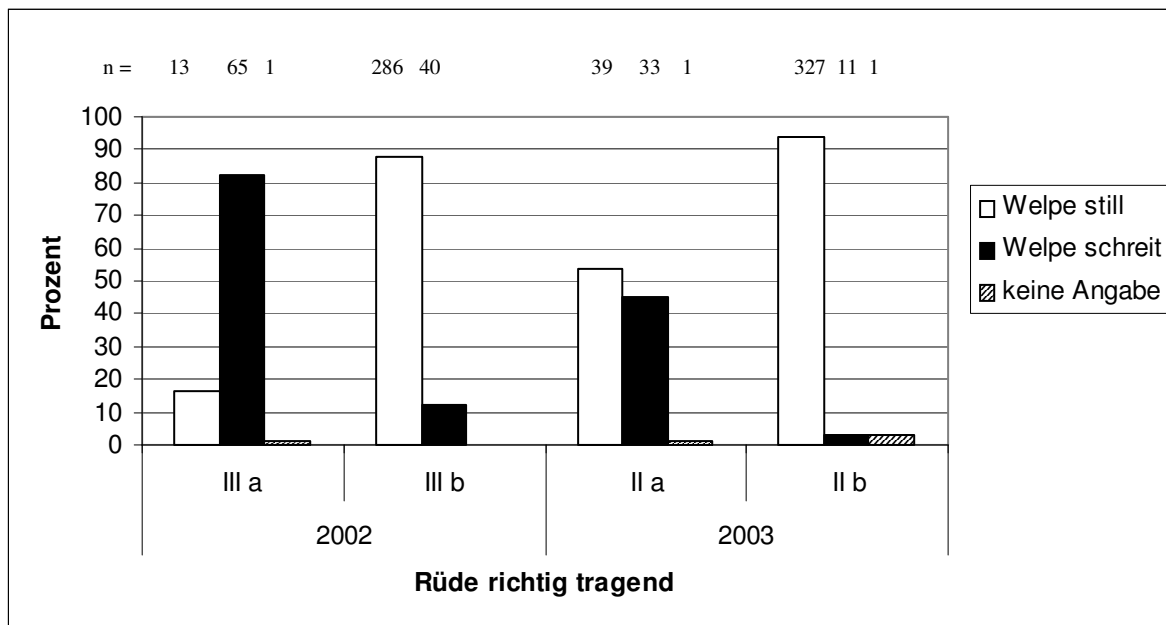


Abb. 139: Prozentualer Anteil der Lautgebungskategorien des Welpen beim richtigen Transport durch den Rüden in den ersten sieben bzw. acht Lebenswochen der Welpen 2002 und 2003. a: Die ersten zwei Lebenswochen

2002 unterschied sich der Rüde signifikant vom Muttertier ($p < 0,000001$, G-Test), jedoch nicht signifikant von der zweiten Hündin. Im Jahr 2003 unterschied er sich wiederum signifikant vom Muttertier ($p < 0,01$, G-Test) jedoch nicht vom zweiten Weibchen.

Beide Weibchen unterscheiden sich 2002 nicht signifikant im prozentualen Anteil schreiender Welpen beim Transport.

Auch 2003 bestand kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden.

3.2.6.3 Lautgebung der Welpen beim falschen Tragegriff

Wurden die Welpen an falschen Körperteilen getragen, waren sie teilweise trotzdem still, häufig schriegen sie jedoch. Wenn sie nach der dritten Woche beim Transport schriegen, war in der Mehrzahl der Fälle falsches Tragen ursächlich.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Bei beiden Hündinnen schrie der Welpen zu 95 %, wenn er mit falschem Griff getragen wurde. Der Rüde hatte den geringsten prozentualen Anteil (68,8 %), bei dem der Welpen beim falschen Tragegriff schrie, von allen drei erwachsenen Tieren.

Muttertier: Bei den insgesamt 37 Trageverhalten des Muttertieres mit falschem Griff schrie der Welpen bei 34 (91,9 %). Dabei erhöht sich der Anteil von 90,0 % im Block III a auf 94,1 % im Block III b.

Zweite Hündin: Bei ihr äußerte der Welpen bei 19 von 21 falschen Tragegriffen Schreie (90,5 %). Es trat jedoch im Block II a kein Tragen mit Schreien auf. Im Block II b lag der Anteil falscher Trageverhalten, bei denen der Welpen schrie, bei 95,0 %.

Rüde: Der Anteil liegt bei 14 von insgesamt 19 falschen Tragegriffen (68,8 %) während der gesamten Aufzucht 2002. Bei allen drei falschen Trageereignissen im Block II a schriegen die Welpen. In den folgenden fünf Wochen (Block II b) schrie der Welpen noch bei 68,8 % aller falschen Tragegriffe des Rüden.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Im Jahr 2003 benutzten die Adulttiere nur selten falsche Griffe. Die Alphahündin nur noch vier Mal, zweimal schrie der Welpen dabei. Bei der zweiten Hündin waren bei neun von elf falschen Trageverhalten Welpenschreie zu hören (81,8 %). Der Rüde trug insgesamt zehnmal falsch, bei vier Ereignissen schrie der Welpen laut (40,0 %).

Aufgrund der geringen Werte der einzelnen Tiere 2003 wurden die falschen Transporte aller drei Hunde für die folgende Berechnung zusammengefasst.

Von den insgesamt 25 falschen Tragegriffen 2003 erfolgten 12 in Block II a und 13 im folgenden Block. In den ersten beiden Wochen schrieten die Welpen bei 75 % (n = 9) der falschen Trageverhalten, in den folgenden Wochen noch bei 46,6 % (n = 6). D. h., auch wenn weiterhin falsche Griffe angewendet wurden, waren die Welpen im späteren Beobachtungszeitraum ruhiger beim Transport.

3.2.6.4 Ziel des Welpentransports

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Der Rüde trug bevorzugt Welpen aus der Höhle hinaus zum Höhleneingang, ins Gelände zu Liegeplätzen oder er trug sie zu einer neuen Höhle. Das Muttertier dagegen trug meist die vom Rüden herausgeholt Welpen wieder in die Ausgangshöhle zurück. Die zweite Hündin zeigte keine Bevorzugung eines Zieles.

Beim prozentualen Anteil des Eintragens von Welpen in die schützende Höhle unterscheiden sich alle drei Tiere signifikant voneinander (je $p < 0,000001$, G - Test).

Innerhalb der Wurfgelegenheit unterscheidet sich im Jahr 2002 kein Adulttier signifikant vom anderen. Beim Tragen zu einem Liegeplatz im Gelände unterscheiden sich alle drei Tiere signifikant voneinander im prozentualen Anteil (je $p < 0,001$, G - Test).

Muttertier: Das Eintragen in die Wurfgelegenheit macht mit 420 Trageverhalten mit Abstand den größten Anteil (76,5 %) beim Muttertier aus. 71 mal (12,9 %) trug sie das Junge innerhalb der Höhle umher, 42 mal (7,7 %) zu einem Liegeplatz im Gelände und achtmal war das Ziel nicht zu sehen. Sonstige Transporte zu übrigen Zielen erfolgten achtmal. Davon trug sie das Junge einmal zur zweiten Hündin.

Zweite Hündin: Sie trug 23 mal den Welpen in die Höhle (27,1 %) zurück. 16 mal trug sie ihn innerhalb der Wurfgelegenheit (18,8 %), 29 mal zu einem Ruheplatz im Freien (34,1 %) und 13 mal war das Ende des Transports nicht zu sehen. Siebenmal wurden sonstige Ziele im Freien angesteuert, darunter zweimal das Muttertier.

Rüde: Das Muttertier trug 20 mal den Welpen in die Wurfhöhle zurück, dies entspricht einem Anteil von 3,4 % der Trageverhalten. 77 mal (13,0 %) trug er ihn in der Wurfgelegenheit umher. 333 mal (56,2 %) steuerte er einen Ruheplatz im Freien an und 112 mal war das Ende des Transports nicht zu sehen. 51 mal wurden sonstige Ziele im Freien gewählt, darunter 19 mal das Muttertier, siebenmal die zweite Hündin und elfmal beide Weibchen, die gemeinsam an der Stelle waren.



Abb. 140: Der Rüde setzte den Welpen bei der in einer Mulde ruhenden Alphahündin ab.



Abb. 141: Der Rüde holt einen Welpen vom Elektrozaun (außerhalb des Bildes) zurück. Der Welpen ist zu groß, um noch mit dem Rückengriff getragen zu werden. Er wird deshalb am Genick gepackt

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Wie im Jahr zuvor trug der Rüde bevorzugt Welpen ins Freie zum Eingang, zu einem Liegeplatz oder zu einer neuen Höhle. Das Muttertier transportierte in über der Hälfte der Fälle die Welpen in eine Höhle hinein. Die zweite Hündin zeigte wiederum keine Präferenz.

Im Jahr 2003 unterschieden sich die Weibchen nicht signifikant beim Eintragen von Welpen in die Wurfgelegenheit. Der Rüde unterscheidet sich jedoch signifikant von beiden Weibchen im prozentualen Anteil (je $p < 0,000001$, G - Test). Beim Transport innerhalb der Höhle sind die Weibchen nicht signifikant verschieden voneinander, wohl aber das Alpha paar und der Rüde mit der zweiten Hündin ($p < 0,01$ bzw. $p < 0,001$, G-Test).

Beim Transport von Welpen zu einem Liegeplatz in der Anlage unterscheiden sich die Hündinnen nicht signifikant voneinander. Der Rüde unterscheidet sich jedoch signifikant von beiden Weibchen (je $p < 0,001$, G - Test).

Muttertier: Sie trug die Welpen insgesamt 66 mal in die Höhle (52,4 %), innerhalb erfolgten nur noch sechs Transporte (4,8 %). Zu einem Liegeplatz im Gelände wurden sie 43 mal (34,1 %) getragen, davon einmal zum ruhenden Rüden. 13 mal war das Transportziel nicht zu sehen.

Zweite Hündin: Sie zeigte 82 Trageverhalten in die Wurfgelegenheit (27,1 %), zehnmal (5,7 %) wurden die Jungen in der Höhle umhergetragen. Liegeplätze im Gelände waren 66 mal (37,7 %) das Ziel, dabei trug sie dreimal dem ruhenden Rüden einen Welpen zu. In 20 Fällen wurde das Ende des Transports nicht beobachtet.

Rüde: Er trug 101 mal (20,7 %) die Welpen in die Wurfgelegenheit, jedoch nur viermal in ihr herum (0,8 %). Der größte Anteil entfällt mit 259 Fällen (53,2 %) auf das Aufsuchen von Ruheplätzen im Gelände bzw. das Tragen ins Dickicht. Viermal trug er den Welpen dabei zum Muttertier, elfmal zur zweiten Hündin und 16 mal zu beiden Weibchen, die gemeinsam ruhten. Neunmal waren sonstige Ziele angesteuert worden. Bei 122 Transporten konnte das Ende nicht gesehen werden. 2003 holte der Rüde insgesamt 60 mal Welpen vom Elektrozaun weg, die zweite Hündin viermal. Die Welpen wurden dabei tiefer ins Gebüsch getragen und dann losgelassen. Das Muttertier konnte nie dabei beobachtet werden.

3.2.6.5 Verhalten nach dem Transport

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Beide Weibchen legten sich leicht häufiger zu den Welpen als dass sie sofort wieder gingen. Der Rüde legte sich dagegen häufig ab, oder stand daneben.

Beide Hündinnen sind nicht signifikant voneinander verschieden im Anteil des Abliegens zum Welpen, auch der Rüde ist nicht signifikant verschieden von der zweiten Hündin. Das Alpha paar dagegen unterschied sich signifikant im prozentualen Anteil des sofortigen Abliegens (je $p < 0,000001$, G-Test). Die beiden Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander beim sofortigen Weggehen, der Rüde unterscheidet sich jedoch signifikant von beiden Weibchen dabei (je $p < 0,000001$, G-Test).

Muttertier: Sie legte sich 255 mal (46,4 %) nach dem Transport zum Welpen hin, 27 mal lag sie beim Transport und blieb anschließend liegen. 197 mal (35,9 %) verließ sie sofort den Welpen wieder, der dann allein zurückblieb. 35 mal kam es zum sofortigen Weitertragen. Elfmal blieb sie beim Welpen stehen und 24 mal war ihr Verhalten nicht sichtbar.

Zweite Hündin: Sie legte sich 32 mal (37,6 %) zum Welpen. 26 mal (30,6 %) verließ sie ihn sofort (bei einem Drittel dieser Ereignisse nahte die Alphahündin heran). Ein sofortiges Weitertragen erfolgte in acht Fällen und sechsmal stellte sie sich neben das Junge. 13 Ereignisse waren nicht sichtbar.

Rüde: Er legte sich insgesamt 157 mal (26,4 %) zum Welpen hin, ging 52 mal sofort (8,8 %) und blieb 33 mal dabei stehen. 53 mal wurde der Welpen von ihm sofort weitergetragen. Insgesamt 162 mal wurde er nach dem Raustragen mit dem Welpen vor der Höhle gehört (Tonaufnahmen der Wurfbox). 131 mal wurde sein Verhalten nicht gesehen.

Sonderfall: „Rückholaktion“ des Welpen „Barnie“

Hatte die Mutter oder die zweite Hündin den Welpen von einem Adulttier weggetragen, so holte sich dieses Tier nur in Einzelfällen den weggeholt Welpen sofort wieder zurück. Hatte dagegen der Rüde den Welpen (meist von der Mutter weg) mit rausgenommen, so holte ihn das betreffende Weibchen fast 400 mal sofort wieder zu sich in die Höhle zurück. Dieses Hin- und Hertragen machte einen Großteil der Trageverhalten im Jahr 2002 aus.

Nachdem das Muttertier den Welpen getragen hatte, holte je einmal der Rüde und einmal die zweite Hündin den Welpen sofort weg. Der Welpen wurde der zweiten Hündin viermal vom Muttertier und zweimal vom Rüden sofort weggeholt. Nach den Transporten durch den Rüden holte die Alphahündin 392 mal den Welpen sofort wieder weg, die zweite Hündin insgesamt 15 mal. Zwölfmal trugen beide Weibchen den Welpen gleichzeitig zurück und einmal das Alphapaar.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

In diesem Jahr gingen die Rothunde meist sofort nach dem Transport wieder vom Welpen weg. Die zweite Hündin legte sich am häufigsten zum transportierten Welpen.

Im Jahr 2003 unterscheiden sich beide Weibchen signifikant im Anteil des Abliegens zum Welpen und des sofortigen Weggehens nach dem Transport (je $p < 0,01$, G - Test).

Der Rüde unterscheidet sich von der Alphahündin nicht signifikant beim Abliegen zum Welpen jedoch signifikant von der zweiten Hündin (je $p < 0,000001$, G - Test). Er unterscheidet sich dagegen nicht signifikant von den Weibchen beim sofortigen Weggehen.

Muttertier: Sie legte sich 16 mal (12,8 %) zu den Welpen, 13 mal lag sie beim Transport und blieb danach liegen. In den meisten Fällen, d. h. insgesamt 68 mal ging sie sofort (54,4 %), fünfmal blieb sie bei den Welpen stehen und neunmal kam es zum sofortigen Weitertransport. 14 mal war sie im Anschluss nicht sichtbar .

Zweite Hündin: Sie legte sich 50 mal (27,9 %) zum Jungen, sechsmal lag sie bereits beim Transport und blieb liegen. 69 mal (38,5 %) ging sie sofort, 13 mal blieb sie beim Welpen stehen. Fünfmal kam es sofort zum erneuten Tragen, in insgesamt 36 Fällen war das Verhalten des Weibchens nicht zu sehen.

Rüde: Er legte sich 34 mal zum Nachwuchs (6,8 %) nach dem Tragen, 226 mal ging er sofort (45,3 %), 57 mal blieb er neben dem Welpen stehen. Bei 19 Ereignissen wurde der Welpen von ihm sofort wieder transportiert. 24 mal war der Rüde nach dem Herausragen mit dem Welpen außen zu hören. Bei 139 Fällen war das Rüdenverhalten nach dem Transport nicht zu sehen.

Sonderfall: „Rückholaktion“ eines Welpen

Hatte ein Weibchen einen Welpen von einem Adulttier weggetragen, so holte dieses nur in Einzelfällen sich den Welpen zurück. Hatte dagegen der Rüde einen Welpen von einem Weibchen weggeholt, so holte diese Hündin den Welpen häufig sofort wieder.

Nach einem Transport durch die Mutter holte keiner sofort den Welpen weg.

Von der zweiten Hündin wurde das Junge einmal sofort vom Rüden weggetragen. Hatte er das Junge getragen, so wurde es zehnmal durch die Alphahündin und 21 mal durch die zweite Hündin abgeholt.

Reproduktionsjahr 2004 4,4 Rothunde, 4,2 Welpen

Auch 2004 wurde wie im Jahr 2003 kein übersteigertes, stundenlanges Trageverhalten mehr beobachtet. Nur beim Muttertier wurden noch falsche Tragegriffe gesehen, nicht mehr jedoch bei der zweiten Hündin und beim Rüden.

Trageverhalten am Tag der Geburt

Direkt nach der Geburt nahm das Muttertier den Welpen in den Fang und transportierte ihn von ihrer Vulva nach vorn und legte ihn zwischen ihren Vorderbeinen ab. Dort säuberte sie ihn anschließend. Die ersten vier Welpen trug sie jedoch mehrfach aus der Höhle hinaus und sofort wieder hinein. Dabei war sie insgesamt sehr unruhig. Nur die beiden zuerst geborenen Welpen zeigten beim Getragenwerden zunächst die Tragstarre. Später waren sie schlaff und leblos. Die Hündin trug sie auch dann noch raus und rein, als die Welpen bereits tot waren.

Die sechs agilen, aktiven Welpen (ab der fünften Geburt) wurden am Tag der Geburt weder vom Muttertier noch vom Vatertier oder der zweiten Hündin hinausgetragen. Sie wurden nur innerhalb der Höhle vom Muttertier in den Fang genommen, um zwischen ihren Vorderbeinen zum Säubern abgelegt zu werden. Das Muttertier blieb dabei liegen.

Der Rüde und einmal die zweite Hündin trugen schwache und leblose sowie eindeutig tote Welpen aus der Höhle. Die zweite Hündin trug diese Welpen überhaupt nicht und er nur einmal wieder hinein (und anschließend ohne abzusetzen wieder hinaus). Beide holten nur dann Welpen, wenn das Muttertier nicht in der Wurfhöhle anwesend war. Es ist anzunehmen, dass beide im Sinne einer Wurfhygiene tote und lebensuntüchtige Welpen aus dem Wurflager entfernten.

Muttertier: Insgesamt trug die Alphahündin am Tag der Geburt 46 mal einen der Welpen. 32 mal waren die Welpen dabei in Tragstarre und vor bzw. nach dem Getragenwerden aktiv. 14 mal waren die getragenen Welpen schlaff und leblos. Insgesamt achtmal trug sie einen leblosen Welpen wieder in die Höhle zurück, dreimal trug sie einen solchen hinaus und dreimal in der Wurfhöhle umher. Die lebendigen in Tragstarre verfallenden Welpen trug sie achtmal zurück in die Höhle, sechsmal trug sie sie hinaus und 17 mal im Wurflager zum Säubern umher. Von den lebenden in Tragstarre trug sie 20 mal richtig (62,5 %), viermal falsch am Bauch und achtmal war der Griff nicht sichtbar. Die leblosen bzw. toten Welpen trug sie fünfmal richtig (35,7 %), viermal falsch und fünfmal war der Griff nicht zu erkennen.

Zweite Hündin: Sie trug insgesamt dreimal einen schlaffen, leblosen Welpen. Einmal griff sie ihn am Rücken, zweimal war der Griff nicht sichtbar. Eindeutig falsches Greifen wurde nicht beobachtet. Zweimal trug sie dabei einen leblosen Welpen hinaus. Einmal trug sie einen in der Wurfhöhle umher und ließ ihn los, als das Muttertier das Wurflager betrat. Agile, lebhaftere Welpen trug sie nicht, versuchte auch nicht, sie hochzunehmen.

Alpharüde: Er trug zehnmal einen leblosen, schlaffen Welpen und zweimal einen, der eindeutig noch lebte und Tragstarre zeigte. Von den leblosen trug er sechsmal am Rücken und viermal war der Griff nicht zu sehen. Die lebenden Welpen transportierte er einmal mit Rückengriff und einmal war der Griff nicht zu sehen. Eindeutig falsche Griffe wurden nicht beobachtet. Er trug bis auf einmal nur Welpen hinaus aber nicht in die Höhle zurück.

Späteres Trageverhalten

Die sechs überlebenden Welpen wurden danach von den Adulttieren nur transportiert, um die Höhlen zu wechseln oder sie aus Gefahrenzonen wegzubringen. Höhlenwechsel wurden meist vom Rüden initiiert.

Muttertier: Von den beobachteten neun Trageverhalten waren alle richtig. Die Welpen hielten still und verfielen in Tragstarre. Siebenmal trug sie den Nachwuchs in die Wurfhöhle ein, zweimal raus ins Gelände.

Zweite Hündin: Sie trug insgesamt 14 mal richtig, wobei der Welpe einmal zappelte, den Rest der Transporte hielt der Welpe still und zeigte Tragstarre. Zweimal war der Griff nicht zu erkennen. Falsche Griffe wurden nicht beobachtet.

Alpharüde: Er trug zwölfmal die Welpen richtig und zweimal war der Griff nicht zu erkennen. Falsche Tragegriffe wurden nicht beobachtet. Er trug die Welpen aus dem aktuellen Lager hinaus zu anderen Liegeplätzen bzw. einer anderen Höhle



Abb. 142: Die Alphahündin (mittig) trägt einen ihrer Welpen zu einer neuen Höhle. Die zweite Hündin (vorne) läuft parallel mit, nimmt ihr aber den Welpen nicht ab. Der Jährling im Hintergrund mischt sich nicht ein.



Abb. 143: Der Alpharüde holt einen Welpen per Genickgriff von einem Jährling weg, der die Anogenitalregion eines Welpen berührt. Auf die Annäherung des dominanten Rüden reagiert der Jährling mit langsamen Wedeln und er bleibt leicht geduckt stehen.

Trageverhalten der Jährlinge 2004

Beim Höhlenwechsel trugen nur die Adulttiere. Die Junghunde durften erst zu den Welpen, als diese die Höhle selbstständig verlassen hatten. Danach waren die Welpen innerhalb von ca. zwei Wochen fähig, mit den Rudelmitgliedern langsam mitzulaufen. Ein Höhlenwechsel war dann zu Fuß ohne Transport möglich.

Die Jährlinge trugen ebenfalls Welpen. Ein erstes Mal wurde ein Trageversuch der Jährlingshündin „Kim“ am 13. April beobachtet. Der Welpen wurde jedoch sofort von der zweiten Hündin weggeholt. Am 25. April trug „Kim“ Welpen am Kopf, am Bauch und am Hinterbein. Auf das Schreien des Welpen griff das Muttertier jeweils an.

Am 8. Mai zog ein Junghund einen Welpen aus dem Gang wieder in die Höhle zurück. Vier Tage später trug „Kim“ einen Welpen an der Rute. Sie wurde sofort von der zweiten Hündin per Kehlbiss unterworfen.

Stundenlanges Umhertragen der Welpen durch die Junghunde fand nicht statt. Allerdings holten die Junghunde, wie die Adulttiere, die Welpen aus Gefahrenzonen weg, z. B. vom Elektrozaun weg. Ein erstes Mal wurde dies am 24. Mai in der sechsten Lebenswoche der Welpen beobachtet. Dabei zerrten die Junghunde sie an der Rute, den Hinterbeinen oder an Fellfalten zurück. Ein echtes Hochheben mit Nacken- oder Rückengriff wurde dabei nicht beobachtet. Sobald die Welpen quiekten oder laut schrieten, näherte sich sofort ein Adulttier und imponierte vor dem Junghund oder griff ihn an. Es wurde dabei auch gebissen. Die Junghunde ließen sofort die Welpen los, unterwarfen sich oder flüchteten.

Die falschen Tragegriffe der Junghunde zeigen deutlich, dass das Trageverhalten gelernt werden muss. Die Schmerzscreie der Welpen lösten Angriffe der Adulttiere aus. Über die Schreie der Welpen bzw. dem Ausbleiben beim richtigen Tragen können die Junghunde die richtigen Trageweisen erlernen.

Ergebnis des Welpentransportverhaltens:

Alle drei Tiere trugen bei der zweiten Aufzucht häufiger richtig als im Jahr zuvor. Die Alphahündin verbesserte in beiden Jahren auch innerhalb der Aufzucht die prozentualen Werte des richtigen Tragens. Die zweite Hündin verschlechterte sich innerhalb der ersten Aufzucht. Sie trug im folgenden Jahr von Anfang an besser als zuvor. Der Rüde zeigte keine Veränderung im ersten Jahr, steigerte sich dagegen leicht im zweiten Aufzuchtjahr. Er wies die konstantesten Werte der Rothunde auf. Die Junghunde trugen zunächst falsch. Auf Schreie der Welpen kamen die Adulttier herbei und vertrieben die Jährlinge.

Übersteigertes Trageverhalten war 2002 massiv zu beobachten, 2003 seltener und 2004 überhaupt nicht mehr. 2004 erfolgten Transporte nur noch, um die Höhle zu wechseln oder Welpen aus Gefahrenzonen zu bringen.

Der Rüde trägt bevorzugt Welpen raus aus der Höhle, das Muttertier trägt sie vorwiegend ein.

In den ersten drei Lebenswochen schrieten die Welpen meist, wenn sie getragen werden, unabhängig ob der Tragegriff richtig oder falsch war. Danach schrieten sie meist nur noch, wenn sie falsch gegriffen wurden.

Wie im Kapitel Geburt ersichtlich, trägt das Muttertier direkt nach der Geburt vor allem leblose Welpen unruhig raus und rein. Agile, fitte Welpen, die Tragstarre ausbilden, dagegen kaum. Der Rüde lies laut schreiende, agile Welpen am Tag der Geburt sofort los und trug nur leblose und tote Neugeborene hinaus.

3.2.7 Locken

Durch lautes, rhythmisches Winseln lockten die Adulttier die Welpen.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Es wurde kein Locken in den sechs Lebenswochen des Welpen vernommen.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg: 2,1 Rothunde, 1,2 Welpen

Es wurde kein Locken gehört.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

2003 wurden Welpen erstmals am 5. Mai, d. h. in der fünften Lebenswoche, gelockt. Das Muttertier lockte insgesamt 38 mal ihre Welpen. Die zweite Hündin zeigte das Verhalten 46 mal, der Rüde 99 mal.

Veränderungen der Lockrate mit dem Heranwachsen der Welpen

Beide Weibchen zeigten die höchsten Lockraten im Block II, der Rüde dagegen im Block III. Der Rüde unterscheidet sich von beiden Weibchen je signifikant im prozentualen Anteil, der auf den Block II entfällt. (je $p < 0,001$, G-Test). Die beiden Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander im Block II. Die Rate des Muttertieres nahm ständig ab.

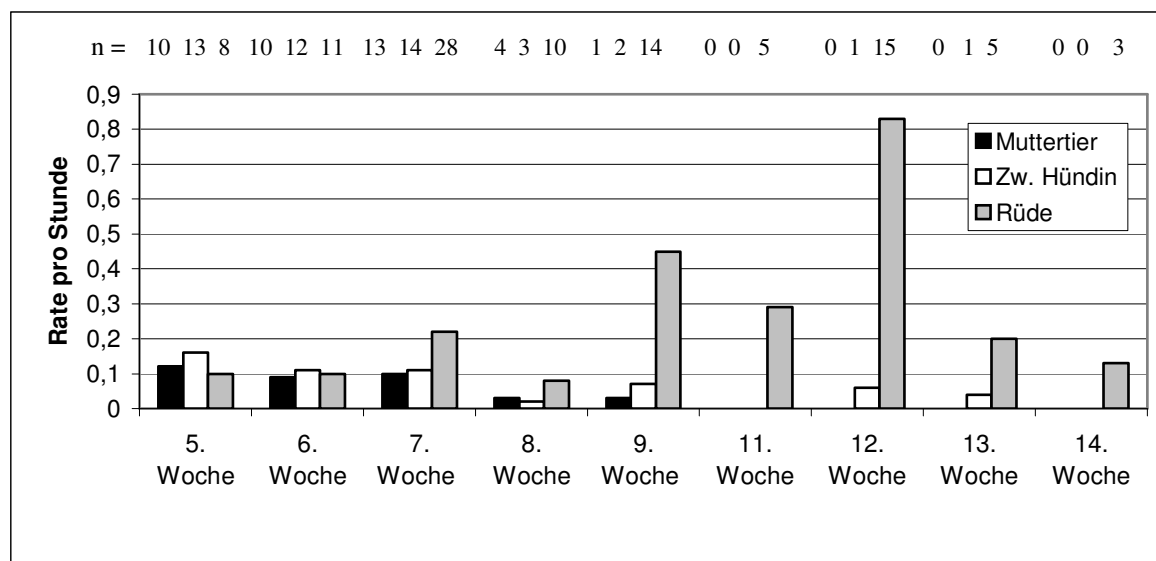


Abb. 144: Stündliche Rate des Lockens der Welpen je erwachsenem Tier.
Block II: 3. bis 8. Woche, Block III: 9. bis 13. Woche

Block II (ab 3. – 8. Woche)

Auf die vier Lebenswochen (Block II) entfielen beim Muttertier 97,3 % aller Lockverhaltensweisen ($n = 37$). In diesem Zeitraum lockte das zweite Weibchen 42 mal die Welpen (91,3 %), der Rüde 57 mal (57,6 %). Beide Weibchen haben die höchste Lockrate in der fünften Lebenswoche der Welpen gezeigt. (Abb. 144).

Block III (9. –13. Woche)

Das Muttertier zeigte nur noch in der ersten Woche von Block III überhaupt Lockverhalten. Der Rüde zeigte als einziger bis zum Ende des Studienzeitraumes Locken.

Muttertier: Sie lockte nur noch einmal (2,6 % aller Ereignisse) ihre Welpen. Dies geschah in der neunten Woche, im restlichen Block dagegen nicht mehr.

Zweite Hündin: „Tanja“ zeigte noch viermal (8,7 %) Lockverhalten, zuletzt in der 12. Lebenswoche.

Rüde: Er zeigte im Block III noch 42 Lockverhalten (42,4 % seiner Lockverhalten). Die höchste Rate lag in der 12. Lebenswoche (Abb. 144). Der Rüde lockte in der letzten Beobachtungswoche noch dreimal.

Erfolgsloses Locken

Nur bei zwei Lockverhalten war die Alphahündin erfolglos (5,3 %), die zweite Hündin bei vier Ereignissen (8,7 %), der Rüde bei 22 (22,2 %). Das Alphapaar unterscheidet sich signifikant im prozentualen Anteil erfolgloser Lockereignisse ($p < 0,012$, G-Test). Beide Weibchen und der Rüde mit der zweiten Hündin unterscheiden sich nicht signifikant in ihren prozentualen erfolglosen Lockverhalten.

Während bei beiden Weibchen die Mehrzahl der misslungenen Lockverhalten im Block II liegen (Muttertier $n = 2$; 100 %, zweite Hündin $n = 3$; 75 %), waren beim Rüden nur sieben Lockereignisse im Block II erfolglos, jedoch 15 (68,2 %) im Block III.

Alphahündin: Bei ihr verteilen sich die Misserfolge auf ein Herauslocken aus der Wurfhöhle und ein fehlgeschlagenes Locken der Welpen in ihre Nähe.

Zweite Hündin: Ihr gelang es zweimal nicht, die Welpen zu sich zu locken und zweimal nicht, Welpen aus Gefahrenzonen wegzulocken.

Rüde: Bei ihm schlugen neun Versuche fehl, die Welpen zu ihm zu locken und 13 Versuche, die Welpen von Gefahrenzonen wegzulocken. Vier davon fanden im Block II statt, als sich die Welpen dem Elektrozaun näherten. In allen vier Fällen trug der Rüde die Welpen vom Elektrozaun weg, als das Locken keinen Erfolg zeigte. Von neun Lockversuchen im Block III, um Welpen aus der Gefahrregion abzurufen, befanden sich die Welpen fünfmal in der zweiten Anlage. Auch hier versuchte der Rüde, die Welpen nach erfolglosem Locken in die Anlage I zurückzutragen. Sie entzogen sich jedoch durch Weglaufen.

Locken eines kranken Welpen

Nur der Rüde zeigte gegenüber dem kranken Welpen Lockverhalten.

Zweimal äußerte er erfolgreich Lockrufe, um den Welpen zu Fleisch zu locken. Einmal lockte er ihn auf diese Weise zu einem ca. 40 Meter entfernt liegenden, geschlachteten Kaninchen, an dem die anderen Welpen bereits fraßen. Siebenmal lockte er den Welpen in seine Nähe. Durch die Locklaute war der erblindete Welpen in der Lage, dem Rüde hinterherzulaufen und den Anschluss an das Rudel zu finden. Zu Beginn der Erkrankung war es erforderlich, den Welpen von Hand zuzufüttern, da er nicht in der Lage war, von der unteren Höhle aus die Anlage 70 Meter weit bis zum Fütterungsplatz zu durchqueren. Zudem wurde er dort massiv von den Weibchen und Welpen attackiert. Durch Nachahmung der Winsellaute konnte der Welpen innerhalb eines Tages zum Gehegezaun gelockt werden, um ihn von außen zu füttern. In den folgenden Tagen reichten einzelne dieser Locklaute aus, um den Welpen aus der Höhle heraus gezielt zur Fütterung an den Zaun zu locken. Der blinde Welpen folgte dem Menschen, solange er diese Locklaute äußerte, über eine Strecke von 60 m. Die übrigen Welpen lernten ebenfalls diese menschlichen Winsellaute zu deuten, und eilten ebenfalls zur Fütterung herbei.

Ergebnis des Lockens:

Das Locken der Welpen erfolgte bei allen drei Adulttieren durch rhythmisches, lautes Winseln. Locken diente dazu, die Welpen aus der Wurffegelegenheit zu holen, sie zum Säugen oder zu Fleisch (zugelegene Nahrungsstücke oder vorgewürgte Nahrung) heranzulocken oder sie aus einem Gefahrenbereich abzurufen.

Es trat ab dem Zeitraum auf, ab dem die Welpen zu Fuß den Adulttieren folgen konnten.

3.2.8 Imponier- und Aggressionsverhalten

3.2.8.1 Imponier- und Aggressionsverhalten gegen Welpen

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde; 1,0 Welpen

Es wurde keinerlei Imponier- bzw. Drohverhalten der Adulttiere gegenüber dem Welpen beobachtet.

Reproduktionsjahr Magdeburg 2002 2,1 Rothunde; 1,2 Welpen

Einschüchterndes und aggressives Verhalten der erwachsenen Tiere gegenüber den Welpen erfolgte stets am Trenngitter, durch das die Welpen Nasen und Pfoten steckten.

Die Hündin zeigte in der einen Beobachtungswoche zweimal Einschüchterungsverhalten gegenüber den Welpen und war einmal aggressiv. Der Alpharüde zeigte insgesamt dreimal Einschüchtern gegenüber den Welpen, er war siebenmal aggressiv, wobei er viermal nach den Welpen biss. Der zweite Rüde zeigte nie Einschüchterungs- bzw. Drohverhalten gegenüber den Jungen. Zu Beobachtungsbeginn konnten an mehreren Tagen Wunden an den Welpennasen beobachtet werden, die wahrscheinlich beim Durchstecken ins andere Gehege von den Adulttieren verursacht wurden.

In der nächsten Woche, am 12. 6., wurden die Jungtiere 2 und 3 beim Zusammenlassen mit den erwachsenen Tieren von diesen getötet. Jungtier 2 erlitt eine tödliche Bissverletzung am Hals, Jungtier 3 eine fatale Wunde am Bauch. Die Welpen wurden nur getötet aber nicht angefressen. (Jungtier 1 wurde unverletzt von den Tierpflegern sofort wieder von den erwachsenen Tieren abgetrennt. Es wurde acht Tage später eingeschläfert).

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Imponierverhalten gegenüber den Welpen wurde mit steifem Gang, erhobener Rute und gerichtetem Blick auf den Welpen durchgeführt. Teilweise wurde der Welpen mit einem oder beiden durchgestreckten Vorderläufen zu Boden gedrückt

Vereinzelt wurde der Welpen auch mit dem Fang über den Kopf bzw. Hals gegriffen zu Boden gedrückt oder quer über den Rücken mit dem Fang ergriffen und ebenfalls zu Boden gedrückt. Nur die Weibchen zeigten Imponierverhalten gegenüber aktiven und passiven Welpen. Der Rüde imponierte nur aktiven Jungen. Am häufigsten wurde es von der zweiten Hündin durchgeführt. Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil der Wahl inaktiver Welpen. Der Rüde unterscheidet sich je signifikant von den Weibchen (Alphapaar: $p < 0,004$, Rüde mit zweiter Hündin $p < 0,001$, je Extension des Fischertests).

Muttertier: Sie zeigte insgesamt 75 mal Imponierverhalten gegen Welpen.

Bei 31 Fällen (41,3 %) war der Welpen selbst passiv, er wurde von der Hündin aktiv aufgesucht und dann vor oder auf ihm imponiert. Sechs Ereignisse davon betreffen den kranken Welpen „Nele“. In 44 Fällen (58,7 %) war der jeweilige Welpen aktiv an die Mutter herantreten und sie reagierte mit Imponieren.

Zweite Hündin: Sie zeigte insgesamt 133 mal Imponierverhalten gegen Welpen.

51,1 % ($n = 65$) richteten sich gegen passive Welpen, davon neun Ereignisse gegen den kranken Welpen. Insgesamt 48,9 % ($n = 65$) waren gegen aktive Welpen gerichtet.

Rüde: „Alle seine 13 Imponierverhalten richteten sich gegen aktive Welpen und nie gegen passive.“

Beißen

(Es sind nur Bisse in den Rumpf hier aufgeführt, nicht das canidentypische „Über – den – Fang – Beißen“). Das Muttertier wandte insgesamt sechsmal den Griff mit dem Fang gegen passive Welpen an. Allein fünf davon betrafen den kranken Welpen „Nele“. D. h., dass von den insgesamt sechs Imponierverhalten gegenüber „Nele“ fünf mit Beißen durchgeführt wurden. Die zweite Hündin biss zweimal den kranken Welpen, der Rüde dagegen nie.



Abb. 145: Die zweite Hündin zeigt vor dem Welpen ein gerichtetes Einschüchtern. Sie buckelt, ihre Rute ist erhoben und ihre Beine sind gestreckt. Der Kopf wird erhoben getragen und die Ohren sind nach vorne gerichtet. Der Fang ist geschlossen. Der Welpen reagiert leicht unterwürdig. Er knickt leicht mit den Hintereinen und in der Schulter ein. Der Kopf wird waagrecht gehalten, der Fang ist leicht geöffnet und die Ohren zur Seite gedreht. Die Rute leicht zur Seite gekrümmt.



Abb. 146: Die Alphahündin näherte sich den ruhenden Welpen. Sie stellte sich über einen weiblichen Welpen („stehen - auf“) und setzte sich dann auf ihn. Sie führte einzelne, ruckweise Beckenstöße durch, ihre Rute war dabei stark angehoben. Der Welpen drehte sich vor der Aufnahme von der gestreckten Seitenlage submissiv in Rückenlage, hob ein Hinterbein an und verharrte so.

Veränderungen mit dem Heranwachsen der Welpen

Bei allen drei erwachsenen Tieren stieg die Zahl und Rate der Imponierverhaltensweisen gegen die Welpen in der zweiten Hälfte der Aufzucht (Aufzucht II: 9. bis 13. Lebenswoche) insgesamt an (Abb. 147).

Es gibt jedoch Unterschiede zwischen den Aufzuchtblöcken in Abhängigkeit, ob der Welpen passiv oder aktiv vor dem Imponierverhalten der Adulttiere gewesen war.

Bei beiden Weibchen nahm die Rate der Imponierverhaltensweisen gegenüber passiven Welpen zum zweiten Aufzuchtblock hin zu (Abb. 147). Der Rüde zeigte in keinem von beiden Beobachtungsblöcken Imponieren gegen passive Welpen.

Das Alphapaar zeigt im zweiten Aufzuchtblock höhere Raten gegenüber aktiven Welpen als im Block Aufzucht I. Bei der zweiten Hündin fällt der Wert dagegen ab. Auffallend sind die sehr niedrigen Raten des Rüden im Vergleich zu den Weibchen.

Beim Muttertier stieg die Anzahl von 19 Ereignissen im Block Aufzucht I auf 76 im Zeitraum Aufzucht II, bei der zweiten Hündin von 57 auf 66 Ereignisse, beim Rüden lediglich um einen Fall von sechs auf sieben.

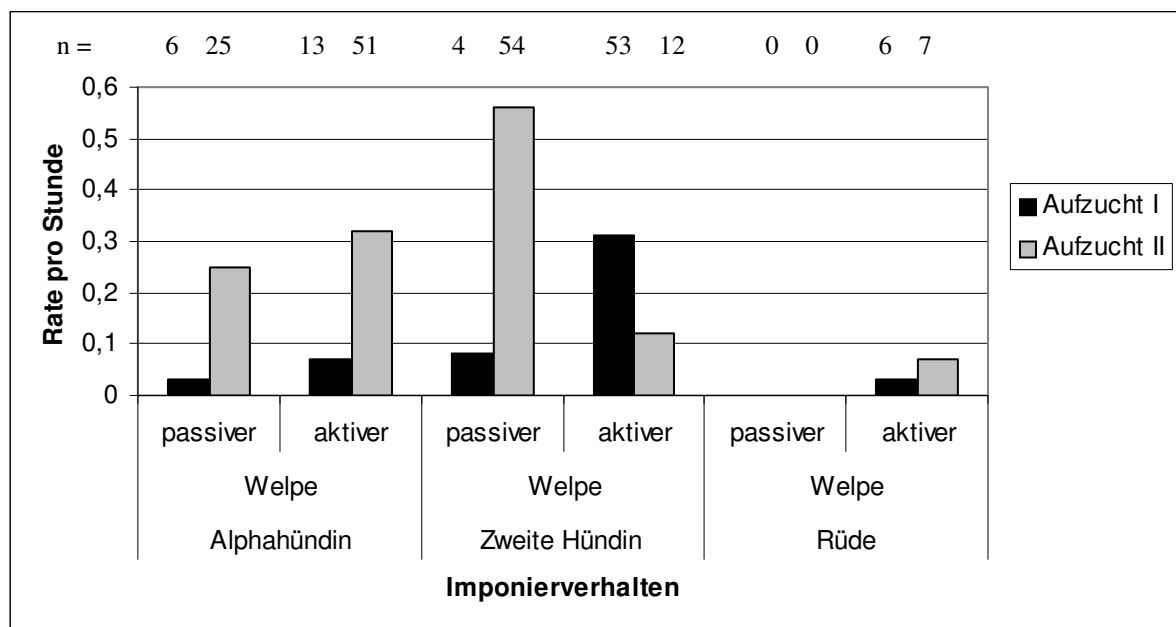


Abb. 147: Stündliche Rate des Imponierverhaltens erwachsener Rothunde gegen passive und aktive Welpen je Beobachtungszeitraum in Schwerin 2003. Aufzucht I: 1.- 8. Lebenswochen, Aufzucht II: 9.-13. Lebenswoche.

Einschüchtern/Imponieren auslösendes Verhalten aktiver Welpen

Bei beiden Hündinnen war ein häufiger Auslöser das Saugen der Welpen, das dann mittels Imponieren von den Weibchen abgebrochen wurde. Auch Futterbetteln der Welpen war bei ihnen ein Auslöser derartigen Verhaltens. Auch beim Rüden war das Beenden/Verwehren des Zugangs zu Nahrung der Hauptauslöser bei aktiven Welpen.

Alphahündin: Das Muttertier zeigte insgesamt 21 mal Imponierverhalten beim Abwehren der Welpen, wenn diese tranken. Sie zeigte den Welpen Imponierverhalten und entfernte sich dann, so dass sie das Säugen unterbrach. Das Futterbetteln der Welpen bei ihr wurde von ihr im zweiten Aufzuchtblock insgesamt 17 mal durch Imponieren beendet. Sechsmal wehrte sie so Spielinitiativen der Welpen ab.

Zweite Hündin: Sie beendete in der Phase Aufzucht I 17 mal das Säugen der Welpen durch Imponieren. Im Block Aufzucht II kein einziges Mal, da sie nicht mehr säugte. Futterbetteln wurde von ihr einmal im Block Aufzucht I und siebenmal im folgenden Beobachtungszeitraum abgewehrt mittels Imponieren. Insgesamt fünfmal ging sie imponierend dazwischen, wenn zwei Welpen aggressiv spielten und einer Schmerzlaute ausstieß. Teils flohen dann die Kontrahenten, teils trug sie den überlegenen Welpen weg. Insgesamt 14 Imponierverhalten konnte kein eindeutiger Kontext zugeordnet werden.

Rüde: Er verteidigte seine Nahrung insgesamt fünfmal im Block Aufzucht I mit imponierender Gestik, keinmal im folgenden Block. Futterbetteln der Welpen beendete er fünfmal mit Imponierverhalten, allein vier davon liegen im Block Aufzucht II. Auf Spielinitiativen der Welpen reagierte er zweimal imponierend. Einmal zeigte er das Verhalten gegenüber einem Welpen, der ihn gebissen hatte.

Einschüchtern/Imponieren bei passiven Welpen

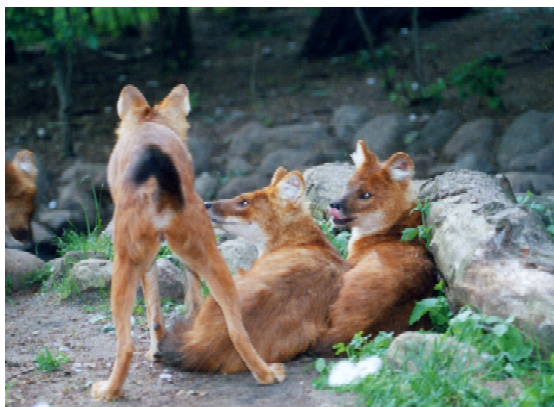
Die Adulttiere pirschten sich an schlafende Welpen heran, überwandten die letzten Meter mit einem Sprint und sprangen auf die ruhenden Welpen (Abb. 146). Auch Welpen, die in Spiel- oder Explorationsverhalten vertieft waren, und nicht auf das Herannahen reagierten, wurden so behandelt. Nur die Hündinnen unterwarfen passive Welpen. Teils wurde ein Welpen nach dem anderen so behandelt.

Reproduktionsjahr 2004: 4,2 Welpen

Die Adulttiere imponierten sowohl den Welpen als auch den Jährlingen. Oft wurde dies als Einschüchterungsverhalten (Vorderbeinstemmen, Buckeln) ohne Körperkontakt ausgeführt. Die ersten Tage nach der Geburt wurden die Jährlinge durch Imponier- und Drohverhalten am Betreten des Wurflagers gehindert. Auch bei den ersten Ausgängen der Welpen war ein Kontakt der Jährlinge zu den Welpen nur unter Beobachtung durch die Adulttiere möglich. Imponieren gegen Jährlinge erfolgte sofort gezielt, wenn diese beispielsweise bei einem Welpen waren und der Welpen Quiek- oder Schmerzlaute hören ließ. (Dabei war es unerheblich, ob der Junghund mit dem Welpen Kontakt hatte. Dies nutzten teilweise die vier Monate alten Welpen aus. Einzelne Welpen begannen schon vor dem Kontakt zu schreien oder reagierten mit lauten Protesttönen, wenn die Junghunde sie z. B. abhalten wollten, an den E-Zaun zu gehen. Die Jährlinge wurden von den adulten Weibchen vertrieben und die Welpen konnten ungestört ihr Explorationsverhalten weiterführen) Imponierverhalten wurde aber auch vor passiven Junghunden gezeigt, auch wenn sie nicht in der Nähe von Welpen waren (Abb. 148).

Die Junghunde zeigten den Welpen gegenüber am Anfang starkes Neugierverhalten, das teilweise auch Imponierverhalten einschloss. So wurde nach Welpen gepfötelt, was immer heftiger durchgeführt wurde und in Vorderbeistoßen überging. Sie sprangen auch auf die Welpen, wälzten sich auf ihnen oder rempelten sie an. Imponierverhalten ging jedoch oft mit übermütigen, teils wilden Spielverhaltensweisen einher. Die Haltung der Jährlinge war weder durchgehend dominant noch rein submissiv.

Teils unterwarfen sich die Welpen bei einer rauen Behandlung, teils stellten sie aber auch die Ruten auf und begannen, die Junghunde in die Beine zu beißen oder flüchteten.



a)



b)

Abb. 148:

- a) Die zweite Hündin „Tanja“ imponiert den liegenden Jährlingen Kim (links) und Falko (rechts). Sie buckelt, ihre Beine sind durchgestreckt, die Rute ist über die Horizontale stark angehoben und die Ohren sind nach vorn orientiert. Falko reagiert, indem er sich selbst den Fang leckt und den Kopf leicht zur Seite wendet.
- b) Auf das fortwährende Imponieren der zweiten Hündin reagiert die Hündin „Kim“ (mittig) mit Fanglecken beim imponierenden Adulttier. Zusätzlich pfötelt sie nach ihr. Die zweite Hündin buckelt noch, hat aber die Rute nur noch waagrecht erhoben.

3.2.8.2 Imponier- und Aggressionsverhalten gegen Personen

Kleingehege 2001 Schwerin 2,1 Tiere

Nur die Alphatiere zeigten das Verhalten und meist gegen ihnen bekannte Personen.

Hündin: Sie knurrte zweimal Besucher an, 42 mal war das Knurren und ein Warnschrei an ihr bekannte Personen wie Tierärztin oder Zooinspektor gerichtet. 82,6 % ihrer Knurrverhaltensweisen traten im Block III auf, in dem sie verletzt war und mehrfach behandelt wurde.

Alpharüde: Er drohte nur zweimal ihm bekannte Personen an.

Zweiter Rüde: Er zeigte nie akustisches Drohverhalten gegen Personen.

Freianlage 2001 Schwerin 2,2 Tiere

Es kam nur viermal zu Drohverhalten gegen Menschen. Tendenzen sind nicht erkennbar.

Alphahündin: Sie knurrte einmal einen Besucher an.

Zweite Hündin: Sie drohte einmal einer ihr bekannten Person.

Alpharüde: Er knurrte je einmal einen Besucher an und einmal eine ihm bekannte Person.

Zweiter Rüde: Er drohte nie Personen.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg: 2,1 Rothunde

Das Verhalten trat nur bei den Alphatieren und nur vereinzelt auf.

Hündin: Sie imponierte dreimal einer bekannten Person und knurrte zweimal einen fremden Menschen an.

Alpharüde: Er zeigte zweimal Imponieren gegenüber einer bekannten Person und nie gegen Unbekannte.

Zweiter Rüde: Er zeigte nie Aufmerksamkeits- oder Drohverhalten gegen Menschen.

Reproduktionsjahr 2002 1,2 Rothunde; 1,0 Welpe

Beide Weibchen drohten häufiger ihnen unbekannte als bekannte Personen an, während der Rüde häufiger gegenüber ihm bekannten Personen Aufmerksamkeits- und Drohverhalten äußerte (Abb. 149). Der Rüde unterscheidet sich je signifikant von den Weibchen (je $p < 0,001$, G-Test). Die beiden Weibchen unterscheiden sich signifikant voneinander ($p < 0,021$, G-Test).

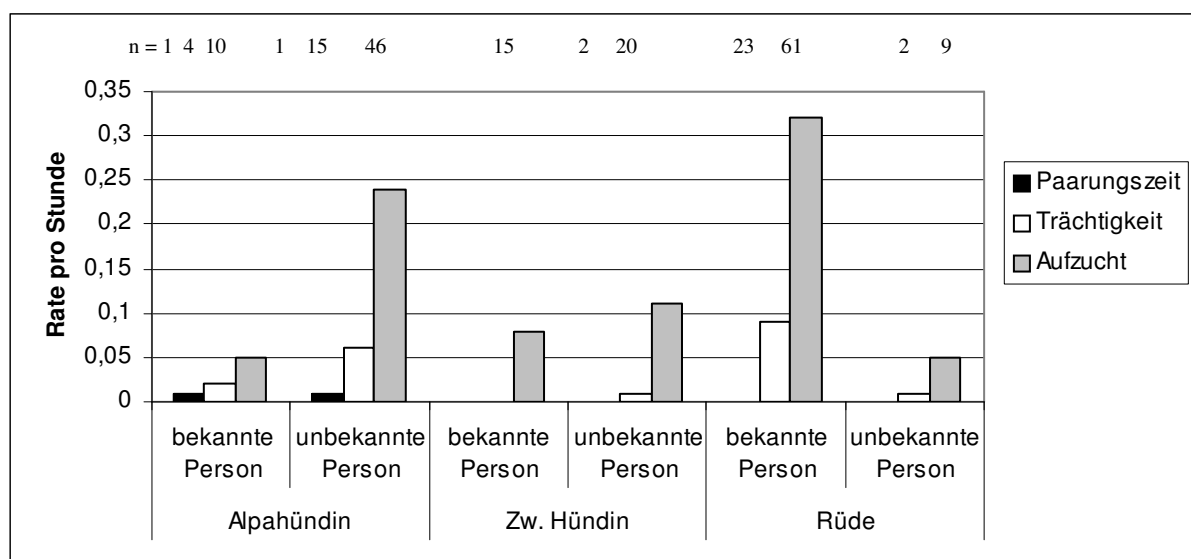


Abb. 149: Rate des auffälligen Verhaltens von den Adulttieren gegenüber ihnen bekannten und unbekanntem Personen je Beobachtungsblock in Schwerin 2002.

Alphahündin: Sie zeigte insgesamt 15 mal auffälliges Verhalten gegen ihr bekannte Personen und 62 mal (80,6 %) gegen unbekannte Besucher.

Zweite Hündin: Sie zeigte derartige Verhaltensweisen gegen 15 ihr bekannte und 22 (59,5 %) ihr unbekannte Personen (Abb. 149).

Alpharüde: Er zeigte 84 Ereignisse gegen ihm bekannte (88,4 %) und 11 gegen unbekannte Personen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Alle drei Tiere zeigten während der Aufzucht die höchste Anzahl und Rate an Aufmerksamkeitsverhaltensweisen bzw. Drohverhalten gegenüber Menschen.

Beide Weibchen unterschieden sich signifikant im prozentualen Anteil in diesem Beobachtungsblock ($p < 0,004$, G-Test). Auch der Rüde unterschied sich signifikant von der zweiten Hündin ($p < 0,004$, G-Test), nicht jedoch vom Muttertier.

Paarungszeit

Während der Paarungszeit (Block I) zeigte nur die Alphahündin Aufmerksamkeitsverhalten ($n = 2$).

Trächtigkeit

Die trächtige Hündin zeigte 24,7 % all ihrer Aufmerksamkeitsverhaltensweisen in diesem Beobachtungsblock. Bei der zweiten Hündin entfallen auf diesen Zeitraum nur 5,4 %, ($n = 2$), beim Rüden 26,3 % ($n = 25$) der Aufmerksamkeitsverhalten.

Aufzucht

Während der Aufzucht (Block III) erreicht das Muttertier seinen höchsten Wert mit 72,7 % ($n = 56$). Die zweite Hündin zeigte in dieser Phase 94,2 % ($n = 35$) ihrer Aufmerksamkeitsverhaltensweisen und das Vattertier 73,7 % ($n = 70$).

Art und Weise des Aufmerksamkeitsverhaltens

Die Hündinnen warnten bevorzugt akustisch, der Rüde zeigte dagegen am häufigsten Imponieren und Mitlaufen gegenüber Personen.

Der Rüde unterscheidet sich je signifikant von den Weibchen ($p < 0,001$, G-Test).

Die beiden Weibchen unterscheiden sich signifikant voneinander $p < 0,023$, G-Test).

Alphahündin: Bei ihr entfielen 84,8 % ($n = 73$) auf akustisches Warnen mittels Knurren bzw. fünfmal durch einen Warnschrei. Imponierverhalten trat nur einmal auf, das Mitlaufen mit der Person dreimal.

Zweite Hündin: Sie warnte in 64,8 % der Fälle akustisch, Imponieren trat einmal auf und sie lief zwölfmal am Gehegezaun mit.

Rüde: Bei ihm waren nur 17,5 % der Verhaltensweisen drohendes Knurren. Ein Mitlaufen erfolgte in 22 Fällen. Imponieren wurde 56 mal (58,9 %) gezeigt, jeweils gegen eine ihm bekannte Person, der Protokollantin.

Auslöser von Aufmerksamkeits- und Drohverhalten gegen Personen

Bekannte Personen wie die Tierärztin und der Zooinspektor, die bei Fangaktionen, Narkosen und Tierbehandlungen bei den Rothunden waren, wurden von allen drei erwachsenen Tieren einwandfrei auch in Menschenmengen identifiziert und angedroht bzw. per Warnschrei die restlichen Rudelmitglieder gewarnt.

15 Imponierverhalten des Rüden erfolgten während der Trächtigkeitsphase (Block II). Bei 14 davon zeigten beide Weibchen aggressive Verhaltensweisen untereinander. Sofort lief der Rüde dann zur Protokollantin und zeigte ihr gegenüber Imponierverhalten. Einmal bettelten beide Weibchen um Nahrung, worauf der Rüde wiederum zum Zaun lief und Imponierverhalten zeigte.

Während der Aufzucht (Block III) erfolgte nur noch dreimal bei aggressiven Verhalten der Weibchen untereinander ein Imponieren des Rüden gegen diese bekannte Person. Dafür brach der Rüde 13 mal das Futterbettelverhalten der Weibchen gegen ihn ab und imponierte anschließend vor der Person am Gehegezaun.

Auf Besucher und andere unbekannte Personen, die den Besucherzaun überwandten oder sich abseits des Besucherweges der Anlage näherten, wurden ebenfalls stark reagiert. Auf Besucher auf dem regulären Besucherweg wurde dagegen kaum geachtet. Besucherverkehr außerhalb der normalen Öffnungszeiten löste Beobachten und Mitlaufen, selten Drohverhalten aus.

Reproduktionsjahr 2003 1,2 Rothunde; 4,3 Welpen

Das Aufmerksamkeitsverhalten wurde am häufigsten von den Alphatieren gezeigt. Der Rüde drohte häufiger ihm bekannte, die Alphahündin dagegen eher ihr unbekannte Personen an. Mit insgesamt 353 Ereignissen hat der Rüde mit Abstand die höchsten absoluten Werte und die höchste stündliche Rate von allen drei Tieren (Abb. 150). Die Alphahündin zeigte 71 mal Aufmerksamkeitsverhalten, die zweite Hündin 23 mal. Beide Weibchen unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Der Rüde ist signifikant in der Auswahl des Personenkreises von beiden Weibchen verschieden ($p < 0,001$, G-Test).

Alphahündin: Sie drohte mehr unbekannte ($n = 45$) als bekannte Personen ($n = 26$) an. Sie richtete damit 63,4 % ihres Aufmerksamkeitsverhaltens gegen fremde Menschen.

Zweite Hündin: Sie zeigte 47,8 % derartige Verhaltensweisen ($n = 11$) gegen bekannte Personen und 12 gegen fremde.

Rüde: Er richtete 98,0 % seines Droh- und Aufmerksamkeitsverhaltens ($n = 346$) gegen ihm bekannte Menschen. Nur siebenmal richtete er es an Fremde.

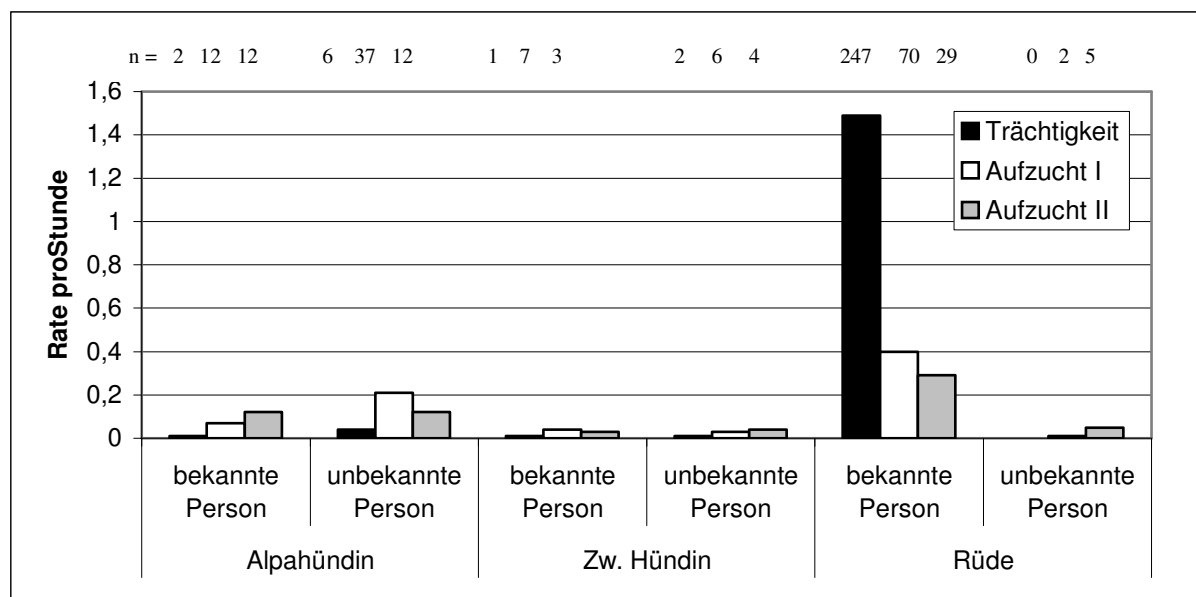


Abb. 150: Rate des auffälligen Verhaltens gegenüber bekannten und fremden Personen je Tier und Beobachtungsphase in Schwerin 2003.

Veränderungen im Jahresverlauf

Der Rüde zeigte das Verhalten in der Trächtigungsphase und während der Aufzucht I häufiger als beide Weibchen. In diesen beiden Blöcken hatte die Alphahündin je höhere Raten als das rangniedrigere Weibchen. Beide Weibchen wiesen jedoch in der Aufzucht II höhere Werte als der Rüde auf. Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil ihrer Abwehrverhaltensweisen in der Aufzucht II. Der Rüde unterscheidet sich in diesem Zeitraum von beiden Weibchen je signifikant (Alphapaar: $p < 0,001$, Rüde mit zweiter Hündin: $p < 0,011$, G-Test).

Trächtigkeit

Während der Trächtigkeit zeigten beide Weibchen sowohl gegen bekannte als auch unbekannte Personen nur vereinzelt Aufmerksamkeitsverhalten. Bei der Alphahündin entfallen 9,9 % auf diesen Beobachtungszeitraum (n = 8), bei der zweiten Hündin 13,0 % (n = 3), beim Rüden jedoch 70,0 (n = 247) in diese Periode. Sie waren alle gegen eine ihm bekannte Person gerichtet.

Aufzucht I

In den ersten acht Lebenswochen der Welpen zeigte das Muttertier mit 60,5 % (n = 49) und die zweite Hündin mit 56,5 % (n = 13) jeweils ihre höchste Anzahl und Rate an Aufmerksamkeits- und Drohverhaltensweisen. Die Rate und Anzahl des Rüden liegt noch über denen der Weibchen, er zeigte mit 72 Ereignissen jedoch nur 20,3 % derartiges Verhalten in dieser Aufzuchtphase.

Aufzucht II

In der 9. bis 13. Lebenswoche der Welpen konnten 29,6 % (n = 24) Ereignisse beim Muttertier und 30,4 % (n = 27) bei der zweiten Hündin beobachtet werden. Der Rüde zeigte in diesem Zeitraum nur noch 9,7 % (n = 34) seines Aufmerksamkeitsverhaltens. Obwohl der prozentuale Anteil niedriger ist als der der Weibchen, zeigte er absolut mehr dieser Verhaltensweisen als die beiden Hündinnen.

Art und Weise des Aufmerksamkeitsverhaltens

Beide Weibchen warnten überwiegend akustisch. Der Rüde dagegen zeigte häufiger Imponierverhalten und Mitlaufen. Alle drei Tiere richteten das Verhalten fast ausschließlich gegen bekannte Personen. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil des akustischen Warnens ($p < 0,08$, G-Test). Der Rüde unterscheidet sich von beiden Weibchen ebenfalls signifikant ($p < 0,001$, G-Test).

Alphahündin: Bei ihr entfielen 70,4 % (n = 57) auf akustisches Warnen. Sie knurrte dabei laut und ließ einmal einen Warnschrei hören. Imponierverhalten trat sechsmal auf (alle gegen bekannte Personen), Mitlaufen achtmal.

Zweite Hündin. Sie warnte akustisch in 37,1 % der Fälle (n = 9). Viermal zeigte sie Imponieren gegen bekannte und dreimal gegen unbekannte Personen. Mitlaufen wurde siebenmal beobachtet.

Rüde: Er zeigte nur bei 3,4 % seines Aufmerksamkeitsverhaltens akustisches Warnen (n = 12). Imponierverhalten zeigte er insgesamt 239 mal gegen eine bekannte und kein einziges Mal gegen unbekannte Personen. Ein Mitlaufen am Gehegezaun wurde bei ihm 101 mal bei bekannten und nur einmal bei unbekanntem Menschen beobachtet.

Auslöser des Aufmerksamkeitsverhaltens

Bekannte Personen wie Tierärztin und Zooinспекtor lösten auch 2003 bei allen drei Tieren akustisches Warnverhalten aus. Während beide Weibchen wie im Jahr zuvor nicht auf die Protokollantin reagierten, zeigte der Rüde ausgeprägtes Imponierverhalten ihr gegenüber.

Bei den 186 gezeigten Imponierverhalten des Rüden gegen sie während der Trächtigkeit der Alphahündin waren zu 32,8 % (n = 61) beide Weibchen aggressiv zueinander. Zehnmal bettelten sie den Rüden um Futter an, was er durch Heranlaufen mit anschließendem Imponieren am Gehegezaun abbrach. Von den insgesamt 53 Imponierverhalten im Zeitraum der Aufzucht I und II gegen die Protokollantin waren bei 18,9 % die Weibchen untereinander aggressiv. Futterbetteln unterbrach der Rüde nicht mehr durch Imponierverhalten gegen Personen, jedoch zweimal löste der Schrei eines Welpen sofortiges Heranlaufen an den Zaun zur Protokollantin aus.

3.2.8.3 Reaktionen auf Haushunde

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,2 Rothunde; 1,0 Welpen

Auffälliges Verhalten gegenüber Haushunden von Zoobesuchern wurde erstmals 2002 bei der Studie beobachtet. Dreimal reagierte nur die Alphahündin, sie beobachtete die Hunde von einer Warte aus. Der Alpharüde wurde zweimal dabei gesehen, die zweite Hündin nie allein. Beide Weibchen zeigten simultan zweimal Imponierverhalten gegen Hunde, zweimal beobachteten sie diese auffällig. Einmal liefen beide innen am Gehegezaun mit dem außen laufenden Hund mit. Nur einmal liefen alle drei Wildhunde mit dem Haushund mit. Insgesamt reagierten die Wildhunde kaum auf Haushunde. Aufgrund der geringen Wertezahl der Einzeltiere wurde auf eine statistische Analyse verzichtet.

Von den 17 auffälligen Wachverhaltensweisen der Wildhunde gegen Haushunde waren 14 (82,4 %) im Block II, der Trächtigkeitsphase der Alphahündin, zu beobachten. Nur drei entfielen auf die Zeit, in der der Welpen geboren war.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg 2,1 Rothunde; 1,2 Welpen

Im Zoo Magdeburg hatten Haushunde keinen Zutritt.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde; 4,3 Welpen

Es wurden 131 auffällige Verhaltensweisen gegen Haushunde gezeigt. Auf die Alphahündin entfallen davon 45,0 % (n = 59), auf die zweite Hündin 35,9 % (n = 47) und auf den Rüden 19,1 % (n = 25). Alle drei Tiere waren dabei sechsmal simultan aktiv, das Alphapaar simultan viermal und beide Weibchen fünfmal. Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander im Anteil an auffälligen Verhaltensweisen. Der Rüde unterscheidet sich signifikant von der Alphahündin ($p < 0,001$, G-Test) und von der zweiten Hündin ($p < 0,025$, G-Test).

Alphahündin: Sie beobachtete 29 mal einen Hund, lief zwölfmal mit, zeigte 17 mal Imponierverhalten und griff einmal an.

Zweite Hündin: Sie zeigte 47 mal auffälliges Verhalten. Sie beobachtete 22 mal intensiv einen Hund, lief siebenmal mit und zeigte 18 mal Imponierverhalten.

Rüde: Er fokussierte zwölfmal einen Haushund, lief elfmal mit und zeigte zweimal Imponierverhalten.

Veränderungen im Jahresverlauf

Von den insgesamt 131 auffälligen Verhaltensweisen gegen Haushunde fielen 27,5 % (n = 36) in den Zeitraum der Trächtigkeit, 69,5 % (n = 91) in die ersten sechs Lebenswochen der Welpen (Block II) und 3,1 % (n = 4) in die folgenden fünf Lebenswochen (Block III). Auffallend ist, dass 45,0 % (n = 60) der Verhaltensweisen gegenüber einem den Wildhunden bekannten Hund gezeigt wurden, der täglich im Zoo war. 58 der Reaktionen auf diesen Hund fallen in den Block II, d. h. in den Zeitraum der ersten sechs Lebenswochen der Welpen.

Ergebnis des Imponier- und Aggressionsverhaltens:

Imponieren wurde gegenüber den Welpen von den Wildhunden gezeigt, um beispielsweise Futterabgaben an die Welpen zu beenden. Beide Hündinnen benutzten es jedoch „einfach so“ an passiven, teils schlafenden Welpen. Gebissen wurde selten, meist traf es dabei einen sich abnormal verhaltenden, kranken Welpen.

Aufmerksamkeitsverhalten bis hin zum Androhen von Personen zeigten bevorzugt die Alphatiere. Der Rüde zeigte das Verhalten bevorzugt gegenüber ihm bekannten Personen, die Alphahündin gegen fremde. Das Aufmerksamkeitsverhalten gegenüber Haushunden ging dagegen verstärkt von beiden Weibchen aus.

3.3 Welpenverhalten

3.3.1 Welpenentwicklung

Bereits wenige Minuten nach der Geburt kriechen Rothundwelpen voran bzw. seitlich im Kreis, bis sie an ein Hindernis (Muttertier, Wand etc.) gelangen und dort liegen bleiben.

Agile, lebensstüchtige Welpen kriechen bereits nach der Geburt über Pfoten und Beine der Hündin hinweg. Ihre Beinchen liegen dabei seitlich am Körper. Es wird mit beiden Hinterläufen synchron oder abwechselnd abgestoßen, um voran zu kommen. Aber auch beim Saugen zeigt sich eine angeborene Rhythmik: die Vorderbeine treten abwechselnd und führen den typischen Milchtritt aus. Es kommt aber auch in den ersten Stunden und Tagen noch ein synchrones Drücken mit beiden Vorderpfoten, vor während der Kopf nach hinten bewegt wird. Dabei wird die Zitze nicht losgelassen. Da der Welpen sich dabei gleichzeitig vom Muttertier abstößt, werden beide Hinterbeinen synchron gegen den Boden gestemmt. Diese Bewegung sieht man deutlich, wenn der Boden glatt ist und die Pfoten wegrutschen. Sie werden wieder synchron an den Leib gezogen und erneut simultan gestemmt. Erst Tage später erfolgt das unter den Leib ziehen, noch später steht der Welpen dann – wenn auch wacklig – auf den Beinen.

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,2 Rothunde; 1,0 Welpen

Der Welpen reagiert bereits am zweiten Tag auf das Alleinsein mit lauten Distanzrufen, dem glockenlautähnlichen Winseln.

Eine Tag später gelang es ihm, über den Rücken eines Hundes weg zum Bauch zu krabbeln. Am fünften Tag zeigte der Welpen ein erstes „Kopf-Hals-Schütteln“. Im Alter von sieben Tagen verließ er die Wurfhöhle und den 1 m langen Gang, als er vor der Hündin davon kroch, die ihn aufnehmen wollte. Am Tag darauf wehrte er sich fauchend gegen einen Trageversuch des Rüden. Am zehnten Lebenstag öffnete der Welpen beide Augen.

Ein erstes Knurren wurde am 13. Tag gehört. Am selben Tag erfolgte der erste Versuch, sich mit dem Hinterbein am Kopf zu kratzen. Das Hinterbein machte Kratzbewegungen in der Luft. Echtes Kratzen fand erst sechs Tage später statt. Am 19. Tag biss er erstmals in das Fell eines Adulttieres, was sich in den folgenden Tagen intensivierte. Am 21. Tag waren Zähne beim Beißen gut sichtbar.

Eine erste eigenständige Urinabgabe ohne Massage der Anogenitalregion wurde am 26. Tag beobachtet. Einen Tag später war das erste Balgspiel mit der zweiten Hündin zu beobachten. Am selben Tag zeigte der Welpen vollendetes Strecken mit „vorn-Niederbeugen, Buckeln und Hinterbeinstrecken“. Einen Tag darauf war ein erstes Ohrenspiel zu sehen, was in den Folgetagen im Schlaf mehrfach auftrat. Ein Schlafen in gestreckter Seitenlage, statt wie bisher eingerollt, wurde am 30. Lebenstag beobachtet.

Die Wurfhöhle verließ der Welpen ab der dritten Lebenswoche allein, auch wenn kein Adulttier vor der Höhle war.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde; 4,3 Welpen

Es sind erst Aussagen ab dem 13. Lebenstag möglich, da zuvor die Welpen nicht in einer kamerabestückten Höhle waren. Am 14. Lebenstag hatte ein Welpen beide Augen auf, einer eines, die anderen hatte die Augen noch zu. Am 20. Tag wurde ein erstes Balgspiel zwischen einem Welpen und der zweiten Hündin beobachtet. Vier Tage später war der erste rötliche Schimmer im grauen Welpenkleid zu sehen.

Am 28. Tag waren bei einem Welpen alle vier Canini zu sehen. Ab dem 46. Tag folgten die Welpen zügig einem Adulttier, das Fleisch trug. Bei einem Welpen waren an diesem Tag alle Zähne vollständig zu sehen.

Am 34. Tag wurden Welpen beim Lecken und Beknabbern der eigenen Hinter- und Vorderläufe beobachtet. Am 45. Tag wurde ein Säubern des eigenen Afters beobachtet. Am 35. Tag wurde das erste vollständige Kratzen mit dem Hinterbein am Kopf beobachtet. Am selben Tag ritt ein weiblicher Welpen auf einen anderen Welpen auf. Am 35. Tag entzog sich ein Welpen dem Trageversuch durch den Rücken mit Flucht. In der fünften Lebenswoche ruhten die Welpen bereits außerhalb der Höhle in Gruppen ohne Adulttier. Zu diesem Zeitpunkt verließen sie die Höhle allein und begaben sich zu bis 5 m entfernten Liegemulden im Dickicht. Sie trabten taksicher am 38. Lebenstag. Drei Tage später wurde Galoppieren beobachtet. Ein erstes Jagdspiel fand am 50. Tag statt, ein erstes Schwimmen am 79. Tag. Am 38. Tag holte der Rüde die Welpen von der abseits liegenden Höhlenregion zum Fütterungsplatz. Am 43. Tag legten sie die 60 m lange Strecke ohne Begleitung zurück und eroberten zum ersten Mal die zweite Anlage.

Reproduktionsjahr 2004 Schwerin 5,4 Rothunde; 4,2 Welpen

Am 15. Lebenstag hatten einige Welpen die Augen auf. Am selben Tag wurde beobachtet, wie ein Welpen dem anderen das Fell leckte. Am 19. Tag zuckte ein Ohr im Schlaf. Am 21. Lebenstag lagen die Welpen nicht mehr dicht am Bauch des Adulttieres sondern ruhten auch in der Höhle teils auch ohne Körperkontakt zu ihm. Ein erstes Spiel sowohl mit Wurfgeschwistern als auch mit dem Alpharüden wurde am 24. Lebenstag beobachtet. Ein Welpen hatte bereits unten Canini. Am 26. Lebenstag saß ein Welpen. Am 30. Tag folgten die Welpen bis zum Eingang der Höhle, wenn ein erwachsenes Tier das Lager verließ. Die Welpen begaben sich auch in den zur Höhle führenden Gang. Den Bau verließen sie erstmals allein am 34. Tag. Am 30. Lebenstag gab ein Welpen Urin und einen Kot ab, je ohne vorherige Anogenitalmassage. Am 49. Lebenstag durchquerten die Welpen die gesamte Großanlage von der unteren Naturhöhle zur oberen Kunsthöhle allein. Am 66. Lebenstag spielten die Welpen im seichten Bereich des Badebeckens. Zu dem Zeitpunkt tranken sie auch Wasser.

Sonderfall: Erblindung des Welpen „Nele“ 2003

Ein bis dahin symptomfreier, weiblicher Welpen zeigte am 18. Juni starke Krampfanfälle. Der Welpen lag dabei auf der Seite, die Extremitäten gestreckt, und es entwickelte sich Schaum am Maul. Bei der tierärztlichen Untersuchung ergab sich eine Körpertemperatur von 38 °C. Der Welpen rief an diesem Tag fast ununterbrochen mit glockenlautähnlichem Winseln, ansonsten war er apathisch. Er hielt sich bei der Naturhöhle auf.

Das restliche Rudel hielt Abstand zum Welpen.

Am nächsten Tag erfolgten mehrere Krampfanfälle. Der Welpen war dabei orientierungslos, die Symptome waren die selben wie am Vortag. Wieder war die Körpertemperatur nicht erhöht. Der Welpen erhielt Antibiotika, Wurmmittel und Vitaminpräparate. Zur individuellen Erkennung wurde ein 5 cm langes Stück an der Rute rasiert. Der weibliche Welpen wurde „Nele“ genannt.

Während der Krampfanfälle hielt das restliche Rudel Abstand, danach attackierten die Alphahündin und die Wurfgeschwister den Erschöpften massiv. Die Alphahündin imponierte vor dem kranken Welpen, stand auf und über ihm und biss mehrfach nach ihm. Der Welpen lief taumelnd und zog sich in die Höhle zurück. Den Tag über lies „Nele“ viele leiernde glockenlautähnliche Winseltöne hören. Von den Adulttieren erfolgte kein Pflegeverhalten. Der kranke Welpen wurde ignoriert oder attackiert.

Einen Tag darauf kam sie nicht zum Fütterungsplatz. (Sie wurde dann von Hand einzeln gefüttert) „Nele“ blieb in der Naturhöhle, sie lief nicht umher, zeigte kein Explorationsverhalten. Krämpfe wurden nicht mehr beobachtet. Die Wurfgeschwister legten sich mit Körperkontakt zu ihr, wenn sie sich in diesem Gehegeteil aufhielten.

Sobald das Rudel abwanderte, blieb „Nele“ allein bei der Höhle zurück (Abb. 152). Sie wurde an diesem Tag nicht mehr von den Adulttieren aber immer noch von ihren Wurfgeschwistern angegriffen. Diese drohten sie an, zeigten Imponieren und begannen einmal ein raues „Beutespiel“. Sie umkreisten sie, jeweils einer sprang vor, biss zu und begab sich in den Kreis zurück während der nächste einen Angriff startete. „Nele“ wurde als Beute behandelt. Sobald sie sich einem Angreifer mit dem Kopf zuwandte biss ein zweiter in den Rumpf. Die Adulttiere griffen nicht ein, obwohl Nele laute Schreie äußerte. Den Abend über waren wieder ihre leiernden, glockenlautähnlichen Winsellaute (GLW) zu hören. Am nächsten Tag, dem 21. Juni, zeigte sie zum ersten Mal nach der Erkrankung wieder Laufaktivitäten (Abb. 151). Sie war dabei orientierungslos, stolperte und lief in Äste und den Elektrozaun. Die Symptome deuteten auf eine Erblindung hin. („Nele“ wurde weiterhin von Hand gefüttert, da sie nicht zur Fütterungszeit zum Futterplatz, der Schleuse, kam). Sie hielt sich in wenigen Metern Umkreis zur Naturhöhle auf.

„Nele“ wurde von den Wurfgeschwistern seltener attackiert, von den Adulttieren nicht mehr. Sie lief tags öfter unter dem Elektrozaun durch und blieb am Gehegezaun liegen. Es waren nur wenige GLW zu hören. Abends war sie sehr aktiv, sie wehrte erstmals nach ihrer Erkrankung die Attacken der Wurfgeschwister ab, dabei war sie sehr submissiv. Sie flüchtete gezielt im Galopp in die Höhle.

In den folgenden Tagen setzte sie sich gegen ihre Wurfgeschwister durch und konnte damit die Attacken meist beenden. Sie wurde von Hand weiter zugefüttert. Ihren Aktionsradius dehnte sie bis auf 15 Meter um die Naturhöhle aus. Sie mied die Adulttiere und flüchtete vor ihnen gezielt in die Höhle. Sie zeigte kein Spielverhalten mit den Wurfgeschwistern.

Am 24. Juni stellte die Tierärztin eine Erblindung des Welpen fest. Die Augen waren organisch in Ordnung, das Sehzentrum im Gehirn war offensichtlich betroffen.

Einen Tag darauf, am sechsten krampffreien Tag, trugen der Rüde und die zweite Hündin ihr erstmals Fleisch bis zur Naturhöhle zu. Einen Tag darauf suchte „Nele“ aktiv Kontakt zum Rüden. Dabei war sie sehr unterwürfig.

Sie war abends sehr aktiv und verteidigte ihre von Hand zugefütterte Portion gegen ihre Wurfgeschwister erfolgreich.

Am 26. lockte sie der Rüde über eine Strecke von ca. 40 Metern von der Höhle zu den restlichen Welpen, die an einem ganzen Kaninchen fraßen. Sie fraß mit und vergrub anschließend teilweise ihren Mageninhalt. Außer dem Hort vom 26. Juni legte sie ein weiteres Futterversteck am 28. Juni an. (Details unter 3.3.4 Futtervergraben). Zu diesem Zeitpunkt hatte sie ihren Aktionsradius auf die gesamte Anlage I und auf die Anlage II ausgedehnt. (In den Tagen zuvor hatte sie Schritt für Schritt weitere Erkundungsgänge jeweils von der Höhle aus gestartet. Sie suchte diese täglich wiederholt zum Ruhen auf und lag dabei im Höhleneingang. Dorthin flüchtete sie im Galopp auch über mehr als 50 Meter trittsicher durch das Unterholz, wenn sie von der Alphahündin oder einem Wurfgeschwister zu sehr bedrängt wurde.

„Nele“ erschien wieder zur Fütterung mit den anderen Rudelmitgliedern in der Schleuse. Sie wurde vom Rüden dorthin erstmals durch Locklaute geführt.

Nele zeigte am 30. Juni ein erstes Objektspiel seit ihrer Erkrankung.

Einen Tag später spielte sie wieder gemeinsam mit ihren Wurfgeschwistern. Auf Balgspielattacken reagierte sie nicht mehr abwehrend, sondern zeigte das typische Spielgesicht und erwiderte das Verhalten. Beim Balgspiel war sie lokomotorisch nicht von den anderen zu unterscheiden. Ein erstes kurzes Jagdspiel wurde beobachtet. Sie erkundete die zweite Anlage. Am folgenden Tag war sie die ganze Zeit mit ihren Wurfgeschwistern zusammen und aktiv. Sie spielte bei Balg- und Jagdspielen mit, wobei sie keine Mühe hatte, auch beim Galoppieren dem „Flüchtenden“ durch das Gelände zu folgen. Sie biss den Alphaspieler in die Rute und zerrte daran. Sie nahm, wie vor ihrer Erkrankung, am gesamten Rudelleben teil.

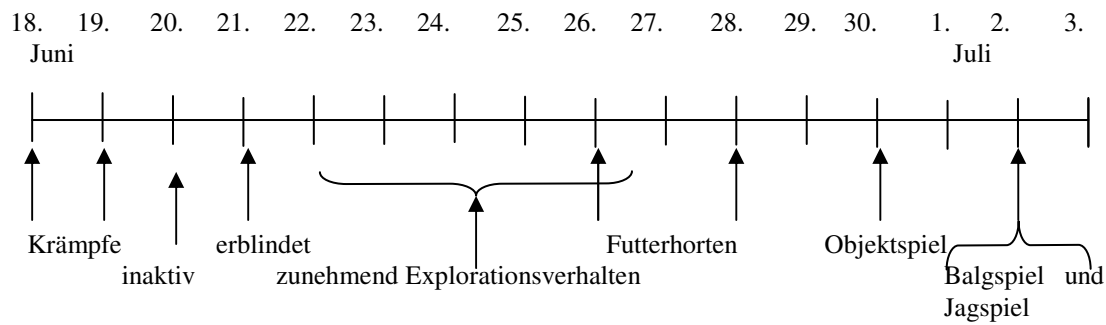


Abb. 151: Entwicklungsverlauf der Erblindung des Welpen „Nele“.

Bei einer Abschlussuntersuchung am 3. Juli wurde die Erblindung von einem zweiten Tierarzt nochmals bestätigt. Da die Krankheit offensichtlich nicht heilbar war, wurde der Welpen eingeschläfert. Der pathologische Befund erbrachte ein starkes Rindenödem im Großhirn mit mehreren, größeren Entzündungsherden. Auch das Stammhirn war betroffen.



Abb. 152: Die erblindete „Nele“ ruht am Eingang der Naturhöhle.



Abb. 153: Die zwölf Wochen alten Welpen ruhen im Körperkontakt mit ihresgleichen. Hinter dem Stamm liegt das Muttertier, rechts von den Welpen die Jährlinge.

3.3.2 Glockenlaute

Bei den Welpen wurden neben echten Glockenlauten auch glockenlautähnliches Winseln (GLW) beobachtet. Die „huu“-Silben sind kürzer und werden schneller als die Glockenlaute ausgestoßen. Teilweise schwankt die Tonhöhe, so dass sich das glockenlautähnliche Winseln leiernd anhören kann. Auch das GLW ist über weitere Strecken hörbar, da es sehr laute Winseltöne sind. Anhand der charakteristischen Laute konnten die GLW der Welpen akustisch eindeutig von denen der Adulttiere unterschieden werden, auch wenn der Rufer nicht sichtbar war. Welpen äußerten diese Rufe, wenn sie allein waren, aber auch wenn ein oder mehrere erwachsene Hunde bei ihnen lagen. Später entwickelten sich aus den GLW richtige Glockenlaute mit längerer Silbe.

Reproduktionsjahr Schwerin 2002 1,2 Rothunde; 1,0 Welpe

Es wurden beim Welpen nie Glockenlaute sondern nur glockenlautähnliches Winseln gehört. Das erste GLW äußerte der Welpe am zweiten Lebenstag, als er allein in der Wurfhöhle war.

Insgesamt wurde 227 mal GLW von diesem Welpen in den ersten sechs Lebenswochen gehört. In 63,0 % der Fälle (n = 143) war der Welpe allein ohne Adulttier.

Bei den übrigen Vorkommen waren mindestens ein und maximal drei Hunde bei ihm. Bei 14,1 % der Fälle (n = 32) war das Muttertier anwesend, bei 11,9 % (n = 27) die zweite Hündin und bei 15 % (n = 34) der Rüde. Bei 38,8 % (n = 88) der GLW begann der Welpe mit dem Rufen, als ein Adulttier die Wurfgelegenheit verließ (Muttertier 35 mal, zweite Hündin 22 mal, Rüde 31 mal).

Bei 41,9 % aller GLW (n = 95) lief der Welpe suchend umher, bei 15,4 % (n = 35) stand oder saß er und bei 22,5 % (n = 51) lag er. 46 mal wurde die Körperhaltung beim Rufen nicht gesehen.

Veränderungen im Jahresverlauf

Mit durchschnittlich 0,31 Rufen pro Stunde im den ersten beiden Lebenswochen (Block III a) lag die Rate gleichhoch wie der Durchschnittswert der folgenden vier Lebenswochen (Block III b).

Innerhalb des Blockabschnitts schwanken die Werte jedoch stark. In der zweiten Lebenswoche erfolgte ein starker Anstieg der Rate von 0,12 auf 0,5 Rufe pro Stunde. Während die Werte nach der zweiten Woche bis zur vierten abfallen, steigen sie in der fünften stark an (Abb. 154).

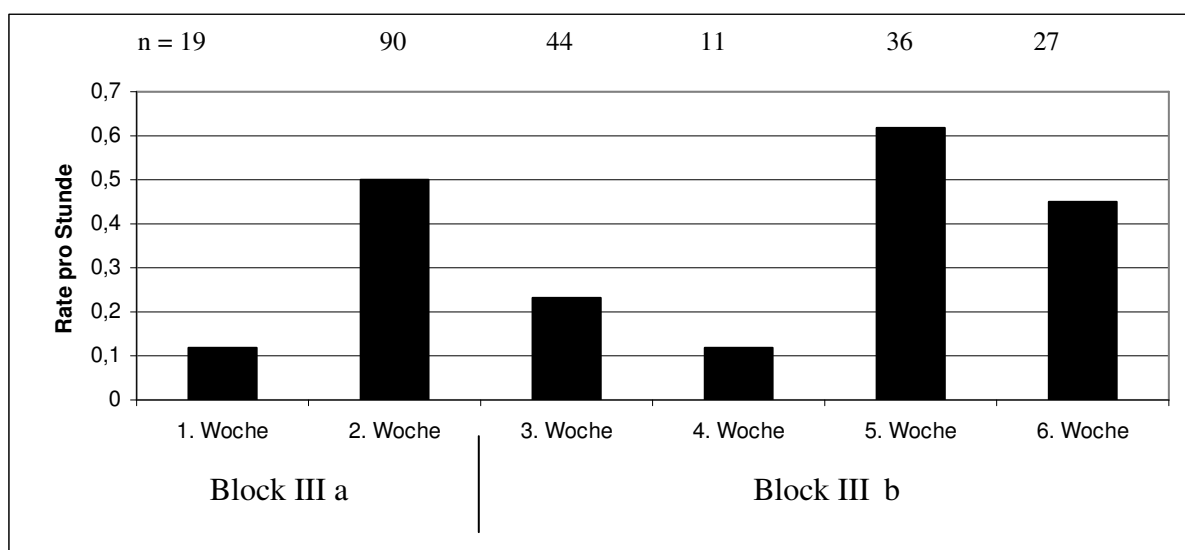


Abb. 154: Wöchentliche Rate des glockenlautähnlichen Winselns des Welpen in Schwerin 2002.

Glockenlaute beim krankem Welpen

In der sechsten Woche wurde beim Welpen eine große Wunde im Bauchbereich und eine massive Entzündung im gesamten Bauchraum entdeckt, die mehrere Tage alt war. Während die erwachsenen Tiere abgesperrt wurden, und bis zum Eintreffen der Tierärztin, äußerte der Welpen fortlaufend laute, leiernde GLW. Auch die folgenden drei Tage bis zu seinem Tod waren häufig laute GLW von ihm zu hören (da sich die erwachsenen Tiere jedoch durch die Protokollantin massiv gestört fühlten und den Welpen stundenlang umherschleppten, wurde auf eine Datenaufnahme verzichtet, so dass keine genauen Zahlen für diesen Zeitraum existieren).

Reaktionen der Adulttiere auf die GLW: Vergleich der Adulttiere

Der Rüde zeigte von allen drei Adulttieren am häufigsten eine Reaktion auf die Rufe des Welpen. Der Rüde unterschied sich dabei signifikant vom Muttertier ($p < 0,001$, G-Test) und signifikant von der zweiten Hündin ($p < 0,0001$, G-Test). Beide Weibchen unterschieden sich nicht signifikant voneinander.

Muttertier: Sie reagierte bei 27,8 % aller GLW, dabei lief sie 45 mal zum Welpen hin, 13 mal wandte sie sich ihm zu (sie lag bei den GLW neben ihm) und fünfmal antwortete sie mit Winsellauten. Bei 70,9 % ($n = 161$) war keine Reaktion von ihr zu bemerken.

Zweite Hündin: Sie reagierte bei 23,3 % aller GLW. Sie lief dazu 32 mal zu ihm, wandte sich 13 mal ihm zu und antwortete achtmal mit Winseltönen. Zu 75,8 % ($n = 172$) war keine Reaktion bei ihr zu erkennen.

Rüde: Er zeigte bei 44,5 % aller GLW eine Reaktion in Form von Hinlaufen ($n = 73$), Zuwenden ($n = 12$) oder Antwortwinseln ($n = 16$). Bei 55,1 % konnte keine Reaktion ausgemacht werden.

„Verlassenheitsrufe“: Reaktionen, wenn kein Adulttier beim Welpen ist

Bei den 143 Vorkommnissen, bei denen der Welpen allein war als er die GLW ertönen ließ, waren in 12 Fällen von den Adulttieren keine Reaktion wie hinlaufen möglich, da sie in der zweiten Anlage kurzfristig zur Gehegereinigung abgetrennt waren. Bei den verbliebenen 131 GLW, bei denen der Welpen allein war, erfolgten bei 93,1 % ($n = 122$) eine Reaktion von mindestens einem Adulttier in Form von Hinlaufen oder Antwortwinseln.

103 mal reagierte je ein Adulttier, 18 mal zwei Hunde und einmal alle drei Tiere.

Reproduktionsjahr Magdeburg 2002 2,1 Rothunde; 1,2 Welpen

Die drei Welpen waren von den erwachsenen Tieren dauerhaft abgetrennt. Sie befanden sich in einem direkt angrenzenden Gehege. Die drei Welpen äußerten insgesamt 12 Glockenlaute und vier GLW. Dies entspricht einer Rate von 0,21 pro Beobachtungsstunde. Welpen 1 und 2 (weiblich) äußerten je zwei GLW. Welpen 3 (männlich) war für alle 12 Glockenlaute verantwortlich.

Reaktionen der Adulttiere

Das Muttertier zeigte bei 18,8 % ($n = 3$) eine Reaktion, der Alpharüde bei 6,25 % ($n = 1$), der zweite Rüde zeigte keinerlei Reaktion. Sämtliche Reaktionen des Alpha-paares waren Antwortwinseln, ein Hinlaufen zum Trenngitter erfolgte nicht.

Reaktionen der Welpen

Welpen 1 reagierte auf 25 % der GLW ($n = 3$), Welpen 2 auf insgesamt zwei GLW bzw. GL, Welpen 3 einmal mit Winseln.

Reproduktionsjahr Schwerin 2003 1,2 Rothunde; 4,3 Welpen

Von den Welpen wurden nie Glockenlaute sondern immer nur glockenlautähnliches Winseln geäußert. Erstes GLW wurden am fünften Lebenstag gehört. Insgesamt wurde 129 mal GLW protokolliert.

Reaktionen der Adulttiere auf alle GLW

Wie im Vorjahr reagierte der Rüde am häufigsten auf die Rufe. Am seltensten zeigte das Muttertier eine Reaktion. Der Rüde unterscheidet sich signifikant vom Muttertier ($p < 0,001$, G-Test für Prozentwerte) und signifikant von der zweiten Hündin $p < 0,001$, G-Test für Prozentwerte). Beide Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant.

Mutterhündin: Sie reagierte bei 14,0 % der GLW ($n = 18$). Sie lief 13 mal zum rufenden Welpen, wandte sich einmal ihm zu und äußerte viermal ein Antwortwinseln.

Zweite Hündin: Sie zeigte bei 18,6 % ein Reaktion ($n = 24$). Sie lief 14 mal gen Welpen, wandte sich ihm einmal zu und antwortete neunmal mit Winseln.

Rüde: zeigte bei 36,4 % der Fälle eine Reaktion. Er lief 27 mal in Richtung Welpen, wandte sich ihm sechsmal zu und winselte 14 mal als Antwort. Bei zwei Ereignissen konnte er nicht reagieren, da er die rufenden Welpen gerade im Fang trug.

Veränderungen mit dem Heranwachsen der Welpen

Im Block II (erste acht Lebenswochen) wurden 51 GLW gehört. Dies entspricht einer Rate von 0,08 pro Beobachtungsstunde, bzw. 0,01 pro Welpen (Abb. 155).

Im Block III wurden insgesamt 78 GLW gehört, was einer Rate von 0,69 pro Stunde entspricht. 60,5 % aller GLW traten im Block III auf.

Die Werte steigen in der neunten Lebenswoche stark an. Sie erreichen ein Maximum mit 34 Rufen in der elften Woche.

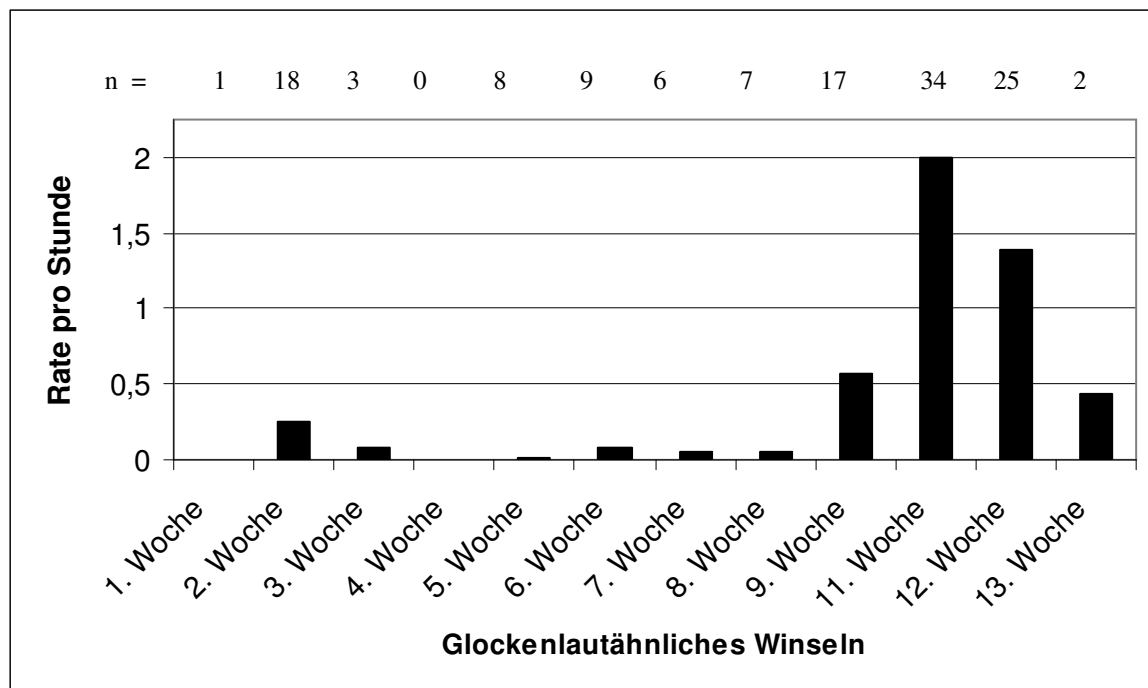


Abb. 155: Ruftrate des glockenlautähnlichen Winselns pro Beobachtungsstunde für alle sieben Welpen je Lebenswoche in Schwerin 2003. In der elften und zwölften Woche war ein Welpen krank. (In der zehnten Lebenswoche fand keine Beobachtung statt).

GLW beim kranken Welpen

In der elften Lebenswoche zeigte der Welpen „Nele“ starke Krankheitssymptome. Sie war für insgesamt 73,1 % (n = 57) der GLW im Block III verantwortlich (Abb. 156). Dies entspricht einer Gesamtrate für Block III von 0,50 Rufen pro Beobachtungsstunde, auf die restlichen sechs Welpen entfallen damit nur noch insgesamt 0,19 Rufe pro Stunde bzw. 0,03 je eines der sechs gesunden Welpen. (Durch Kennzeichnung war der Welpen „Nele“ ab der 11. Lebenswoche eindeutig von den anderen Welpen zu unterscheiden.).

Alle 34 GLW in der elften Woche stammen von ihr.

In der 12. Lebenswoche waren 23 der 25 GLW von ihr geäußert worden (92 %).

Ihre wöchentliche Rate lag bei 2,0 gegenüber 0 der gesunden Welpen in der elften Lebenswoche bzw. bei 1,3 gegenüber 0,11 in der zwölften Woche.

Der unheilbar kranke Welpen wurde in der 13. Lebenswoche eingeschläfert. In der neunten Woche konnte der kranke Welpen noch nicht von den anderen unterschieden werden.

„Verlassensrufe“: GLW von Welpen ohne Adulttier in der Nähe

Die Welpen waren insgesamt bei 73 GLW (56,6 % aller GLW) allein, d. h. es waren die Adulttiere nicht bei ihnen, ggf. waren aber andere Welpen in unmittelbarer Nähe oder sie lagen mit Welpen im Körperkontakt. Die gesunden und der kranke Welpen unterscheiden sich nicht signifikant im prozentualen Anteil der GLW, bei denen sie allein waren.

Bei 13,2 % (n = 17) war die Alphahündin bei den rufenden Welpen, bei 9,3 % (n = 12) die zweite Hündin und bei 17,1 % (n = 22) der Rüde. 12 mal begann ein Welpen zu rufen, als ein adulter Hund die Wurfgelegenheit verließ (dreimal das Muttertier, viermal bei der zweiten Hündin und fünfmal beim Rüden).

Im Block II waren die Welpen bei 29 von 51 Rufen allein, (56,9 %), im Block III insgesamt 44 mal von 78 GLW (56,4 %). Von den 44 Rufen stammen 75 % (n = 33) vom kranken Welpen. In der elften Lebenswoche war der kranke Welpen bei 22 GLW allein, in der zwölften bei 11. Insgesamt äußerte der kranke Welpen 57,9 % seiner GLW wenn er allein war. Die gesunden Welpen waren im Block III elfmal beim Rufen allein, was einem Anteil von 52,4 % entspricht.

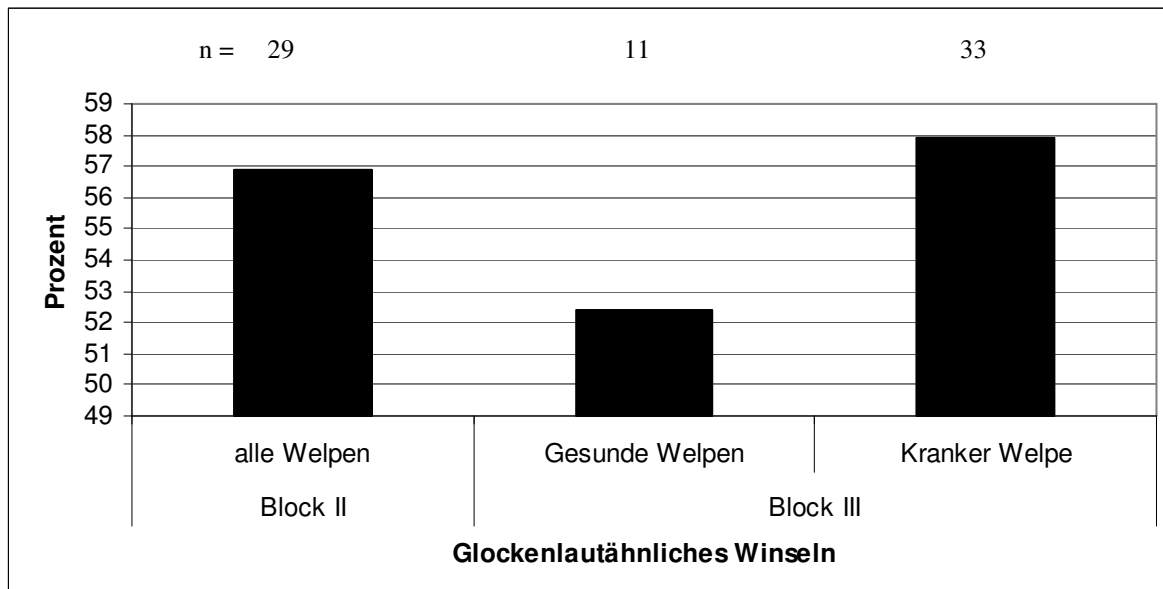


Abb. 156: Prozentualer Anteil der GLW, bei denen die Welpen allein sind, d. h. kein Adulttier in unmittelbarer Nähe ist. Die Werte des kranken Welpen beziehen sich auf die 11. und 12. Lebenswoche. In der neunten Woche, die ebenfalls zu Block III gehört, war der kranke Welpen nicht eindeutig zu identifizieren.

Reaktionen der Adulttiere, wenn die Welpen allein sind

Die Adulttiere reagierten im Block III prozentual häufiger als im Block II auf die Rufe und dabei häufiger auf die Rufe der gesunden als auf die des kranken Welpen.

Es besteht jedoch kein signifikanter Unterschied zwischen den prozentualen Reaktionen auf Rufe von gesunden und kranken Welpen.

Aufzucht I

Insgesamt reagierte mindestens ein Tier auf 63,3 % der Rufe im Block II.

Es zeigten alle drei erwachsenen Tiere bei 27,6 % keinerlei Reaktion. 13 mal reagierte ein Hund (44,8 %), siebenmal zwei Hunde (24,1 %) und einmal (3,4 %) alle drei Wildhunde.

Aufzucht II, gesunde Welpen

Insgesamt erfolgte eine Reaktion von mindestens einem Tier in 72,7 % der Ereignisse.

Die adulten Hunde zeigten insgesamt zu 27,3 % keine Reaktion. Ein Tier reagierte in 36,4 % der Fälle, zwei zu 18,2 % und alle drei Adulttiere bei 18,2 % der Rufe.

Aufzucht II, kranker Welpen

Insgesamt reagierte mindestens ein Tier bei 34,5 % der Rufvorkommnisse.

In 72,7 % der Rufereignisse (n = 24) zeigte kein erwachsener Wildhund eine Reaktion. Ein einzelner Hund reagierte in 21,2 % der Fälle (n = 7), zwei Tiere zu einem Prozentsatz von 6,1 % (n = 2) und alle drei Tiere nur einmal (3,0 %).

Ergebnis der Glockenlaute und des glockenlautähnlichen Winselns von Welpen:

Glockenlaute bzw. GLW wurden am häufigsten von Welpen geäußert, wenn kein Adulttier in der Nähe war oder dieses den Welpen gerade verließ.

Auch kranke Welpen äußern häufig glockenlautähnliches Winseln.

Obwohl je Adulttier die prozentualen Reaktionswerte gering sind, reagierte auf fast alle Rufe eines Jungtieres eines der drei Adulttiere.

Meist wurde Stimmführung aufgenommen oder ein Hinlaufen erfolgte, so dass der Anschluss an das Rudel gewährleistet war.

Diese Laute der Welpen waren problemlos über 100 m weit zu hören.

3.3.3 Futterbetteln der Welpen

Beim Futterbetteln suchen die Welpen Schnauzenkontakt zu den Adulttieren. Sie pföteln gegen die Schnauze und winseln dabei. Die Welpen wedeln mit der Rute und tragen die Ohren meist seitlich angelegt. Gelegentlich beißen die Jungen auch in die Lefzen..

In Schwerin und Magdeburg 2002 wurde kein Futterbetteln beobachtet.

Reproduktionsjahr Schwerin 2003 4,3 Welpen

Ein erstes Futterbetten wurde am 10. Mai 2003 protokolliert.

Insgesamt richteten die Welpen bis zum 20. Juli (letzter Tagesprotokolltag) 27 Futterbettelverhalten an ihre Mutter, 96 an das Vatertier und 40 an die zweite Hündin (Abb. 157). Während der Aufzucht I wurde das Verhalten 37 mal und während der Aufzucht II 126 mal beobachtet.

Von den insgesamt 163 beobachteten Futterbettelverhalten entfielen 16,6 % auf das Muttertier, 24,5 % auf die zweite Hündin und 58,9 % auf den Rüden.

Die beiden Weibchen unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Der Rüde unterscheidet sich je signifikant von beiden Weibchen ($p < 0,001$, G - Test).

Alle drei Tiere wurden während der Aufzucht II häufiger pro Stunde angebettelt als in den vier Wochen des Blocks davor (Aufzucht I).

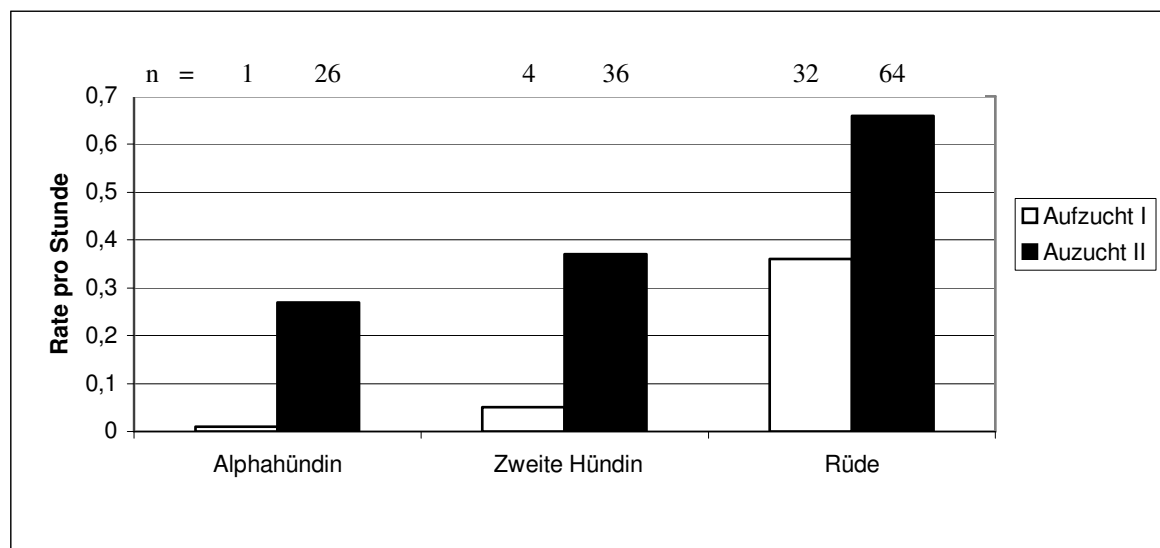


Abb. 157: Orientierung des Futterbettelverhaltens der Welpen an die Adulttiere 2003 in der 5. bis 8. Lebenswoche (Teil der Aufzucht I) und den folgenden fünf Wochen (Aufzucht II).

Ad libitum Beobachtungen nach dem 20. Juli: Direkt bei der Fütterung wurde meist das Vatertier, und nur vereinzelt das Muttertier von den Jungen angebettelt.

Noch Mitte November 2003 wurde der Alpharüde und die Alphahündin beim Vorwürgen von Nahrung für den Nachwuchs beobachtet (Frau Schreiber, pers. Mitteilung).

Kontext des Futterbettelns

a) Begrüßung

32 mal wurde Futterbetteln im Kontext der Begrüßung von Adulttieren beobachtet.

Mit Futterbetteln wurde das Muttertier dreimal, die zweite Hündin achtmal und der Rüde 16 mal begrüßt. Fünfmal waren alle drei Adulttiere beisammen als sie von den Welpen mit Futterbetteln begrüßt wurden.

b) Betteln um Futter

Es richtete sich hauptsächlich an den Alpharüden. Er würgte von allen drei Adulttieren am häufigsten nach Futterbetteln vor. Insgesamt war jedoch die Erfolgsrate sehr gering. Sei lag bei 5,5 % beim Anbetteln des Muttertieres, bei 12,5 % bei der zweiten Hündin und bei 11,4 % beim Rüden. Es gab auch Vorwürgen ohne vorheriges Futterbettelverhalten.

Um Nahrung bettelte der Nachwuchs die Mutterhündin 18 mal, das zweite Weibchen 16 mal und den Rüden insgesamt 44 mal an. Das Muttertier wurde einmal beim Vorwürgen von Nahrung nach Futterbetteln der Welpen beobachtet. Die zweite Hündin reagierte zweimal mit Vorwürgen von Fleisch nach Futterbettelverhalten, der Rüde insgesamt fünfmal. Vorwürgen von Nahrung erfolgte auch ohne vorheriges Futterbetteln. Ein Welpen musste nicht in unmittelbarer Nähe sein. So erbrach die zweite Hündin zweimal Fleisch vor der Höhle, ohne das Welpen in der Nähe waren. Sie fraß es jeweils sofort wieder auf und lockte anschließend die Welpen mit lautem Winseln zu sich, bevor sie die Portion ein drittes Mal vorwürgte. Insgesamt wurde das Muttertier siebenmal, die zweite Hündin achtmal und der Rüde fünfmal beim Vorwürgen von Nahrung ohne vorherige Stimulation durch die Welpen beobachtet.

c) spielerisch

Es richtete sich hauptsächlich an den Alpharüden.

Futterbetteln mit spielerischen Kontext zeigten die Jungen einmal bei der Alphahündin, dreimal bei ihrer Schwester und 15 mal beim Rüden.

d) Sonstiges

Futterbettelverhalten, das nicht eindeutig einem Kontext zugeordnet werden konnte, zeigten die Welpen fünfmal gegen das Muttertier, 13 mal gegenüber der zweiten Hündin und 21 mal war es an den Rüden adressiert.



a)

b)

Abb. 158: a) und b): Ein Welpen sucht Schnauzenkontakt zum Rüden beim Futterbetteln. Der Rüde bleibt passiv. Er dreht leicht nur den Kopf weg.

Ergebnis des Futterbettelns von Welpen:

Es trat vorwiegend im Kontext des Nahrungserwerbs auf. Die Welpen bettelten bevorzugt den Rüden an. Nicht auf jedes Futterbetteln um Nahrung wurde vorgewürgt. Der Bedeutungswandel zum Begrüßungsverhalten deutete sich jedoch bereits an.

3.3.4 Futtervergraben durch Welpen

Die Welpen legten im Alter von neun Wochen erstmals eigene Futterverstecke an. Sie vergruben Fleisch, Fell und Knochen. Einmal wurde auch Mageninhalt vorgewürgt und vergraben. Graben allein trat dagegen weit früher, in der sechsten Woche, auf.

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,0 Welpen

Der Welpen vergrub Nahrung nicht.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg 1,2 Welpen

Einmal vergrub ein Welpen Nahrung. Ein anderer Welpen öffnete dieses Versteck später und fraß den Inhalt auf. Vorwürgen wurde nicht beobachtet.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 4,3 Welpen

Anlegen von Nahrungshorten

Nahrung wurde nur im Block Aufzucht II vergraben.

Die Welpen legten insgesamt fünf Horte an.

Die blinde „Nele“ legte zwei Verstecke an. Am 26. Juni legte „Nele“ ein Versteck mit vorgewürgtem Mageninhalt an. Sie würgte das Fleisch 43 Minuten nach der Fütterung vor. Am 28. Juni vergrub sie Fleisch noch während der Fütterung. Sie wurde zu diesem Zeitpunkt von der Revierleitern von Hand gefüttert. Nachdem sie einige Stücke gefressen hatte, nahm sie eines in den Fang, entfernte sich wenige Meter von der Tierpflegerin und vergrub das Stück sorgfältig. Sie schüttete das Loch sorgfältig zu, es war kein Fleisch zu sehen. Die anderen Welpen legten dreimal Verstecke mit Fleisch an, jeweils fünf, elf und einmal 56 Minuten nach der Fütterung. Bei letzterem Ereignis wurde kein Muskelfleisch wie in den ersten beiden Fällen, sondern das Fell eines Futterkaninchens vergraben. Diese Welpen würgten nie Nahrung aus dem Magen vor.



Abb. 159: Die erblindete „Nele“ legt ein Futterversteck an. Sie würgt in dieses selbst gegrabene Loch Fleisch aus dem Magen vor.

Geruchliche Kontrolle

Dreimal beobachteten Welpen die zweite Hündin, als sie Nahrung vergrub. In zwei Fällen schnüffelte einer der Welpen anschließend am Futterversteck, leerte es aber nicht. Verstecke unbekannter Herkunft wurden von den Welpen viermal geruchlich kontrolliert. Eines war leer, bei den anderen drei war der Füllungsstatus nicht bekannt.

Zudecken mit Streu

Die zweite Hündin schob zweimal zusätzlich Bodenstreu über ein volles Welpenversteck. Der Rüde deckte einen Futterhort von Welpen zusätzlich mit Streu zu. In allen drei Fällen enthielt das Versteck Fleisch.

Futterentnahme

Die Adulttiere leerten nie ein Futterversteck, das von Welpen angelegt worden war.

Zweimal beobachtete ein Welpen, wie ein weiterer Welpen Nahrung vergrub.

Der „Beobachter“ öffnete jeweils unmittelbar danach das Versteck und verzehrte den Inhalt. Die Urheber (einmal die blinde „Nele“, einmal ein anderer Welpen) verteidigten den Hort nicht, obwohl sie daneben standen.

Insgesamt zehnmal leerten Welpen Futterverstecke, neunmal fraßen sie den Inhalt und einmal wurde die Nahrung weggetragen. Das Ziel dieses Transports war nicht zu beobachten, so dass eine Aussage über die weitere Verwendung der Nahrung nicht möglich ist.

Geleert wurden zwei Horte der Wurfgeschwister (s. o.) (ein normales, eines mit Mageninhalt von „Nele“). Bei dreien ist der Urheber unbekannt. Vier stammten von den Adulttieren, sie enthielten alle Mageninhalt. Die Welpen entnahmen und verzehrten den Inhalt 41 Minuten, 48 Minuten, 52 Minuten und 56 Minuten (Median 50 Minuten) nachdem das erwachsene Tier den Hort angelegt hatte.

Ergebnis des Nahrungshortens von Welpen:

Welpen sind im Alter von neun Wochen fähig, gezielt Fleisch zu vergraben.

Auch nachweislich blinde Junge legen Futterhorte an.

Das Verhalten läuft exakt wie bei den Adulttieren ab.

Sie horteten vorgewürgte Nahrung, ebenso im Fang transportierte Beutestücke.

Obwohl Adulttiere in der Lage waren, die Depots der Welpen aufzuspüren, so leerten sie die Horte nicht, sondern deckten sie sogar noch weiter zu.

3.3.5 Spielverhalten der Welpen

3.3.5.1 Spielverhalten der Welpen mit den adulten Rothunden

Die Welpen benutzen die Adulttiere um darauf zu klettern, zu rutschen und – nicht nur beim Zahnen – um auf ihnen herumzukauen. Meist bleiben die Adulttiere dabei passiv und lassen die Welpen gewähren. Wurde das Kauen zu unangenehm, so bissen sie den Welpen über den Fang, quer über den Rücken (worauf dieser sich ablegte) oder sie verließen das Lager. Manchmal erwiderte das Adulttier das Spiel.

Besonders in der Zeit, in der die Welpen noch mit einem Adulttier in der Höhle ruhten bzw. mit Körperkontakt in einer Liegemulde im Gelände und nicht als reine Welpen Gruppe schliefen, waren die Adulttiere die Hauptspielpartner (meist passiv).



Abb. 160: Ein Welpen hat sich in das Backenfell des Alphanrudens verbissen und schüttelt die „Beute“ tot. Der Rüde bleibt passiv und lässt ihn gewähren.



Abb. 161: Die zweite Hündin beißt den Welpen spielerisch über den Fang.

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Balgspiel

Der Welpen richtete Spielaufforderungen häufiger an die Hündinnen als an den Rüden. Beide Weibchen unterscheiden sich signifikant im prozentualen Anteil aktiver Spielbeteiligungen ($p < 0,01$, G - Test). Der Rüde unterscheidet sich nicht signifikant von der Alphahündin, jedoch signifikant von der zweiten Hündin ($p < 0,007$, Fisher - Test). Nur die zweite Hündin forderte den Welpen zum Balgspielen auf. Bei den acht Spielinitiativen spielte der Welpen jedoch nicht mit.

Insgesamt initiierte der Welpen 18 mal ein Balgspiel mit dem Muttertier, dabei war sie insgesamt 15 mal passiv und 3 mal aktiv am Spiel beteiligt. Mit der zweiten Hündin spielte er 24 mal, wobei sie 15 mal mitspielte und sich neunmal passiv verhielt. Bei allen sieben Spielen mit dem Rüden war dieser passiv.

Jagdspiele und Objektspiele

Zwischen dem Welpen und den adulten Hunden wurden keine Jagdspiele beobachtet. Auch gemeinsame Objektspiele traten nicht auf. Insgesamt dreimal wurde der Welpen bei einem Objektspiel beobachtet.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg 1,2 Welpen

Die Welpen befanden sich allein in einer Anlage ohne Adulttier. Ein gemeinsames Spiel von Jungtieren und erwachsenen Rothunden war damit nicht möglich.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Balgspiele

Ein erstes soziales Balgspiel wurde mit der zweiten Hündin und einem Welpen am 20. April beobachtet. Die Welpen forderten am häufigsten die zweite Hündin und seltener den Rüden auf. Der Rüde blieb dabei häufiger passiv als die Hündin. Während sich die Weibchen nicht signifikant im prozentualen Anteil der aktiven Spielbeteiligung unterscheiden, unterscheidet sich der Rüde signifikant von beiden Hündinnen ($p < 0,001$, G-Test).

Insgesamt 21 mal spielten die Welpen mit der Mutter ein Balgspiel. Wobei sechsmal mehr als ein Welpen bei und auf dem Muttertier spielten. Insgesamt achtmal spielte die Hündin nicht mit (38,1 % der Balgspiele). Mit der zweiten Hündin wurden insgesamt 98 Balgspiele beobachtet, wobei bei 20 Ereignissen mehr als ein Welpen spielte. Bei genau der Hälfte der Spiele ($n = 49$) verhielt sich diese Hündin passiv, d. h. die Welpen bezogen sie in ihre Beißspiele ein, ohne dass sie sich aktiv daran beteiligte.

Mit dem Rüden gab es insgesamt 69 Ereignisse, 23 mal (33,3 %) waren mehrere Welpen beteiligt.

Bei 64 Spielen (92,8 %) war der Rüde selbst passiv.

Jagdspiele

Von den sechs Jagdspielaufforderungen an die Mutterhündin war nur eine erfolgreich. Dabei spielten mehrere Welpen mit.

Von den vier Aufforderungen an die zweite Hündin waren alle erfolgreich. Es spielte jeweils nur ein Welpen mit. Der Rüde spielte nie als einzelnes Adulttier mit den Welpen ein Jagdspiel, sondern nur mit anderen erwachsenen Hunden zusammen. Insgesamt spielten dreimal alle drei erwachsenen Tiere mit vier Welpen simultan ein Jagdspiel.

Zu einem Hinterhaltsspiel „Ambush-play“ mit abwechselndem Verstecken und Auflauern von beiden Spielpartnern kam es zwischen der zweiten Hündin und einem Welpen einmal.

Objektspiele

Es wurden keine gemeinsamen Objektspiele zwischen Welpen und Adulttieren beobachtet.

3.3.5.2 Spielverhalten der Welpen untereinander

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Da nur ein Welpen die Geburtsnacht überlebte, konnte kein Spiel unter Welpen in Schwerin 2002 beobachtet werden.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg 1,2 Welpen

Aufgrund der räumlichen Trennung war ein gemeinsames Spiel von Welpen und erwachsenen Hunden nicht möglich. Die drei Welpen konnten individuell unterschieden werden. Welpen 1 und 2 waren Weibchen, der Welpen 3 ein Rüde.

Insgesamt spielen Welpen 1 und 3 zehnmal beide aktiv miteinander, Welpen 1 und 2 zweimal. Welpen 2 und 3 kein einziges Mal. Gemeinsames Spiel mit Welpen 2 erfolgte nur bei simultanen Spielen, bei denen kein Einzeltier als eindeutiger Initiator erkennbar war.

Balgspiel

Welpen 1 initiierte sechs Balgspele gegenüber Welpen 2, der jedoch nur zweimal überhaupt mitspielte. Von den sechs von Jungtier 3 zu Jungtier 1 initiierten Spielaufforderungen waren alle erfolgreich. Beide Welpen spielten miteinander aktiv. Von der beiden Aufforderung des Welpen 3 gegenüber Welpen 2 war keine erfolgreich. Einmal begannen Welpen 1 und 2 simultan miteinander zu spielen.

Welpen 2 initiierte nie ein Balgspiel mit den Geschwistern.

Jagdspiel

Bei den Jagdspelen erfolgten auf eine Aufforderung von Welpen 1 mit Welpen 2 kein Spiel, jedoch waren von drei Aufforderungen an Welpen 3 alle erfolgreich. Welpen 3 forderte einmal Welpen 1 erfolgreich auf, er initiierte nie ein Jagdspiel mit Welpen 2. Welpen 2 forderte keinen von beiden zum Jagdspiel auf. Alle drei Welpen zeigten jedoch simultan zweimal ein Jagdspiel.

Objektspiel

Solitäre Objektspiele zeigte Welpen 1 dreimal, Welpen 2 nie und Welpen 3 einmal.

Ein einziges Mal spielten alle drei simultan mit einem gemeinsamen Objekt.

Nach dem Tod der Geschwister am 12. Juni orientierte Welpen 1 bis zu seinem Tod sein Spielaufforderungsverhalten fünfmal an die Protokollantin.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Es wurde allgemein viel häufiger gemeinsam miteinander ($n = 813$) als solitär ($n = 89$) gespielt. Fast alle solitären Spiele waren Objektspiele.

Balgspele

Das erste Balgspiel wurde in der vierten Lebenswoche protokolliert. Insgesamt wurden 669 Balgspele bei den Welpen beobachtet. Dabei spielten zwei Welpen miteinander 556 mal. Drei Welpen wurden 88 mal beobachtet, vier und mehr Welpen in 25 Fällen. 280 Spiele entfallen auf den Zeitraum Aufzucht I, 389 (58,1 %) in Aufzucht II (Abb. 164).

Jagdspiele

Das erste Welpenjagdspiel trat in der siebten Lebenswoche auf. Es wurden insgesamt 87 Jagdspiele protokolliert. Bei zweien spielte ein Welpen mit sich allein, 56 mal zwei Welpen, elfmal drei und 18 mal vier und mehr gleichzeitig miteinander. 80 Spiele (91,9 %) fanden im Zeitraum Aufzucht II statt (Abb. 164).



Abb. 162: Zwei Welpen beginnen ein Balgspiel. Beide haben den Fang leicht geöffnet. Der linke Welpen hat die Ohren auf den Spielpartner gerichtet und orientiert ein Zubeißen auf die Schulter des zweiten Welpen. Dieser hebt bereits abwehrend das linke Vorderbein und hat die Ohren zurückgelegt.

Objektspiele

Ein erstes Objektspiel unter Welpen wurde in der fünften Lebenswoche beobachtet. Es wurden insgesamt 146 Objektspiele gesehen. 87 waren solitäre Spiele (59,6 %), bei 27 spielten zwei Welpen (18,5 %) mit einem gemeinsamen Objekt, 18 mal drei (12,3 %) und 14 mal vier und mehr Welpen zusammen. 101 der 146 Objektspiele, d. h. 69,2 %, fanden im Beobachtungsblock Aufzucht II, d. h. den ersten acht Lebenswochen, statt. Spielten mehrere Welpen mit einem Objekt, zerrten sie meist friedlich daran.



Abb. 163: Ein Junghund trägt einen Stock im Fang und zwei weitere verfolgen ihn und versuchen, auch an das Spielobjekt zu kommen.

Allgemein nimmt die Rate mit dem Heranwachsen von einem Beobachtungsblock zum anderen zu. Jagdspiele, die ein hohes Maß an motorischer Koordination erfordern, traten als letztes auf: drei Wochen nach dem ersten Balgspiel und zwei nach dem ersten Objektspiel.

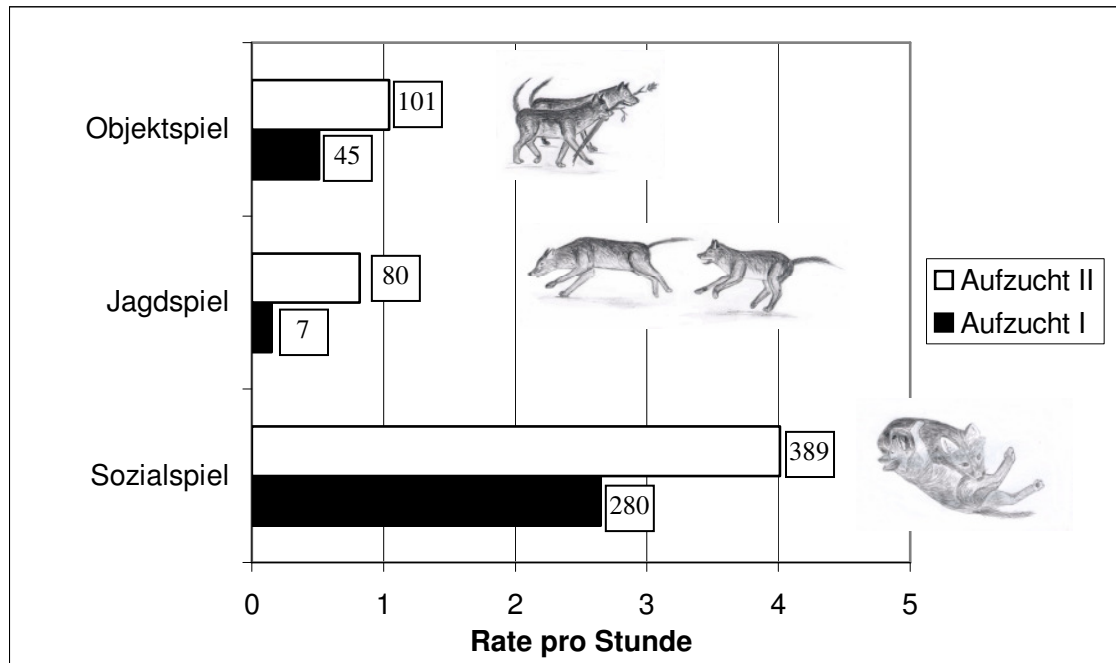


Abb. 164: Stündliche Rate der Spiele unter Welpen in Abhängigkeit der Aufzuchtphase 2003. Aufzucht I: 1.-8. Lebenswoche, Aufzucht II: 9.-14. Lebenswoche.
 □ Anzahl der Spiele.



Abb. 165: Solitäres (links) und soziales (rechts) Objektspiel: Ein Stock dient als Spielzeug, an dem friedlich gemeinsam gezerrt wird

Ergebnis des Welpenspielverhaltens:

Bedingt durch die körperliche Entwicklung motorischer Fähigkeiten tritt Jagdspiel erst als letzte Spielvariante auf und Balgspele als erste. Sie traten bereits innerhalb der Höhle in der vierten Lebenswoche auf.

Welpen spielten bevorzugt untereinander. Von den Adulttieren wurde beim Balgspele 2002 und 2003 jeweils die zweite Hündin bevorzugt. Sie spielte auch am häufigsten mit. Der Rüde blieb meist passiv.

Gemeinsame Objektspele traten nur unter Welpen nicht aber zwischen Jungen und Adulttieren auf.

Insgesamt wurden soziale Spele (Balgen, Jagdspele) gegenüber solitären Spielen bevorzugt. Objektspele wurden weit häufiger allein als sozial gespielt.

3.3.6 Submissives Verhalten gegenüber Artgenossen

Bereits im Welpenalter ist ein submissives „Auf – die – Seite – legen“, das stufenlos in „Liegen – in – Rückenlage“ übergehen kann, vorhanden. Seinen Ursprung dürfte das Verhalten in der Säuberung der Anogenitalregion der Adulttiere bei den Welpen haben. Dabei werden die Welpen in Seiten- oder Rückenlage gedreht und gesäubert. Später legen sich die Welpen freiwillig bei der Anogenitalmassage in diese Position.

Im Lauf der Welpenentwicklung durchläuft die Körperbewegung einen Sinneswandel und wird ritualisiert bei Unterwerfungen angewendet. In abgemilderter Form äußert es sich als „Auf – der – Seite – liegen“, teils wird dabei ein Hinterbein angehoben gehalten. Urinabgaben können beim liegenden Welpen dabei vorkommen.

(Das Verhalten ist auch bei erwachsenen Tieren vorhanden, siehe Kapitel Rudelleben).

Im folgenden wird nicht zwischen reiner gestreckter Seitenlage und Rückenlage unterschieden, da die Welpen alle Zwischenstufen davon anwandten. Abliegen für eine Anogenitalsäuberung ist hier nicht mit aufgeführt. Ablegen, um in gestreckter Seitenlage zu schlafen, ebenfalls nicht.



Abb. 166: Zwei Welpen beim Kampfspiel. Auf den Kehlbiss reagierte der liegende Welpen mit submissiver Rückenlage (links) bzw. Seitenlage (rechts).

A) Welpen untereinander

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg 1,2 Welpen

Neunmal legte sich ein Welpen auf die Seite bzw. auf den Rücken vor einen Wurfgenossen. Sechsmal erfolgte dies im Spiel und dreimal stark unterwürfig.

Das Junge 1 (weiblich) legte sich je zweimal vor das Junge 2 und viermal vor das Jungtier 3 hin.

Jungtier 2 (weiblich) legte sich dreimal vor Jungtier 1 ab.

Jungtier 3 (männlich) zeigte kein derartiges Verhalten.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Die Welpen legten sich insgesamt 58 mal vor ein Wurfgeschwister derartig hin.

22 mal in eindeutig submissivem Kontext, 35 mal beim Spielen mit Artgenossen und ein Fall konnte keinem Kontext eindeutig zugeordnet werden.

B) Welpen vor Adulttiere

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg 1,2 Welpen

Bedingt durch die Trennung von Welpen und Adulttieren war in Magdeburg kein „auf – die – Seite – legen“ der Welpen vor den erwachsenen Tieren möglich.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Die Welpen orientierten das Verhalten zu 27,1 % auf ihre Mutter, zu 51,0 % auf die zweite Hündin und zu 21,9 % auf den Rüden.

Vor die Alphahündin legte sich 26 mal ein Welpen in Seiten- bzw. Rückenlage ab. Zweimal beim Futterbetteln, zwölfmal submissiv, sechsmal in spielerischem Kontext und sechsmal bei sonstigen Anlässen. Vor die zweite Hündin legte sich einer der Welpen insgesamt 49 mal ab. 11 Ereignisse entfallen auf Futterbetteln, zwölf aufgrund submissiver Kontakte, 19 mal beim Spiel und siebenmal aus sonstigen Anlässen. Vor dem Rüden wurde es 21 mal von einem Welpen gezeigt. 15 mal beim Futterbetteln, zweimal submissiv, einmal beim Spiel und dreimal bei sonstigen Gelegenheiten.

Reproduktionsjahr 2004 Schwerin 5,4 Rothunde, 4,2 Welpen

Die Welpen unterwarfen sich sowohl den 1,2 Adulttieren als auch den 4,2 Jährlingen. Dies geschah aktiv von den Welpen beim Futterbetteln, Begrüßen und Spielen, aber auch nach Imponierverhalten der Jährlinge und Adulttiere.



Abb. 167: Ein Welpen dreht sich vor einem Jährling auf den Rücken, Schwerin 2004. Anschließend begann der Jährling eine Anogenitalmassage. Im Hintergrund liegt das Muttertier.

Ergebnis des „auf – die – Seite – legen“ Verhaltens von Welpen:

Die Welpen nahmen diese Haltung zunächst bei der Anogenitalmassage ein. Sie wandten es aber auch bereits im Kontext der Unterwerfung an.

3.3.7 Imponier- und Aggressionsverhalten

3.3.7.1 Imponier- und Aggressionsverhalten gegen Artgenossen

Auch Welpen zeigen bereits aggressives Verhalten untereinander, wenn beispielsweise ein Kampfspiel eskaliert. Obwohl teils fest zugebissen wurde, kam es zu keinen Verletzungen.



Abb. 168: Balgspiel zweier Welpen, das zum Imponierverhalten umschlägt. Der obere Welpe zeigt dominantes „Stehen - über“ Verhalten bei hoch erhobener Rute, der Gegner wird zu Boden gedrückt. Der untere Welpe zeigt Abwehrpföteln, er liegt dabei halb auf der Seite.



Abb. 169: Zwei Welpen stehen sich einschüchternd imponierend gegenüber. Sie stellen dazu ihre Ruten hoch und drücken die Beine durch. Der Blick und die Ohren sind auf den Gegner gerichtet.

A) Welpen untereinander

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,0 Welpen

Da nur ein Welpen die Geburtsnacht überlebte, konnten 2002 in Schwerin keine Daten zum Imponier- und Aggressionsverhalten von Welpen untereinander gewonnen werden.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg, 1,2 Welpen

Beschädigungskämpfe wurden unter den Welpen nicht beobachtet. Auch Starrkämpfe wurden nicht beobachtet. Es wurde insgesamt nur fünfmal aggressives Verhalten beobachtet.

Welpen 1 zeigte zweimal aggressives Verhalten gegen das Jungtier 3. In beiden Fällen ging es um Nahrung, beide Male wurde das Jungtier 3 gebissen.

Dreimal verhielt sich das Junge 2 gegen Jungtier 1 aggressiv. Alle drei Vorkommnisse erfolgten aus dem Spiel heraus, das dann zunehmend rauer wurde.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Insgesamt 88 mal wurde imponierendes Verhalten bzw. aggressives von den Welpen untereinander gezeigt. 23 davon entfallen auf den erkrankten Welpen, der von den Wurfgeschwistern aggressiv angegriffen wurde. Insgesamt fünfmal wehrte sich der erkrankte Welpen mit Drohen gegen seine Geschwister, zweimal ging es dabei um Futter.

Von den restlichen Imponier- und Aggressionsverhalten unter den gesunden Welpen ging es insgesamt 31 mal um Nahrung, zweimal traten Kämpfe auf und 13 mal wurde Imponierverhalten gezeigt. 14 Ereignisse konnten keinem Kontext zugeordnet werden.

62 der 88 Verhalten (70,5 %) traten im Block Aufzucht II auf.

B) Welpen gegen Adulttiere

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin 1,2 Rothunde, 1,0 Welpen

Es wurde keinerlei Imponier- oder Aggressionsverhalten des Welpen gegenüber den erwachsenen Tieren beobachtet.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg, 1,2 Welpen

In Magdeburg wurde keinerlei imponierendes oder aggressives Verhalten der Welpen gegenüber erwachsenen Tieren am Trenngitter zu beobachten.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin 1,2 Rothunde, 4,3 Welpen

Insgesamt zeigten Welpen 21 mal Imponierverhalten gegenüber einem Adulttier:

Einmal gegen das Muttertier, elfmal gegenüber der zweiten Hündin und neunmal gegen den Rüden. Dabei verteidigten sie fünfmal Futter gegen die zweite Hündin und sechsmal gegen den Rüden. Gegen das Belegen wehrten sich zwei Welpen gegen den Rüden.

Reproduktionsjahr 2004 Schwerin 5,4 Rothunde, 4,3 Welpen

Die Welpen zeigten gegenüber den Jährlingen imponierendes Verhalten beim Spiel aber auch, wenn die Jährlinge zu rau mit ihnen umgingen. Dann unterwarfen sie sich oder gingen dagegen vor, indem sie die Rute fast senkrecht erhoben, Vorderbeinstemmen zeigten und ggf. den Jährling in die Beine bissen. Entfernte sich der ältere Artgenosse dann, so wurde er teils vom Welpen verfolgt. Da die Welpen nicht individuell zu unterscheiden waren, ist nicht sicher, ob immer die selben Individuen eher submissiv oder dominant gegenüber den Jährlingen auftraten.

3.3.7.2 Imponier- und Aggressionsverhalten gegen Personen und Haushunde

Reproduktionsjahr 2002 Schwerin, 1,0 Welpen

Der Welpen zeigte nie Imponierverhalten oder Drohen gegen Menschen. Bei lauten Geräuschen und plötzlichen Bewegungen flüchtete er weg von der Störungsquelle.

Reproduktionsjahr 2002 Magdeburg; 1,2 Welpen

Die drei Welpen knurrten gegen die Protokollantin zu Beginn der Studien. Welpen 1 knurrte dreimal, Welpen 2 siebenmal und Welpen 3 (Rüde) einmal. Ansonsten zeigten sie kein Drohverhalten gegen Menschen.

Reproduktionsjahr 2003 Schwerin; 4,3 Welpen

Ein erstes Knurren gegen Personen wurde am 7. Juni gehört. Die Welpen knurrten danach fremde und bekannte Personen an, die zum Fütterungsplatz gingen. Auch plötzliche Bewegungen direkt am Gehegezaun konnte bei einzelnen Welpen drohendes Knurren auslösen. Besonders ein sehr dunkler Welpen knurrte Menschen an. Da die Welpen aber nicht alle einwandfrei unterschieden werden konnten, wurde auf ein welpenspezifisches Protokoll verzichtet.

Gegenüber Haushunden zeigten die Welpen in Schwerin im Jahr 2003 Neugierverhalten aber kein Drohen oder Imponieren.

Reproduktionsjahr 2004 Schwerin; 5,4 Rothunde, 4,2 Welpen

Einzelne Welpen zeigten Imponierverhalten gegen Tierpfleger und die Protokollantin. Sie stellten die Ruten auf, knurrten laut und beobachteten die betreffende Person. Auf Annäherung zogen sie sich etwas zurück, knurrten weiterhin, flüchteten jedoch nicht. Besucher wurden nicht angedroht, solange sie auf dem normalen Besucherweg blieben.

Gegenüber Haushunden zeigten sie kein Imponier- oder Aggressionsverhalten. Einige flüchteten, andere kamen neugierig näher. Es ist jedoch nicht gesichert, ob die selben Welpen immer vorsichtig oder immer wagemutig waren, da eine eindeutige, individuelle Erkennung nicht möglich war.

Ergebnis des Imponier- und Aggressionsverhaltens von Welpen:

Aggressionsverhalten von Welpen gegen Adulttiere hatten meist die Verteidigung von Futter als Ursache, seltener wehrte sich ein Welpen damit gegen Säuberungsverhalten.

Sie reagierten auch mit Imponierverhalten gegenüber den Jährlingen, wenn diese rau mit ihnen umgingen.

Imponierverhalten und Aggressionen unter Wurfgeschwistern konnten am häufigsten bei Streitereien um Nahrung beobachtet werden. Ernsthaftige Aggressionen richteten sich auch gegen den kranken, sich abnormal verhaltenden Welpen „Nele“.

Welpen zeigten gegenüber Haushunden nur Neugierverhalten. Einige Personen, auch ihnen Bekannte Menschen, wurden dagegen angeknurrt oder vor ihnen imponiert.

VI. Haltungssysteme

1. Vorbemerkung mit Fragestellung	283
2. Methodik	285
3. Ergebnisse	287
3.1 Bestandserfassung weltweit.....	287
3.2 Sind Geburten abhängig von der Rudelgröße?	289
3.3 Verbessern Erfahrung und Helfer die Aufzuchtserfolge?.....	290
3.4 Haben Haltungssysteme Einfluss auf die Reproduktion?	291
3.5 Folgerungen für Haltung und Zucht von Rothunden.....	292

1. Vorbemerkung zur Haltung

In Zookreisen herrschen über Rothunde zwei völlig gegensätzliche Meinungen vor: Die einen beschreiben sie als sehr heikel bei der Aufzucht, andere bezeichnen sie als leicht zu züchten und aufgrund der hohen Nachwuchsraten seien Junghunde kaum unterzubringen.

Da es bis zu dieser Studie kein Zuchtbuch gab, lagen keine fundierten Daten zu demographischen Aspekten wie Wurfgrößen etc. gesammelt vor. Diese Zahlen wurden nur je zootern verwaltet bzw. an die zentrale Tierdatenbank ISIS gemeldet.

Durch die Zusammenarbeit mit ISIS wurde nun ein Zuchtbuchentwurf erstellt, der Rothunddaten von Zoos aus der ganzen Welt enthält.

Besonderen Wert wurde in dieser Studie auf mögliche Zusammenhänge zwischen Rudelgrößen, Geburten- und Aufzuchtsraten gelegt. Ein weiterer Teil befasst sich mit dem Einfluss von herkömmlichen, einfachen Gehegen und komplexen, auf die Rothunde zugeschnittenen Anlagen auf den jeweiligen Reproduktionserfolg in den Anlagen.

Tiere in Menschenobhut zu halten, bedeutet, sie nach bestem Wissen und Gewissen ihren Bedürfnissen entsprechend unterzubringen. Dass das gesamte Rudel an der Aufzucht teilnimmt und das gesamte Sozialverhalten sowie die Lebensweise im Rudel davon beeinflusst und bestimmt werden, zeigt welche sozial bindende Aufgabe die Aufzucht hat. Dies bedeutet für jeden verantwortungsvollen Halter, die Aufzucht als integren Bestandteil des Art- und Individuenbedürfnisses der Rothunde anzuerkennen und zu ermöglichen.

„Sie züchten nicht“ oder „Sie töten immer wieder sofort alle Welpen“ sollte nicht mehr als Feststellung achselzuckend akzeptiert werden, sondern die Ursachen dafür erkannt und geändert werden. Mögliche Einflussgrößen auf die Reproduktion sind im folgenden Kapitel aufgeführt.

2. Methodik Haltungssysteme

2.1. Datenquellen zur Bestandserfassung

Der Bestand von Rothunden weltweit wird von vielen zoologischen Einrichtungen jährlich an des International Species Inventory System (ISIS) gemeldet.

Da nicht alle zoologischen Einrichtungen an ISIS Daten melden, wurden solche Zoos innerhalb Europas persönlich, telefonisch oder per Umfrage zu ihrem Bestand befragt und die Daten mit aufgenommen.

2.2 Geburten in Abhängigkeit von der Rudelgröße

Es wurden nur die Daten verwandt, wo die Rudelgröße als gesichert galt. Aus Einträgen der an ISIS gemeldeten Daten war nicht immer ersichtlich, ob beispielsweise alle sieben Tiere in einem oder in zwei Rudeln (z. B. als Paar und fünf separiert davon) gehalten werden.

Wo möglich, wurde durch Kontaktaufnahme dies geklärt, ansonsten wurden die Daten nicht für die Rubrik Rudelgröße/Geburten angewandt.

Auch wenn zwei Würfe innerhalb einer Institution gemeldet wurden, wurde dies nur dann als kommunale Aufzucht gezählt, wenn sicher war, dass es sich nicht um zwei getrennte Rudel handelte.

In mehreren vielköpfigen Rudeln wird Geburtenkontrolle via Kastration/Sterilisation, Hormonimplantate etc. betrieben (So in Dresden, Hodenhagen, Beekse Bergen, Magdeburg). Diese Rudel reproduzieren dann natürlich nicht, obwohl sie zehn und mehr Wildhunde umfassen. Rudel mit derartigen Geburtenkontrollen sind deshalb nicht in den Daten zu Rudelgröße und Aufzuchtserfolg enthalten. Des Weiteren wurden Haltungen nicht einbezogen, in denen die Tiere erst nach der Paarungszeit zueinander gelassen wurden oder wo die Tiere noch nicht geschlechtsreif waren. Rudel bei denen diese Faktoren nicht einwandfrei ausgeschlossen werden konnten, wurden nicht mit einbezogen.

2.3 Aufzuchtserfolg in Abhängigkeit von der Rudelgröße

Die Daten entstammen der ISIS Datenbank und den Umfragebogen. Da nicht immer alle Bestandveränderungen (Tod, Abgaben von Tieren etc.) gemeldet wurden, sind nur die Rudel erfasst, wo zum Zeitpunkt der Aufzucht die Rudelgröße eindeutig belegt war.

2.4 Gehegeparameter und Reproduktion

Leider lagen nicht von allen Institutionen auch Gehegepläne vor, so dass die Anzahl der Einrichtungen geringer ist als unter der Sparte Reproduktion und Rudelgröße.

Die Gehege wurden unterteilt in:

„**Simple Gehege**“: bis 500 m², offen einsehbar, keine Versteckmöglichkeiten in denen auch Verhalten gezeigt werden kann. „Hundehütten“ als Rückzugsraum.

„**Komplexe Gehege**“: Größer als 500 m², Unterholz, Erdwälle oder Felskonstruktionen hinter denen sich die Rudelmitglieder zurückziehen können.

3. Hat das Haltungssystem Einfluss auf die Reproduktion der Rothunde?

3.1 Bestandserfassung

Erstmals liegen die Daten zum gehaltenen Rothundbestand weltweit summiert vor. Bis November 2004 waren im Zuchtbuchentwurf 239 Wildhunde in der Haltung ab 1928 erfasst.

Der Bestand laut ISIS im April 2004 betrug weltweit in zoologischen Gärten 74,56,5 Tiere, insgesamt 135 Wildhunde, am Jahresende waren es zwei mehr (72,60,5).

Genau ein Jahr zuvor waren im April 2003 139 Rothunde gemeldet.

Geht man von der in Freilandliteratur angegeben durchschnittlichen Wurfgröße von 4 bis 6 Welpen je Jahr aus, erstaunt es, dass keinerlei Zuwachs der Welt-Zoopopulation zu vermerken ist. Es erscheint sehr unwahrscheinlich, dass exakt so viele Tiere pro Jahr versterben wie weltweit nachgezogen werden.

Möglicherweise ist die Jungtiersterblichkeit im Freiland höher, so dass die Angabe von bis zu sechs Welpen sogar zu niedrig wäre für Rothunde im Zoo. Im Zoo kann durch Wurfkontrollen die Anzahl der Welpen je Wurf zu einem früheren Zeitpunkt bestimmt werden als im Freiland (wobei Totgeburten bzw. bis zum Kontrollzeitpunkt verstorbene Welpen nicht erfasst werden, da Rothunde ihre toten Jungen verzehren. Die Angaben hier sind somit nicht identisch mit den wirklich geborenen Welpen).

Von 1995 bis 2004 wurden insgesamt 296 Welpen weltweit in insgesamt 59 Würfen gemeldet. Das Geschlechterverhältnis betrug 144 zu 117. Von 35 Jungen war das Geschlecht unbekannt. Damit ist keine Aussage machbar, ob gleich viele männliche wie weibliche Welpen zur Welt kommen. (Es ist zudem nicht enthalten wie viele dieser Welpen aufgezogen wurden). Die Anzahl der geborenen Welpen je Wurf ist gleichverteilt (G-Test auf Gleichverteilung) aber nicht normalverteilt (Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest). Der Median liegt bei 5 Tieren, der Durchschnittswert bei 5,1 Tieren. Der Werte für die durchschnittliche Wurfgröße entspricht den Angaben aus dem Freiland.

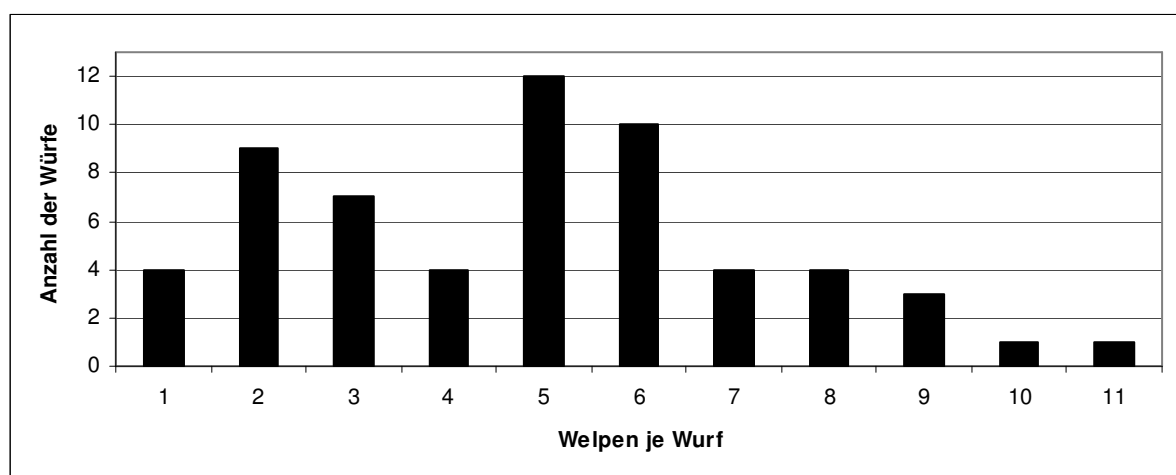


Abb. 170: Anzahl der Welpen je Wurf je zoologischer Einrichtung weltweit in den Jahren 1995 bis 2004. Enthalten sind auch multiple Würfe innerhalb eines Rudels sowie in verschiedenen Rudeln in der selben Einrichtung. Datenquelle ist neben ISIS die eigene Datenbank von europäischen Zoos, die ihren Rothundbestand nicht an ISIS melden.

Für Europa wurden erstmals Daten zu Wurfgrößen an sich sowie in Abhängigkeit von der Rudelgröße erfasst. In Rudeln mit zwei Rothunden (Durchschnitt: 5,3 Welpen) oder drei Adulttieren (Durchschnitt: 5,5 Welpen) besteht kaum Unterschied in der durchschnittlichen Wurfgröße in Europa (Abb. 171).

Bei größeren Rudeln (vier und mehr Tiere) sind dagegen je Wurf durchschnittlich 6,3 Welpen statt 5,3 Junge vorhanden.

Minimalwerte lagen bei allen drei Größenklassen bei einem Welpen.

Die Maximalwerte waren dagegen umso höher, je größer die Rudelgröße war.

Das Maximum lag bei acht Welpen bei 1,1, bei 10 Welpen bei dreiköpfigen Rudeln und 11 Welpen bei Rudeln ab vier Tieren.

Zu beachten ist, dass die angegebenen Zahl durch Wurfkontrollen entstanden, die nicht alle am Tag der Geburt, sondern meist erst ab dem 10. Tag in den Zoos durchgeführt wurden. Wie in Schwerin gesehen, verstirbt jedoch ein Teil der Welpen (zwei von drei geborenen bei der Erstgeburt und fünf von elf bei der dritten Geburt in Schwerin) bereits während bzw. kurz nach der Geburt, was ohne Kamera so nicht zu erfassen ist.

Damit werden entweder mehr Welpen in größeren Rudeln von Anfang an geboren, oder es werden in allen gleich viel geboren, sie überleben jedoch besser bis zum Tag der Kontrolle, weil Helfer vorhanden sind.

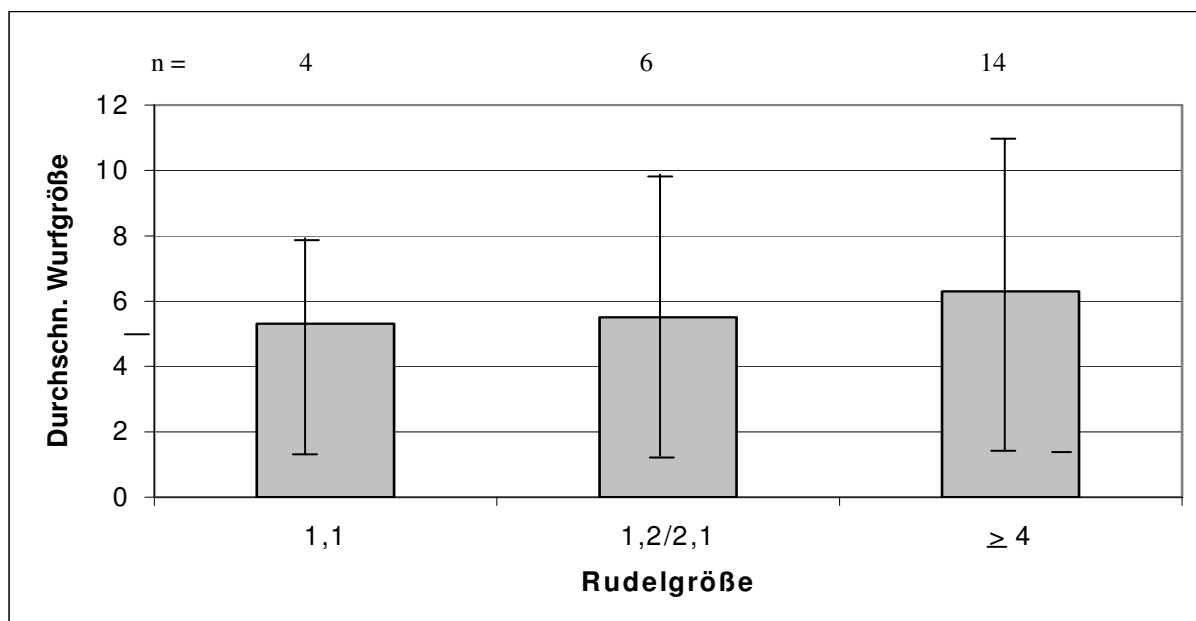


Abb. 171: Durchschnittliche Wurfgröße bei Kontrollen in Abhängigkeit von der Rudelgröße. N: Anzahl der Würfe in Europa von 1995 bis 2004. Angegeben sind Minimal-, Durchschnitts- und Maximalwerte.

3.2 Sind Geburten abhängig von der Rudelgröße?

Recherchen ergaben, dass einzelne Rudel sehr gut und Jahr für Jahr und andere nie reproduzieren. Damit bringen einzelne Alphatiere überproportional häufig ihre Gene in die Zoopopulation ein, während andere sich nicht beteiligen.

Von der ohnehin geringen Weltpopulation in Zoos ist durch die Reproduktionsunterdrückung die Fortpflanzung bereits auf wenige Einzeltiere je Rudel beschränkt. Da jedoch viele Rudel sich gar nicht fortpflanzen ist nur ein noch extrem kleiner Teil der Zoopopulation reproduktiv aktiv.

Von den Rudeln mit vier und mehr Tieren bringen alle Welpen zur Welt. Sie unterscheiden sich dabei signifikant von den zwei und dreiköpfigen Rudeln ($p < 0,0001$ bzw. $p < 0,004$, G-Test).

1,1 Rothunde: Von den 16 Rudeln mit 1,1 Tieren reproduzierten 12 nicht (Abb. 172). Es gab viermal Nachwuchs. Darunter ist ein Paar, das zweimal aufzog. Die Welpen wurden jedoch im Alter von einem halben Jahr abgegeben, so dass sie bei der nächsten Aufzucht nicht mehr im Rudel waren. Die andere Paare blieben mit dem Nachwuchs zusammen und sind im nächsten Jahr damit nicht mehr in dieser Rubrik. Alle anderen 1,1 Tiere gebären weiterhin keine Welpen.

1,2 oder 2,1 Rothunde: Von den 12 Rudeln mit drei Adulttieren, kamen in sechsen keine Welpen zur Welt.

Vier und mehr Tiere: Von den 14 Rudeln reproduzierten alle.

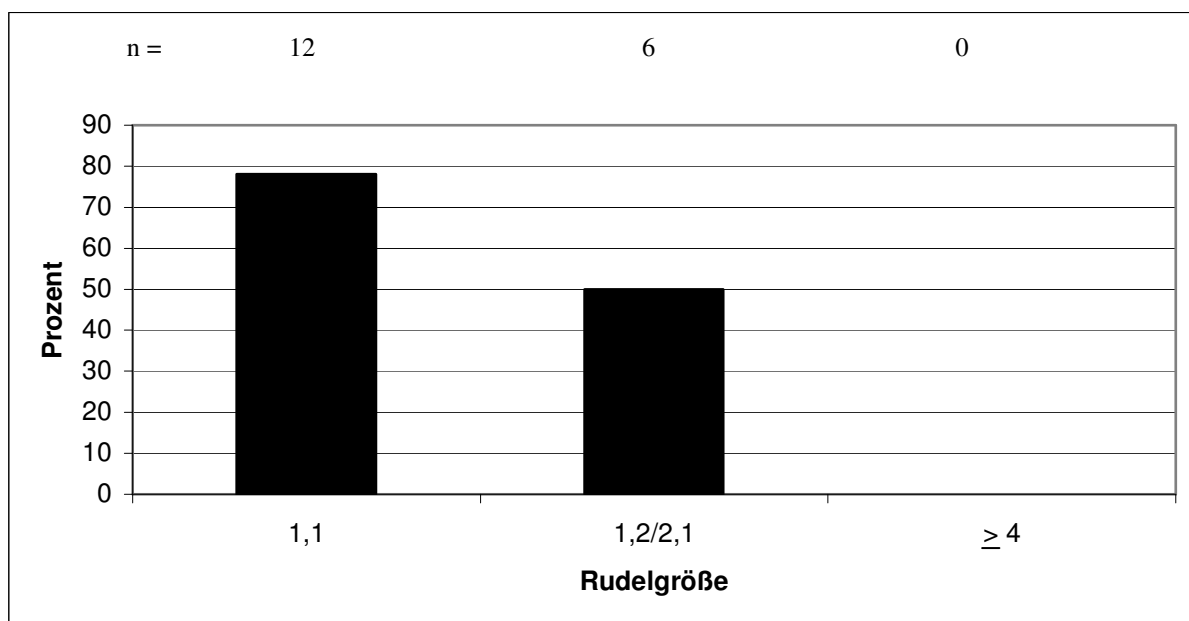


Abb. 172: Prozentualer Anteil der Rudel in Europa, die keine Welpen zur Welt bringen in Abhängigkeit von der Rudelgröße.

N = Anzahl der Rudel, die keinen Nachwuchs erzeugen.

Es muss bedacht werden, dass beispielsweise drei Tiere, die erfolgreich aufziehen ab dem nächsten Jahr in der Kategorie „vier und mehr Wildhunde“ geführt werden, wenn ihr Nachwuchs im Rudel verblieb. Die Rudel mit vier und mehr Tieren setzen sich damit aus neu gebildeten „erstreproduzierende“ Rudeln und solchen zusammen, die durch erfolgreiche Aufzucht diese Größe erreicht haben. In dieser Rubrik sind damit möglicherweise mehr aufzuchtserfahrene Tiere enthalten als es bei 1,1 Tieren bzw. dreiköpfigen Rudeln der Fall ist.

3.3 Verbessern Erfahrung und Helfer die Aufzuchtserfolge?

Hat die Aufzucht einmal geklappt, so sind die Erfolgsaussichten für die weiteren Jahre sehr hoch. (Verstirbt danach dennoch ein gesamter Wurf, so sind Unfälle (wie Ertrinken) oder gezielter Infantizid die Ursache). Ansonsten starben nur einzelne Welpen des Wurfs, aber nie alle. In der Praxis haben mehrere vielköpfige Rudel in Europa Jahr für Jahr so erfolgreich Nachwuchs aufgezogen, dass die Haltungskapazität in diesen Einrichtungen erreicht wurde. Es wird dort nun permanente (Kastration/Sterilisation) oder temporäre Geburtenregelung (Hormonimplantate etc.) betrieben.

Für den hohen Erfolg großer Rudel gibt es mehrere mögliche Ursachen:

- Da – wie im Kapitel zuvor gezeigt – Lernverhalten eine Rolle spielt, sind die Rothunde durch eine erfolgte Aufzucht erfahrener und damit ruhiger bei der nächsten Geburt. Es wird weniger maladaptives Trageverhalten gezeigt.
- Verblieb der Nachwuchs im Rudel, so sind im nächsten Jahr Helfer vorhanden, die einen positiven Einfluss auf die Aufzucht haben. Zugleich lernen sie die Aufzucht, was die Aufzuchtchancen für eigene bzw. weitere Welpen erhöht.

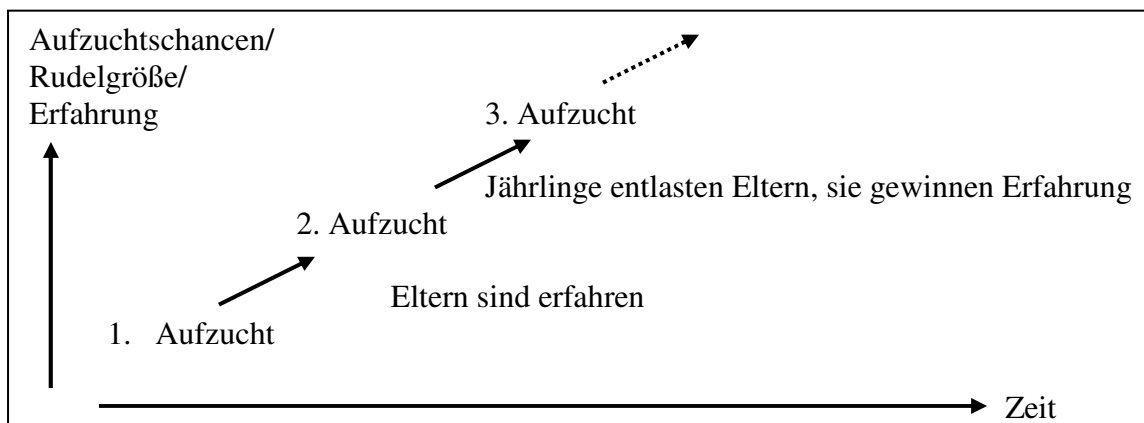


Abb. 173: Schematische Darstellung der Rudelentwicklung.

Die wenigen zweiköpfigen Rothundrudel (1,1), die überhaupt reproduzieren, ziehen zu 100 % auf. Von den vier Würfen (Abb. 174) stammen jedoch zwei vom selben, aufzuchtserfahrenen Paar. Von den dreiköpfigen Rudeln überleben 40,6 % der Welpen das erste halbe Jahr und von den vier- und mehrköpfigen 73,9 % (Abb. 174).

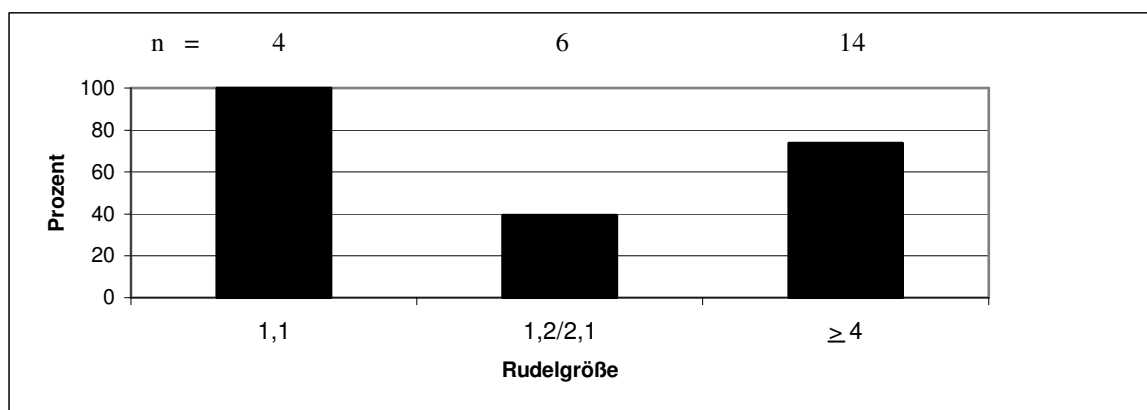


Abb. 174: Anteil der Welpen, die je Rudelgröße die ersten sechs Monate überlebten.

3.4 Haben Haltungssysteme Einfluss auf die Reproduktion?

Viele Rothunde werden in Anlagen gehalten, die nicht neu gebaut bzw. extra für sie konzipiert wurden. Einige Anlagen sind so gebaut, dass keine Rückzugsmöglichkeiten bestehen. Die Kleingehege sind oft sehr schmal, mit der Längsseite zum Besucherweg gebaut, so dass für Besucher optimale Einsichtsmöglichkeiten bestehen.

Die Rothunde können dabei dauerhaft meist weniger als 10 m Distanz zum Besucherweg und damit zu Personen einhalten. Durch den Verlauf des Besucherweges bringt nur der Rückzug zum hinteren Gehegeteil Abstand, ein Ausweichen zur Seite bedingt, dass Besucher mitlaufen.

Ein Rückzug in Hütten bzw. Schlafboxen erzwingt die Inaktivität des Wildhundes, da in den Boxen kaum Verhalten miteinander wie Spielen, Begrüßungszeremonien etc. möglich sind. Zudem fehlt dem Wildhund in der Box die Möglichkeit, Ausschau zu halten.

In diesen Haltungssystemen zeigen Rothunde häufig Auf- und Ablaufen, teils stereotyp.

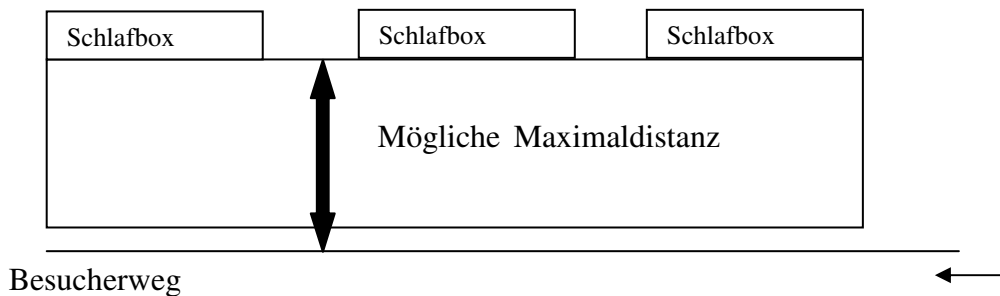


Abb. 175: Schematische Darstellung eines Kleingeheges.

Im Freiland leben Rothunde in Wäldern oder dickichtreichen Arealen. Höhlen wurden dort immer an Plätzen gefunden, von wo aus die Umgebung von Wächtern im Auge behalten werden konnte. Auch am Riss beobachten Wächter die Umgebung, während andere Rudelmitglieder fressen. Rothunde sind tendenziell Fluchttiere, die bei Störungen statt anzugreifen sofort ins Dickicht flüchten.

Bei einem Vergleich von offenen, ebenen Gehegen unter 500 m² mit komplexeren, größeren Anlagen mit Aussichts- und Versteckplätzen zeigte sich ein Zusammenhang nur bei den Rudeln mit drei Tieren. Die in der Studie erfassten kleineren Rudel reproduzieren kaum, unabhängig von der Gehegeausstattung und Größe. Alle großen Rudel werden nur in komplexen Großgehegen gehalten. Bei den dreiköpfigen Rudeln zeigt sich dagegen, dass sie tendenziell in simplen Gehegen überhaupt gar nicht erst werfen.

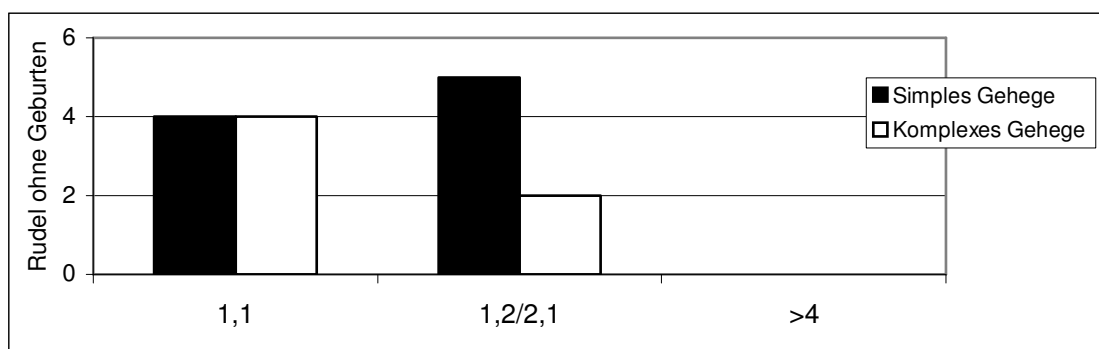


Abb. 176: Anzahl der Rudel, in denen keine Welpen zur Welt kommen, in Abhängigkeit von der Rudelgröße in verschiedenen Gehegetypen.

Ergebnis: Die wenigsten der zweiköpfigen Rudel reproduzieren überhaupt. Aber wenn, ziehen sie die Jungen auf. Dreiköpfige Rudel werfen häufiger, ihre Aufzuchtssrate ist jedoch am schlechtesten von allen drei Rudelgrößen. Sie schleppen sehr häufig die Welpen stundenlang umher, was zu deren Tod führt. Von den Rudeln mit vier und mehr Tieren reproduzieren alle, sie ziehen dabei auch fast alle Welpen groß. Verluste ganzer Würfe sind in diesen Rudeln meist durch Unfälle oder Infantizid verursacht.

3.5 Folgerungen für die Haltung und Reproduktion von Rothunden in Zoos

- Neue Rudel sollten möglichst aus mindestens 2,2 Rothunde gebildet werden. Die Tiere sollten zwischen den Geschlechtern blutsfremd sein.
- Empfehlenswert ist, nur Männchen oder nur Weibchen abzugeben. Diese sollten möglichst aus dem selben Wurf sein, also gleichen Alters. Rothunde bilden innerhalb ihrer Altersgruppe wie gezeigt Rangfolgen und enge Bindungen aus. Beides ist optimal für eine erfolgreiche und harmonische Zusammenarbeit im neuen Rudel und damit für eine Aufzucht.
- Geschwisterzuchten sind zu vermeiden. Inzucht kommt auch im Freiland vor. Der jetzige Rothundbestand in Europa geht jedoch auf nur wenige Gründertiere zurück, so dass von Anbeginn bereits eine geringere genetische Variabilität wahrscheinlich ist. Seit Generationen wird ausgehend von den Gründern mit Geschwistertieren gezüchtet, was die Variabilität weiter beeinflusst. Es wird empfohlen, auch Tiere aus anderen außereuropäischen Zuchtlinien in die Population aufzunehmen, auch wenn der Aufwand für Transporte größer ist als innereuropäische Transfers.
- Es sollten keine einjährigen Tiere abgegeben werden. Sie sollten mindestens ein Jahr bei der Aufzucht im Rudel helfen können.
- Die Gehege sollten genügend Tiefe aufweisen, so dass sich die Rothunde eine ihnen angenehme Distanz zu Menschen einhalten können. (Sechs Meter Käfigtiefe bzw. acht Meter Distanz zum Besucher waren im Kleingehege Schwerin nicht ausreichend).
- Rothunde müssen sich störungsfrei zurückziehen können. Im Rückzugsraum muss Rudelverhalten und nicht nur Ruhen wie in Schlafboxen möglich sein. Möglich wären beispielsweise nicht einsehbare Absperr- oder Vorgehege.
- Sichtschutz durch Wälle, Felsblöcke innerhalb der Gehege sind wichtig, besonders wenn die Rothunde obenauf können, um die Umgebung im Auge zu behalten.
- Wächter führen zu einem erhöhten Sicherheitsgefühl bei den Tieren. Es sind deshalb ausreichend Aussichtsposten zu schaffen.
- Das Gehege sollte mehrere Höhlen enthalten, damit Ausweichmöglichkeiten für Lagerwechsel bestehen.
- Höhlen sollten mit Miniaturkamarasystemen ausgestattet werden, um eine Überwachung innerhalb der Wurflager zu gewährleisten.

VII. Abschlussdiskussion

1. Vorbemerkung	293
2. Methodenwahl und Statistik	
2.1 Vergleich von Zoo- und Freilandforschung.....	295
2.2 Vergleich von Rothunden mit anderen Caniden und sozial lebenden Säugern.....	297
2.3 Wahl der angewandten Statistik.....	299
2.4 Die Qual der Wahl: die richtige Beobachtungsmethode.....	301
3. Das Leben im Verband: von der (Spiel-)Theorie zur Praxis	
3.1 Vor- und Nachteile des Rudellebens für Rothunde.....	305
3.2 Kooperative Jagd: Ursache oder Folge des Rudellebens?	
3.2.1 Spieltheoretischer Ansatz zur kooperativen Jagd.....	309
3.2.2 Von der Spieltheorie zur Praxis beim Rothund.....	311
3.3 Prä- und postnatale Kosten der Aufzucht.....	318
3.4 Sind Helfer wirklich hilfreich?.....	323
3.5 Reproduktionsunterdrückung im Rudel.....	329
3.6 Wenn es doch passiert: Fortpflanzung untergeordneter Weibchen.....	332
4. Ergebnisdiskussion	
4.1 Die Bildung des Alphapaars.....	335
4.2 Die ersten Wochen im neuen Rudel	
4.2.1 Das „Who is who“ bei der Etablierung des Rudels.....	339
4.2.2 Soziopositives Verhalten als Beziehungstifter?.....	341
4.2.3 Sozionegatives Verhalten als Grenzzeichen?.....	346
4.2.4 Markieren: Wer, wann, wie?.....	349
4.2.5 Soziale Spannungen stören die Paarbindung.....	355

4.3	Von der Vorpaarungszeit bis zur Geburt	
4.3.1	Soziopositives Verhalten als Friedensstifter?.....	361
4.3.2	Sozionegatives Verhalten zeigt Grenzen auf.....	377
4.3.3	Markierungsverhalten als Statusdemonstration?.....	389
4.3.4	Glockenlaute als rudelinterne Kommunikation.....	405
4.3.5	Fortpflanzung als Vorrecht?.....	407
4.4	Die Aufzucht der Welpen	
4.4.1	Geburtsvorbereitung als Aufgabe für alle.....	425
4.4.2	Geburt.....	428
4.4.3	Infantizid als Reproduktionsunterdrückung?.....	431
4.4.4	Allosäugen beim Rothund.....	434
4.4.5	Welpenfürsorge als Aufgabe für alle?.....	439
4.5	Vom Neugeborenen zum Rudelmitglied	
4.5.1	Welpenentwicklung mit allen Sinnen.....	465
4.5.2	Exploration: Erste Schritte.....	467
4.5.3	Von Milch zu fleischlicher Ernährung.....	470
4.5.4	Die Eingliederung ins Rudel.....	476
4.5.5	Spielverhalten mit Hinweis auf das Sozialleben?.....	481
4.5.6	Unterwerfung: alles nur Spiel?.....	488
4.5.7	Zwergenaufstand: Aggression unter Welpen.....	489
4.5.8	Glockenlaute als Kontaktrufe der Welpen.....	493
4.6	Haltungssysteme, Rudelgrößen und Reproduktion	
4.6.1	Beeinflusst die Haltung die Wurfgrößen?.....	495
4.6.2	Die Gehegeeinrichtung nimmt Einfluss.....	497
4.6.3	Zuchtmanagement.....	500
4.6.4	Auszuchtgefährdung beim Rothund?.....	501
4.6.5	Rothunde als Botschafter.....	503

1. Vorbemerkungen zur Diskussion

Caniden weisen eine Vielzahl verschiedenster Sozialstrukturen und Fortpflanzungssysteme auf. Von solitärer über paarweiser Lebensweise bis hin zum Leben in Kleinfamilien, großen Rudeln oder Mega-Rudeln, den Clans, spannt sich der Bogen.

Deshalb ist ein Überblick über das Leben carnivorer Arten der Ergebnisdiskussion vorangestellt. Die Übersicht enthält die rang- bzw. geschlechtsabhängigen Konsequenzen bestehender Reproduktionssysteme für Helfer bzw. die sich fortpflanzenden Individuen.

Um den Einfluss einzelner Faktoren auf das Zusammenleben der Rothunde besser beleuchten zu können, wird ein Vergleich nicht nur mit den drei vorwiegend rudellebenden Caniden, dem Wolf, dem Waldhund und dem Afrikanischen Wildhund angestrebt. Vielmehr ist ein Blick auf gerade die Caniden lohnenswert, die je nach Situation und Lebensraum teils paarweise und teils in Kleinfamilien mit und ohne (geschlechtsreife) Helfer leben. Da ähnliche Umweltfaktoren Arten in ähnlicher Weise auch über Gattungs- und Familiengrenzen hinweg beeinflussen, werden auch andere gruppenlebende Carnivore wie beispielsweise Hyänen, Löwen und Schleichkatzen sowie weitere sozial lebende Arten herangezogen.

Beobachtbares Verhalten hat seine Ursachen in „unsichtbaren“ neuronalen und hormonellen Wirkungskreisen. Physiologische Untersuchungen von Wildcaniden sind jedoch sehr selten. Dagegen sind Haushunde besonders gut untersucht. Um proximale Wirkungsmechanismen von bestimmten Verhaltensweisen der Rothunde zu klären, werden deshalb auch Untersuchungen an Labortieren (wie beispielsweise Haushund und -maus) verwandt.

Kaum eine zoologische Einrichtungen hält Rothunde auf dieselbe Weise wie ein anderer Zoo. Das Geschlechterverhältnis ist dabei ebenso unterschiedlich wie die Gesamtzahl der Wildhunde im Rudel, den Altersgruppen (mit und ohne Nachwuchs) und dem zur Verfügung stehenden Gehege. Allen Haltungssystemen ist dagegen eine optimale Versorgung mit Nahrung und veterinärmedizinischer Betreuung sicher, so dass zwei bedeutende Einflussfaktoren, die im Freiland sehr variabel auftreten und vom Forscher nicht beeinflussbar sind, sich im Zoo als Konstanten erweisen.

In der Diskussion werden deshalb zunächst die Ergebnisse dieser Studie diskutiert und mit Befunden aus anderen zoologischen Einrichtungen sowie von Rothunden im Freiland verglichen. Daran schließt sich der Vergleich mit den rudellebenden Caniden und Arten mit variabler Sozialstruktur an.

Da der Erfolg einer Studie nicht zuletzt von der gewählten Methodik in der Erfassung und der Auswertung abhängt, werden zunächst die angewandten Methoden und die Statistik diskutiert.

2. Methodendiskussion

2.1 Vergleich von Zoo- und Freilandforschung:

Lassen sich Beobachtungen an Wildtieren in Menschenobhut mit Befunden der Art im Freiland vergleichen?

Grundsätzlich lassen sich Daten zu Verhaltensweisen in Haltungssystemen auf frei lebende Artgenossen übertragen, wenn man einige Aspekte berücksichtigt.

So müssen die Tieranlagen so gebaut und besetzt sein, dass die Tiere ihre individuellen Ansprüche befriedigen können. Sie müssen ihre art eigenen Verhaltensweisen, d. h. die angeborenen artspezifischen Verhaltensmuster, ausüben können. Zudem muss Lernverhalten möglich sein und gefördert werden. Auch muss die Abweichung von der „Norm“ nicht unbedingt schlecht sein, sondern ist ggf. eine adaptive Anpassung an die Bedingungen in Haltungssystemen (Tudge 1991, Engel 1999). Solange dies durch Lern- und Anpassungsvorgänge des Tieres aufgrund seiner eigenen Kompetenz geschieht, ist das nicht negativ zu sehen. Eine Selektion jedoch von genetisch bedingter besserer Eignung ist mit Vorsicht zu betrachten, da sich diese Individuen ggf. häufiger oder besser im Zoo fortpflanzen. Damit entstünde eine „Zoo“- Population, die genetisch und letztendlich auch im Verhalten von der Ausgangspopulation abweicht. Diese dauerhafte Veränderung von Verhalten findet durch genetische Drift durch Inzucht oder Auszucht besonders in kleinen Populationen statt (Sperlich 1988, Carlstead 1996, Ryder und Fleischer 1996). Eine gerichtete Selektion auf „Zootauglichkeit“ ist nicht erstrebenswert (Mace 1986). Durch ein adäquates Zuchtmanagement der Zoopopulation muss dies verhindert werden.

Bei optimaler Haltung ändert sich nicht die Varianz der Verhaltensweisen, es ändert sich jedoch die Intensität, Häufigkeit und Dauer, mit der sie gezeigt werden (Stauffacher 1998). Nahrungserwerbs- bzw. Jagdverhalten entfällt in seiner ursprünglichen Funktion. Es tritt in der Haltung jedoch im Zuge von Beute- und Jagdspielen wieder auf. Nahrungssuchverhalten kann durch entsprechendes Haltungsmanagement (environmental/behavioral enrichment) gefördert werden. In großräumigen Anlagen ist begrenzt Jagd nach Beute machbar, z. B. auf Mäuse, einfliegende Vögel etc., jedoch nie im Ausmaß wie im Freiland. Eine Verschiebung des Zeitbudgets erfolgt bei Zootieren häufig hin zu vermehrtem Spielverhalten und verlängertem Ruheverhalten. Die Zeitbudgets von Zootieren unterscheiden sich deshalb von den wild lebenden Artgenossen je nach Art verschieden stark (Koene 1995, Engel 1999). So sind Herbivore auch im Zoo lange mit dem Nahrungserwerb beschäftigt, was an die Werte im Freiland herankommen kann, während Carnivore viel kürzer mit dem Nahrungserwerb beschäftigt sind als Prädatoren in freier Wildbahn.

Viele Arten, wie beispielsweise der asiatische Wildhund, weisen ein weites Verbreitungsgebiet mit unterschiedlichsten Lebensräumen auf. Die verschiedenen Populationen einer Art zeigen damit auch im Freiland ggf. stark unterschiedliche Zeitbudgets, Sozialstrukturen und Verhaltensweisen, die variabel an die örtlichen Gegebenheiten adaptiert sind. Gerade bei im Freiland wenig untersuchten Arten ist die Festlegung einer Norm, welches Verhalten in welcher Intensität „normal“ ist, schwierig. Verhalten ist im Freiland an dortige, aktuelle Situationen gebunden. Das häufig zitierte „natürliche Verhalten“ ist nicht standardisierbar, sondern hoch flexibel und innerhalb einer Art von Population zu Population ggf. stark oder individuell verschieden. Beim Rothund wird fast ausschließlich in Indien Forschung betrieben. Von den möglicherweise elf Unterarten ist damit nur *C. a. dukhunensis* bisher näher erforscht. Die in der vorliegenden

Studie erfassten Tiere gehören dagegen der chinesischen Unterart *C. a. lepturus* an, von dem es keine Freilanddaten zur Soziologie gibt.

Durch Vergleiche mit Literaturangaben über die indischen Rothunde und persönliche Kommunikation mit Freilandforschern zu bestimmten Fragen und Beobachtungen der vorliegenden Studie, zeigten sich viele Übereinstimmungen. Damit ist erwiesen, aus Zootierbeobachtungen Rückschlüsse auf das natürliche Artverhalten schließen zu können. In Menschenobhut sind dagegen Daten zu erhalten, die im Freiland nicht gewonnen werden können. So wurden erstmals in dieser Studie Geburt und frühe postnatale Phasen beim Rothund beobachtet. Hierbei ermittelte Daten helfen den Forschern im Freiland, ihre Beobachtungen zu verstehen.

Vorteile der Zooforschung

An Zootiere kommen Beobachter viel näher heran. Anzeichen von beispielsweise Läufigkeit und früher Gesäugeentwicklung sind nur aus wenigen Metern Abstand eindeutig erkennbar. Beim Rothund sehen die Individuen fast gleich aus. Eine sichere Erkennung wird im Freiland zusätzlich behindert durch hohes Gras und Gebüsch. So ist es fast unmöglich, das Geschlecht zu erkennen, wenn das Tier nicht gerade uriniert. Einzeltiere können von Feldbiologen nur bei auffälligen Kennzeichen wie Schlappohren, Narben, fehlender Rute etc. unterschieden werden. Alle Tiere eines Rudels sind dort nicht einwandfrei identifizierbar. Durch unbemerkte Zu- und Abwanderung kann sich zudem die Rudelstruktur ändern.

Im Zoo sind durch die geringe Distanz dagegen kleinste Kennzeichen erkennbar, was eine Unterscheidung der Adulttiere ermöglicht. Rudelveränderungen kommen nicht unbemerkt vor. Mittels Transponderkennung ist jedes Tier einwandfrei identifizierbar.

Im Zoo fallen Faktoren weg, die das Leben der Individuen im Freiland beeinflussen und ggf. stark beschränken. Im Zoo kann auch experimentell gearbeitet werden, da Bedingungen konstant gehalten bzw. gezielt verändert werden können. Sie bieten damit exzellente Möglichkeiten zur Forschung (Hediger 1969, Kleiman 1992). Nahrung ist in Menschenobhut immer im Überfluss vorhanden, Feinde gibt es nicht und Krankheiten werden prophylaktisch verhindert durch Impfungen oder bei Ausbruch therapiert. Damit ist es möglich, den Einfluss anderer Faktoren wie Geschlechterverhältnisse, Gruppengrößen etc. auf die Reproduktion gezielt zu untersuchen, was in freier Wildbahn so nicht möglich ist. Auch lassen sich im Zoo Methoden und Arbeitsweisen sowie Technik auf relativ einfache und kostensparende Weise testen, bevor sie in Feldstudien angewandt werden.

Erweiterung der Stichprobengröße

Um Einzelbeobachtungen nicht überzubewerten und Individualverhalten von Altersgruppen- und artspezifischem Verhalten unterscheiden zu können, wurden in der vorliegenden Arbeit Daten in mehreren Zoos erfasst und durch eine Umfrage mit anderen Rudeln verglichen. Damit können Einflüsse des Geheges (Größe, Ausstattung etc.) sowie der Rudelzusammensetzung (Geschlechterverhältnis, Alterspyramide, Rudelgröße) mit einbezogen werden (Saudargas und Drummer 1996). Dies ist besonders wichtig, da in einer Institution meist nur wenige Tiere der untersuchten Art leben, was zu Überbewertung einzelner, individueller Verhaltensweisen bzw. ungerechtfertigter Generalisierung führen kann (Mellen 1994). Die statistische Bewertung ist bei Studien mit geringer Stichprobengröße zudem erschwert.

Rückwirkend haben die Studienergebnisse wiederum Einfluss auf die Haltungsoptimierung der Art im Zoo. Aufgrund der gewonnenen Erkenntnisse werden entsprechende, europaweit geltende Handlungsrichtlinien für Rothunde im Rahmen des im Aufbau befindlichen Zuchtprogramms von der Autorin aufgestellt. Im Zuchtbuchentwurf wurden 2004 erstmals in Zusammenarbeit mit ISIS zentral weltweit demographische Daten,

Geburtenraten, Geschlechterverhältnisse im Wurf etc. für den gehaltenen Bestand zusammengestellt und für diese Studie ab 1960 ausgewertet. Eine derartige Datenfülle unterschiedlichster Tiere und Rudel ist im Freiland so nicht zu gewinnen.

Forschung im Zoo darf kein reiner Selbstzweck sein. Die durch Forschung an Zootieren gewonnenen Erkenntnisse sind nur dann ethisch vertretbar, wenn sie auch zum Wohl der Art, unter größtmöglicher Berücksichtigung des Individuums, d. h. zur Optimierung der vorhandenen Haltungsbedingungen gemäß den wissenschaftlichen Ergebnissen verwandt wird. Bedrohte, bisher wenig erforschte Arten sollten bevorzugt erforscht werden (Hutchins 1988). Verhaltensforschung an Zootieren liefert so einen wichtigen Beitrag zu wissenschaftlich fundierter Haltung und Zucht als Grundlage für Zuchtprogramme (Eisenberg und Kleiman 1977, Glatston 1986, Baker 1994, Kleiman 1992 und 1994, Stauffacher 1998).

Die Ethologie als angewandte Verhaltensforschung ist deshalb ein wichtiges Instrumentarium für Grundlagenforschung und angewandte Biologie gleichermaßen im Freiland wie im Zoo.

2.2 Vergleich von Rothunden mit anderen Caniden, Haushunden und anderen Säugern - eine zu(ver-)lässige Methode ?

Es gibt nur vier Hundeartige, die ein dauerhaftes Leben im Rudel als Sozialstruktur besitzen. Das sind der Wolf, der Afrikanische Wildhund, der Waldhund und der Rothund.

Alle anderen Caniden leben paarweise, mit dem nicht geschlechtsreifen Nachwuchs als Familiengruppe und nur bei besonderen Umständen im Rudel, wobei dies dann nur eine von parallelen sozialen Organisationen der Art darstellt. So gibt es Schabrackenschakale *Canis mesomelas*, die als Paar leben, andere leben mit dem Nachwuchs vom Vorjahr und wenige leben in Gruppen, bei denen auch der geschlechtsreife Nachwuchs noch als Helfer dabei ist. Die soziale Lebensweise der Art „Schabrackenschakal“ ist damit jedoch sehr dynamisch und stellt keine reine Sozialstruktur dar.

Gemeinsame versus getrennte evolutive Entwicklung?

a) Paläobiologisch

Bei den vier rudellebenden Arten ist die Lebensweise analog entstanden und geht nicht auf einen einzigen gemeinsamen Vorfahren zurück. Hinweise darauf liefern Erkenntnisse der heutigen Paläontologie.

Rothunde werden aus dem älteren und jüngeren Quartär als in Europa heimisch genannt (Thenius 1980). Durch Schädelknochenfunde in Frankreich, Deutschland, Österreich und Ungarn wurden zunächst die rudellebenden Gattungen (außer dem Wolf) zu einer Unterfamilie zusammengefasst und durch neuerer Erkenntnisse der Paläobiologie wieder getrennt. So wurden beispielsweise *Cuon* durch Zittel 1893 zusammen mit der Gattung *Lycyon* [BROOKS 1827], der Gattung *Icticyon* [LUND 1843] und mehreren ausgestorbenen Caniden zur Unterfamilie *Symcyoninae* zusammengefasst (Stroganov 1969).

Noch 1978 wurden der Asiatische Wildhund, der Waldhund und der Afrikanische Wildhund zu dieser Unterfamilie *Symcyoninae* zusammengefasst, da alle drei Arten ein reduziertes Gebiss aufweisen (Cohen 1978). Die Reduzierung trat jedoch unabhängig voneinander auf. So gibt es *Cuon* - Schädelknochenfunde, bei denen der bei rezenten Rothunden

fehlende untere, dritte Molar noch vorhanden ist. In Frankreich wurden Knochen dieser großen Cuonform gefunden, die dem frühesten Pleistozän zugeordnet werden. Diese als *C. dubius stehlini* [THENIUS] benannte Form wurde auch in Mosbach bei Wiesbaden gefunden. *C. d. stehlini* weist noch den letzten Unterkiefermolar auf, der den nachfolgenden und den rezenten Rothunden fehlt. Weitere ebenfalls in Mosbach gefundene Cuon - Knochen werden dem Altpleistozän zugerechnet und als *C. alpinus priscus* beschrieben. Das heißt, dass dort *C. dubius* von der späteren Form *C. alpinus priscus* abgelöst wurde. Allgemein sind an den Cuon - Schädeln vom Altpleistozän bis zum Jungpleistozän Entwicklungsschritte am Bau der Zähne zu erkennen (Toepfer 1963). Die Reduzierung trat damit innerhalb der Gattung Cuon auf und nicht bereits früher bei einem gemeinsamen Vorfahren der drei obigen Gattungen. Die Einordnung der Symocyoninae ist deshalb heute nicht mehr gebräuchlich.

b) ethologisch

Treten bei den vier Arten gleiche Verhaltensweisen auf, so können sie ein Erbe stammesgeschichtlich älterer, gemeinsamer Ahnen sein. Das Verhalten hätte sich ggf. in anderen Hundartigen ebenfalls erhalten, da z. B. Wölfe und Schakale näher verwandt sind als Wölfe mit Rothunden. Allerdings müsste es sich, um als Beweis einer gemeinsamen Stammform zu gelten, um genetisch stark fixierte Verhaltensabläufe handeln, den Erbkoordinationen (fixed action pattern). Dies sind gattungs- oder artspezifische, formstarr ablaufende Verhaltensweisen, die einen hohen Wiedererkennungswert haben und sehr umweltstabil sind. Eine Verhaltenssequenz eindeutig als Erbkoordination zu erkennen, ist dadurch erschwert, dass sie in verschiedenen Intensitäten gezeigt werden kann und eine extrem variabel Taxiskomponente vorangehen kann, die wiederum stark von Umwelteinflüssen abhängt. Ggf. bilden mehrere Erbkoordinationen einen Ablauf, der in ein bis mehreren Endhandlungen resultiert.

Bis heute ist keine eindeutige Erbkoordination bekannt, die bei allen vier rudellebenden Arten auftritt, bzw. bei den drei Gattungen Speothos, Lycaon und Cuon, jedoch nicht bei anderen Caniden. Eine engerer Verwandtschaft dieser drei Gattungen bzw. ihrer einzigen rezenten drei Vertretern, ist damit ethologisch bisher nicht erwiesen.

Anhand von Vergleichen von 37 Arten mittels 90 morphologischen, ökologischen und verhaltensbiologischen Merkmalen ordneten Clutton –Brock et al. (in Cohen 1978) die Gattung Cuon als nächstehend zu Canis, Alopex und Dusicyon ein als zu Lycaon und Speothos.

Somit dürfte das Rudelleben konvergent aufgrund von ähnlichen Umwelteinflüssen entstanden sein. Möglich wäre jedoch, dass verschiedene Faktoren in dieselbe Richtung führten, z. B. beim Wolf ein Rudelleben aufgrund der gemeinsamen Jagd nach größerer Beute, während der asiatische und afrikanische Wildhund dies ggf. aufgrund der hohen Investmentkosten der Jungenaufzucht tun. Wolfsrudel könnten damit bevorzugt aus einzelnen Paaren hervorgehen, die beiden anderen Arten jedoch leichter aus Kleingruppen mit mehr als zwei Tieren. Letzteres hätte enormen Einfluss auf ein erfolgreiches Zuchtmanagement in Menschenobhut, um die bedrohten Wildhunde erfolgreich züchten zu können.

Da die Rothunde nach dem heutigen Stand der Forschung nicht nah verwandt sind mit den anderen rudellebenden Caniden Lycaon und Speothos, ist ein Vergleich mit anderen Caniden und Carnivoren durchaus sinnvoll. So zeigen Rothund, Rotfuchs *Vulpes vulpes* und Goldschakal *Canis aureus* das sehr auffällige Verhalten des Drohbuckelns. Rotfüchse und Rothunde ähneln sich in den Ringkämpfen, bei denen beide Kontrahenten auf den Hinterbeinen stehen, laut keckern und den Fang weit aufsperrern. Markieren im Handstand

zeigen neben weiblichen Rothunden und Waldhunden auch Zwergmangusten, letztere allerdings mit Drüsensekret und nicht mit Urin (Rasa 1973). Vorderbeinstemmen unter Buckeln kommt dagegen nur beim Rothund vor (Ludwig persönliche Mitteilung, Bogusch 2002, diese Studie).

Vergleich mit dem Haushund

Haushunde stammen vom Wolf ab. Im Zuge der Domestikation sind bei einigen Rassen Verhaltensweisen abgewandelt, defizitär oder werden nur bruchstückhaft durchgeführt. Aber die intakten Verhaltensweisen der Haushunde, die sich so auch beim Wolf und anderen Wildcaniden zeigen, weisen auf das gemeinsame Erbe hin. Diese können auch für Vergleiche mit dem Rothund herangezogen werden. Sie können nicht im Haushund autogen neu entstanden sein.

Haushunde lassen sich leicht und in großer Zahl züchten. Sie eignen sich deshalb zur Laborhaltung. Ihre Physiologie, Histologie, Pathologie und ihr Verhalten ist nicht zuletzt aufgrund ihrer Laboreignung und ihrem Stellenwert als Begleiter des Menschen von allen Hundartigen mit Abstand am Besten untersucht. Physiologische und histologische Erkenntnisse, die am Haushund gemacht wurden, sind unter Vorbehalt auf den Wolf übertragbar, wenn man Domestikationseffekte berücksichtigt. So weisen die meisten Haushunde zweimal im Jahr einen Östrus auf, Wölfe dagegen sind monöstrisch. Die Hormonkaskaden sowie die geschlechtsspezifische Entwicklung dürften jedoch dieselbe sein. Aufgrund der Fülle vorliegender Daten zum Haushund und dem gleichzeitigen Fehlen äquivalenter Daten selbst vom Wolf, rechtfertigen es, den Haushund als „Wolfsersatz“ für physiologische Betrachtungen heranzuziehen. Von fast allen Wildcaniden fehlen Untersuchungen zu Hormonen (Synthese, Wirkung, Ausschüttung etc.) und zur Verhaltensauslösung auf neuronaler Basis, Ontogenese etc. Der Haushund ist nicht der beste Ersatz – aber einer der wenigen, für die derartige Daten überhaupt vorliegen. Aufgrund der gemeinsamen stammesgeschichtlichen Evolution nicht nur der Hundartigen, sondern von Grundlagen, die allen Säugern eigen sind (Saugreflex, genereller Gehirnaufbau, Nerven- und Hormonsystem, Muskelaufbau etc.), können auch andere Säugetiere zum Vergleich bei spezifischen Themen herangezogen werden.

2.3 Wahl der angewandten Statistik

Die Thematik und Aufgabenstellung der vorliegenden Studie bedingten eine Fokussierung der Beobachtungen auf einzelne, wenige Rudel. Nur so konnten ausreichend Daten zur Rudel- und Paarbildung, zur Rudelkoordination durch Kommunikation und zur Reproduktion aufgenommen werden. Da Rothunde einmal im Jahr zur selben Zeit in Östrus kommen, war pro Jahr die Reproduktion nur an einem Rudel, d. h. in einer Institution erfassbar. Weitere derartige Daten waren erst nach einem Jahr erneut zu protokollieren. Damit unterscheidet sich die Art und Anzahl ermittelter Daten stark von Studien, bei denen Hunderte von verschiedenen Tieren, Schädeln etc. in relativ kürzerer Zeit gemessen werden.

Datenniveau

Die Auswahl der angewandten Statistikmethoden erfolgte nach Lehner (1996), Engel (1997) und McCall (1998).

Die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Zahlen sind fast ausschließlich Nominaldaten, wenige Ordinaldaten und Intervalldaten. Zudem sind die Daten ein und desselben Tieres innerhalb eines Jahres bzw. in aufeinanderfolgenden Jahren abhängig, da das Tier mehrfach zur Stichprobe „Alphahündin“ beiträgt (Engel 1997).

Durch die Art der Daten (Nominaldaten) und der Abhängigkeit von ihnen innerhalb der Stichprobe, sind viele gängige statistische Tests nicht anwendbar. Parametrische Tests konnten deshalb nicht angewendet werden.

Tests: Ihre Stärken und Schwächen

Aufgrund der Abhängigkeit war es nicht möglich, ein Tier mit sich selbst von Jahr zu Jahr zu vergleichen (Paarungszeit/Trächtigkeit/Aufzucht), da die meisten Tests wie Chi² Test, G-Test etc. unabhängige Stichproben benötigen (Engel 1997). Die genannten Tests sind nicht verteilungsfrei und reagieren empfindlich auf die Verletzung der Grundvoraussetzungen (Kramer und Schmidhammer 1991). (Diese elementaren Grundregeln werden in vielen – auch publizierten – Studien verletzt, beispielsweise bei Arbeiten über Enrichment, bei denen ein und das selbe Tier vor und nach dem Enrichment mittels Chi² - Test verglichen wird).

Andere Methoden können zwar abhängige Daten verarbeiten, jedoch nicht auf Nominaldatenniveau.

Mit den genannten Tests wurden deshalb in der vorliegenden Studie nur verschiedene Tiere miteinander verglichen. Die Vergleiche im Verlauf der Jahreszeiten wurden deshalb über Prozentangaben gemacht, z. B. die Alphahündin zeigt das Verhalten zu 80 % in der Zeit x und nur zu 3.2 % in der Zeit y, nicht jedoch statistisch berechnet.

(Ausnahme: Lagen Intervalldaten vor, wurden die Daten mit Permutationstests für abhängige Stichproben durchgeführt).

Permutationstests können eine höhere Teststärke bei geringen Stichprobengrößen aufweisen als vergleichbare parametrische Tests, wenn die allgemeinen statistischen Grundlagen eingehalten werden (Bradbury 1987 und Routledge 1997 in: Peres-Neto und Olden 1999). Sie sind zudem verteilungsfrei und generieren ausschließlich aus dem vorliegenden Datensatz die Grundverteilung, mit der die Einzelwerte dann verglichen werden. Anders als bei vielen Tests müssen die Daten dazu nicht normalverteilt sein, weshalb die Verfahren hier angewandt werden konnten.

Um bei allen möglichen Paarvergleichen, bei denen die Daten eines Tieres mehrfach (je einmal beim Vergleich mit den sonstigen Artgenossen) in eine statistische Berechnung eingingen, wurde die Standard Bonferroni - Technik angewandt und das Signifikanzniveau neu berechnet (Lehner 1996). Dies reduziert zwar die Teststärke, verhindert aber den Fehler, ein signifikantes Ergebnis allein aufgrund der wiederholten Berechnung zu erhalten (Engel 1997). Das Ausgangssignifikanzniveau α wurde literaturkonform mit 0,05 angenommen (Lehner 1996, McCall 1998).

Die meisten Daten erwiesen sich als nicht normalverteilt. Bei vielen Themen wurden nur niedrige Einzelwerte gewonnen, die bei Umrechnung auf die Stundenzahl im Bereich von Hundertsteln lagen. Zwar hätten die Daten durch die Normierung mit den Beobachtungsstunden nach Meinung einiger Statistiker Intervalldatenniveau (So werden Prozentwerte von Engel (1997) als mögliche Intervalldaten angesehen) und könnten dann per Umrechnung auf eine Normalverteilung angenähert werden. Diese errechneten Daten wären dann mittels parametrischer Tests zu prüfen gewesen. Es ist jedoch fraglich, wie viel des ursprünglichen Zahlenwertes „noch übrig geblieben wäre“, um dann ggf. knapp am Signifikanzniveau zu liegen. Auf eine derartige statistische Berechnung wurde deshalb verzichtet.

Pooling

Das mehrfache Messen eines Tieres ist bei Langzeitbeobachtungen, z. B. das selbe Rudel zu verschiedenen Jahreszeiten, in der Ethologie nicht ungewöhnlich. Die meisten statistischen Verfahren sind für diesen Fall nicht ausgelegt (siehe auch Abhängigkeit der Daten).

Die Mehrfachmessung erhöht zwar die Datenanzahl, es ersetzt jedoch nicht das Messen verschiedener Tiere, um auf ein statistisches Minimum an Datensätzen zu gelangen. Das Hochrechnen von Daten, die von ein und dem selben Tier stammen, um daraus rechnerisch auf eine größere Datenpopulation Rückschlüsse zu ziehen – was letztendlich das Ziel von Statistik ist (Aussagen über alle Populationsangehörigen nach Messung einzelner Vertreter daraus) - ist als Pooling bekannt und führt nachweislich zu falscher Zurückweisung der wahren Nullhypothese und zu einer starken Verringerung der Varianz. (Machlis, Dodd und Fentress 1983). Auf Datenpooling wurde deshalb verzichtet.

Die Anzahl der tatsächlich gemessenen Vertreter einer Population muss hoch genug sein, um zuverlässige Aussagen über die Verteilung innerhalb der nicht messbaren Gesamtpopulation liefern zu können. Die in der vorliegenden Studie erfassten Tiere waren acht verschiedene Individuen. Alle (statistischen) Aussagen zum Verhalten sind deshalb mit Vorsicht zu betrachten, sie spiegeln nicht unbedingt den wahren Anteil in der gesamten Rothundpopulation in Haltungssystemen wider. Trotzdem liefern sie wichtige Aussagen und Tendenzen zum Verhalten der Wildhunde, auch wenn sie ggf. statistisch nicht signifikant waren oder statistisch nicht berechnet werden konnten.

Statistik bedeutet letztendlich nicht Wahrheit, sondern Wahrscheinlichkeit – ein kleiner aber sehr entscheidender Unterschied.

Keine Statistik kann genauere Ergebnisse liefern als in den gesammelten Ausgangsdaten enthalten waren. Fehler, die bei der Datenaufnahme gemacht wurden und Auswirkungen auf die Anwendbarkeit von statistischen Methoden haben bzw. elementare Voraussetzungen derselben verletzen, lassen sich durch Umrechnungen, Standardisierungen etc. im Nachhinein nicht ausmerzen. Die Wahl der Beobachtungsmethode hat deshalb ebenso Einfluss auf die Statistik wie die Methodik, mit der die einzelnen Werte per Zufall, unabhängig für jede Stichprobe gewonnen wurden (Dunbar 1975).

2.4 Die Qual der Wahl: die richtigen Beobachtungsmethoden für die Studie

Beobachtungsmethoden müssen sowohl praktikabel bei der Beobachtung, als auch zur Auswertung sein (Dunbar 1975). Mit ihnen müssen spezifische Verhaltensweisen eindeutig niedergelegt werden können. Das Niederschreiben erfolgte deshalb in der vorliegenden Studie mit festgelegten Kürzeln, die schnell geschrieben werden konnten, um das Wegsehen von den Tieren zur Notierung der Daten auf einen minimalen Zeitaufwand zu beschränken.

Die Art der Methode hängt vom zu beobachtenden Verhalten, dessen Länge und Anteil am Gesamtverhalten maßgeblich ab. Was dabei notiert werden soll und kann ist über die reine Art der Methode hinaus vorab zu klären. Dies muss den örtlichen Gegebenheiten entsprechend angepasst sein (Distanz zum Tier / Bewuchs: Ist beispielsweise die Feinheit der Lefzenstellung überhaupt erkennbar?).

Müssen selten auftretende Verhaltensweisen zur Beantwortung der Hypothesen ebenso erfasst werden, wie z. B. nur kurz auftretende Verhaltensweisen, so ist die „All – occurrences“ Methode, bei der jedes Auftreten notiert wird, anderen Methoden vorzuziehen (Pöysä 1991). Die damit zu beobachtenden Verhaltensweisen wurden nach den Kriterien von Lehner (1996) ausgewählt.

Ad libitum Beobachtungen

Sie fanden 2001 bis 2003 statt, wenn interessante Einzelbeobachtungen außerhalb der Protokollzeit auftraten, die damit zwar nicht den Stellenwert wie die Daten haben, die systematisch unter bestimmten, definierten Methoden gesammelt wurden. Sie lieferten aber wichtige ergänzende Details.

Im Jahr 2004 fanden neben den Videoaufzeichnungen nur ad libitum Beobachtungen statt, um Trends und Tendenzen allgemein erkennen zu können, bzw. ob ein Verhalten wie in den Jahren zuvor zum selben Zeitraum auftritt.

Da die beobachteten Tiere bei dieser Methode diejenigen sind, die am auffälligsten agieren oder am nächsten sind, ist die Datenaufnahme nicht zufällig und beinhaltet nicht alle Individuen, Geschlechter- oder Altersgruppen gleich häufig. Mit diesen Daten wurden deshalb keine statistischen Berechnungen durchgeführt. Trotzdem können diese ad libitum Daten wichtige Hinweise geben, und / oder neue Fragen aufwerfen. Außerdem werden so auch extrem seltene

Ereignisse oder Verhaltensweisen, die sonst nicht im Beobachtungsschema erfasst würden (welches Verhalten in der Studie beobachtet wird, war ja bereits festgelegt), einbezogen (Lehner 1996).

Die kombinierte one-zero/Fokustiermethode

Sie ermöglichte eine an die örtlichen Gegebenheiten angepasste Protokollierung. Fehlzeiten durch die Größe der Anlage und den extrem blickdichten Bewuchs hätten bei der reinen Fokustiermethode zu hohen „nicht sichtbar“ Werten und damit entsprechendem Datenausfall geführt. Das jeweilige Fokustier wurde aktuell gewählt, sobald ein Wildhund stationär war (one-zero) und sich ein zweites auf unter fünf Meter annäherte.

Das auslösende Verhalten, „Stehen / Sitzen / Liegen“ ist mit hoher Wahrscheinlichkeit vom Geschlecht, Rang und Alter des Wildhundes unabhängig. Es ist eindeutig und einfach erkennbar. Es ist kein Verhalten, das ggf. von einem Individuum besonders häufig oder außergewöhnlich oft gezeigt wird. Es wurde jedes Stehen / Sitzen oder Liegen als Anlass genommen, nicht nur beim Aufmerken, Wache halten etc.

Das Verhalten tritt ausreichend oft auf, und garantierte so einen häufigen Start des Protokollierens.

Da bei dieser Methode immer zwei Tiere notiert wurden, waren die Hälfte bzw. zwei Drittel des Rudels simultan erfassbar. Durch das Einbeziehen von „Liegen“ zu den stationären Auslöseverhalten wurden auch nicht aktive Wildhunde einbezogen. Da Rothunde im Allgemeinen gemeinsame Aktivitätszeiten haben, ist auch kein Tier durch eine auffällig lange Liegezeit, während andere z. B. Explorationsverhalten zeigen, überrepräsentiert.

Das Problem von Häufigkeiten, Intensität und Dauer

Häufigkeiten allein sind gute Hinweise auf Beziehungen zwischen zwei Tieren. Jedoch können auch die Intensität, mit der das Verhalten durchgeführt wird, und die Zeitdauer von großer Bedeutung sein. So ist nicht nur die Häufigkeit von Körperkontakten, sondern auch wie lange dieser zwischen zwei Tieren besteht, ggf. wichtig. Oder ein Tier nimmt z. B. selten Kontakt auf, liegt dann aber insgesamt für einen längeren Zeitraum beim

Alpharüden als ein Artgenosse, der viel häufiger, aber nur für Sekunden den Rücken berührt. Aufgrund von vielen gleichzeitig durchgeführten Verhaltensweisen (z. B. bei der Begrüßung mittels Futterbettelverhalten, wurde die Anzahl bzw. Häufigkeit bei den meisten Ereignissen protokolliert. Es konnte die Dauer jedoch nicht simultan erfasst werden. Die meisten protokollierten bzw. in der vorliegenden Arbeit so definierten Verhaltensweisen sind jedoch naturgemäß von nur wenigen Sekunden bzw. weniger als einer Minute Dauer (z. B. Pföteln, Nase – Nase Kontakte etc.) oder es war die exakte Dauer nicht entscheidend wichtig zur Beantwortung der Fragen und Prüfung der Hypothesen.

Auch wo angestrebt wurde, Zeitdauern zu erfassen, machte die Praxis dies teils unmöglich. So war teilweise das Ende des Verhaltens nicht zu sehen, z. B. beim Säugen der Welpen, die verdeckt am Bauch lagen. Die Frage, ob die Welpen beim Muttertier länger pro Saugakt saugen als bei der zweiten Hündin, d. h. dort Investmentunterschiede bestehen, konnte nicht beantwortet werden. Auch die Dauer eines Sozial- oder Jagdspiels war nicht messbar, da sich das Verhalten häufig fließend aus anderem Verhalten entwickelte oder die Tiere bei Jagdspielen außer Sicht gerieten. Beginn und Ende waren nicht eindeutig zu beobachten, weshalb auf eine Messung der Dauer verzichtet wurde.

Umfrage zum Reproduktionsverhalten

Um qualitativ und quantitativ verwendbare und vergleichbare Ergebnisse liefern zu können, war der Fragenumfang auf bestimmte Details limitiert. Die Antwortmöglichkeiten waren vorgegeben und damit standardisiert. Die Planung und Umsetzung erfolgte nach Mellen (1994). Alle Zoos in Deutschland, die Rothunde halten, wurden kontaktiert, um möglichst viele Rudel einbeziehen zu können. Die Beschränkung auf Deutschland und Holland erfolgte, da die meisten Einrichtungen im Studienverlauf besichtigt wurden, um die Haltung (Gehegegröße, Rudelstruktur etc.) zu dokumentieren.

Mittels Fotos bzw. Gesprächen mit Kuratoren und Tierpflegern wurden im Fragebogen enthaltene Verhaltensweisen für die Protokollanten definiert. Damit sollten Fehler durch missverstandene Fragen oder Antworten minimiert werden.

Aufgrund der Beschränkung auf vorgegebene Fragen und Antworten sind ggf. nicht alle Faktoren einbezogen, die auf das Reproduktionsverhalten in der individuellen Einrichtung Einfluss hatten. Durch die Standardisierung sind die Ergebnisse jedoch vergleichbar.

3. Das Leben im Sozialverband: von der Spieltheorie zur Praxis

Das Leben in einer Gruppe bzw. einem sozialen Verband hat verschiedenste Ursachen und Konsequenzen für seine Mitglieder. Es ist deshalb Gegenstand vieler soziobiologischer Untersuchungen. Es hat weitreichende Auswirkungen auf die Fortpflanzung und die Überlebensstrategie einer Art.

Kosten - Nutzen- Relationen, Fitnessberechnungen und spieltheoretische Ansätze können helfen, Ursachen, Mechanismen und Auswirkungen des Sozialverhaltens sowohl für das Individuum als auch populations- und evolutionsbiologisch zu betrachten.

Das Leben im Sozialverband und damit das Vorhandensein von Sozialverhalten muss evolutiv von Vorteil sein, da es sich sonst nicht in den Populationen so ausgeprägt erhalten würde. Sozialverhalten macht das Leben miteinander erst möglich. Das Leben in einer Gruppe wiederum bedingt das Vorhandensein von sozialen Verhaltensweisen.

Durch Sozialverhalten werden Artgenossen zueinander geführt. Das ist bereits bei paarweisem, kurzfristigem Zusammensein zweier Tiere zur Fortpflanzung der Fall und in viel komplexerem Maß beim dauerhaften Zusammenleben in einer größeren Gruppe (Franck 1985). Das komplexeste Sozialverhalten zeigen Rudel, Familienverbände, Sippen und Clans, deren Mitglieder sich individuell kennen und die miteinander verwandt sind.

3.1 Welche Vor- und Nachteile entstehen Rothunden aus dem dauerhaften Leben im Rudel?

Es gibt viele verschiedene Vorteile, die allgemein das Leben in einer Gruppe mit sich bringen. Dazu gehören unter anderem:

- ◆ Thermoregulation
- ◆ Gefahrenvermeidung
- ◆ Kooperativer Nahrungserwerb
- ◆ Kommunale Aufzucht
- ◆ Soziales Lernen

◆ Die Thermoregulation spielt beim Rothund bei den Welpen in der Wurfhöhle eine Rolle, sie drängen sich in den ersten zwei Wochen eng aneinander, wenn kein Adulttier bei ihnen liegt. Dabei versucht jedes Junge, von unten in die Mitte des Haufens zu gelangen und die andern an den Rand zu schieben. Adulte Rothunde schlafen mit Körperkontakt dicht an dicht, wenn es sehr kalt ist. Thermoregulation ist bei der Art sicherlich kein auslösender Grund für das Rudelleben.

◆ Zur Gefahrenabwehr kann der Verdünnungseffekt herangezogen werden. Wenn mehr Tiere da sind, ist die Gefahr, dass es ein bestimmtes trifft, mathematisch umso geringer, je mehr Artgenossen da sind.

Bei Rothunden kommen verschiedene Möglichkeiten der Gefahrvermeidung in Betracht. So sinkt bei der Jagd die Verletzungsgefahr für den einzelnen Angreifer, wenn die große, wehrhafte Beute von vielen gleichzeitig angegriffen wird. Mehrere Hunde können die

Beute erfolgreicher fixieren und ggf. schneller töten. Die Abwehr von Gefahren kann sich auch bei der Verteidigung der Beute gegen Feinde positiv durch mehr Rudelmitglieder auswirken.

Keller sowie Johnsingh (in Fox 1984) und Fox (1984) beobachteten, wie Rothunde am Riss Wache hielten, während andere fraßen. Die Autoren vermuten, dass sie aufpassen, ob z. B. das Muttertier oder die Herde zurückkehrt, um das Jungtier zu schützen. Es könnte sich jedoch auch um das Erspähen von sich nähernden Nahrungskonkurrenten handeln.

Dass die Größe des Rudels bei Verteidigung und Übernahme von Kadavern beim Rothund eine Rolle spielt, dürfte allein durch die körperliche Größe der Gegner klar sein. Zu Interaktionen mit anderen Arten kommt es vor allem am Riss. Die eigene und angeeignete Beute wird von Rothundrudeln erfolgreich gegen Tiger *Panthera tigris* (Fox 1984, Venkataraman 1995), Hyänen *Hyaena hyaena*, Kragenbären *Ursus thibetanus* und Leoparden *Panthera pardus* (Morris 1934, Fox 1984, Venkataraman 1995) verteidigt. Von Menschen lassen sie sich jedoch leicht vom Riss vertreiben. Nur in einem Fall griff ein Rudel dabei an (Middleton 1957). Auch Afrikanische Wildhunde müssen häufig ihre Beute verteidigen (Kruuk 1972, Lamprecht 1978 und 1981), wobei eine hohe Individuenzahl die Verteidigung erleichtert. Beim Afrikanischen Wildhund sichern einige Tiere die Umgebung ab, während der Rest frisst (Apps 1992).

Solitäre Löwen laufen Gefahr ihre Beute an Konkurrenten wie Hyänen zu verlieren. Deshalb ist es für sie adaptiver, die Beute mit verwandten Löwen zu teilen, als mit blutsfremden Prädatoren. Zu sehen ist dies auch saisonal bei Kojoten in Wyoming, die im Sommer Kleinsäuger fressen. Das Rudel ist vereinzelt. Im Winter dagegen verteidigen alle gemeinsam Großkadaver gegen rivalisierende Kojotenrudel. Bemerkenswert ist, dass dort Kojoten nicht gemeinsam jagen, sondern natürlich verendete Hirschkadaver verteidigen (Bekoff und Wells 1982). Für Kojoten hat das Gruppenleben dort die Verteidigung der Ressourcen und nicht die gemeinsame Jagd als Ursache (Lamprecht 1981).

Eine hohe Rudelgröße wirkt sich auch auf die Verteidigung eines Territoriums oder einer anderen Ressource wie Höhlen gegenüber benachbarten Rudeln aus. So vertreibt bei Afrikanischen Wildhunden (Estes 1991, Creel und Creel 1995) und bei Äthiopischen Wölfen (Sillero-Zubiri und Macdonald 1998) normalerweise das zahlenmäßig überlegene Rudel eines von geringerer Stärke. Bei Auseinandersetzungen gewinnt bei Löwen die größere Gruppe (Packer in Alcock 1993). Rothunde verteidigen dagegen kein Territorium. Das Rudelleben als Mittel der Verteidigung des Reviers scheidet für sie als Ursache aus.

◆ Kooperativer Nahrungserwerb ist beim Rothund von Vorteil, da mit mehr Mitgliedern die Wahrscheinlichkeit steigt, Wild zu entdecken. Die Jagd zu mehreren sollte sich ökonomisch ausrichten lassen: Die Wildhunde können sich beim Hetzen abwechseln, Kräfte sparen und ggf. den Schlussangriff durch relativ ausgeruhte Rudelmitglieder erfolgen lassen. Sie können auch relativ größere Beute angreifen und zu Fall bringen, wenn mehr Jäger da sind. Andererseits wagen sie sich ggf. erst an die größeren, wehrhafteren Beutetiere, wenn sie sich in größeren Gruppen befinden, da mehr Tiere auch mehr Fleisch benötigen.

◆ Die kommunale Aufzucht bietet durch parentale und alloparentale Beteiligung Vorteile. So werden die Rothundewelpen durch viele gewärmt, gefüttert und bewacht. Dies erhöht die Überlebenswahrscheinlichkeit des Nachwuchses. Gleichzeitig wird das Muttertier entlastet, so dass sie bei gleichem oder verbessertem Reproduktionserfolg weniger Energie in diesen Wurf investieren muss, was ihre zukünftigen Reproduktionserfolge fördert. Auch bei der Bewachung der Welpen wirkt sich eine große Gruppenzahl aus, da ausreichend Tiere zur Jagd gehen können und zusätzlich Bewacher an der Höhle zurückbleiben können.

♦ Viele sozial lebenden Säugetiere haben einen hohen Anteil an Lernverhaltensweisen in ihrem Verhaltensrepertoire. Zusätzlich können selbst relativ starre Erbkoordinationen durch Taxien und eingeschobenes Lernverhalten zu an die Gegebenheiten angepassten Verhaltensweisen werden, indem sie in ihrer Intensität, Dauer und damit in der Funktionalität variiert werden. Lernen ist im sozialen Verband leichter möglich, da ggf. andere für die Ernährung und den Schutz sorgen, und es Vorbilder gibt, von denen man beispielsweise mittels Zusehen und Nachahmen lernen kann.

Rothundwelpen und Junghunde werden von älteren Tieren bewacht. Diese stoßen Warnlaute aus oder tragen Welpen aus Gefahrenzonen. Welpen können deshalb in entspanntem Umfeld spielen und explorieren, beides wichtige Voraussetzungen für Lernverhalten. Zusätzlich kann soziales Lernen am besten dort erfolgen, wo permanent das eigene Verhalten auf andere einwirkt und dort positive wie negative Reaktionen hervorruft. Auch gibt es Hinweise, dass Rangfolgen bereits bei nicht geschlechtsreifen Rothunden innerhalb ihrer Altersgruppe aufgestellt werden.

Bei Rothunden ist ein Lernen in der Gruppe in vielerlei Hinsicht möglich. Als Helfer könnte man die Welpenfürsorge erlernen, was ggf. die Überlebenschancen des eigenen späteren Nachwuchses erhöht. Da bei Rothunden die meisten Helfer mit den Welpen verwandt sind, fördert die kommunale Aufzucht nicht nur ihre Fürsorgefähigkeiten, sondern sie erhöht dabei ihre indirekte Fitness.

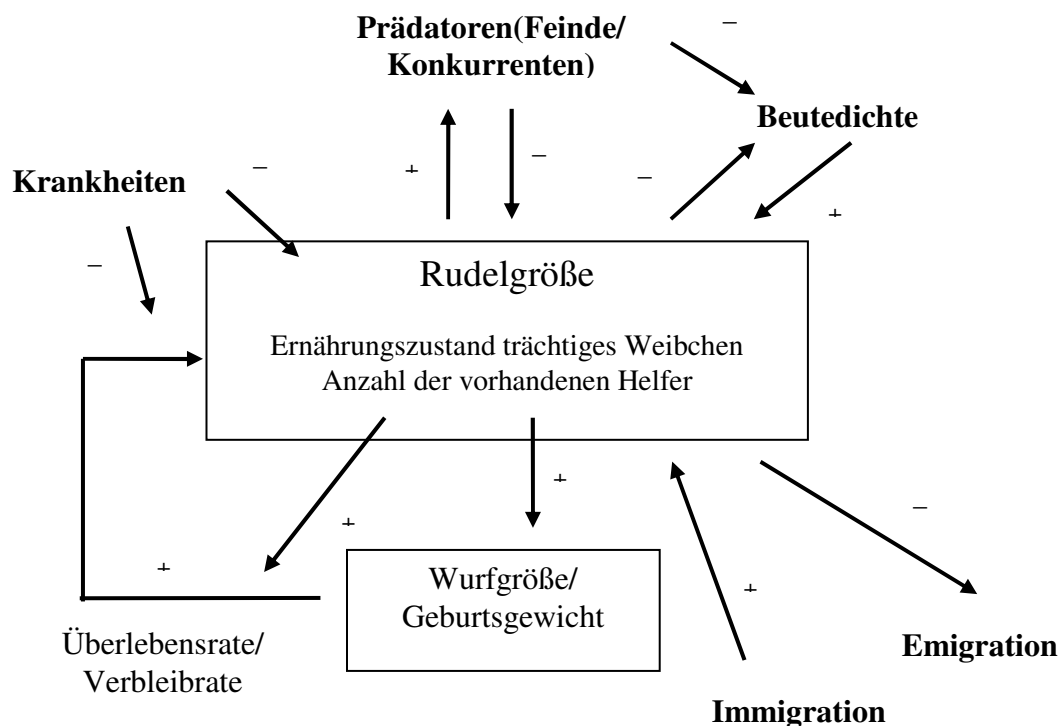


Abb. 177: Schema der Einflussfaktoren auf die Rudelgröße und die Aufzucht.

Koordination von Verhalten als soziale Erleichterung

In sozialen Verbänden ist das Zusammenleben koordiniert. Dies reicht von einfachen Synchronisationen der Aktivitäten bis zu komplexen Rangstrukturen.

Bei Rothunden kommt es zur Synchronisation von Aktivitäts- und Ruhephasen. Zu Beginn einer Aktivitätsphase sowohl nach der Nacht als auch nach der mittäglichen Ruhezeit, begann in Schwerin meist eines der beiden Weibchen mit Futterbettelverhalten gegenüber dem Alphaniden. Das zweite adulte Weibchen und mit dem Heranwachsen auch die

Welpen, Junghunde und Jährlinge kamen heran und begrüßten einander. Dies geschah in sog. „meet and greet“ – Zeremonien, die mit Futterbettelverhalten, Wälzen, Pföteln unter Winseln und lautem Keckern abliefen. Die Laute lockten weitere Rudelmitglieder herbei, bis meist das ganze Rudel beisammen war. Im Freiland synchronisieren sich die Rothunde auf dieselbe Weise und gehen anschließend gemeinsam auf Jagd. Im Zoo begannen sie dagegen mit Explorationsverhalten oder Spielverhalten in Kleingruppen.

Trinken konnte bei den Artgenossen Trinkverhalten auslösen. Dies wäre im Freiland von Bedeutung, da ggf. das Rudel nach erfolgreicher Jagd sattgefressen die Tränke verlässt und gemeinsam in eine Region ohne Wasserzugang weiterzieht. Auch nicht durstige Rothunde täten gut daran, zu trinken, da sich später ggf. so schnell keine Gelegenheit ergibt. Im Zoo sind die Distanzen zum permanent vorhandenen Wasser gering. Trotzdem konnte häufig beobachtet werden, dass „Trinken“ ansteckend wirkte, auch wenn das andere Tier ggf. nichts gefressen hatte.

Rothunde zeigen auch synchrones Fluchtverhalten. Gab ein Rothund den lauten „Wah-ha-ha – haa“ Schrei ab, flüchteten alle Tiere sofort. Sie rannten dabei unkoordiniert jeder für sich in eine Richtung. Es erfolgte keine geschlossene Flucht in der Gruppe. Anschließend begannen alle zu winseln und zu fiepen und nahmen zueinander ggf. auch optisch oder taktil Kontakt auf. Auf bestimmte Warnlaute der Adulttiere flüchteten die Welpen synchron in die Höhle. Diese Warnlaute lösten bei den anderen Adulttieren jedoch kein Fluchtverhalten aus.

Die Synchronisation des Fortpflanzungsverhaltens nimmt in vielen Gruppen eine wichtige Stellung ein. So sind für viele Jungtiere die in einem kurzen Zeitraum massiv auftretenden Geburten über den Verdünnungseffekt ein Vorteil. Prädatoren sind nicht in der Lage, beliebig viel Jungen zu erbeuten. Je mehr geboren werden, desto sicherer ist damit das Einzelne. Prädatoren sollten bevorzugt zu dieser Zeit ihre Junge aufziehen, da die Nahrung dann im Überfluss vorhanden ist. Viele Caniden zeigen nur saisonal eine Fortpflanzungsfähigkeit. So reifen beim Wolfsruden nur im Winterhalbjahr Spermien heran und die Hoden vergrößern sich stark (Göltenboth und Klös 1995).

Die Zeit des Werbeverhaltens ermöglicht es den Partnern, die Kompetenzen des anderen abzuklären, die Paarungsbereitschaft zu synchronisieren und zu erhöhen (Lindburg und Fitch-Snyder 1994).

Rothunde haben, wie viele in Gruppen lebenden Prädatoren, ebenfalls saisonal nur einen Wurf im Rudel, der vom Alphapaar stammt. Beide Alphatiere müssen ihre Fortpflanzung aufeinander abstimmen – und sollten gleichzeitig ihre Artgenossen reproduktiv unterdrücken. Während sie aggressives Verhalten gegenüber dem Partner auf ein Minimum reduzieren sollten, damit bei der Verpaarung die Unterschreitung der Individualdistanz möglich wird, sollten sie gleichzeitig ein hohes Maß an Imponier- und Aggressionsverhalten gegen Geschlechtsgenossen zeigen. Das Alphapaar ist der Kern, die „Keimzelle“ des Rudels. Die meisten Verhalten (außer Welpenfürsorgeverhalten) sollten deshalb von ihm ausgehen, bzw. von den Artgenossen an das Alphapaar gerichtet werden.

Sozialverbände werden durch Kommunikation koordiniert.

Unter den Caniden haben die rudellebenden Arten das höchste Maß an Variationen von Verhaltensweisen, Mimik und Gestik. Sie kombinieren Verhaltensweisen sehr viel komplexer und mit feineren Abstufungen als solitär lebende Caniden (Fox 1975). Zudem zeigen sie auch als Adulttiere ein hohes Maß an ursprünglich infantilen Verhalten (Fox 1975), die ritualisiert sind und ggf. eine Funktionswechsel erfahren haben. Dazu gehört das Futterbettelverhalten der Rothunde, das von erwachsenen Tieren bei den „meet – and – greet“ Zeremonien gezeigt werden. Diese sind beim Rothund, beim Afrikanischen Wildhund und in abgeschwächter Form beim Wolf wichtig, um vor der Jagd alle Rudelmitglieder zu synchronisieren und in Jagdstimmung zu bringen.

3.2 Die kooperative Jagd der Rothunde: Ursache oder Folge des Lebens im Rudel?

3.2.1 Spieltheoretische Ansätze zur kooperativen Jagd

Bedacht werden muss dabei, dass die jetzigen Ursachen und Vorteile des Gruppenlebens nicht unbedingt dieselben sein müssen, wie die, die ursprünglich zum Rudelleben führten (Macdonald 1983, Emlen 1994). So ist es durchaus möglich, dass die Jagd in Kleingruppen zunächst einen Vorteil bei der Versorgung von Welpen brachte. Individuen, die genetisch bedingt hohe Wurfgrößen bzw. hohe prä- und postnatale Kosten hatten, konnten diese durch die Mithilfe der Jagdgenossen ernähren. Sie brachten diese Gene verstärkt in die Population ein. Heute ist es denkbar, dass nun das Rudelleben für die Aufzucht obligat geworden ist.

Häufig wird als Ursache für das Leben im Rudel bei Carnivoren die kooperative Jagd angegeben. In mehreren Untersuchungen ergab sich jedoch, dass die vorhandene Gruppengröße größer war als die für das einzelne Individuum optimale Rudelgröße im Bezug auf die pro Kopf Fleischmenge.

So sind zwei Löwen ausreichend für eine erfolgreiche Jagd auf Gnus *Connochaetes taurinus* und Zebras *Equus burchelli* (Caraco und Wolf 1975 in Rodman 1981). Schaller (in Rodman 1981) beobachtete jedoch durchschnittlich 4 bis 7 Löwen in Rudeln, die sich von den beiden Beutearten ernährten. Löwen weisen paarweise einen höheren Erfolg auf als solitär lebende Löwen (Alcock 1996). Löwen in Jagdeinheiten zu dritt oder viert hatten dagegen pro Kopf weniger Erfolg als paarweise und solitär jagende Artgenossen (Alcock 1996). Auch bei Wölfen sind die beobachteten Rudel größer als die Zahl, bei der ein optimaler pro Kopf Gewinn entstehen würde (Rodman 1981).

Bei Caniden geht die Körpergröße nicht automatisch mit einem Leben im Rudel oder einer kooperativen Jagd einher. Von den großen Caniden leben beispielsweise Afrikanischer Wildhund (20 – 30 kg; Estes 1991) und Rothunde (13 – 19,5 kg; C. a. *dukhumensis*, Karanth 1988, C. a. *lepturus* Maisch, eigene Beobachtung) im Rudel und gehen gemeinsam auf Jagd. Der Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus* (20 – 23 kg; Encke et al. 1970) lebt dagegen paarweise und jagt solitär und der Äthiopische Wolf *Canis simensis* geht solitär auf Jagd, lebt aber im Rudel.

Auch bei anderen Carnivoren gibt es keine einheitliche Tendenz. Während Streifenhyäne *Hyaena hyaena* (25 – 45 kg) und Braune Hyäne *Hyaena brunnea* (35 – 50 kg) solitär auf Nahrungssuche gehen, jagen Tüpfelhyäne (50 – 88 kg) allein, paarweise oder in Gruppen (Estes 1991). Großkatzen gehen einzeln (Tiger, Leopard) oder in Familiengruppen (Gepard *Acinonyx jubatus*) und im Falle der Löwen im Rudel zur Jagd.

Sozialität muss demnach mehr Gewinne für die Mitglieder der Gruppe bringen als es die kooperative Jagd allein kann.

Von „Kooperatoren“, „Schummlern“ und „Mitfressern“

Packer und Ruttan (1988) entwarfen ein spieltheoretisches Modell, das sich mit der Abhängigkeit von Jagdeinheit (solitär, paarweise, gruppenweise), Rudelgesamtgröße und Beutegröße befasste. Sie legten für ihre Berechnungen als „Kooperatoren“ Tiere fest, die immer kooperativ jagen. „Mitfresser“ dagegen jagen nie selbst, sondern konsumieren immer fremde Beute. „Schummler“ wechseln dagegen zwischen den Optionen und jagen je nachdem mit oder fressen nur mit. Packer und Ruttan konnten durch spieltheoretische Berechnungen zeigen, dass eine kooperative Jagd dann als evolutionsstabile Strategie sehr wahrscheinlich ist, wenn große Gruppen nicht eine einzige Beute, sondern mehrere gleichzeitig jagen.

Dies wurde bei mehreren Arten, darunter dem Rothund (Burton 1940), Afrikanischem Wildhund (Apps 1992) und bei Wölfen (Mech 1997) bestätigt.

Die Beute muss allgemein groß genug sein, dass die Beteiligten satt werden, sonst würde der Trend zur solitären Jagd gehen. Damit ist die Jagdeinheit relativ klein (ggf. das Minimum für einen erfolgreichen Beutezug für die Größe der örtlich vorkommenden Beute) und erfordert ein hohes Maß an Kooperation, um zum Jagderfolg zu kommen. Findet die Jagd zusätzlich gleichzeitig an mehreren Stellen statt, statt zeitlich nacheinander, sind die Chancen für reine „Mitläufer“, die niemals aktiv jagen, gering, genügend abzubekommen. Sie können nur an einem Riss zu selben Zeit teilnehmen.

Treffen sie nicht sofort am Ende der Jagd ein, ist zudem die Beute bereits größtenteils verzehrt. (Gerade Rothunde und auch Tüpfelhyänen fressen extrem schnell. Sie können innerhalb weniger Minuten ein Viertel ihres Körpergewichtes an Nahrung aufnehmen).

Dies führt insgesamt dazu, dass in die Population der „reinen Kooperatoren“ einwandernde „Schummler“ und „reine Mitfresser“, einen geringeren Gewinn erwirtschaften als solche, die immer kooperativ jagen. Es entstünde so eine gemischte evolutionsstabile Strategie.

Jagt ein Rudel normalerweise nur ein einziges großes Beutetier, steigt nach dem Modell von Packer und Ruttan mit der Gruppengröße die Wahrscheinlichkeit, das Individuen in der Gruppe vermehrt „Schummlern“ auftauchen. Dies wird umso wahrscheinlicher, je weniger der „Schummler“ gebraucht wird, um ein bestimmtes Beutetier zu erlegen. Die Aufteilung eines großen Rudels zur Jagd in Kleingruppen wäre demnach insgesamt adaptiv, wenn die Einzelbeute groß genug ist. Die Kleingruppen würden dann die minimale Zahl zum erfolgreichen Erlegen der Beute enthalten und maximal die Zahl, die durchschnittlich von der Fleischmenge ernährt werden kann.

Läuft ein „Schummler“ bei einer Jagd nur mit und schlägt die Jagd aufgrund seines mangelnden Einsatzes fehl, erfolgt für ihn kein Gewinn. „Schummler“ sollten deshalb jedes Mal dann Betrügen, wenn sie nicht für einen Jagderfolg gebraucht werden, aber jagend teilnehmen, wenn ihr Einsatz den Beuteerwerb ermöglicht.

Dies konnte bei Tüpfelhyänen gezeigt werden (Packer und Ruttan 1987). In der Kalahari war die Anzahl der „Schummler“ –Tüpfelhyänen bei der Jagd auf Oryxkälber, die relativ einfach durch einzelne Hyänen erlegt werden konnten, höher als bei der Jagd auf GnuKälber in Tansania. Letztere werden stark von den Müttern verteidigt, so dass eine Kooperation mehrerer Hyänen nötig ist, sie zu erbeuten. Eine einzeln jagende Hyäne geht dort leer aus und Hyänen, die sich nicht an der Jagd beteiligten („Schummler“), bekommen nichts ab, da Hyänen am Riss extrem schnell fressen und nichts übrig bleibt.

Probleme ergeben sich aus der Beurteilung, wann ein Jäger erfolglos ist, wann er sich aufgrund einer Kosten-Nutzen-Rechnung der laufenden Jagd zurückhält, und wann es sich

um einen „bewussten Schummler“ handelt. Eine Unterscheidung, die weder für die Rudelmitglieder noch den menschlichen Beobachter einfach zu treffen ist. Studien über „Schummler“ sind deshalb sehr selten veröffentlicht.

Mit jedem weiteren Mitglied im Rudel verringert sich der allgemeine Vorteil, den ein zusätzlicher Jäger zum Erfolg der Jagd (Beutefindung, Verletzungsrisikoverteilung, etc.) beitragen kann. Die Kosten werden jedoch größer, da die Beute durch mehr Köpfe geteilt werden muss. In Zeiten hohen Beuteaufkommens können die Gruppen größer sein, bei Beutemangel sollten sie sich jedoch auf das Minimum zur Erbeutung notwendiger Jäger bzw. die Anzahl der von der Beute ernährbaren Prädatoren einpegeln.

Ist aus lokalen Gründen nur singuläre, große Beute vorhanden, sollten eine größere Gruppe oder das Rudel als Ganzes auf Jagd gehen, die Gesamtrudelgröße müsste aber unterhalb des Limits liegen, ab dem die Strategie „Schummeln“ höhere Gewinne erwirtschaftet als die Kooperation. Dies zeigt sich beim Rothund bei der Jagd auf große Sambarhirsche (150 – 320 kg), die einmal erlegt eine hohe Menge an Fleisch liefern. Der Fleischertrag ist dabei so hoch, dass 15 - 20 Rothunde satt werden können. So beobachtete Fox (1984), dass die Sichtbeobachtungen von großen Rudeln im selben Zeitraum zurückgingen, als auch der Bestand an Sambarhirschen rapid zurückging. Diese großen Hirsche erfordern zum Erlegen im ausgewachsenen Zustand an die acht bis zehn oder mehr Wildhunde.

Als diese singuläre, große Beuteart in der Studie von Fox zurückging, wurden andere noch häufige Arten im Gebiet bevorzugt gejagt. Axishirsche (75 – 100 kg) sind jedoch kleiner und können von weniger Wildhunden erlegt werden, entsprechend wurden häufiger nun kleinere Jagdeinheiten beobachtet.

Dies steht im Einklang mit den theoretischen Überlegungen von Packer und Ruttan:

Je leichter die Beute zu machen ist, d. h. je weniger Tiere absolut nötig sind, desto kleiner ist die Jagdgemeinschaft (und desto höher der Einsatz jedes einzelnen Tieres in der Jagdeinheit, „Schummler“ haben dabei schlechte Karten).

Gerade bei einer kooperativen Jagd auf relativ kleine Beute (Kälber, Kitze, Kleinsäuger...) sind die Chancen von „Schummlern“ und „Mitfressern“ schlecht, da die Beute verzehrt ist, bis der Mitläufer am Riss eintrifft.

3.2.2 Von der Spieltheorie zur Praxis bei Rothund und Co.

Wie vorhergesagt spalten sich bei einigen Arten die Rudel bei der Jagd in Kleingruppen auf. Oder nur ein Teil der Adulttiere geht zur Jagd, ist dabei aber sehr erfolgreich. Dies wird vom Afrikanischen Wildhund (Lamprecht 1981, Apps 1992) und Wölfen (Mech 1966 in Lamprecht 1981) berichtet. Auch bei Tüpfelhyänen und Löwen sind die Jagdeinheiten kleiner als das gesamte Rudel (Macdonald 1983). Schaller (in Rodman 1981) gibt an, dass sich Mitglieder von Löwenrudel in der Zeit der Thompsongazellenjagd (relativ kleine, leichte Beute) verteilen, aber in Zeiten großer Beute wieder zusammen jagen.

Die Angaben in zeitgenössischer Literatur über Rothunde sind mit Vorsicht zu betrachten, da viele Autoren keine genauen Angaben machten, ob die gesehene Anzahl von Rothunden bei der Jagd, beim Wechsel der Jagdstreifgebiete oder z. B. nach der Jagd am Riss gemacht wurden. Dies wäre aber von Bedeutung für die These, dass sich Rudel zur Jagd in Kleingruppen spalten. Im Folgenden sind deshalb die Stellen aufgeführt, bei denen eine Unterscheidung möglich war.

Fakt ist, dass sich quer durch die Literatur der letzten hundert Jahre Angaben zu stark schwankenden Populationsgrößen der Rothunde für jeweils dieselben Gebiete finden. Als Ursache wurden Bejagung, Krankheiten, aber auch eine nomadisch Lebensweise angegeben. Möglich wäre jedoch die Aufspaltung der Rudel saisonbedingt aufgrund von Beute/Aufzucht etc. Hubback (in Burton 1941) bemerkte die schwankenden Zahlen der Wildhunde in einem Gebiet, in dem die Population anstieg und dann aus unbekanntem Gründen abfiel, bis sie erneut anstieg.

Diese stark unterschiedlichen Anzahlen der Rothunde im selben Gebiet fanden auch Eingang in lokale Mythen. In Burma glaubte man, dass Rothunde in hundertköpfigen Rudeln leben, die von einem schwarzen Hundekönig angeführt würden. Die zu beobachtenden kleineren Trupps wären lediglich Spähruppen (Milner 1921).

Rothunde werden von einigen Autoren als nomadisch bezeichnet. Sie sollen im Rudel als ganzes von einem Gebiet zum nächsten ziehen, was das lokale Verschwinden erklären könnte. Im neuen Gebiet jagen sie dann für mehrere Tage (Fox 1984) bis Wochen, bevor sie weiterziehen. Dem eigentlichen Rudel sollen einzelne, maximal zwei Wildhunde vorangehen, die die Gegend erkunden. Innerhalb von ein bis zwei Tagen trifft das Rudel ein. Möglicherweise ist die einfachste Erklärung jedoch die, dass sich Rudel zur Jagd aufspalten und am Riss und bei der Höhle, sowie beim Wechsel der Jagdgründe das gesamte Rudel beobachtet wird.

Rudelgrößen ohne Jagdangaben

Ein Rudel in Südindien enthielt sieben Adulttiere und fünf Subadulte, die jünger als ein Jahr waren (Davidar 1973). 1975 gibt Davidar eine durchschnittliche Rudelgröße von fünf bis elf Tieren an. Die beobachteten Rudelgrößen in einer Studie in Indien reichen von ein bis 30 Rothunden (Sharatchandra und Gadgil 1975), wobei am häufigsten bis zu vier Tiere gesichtet wurden. In Langtang, Nepal, wurde ein Rudel mit vier Tieren gesehen (Green 1981).

Jagdeinheiten bei Rothunden

Kleine Beute wie Ratten und Hasen wird wie spieltheoretisch angenommen beim Rothund tatsächlich allein oder paarweise gejagt. Ihr wird aufgelauert und sie mittels eines katzenähnlichen Mäuselsprungs zu Boden gedrückt (eigene Beobachtung, Davidar 1975). In Indien ist beispielsweise lokal der Schwarznackenhase *Lepus nigricollis* eine häufige Beute des Rothunds. Peacock (1929) gibt auch Moschustier und Sambar als Beute einzeln jagender Hunde an. Ein einzelner Wildhund ertränkte durch Nasengriff einen ca. dreijährigen Axishirsch allein (Sinha 1975) bzw. einen Sambar (Peacock 1929). Die relativ große Beute wurde hier zwar von einem einzelnen Wildhund erlegt, der jedoch natürliche Mittel statt Artgenossen wählte, um die Gegenwehr der Beute gering zu halten.

Auch die paarweise Jagd wird häufiger erwähnt (Hurst in Burton 1940, Morris).

So versuchten zwei Wildhunde, Affen zu fangen (Phythian-Adams 1949). Middleton (1951) berichtet von paarweise auf Muntjak jagende Rothunde in Burma und 1957 erwähnt er auf Moschustier und juvenile Sambar jagende Paare.

Es gibt auch für Gebiete Meldungen sowohl von jagenden Rudeln und gleichzeitig von jagenden Paaren. Entweder handelt es sich um „heimliche Untermieter“ im Streifgebiet eines Rudels oder die Tiere gehören zum lokalen Rudel und jagen kleine Beute.

Diese einzelnen oder paarweisen Satteliten-Rothunde leben möglicherweise unter Ausnutzung von Kleintierressourcen wie Hasen, Kantschil *Tragulus spec.*, Kleinnager etc. und werden vom Rudel toleriert, welches größere Beute macht.

Blandford (1888) gibt die Rudelgröße bei der Jagd an mit sechs bis zwölf maximal bis zu 20 Wildhunde. Eine durchschnittliche Rudelgröße von fünf bis zehn, maximal 30

Wildhunde wird dagegen von Senglaub (1978) beschrieben. Desai (1988) berichtet von acht gemeinsam jagenden Rothunden. Sechs Wildhunde töteten eine angebundene Hausziege (Phythian-Adams 1949). Vier Adulttiere jagten erfolgreich einen Sambarhirsch (Hood 1897). Sechs bis sieben Rothunde jagen in Burma gemeinsam (Milner 1921). Fox (1984) beobachtete drei Rothunde bei der erfolgreichen Jagd auf ein Hirschkitz, vier waren erfolglos bei der Jagd nach Gaurkälbern und acht Rothunde trieben ein Sambarkitz ins Wasser. 22 Wildhunde töteten gemeinsam einen Tiger (Connell 1944). Bei der Jagd auf ein Axishirschkitz wurden 20 Rothunde beobachtet (Phythian-Adams 1949).

Aufspaltung zur Jagd beim Rothund

In einer Studie von Sharatchandra und Gadgil (1975) wurde ein lahrender Rothund einmal in einem Rudel mit 30 Tieren und zweimal in einer Gruppe aus 10 Tieren angetroffen, was für die Theorie der Aufspaltung eines Rudels temporär in Kleingruppen spricht. Venkataraman et al. (1995) beobachtete, dass die Rudel als kompaktes ganzes umherwanderten beim Wechsel der Jagdgebiete, sich jedoch zur Jagd immer weniger Rothunde aufmachten, als Tiere im Rudel waren. Auch Fox (1984) berichtet von der allmorgendlichen Aufspaltung je eines ca. 20 köpfigen und eines ca. 25 köpfigen Rudels zur Jagd in Kleingruppen mit drei und mehr Tieren, die sich abends am Höhlenareal wieder versammelten.

Auch Venkataraman (1998) beobachtete, dass sich Kleingruppen zur Jagd absplatteten. Das Rudel vereinigte sich jedoch wieder innerhalb von einer Stunde.

Bei anderer Gelegenheit töteten vier Rothunde von einem 15 köpfigen Rudel eine ausgewachsene Axishirschkuh (Johnsingh 1978). Die vier Rothunde hatten Minuten zuvor einen großen Sambarhirsch unbeachtet an sich vorbeiziehen lassen. Dies spricht für die Theorie, dass sie ihre Stärke genau einschätzen und zu viert lieber eine für ihre Zahl leicht zu erbeutende Mahlzeit suchten.

Multiple Beute eines einzigen Rudels

Packer und Ruttan zeigten spieltheoretisch, dass eine Aufspaltung zur Jagd adaptiv gegen „Schummler“ und „Mitfresser“ ist, wenn mehreren Beutetieren simultan gejagt werden. Für den Rothund ist dies im Freiland bestätigt: Krishnan (1965) beobachtete, wie ein einzelner Rothund einen aus der Herde abgesprengten Axishirsch allein verfolgte, während acht gemeinsam einen anderen Hirsch verfolgten. Auch Johnsingh (1978) berichtet von einem einzelnen Rothund, der eine Axishirsch verfolgte, während gleichzeitig in der Nähe das restliche Rudel ein Sambarkitz tötete. Es ist bekannt, dass Rothundrudel bei Gelegenheit gleichzeitig zwei Wildtiere, bei Nutzvieh auch mehr auf einmal töten (Davidar 1975). Einmal wurde beobachtet, wie ein Rudel Rothunde zwei Sambarhirsche gleichzeitig stellte und angriff (Simmons 1931). In einem Fall tötete ein großes Rudel (ca. 20 Tiere) sechs Kälber auf einmal (Burton 1941).

Beim Afrikanischen Wildhund erbeuteten die Jäger ebenfalls häufig multiple Beute (Creel und Creel 1995). So lag die durchschnittlich erlegte Beute bei 1,8 Tieren, die maximale Anzahl bei zehn Beutetieren.

Tüpfelhyänen (Kruuk in Macdonald 1983) und Löwen (Schaller in Macdonald 1983) teilen sich ebenfalls zur Jagd auf.

Arbeitsteilung beim jagenden Rothund

La Personne (1932) konnte anhand von Spuren das gezielte Einkesseln von Wild durch Rothunde nachweisen. Auch Fox (1984) berichtet von einer Arbeitsteilung zwischen treibenden und wartenden Wildhunden. Etwa 25 Rothunde wurden beim Sonnenbaden am Fluss beobachtet in der Nähe eines Sambarkuhkadavers und zwölf desselben Rudel Tage später bei der Jagd auf einen jungen Sambarhirsch (Phythian-Adams 1949). Derselbe Autor berichtet von 15 Rothunden, von denen sich sieben zur Jagd abtrennten. Fünf davon durchkämmten ein Dickicht in Hanglage von oben nach unten, während unten die zwei anderen warteten und sich die Sambar zutreiben ließen. Dadurch ist nicht nur ein Zutreiben von Beute möglich, sondern auch das Aufstöbern von abgelegten Hirschkitzen.

In einem anderen Rudel testeten zwei Rothunde eine Herde Thare, sie brachen die Jagd ab und vier weitere Adulttiere und fünf ca. vier bis fünf Monate alte Welpen folgten ihnen (Gouldsbury 1974).

Die Arbeitsteilung wird auch aus Burma von einem großen Rudel berichtet, bei dem zwei bis drei Hunde ein Gebüsch durchsuchten und außen jeweils an Lücken im Gebüsch weitere Rudelmitglieder postiert waren (Middleton 1951).

Je nach Beute ändert sich die Jagdtaktik. Große Beutetiere wie beispielweise Sambar werden über längere Zeit getrieben und müde gehetzt, kleinere Beute in einem plötzlichen Sturm im Sprint erlegt (Davidar 1975).

Auch Afrikanische Wildhunde durchkämmen dickichtreiche Flächen und scheuchen damit Wild auf und treiben es den Artgenossen zu (Estes 1991, Apps 1992).

Anzahl der Rothunde am Riss

Wie vorhergesagt ist die Zahl der Rothunde am Riss größer als bei der Jagd. Dies trifft einmal zu, wenn nach der Jagd Welpen zum Riss gelockt werden. Aber auch, wenn andere Rothunde erfolglos in ihrer Jagdgruppe waren, oder wenn es sich um „Mitfresser“ handelt. So tötete ein einzelner Rothund allein eine einjährige Axishirschkuh. In Rissnähe hielt sich noch ein zweiter Rothund auf (Sinha 1975).

Dass möglicherweise weniger Rudelmitglieder jagen, aber das gesamte Rudel dann am Riss erscheint, zeigt sich auch an einer Schilderung von Carlisle (1932). Er beobachtete ca. 30 Rothunde inklusive Welpen an einem Büffelriss. Die Welpen waren mit Sicherheit erst nach dem Ende der Jagd zur Beute gelaufen. Liversey (1935) sah fünf bis sechs Wildhunde in hohen Grass bei einem getöteten Wildschwein in Burma.

Auch von anderen Arten ist bekannt, dass die Jagdeinheit kleiner ist als die Zahl der Konsumenten. Kruuk (1972) fand heraus, dass die Zahl der Hyänen, die eine Thompsongazellen-Jagd beginnt geringer ist (1,2) als die Zahl der Hyänen, die beim Töten dabei ist (1,3). (Und die Zahl der Tiere, die letztendlich davon fressen, ist noch höher 3,2). D. h. dass es Tiere gibt, die erst spät bei der Jagd eingreifen. Sie schonen entweder ihre Kräfte, greifen nur ein, wenn es zur Tötung (zum Erlangen von Gewinn) nötig ist und haben neben dem Nachteil des Verletzungsrisikos den Vorteil, sofort mit dem Fressen beginnen zu können. Allerdings kann das Hetzen eines Fluchttieres wie des Gnus problemlos von einer Hyäne allein bewerkstelligt werden, das Töten jedoch erfordert meist mehr als eine.

Einfluss der Beutedichte auf die Jagdeinheit der Rothunde

Bei hohem Nahrungsaufkommen können mehr Rothunde im selben Gebiet überleben. Größere Rudel sind dann potenziell bei höherer Beutedichte ernährbar.

Die Beutedichte hat aber nicht nur Einfluss auf die Rudelgröße der Rothunde, sondern auch, ob im selben Gebiet Großraubtiere als Konkurrenten auftreten. Ist die Beutedichte

insgesamt das Jahr über sehr hoch, können Rothund, Leopard und Tiger im Gebiet koexistieren (Seidensticker, Internetquelle). Da Tiger und Leoparden nachweislich Rothunde töten (Morris 1925, Karanth und Sunquist 1995) und für die Jungtiere eine Gefahr darstellen, ist eine ganzjährig hohe Beutedichte für Rothunde auch potentiell nachteilig.

Die Koexistenz wird durch die Wahl verschieden großer Beutearten, aber auch durch die Wahl von verschiedenen Geschlechter- und Altersklassen erreicht (Karanth und Sunquist 1995 und 2000). So wählten beispielsweise die Rothunde in Bandipur, Indien, als Hetzjäger männliche Axis- und Sambarhirsche, während der Leopard und der Tiger als solitäre Lauerjäger häufiger die Hirschkühe erlegten. (Johnsingh 1992). (In anderen Studien zu Tigern und Leoparden, in denen Rothunde im Gebiet fehlen, erlegen beide Arten mehr männliche als weibliche Hirsche (Schaller und Chellham in Johnsingh 1992). Sicher ist, dass die Prädatoren gezielt aus den vorhandenen Beutearten und Altersklassen auswählen (Fox und Johnsingh 1975, Barnett et al. 1980, Fox 1984, Venkataraman et al. 1994, Karanth und Sunquist 1995 und 2000,).

Die Jagdweise der Rothunde, die Hetzjagd, führt möglicherweise zu höheren energetischen Kosten als wie sie bei der Lauerjagd von Tigern und Leoparden entstehen. Karanth (1988) gibt als durchschnittliche (Adulttier, Juvenile und Welpen eingerechnet) pro Kopf-Jahresration 340 kg Beutebedarf pro Rothund an. Johnsingh gibt einen Wert für Adulttiere von 680 kg an (Johnsingh in Karanth 1988). Der Pro-Kopf Konsum für Rothunde im Freiland wird mit 2,5-3,5 kg angegeben (Johnsingh 1978). In den zoologischen Gärten liegt der täglich pro Kopf veranschlagte Futteranteil (Fleisch incl. Knochen) bei durchschnittlich 500 g bis 1,5 kg (Zoo Dortmund, Zoo Magdeburg, Zoo Schwerin, und bis zu 2 kg (Zoo Neunkirchen). Während Trächtigkeit/Laktation wird die Futtermenge erhöht (Zoo Dortmund, Zoo Magdeburg, Zoo Schwerin), der Fastentag weggelassen (Zoo Schwerin) oder ein zweites Mal am Tag gefüttert (Zoo Dresden).

Die Eigenheiten des Wildes schützen es nicht gleichstark gegen alle Prädatoren. So ist Beute in offenem Gelände zwar relativ sicher vor Tiger und Leoparden, die Deckung zum Anschleichen benötigen. Derartiges Grasland ist jedoch ideal für den Hetzjäger Rothund. In der Studie von Johnsingh (1992) zeigte sich auch, dass Rothunde hier tendenziell häufiger kleinere Beute wie Kitze oder Hasen erlegten als Tiger und Leopard, was die Konkurrenz weiter verringerte. Johnsingh (1979) berichtet von der Nutzung eines Kadavers durch 15-16 Rothunde und einem Tiger. Der Tiger hatte ein großes Stück abgerissen und verzehrte es 20 m entfernt. Er zog sich zurück, die Wildhunde konnten in Ruhe am Hauptstück fressen. Nachdem die Wildhunde gegangen waren, verzehrte der Tiger offensichtlich den Rest des Kadavers.

Die lokale Beutedichte im Mudumalai Nationalpark, Indien, hatte einen Einfluss auf die Wanderungen der Rudel innerhalb des Streifgebiets. Die Größe des Rudels korrelierte dabei nicht mit dem Streifgebiet selbst (Venkataraman et al. 1995).

Alles in allem hätte die Größe bzw. Dichte der Beute einen Einfluss auf die Jagdeinheit (Teil des Rudels oder die gesamte Gruppe), nicht aber darauf, dass mehrere Prädatoren überhaupt gemeinsam jagen. Dies zeigt sich unter anderem bei Tüpfelhyänen: Jagdeinheiten im selben Gebiet umfassten durchschnittlich 11 Tiere bei der Jagd auf Zebras, 8 Tiere bei der Jagd auf erwachsene Gnus und eines bei der Jagd auf Thomsongazellenkälber (Kruuk 1972 und Kruuk 1975 in Macdonald 1983). Afrikanischer und Asiatischer Wildhund sowie der Wolf (Fox 1975) vermögen auch bei kleiner Beute wie Nagern allein zu jagen oder gehen auch paarweise auf Jagd, sonst jedoch im Rudel (Fox 1975). Auch bei ihnen richtet sich die Jagdeinheit nach der zu erwartenden Beutegröße. Die Zusammenstellung der Jagdeinheit erfolgt weit vor der eigentlichen Jagd. So beobachtete Kruuk (in Macdonald 1983), dass Hyänenjagdgruppen für ihre Anzahl

unpassende Beutetiere unbeachtet ließen und gezielt über Kilometer nach der passenden Beutearart (Zebra versus Gnus) Ausschau hielten.

Goldschakale, die Gazellenjunge jagen, sind zu zweit weit erfolgreicher als allein, Hasen etc. jagen sie dagegen häufig solitär (Estes 1991).

Ist der Jagderfolg bei solitärer höher (wenn sehr kleine Beute erlegt wird) als bei einer kooperativen Jagd, gegen sozial lebende Arten allein auf Futtersuche z.B. die insectivoren Zwergmangusten *Helogale undulata rufula* (Rasa 1972), Streifenhyänen und Braune Hyänen (Estes 1991) und der Äthiopische Wolf, der Nagetiere erlegt (Puschmann 2004).

Auch beim Rothund ist die Jagdeinheit kleiner als die Rudelgröße.

Wie von Packer und Ruttan hypothetisch angenommen und spieltheoretisch berechnet, spalten sich die Rothunde zur Jagd auf. Kleingruppen jagen wo es möglich ist, multiple Beute. Es gibt eine Arbeitsteilung bei der Jagd. Es sind mehr Rothunde am Riss als zuvor gejagt haben.

Die kooperative Jagd ist ein Faktor, der Einfluss auf die Rudelgröße beim Rothund hat. Sie ist jedoch nicht die aktuelle Ursache, dass Rothunde heute in Gruppen leben.

Indirekte Fitness als ein Faktor, der die Gruppengröße beeinflusst

Wenn Jäger in größeren Gruppen leben, als es für das Individuum den optimalen Nahrungsgewinn bringt, d. h. andere auf seine Kosten mitleben, so ist der Verlust dann am geringsten, wenn die anderen Gruppenmitglieder mit dem Individuum verwandt sind.

Viele kooperativ jagende Carnivore leben in der Tat in Familienverbänden, Sippen und Clans, d. h. sozialen Einheiten, die durch Verwandtschaft geprägt sind.

Rodman (1981) entwickelte ein Model zur Gruppengröße als Optimum der indirekten Fitness der Mitglieder. Dabei zeigt sich, dass der größte indirekte Fitnessgewinn oberhalb der Zahl erreicht wird, die eine maximale individuelle Fitness ermöglicht. Das heißt unter anderem, dass die Gruppen größer sind, als es für die individuelle Pro-Kopf-Futtermenge oder den Jagderfolg optimal wäre. Damit entstehen größere Gruppen auch trotz negativer Auswirkungen einzelner Mitglieder, da insgesamt die indirekte Fitness maximiert wird.

So zeigten sich bei Löwen und Wölfen, dass die Gruppen tatsächlich größer waren, als es optimal pro Kopf bezüglich Jagderfolg und Nahrungsmenge gewesen wäre. So liegen beim Wolf die effizientesten Jagdgrößen bei drei Tieren bei der Hirschjagd und bei fünf Wölfen bei der Jagd auf Ren *Rangifer tarandus* oder Elch *Alces alces* (Nudds in Rodmann 1981).

Wenn das Leben in der Gruppe Vorteile gegenüber einem solitären Leben darstellt, sollten Zuwanderer (outsider) ein Interesse haben, in die Gruppe zu gelangen. Aufgrund von Konkurrenz und den entstehenden Kosten sollten dagegen die Rudelmitglieder (Insider) dies nicht unbegrenzt zulassen. Denn mit jedem weiteren Mitglied wird die eigene Versorgung schlechter (Beute muss durch mehr Tiere geteilt werden) und gleichzeitig sinkt die Chance bei Arten mit Reproduktionsunterdrückung, in die Alphaposition zu gelangen und sich selbst fortzupflanzen. Allgemein haben es Männchen schwieriger, in eine Gruppe aufgenommen zu werden, als Weibchen (Waser 1996).

Damit sollte der Zuzug von verwandten Tieren den Insidern durch den Gewinn an indirekter Fitness weniger Nachteile bringen als durch blutsfremde Einwandere (Higashi und Yamamura 1991). Die Rückkehr von abgewanderten Verwandten sollte damit einfacher sein, als eine Immigration völlig fremder Tiere. Dies erklärt, warum eine Clanbildung, wie der Rothund oder Tüpfelhyänen (Kruuk 1972) sie zeigen, möglich wird. Damit wird das (ggf. saisonal auftretende) friedliche Zusammenschließen von mehreren

Rudeln nach wochenlanger oder monatelanger Trennung zu einer gemeinsam agierenden Einheit, erklärbar. Es ist genetisch vorteilhaft. Der Gewinn an inklusiver Fitness von verwandten Rudelmitgliedern ist so hoch, dass er den von solitären, außerhalb der Gruppe lebenden Individuen übersteigt. Nur so ist genetisch zu erklären, warum das Leben in der Familie evolutiv bestehen bleibt. Die Gruppenmitglieder haben trotz Verzicht auf Reproduktion eine höhere Gesamtfitness als einzeln lebende Vertreter. Dies konnte von Higashi und Yamamura 1991 bei spieltheoretischen Berechnungen des Insider-Outsider-Konflikts mathematisch gezeigt werden. Ein möglicher Weg, dabei extreme Inzucht zu vermeiden und blutsfremde Gene in die Population zu bringen, ohne blutsfremde Tiere aufnehmen zu müssen, bieten die „Außerpaarkopulationen“. Beim Äthiopischen Wolf werden mehr Welpen durch fremde Väter gezeugt als durch die rudeleigenen Alpharüden. Aufgrund multipler Ovulationen, können die Welpen im Wurf verschiedene Väter haben. Der Alpharüde hat hier trotz Konkurrenz ebenfalls ein Interesse, die Welpen aufzuziehen, da er zumindest mit einem Teil davon verwandt ist. Bei Braunen Hyänen paaren sich die Weibchen meist mit mehreren, nomadisierenden Männchen und immer außerhalb ihres angestammten Clans (Estes 1991). Die Männchen im Clan leisten dann keinerlei Mithilfe bei der Aufzucht. Da ihre Mithilfe zur Aufzucht nicht obligat nötig ist, können sich die Hyänenweibchen diese Art der Reproduktion leisten.

Inklusive Fitness als ein Faktor, der die Nahrungsverteilung beeinflusst

In vielen Rudeln ist die Jagdeinheit kleiner als das gesamte Rudel. Häufig fressen jedoch mehr Individuen als gejagt haben und als nach dem spieltheoretischen Ansatz geduldet werden sollten. Packer und Ruttan wiesen bereits darauf hin, dass die Verwandtschaft innerhalb der Gruppe darauf Einfluss hat.

Ziehen beispielsweise paarweise jagende Arten gemeinsam Jungen auf, so sollte „Schummeln“ seltener werden und reine „Mitfresser“ (der nie selbst jagt) kaum auftreten. Entzüge z. B. bei paarweise jagenden Arten das Männchen dem Weibchen den Beuteanteil oder würde nur sie Beute machen (er wäre dann reiner „Mitfresser“) und er konsumiert mit, würde er dem trächtigen oder laktierenden Weibchen schaden und damit seinem eigenen Nachwuchs.

Beim Leben in Gruppen (d. h. mehr als zwei Tieren) verändert sich dies unter folgender Prämisse. Sind die Jagdmitglieder einer Gruppe miteinander verwandt, wäre neben der Aufspaltung in Kleingruppen zur Jagd auch der hohe Verwandtschaftsgrad ein Faktor, der das Verhältnis der „Schummler“, „Mitfresser“ und „Kooperatoren“ verschiebt. Aufgrund der Vorteile indirekter Fitness und Reziprozität, sollten verwandte „Schummler“ (und zu einem gewissen Maß auch „Mitfresser“, die durch Helfen bei der Aufzucht etc. Tribut leisten könnten) eher geduldet werden. Dies wurde in der Praxis beobachtet. So umfasst die Jagdeinheit bei Tüpfelhyänen durchschnittlich 7,5 Tiere bei der Jagd auf Gnus. Am Riss frisst aber eine durchschnittliche Anzahl von 23,6 Hyänen (Kruuk 1972). Zu den 1,2 bzw. 1,3 Hyänen, die eine Thompsongazelle jagen, gesellten sich am Riss noch durchschnittlich 1,9 weitere hinzu (Kruuk 1972).

Das heißt, auch wenn sich Kleingruppen zur Jagd abtrennen, profitieren andere, nicht jagende (z. B. Welpen und Helfer bei der Höhle) oder erfolglose Rudelmitglieder. Entweder fressen sie direkt am Riss mit. Oder sie können den erfolgreichen Tieren Fleisch abbeteln, das diese im Fang oder Magen zur Höhle zurücktragen. Dieser Altruismus funktioniert auf Gegenseitigkeit (reciprocal altruism nach Trivers; Alcock 1996), da sich die Rudelmitglieder individuell kennen. Sie sind miteinander verwandt, versammeln sich immer wieder und so ergibt sich eine Chance auf Reziprozität (McFarland 1999). Nicht jedes Individuum jagt täglich in seiner Kleingruppe erfolgreich. Eine gegenseitige Verteilung der Nahrung innerhalb der Jäger ist dann adaptiv, wenn durchschnittlich jeder gleich häufig gibt oder erhält.

Aufgrund der Verwandtenselektion (kin selection) ist das Verhalten bei Rothunden von Vorteil: Gibt ein Jäger etwas z. B. an die Welpen der Alphahündin ab, mit der er verwandt ist, so fördert er die Überlebenschance des Nachwuchses, mit dem er einen Teil der Gene gemein hat. Auch das Füttern der Helfer, die die Welpen bewachen, ermöglicht erst, dass Wächter zurückbleiben können. Diese wiederum verringern das Risiko der Prädation auf die Jungen. Die Versorgung der Helfer ist damit für den Jäger adaptiv, wenn er mit den Welpen verwandt ist (Der gefütterte Helfer muss jedoch nicht notwendigerweise mit dem Jäger bzw. den Welpen dafür verwandt sein).

Gerade die Versorgung von Welpen und Wächter wird von den rudellebenden Caniden stark betrieben und in vielen Studien erwähnt. Sie ist vom Afrikanischen Wildhund (Kühme 1965 a, Kruuk 1972, Estes 1991), Wolf (Mech 1997, Freund 1999) und beim Rothund (Ludwig 2001; Maisch, diese Studie) bekannt.

Das Investment wird vom gesamten Rudel geleistet.

Die kooperative Jagd scheidet als Hauptursache für das Rudelleben beim Rothund aus. Rudel bestehen meist aus miteinander verwandten Rothunden. Aufgrund indirekter Fitness ist ein Rudelleben nicht nur für die sich reproduzierenden Rudelmitglieder evolutiv adaptiv.

Da die Evolution und damit die Selektion am Genotyp angreifen, sollte die Weitergabe von Genen, d. h. die Reproduktion, der nächste Ansatzpunkt sein, um die Ursachen des Rudellebens der Rothunde zu klären.

3.3 Prä- und postnatale Kosten der Aufzucht

Eine andere, mögliche Ursache des Rudellebens wären sehr hohe prä- und postnatale Kosten, die nicht von einem Einzeltier bzw. einem Paar getragen werden können. Gerade bei Säugetieren ist durch das Heranwachsen der Foeten im Mutterleib und das anschließende energiezehrende Säugen von vornherein ein hoher Aufwand mit der Produktion von Nachwuchs beim Weibchen gegeben.

Säugetiere investieren viel in relativ wenige Nachkommen. Sie gehören zu den K-Strategen. Nach Tembrock (1992) sind allgemeine Mechanismen von K-Strategen der Trend zu einem stabilen Habitat, zu kleineren Nachkommenzahlen als bei R-Strategen, ein höherer postnataler elterlicher Aufwand, eine verspätete Erstgeburt und die Tendenzen zum fakultativen Lernen, zu höherer Erkundungsbereitschaft und die Bereitschaft zum Spiel. Zudem nennt er die Tendenz zur Ausbildung unter anderem von nichtanonymen Gruppen unter Bildungen von sozialen Hierarchien. Wichtige Punkte sind dabei für Tembrock die Verwandten-Selektion und ESS sowie Beistandsverhalten. All dies trifft auf den Rothund zu.

Prä- und postnatale Wachstumsvorgänge werden bei Säugern von einem sehr komplexen neurohormonellen System gesteuert. Es gibt Hinweise, dass pränatal hohe Sollwerte im Energie- und Wachstumsregelkreis ab einem bestimmten Zeitpunkt auf einen Wert festgesetzt werden und ab da auch postnatal auf diesem Wert bleiben. Dieser Sollwert kann zuvor in einer definierten Höhe schwanken, die ggf. arttypisch und genetisch fixiert ist. Bei guter Ernährung in der Trächtigkeit sind die Sollwerte des einzelnen Fötus höher innerhalb der Bandbreite fixiert als bei Mangelernährung. Arten mit einem relativ hohen Geburtsgewicht bei multiparen Nachkommen hätten dann auch hohe postnatale Wachstumsraten. Wurden einzelne Föten mangelernährt, ist deren Sollwert niedriger

eingestellt, sie holen auch postnatal ihre Geschwister trotz optimaler Versorgung nicht ein. Belegt ist dies unter anderem beim Hausschwein (Nichelmann 1991).

In nur neun Wochen erreichen Rothundwelpen ihr Geburtsgewicht, das im Vergleich zu anderen Caniden recht hoch ist. Für den Rothund sind Geburtsgewichte von durchschnittlich 275 Gramm je Jungtier bei einer Wurfgröße von durchschnittlich 4,3 Tieren angegeben. Dies entspricht einem Gewicht von 1,6 % des Gewichts des Muttertieres (Creel und Creel 1991). Ludwig gibt für einen neunköpfigen Wurf ein Durchschnittsgewicht von 260 g pro Welpen an bei einem mütterlichen Gewicht von 14 kg. Dies entspricht 1,9 % des Gewichtes der Mutter. Nimmt man ein durchschnittliche Welpengewicht von 275 g an, so hätte das Muttertier in Schwerin 2004 bei einem Körpergewicht von 18 kg 16,8 % ihres Körpergewichtes an Welpen (bzw. 1,5 % je Welpen) ausgetragen. Auch Schilo (1994) und Sosnovskii (1967) geben Geburtsgewichte für Rothundwelpen zwischen 200 und 350 g an.

Für den Afrikanischen Wildhund liegt das Verhältnis zum Körpergewicht des Muttertieres ebenfalls bei 1,6 % beim Wolf bei 1,4 %, beim Kojoten bei 2,3 % (Creel und Creel 1991).

Rothundwelpen nehmen durchschnittlich 69,3 Gramm pro Tag zu (Creel und Creel 1991). Das entspricht 25 % ihres Geburtsgewichtes. Eigene Berechnungen aus den Daten von Sosnovskii (mittels Durchschnittsdaten) ergaben eine gemittelte Zunahme von 35 Gramm pro Tag in den ersten zehn Lebenstagen bzw. von 44 g gemittelt auf 30 Tage.

Höhere Zunahmen sind von Creel und Creel (1991) nur beim Wolf mit 161,0 Gramm pro Tag angegeben (37,9 % des Geburtsgewichtes). Für den Afrikanischen Wildhund lagen keine Werte vor.

Unterliegen Rothunde dem obigen Regelmechanismus der Sollwertfestsetzung, wäre ein schnelles postnatales Wachstum bei ihnen vorgegeben und nur bedingt von der aktuellen Nahrungslage abhängig, da nur die Fixierung des Wertes in der arteigenen Bandbreite durch die intrauterine Ernährungslage beeinflussbar ist, die Lage der potenziellen Sollwerte jedoch genetisch bedingt wäre. Aus der ggf. genetisch fixierten hohen Wachstumsrate würde ein grundsätzlich höherer postnataler Energiebedarf der Welpen folgen als bei anderen Arten. Zusätzlich würde durch die variabel mögliche Sollwertfixierung eine Anpassung an die aktuellen Nahrungsverhältnisse möglich. Ist viel Wild vorhanden, bekommt das trächtige Tier viel Fleisch, was sich auf die Ernährung der Welpen im Uterus auswirkt und auf deren Sollwert. Gibt es während jener Zeit viel Beute, ist es sehr wahrscheinlich, dass auch nach der Geburt viel erbeutet werden kann und damit das Muttertier viel Milch produzieren kann. Ein erhöhter Sollwert der Welpen wäre damit adaptiv bzw. bei Nahrungsmangel in der Trächtigkeitsphase der niedrigere Sollwert ebenso.

Case (1978, in Flowerdew) fand, dass die Wurfgröße nur wenig die Unterschiede der postnatalen Wachstumsrate bei verschiedensten Säugern erklärt. Er fand jedoch einen positiven Zusammenhang von Geburtsgewicht und postnataler Wachstumsrate.

Stearn (1976, in Flowerdew) nahm an, dass „schwere“ Neugeborene einen Vorteil haben, wenn die Sterblichkeitsrate für Jungtiere bis zum Erreichen der Reproduktionsfähigkeit hoch ist und Ressourcen üppig und gleichmäßig verteilt sind. Dies wurde z. B. für den Wolf und den Graufuchs (*Urocyon cinereoargenteus*) belegt, die in der Studie von Case als schnellwachsende Arten eingestuft werden.

Steht eine bestimmte Energiesumme für die Reproduktion zur Verfügung, kann ein höheres Geburtsgewicht des einzelnen Welpen theoretisch durch verringerte Wurfgröße und/oder eine verlängerte Tragzeit erreicht werden.

Bei Caniden liegen die Tragzeiten für die verschiedensten Arten, unabhängig von der Körpergröße in einem engumgrenzten Raum. Die längste Tragzeit weist der Afrikanischer Wildhund mit 69 – 73 Tagen (Estes 1991, Puschmann 2004) auf, gefolgt von Indischen Wölfen mit 68 Tagen. Der viel kleinere Waldhund weist eine Tragzeit von 63 – 76 Tagen auf (Biben 1983, Puschmann 2004), der mittelgroße Rothund eine von 60 – 70 Tagen (Burton 1941, Prater 1965, Davidar 1975, Sosnovskii 1967). Die Tragzeit beim Europäischem Wolf wird mit 63 Tagen (Freund 1999, Puschmann 2004) angegeben.

Ist weder die Verlängerung der Tragzeit noch die Verringerung der Nachkommenanzahl aus anderen Gründen evolutiv adaptiv, so bleibt nur eine erhöhte Investition in die Reproduktion übrig. Geffen et al. (1996) zeigten, dass das Geburtsgewicht der Welpen unabhängig ist von der Wurfgröße. Das heißt, dass das Geburtsgewicht von Canidenwelpen großer Würfe durchschnittlich nicht geringer ist als das von kleinen Würfen. Werden viel Welpen geboren, so ist der erhöhte Energieaufwand nicht eingespart worden, indem die Neugeborenen kleiner sind. Vielmehr ist vergleichsweise relativ mehr Energie aufgewandt worden als bei kleineren Würfen, um viel Welpen mit relativ hohem Gewicht zur Welt zu bringen (Der Vorteil eines hohen Geburtsgewichtes wurde oben bereits dargestellt).

Eine optimale und ggf. überdurchschnittliche Energiezufuhr der trächtigen Hündin ist bei den großen Hundartigen extrem wichtig. Mit Ausnahme des Mähnenwolfes, der monogam lebt und nur 2-4 Welpen zur Welt bringt, leben die anderen großen Caniden (> 15 kg) im Rudel, was eine Versorgung des Muttertieres während der Trächtigkeit mittels Helfer sichert.

Geffen et al. (1996) fanden signifikante Zusammenhänge bei Caniden zwischen dem Gewicht des Muttertieres und verschiedenen Variablen (Durchschnittliches Gewicht des Neugeborenen, Gesamtgewicht des Wurfes, durchschnittliche Wurfgröße und das tägliche Energieinvestment pro Jungtier). Sie fanden jedoch keinen signifikanten Zusammenhang zwischen Wurfgröße und Gewicht des einzelnen Jungen.

Die Korrelation zwischen Gewicht des Weibchens und der Wurfgröße war sehr schwach (Geffen et al. 1996). Größere Caniden bringen damit nicht automatisch mehr Welpen zur Welt als kleinere Caniden. So werden beim Eisfuchs meist 3-5, (Puschmann 2004), lokal aber bis zu 12-15 Welpen (Strand et al. 2000) und beim Afrikanischen Wildhund bis zu 16 Welpen geboren, im Durchschnitt 10 (Schaller 1978, Frame et al. 1979, Estes 1991), beim großen Mähnenwolf dagegen nur bis zu vier. Puschmann gibt für den Wolf durchschnittlich 4-5, selten 3-13 Welpen an. Es gibt Hinweise, dass die Wurfgröße sowie das Geschlechterverhältnis von Populationsdichten der Wölfe abhängig sind (Zimen 1976).

Als pränataler Aufwand werden bei Creel und Creel (1991) Werte in Kcal je Wurf geteilt durch das Gewicht des Muttertieres in Kilogramm hoch 0,75 angegeben. Den höchsten standardisierten Wert in der Studie mit 308 hat dabei der Afrikanische Wildhund, gefolgt vom Kojoten (249), Eisfuchs (207), Rotfuchs (178), Wolf (174) dem Rothund (162) und Zwergmangusten (159). Alle dieser Arten haben Reproduktionsunterdrückung.

Die Grundstoffwechselrate korreliert stark mit Reproduktionsmechanismen der Säuger. Die Energiezufuhr wirkt sich allgemein auf die Fekundität, Tragzeit, sowie nachgeburtliches Wachstum aus (Moehlmann 1996). Durch Zufütterung im Winter konnten beim Eisfuchs größere Würfe erzeugt werden (Angerbjörn et al. 1991 in Geffen et al. 1996).

Beim Afrikanischen Wildhund sind die Energiekosten für das Austragen fünfmal höher als für Zebromangusten bezogen auf das standardisierte Körpergewicht des Weibchens (Creel und Creel 1991).

Pränatale Energieaufwendungen können nur durch die Zahl der Welpen je Wurf reguliert werden, da in größeren Würfen die Welpen nicht kleiner sind als in kleinen Würfen (Geffen et al. 1996). So wirkt sich die Nahrungszufuhr vor der Paarung positiv auf die Wurfgröße aus, da mütterliches Gewicht und Wurfgröße miteinander positiv korrelieren (Geffen et al. 1996).

Trächtige Weibchen großer Caniden sollten daher verstärkt Nahrung aufnehmen und ggf. Futter monopolisieren. Durch die Alphastellung der trächtigen Hündinnen ist dies gut machbar. Dies konnte am Rothund in der vorliegenden Studie gezeigt werden.

Das Alphaweibchen nahm dem Rüden häufig Nahrung ab oder bettelte ihn um Nahrung an. Während der Fütterung kam es zu Spannungen mit der zweiten Hündin, die von der Alphahündin ausgingen. Dies war auf den Zeitraum von Paarungszeit und Trächtigkeit beschränkt. Ansonsten wird in vielen Berichten das überaus friedliche Verhalten von Rothunden am Riss betont.

Bei Zwergmangusten hatte das jeweilige Muttertier bereits während der Trächtigkeit in größeren Gruppen signifikant mehr Zeit zur Futtersuche (Rasa 1983 in Creel und Creel 1991). Die Anwesenheit von potenziellen Helfern wirkt sich damit auch indirekt (ohne Fütterung des trächtigen Weibchens) positiv auf die Energieaufnahme der trächtigen Weibchen aus.

Bei mehr Welpen steigt entsprechend auch das postnatale Investment, das zu leisten ist.

Die Kosten für die Milchproduktion können bei Säugern weit höher sein als die vorgeburtlichen (König 1997). Je länger die nachgeburtliche Abhängigkeit besteht, desto höher sind die Kosten insgesamt. Je mehr Helfer zur Ernährung beitragen, desto stärker könnte das postnatale Wachstum erfolgen auch wenn viel Junge da sind.

Den höchsten standardisierten Wert in der Studie von Creel und Creel 1991 bei der nachgeburtlichen Investition (in Gewichtszunahme in Gramm pro Tag geteilt durch das Gewicht der Hündin in Kilogramm) weist der Wolf (67,3) auf, gefolgt vom Rothund (41,6), Kojoten (35,0) und dem Rotfuchs (30,3). Alle dieser Arten haben Reproduktionsunterdrückung. Ihre Kosten sind höher als bei Arten ohne Unterdrückung selbst dann, wenn sie über kürzere Zeiträume das Investment leisten als die anderen Arten. Bei Zwergmangusten korreliert die tägliche Gewichtszunahme positiv mit der Anzahl der Helfer. Paare schaffen es meist nicht, Junge großzuziehen.

Die Welpen von Rothunden und Afrikanischen Wildhunden (Moehlmann 1986) werden auf einem relativ frühen Entwicklungsstadium geboren. Für Afrikanische Wildhunde wird eine Abhängigkeit der Jungen von den Adulttieren mit 12 - 14 Monaten angegeben (Estes 1997). Das postnatale Investment ist damit länger zu entrichten als z. B. bei Arten mit kleineren Weibchen (Eisfuchs *Alopex lagopus*, Rotfuchs *Vulpes vulpes*, Kitfuchs *Vulpes macrotis* und Löffelhund *Otocyon megalotis*), die relativ weit entwickelte Welpen zur Welt bringen und bei denen kaum väterliches Investment nötig ist.

Beim Afrikanischen Wildhund ist ein hohes Maß an postnatalen Investment nötig (Frame et al. 1979). Aufgrund der Jagdweise und der wehrhaften Beute sind die Jungen lange vom Jagderfolg der Rudelmitglieder abhängig, was die Zeit der Abhängigkeit verlängert gegenüber Arten, bei denen die einzelnen Jungen frühzeitig selbst erfolgreich jagen können und allein überleben. Dasselbe dürfte für den Rothund zutreffen.

Insgesamt zeigt sich, dass bei den carnivoren Arten Reproduktionsunterdrückung gefunden wurde, bei denen die Reproduktion prä- und postnatal höchst kostspielig ist. Der Rothund gehört eindeutig dazu.

Wenn Helfen zur Pflicht wird

Bei den größeren Caniden ist ein Investment tendenziell von mehreren Individuen zu leisten. Mit dem Anteil, den das Vatertier beiträgt und beitragen muss, steigt auch die Intoleranz der Weibchen, ihr Männchen mit anderen Weibchen zu teilen. Polygynie wird unwahrscheinlich, die Konkurrenz um Männchen steigt. Sowohl beim Wolf als auch beim Afrikanischen Wildhund zeigte sich, dass die Rüden mehr Futter zu den Welpen bringen als die Hündinnen (Malcom 1980; Fentress und Ryon 1982 in Moehlman 1996). In der vorliegenden Arbeit trug der Rothundrüde den Welpen ebenfalls häufiger Futter als die beiden Weibchen in allen Reproduktionsjahren zu.

Dass das obligate Investment der Vatertiere zu einer obligaten Monogamie führen kann, zeigt sich am Mähnenwolf. Er ist als Außenseiter unter den großen Caniden zu sehen. Er lebt monogam, jagt allein und zieht pro Wurf ein bis zwei, maximal vier Junge ohne allopärentale Helfer auf. Auch hier leistet der Rüde einen hohen Investmentanteil (Bartmann und Nordhoff 1984, Veado 1997, Maisch 2000). Polygynie ist deshalb kaum möglich. Durch das Erbeuten von Kleintieren und Sammeln von Früchten wären größere Würfe wahrscheinlich nicht zu ernähren. Der Mähnenwolf lebt in einer kooperativen Monogamie. Durch sein Elterninvestment gewinnt der Rüde mehr als er durch multiple Verpaarungen mit verschiedenen Weibchen ohne anschließende Aufzuchtshilfe erreichen könnte (Voland 1993).

Aus der Einbindung der Männchens in die Aufzucht unter gleichzeitiger Konkurrenz unter Weibchen sollte das Geschlechterverhältnis in Rudeln großer Caniden zu den Männchen hin verschoben sein, diese als Helfer im Rudel verbleiben und vermehrt Weibchen emigrieren (Moehlman 1996). Dies wurde am Afrikanischen Wildhund gezeigt (Frame und Frame 1976, Frame et al. 1979, Malcom und Marten 1982). Auch bei Rudeln des Äthiopischen Wolfs wird dies beobachtet (Sillero-Zubiri in Venkataraman 1998).

Für den Rothund wird aus dem Freiland dieselbe Tendenz erwähnt (Venkataraman 1998). Johnsingh (1982) gibt ein Geschlechterverhältnis von 2:1 an. Auch in anderen Rudeln in Indien sind mehr Rüden als Hündinnen vorhanden (Durbin, pers. Mitteilung).

Ein unterschiedliches Geschlechterverhältnis im Rudel kann nicht nur durch geschlechtsspezifische Emigration auftreten. Auch ein bei der Geburt verschiedener Anteil am Wurf oder ein 1:1 Relation bei der Geburt mit erhöhter Sterblichkeit eines Geschlechts wäre denkbar (Siblizid, erhöhter Energiebedarf von männlichen Welpen bewirkt bei schlechter Ernährungslage ggf. überdurchschnittlich mehr toten männlichen Nachwuchs etc.).

Es ist auch denkbar, dass die Weibchen, die genetisch bedingt mehr männlichen Nachwuchs produzieren, einen Vorteil haben: Der männliche Nachwuchs bleibt ihnen als Helfer (unter Emigration der Weibchen) und sie können dadurch mehr Nachwuchs aufziehen. Bei den großen rudellebenden Caniden, bei denen das Verhältnis zu den Männchen hin im Rudel verschoben ist, sollten dann ggf. mehr männliche als weibliche Welpen geboren werden. Hinweise darauf gibt eine Studie über Rotfüchse. Sie haben mehr Weibchen als Männchen in den residenten Gruppen. Helfer sind meist weiblich. Die Relation der geborenen Fuchswelpen ist zu den Weibchen hin verschoben. (Layne und McKeon 1956 in Geffen et al. 1996).

Bei Tüpfelhyänen bleibt der weibliche Nachwuchs in der Gruppe, der männliche wandert ab. Allgemein hat der Nachwuchs des ranghöchsten Weibchens mehr zu fressen und einen höheren Rang als andere. Es ist deshalb hier für dominante Weibchen adaptiv, männlichen Nachwuchs zu bekommen. Dieser könnte aufgrund seiner Stärke und Ranghöhe sehr wahrscheinlich einmal mit mehreren Weibchen Junge zeugen und dadurch mehr

Nachwuchs haben, als ein einzelnes Weibchen je aufziehen kann. (Da Männchen bei Tüpfelhyänen bei der Jungenaufzucht keine Rolle spielen, können sie ihre Fitness maximieren, indem sie sich mit möglichst vielen Weibchen paaren. Dagegen gewinnt eine weibliche Tüpfelhyäne nicht mehr Nachwuchs (und auch keine Helfer), wenn sie sich mit mehreren Männchen verpaart.

Über das Geschlechterverhältnis beim Rothund bei der Geburt ist nichts bekannt.

In der vorliegenden Studie wurden zwei Geburten aufgezeichnet. Im ersten Wurf 2002 verstarben zwei Welpen unbekanntes Geschlechts, der überlebende dritte Welpen war männlich. Bei Geburt 2004 wurden 4,25 Welpen geboren, 4,2 Welpen überlebten, die Jungen unbekanntes Geschlechts starben am Tag der Geburt. 2003 erfolgte die Geburt in einer nicht einsehbaren Höhle. Das Geschlechterverhältnis der Welpen bei der Kontrolle am 14. Tag war 4,3. Aufgrund der hohen Verluste nach der Geburt bereits innerhalb der ersten Nacht und den Verzehr der toten Welpen bereits vor einer möglichen Kontrolle durch Zoopersonal, sind durch die Angaben des Geschlechterverhältnissen bei Wurfkontrollen im Zoo keine eindeutigen Rückschlüsse auf das Geburtsverhältnis bzw. unterschiedliche energetische Ansprüche der verschiedenen Geschlechter möglich. In den Zoos weltweit wurden von 1995 bis 2004 144,117, 35 Welpen als geboren gemeldet. Da nicht davon auszugehen ist, dass alle 35 Welpen unbekanntes Geschlechts weiblich waren, zeigt sich auch hier ein leichter Überhang an Rüden. Im Freiland könnte jedoch die Ernährungslage das Geschlechterverhältnis der Welpen prä- oder postnatal verändern, wenn die Geschlechter verschiedene energetische Bedürfnisse zum Aufwachsen haben.

Ist es energetisch teurer, Männchen auf zuziehen, so kann bei schlechter Ernährungslage das Verhältnis zu den Weibchen verschoben werden. Andersherum werden mehr männliche Welpen geboren bzw. überleben mehr in Zeiten mit reichem Nahrungsvorkommen. Die Weibchen könnten dazu bereits intrauterin gestellt werden. So bringen unter Diät lebende Goldhamsterweibchen mehr weibliche Junge zur Welt als männliche (Labov et al. in Geffen et al. 1996).

Beim Afrikanischen Wildhund ist das Geschlecht der Welpen zu den Männchen verschoben (Malcom und Marten 1982). Bei Frame et al. (1979) waren 59 % der Welpen in Afrika im Alter von bis zu vier Wochen männlich. Dagegen waren 75 % der Tiere, die älter als fünf Jahre waren, Rüden. Dies spricht für unterschiedliche Überlebensraten der Geschlechter. In Zoos waren nach dem internationalen Zuchtbuch von 1965 – 1977 56 % der zoogeborenen Welpen des Afrikanischen Wildhundes männlich (Malcom und Marten 1982). Da die Rüden meist im Rudel bleiben, während die Weibchen emigrieren, verbleiben sie als Helfer für die nächste Aufzucht.

3.4 Sind Helfer wirklich hilfreich?

Unter den Caniden gibt es verschiedene Helfersysteme. So gibt es mit den Nachkommen verwandte (primäre Helfer nach Voland 1993) aber auch nicht verwandte Helfer (sekundäre Helfer nach Voland 1993) beiderlei Geschlechts. Ob die Helfer geschlechtsreif sind, hängt von dem Alter ab, in dem Vertreter der Art geschlechtsreif werden bzw. dem Alter, in dem sie normalerweise das Rudel verlassen.

Bei Wölfen (Fox 1975) und wohl auch beim Rothund (diese Studie, Ludwig pers. Mitteilung) sind die Tiere als Einjährige nicht voll körperlich ausgereift und reproduzieren nicht. Sie stehen damit als Helfer zur Verfügung für die nächste Aufzucht, ohne Konkurrenten darzustellen.

Kooperation innerhalb ein und derselben Art beinhaltet meist eine Form von Reziprozität (McFarland 1999). Verhalten sich Helfer und Muttertier gegenseitig altruistisch, gewinnen beide an direkter Fitness. Hüten beispielsweise Muttertiere abwechselnd alle Jungen, so

dass ein Weibchen auf Futtersuche gehen kann sind ihre Jungen durch die anderen Mütter trotzdem versorgt.

Leistet der Helfer Fürsorge, ohne dass er vom Muttertier einen Ausgleich dafür erhält, gewinnt das Muttertier an direkter Fitness, der Helfer dagegen verliert (da er sich selbst nicht fortpflanzt) und kann nur indirekte Fitness gewinnen, wenn er mit den Jungen verwandt ist.

Als weitere Möglichkeit gewinnt weder der Helfer noch das Muttertier durch den Helfer am Nest. Dies gilt für Helfer, die nichts zum Erfolg der Aufzucht beitragen und aus anderen Gründen anwesend sind. Schadet der Helfer den Jungen (Infantizid), gewinnt er selbst zukünftig an direkter Fitness, wenn er im Anschluss daran mit einem Partner des Zuchtpaares eine Bindung eingeht (McFarland 1999).

Verschiedenen Faktoren beeinflussen Verbleibrate, Geschlechterverhältnis und Alter der Helfer in der Gruppe. Ggf. bleiben die Tiere nicht im Rudel um zu helfen, sondern weil die individuellen Kosten (Konkurrenz um Nahrung, Territorien etc.) für die Emigration zu diesem Zeitpunkt zu hoch sind. So fand Lamprecht (1981) einen starken Zusammenhang zwischen verspätetem Abwandern (Gruppengröße), Territoriumgröße und der Anzahl der Weißwedelhirsche im Winter. Bekoff und Wells (1982) fanden ebenfalls in Gegenden mit reichem Nahrungsvorkommen größere Kojoten-Gruppen, die Abwanderung war verzögert. Die Sterblichkeit abgewanderter Jährlinge war dabei höher als diejenigen, die als Helfer in der Familie verblieben waren. Die Kosten des Abwanderns sind beim Kitfuchs sehr hoch, mehr als 60 % der abgewanderten Tiere stirbt innerhalb der ersten zehn Tage und keines der emigrierten, wohl aber die gebliebenen Weibchen reproduzierte im nächsten Jahr (Koopmann, Cypher und Scrivner 2000).

Auch ist es möglicherweise einfacher einmal die Alphaposition im eigenen Rudel einzunehmen, als selbst einen Partner zu finden und ein neues Rudel zu bilden oder in ein bestehendes integriert zu werden. Wie zuvor gezeigt sollten ehemalige Rudelmitglieder (mit Ausnahme der Ex-Alphatiere) leichter aufgenommen werden als fremde.

Bei Wölfen im Banff Nationalpark kam ein emigriertes Weibchen sofort ins Rudel zurück, als die Alphahündin verstorben war. Diese Wölfin begann zu laktieren und zog den wenige Wochen alten Wurf der toten Alphahündin auf. Sie übernahm damit auch die vakante Alphaposition (Bloch, persönliche Mitteilung).

Es kehrte eine junge Kitfuchsin nach dem Tod ihrer Mutter zu deren Welpen zurück und zog sie auf. Sie erbt damit auch das Revier. Dies wurde auch an Polarfüchsen beobachtet: Nach dem Tod ihrer Mutter adoptierte ihre Tochter den Welpen, säuberte und bewachte ihn und übernahm allgemein den Platz ihrer Mutter in der Gruppe (Kullberg und Angerbjörn 1992). Bei Polarfüchsen in Gehegen pflanzte sich nur das dominante Weibchen fort. Als dieses bei der Aufzucht starb, kam ihre dominante Tochter, nicht jedoch die ihr subordinierte weitere Fähe, sofort in Hitze (Kullberg und Angerbjörn 1992). Auch nicht verwandte Helfer können über diesen Weg gewinnen, indem sie dadurch eine Position erwerben.

Bei Vogelarten konnte nachgewiesen werden, dass durch die Mithilfe eine Bindung zum brütenden Elterntier aufgebaut wurde und der nicht verwandte Helfer erhöhte Chancen hatte, im nächsten Jahr mit diesem Tier zu brüten (Emlen 1989).

Beim Afrikanischen Wildhund halfen Rüden bei der Aufzucht von Welpen des Alphapaares, mit denen sie nicht verwandt waren. Nach dem Tod des Alpharüden übernahm eines dieser Männchen die Alphaposition (McNutt 1996 b).

Auch bei anderen Wildhundrudeln in Afrika kam es nicht zum Infantizid, wenn beispielsweise neue Weibchen in ein Rudel einwanderten, das nur aus Rüden und Welpen bestand (McNutt 1996 b). Sie zogen die Welpen mit auf. Später wiederum halfen die ehemaligen Welpen, die Jungen des neuen Alphaweibchens aufzuziehen.

Da größere Rudel besser ihre Beute gegen Konkurrenz verteidigen können, wäre es auch adaptiv für kleine Rudeln, Welpen zu adoptieren oder Helfer aufzunehmen, um auf eine größere Gruppengröße zu kommen. Beim Afrikanischen Wildhund behält bei innerartlichen Auseinandersetzungen das größere Rudel die Beute (Creel und Creel 1995). Auch bei Kojoten wirkt sich die Gruppengröße positiv auf die Verteidigung von Kadavern aus (Bowen 1981). Gemeinsam kann allgemein eine Beute besser verteidigt werden (Macdonald 1983). Ausreichend Nahrung besorgen zu können ist wiederum für die Ernährung von Welpen extrem wichtig.

Was können Helfer und Eltern leisten?

Indirekte Investments sind der Schutz des trächtigen Weibchens (und später der Welpen) und die Versorgung von ihr durch Futter während Trächtigkeit und Laktation (König 1997). Mögliches direktes Investment sind Säugen, Füttern, Säubern und Wärmen der Jungtiere. Als Helfer werden alle Individuen verstanden, die bei der Aufzucht helfen und nicht die genetischen Eltern sind. Mithilfe durch das Vater- und Muttertier wird als Elterninvestment bezeichnet.

Gittleman (1985 und 1987 in Creel und Creel 1991) zeigte, dass bei Carnivoren, die gemeinsame Aufzucht oder eine durch beide Elternteile zeigen, höhere Geburtsgewichte je Wurf und höhere Wachstumsraten erreicht werden als bei Arten mit nur mütterlicher Aufzucht. Dies bedeutete nicht nur, dass Helfer sich positiv auf die Aufzucht auswirken, sondern bereits während der Trächtigkeitsphase positiven Einfluss (höheres Geburtsgewicht) haben. Der pränatalen Versorgung des Muttertieres kommt damit ein hoher Stellenwert zu.

Die Vorteile für das Individuum, wenn es im Rudel bleibt statt abzuwandern wurden zu Beginn erörtert. So kann ein Helfer aus individuellen Kosten-Nutzen Gründen im Verband verbleiben und seine Mithilfe bei der Aufzucht ist Konsequenz und nicht Ursache für die ausbleibende oder verspätete Emigration.

Die Vorteile für das Muttertier und den Nachwuchs werden im Folgenden erörtert.

Bei Zwergmangusten erhöhen Helfer die Überlebensrate der bis zu einjährigen Nachkommen (Rood in Waser 1996).

Bei Goldschakalen hat das Vatertier einen Anteil an der Fürsorge. Er versorgt das trächtige Weibchen mit Nahrung und später auch den Wurf. Weitere Helfer, Nachkommen vom Vorjahr, versorgen Muttertier und Wurf (Feddersen-Petersen 2000). Beim Goldschakal ist ein signifikanter positiver Einfluss der Anzahl erwachsener Tier auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Welpen gegeben (Moehlman 1986).

Beim Schabrackenschakal sind der Vater und Helfer für das Bewachen und das Füttern von Welpen und Muttertier zuständig. Das Vorhandensein der Helfer wirkte sich signifikant auf die Überlebenswahrscheinlichkeit der Welpen aus (Moehlmann 1986). Nach Moehlmann haben Paare ohne Helfer nur durchschnittlich einen überlebenden Welpen und auch erfahrene Paare verlieren ganze Würfe. Beim Rotfuchs übernahmen weibliche Helfer die Welpenpflege, als das Muttertier dazu aufgrund einer Verletzung zeitlich begrenzt nicht in der Lage war. Dadurch überlebten die Jungen (Macdonald 1979).

Wenn das Weibchen ihr Männchen zur Aufzucht braucht, und der Nachwuchs nur überlebt, wenn das Vatertier mithilft, wird Polygynie unmöglich. Monogamie wird dann von beiden angestrebt. Bei Mähnenwölfen trägt der Rüde der Fähe und den Welpen Nahrung zu. Wie wichtig seine Mithilfe ist, zeigt sich bei einer Haltung im Zoo. Bei Paaren, bei denen das Vatertier zur Geburt abgetrennt worden war und erst ab der 7.-12.

Woche wieder dazu gelassen wurde, ruhte die Muttertiere nach dem Zusammenlassen häufiger, während die Rüden aktiver waren als während der Isolation. Sie übernahmen eindeutig einen Teil der Fürsorge (Bestelmeyer 1999). Mähnenwolfjunge, die von beiden Elterntieren und nicht nur vom Weibchen aufgezogen werden, haben eine höhere Überlebenschance im ersten halben Jahr (Bestelmeyer 1999).

Monogamie als Fortpflanzungssystem bei Paaren würde auf gleiche Geschlechterverteilung bei Helfern selektionieren bzw. auf eine gleichverteilte Abwanderung (Moehlman 1996). Die Verteidigung des Territoriums würde geschlechtsspezifisch durchgeführt. Das Weibchen geht gegen einwandernde Weibchen vor, der Rüde entsprechend gegen Geschlechtsgenossen. Dies ist für den Goldschakal belegt: Jährlinge helfen beim Vertreiben von geschlechtsgleichen fremden Artgenossen aus dem Territorium (Estes 1991). Auch beim Äthiopischen Wolf gehen Adulttiere und andere Rudelmitglieder jeweils gegen fremde Geschlechtsgenossen vor (Sillero-Zubiri und Macdonald 1998).

Ändert sich das Investmentverhältnis, kann z. B. das Weibchen mehr leisten, da Nahrung im Überfluss vorhanden ist, wird der benötigte Anteil vom Männchen geringer. Es sollten sich unter diesen Bedingungen polygyne Gruppen bilden. Dies ist für Schabrackenschakale nachgewiesen. Auch Polarfüchse leben teils monogam, teils monogam mit Helfern, aber auch polygyn. Letzteres ist in Zeiten von hohen Nagerdichten der Fall (Strand et al. 2000). Die Polarfüchse brauchen weniger Zeit und haben mehr Beute in Zeiten des Lemmingüberflusses. Damit sinkt der Anteil bzw. Aufwand des Männchens und es kann mehrere Würfe aufziehen bzw. die Weibchen schaffen es ohne ihn.

Auch bei Rotfüchsen gibt es monogame Paare, und Paare mit weiblichen, nicht reproduzierenden Helfern. Diese füttern, säubern, bewachen die Jungen der dominanten Fähe und spielen mit ihnen (Macdonald 1979). Selten werfen auch zwei Fähen. Fähen können auch ohne die Mithilfe des Rüden erfolgreich aufziehen.

Helfersysteme bei solitär jagenden Caniden

Können Einzeltiere genügend Nahrung erbeuten und wechseln sich die „Welpensitter“ ab, so dass jeder genügend Zeit für seinen Nahrungserwerb hat, ist Helfen auch bei solitären Jägern möglich. Dann ist auch ein Versorgen der daheimgebliebenen Helfer und der Mutter nicht nötig. So gehen Zwergmangusten allein auf Jagd und lassen ihre Jungen in der Obhut von anderen Gruppenmitgliedern (Rasa 1972).

Somit können auch Jäger relativ kleiner Beute (Insekten, Mäuse etc.) ein Helfersystem aufweisen, da jeder abwechselnd jagt und nicht die Beute über weite Strecken heimgetragen werden muss, um die Mutter und Helfer zu versorgen.

Das Investment kann damit auf Bewachen, Allosäugen oder Wärmen beschränkt sein, bzw. auf das Zutragen von Nahrung ausschließlich zu den Jungen. Das Muttertier sorgt für sich selbst. Da das Investment des Vattertieres nicht unbedingt benötigt wird, sollten diese Arten zu mehr Weibchen tendieren, zu multiplen Würfen und zur Emigration von Männchen. Dies ist beim Löffelhund und beim Rotfuchs tendenziell der Fall (Kullberg und Angerbjörn 1992). Auch Eisfüchse zeigen diese Zusammensetzung der Familien. Sie weisen weibliche Helfer auf, die aus nicht reproduzierenden Nachkommen bestehen. Beim Rotfuchs gibt es in den Gruppen mehr Weibchen als Männchen. Meist pflanzt sich nur die dominante Fähe erfolgreich fort, selten noch ein weiteres Weibchen. Die Helfer bei der Aufzucht sind weiblich.

Ein Extrem stellen lokale Eisfuchspopulationen dar. Diese haben neben dem Zuchtpaar noch weibliche Helfer. Durch die periodisch auftretende Massenvermehrung von Lemmingsen haben die Eisfüchse ein überwältigendes Nahrungsangebot. Diese lokalen Gruppen haben dann zu dieser Zeit durchschnittliche Wurfgrößen von 10 Welpen. Dies ist

weit mehr, als die Gesamtpopulation aufweist und mehr als vergleichbar große Arten (Hersteinsson 1984 in Moehlman 1996). Auffallend ist, dass die Zahl der pro Jahr geborenen Welpen in dieser Lokalpopulation sich nicht signifikant unterschied. Die Zahl der überlebenden Welpen je Jahr war jedoch an das Nahrungsangebot der Lemminge positiv gekoppelt (Macpherson 1996 in Moehlman 1996).

Dies deutet auf eine genetische Fixierung auf hohe Wurfgrößen hin, da der Ernährungszustand der Fähen ggf. in der Tragzeit vor dem Anwachsen der Lemmingpopulation nicht unbedingt überdurchschnittlich ist. Die Ernährungslage hat damit ggf. keine direkte Auswirkung auf die Anzahl der Ovulationen und damit der Wurfgröße bei der Geburt (jedoch auf die Überlebensrate). Eisfuchse haben zudem doppelt so viel Zitzen wie andere Caniden derselben Größe (Ewer 1973).

Helfersystem bei Arten, die je nach Situation solitär oder in Gruppen jagen

Die vorliegenden Sozialsysteme bei Caniden sind sehr variabel. So gibt es darunter Arten, die solitär und kooperativ jagen, bei denen jedoch das väterliche Investment entscheidend für das Überleben der Welpen ist. Zudem sind meist weitere Helfer bei der Aufzucht vorhanden. Dies trifft auf den Schabrackenschakal und den Goldschakal (*Canis aureus*) zu. Beide Arten sind mittelgroß und monogam.

Schabrackenschakale bringen verhältnismäßig viel Junge zur Welt, die zudem über vier Monate lang von den erwachsenen Tieren völlig abhängig sind. Das Geschlechterverhältnis unter den Helfern beim Schabrackenschakal beträgt 1:1 (Moehlmann 1996). Der Verlust des Männchens kann zum Tod des Wurfes führen.

Waren bei Schabrackenschakalen Helfer vorhanden, so ruhte das Muttertier länger und das Vatertier verbrachte mehr Zeit mit der Nahrungssuche. In der Studie waren die Welpen zu 90 % unter Bewachung und konnten deshalb sehr viel spielen und explorieren, die Würfe ohne Helfer waren dagegen zu 40 % allein (Estes 1991). Beim Schabrackenschakal bringen 1,1 Adulttiere 1,3 Welpen bis zur 14. Woche durch, Paare mit einem Helfer 3,3, und Paare mit zwei Helfer durchschnittlich 4 und ein Paar mit drei Helfer hatte sechs überlebende Welpen (Estes 1991). Dabei spielte die Beutehäufigkeit keine Rolle. Ein Paar, das im Vorjahr mit einem Helfer vier Junge aufgezogen hatte, verlor im nächsten Jahr ohne Helfer alle fünf Welpen (Estes 1991). Helfer förderten durch Bewachen und Füttern die Aufzucht unter gleichzeitiger Entlastung der Elterntiere maßgeblich.

Beim Goldschakal waren bei acht Würfen in sechs Fällen neben den Elterntieren auch Jährlinge als Helfer anwesend (Estes 1991). Bei Goldschakalen bleiben Jährlinge als Wächter zurück, wenn das Elternpaar auf Nahrungssuche geht. Dies ermöglicht einmal, dass das Paar überhaupt zu zweit jagen gehen kann (was nachweislich den Jagderfolg erhöht) und zum anderen sind die Welpen besser geschützt (Estes 1991).

Beim Goldschakal erfolgen die meisten Geburten zur Zeit, wenn Gazellen und wenig später Gnus kalben. Nicht nur die Jungen, sondern vor allem die Nachgeburten der Antilopen, sind zu der Zeit einfache und im Überfluss vorhandene Beute für Goldschakale, so dass in diesem Fall auch ohne Helfer aufgezogen werden könnte (Estes 1991).

Bei Kojoten fanden Bekoff und Wells (1982) dagegen keinen Zusammenhang mit der Überlebensrate der Welpen und dem allgemeinen Vorhandensein von Helfern, jedoch mit der Anwesenheit von Kojoten, die bei der Höhle blieben. Die Helfer verringerten beispielsweise nicht die Anwesenheitszeit der Mutter bei den Welpen und fütterten nur vereinzelt die Welpen, sie spielten aber eine Rolle beim Bewachen der Welpen vor Prädatoren, in der territorialen Verteidigung sowie beim Verteidigen von Elchkadavern. Paarweise aufziehenden Kojoten gelang es dagegen nicht, ein Territorium zu verteidigen.

Helfersysteme bei rudeljagenden Caniden

Allgemein sind die großen Caniden Wolf, Rothund und Afrikanischer Wildhund erst mit ca. zwei Jahren geschlechtsreif. Bis dahin stellen sie als Helfer im Rudel potentiell keine reproduktiven Konkurrenten für das Alphapaar dar. Im Alter von einem Jahr sind sie jedoch bereits vollwertige Mitglieder in der Jagdgemeinschaft.

Es zeigt sich in dieser Studie, dass Rothunde im Zoo von Aufzucht zu Aufzucht ruhiger agieren. Dies mag einerseits mit der zunehmenden Erfahrung zu tun haben.

Andererseits sind im nächsten Jahr dann Helfer vorhanden, die wie oben gezeigt, die verschiedensten Aufgaben übernehmen und die Eltern, besonders das laktierende Weibchen direkt oder indirekt entlasten.

Auch in Münster waren 2001 die Elterntiere trotz massiven Bauarbeiten im Nachbargehege, wesentlich ruhiger als bei der Erstgeburt 2000 (Fels 2001). Auch dort zeigte sich, dass der bzw. die Helfer mehr indirektes Fürsorgeverhalten (wie Ernährung der Mutter, Bewachen der Höhle) als direktes Investment leisteten (Fels 2001 bis 2004).

Nach Ludwig (2004) ziehen Rothundrudel mit Helfern erfolgreicher auf als Rudel ohne Helfer. Eine allein aufziehende Rothündin verlor 60 % ihrer Welpen wahrscheinlich weil sie nicht regelmäßig und ausreichend für Nahrung und Schutz sorgen konnte (Johnsingh 1982). Inverarity erschoss einen Rüden und Tage später die zugehörige Hündin in unmittelbarer Nähe der Höhle mit fünf Welpen. Beide Adulttiere hatten nichts im Magen oder Darm. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, dass der Rüde bei der Höhle geblieben war und beide nicht in der Lage waren, erfolgreich zu jagen. Weitere Rudelmitglieder gab es nicht. Auch Venkataraman (1998) berichtet von einem Paar, dass seine drei Welpen verlor.

Beim Afrikanischen Wildhund gibt es eine positive, jedoch nicht signifikante Korrelation zwischen der Anzahl adulter Helfer und der Überlebensrate der Welpen in den ersten zwölf Monaten (Malcom und Marten 1982). In der Studie waren jedoch auch Todesursachen von Welpen einbezogen, die helferunabhängig sind, wie Seuchen oder Ertrinken. Möglicherweise ist deshalb der positive Einfluss von Helfern auf die Sterblichkeit der Welpen höher, wenn man diese Todesfälle herausnimmt

Rudel unter elf Tieren hatten keine Welpen bei sich (Schaller 1972 in Estes 1991). Bei *Lycaon* bleiben nur dann Wächter zurück, wenn das Rudel groß genug ist und auf einen Jäger verzichten kann. Die Chancen, dass zwei bis drei Afrikanische Wildhunde Welpen aufziehen können, liegt bei ca. 10 %, die Schwelle liegt bei fünf bis sechs Hunden, zehn und mehr können bis zu 17 Welpen aufziehen (Rasmussen, persönliche Mitteilung). Die minimale selbsterhaltende Rudelgröße wäre damit relativ hoch. Afrikanische Wildhunde wären damit auf Helfer bei der Aufzucht angewiesen. Ein Hinweis darauf geben die relativ häufig vorkommenden Immigrationen von Tieren zu bestehenden Rudeln. Auch blutsfremde Jungtiere werden adoptiert und großgezogen (McNutt 1996 b).

Die kooperative Jagd und die gemeinsame Verteidigung von Beute können sich positiv auf das Investment auswirken ((Ewer 1973 , Kleiman und Eisenberg 1973 , Lamprecht 1981)).

Wenn das gemeinsame Jagen nicht mit der Aufzucht gekoppelt ist, ist eine Tendenz zu kleineren Würfen zu beobachten (Moehlmann 1996). So jagen Grauwölfe im Winter kooperativ, sie trennen sich jedoch im Frühjahr in kleinere Einheiten auf und jagen kleinere Beute (Mech 1970 in Moehlman 1996).

Normalerweise besteht ein Wolfsrudel aus dem Alphapaar und dessen Nachkommen (Kleiman und Eisenberg 1973, Macdonald 1983). Dies wurde auch genetisch an mehreren Rudeln bestätigt (Gompper und Wayne 1996). Einige Wolfsrudel enthalten jedoch auch nicht mit dem Alphapaar verwandte Tiere, was durch genetische Untersuchungen belegt ist

(Gompper und Wayne 1996). Die Wolfsjungen verbleiben im Rudel über die Geschlechtsreife hinaus. Sie helfen bei der Aufzucht mit. Die Anzahl der geborenen Welpen liegt durchschnittlich unterhalb der Wurfgrößen vom Afrikanischen und Asiatischen Wildhund. Bei Wolfsrudeln auf Isle Royal waren Rudel unter fünf Tieren nicht in der Lage, Welpen aufzuziehen bzw. es wurden keine geboren. Die Beutetiere sind dort so groß, dass Einzeltiere nur von übriggelassenen Resten anderer Rudel leben können (Jordan in Zimen 1976).

Je höher der Anteil des Investments, den Helfer bzw. die Vätertiere zu leisten haben, desto mehr ist die Mithilfe des Rüden und der Helfer obligat. Der Punkt, an dem ohne Helfer eine Aufzucht durchschnittlich nicht mehr möglich ist, ist heute unter Berücksichtigung der obigen Punkte offensichtlich bei Zwergmangusten (Creel und Creel 1991), beim Afrikanischen Wildhund (Malcom und Marten 1982) und auch beim Rothund erreicht. Dies heißt nicht, dass Wildhunde als Paar überhaupt nicht aufziehen können, sondern dass ihre Erfolgsrate durchschnittlich dabei sehr viel schlechter ist und ggf. über Jahre gar keine Aufzucht stattfindet oder nur einzelne, wenige Welpen überleben. Bei einem extrem üppigen Angebot an Nahrung (z. B. im Zoo) oder bei sehr erfahrenen Elterntieren mögen die Chancen einer Aufzucht durch ein Paar besser aussehen. Die durchschnittliche, erfolgreiche Reproduktionsrate sollte jedoch unterhalb der von Aufzuchten mittels Helfern liegen.

Fazit: Hohe prä- und postnatale Kosten sind allgemein die Ursache für den Bedarf an Helfern beim Rothund und damit des Lebens im Rudel.

3.5 Reproduktionsunterdrückung im Rudel

Sind in einem Rudel viele Helfer vorhanden, so steigt die Gefahr, dass diese versuchen, selbst zu reproduzieren. Damit würde sich das Investment der Helfer auf mehrere Jungen verteilen und ggf. kein Welpen aufgezogen werden können. Das dominante Paar sollte deshalb die jeweiligen Geschlechtsgegnossen an der Fortpflanzung hindern, wenn sie zu einer Art gehören, die enorm hohe prä- und postnatale Kosten haben und bei denen eine Aufzucht ohne Helfer mit Fitnessseinbußen für sie verknüpft ist.

Grundsätzlich kann die Fortpflanzung von mehreren Tieren in einer Gruppe auf verschiedenen Wegen unterdrückt werden. Dies geschieht einmal über Mechanismen, die in den Artgenossen das Heranreifen von Spermien oder Eiern unterdrücken. Proximat kann dies durch Stress verursacht werden oder durch Pheromone. Beides wirkt sich über das endokrine System auf die körperliche Hormonproduktion aus. Diese Tiere sind dann in dem Zeitraum nicht fertil.

Beim Waldhund zeigten junge Weibchen, die allein oder noch bei den Eltern lebten, keinen Östrus. Vom Rudel getrennt, wurden sie innerhalb von vier Wochen läufig, wenn sie allein mit einem Männchen zusammen gehalten wurden (Porton et al. 1987).

In vielen sozial lebenden Säugergruppen kommen jedoch alle geschlechtsreifen Weibchen in Östrus. Stress und damit erhöhte Glucocorticoidwerte bei den subordinierten Weibchen können jedoch zur Termination der Trächtigkeit führen. Dies ist z. B. beim Alpenmurmeltier *Marmota marmota* nachgewiesen. Bei ihm nehmen während der Trächtigkeit die aggressiven Auseinandersetzungen ausgehend vom dominanten Weibchen

so stark zu, dass alle anderen trächtigen Weibchen in der Gruppe ihre Jungtiere verlieren (Hackländer, Möstl und Arnold 2002) und nur das dominante Weibchen Jungtier erfolgreich aufzieht.

Bei Wölfen, in deren Rudel starke Spannungen herrschen, kommt es trotz Deckakten stressbedingt zu keiner Geburt von Welpen (Zimen 2000). Je mehr Aggressionen Wölfe erfuhren und je weniger Sexualverhalten (Paarungsvorspielverhalten, Paarungsaufforderung etc.) an sie adressiert wurde, desto weniger waren sie in der Lage zu kopulieren (Seal et al. 1987 in Moehlmann 1996). Gleichzeitig zeigten solche Weibchen geringere Progesteron- und Cortisolwerte vor dem Östrus und eine kürzere Ausflussphase im Östrus. Alle geschlechtsreifen Wölfinnen ovulierten jedoch im normalen Zyklus.

Reproduktionsunterdrückung ist auch durch eine Verhinderung der Kopulation das Ziel zu erreichen. Dies ist jedoch nur möglich, wenn eine Detektion des Fortpflanzungszustandes (Östrus) erreicht werden kann. Dadurch erfährt das Alphatier, wann der Zeitpunkt zur Verhinderung da ist. Die Verhinderung von Kopulationen setzte damit fast ständige Anwesenheit der Rudelmitglieder in nahem Umkreis zur Paarungszeit voraus. Durch Abspaltung von Kleingruppen oder Paaren während der Paarungszeit wären sonst Kopulationen möglich. Letzteres ist für Afrikanische Wildhunde belegt (Frame et al. 1979).

Vorteil der Kopulationsverhinderung ist, dass alle Weibchen in Östrus kommen und auch im Folgenden ähnliche Hormonsituationen haben. So hatten während der Gelbkörperphase vier nicht trächtige Weibchen dieselben seralen Hormonkonzentrationen wie trächtige Wölfinnen ((Seal et al. 1987 in Moehlmann 1996)).

Die geschlechtsreifen Rothundweibchen in Schwerin waren ebenfalls immer beide läufig. Canidenweibchen, die nicht endokrin, sondern durch Verhalten an der Fortpflanzung gehindert werden, sind damit potenziell in der Lage zu laktieren und hormonell in Aufzuchtstimmung. Allosäugen führt zu zusätzlicher Nahrungszufuhr für die Welpen. (Hierunter wird die absichtliche Abgabe von Milch an fremde Jungtiere verstanden und Ereignisse, bei denen Junge Milch stehlen nicht einbezogen). Gleichzeitig entlastet es das Muttertier. Zudem kann bei Tod der Mutter ein zweites Weibchen den noch zu säugenden Wurf ggf. aufziehen.

Reproduktionsunterdrückung sollte vor allem bei den Arten auftreten, die hohe Kosten in der Tragzeit haben. In einer Untersuchung von Creel und Creel (1991) zeigte sich, dass diejenigen Carnivoren, deren Kosten in der Trächtigkeit signifikant höher waren als bei anderen Arten, diejenigen waren, in denen Reproduktionsunterdrückung auftrat.

Bei mehreren Rudeln von Afrikanischen Wildhunden deckte nur das dominante Männchen. Es hinderte zudem weitere Rüden am Zugang zur Alphahündin (Malcom und Marten 1982).

In einem Wolfsrudel wurden alle geschlechtsreifen Wölfinnen läufig. Es wurde jeweils nur die Alphawölfin gedeckt (Zimen 2000). In einem Wolfsrudel wurden beide anwesenden Weibchen trächtig, wobei die subordinierte Tochter vor ihrer Mutter warf (Altmann 1974). Anschließend schleppte die Alphawölfin die Welpen, die möglicherweise schon tot waren, weg und vergrub sie. In den folgenden Jahren warf auch immer das zweite Weibchen und später ein drittes. Deren Welpen lebten nur so lange, wie sie sich nur innerhalb der Höhle, d. h. in den ersten drei Wochen, aufhielten (Altmann 1974). Im Wolfsrudel verhinderte der Alpharüde Kopulationen der rangniedrigen Geschlechtsgenossen. Die Alphawölfin tat dies ebenfalls bei weiteren Weibchen (Zimen 1976, Derix und van Hooff 1995).

In Rudeln des Äthiopischen Wolfes sind bis zu drei adulte Weibchen anwesend, von denen nur das ranghöchste wirft (Sillero-Zubiri und Macdonald 1998).

Beim Goldschakal pflanzt sich meist nur das Elternpaar fort. Die männlichen Jährlinge haben kleinere Hoden und zeigen kein Markierungsverhalten, so lange sie mit bei den Eltern leben (Estes 1991).

Bei Zwergmangusten zieht nur das Alphaweibchen Junge auf (Rasa in Franck 1985). Das dominante Männchen hindert andere Männchen an der Kopulation. Trächtige, rangniedrige Weibchen dagegen ziehen nie erfolgreich Junge auf (Waser 1996). Bei Zwergmangusten ist das Investment der Väter nicht entscheidend notwendig, um Würfe aufziehen zu können, jedoch die Anwesenheit von Helfern.

Aufgrund der höheren Investmentkosten der Säugermütter ist eine höhere Intoleranz unter den Weibchen wahrscheinlich. Ein Alpharüde, der die Partnerin (unfreiwillig) mit seinem Bruder teilt, hat Chancen, von einem Teil der Jungen der Erzeuger zu sein bzw. hat mit seinem Bruder auch Gene gemeinsam. Ein Weibchen, in dessen Gruppe ein weiteres Weibchen wirft, kann möglicherweise ihren Wurf nicht aufziehen, da sie Helfer an den anderen Wurf verliert. Das Weibchen verliert damit bei einer konkurrierenden Fortpflanzung mehr als ein Rüde.

Bei Wölfen sind die Alphawölfinnen allgemein unverträglicher zu ihren Geschlechtsgenossen als der Alpharüde mit weiteren Rüden (Derix und van Hooff 1995). In einem Rudel musste die Betawölfin das Rudel zur Paarungszeit verlassen und wurde später wieder aufgenommen (Zimen 1976).

Die Chance ergreifen, sobald sie sich bietet: Emigration bei guten Bedingungen

Unter bestimmten Voraussetzungen kann die Emigration eine Verbesserung der eigenen Reproduktionschancen bedeuten.

Bei einigen Caniden wandern mehr Rüden als Weibchen ab. So beim Grauwolf (Waser 1996), Kitfüchsen (Koopmann, Cypher und Scrivner 2000). Auch bei Rotfüchsen, Polarfüchsen, Krabbenfresser *Cerdocyon thous* und Löffelhunden (Koopmann, Cypher und Scrivner 2000) sowie bei Zwergmangusten (Waser 1996) ist eine verstärkte Abwanderung von männlichen Nachkommen bekannt. Beim Rothund und Afrikanischen Wildhund emigrieren dagegen die Weibchen früher. Dabei wandern beispielsweise nicht alle dreijährigen Weibchen des Rudels ab, sondern weniger. Bei Afrikanischen Wildhunden enthält die emigrierende Gruppe bei Rüden Tiere verschiedenen Alters (McNutt 1996 a).

Gerade emigrierende Männchen suchen Anschluss an kleinere Gruppen mit weniger bzw. jüngeren Geschlechtsgenossen, als in ihrer Ausgangsgruppe. Auch wenn sie nicht sofort die Alphaposition übernehmen können, haben sie nun eine kürzere „Warteschlange“ und damit bessere Aussichten, doch einmal zu reproduzieren. Dies ist für Wölfe und Zwergmangusten belegt (Waser 1996).

Trächtigkeit und Aufzucht sind bei Säugern kostspielig. Besonders bei Arten mit sehr hohem prä- und postnatalem Investment können die Kosten einer Reproduktion für ein rangniedriges Weibchen höher sein als ein zu erwartender Fitnessgewinn (Creel und Creel 1991). Dieser ist bei Zweitwürfen meist viel schlechter als beim Wurf des dominanten Weibchens.

Insbesondere sollte dies bei Arten zutreffen, bei denen die Ernährung auf die Wurfgröße und das Geburtsgewicht starken Einfluss hat. Denn je mehr Junge überleben und sich selbst fortpflanzen, desto höher ist der Fitnessgewinn. Es kann deshalb lukrativer sein, den verwandten Wurf des Alphetieres aufzuziehen und selbst zum momentanen Zeitpunkt auf Reproduktion zu verzichten.

Sollte sich die Kosten-Nutzen-Relation zum Günstigen verschieben, sind Reproduktionsversuche solcher Weibchen zu erwarten. Auch eine Abwanderung der Weibchen kann erfolgen. Sie nutzen so die Chancen auf eigene Reproduktion. Verschlechtern sich die Bedingungen, ist eine Rückkehr ins Ausgangsrudel ggf. möglich. Die Angaben der Rudelgrößen von Rothunden im Freiland schwanken von 3 bis 5 Hunden über 10 bis 20 Tiere und 40 und mehr. Auch bei unter Beobachtung stehenden Rudeln kam es im Verlauf von Wochen und Monaten zu schwankenden Anzahl von Mitgliedern. Für Rothunde wird deshalb ein sog. fission – fusion - Modell angenommen. Gegebenfalls treten im Freiland sogenannte Megarudel auf, die auch als „Clan“ in der Literatur zu finden sind (Fox 1984). Dabei kooperieren vom Urrudel abgewanderte (und nun eigenständige) Rothundrudel weiterhin mit dem Ausgangsrudel. Fortpflanzung würde hierbei in allen Subrudeln stattfinden. Auch die zeitweilige Spaltung eines einzigen, großen Rudels in Kleingruppen ist denkbar (Sharatchandra und Gadgil 1975). In ihnen würde keine Reproduktion stattfinden. Diese Kleingruppen (Jagdeinheiten?) würden dann nach Tagen oder Wochen wieder fusionieren. Da individuelle Rothunde eines Rudels nur schwer oder nicht zu unterscheiden sind, ist es im Freiland kaum möglich, genaue Zu- und Abwanderungen bzw. eine feste Rudelzusammenstellung eindeutig festzustellen. Ggf. sind die beobachteten Gruppen Jagdgemeinschaften aus mehreren miteinander verwandten benachbarten Rudeln, oder das Rudel spaltet sich nur zur Jagd auf. Insgesamt sprechen die Freilandbeobachtungen jedoch für eine variable Rudelzusammensetzung mit Abspaltung von reproduktionswilligen Mitgliedern, die bei Nichterfolg wieder zum Ausgangsrudel zurückkehren.

So beobachtete Johnsingh (1982) in Bandipur, Südindien, wie ein einzelnes Rothundweibchen mit zwei Welpen in ein Rudel aufgenommen wurde. Dies geschah im Juni, zu einem Zeitpunkt als in diesem Rudel ebenfalls halbjährige Welpen vorhanden waren. Das Einzelweibchen hatte 3 km entfernt in einer Höhle geworfen und ursprünglich fünf Welpen gehabt. Es ist wahrscheinlich, dass sie mit dem Rudel in Beziehung stand, ggf. stammte sie davon oder war von einem Rüden davon gedeckt worden.

Bei Wölfen und Kojoten ist bekannt, dass sie die elterliche Sippe verlassen und bei einer Änderung der Lebensbedingungen wieder zurückkehren. So wurde beobachtet, dass in 70 % der Fälle Kojoten, die in der Trockenzeit die Familie verließen, in der Regenzeit zurückkehrten und ihren Eltern bei der Aufzucht halfen (Moehlman 1989). Auch bei Wölfen wurde dies bei Nahrungsmangel bzw. hohem Konkurrenzdruck um Territorien beobachtet. Die abgewanderten Wölfe schlossen sich wieder ihrem ursprünglichen Rudel an (Zimen 1976).

3.6 Wenn es doch passiert: Fortpflanzung von untergeordneten Weibchen

Viele ultimate und proximate Gründe bestehen, weshalb bei einigen Caniden die Fortpflanzung auf ein Paar innerhalb der Familiensippe beschränkt bleibt. Da viele Faktoren hineinspielen, sollte es bei den flexiblen Sozialsystemen der Caniden auch Ausnahmen und Situationen geben, bei denen multiple Würfe auftreten.

So kann eine nachgeburtliche Reproduktionsunterdrückung stattfinden, wenn die Jungen untergeordneter Weibchen vom Alphaweibchen getötet werden. (Infantizid siehe 4.3.3).

Ob dies geschieht, könnte von äußeren Faktoren abhängen. Gibt es in einem Jahr ggf. übermäßig viel Beute, so dass ein zweiter Wurf den ersten nicht gefährdet, sollte die Alphahündin eine Aufzucht zulassen. Sie gewinnt dabei indirekt an Fitness. Auch wenn das zweite Weibchen nach dem Alphatier wirft, und letzteres den Wurf verloren hat, wäre es besser, die Welpen der rangniedrigeren Hündin aufzuziehen, als gar keine.

Kommunale Aufzucht

Aber auch ohne Infantizid ist eine gemeinsame Aufzucht durch die Weibchen möglich. Beim Rothund gibt es im Freiland Rudel, in denen Welpen unterschiedlichen Alters angetroffen wurden. Auch wird von Beobachtungen berichtet, bei denen in einem Rudel mehrere Weibchen trächtig waren bzw. im Rudel Welpen und trächtige Weibchen anwesend waren. In Beekse Bergen zogen zwei Rothündinnen gemeinsam Welpen auf. Sie stammten von verschiedenen Weibchen (Verberkmoes, persönliche Mitteilung).

Beim Wolf gibt es mehrere Beobachtungen zu Rudeln, die mehr als ein trächtiges Weibchen enthielten (Rausch 1967, Mech 1970 beide in Moehlmann 1996). Mech beobachtete, wie zwei Weibchen ihre Welpen innerhalb einer Höhle gemeinsam aufzogen. Jordan et al. (1967 in Moehlman 1996) studierten ein Rudel, in dem drei Zuchtpaare vorhanden waren. Die Reproduktion durch rangniedrige Weibchen kommt beim Wolf bevorzugt vor, wenn kein Alphapaar mehr existiert (z. B. Tod eines Tieres). Ziehen sie bei intaktem Alphapaar nach, so sind die Überlebenschancen dieser Welpen tendenziell schlechter (Zimen 1976). Auch Infantizid durch die Alphahündin kommt vor.

Beim Afrikanischen Wildhund gibt es ebenfalls in Einzelfällen multiple Würfe.

Dabei wirft das subordinierte Weibchen nach der Alphahündin. Die Würfe kommen selten auf, da die dominante Hündin deren Versorgung verhindert bzw. die Welpen angreift. Nur in einem Fall überlebte ein Welpen des Wurfs und wurde mit den Welpen der Alphahündin aufgezogen (Malcom und Marten 1982).

Auch im seltenen Fall, dass der Wurf der subordinierten Hündin nicht vom dominanten Weibchen getötet wird, hat das dominante Weibchen die Vormachtstellung. So beobachtete Kühme (1965 b) wie ein stark angedrohtes Weibchen aus einer benachbarten Höhle mit ihren vier jungen Welpen in eine weiter entfernte Höhle umzog. Daraufhin holte das dominante Weibchen einen Welpen nach dem anderen zurück und nahm sie mit zu sich in ihre Höhle zu den eigenen elf Welpen, die zwei Wochen älter waren.

Das unterlegene Weibchen verteidigte defensiv ihren Nachwuchs, konnte den Transport aber nicht verhindern..

Camenzind (1978 in Moehlman 1996) beobachtete eine Gruppe Kojoten, in denen mehrere Weibchen eine Anzahl von Welpen gemeinsam säugte, die nicht aus einem einzigen Wurf stammen konnten. So säugten drei Weibchen 16 Welpen zunächst in zwei verschiedenen Höhlen. Nach 14 Wochen wurden alle gemeinsam von wie es aussah drei Zuchtpaaren gemeinsam aufgezogen.

In einzelnen Fällen zogen zwei Rotfuchsfähen gemeinsam Junge groß, bzw. wurden alle Welpen nach dem Tod der dominanten Fähe von der zweiten Fähe aufgezogen. (Macdonald 1983).

Dass in vielen Fällen (außer beim Rotfuchs), in denen mehrere Weibchen reproduzierten, multiple Zuchtpaare vorlagen, spricht für den hohen Anteil des Männchens an der Aufzucht. Hätte ein Rüde mehrere Würfe zu versorgen, wären die Kosten sehr hoch zu vergleichsweise geringem Zusatzgewinn an mehr Welpen. Adaptiv wäre es, nur in einen Wurf voll zu investieren als in mehrere zu geringen Anteilen unter der Gefahr, alle Nachkommen zu verlieren.

Sind die multiplen Würfe jedoch von verschiedenen Vätern, könnte jedes Männchen seinen Wurf optimal versorgen. Bei Wölfen, Afrikanischem Wildhund und Rothund entstehen die Rudel meist aus einem zueinander blutsfremden Alphapaar und ggf. dessen Geschwister. Innerhalb der Geschlechter sind die Gründertiere miteinander verwandt. Lässt damit ein Alphetier ein Geschwistertier oder seine eigenen Nachkommen zur Fortpflanzung kommen, profitiert es durch indirekte Fitness davon. Dies allerdings nur, wenn aufgrund des weiteren Wurfs und der Konzentration der Helfer auf den konkurrierenden Wurf kein Nachteil für die Überlebenschancen der eigenen Welpen auftritt.

Obige multiple Würfe dürften deshalb die Ausnahme in besonderen Situationen (instabile Dominanzlage, außergewöhnlich gute Ernährungslage etc.) sein. Infantizid durch Alphatiere ist dann zu erwarten, wenn die Aufzucht weiterer Würfe auf Kosten des Wurfs der Alphatiere gehen würde.

Beim Rotfuchs werfen mehrere Weibchen, die vom dominanten Rüden gedeckt wurden. Der Rotfuchs nimmt dabei eine Sonderstellung ein: bei Geburt sind die Welpen vergleichsweise weit entwickelt und das zu leistende postnatale Investment geringer. Fähen können ohne männliche Hilfe ihre Würfe allein aufziehen. Ein einzelner Rüde als Vater ist demnach in der Lage, mehrere Würfe zu versorgen, da das pro Wurf benötigte Investment kleiner ist.

Der Beitrag, den das Männchen leisten kann und leisten muss, hat demnach einen entscheidenden Einfluss auf das Fortpflanzungssystem und auf das Zusammenleben der Geschlechter im Sozialverband. Je höher das nötige väterliche Investment ist, desto stärker sollte das Weibchen ihr Männchen an sich binden und desto unwahrscheinlich wird Polygynie.

Eine starke Paarbindung, die zur Paarungszeit hin noch verstärkt wird, war deshalb beim Rothund zu erwarten.

4. Ergebnisdiskussion

Die Kommunikation im Rothundrudel nimmt ihren Anfang bei der Bildung des Alphapaars. Soziopositives und sozionegatives Verhalten koordinieren visuell mittels Körpersprache durch Dominanz und Subordinierung die Etablierung und Stabilisierung der Hierarchie im neu gebildeten Rudel. Die Basis für Sozialsysteme bei Caniden ist damit die Paarbindung. Die Stärke der Paarbindung, die Verteilung elterlichen Investments, sowie das Alter und Geschlecht abwandernder Jungtiere bestimmen Unterschiede in den Gruppengrößen und –zusammensetzungen, in denen Hundartige leben. (Kleiman und Brady 1978)

Das dauerhafte gemeinsame Leben in einem sozialen Verband beruht auf einem hohen Maß an Koordination. Diese wird durch Kommunikation erreicht. Gemeinsames Leben bedingt räumliche Nähe. Diese ist wiederum Voraussetzung für eine visuelle Kommunikation.

Rothunde verfügen über eine komplexe Körpersprache. Diese können sie soziopositiv, zur Bindungsstärkung oder sozionegativ zur Dominanzdemonstration einsetzen. Dadurch wird die Stellung klar dargestellt und aggressive oder beschädigende Verhaltensweisen weitgehend vermieden. Soziopositive wie –negative Verhaltensweisen, die durch Körpersprache ausgedrückt werden, regeln das Leben im Rothundrudel.

Dies wird bereits bei der Rudelbildung deutlich.

4.1 Die Bildung des Alphapaars

Die Ausgangssituation für Rudelneubildungen

Zur völligen Neubildung eines Rudels kommt es im Freiland, wenn migrierende Wildhunde auf bereits emigrierte Artgenossen stoßen, oder wenn sie aus einem Rudel Tiere des anderen Geschlechts „abwerben“.

Freilandbeobachtungen am indischen Rothund zeigten, dass weibliche Junghunde gemeinsam das Rudel verlassen und die Rüden ein bis mehrere Jahre später ebenfalls. Bei den beobachteten neu gebildeten Paaren waren immer die Rüden älter als die Weibchen, so dass eine verzögerte Emigration der Rüden anzunehmen ist (Venkataraman 1998). Ultimative Gründe könnten dafür eine Inzuchtverhinderung unter den emigrierenden Nachkommen ein und desselben Rudels sein.

Das gleichzeitige gemeinsame Abwandern von Tieren verschiedenen Geschlechts aus einem Rothundrudel ist bisher einmal berichtet worden, wobei das Weibchen allein zum Rudel zurückkehrte (Venkataraman 1998). Es emigrieren doppelt so viel Weibchen wie Männchen (Venkataraman 1998), was zu einem Geschlechterverhältnis von 2:1 im Ausgangsrudel führt. Auch bei Afrikanischen Wildhunden emigrieren mehr Weibchen als Männchen (Frame and Frame 1976, Frame et al. 1979).

Beim Afrikanischen Wildhund bilden sich ebenfalls neue Rudel, wenn gemeinsam emigrierte Schwestern auf eine fremde Rüdengruppe treffen (Estes 1991, McCreery 1999). Im Alter von 2 bis 3 Jahren wandern Schwestern des Afrikanischen Wildhundes gemeinsam ab. Abwandernde Brüder legen dabei weitere Distanzen zurück, teils über hundert Kilometer, während die Weibchen in der Umgebung bleiben (McNutt 1996 a, Rasmussen, persönliche Mitteilung). Abwanderungen werden beim Afrikanischen Wildhund nur zur Regenzeit beobachtet, wenn auch kleine Gruppen von unter drei Tieren leicht Beute machen können (Estes 1991). So wurden von Rudelneubildungen bei *Lycaon* zwischen nomadisierenden Männchen, die auf zwei Weibchen eines lokalen Rudels trafen, berichtet (McNutt 1996 a). Die beiden Weibchen wanderten jedoch wieder gemeinsam ab und wurden durch zwei migrierende Weibchen ersetzt. Ein weiteres Rudel bildete sich aus

einem Männchen und einem Junge führenden Weibchen. Dieses starb, zu den verbleibenden Rüden gesellten sich fünf Weibchen, von denen eines später reproduzierte (McNutt 1996 a). Bei Afrikanischen Wildhunden sind auch Adoptionen von Welpen und Jungtieren bekannt, sowie die Aufnahme einzelner Tiere zu bestehenden Rudeln.

Aufgrund der individuellen Färbung sind die Hyänenhunde eindeutig zu identifizieren. Möglicherweise treffen die selben Rudelbildungsmechanismen bzw. Rudelumbildungen auf Rothunde zu. Da individuelle Rothunde sich extrem ähnlich sehen, ist die Zuwanderung bzw. Abwanderung von Individuen im Freiland nur schwer eindeutig zu belegen (Fox 1984).

McCreery (1999) fand, dass das Ruhen bevorzugt mit gegengeschlechtlichen Tieren beim Afrikanischen Wildhund zur Etablierung von Rudeln mit nachfolgender Reproduktion führte, während im neu gebildeten Rudeln, bei denen sich die Geschlechtsgenossen näher beieinander aufhielten, sich die Geschlechter wieder trennten. Die Paarbindung wirkt damit als „Kristallisationskern“ für die Etablierung von Rudeln.

Bei Wölfen werden häufiger die emigrierten Weibchen allein sesshaft und erst zu einem späteren Zeitpunkt kommen Rüden in ihr Territorium hinzu (Waser 1996).

In Menschenobhut erfolgen die meisten Rudelneubildungen durch das Zusammenbringen von Tieren verschiedenen Geschlechts zu Beginn der Haltung dieser Tierart im Zoo. Dabei kann es sich um Geschwister oder um Tiere aus verschiedenen zoologischen Einrichtungen handeln. Im Anschluss daran entwickeln sich die Rudel wie im Freiland durch Veränderungen innerhalb der Gehegepopulation durch Geburt, Tod und Abgabe an andere Einrichtungen („künstliche Emigration“). Das Einbringen von neuen Tieren in ein bestehendes Rudel wird nicht praktiziert.

Die in Schwerin beobachteten zwei Rudel wurden durch Tiere verschiedener Herkunft neu gebildet. Dabei stammten die Rüden aus einer Einrichtung und die Weibchen aus einer zweiten. In Magdeburg erfolgte eine Rudelumbildung durch Wechsel der Alphaposition unter Vertreibung des bisherigen Alpharüden.

Gibt es eine freie Partnerwahl bei der Bildung des Alphapaars?

Bei beiden Rudelneubildungen in Schwerin 2001 wurde jeweils der ranghöhere der beiden Rüden Alpharüde. Im Kleingehege wurde nur eine Hündin dazu gesellt. Von ihr ging das Kontaktverhalten beim ersten Zusammenlassen der Tiere aus.

Von den beiden Weibchen in der neuen Freianlage wurde die dominantere zur Alphahündin. In diesem entstehenden Rudel gingen die ersten Kontaktaufnahmen ebenfalls von den Weibchen aus. Beide Male erfolgte keine Wahl der Hündin zu einem bestimmten, individuellen Rüden. Beide zukünftigen Alphahündinnen orientierten sich vermehrt im Verlauf des ersten Tages auf den dominanteren Rüden. Damit hat die jeweils dominante Hündin nicht einen beliebigen Rüden gewählt, der dann zum Alpharüden wurde, sie wählte je das dominanteste der Männchen. Die Partnerwahl fand damit in beiden Rudeln unter den ranghöchsten Tieren statt, die Hündin übernahm dabei jeweils den aktiveren Part.

Im ersten Rudel ging das Annäherungsverhalten von der Hündin aus, der erste Körperkontakt vom Alpharüden. Im zweiten Rudel kam es als erstes durch die Weibchen zum Körperkontakt mit den Rüden. In den folgenden Tagen waren die beiden Weibchen und der Alpharüde dicht beieinander. Der zweite Rüde war meist mehr als 10 Meter von der Gruppe entfernt.

Bei einer Rudelbildung (3,2 Tiere) beim Afrikanischen Wildhund ging die Initiative zum Kontakt von beiden Weibchen aus (Estes 1991).

Wenige Wochen vor Studienbeginn in Magdeburg 2002 hatte ein Wechsel in der Alphaposition der Rüden stattgefunden. Die beiden Rüden waren Brüder. „Fernando“ dominierte von Anfang an den ein Jahr jüngeren Bruder „Kleines Monster“. „Fernando“ und die einzelne Hündin „Lena“ bildeten das Alphapaar als die Tiere 2000 zusammengelassen wurden. Nachdem im April 2002 der Rüde „Kleines Monster“ den bisherigen Alpharüden abgesetzt hatte, bildete er mit der Hündin das neue Alphapaar (Oppermann, persönliche Mitteilung). Wie im Kapitel „Imponier- und Aggressionsverhalten“ dargestellt, beteiligte sich nun die Hündin im weiteren Jahresverlauf bis zur Isolierung des ex - Alpharüden am aggressiven Vertreibungsverhalten des neuen Alpharüden „Kleines Monster“. Die Hündin hatte somit ebenfalls den jeweilig ranghöchsten Rüden als Partner und wählte nicht frei irgendeinen Rüden aus.

In Duisburg wurde 1993 ein Rudel gebildet aus zwei Hündinnen und drei Rüden aus einem Rudel und einem fremden Rüden, der von den 3,2 Tieren nach neun Wochen getötet wurde. Alpharüde in diesem Rudel war „Fossi“, der mit der Alphahündin als einziger mehrfach Nachwuchs zeugte. „Fossi“ wurde von seinem Sohn „Alex“ am 14. April 1998 abgesetzt. „Alex“ bildete anschließend mit der Alphahündin – seiner Mutter – das Alphapaar. Nur er zeigte Markierungsverhalten (van Loon 1998, unveröff.), es wurden jedoch keine Welpen geboren. Er dominierte nach dem Machtwechsel sowohl „Fossi“ als auch einen älteren Rüden, der zusammen mit Fossi und der Hündin 1993 nach Duisburg gekommen war. Auch in Duisburg hatte damit das jeweils ranghöchste Männchen die Alphahündin als Partner. Die Alphastellung war jedoch nicht an eine Fortpflanzung gekoppelt (der Rüde „Alex“ zeugte in Schwerin mehrfach Nachwuchs, er war eindeutig fertil).

Auch im Dresdener Rudel bildeten die ranghöchsten Hunde je Geschlechtergruppe das Alphapaar (Ludwig 2004).

Aus dem Freiland liegen dazu keinerlei gesicherte Beobachtungen vor.

Es ist anzunehmen, dass durch eine bereits bestehende Rangfolge innerhalb der Geschlechter das jeweilige dominanteste Tier zum Alphantier wird, wenn sich durch das Hinzukommen von Tieren des anderen Geschlechts ein Rudel bildet. Dies würde größtenteils verhindern, dass es beim ersten Zusammentreffen von Tieren verschiedenen Geschlechts zu Beschädigungskämpfen innerhalb der Geschlechtergruppen kommt. Weiter würde gesichert, dass nur die „fittesten“ Tiere, die durch besondere Eigenschaften befähigt sind, eine hohe Rangposition innezuhaben, sich letztendlich fortpflanzen. Um diese Mechanismen auch in Menschenobhut zur Wirkung kommen zu lassen, sollten neue Rudel aus mindestens zwei Tieren je Geschlecht gebildet werden.

Imponierverhalten: Erkennungssignal der ranghohen Tiere bei der Paarbildung?



Wenn sich aus den ranghöchsten Tieren das Alphapaar bildet, sollte während des Kennenlernens der hohe Rang demonstriert werden. Dominanz- bzw. Imponierdisplays sollten dann vor allem bei Tieren ähnlichen Ranges aber verschiedenen Geschlechts auftreten.

Dies war in beiden Studienrudeln in Schwerin der Fall. Bei beiden Rudelneubildungen trat Dominanzverhalten bei der Paarbildung fast nur zwischen dem zukünftigen Alphapaar auf. Die jeweiligen Weibchen („Dorre“ und „Nina“) zeigten das Verhalten nur sehr selten gegen den zweiten Rüden „Fossi“. Sie imponierten jedoch bereits am ersten Tag häufiger dem zukünftigen Alpharüden, dem ranghohen „Alex“. Auch die zweite Hündin „Tanja“ orientierte innerhalb des ersten gemeinsamen Tages ihr anfänglich gegen beide gezeigtes Imponierverhalten am Abend auf den Alpharüden. Sie zeigte später jedoch kaum noch Imponierverhalten gegen diesen Rüden, das blieb Vorrecht der Alphahündin.

In beiden neuen Rudeln war am ersten Tag geklärt, wer die Alphapositionen einnimmt. Die Etablierung des Alphapaares, d. h. eine Festigung des neuen Status quo innerhalb der nächsten Tage und Wochen, zeigte sich optisch sehr deutlich.

Beide Alphaweibchen der neu gebildeten Rudel bewegten sich fast die ganze erste Zeit mit federndem, aufrechtem Gang bei waagrecht abgestellter Rute. Dies war offensichtlich ein Signal an alle Rudelmitglieder, da in einem der Rudel kein zweites Weibchen vorhanden war. Es wurde damit nicht speziell gegen gleichgeschlechtliche Artgenossen eingesetzt. In beiden neu gebildeten Rudeln trug der (selbe) Alpharüde die Rute leicht angehoben bis waagrecht.

Neben der allgemeinen Demonstration des hohen Ranges durch den federnden Gang und die Rutenstellung kam der Unterschreitung der Individualdistanz bis zum Körperkontakt eine wichtige Rolle zu.

4.2 Die ersten Wochen der neuen Rudel

Wie in dieser Studie gezeigt, war am ersten Tag bereits geklärt, wer die Alphapositionen einnimmt.

Damit aus neu aufeinander getroffenen Geschlechtergruppen ein komplexes, integriertes Rudel entstehen kann, sollten starke Bindungsmechanismen zwischen dem neuen Alphapaar auftreten. Beide Alphatiere müssen jedoch auch den Kontakt zu ihren Geschlechtsgenossen behalten, da das Rudel als soziale Einheit fungieren muss, um gemeinsame Aufgaben wie Jagd und später die Aufzucht bewältigen zu können.

Soziopositives Verhalten führt zum Aufbau und Erhalt von Bindungen. Beschwichtigende Verhaltenweisen hemmen Aggressionen und erleichtern die Kommunikation im Nahbereich. Insgesamt sollte in den neu gebildeten Rudeln bis zur Vorpaarungszeit das gegenseitige, individuelle Kennenlernen im Vordergrund stehen.

Viele Hundartige sind „Nasentiere“. Duftdrüsen am gesamten Körper geben bei Haushunden und wohl auch bei Wölfen individuelle Duftstoffe ab. Es ist zu erwarten, dass dies auch beim Rothund ein individuelles Erkennen der Einzeltiere ermöglicht.

4.2.1 Das „Who is who“ bei der Etablierung der Rudel: Individuelle Erkennung am Geruch/Geschmack?

4.2.1.1 Immer der Nase nach:

Die geruchliche Prüfungen

Bei den Neubildungen der Rudel (2,1 bzw. 2,2 Rothunde) fiel allgemein auf, dass bevorzugt eine Prüfung des anderen Geschlechts

vorgenommen wurde. Dies könnte damit zusammenhängen, dass sich die Rüden vorher bereits kannten bzw. die Hündinnen ebenfalls.

Im ersten Rudel bevorzugte die Hündin den Alpharüden. So entfielen alle ihrer geruchlichen Kontrollen der Genitalien auf ihren neuen Partner und nicht auf den zweiten Rüden. Für die These des Kennenlernens spricht, dass in diesem Rudel die häufigsten geruchlichen Kontrollen (84,9 % aller Ereignisse) im ersten Beobachtungsblock erfolgten, als sich das Rudel bzw. das Alphapaar bildete.

Im zweiten Rudel (2,2 Tiere) orientierten beide Weibchen das meiste Verhalten auf den Alpharüden. Für die Paarbindung der Alphatiere spricht, dass die meisten Prüfungen jeweils an den Partner gerichtet wurden.

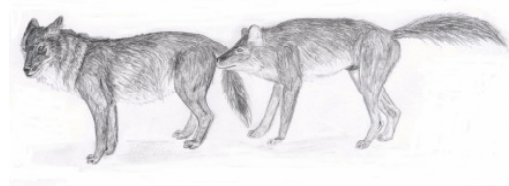
Auffällig ist, dass in beiden Rudeln die Weibchen mit Abstand am häufigsten andere geruchlich prüften. Dabei war es kein Vorrecht nur der dominanten Hündin, die zweite Hündin führte sogar häufiger geruchliche Kontrollen durch. Im ersten Rudel (2,1 Tiere) zeigte der rangniedrigere Rüde ebenfalls häufigere Kontrollen als der Alpharüde. Wer geruchliche Kontrolle beim Kennenlernen durchführte, war damit weder eindeutig geschlechts- noch rangabhängig.

Der Rang spielte jedoch eine Rolle bei dem Tier, an dem die Kontrolle durchgeführt wurde. So zeigte das rangniedrige Männchen im zweiten Rudel die häufigsten Kontrollen an der rangniedrigeren Hündin und nicht an der Alphahündin. Obwohl der Alpharüde zu dem Zeitpunkt kein Hüteverhalten zeigte, hielt sich der zweite Rüde selten in der Nähe der Alphahündin auf, was eine geruchliche Kontrolle sehr unwahrscheinlich macht. Auch die zweite Hündin zeigte einen relativ hohen Anteil an Kontrollen des zweiten Rüden. Beim Kennenlernen beroch sie ihn sogar weit häufiger als den Alpharüden. Auch wenn die Alphahündin kein Hüteverhalten am Alpharüden zu dem Zeitpunkt (Block IV) zeigte, war es für die rangniedrige Hündin zu dieser Zeit wahrscheinlich einfacher, geruchlichen Kontakt zum rangniedrigen Rüden aufzunehmen als zum Alpharüden.



4.2.1.2 Belecken von Genitalien: intimes Kennenlernen?

Anders als geruchliche Prüfungen fand das Belecken von Genitalien bei der ersten Rudelneubildung nur zwischen den Alphetieren statt. Die Bedeutung für das Kennenlernen und die Vertiefung der Paarbindung wird daran deutlich, dass über 85 % der Ereignisse im ersten Block bei der Rudelbildung stattfanden. Es wurde in der dritten gemeinsamen Woche das erste Mal gesehen, in der vierten Woche wurden die höchsten Werte des gesamten Beobachtungszeitraums erreicht. Das Erkennen des Partners ist bei der Ausbildung einer Paarbindung sehr wichtig.



Auch bei der Bildung des zweiten Rudels entfallen über 80 % der Beobachtungen auf das Alphapaar. Die Alphahündin zeigte das Verhalten dabei nur an ihrem Partner und an keinem anderen Rudelmitglied. Der Alpharüde bevorzugte keines der beiden Weibchen, er zeigte jedoch das Verhalten insgesamt kaum.

Die rangniedrigere Hündin orientierte das Genitallecken auf den ranghohen Alpharüden und am zweithäufigsten auf den zweiten Rüden, nicht jedoch auf die dominante Hündin. Wie bei den geruchlichen Prüfungen war insgesamt das Verhalten auf die gegengeschlechtlichen Tiere gerichtet.

Die beiden Rüden zeigten weder im alten Kleingehege noch in der neuen Freianlage beim männlichen Artgenossen ein Belecken der Genitalien. Die Rüden kannten sich bereits aus dem vorherigen Zoo bzw. aus dem Kleingehege. In der neuen Anlage zeigte die zweite Hündin das Verhalten nur an den für sie unbekanntem Rüden beim Kennenlernen, nicht jedoch an der dominanten Hündin, ihrer Schwester. Beim Haushund ist erwiesen, dass Hunde ihnen bekannte Personen und Hunde seltener im Genitalbereich beriechen als ihnen unbekannte Personen bzw. Hunde (Fogle 1993).

Auflecken von Urin vom Boden

In Kleingehege leckte die Hündin ihren Urin und den des Partners nur beim Kennenlernen auf. Der Alpharüde zeigte dagegen in allen Beobachtungsblocks je ein Auflecken von ihrem Urin. In der Freianlage wurde das Verhalten nicht beobachtet.

Fazit der olfaktorischen Prüfung:

Im Vergleich zum sonstigen Rudelleben unter Ausschluss der Vorpaarungszeit (November / Dezember) und der Reproduktionszeit trat das Beriechen und Belecken der Geschlechtsorgane besonders beim Kennenlernen von Rothunden auf, die sich bisher nicht kannten und im Sinne einer Paarbindung besonders zwischen den Alphetieren.

Eine individuelle Erkennung der Tiere untereinander wird dadurch wahrscheinlich.

4.2.2 Soziopositives und submissives Verhalten als Beziehungstifter beim Rothund?

Neben der olfaktorischen Übermittlung von Informationen mittels Körpergerüchen spielt beim Rothund die optische Kommunikation im Nahbereich eine große Rolle.

Zwischen den Rudelmitgliedern müssen Bindungen entstehen und bestehen, wenn das Rudel friedlich und koordiniert als soziale Einheit überleben soll. Ein Mittel der Wahl ist beim Rothund die Kommunikation durch Körpersprache. Besondere Bedeutung kommen dabei Verhaltenweisen zu, die mit Körperkontakt einhergehen.

Körperkontakte bedeutet für die beiden Tiere die Aufgabe ihrer individuellen Distanz, die sonst zu Artgenossen eingehalten wird. Diese Unterschreitung der Distanz kann dabei einseitig sozinegativ von einem dominanten Tier erzwungen werden. Körperkontakte können auch soziopositiv erfolgen, wenn beide Artgenossen diese räumliche Nähe suchen bzw. neutral sein, wenn andere Ursachen für das räumliche Beisammen sein verantwortliche sind (z. B. Größe der Schlafhöhle, Anwesenheit von Welpen etc).

4.2.2.1 Stationäres Körperkontaktverhalten: soziopositives Bindeglied bei der Rudel- und Paarbildung?



Eine längerandauernde Nähe wie sie z. B. beim gemeinsamen

Ruhen auftritt, erfordert gegenseitiges Vertrauen. Umso mehr, als beim Schlafen ggf. auf die Wachsamkeit des anderen vertraut werden muss. Räumliche Nähe bzw. das Auftreten von stationären Körperkontakten wird deshalb in der Ethologie häufig verwendet, um die „soziale Nähe“ von Individuen einer Gruppe zu bestimmen. Häufig wird der Abstand, den zwei Tiere zueinander einhalten als Maß für die Bindung der betreffenden Individuen angenommen. So wird das Ruhen mit Körperkontakt bei vielen Arten als Zeichen der Paarbindung zwischen den Tieren angesehen.

Andererseits bedeutet körperliche Nähe ggf., dass sich ein rangniedriges Tier nicht an ein Individuum herantraut, wenn ein hochrangiges dabei liegt. Dadurch wird eine Partnerbewachung z. B. in der Paarungszeit möglich.

Insgesamt fanden in den beiden neu gebildeten Rudeln und in dem Rudel mit neu gebildetem Alphapaar die häufigsten stationären Körperkontakte zwischen den Alphetieren statt. In allen drei Rudeln (Schwerin und Magdeburg) kamen stationäre Körperkontakte der Weibchen zum untergeordneten Rüden kaum vor. Der unterlegene Rüde nahm kaum Kontakt zu ranghohen Weibchen, zu Weibchen überhaupt oder zu Rüden auf.

Auch in den etablierten Rudeln (ab 2002) zeigt sich eine gegenseitige Bevorzugung der Alphetiere, was auf die Paarbindung beider Tiere hindeutet.

In beiden Rudeln suchte jedoch die jeweilige Alphahündin häufiger zum Alphetieren derartigen Kontakt als umgekehrt. Diese Kontakte traten aber nicht nur während der ersten Tage der Paar- bzw. Rudelbildung oder nur zur Vorpaarungszeit hin verstärkt zwischen den Alphetieren auf, sondern das ganze Jahr über. Die Raten waren jedoch saisonal verschieden.

Fazit der stationären Körperkontakte:

Ruheverhalten unter Körperkontakt ist beim Rothund offensichtlich ein paarbindendes Verhalten. Offensichtlich suchte die Alphahündin die Nähe ihres Partners. Dies war unabhängig von einer Bewachung des Rüden, da es auch außerhalb der Paarungszeit auftrat.

4.2.2.2 Beleckten des Fanges: Submission bei der Rudel- und Paarbildung ?

Bei beiden neu gebildeten Rudeln in Schwerin 2001 leckten die Rüden nur die Lefzen von Weibchen, nicht jedoch von anderen Rüden.

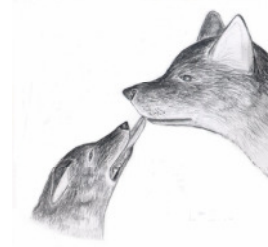
Alle drei Weibchen richteten insgesamt ihr Verhalten am häufigsten gegen den Alpharüden. Die Alphahündinnen orientierten das Verhalten am häufigsten auf ihren Partner

In der Waldfreianlage verteilte der Alpharüde das Verhalten gleichmäßig auf beide vorhandenen Weibchen. Dieser Alpharüde zeigte somit bei Wahlmöglichkeit keine Bevorzugung des ranghöheren Weibchens.

Das Lecken des Fanges trat im Kleingehege bei beiden Alphatieren erst am Ende von Block I auf. Auch im zweiten Rudel trat das Verhalten nicht zum Beginn des Zusammenlebens, sondern erst nach Separierung des zweiten Rüden häufiger auf.

Auch in Magdeburg orientierten beide Rüden das Verhalten fast ausschließlich auf die Hündin. Die Hündin bevorzugte ihren Partner.

In allen drei Rudeln war das Verhältnis zwischen dem Alpharüden und dem zweiten Rüden sehr schlecht und es kam zu Beschädigungskämpfen. Die unterlegenen Rüden vermieden ein Zusammentreffen, bereits auf eine Annäherung reagierten sie meist mit Flucht. Deshalb war auch ein Fanglecken wohl kaum möglich.



Fazit des Fangleckens:

Das Lecken des Fanges tritt nicht verstärkt bei der Paar- oder Rudelbildung auf. Es ist in etablierten Rudeln häufiger und dann bevorzugt zwischen den Alphatieren zu beobachten. Allgemein scheinen die Alphahündinnen verstärkt damit Kontakt speziell zu ihrem Partner zu halten, während der Rüde kein Weibchen offensichtlich bevorzugte.

4.2.2.3 „Auf – die – Seite - legen“: Unterwürfigkeit bei der Rudel- und Paarbildung?

Wenn ein Rothund sich vor einem Artgenossen auf die Seite ablegt und die helle Bauchunterseite präsentiert, ist dies im Sinne einer Darbietung verletzlicher Körperteile und damit als Beschwichtigungsverhalten zu sehen. Das Verhalten ist stark beschwichtigend und setzt Vertrauen in den Artgenossen voraus.

Bei beiden Rudeln orientierten es die Alphatiere jeweils am häufigsten auf ihren Partner. In beiden Rudeln wurde jedoch die höchste Anzahl im gesamten Jahr jeweils von einem rangniedrigen Rothund gegenüber dem Alphatier gezeigt. In der Freianlage orientierte z. B. die zweite Hündin das Verhalten auf den Alpharüden.

Auffällig ist jedoch, dass im Kleingehege die Alphatiere es nur einmal beim Kennenlernen im Block I und kaum öfter im Block II zeigten. Auch in der Freianlage trat es beim Kennenlernen (Block IV) nicht unter den Alphatieren auf, sondern wurde nur von den rangniedrigen Rothunden gegenüber den Alphatieren gezeigt. „Auf-die-Seite-legen“ stand damit nicht im Zusammenhang der Paarbildung der Alphatiere untereinander. Es wurde zu dem Zeitpunkt auch nicht besonders häufig von rangniedrigen Tieren gegen die dominanten Tiere genutzt. So wurde am Ende der ersten gemeinsamen Woche das



Verhalten nur einmal stark submissiv von der zweiten Hündin gegenüber beiden Alphatieren simultan gezeigt. Erst zur Vorpaarungszeit nahm die Anzahl im Rudel zu. Im Magdeburger Rudel wurde das Verhalten nach der Separierung des zweiten Rüden von beiden Alphatieren viel häufiger voreinander als zuvor gezeigt. Es trat dort im Sinne der Paarbindung bzw. Entspannung der Situation auf.

Fazit des „Auf-die-Seite-legen“:

Es kommt nicht verstärkt bei der Paar- oder Rudelbildung vor. Es tritt in etablierten Rudeln häufiger auf und wird dann bevorzugt von einem rangniedrigen Tier an ein Alphatieren gerichtet. Es ist damit eindeutig kein paarbindendes Verhalten.



4.2.2.4 Futterbetteln:

Verhalten der ersten Stunde?

Das erste Futterbettelverhalten zur Begrüßung wurde zwischen den Alphatieren im Kleingehege erst in der fünften gemeinsamen Woche (Ende Block I) beobachtet. Auch in der folgenden Zeit ging das Begrüßungsverhalten immer von einem Alphatier aus. Es fand immer zu Aktivitätsbeginn statt. Die Gesamtzahl der Begrüßungen ($n = 5$) ist jedoch insgesamt sehr gering.

Auch bei der zweiten Rudelbildung kam es nicht zu einer Häufung des Begrüßungsverhaltens bei der Rudelbildung. Das erste Verhalten trat zwischen beiden Weibchen auf, als noch keine Rüden dabei waren. Erst in der dritten gemeinsamen Woche begrüßten beide Weibchen simultan den Alpharüden mit Futterbettelverhalten.

Insgesamt entfielen nur 1 Prozent alle Futterbettelverhalten auf den Block des Kennenlernens und nur 9,3 % auf den folgenden Block V. Erst im dritten Block wurden über 30 Prozent des Verhaltens gezeigt.

Fazit des Futterbettelns:

Futterbettelverhalten bzw. die Begrüßungszeremonien sind damit klarer Bestandteil von etablierten Rudeln und kein paarbindendes Verhalten der Alphatiere. Es wird geradezu im Gegensatz eingesetzt: es beinhaltet alle Rudelmitglieder, die zusammenkommen, sich gegenseitig begrüßen und die Distanz zum Alphapaar damit abbauen.

Es wird von rangniedrigen Tieren bevorzugt in Zeiten sozialer Spannungen z. B. zur Vorpaarungszeit hin gezeigt. Dies bestätigt sich auch durch die Magdeburger Daten. Futterbettelverhalten wurde nur im stressreichen Block I gezeigt, trat nach der Separierung des zweiten Rüden nicht mehr auf.

4.2.2.5 Spielend Grenzen überwinden: Ist Spielverhalten von Adulttieren unabhängig vom Rang?



Spielverhalten tritt allgemein nur im entspannten Umfeld auf. Ein Charakteristikum von sozialem Spiel ist, dass die Rollen während des Spiels beliebig getauscht werden: so werden Jäger zu Gejagten und unten liegende Tiere kämpfen in der nächste wieder oben auf.

Nur wenige Tierarten weisen Spielverhalten unter Adulttieren auf. Häufig spielt dabei ein erwachsenes Tier mit dem Nachwuchs. Das Auftreten von Spielen zwischen Adulttieren ist dagegen kaum zu beobachten. Die Rothunde in dieser Studie spielten jedoch auch als erwachsene Hunde relativ viel miteinander.

Im ersten neu gebildeten Rudel trat Balg- und Jagdspiel nur zwischen den Alphetieren auf. Die meisten Initiativen zum Spiel gingen von der Hündin aus. Ein erstes Balgspiel wurde bereits in der zweiten gemeinsamen Woche beobachtet, das erste Jagdspiel in der fünften gemeinsamen Woche. Die Rate der Spiele nahm zum letzten Block ab, der Beinbruch der Hündin verhinderte jedoch wahrscheinlich ein Spielen.

Im zweiten Rudel gingen ebenfalls die häufigsten Initiativen von Weibchen aus, wobei die Alphahündin bei den Balgspielen für fast 60 % der Aufforderungen verantwortlich war. Der Alpharüde lies sich nur von seiner Partnerin zu Balg- und zu Jagdspielen motivieren, die zweiten Hündin blieb mit ihren Aufforderungen an ihn erfolglos. Häufiger als die Alphetiere spielten jedoch beide Weibchen miteinander. Spielverhalten hatte dabei keine Funktion bei der Paar- und Rudelbildung. Es wurde beim Kennenlernen nur von der Alphahündin dreimal initiiert. Die Trennung der jeweils rangniedrigen Rüden im Schweriner und im Magdeburger Rudel hatte dagegen großen Einfluss. Das meiste Spielaufforderungsverhalten beider Hündinnen in Schwerin erfolgte erst nach Separierung des zweiten Rüden vor der Vorpaarungszeit. Auch in Magdeburg nahmen nach der Separierung die Raten stark zu. Erst zu diesem Zeitpunkt traten auch spielerische Körperkontakte häufiger auf.

Fazit des Spielverhaltens:

Spielaufforderungen bzw. Spielverhalten trat nicht vermehrt allgemein zur Rudelbildung auf. In beiden Rudeln Schweriner gingen die Aufforderungen hauptsächlich von den Hündinnen aus. Es war damit geschlechtsabhängig. Möglicherweise ist aber auch das geringe Alter der Hündinnen verantwortlich, der Rüde war viel älter als die Weibchen.

Die Alphahündin bevorzugte beim Auffordern ihren Partner, sie war dabei erfolgreicher als die rangniedrigere Hündin. Der Erfolg einer Aufforderung an den Rüden war damit rangabhängig.

Forderte ein Weibchen das andere zum Spiel auf, war die rangniedrigere Hündin öfter erfolgreich als die Alphahündin. Allgemein wurde also nicht das Spielen häufiger von ranghohen Tieren begonnen, noch waren sie immer erfolgreicher im Auffordern. Eine Entspannung der sozialen Situation förderte eindeutig das Aufkommen von Spielverhalten. Die Beobachtung von Spielverhalten bei Rothunden lässt eindeutig auf entspannte Situation schließen.

4.2.2.6 Paarungsaufforderung als paarbindendes Verhalten?

Paarungsaufforderungsverhalten wurde bei den Rudelneubildungen 2001 nur vereinzelt gezeigt, jeweils von der Alphahündin an den Partner, nie gegen andere Artgenossen und nicht durch die zweite Hündin.



Im Kleingehege (2,1 Rothunde) präsentierte die Hündin „Dorre“ zweimal vor dem Alpharüden ihre Anogenitalregion. Die erste wurde bereits am dritten gemeinsamen Tag gezeigt. Die Hündin zeigte zu dem Zeitpunkt keine Anzeichen einer Läufigkeit. Es wurden auch keine echten Deckverhaltensweisen in den nächsten Tagen und Wochen beobachtet. Die Sektion des im Mai verstorbenen Weibchens ergab, dass sie nicht trächtig war. Das Präsentieren und die Paarungsaufforderungen fanden eindeutig im Zusammenhang mit der Paarbildung und Paarbindung und nicht mit der Fortpflanzung statt.

Auch im zweiten neu gebildeten Rudel wurde das Verhalten außerhalb der Paarungszeit beobachtet. Die Alphahündin „Nina“ zeigte es in der neuen Anlage gegen den Alpharüden dreimal in der fünften gemeinsamen Woche. Das zweite Weibchen zeigte das Verhalten nicht. Diese Verhaltensweisen traten damit auch in diesem Rudel eindeutig im Zusammenhang der Paarbildung bzw. -bindung unter den Alphetieren auf, sonstige Anzeichen wie Läufigkeit etc. waren zu dem Zeitpunkt nicht zu erkennen. Die Verhaltensweisen wurden zudem weit vor der Vorpaarungszeit gezeigt.

Fazit des Paarungsaufforderungsverhaltens:

Insgesamt zeigte sich, dass Verhalten der Paarungsaufforderung auch außerhalb der Paarungszeit zur Bindung des Alpharüden an die Alphahündin benutzt werden kann. Allerdings kam dem Verhalten jedoch bei der Bildung des Rudels keine große Bedeutung zu. (jedoch später während der Paarungszeit und in Zeiten der Konkurrenz mit der zweiten Hündin siehe Ergebnisse 3.1.2 bzw. Diskussionskapitel 4.3).

Zusammenfassung des submissiven und soziopositiven Verhaltens

Unter den soziopositiven Verhaltensweisen wiesen nur das stationäre Körperkontaktverhalten sowie das Beriechen und Belecken der Genitalien einen deutlichen Zusammenhang mit der Rudelbildung auf. Die Alphetiere aller neu gebildeten Rudel hatten am häufigsten zueinander derartige Kontakte.

Bereichen und Belecken im Genitalbereich trat auch besonders bei Rothunden auf, die sich vor der Rudelbildung nicht gekannt hatten.

Es zeigte sich, dass submissive Verhaltensweisen wie das Belecken des Fanges, „Auf-die-Seite-legen“ und Futterbettelverhalten keine Vorreiterrolle bei der Bildung der neuen Rudel bzw. beim der Bildung des Alphapaars innehaben. Offensichtlich verliefen die Rudelbildungen derart harmonisch, dass keine starken Beschwichtigungsverhalten zwischen den Alphetieren bzw. allen Rudelmitgliedern nötig waren.

Spielverhalten trat dagegen ebenfalls nicht in der ersten Phase des Kennenlernens auf. Es erfordert neben einem sehr entspannten Umfeld offensichtlich gegenseitiges Kennen und Vertrauen. Es trat erst nach der Rudelbildung häufig auf.

4.2.3 Grenzen aufzeigen durch sozionegatives Verhalten?

Es kam - wie auch bei der Bildung des Alphapaars am ersten Tag - in den folgenden Wochen zwischen den Alphatieren - und fast nur zwischen ihnen - zu imponierendem Verhalten. (Ausnahmen bildete das Vorgehen gegen den zweiten Rüden, das nicht in der Rudelbildung, sondern der Unverträglichkeit der beiden Individuen begründet war).



4.2.3.1 Imponier- und Aggressionsverhalten: Abgrenzung der neuen Alphatiere gegen ihre Geschlechtsgenossen?

Im ersten Rudel waren beide Alphatiere beim Kennenlernen häufiger gegen den zweiten Rüden aggressiv als im folgenden Block. Danach kam es beim Alpharüden zu einem sprunghaften Anstieg gegen das rangniedrige Männchen, auch dann noch als die Hündin verstorben war. Die Aggression war damit keine Verteidigung oder Darstellung des Besitzanspruches auf die Hündin gegen den zweiten Rüden, sondern eine individuelle Unverträglichkeit beider Rüden.

Innerhalb des Alphapaars kam es nur von der Hündin zu ihrem Partner zu aggressivem Drohen, jedoch nicht gehäuft zu einem Zeitpunkt.

Imponierenden Körperkontakte wurden jedoch beim Kennenlernen am häufigsten von den Alphatieren gezeigt und fast ausschließlich gegenüber dem Partner. Offensichtlich war es wichtig, bei der Bildung und Etablierung der Alphaposition, die eigene Ranghöhe besonders dem Partner deutlich zu machen.

Im zweiten Rudel kam es beim Kennenlernen nur vom Alpharüden ausgehend zum rangniederen Männchen zu dominanten Aggressionen und gegenüber seiner Partnerin zu defensivem Drohen.

Imponierende Körperkontakte wurden beim Kennenlernen nur von den Alphatieren gezeigt. Während es die Hündin an ihren Partner richtete, orientierte der Alpharüde sein Verhalten hauptsächlich auf seine Partnerin und den zweiten Rüden. Während diese Körperkontakte gegenüber der Hündin eher imponierender Charakter hatten, waren die Verhaltensweisen gegen den zweiten Rüden auch Teil der Angriffe und Kämpfe.

Fazit des Imponier- und Aggressionsverhaltens:

Imponierende Körperkontakte wurden am häufigsten beim Kennenlernen und vor allem von den Alphatieren an den Partner adressiert und nicht an die gleichgeschlechtlichen Tiere. Offensichtlich war es beiden ranghohen Rothunden wichtig, dem Partner den hohen Rang zu demonstrieren.

Aggressionsverhalten trat in beiden Rudeln zu Beginn jeweils gegen den rangniedrigen Rüden auf. Im ersten Rudel beteiligte sich die Hündin, ansonsten waren die Aggressionen vom Alpharüden an den Geschlechtsgenossen gerichtet.

Die Aggressionen unter den Rüden hatten aber nicht ihren Ursprung in der Rudelbildung, sondern waren durch eine individuelle Unverträglichkeit beider Männchen begründet. Sie hielten selbst noch an, als kein Weibchen zugegen war.

4.2.3.2 Aufreiten als Dominanzgeste bei der Rudel- und Paarbildung



Aufreiten erfolgt auch von Weibchen auf Rüden und andere Weibchen. Dabei handelt es sich um ein Dominanzverhalten.

Bei der Rudelbildung in Schwerin 2001 zeigte die Hündin das Verhalten nur am Alpharüden. 85,7 % des Verhaltens fanden im ersten Block beim Kennenlernen statt. Von beiden Rüden ritt der Alpharüde häufiger auf die Hündin auf. Alle Verhaltensweisen der Rüden traten beim Kennenlernen der Hündin im Block I auf. Die Rüden zeigten das Verhalten nie am Geschlechtspartner.

Auch bei der Rudelneubildung in der neuen Freianlage ritten die Weibchen auf die ihnen unbekanntes Rüden auf, nicht jedoch auf die Schwester. Die Rüden zeigten das Verhalten nur an Weibchen und nicht am anderen Männchen. Allerdings wählten beide nur die Alphahündin dafür aus. Das häufigste Aufreiten fand zwischen beiden Alphetieren statt. Der Alpharüde ritt in der zweiten gemeinsamen Woche einmal (Block IV) und in der dritten gemeinsamen Woche (Block V) auf die Alphahündin auf. Der zweite Rüde zeigte es nur in der dritten gemeinsamen Woche. Beides ist unter der Thematik des Kennenlernen zu betrachten, auch die späteren Aufreiten des Alpharüden im selben Jahr ist dem Dominanzverhalten zuzuschreiben. Es kam nie zur Penetration.

Fazit des Aufreitens:

Imponieren durch Aufreiten wurde in beiden Rudeln nur am andersgeschlechtlichen Artgenossen gezeigt, und nur bei Tieren, die sich bisher nicht kannten. Es trat in beiden Rudeln am häufigsten zwischen den Alphetieren auf. Das Verhalten trat bei der Rudelbildung auf und hatte keine reproduktive Funktion. Sie diente zu dem Zeitpunkt offensichtlich der Rangdemonstration.

Zusammenfassung des imponierenden und sozinegativen Verhaltens

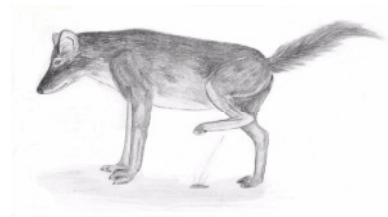
Insgesamt traten diese Verhaltensweisen (Imponieren, Aufreiten) vor allem zwischen den Alphetieren auf. Dies steht mit der allgemeinen Beobachtung in Einklang, dass es häufig zwischen ranggleichen Tieren zu Imponierverhalten kommt.

Zudem kam es tendenziell zwischen den Wildhunden vor, die sich bisher nicht kannten. Möglicherweise dient dies dem Abschätzen des gegnerischen Ranges unter gleichzeitiger Demonstration der eigenen Stellung.

Das beobachtete Aggressionsverhalten und Beschädigungsverhalten richtete sich gegen den rangniedrigen Rüden. Dies war aber durch die individuelle Unverträglichkeit zwischen den beiden Männchen begründet und stellte keine allgemeine Tendenz gegenüber rangniedrigen Rüden dar.

4.2.4 Markierungsverhalten: Wer, wann, wie?

Markierungsverhalten ist im Tierreich nicht zufällig verteilt. Bestimmte Individuen markieren zu bestimmten Zeitpunkten vermehrt durch artspezifische Verhaltensweisen. Markierungsverhalten läuft relativ stereotyp ab. Es erfolgt eine Orientierungsbewegung mit anschließender geruchlicher Prüfung der Stelle. Wird Markieren ausgelöst, erfolgt es über das Beinheben, das variieren kann in Abhängigkeit von der



Höhe und der Art des zu markierenden Objektes sowie vom Geschlecht und Rangstatus des Tieres. So heben Rüden das Bein seitlich nach außen ab während Weibchen das Bein am Körper entlang nach vorne führen. Selten heben auch Rüden das Bein nach vorne und möglicherweise nur knapp vom Boden ab. Es gibt auch viel Übergangsformen. So können Weibchen, die in der Hocke Urin abgeben ein Bein leicht anheben. Das andere bleibt stark gewinkelt stehen.

Was als Markieren und was als Eliminierung zählt, muss genau definiert sein. Nur so lassen sich die Ergebnisse mit Angaben anderer Studien vergleichen

In dieser Studie wurden deshalb bestehende Definitionen angewandt: Die gezielte Abgabe von Urin bzw. von Kot ist dann als Markieren aufzufassen, wenn geringen Mengen (Macdonald 1985) an spezifischen Stellen oder auf Objekten und teils dort wiederholt abgegeben werden. Dazu wird eine typische Körperhaltung eingenommen (Kleiman 1966). Beim territorialen Markieren liegen die Stellen in der Nähe der Grenzen, ansonsten innerhalb des gesamten Streifgebietes (Gorman 1980).

Die verwandten Abkürzungen (RLU, FLU, SQU, HU) wurden übernommen, um ein Vergleich mit anderen Arbeiten zu erleichtern. Die selben Abkürzungen finden sich in gängiger englischsprachiger und deutschsprachiger Literatur zum Thema.

Markierungsverhalten: Privileg der Alphatiere?

In allen beobachteten Rothundrudeln zeigten nur die Alphatiere Markierungsverhalten. Nur sie markierten über Urin und Kot. Sie markierten zudem fast ausschließlich über den der Alphatiere. Markieren von Nahrung, Futterverstecken Knochen oder anderen Objekten trat nur vereinzelt auf. Markieren eines Welpen oder adulten Artgenossen wurde in dieser Studie nicht beobachtet. Auch in Dresden markieren seit Jahren nur die Alphatiere. Die Hündin benutzt wie in Schwerin und Magdeburg neben der RLU-Position das Markieren im Handstand (Ludwig 2001). In Duisburg (3,1 Rothunde) markierte jedoch von beiden Alphatieren nur „Alex“, die Hündin dagegen nie (Van Loon 1998).

Auch von anderen Caniden ist eine Beschränkung des Markierungsverhaltens auf die ranghöchsten Tiere bekannt. Beim Afrikanischen Wildhund markieren nur die Alphatiere (Frame et al. 1979). Kühme (1965 b) beobachtete jedoch in einem Rudel Afrikanischer Wildhunde, dass bis zu drei Rüden eine Stelle markierten.

Bei einem Wolfsrudel in der Arktis markierten nur der Alpharüde und die Alphahündin mit erhobenem Bein (Mech 1997). Auch bei Kojoten markiert nach Gese und Ruff (1997) nur das Alphapaar. Bei Bogusch (2002) zeigten dagegen neben dem Alphapaar vereinzelt auch weitere ranghohe Wölfe Urinmarkieren. Allgemein markieren dominante Wölfe häufiger als subordinierte (Mech und Zimen in Anisko 1976). Bleiben Helfer beim Elterntier über die Geschlechtsreife hinaus, so markieren sie nicht oder viel seltener (Goldschakal: Moehlmann 1986; Kojote: Wells und Bekoff 1981, Äthiopischer Wolf: Sillero-Zubiri und Macdonald 1998). Bei Waldhunden markierten dagegen mehrere Rudelmitglieder (Stein 1992). Bei paarweise lebenden Caniden markieren beide Partner (Mähnenwolf: Dietz 1984, Maisch 2000, Krabbenfresser: Brady 1978, Rotfuchs: Macdonald 1980).

Reiner Urin und Kot: individuelle Informationen garantiert

Anhand der Gerüche von Kot, Urin und den ihnen beigemengten Körpersekreten werden Informationen im Bezug auf individuelles Erkennen, der Geschlechtszugehörigkeit und / oder der

Gruppenzugehörigkeit verbreitet. Eine eindeutige Erkennung des Geschlechts am Urin ist für Waldhunde (Porton 1983) und Kojoten (Lehner in Macdonald 1985) nachgewiesen. Experimentell wurde auch für Wölfe belegt, dass sie durch geruchliche Prüfung den Urin verschiedener Individuen unterscheiden können (Brown und Johnston in Macdonald 1985). Goldstaubmangusten *Herpestes auro punctatus* können bekannte von unbekanntem Analdrüsensekret unterscheiden (Gorman 1980). Die verschiedenen Duftdrüsensekrete enthalten offensichtlich verschiedene Informationen. So zeigten Zwergmangusten in Versuchen bei Bedrohung Markieren mit Wangendrüsen während Analdrüsensekrete individuelle Informationen enthielt (Rasa 1973). Yamamoto und Hidaka (in Macdonald 1985) zeigten experimentell, dass Marderhunde (*Nyctereutes procyonoides*) ihren Kot eindeutig von fremdem unterscheiden können. Kot von Haushunden enthält Sekrete aus Analsäcken und Perianaldrüsen (Fogle 1993).

Bei den Rothunden dieser Studie wurde Urin und Kot, ob als Markierung oder reine Eliminierung abgesetzt, von allen Rudelmitgliedern häufig intensiv berochen, auch ohne darüber zu markieren.

Während es bei mit Urin besprenkeltem Kot schwierig ist, zu entscheiden, ob der Kot oder der Urin eine Kontrolle auslöste, sind die geruchlichen Prüfungen von frischem, unmarkiertem Kot eindeutig. Frischen, unmarkiertem Kot berochen im Kleingehege beide Alphatiere am häufigsten, wenn es der eigene oder der des Partners war. Der zweite Rüde zeigte eine Präferenz für den Kot der Hündin beim Kennenlernen im Block I. Später präferierte er den Kot des Alpharüden. Die Hündin zeigte die höchste geruchliche Prüfrate am frischen Kot des Alpharüden (ohne zu markieren) beim Kennenlernen

In der Freianlage bevorzugten beide Weibchen den frischen, unmarkierten Kot des Alpharüden. Beide Rüden prüften dagegen bevorzugt den der Weibchen.

Auch bei reinem Urin, der bisher nicht mit Urin markiert wurde, zeigten im Kleingehege beide Alphatiere häufiger eine Inspektion an eigenem Urin oder dem des Partners als am Urin des zweiten Rüden. Der zweite Rüde prüfte am häufigsten den Urin des dominanten Rüden und am zweithäufigsten den der Hündin. Die meisten Kontrollen führte er beim Kennenlernen durch. Beim Kennenlernen rochen auch die Alphatiere häufiger am reinen Urin des Partners als zu einem späteren Zeitpunkt.

In der Freianlage beroch die Alphahündin nur eigenen Urin und den des Partners. Beide Weibchen und der zweite Rüde bevorzugten den Urin des Alpharüden. Der zweite Rüde prüfte nur den Urin des Alphapaars geruchlich. Er zeigte das Verhalten am häufigsten beim Kennenlernen.

Fazit der geruchlichen Inspektion:

Damit ist es gesichert, dass der Kot und Urin in Reinform Informationen über das Geschlecht enthält und Rothunde ihn eindeutig einem Individuum zuordnen können. Zudem wurde bevorzugt beim Kennenlernen am häufigsten gerochen, zu einem späteren Zeitpunkt lies die Rate nach. Ob Kot und Urin an sich Informationen über den Rang eines Rothundes z. B. über den Inhalt von bestimmten Hormonen bzw. deren Derivate, enthält ist nicht klar. Es könnte ausreichen, dass an den Exkrementen das Individuum erkannt wird, und dessen Status und Rang bekannt ist. Es könnte jedoch auch einfach über die geringe Urinmenge versus viel Urin bei Eliminierungsverhalten auf den Markierungscharakter hinweisen, ohne dass z.B. spezielle Duftstoffe auf den ranghohen Status des Tieres verweisen.



Die Mischung macht's? Doppelmarkieren beim Kennenlernen

Das gegenseitige Kennenlernen und Erkennen findet bei vielen Caniden über den Geruchssinn statt. Das Setzen von Geruchsmarken zeigt dem anderen und - falls vorhanden - noch weiteren Gruppenmitgliedern die Präsenz des markierenden Individuums an. Markierungsverhalten kann im Sinne einer Demonstration der Vormachtstellung interpretiert werden. Dabei ist nicht nur der Geruch oder das Vermischen von Urin



entscheidend. Auch die Bewegungsabläufe beim Markieren, das nur von den Alphas gezeigt wird, kann dahingehend interpretiert werden. So ist allein der Bewegungsablauf des Beinhebens bzw. des Stehens im Handstand beim Rothund optisch sehr auffällig.

Besondere Bedeutung hat bei der Paarbildung und Paarbindung das Markieren beider Partner kurz nacheinander. Beim sogenannten Doppelmarkieren (Übermarkieren; „Sequence marking“ (Porton 1983) oder „Double Marking“ nach Rothman und Mech (1979) wird eine Markierung (die eigene oder die eines Partners) erneut mit Urin besprenkelt. Dies kann exakt auf dieselbe Stelle oder in unmittelbarer Nähe dazu erfolgen. Offensichtlich gibt es zumindest bei Rothunden Unterschiede, ob der eigene Urin übermarkiert wird (hier in der Studie als „Eigenmarkierung“ titulierte) oder der des Partners (siehe unten). Letzteres bedingt eine Vermischung des Urins und dessen Duftstoffen. Das markierende Paar wird geruchlich zusammengeschweißt, was sowohl für die Paarbindung als auch für die - sofern vorhanden - weiteren Sippenmitglieder wichtig sein kann.

Doppelmarkieren wird bei vielen Caniden allgemein nur von den Alphas gezeigt (Afrikanische Wildhunde: Kühme 1965 b, Frame und Frame 1976; Wölfe: Rothman und Mech 1979; Krabbenfresser: Brady 1979, Gold- und Schabrackenschakal: Golani und Mendelsohn in Porton 1983). Für den Rothund ist Doppelmarkieren in dieser Studie belegt, sowie von Ludwig (2001) und (Bogusch 2002).

In dieser Studie markierten nur die Alpha-Paare. Sie zeigten von Beginn an Doppelmarkieren.

Das Alpha-Paar im Kleingehege zeigte die höchsten Markierungsraten im ersten Block, beim Kennenlernen. In der ersten gemeinsamen Woche zeigte er Alpha-Rüde kein Übermarkieren. Die Hündin markierte zum ersten Mal über den Kot des Alpha-Rüden am vierten gemeinsamen Tag im Handstand.

Das Alpha-Paar in der Freianlage markierte bereits am zweiten gemeinsamen Tag. Auffällig ist, dass beide diese Stellen übermarkierten: Sie über seinen Urin und er anschließend darüber. Sie markierte an diesem Tag auch seinen Kot zum ersten Mal.

Der Alpha-Rüde zeigte von Anfang an hohe Raten. Sie lag beim Kennenlernen leicht höher als im folgenden Block V. Die Rate seiner Partnerin lag in beiden ersten Blöcken dagegen weit unter seinen Raten. Da das Zusammengewöhnen im Hochsommer weitab der Vorpaarungszeit stattfand, ist dieses Markierungsverhalten eindeutig von areproduktiver Bedeutung. Zu der Zeit kam es aber zu starken Spannungen unter beiden Rüden, so dass die hohe Rate des Alpha-Rüden darin begründet sein kann. (Er markierte sehr häufig dabei nicht über ihre, sondern über seine eigenen Marken!).

Bei neu gebildeten Paaren war bei Wölfen die Markierungsrate höher als nach der Etablierung der Bindung (Rothman und Mech 1979).

Bei neu zusammengestellten Paaren von Waldhunden sank mit der Gewöhnung aneinander auch wieder die zuvor angestiegene Markierungsrate (Porton 1983). Weibchen des Waldhundes markieren während der ersten Begegnung, der Paarbildung, signifikant häufiger über Urinmarken ihres Partners als die Rüden über ihre (Porton 1983).

Waldhundweibchen, die als Juvenile aus ihrer Familie genommen wurden, begannen sofort nach Bezug eines eigenen Geheges in Anwesenheit eines fremden Rüden zu markieren. Im Familienverband hatten sie davor nie markiert (Porton 1983).

Bei einem neu gebildeten Paar Krabbenfresser markierten die Tiere nicht sofort in den ersten zwei Wochen, sondern ab der zweiten bis zur vierten häufiger über Urinmarken des anderen, danach nahm die Rate noch weiter zu. (Kleiman und Brady 1978).

Bei einem neu gebildeten Rudel von 3,2 Afrikanischen Wildhunden begann das neue Alphapaar, das sich aus den ranghöchsten der gleichgeschlechtlichen Tieren gebildet hatte, sofort beim Zusammentreffen mit Doppelmarkieren. Dabei markierte die Hündin über den Urin des Rüden, nachdem sie sich zuvor in seinem Urin gewälzt hatte (Estes 1991).

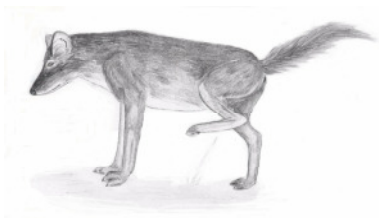
Der Dominanzcharakter des Doppelmarkierens über Urin oder Kot des Artgenossen zeigt sich in der Abfolge. Wer zuletzt darüber markiert, der dominiert.

Bei Afrikanischen Wildhunden zeigten subordinierte Tiere einmal Doppelmarkieren. Sofort nach ihrer Ankunft markierte die Alphahündin über diese Stelle, danach zeigte das unterlegene Paar kein Doppelmarkieren mehr (Rothman und Mech 1979).

Rothunde markierten zwar mit erhobenem Bein oder im Handstand. Theoretisch könnte dadurch Urin in größerer Höhe angebracht werden, als bei Abgabe in der Hocke. Die Markierungen wurden jedoch selten in erhöhter Position angebracht. Meist markierten die Wildhunde Stellen und Objekte am Boden. Dies widerspricht den gängigen Theorien, welche Funktion dieses hohe Anbringen von Marken haben kann: eine verbesserte optische Auffälligkeit der Markierungsstelle, dem Eindruck der Höhe (je höher desto „imponierender“), bzw. die größere Verdunstungsfläche beim Herablaufen des Urins. Es war offensichtlich nicht das erhöhte Anbringen wichtig. Möglicherweise ist das Verhalten „Beinheben“ als Erbkoordination so funktionslos erhalten geblieben, oder die Verhaltensweise an sich dient als optisches Signal an Rudelmitglieder.

Markieren über Urinmarkierungen

Das sofortige Markieren über eine Urinmarkierungsstelle gewann in beiden neu gebildeten Rudeln erst nach dem Kennenlernen an Bedeutung. Beim späteren Markieren zeigt sich jedoch deutlich, dass der Alpharüde zu Beginn der Rudelbildungen im Kleingehege den Urin der Hündin



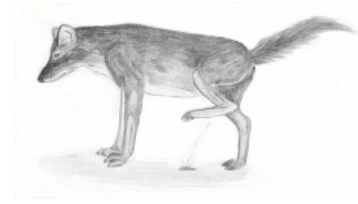
häufiger (aber nicht immer schneller nacheinander) markierte und seinen seltener. Offensichtlich war es beim Kennenlernen wichtiger, ihre Markierungsstellen mit seinem Urin zu versehen als über seine eigenen eine erneute Markierung zu setzen.

Dass das Übermarkieren im Sinne einer „Besitzanzeige“ zu verstehen ist, zeigt sich daran, dass die meisten seiner sofortigen Markierungen über Urin der Hündin stattfanden während er seinen eigenen Urin erst zu einem späteren Zeitpunkt erneut markierte.

In der Freianlage trat sofortiges Markieren beim Kennenlernen nur zweimal auf. Auch im folgenden Block waren es Einzelfälle. Es hatte damit keine große Rolle beim Kennenlernen. Allerdings ist die Anlage sehr weitläufig, so dass ein Alphatier direkt neben dem Partner bei dessen Markieren stehen musste, um sofort übermarkieren zu können. Aber auch das spätere Markieren über Urin des Partners trat beim Kennenlernen nur vereinzelt auf. Der Alpharüde zeigte das Verhalten siebenmal über eigenen Urin und damit die höchste Rate beim Kennenlernen. Dies steht wahrscheinlich mit den Spannungen zum zweiten Rüden in Verbindung (siehe unten). Nach Ende der Spannungen fiel die Rate seiner Eigenmarkierungen und die Markierungsrate über Urin seiner Partnerin stieg an.

Markieren von Kot

Sofortiges Markieren von unmarkiertem Kot zeigte der Alpharüde im Kleingehege beim Kennenlernen am häufigsten. Er markierte dabei nur den Kot der Hündin. Auch im folgenden Block lagen die Raten sehr hoch. Die Hündin zeigte das Verhalten nur vereinzelt und nur in den ersten beiden Blocks.



Nur beim Kennenlernen markierte der Rüde sofort über Urin der Hündin (auf Kot), später nicht mehr. Dann markierte er nur noch über die eigene Urinmarkierung auf Kotsrängen.

Insgesamt zeigt sich jedoch das sofortige Markieren über frischen Kot beim Kennenlernen eine Rolle spielte: es wurde sofort vor allem der frische Kot des Partners übermarkiert und nicht der eigene. Dies weist auf die Paarbindung bzw. den Besitzanspruch hin.

Aber auch das Übermarkieren von Urin war beim Kennenlernen wichtig. So zeigte der Rüde nur im ersten Block ein sofortiges Übermarkieren des Urins der Hündin (egal auf wessen Kot sie ihren Urin gesprenkelt hatte). Es war offensichtlich wichtig, sofort nach ihr ihre Urinmarke mit seinem Urin zu vermengen. Auch dies weist auf die Paarbindung und den „Anspruch“ des Alpharüden auf diese Hündin bei Anwesenheit der männlichen Konkurrenz durch den zweiten Rüden hin. Später bei den starken Spannungen trat das Verhalten dagegen nicht mehr auf, vielmehr erfolgte vor allem ein Übermarkieren des eigenen Urins durch den Alpharüden.

In der Freianlage zeigte sich dagegen ein anderes Bild. Beim Kennenlernen (Block IV) gab es kein sofortiges und kein späteres Kotmarkieren von frischem Kot, weder des eigenen noch des Kots des Partners. Diese Verhalten blieben auch im nächsten Block, Block V, Einzelfälle. Da kein oder kaum Markieren von frischem Kot stattfand, sind auch die Raten beim Markieren von bereits markiertem Kot zwangsläufig niedrig. Es änderte sich erst mit der Separierung des zweiten Rüden. Danach stiegen die Raten an.

Weshalb gerade in Zeiten der Konkurrenz nicht wie im Kleingehege bei Spannungen der Alpharüde häufig seinen eigenen Urin auf Kot übermarkierte ist nicht klar. Offensichtlich führten die Spannungen allgemein zu einem geringen Bedürfnis des Alpharüden, Kot zu markieren. Dafür spricht auch, dass die Raten für das Markieren über Urin ohne Kot darunter viel höher liegen und die höchsten Raten beim Kennenlernen auftraten. Offensichtlich haben reine Urinmarkierungsstellen eine andere Bedeutung/Funktion als markierter Kot.

Zusammenfassung des Markierens bei der Paar- und Rudelbildung

Markierungsverhalten zeigte bereits beim Kennenlernen zwei Funktionen:

Erstens „Besitzanspruch“ kenntlich zu machen, indem das jeweilige Alphatier möglichst frühzeitig eine Markierung des Partners (Urin oder Kot) selbst mit Urin benetzt. Dies tritt bereits in den ersten Tagen des Kennenlernens auf.

Zweitens dient es beim Rothund offensichtlich allgemein die Präsenz und damit den Status durch reine Markierung von Ästen, Boden, Laub etc. zu demonstrieren.

(Drittens tritt es unabhängig vom Kennenlernen in Zusammenhang mit aggressiven Auseinandersetzungen auf. Dabei wird der eigene Urin übermarkiert und nicht der des Partners).

Markierungsverhalten ist beim Rothund eindeutig rangabhängig: Es markieren nur die Alphatiere. Markiert wurde mit erhobenem Bein oder im Handstand.

Alle Markierungsstellen und Objekte wie Kot, die von der Hündin im Handstand markiert wurden, befanden sich jedoch am Boden. Somit ist beim Rothund nicht die Höhe der Stelle ein Signal. Es ist vielmehr davon auszugehen, dass allein die Körperpostur des erhobenen Beines bzw. des Markierens im Handstand an Rudelmitglieder ein optisches Signal darstellt.

4.2.5 Einfluss von sozialen Spannungen auf die Paarbindung

Soziopositive und -negative Verhaltensweisen

Schweriner Rudel 2,1 und 2,2 Rothunde 2001

Die dauernde Anwesenheit des zweiten Rüden „Fossi“ 2001 im Kleingehege in Schwerin, der gehegebedingt nicht vertrieben werden konnte, hatte starken Einfluss auf die Ausbildung der Paarbindung und die Paarbindung des ersten Alphapaars „Dorre“ und „Alex“. Der Alpharüde orientierte dort 67,2 % seiner stationären Körperkontakte auf den zweiten Rüden. Diese Kontakte erfolgten jedoch in sozionegativem Kontext. Der Alpharüde setzte sich vor den unterlegenen Rüden, der völlig erstarrte und unterwürfig liegen blieb oder sich auf der Stelle ablegte. Teilweise setzte sich der dominante Rüde bzw. legte sich zum in einer Ecke ruhenden zweiten Rüden hin, dem damit jegliche Fluchtmöglichkeiten versperrt waren. Auf die körperliche Nähe reagierte der unterlegene jeweils mit submissiven Gesten oder erstarrte und blieb minutenlang völlig bewegungslos auf der Seite liegen. Die Kontaktsuche des Alpharüden zum zweiten Rüden hatte starken Dominanzcharakter. Dies wird auch daran deutlich, dass sein stationäres Kontaktverhalten zunahm (Block III), als die Hündin tot war.

(Der zweite Rüde legte sich in dieser Zeit häufig submissiv auf die Seite, wenn der Alpharüde ihm imponierte). Im selben Zeitraum stieg auch das Aggressions- und Beschädigungsverhalten so stark an, dass beide Tiere getrennt werden mussten.

Der zweite Rüde zeigte in Schwerin zu dieser stressreichen Zeit deutliche Anzeichen von Verteidigungsschlaf. Er lag eng zusammengerollt mit dem Rücken zur Wand bzw. in einer Ecke. Er kniff die Augen zu, zeigte aber Ohrenspiel. Kam der dominante Rüde zu ihm, fuhr er hoch, flüchtete und rollte sich sofort in einer anderen Ecke in Schutzhaltung zusammen. Anders als bei Pfeleiderer (1990) gezeigt, reagierte der Rüde nicht auf Stress und Anstarren von Besuchern, sondern aufgrund von sozialen Interaktionen mit dem aggressiven Alpharüden mit der Scheinschlafstellung. Häufig legte er sich dabei in unmittelbarer Nähe zur Protokollantin ab, da der Alpharüde möglicherweise in der ersten Zeit nicht so nah an die Person herankam.

In der großzügigen Anlage orientierte der Alpharüde sein stationäres Kontaktverhalten hauptsächlich (76,6%) auf seine neue Partnerin „Nina“. Sozionegative Körperkontakte wie im alten Kleingehege waren nicht mehr zwischen den Rüden zu beobachten. Der dichte Bewuchs und die weitläufige neue Freianlage machten es räumlich schwierig, den zweiten Rüden in die Enge zu treiben. Er konnte bereits bei einer Annäherung gut ausweichen und aus dem Sichtfeld verschwinden.

Der negative Einfluss auf die Paarbindung des Alphatiers zeigt sich besonders darin, dass nach der Entfernung von „Fossi“ aus dem zweiten Rudel (2001, ab Block VI) die stationären Körperkontaktraten der Alphahündin „Nina“ zum Alpharüden „Alex“ stark anstiegen, obwohl noch keine Vorpaarungszeit herrschte. Die stationären Körperkontakte waren zwischen ihnen von neutraler oder soziopositiver Natur.

Auch nahm die Rate des Fangleckens der Alphahündin bei ihrem Partner zum selben Zeitpunkt sprunghaft zu.

Beide Alphapaare in Schwerin wurden eindeutig von den Spannungen zwischen den unverträglichen Rüden beeinflusst.

Magdeburger Rudel 2,1 Rothunde

Auch in Magdeburg hatte die Trennung des zweiten Rüden vom Alphapaar starken Einfluss auf die Körperkontaktaufnahme der Alphatiere.

Die Hündin zeigte nach der Isolierung des zweiten Rüden weit höhere Werte stationärer Kontakte ($n = 53$) bei ihrem Partner als zuvor ($n = 23$). Auch der Rüde nahm viel häufiger zu ihr Kontakt auf ($n = 105$) als in der Zeit, als alle drei Tiere zusammen waren (Block I, $n = 28$).

Auch die geruchlichen Kontrollen der Hündin an ihrem Partner ging mit der Separierung des zweiten Rüden stark in die Höhe. Ebenso stieg bei beiden Alphatieren die Rate des Beleckens der eigenen Geschlechtsorgane und der des Partners an.

Auffällig ist, dass die Rate des Fangleckens des Alpharüden an seiner Partnerin nach der Abtrennung des zweiten Rüden um das vierfache anstieg. Es kam offensichtlich zu einer Vertiefung der friedlichen Bindung zwischen beiden Alphatieren. (Die abfallenden Werte des zweiten Rüden werden hier nicht erörtert, sie dürften durch die räumliche Trennung erfolgt sein. Ein Lecken war durch das Trenngitter kaum möglich).

Auch das Spielverhalten wurde von den Spannungen stark beeinflusst. Bereits in der Trennungswoche stieg bei beiden Alphatieren die Aufforderungsrate an den Partner stark an. Im folgenden Block blieb die Rate der Initiativen der Hündin weit über dem Niveau der gemeinsamen Haltung zu dritt. Der zweite Rüde zeigte ein erstes Spiel nach der Separierung vom Alphapaar. Nachdem der zweite Rüde abgetrennt war, entspannte sich die Situation, was durch das vermehrte Auftreten von Spielen deutlich wird.

In Magdeburg fand das Beleckens von Genitalien hauptsächlich nach der Separierung des zweiten Rüden vom Alphapaar statt. Der Alpharüde zeigte das Verhalten dabei zweimal an der Hündin, davor jedoch nie. Die Alphahündin zeigte das Verhalten dem Partner gegenüber zu 87,0 % nachdem sie mit ihm allein im Gehege war. Auffällig ist auch, dass erst zu diesem Zeitpunkt die Alphahündin und der zweite Rüde ein Beleckens der eigenen Genitalien zeigten. Da sich auch übriges Paarbindungsverhalten zwischen den Alphatieren nach der Separierung häufte, dürften die verstärkt auftretenden Leckereignisse zur Vertiefung der Paarerkennung gedient haben. Das Verhalten trat jedenfalls zu einem Zeitpunkt auf, an dem keine Vorpaarungs- oder Paarungszeit war.

Im Magdeburger Rudel legte sich der Alpharüde bereits in der Trennungswoche nach der Separierung des zweiten Rüden verstärkt vor seiner Partnerin auf die Seite.

Beide Alphatiere zeigten die höchsten Raten dominant aggressiven Verhaltens gegenüber dem zweiten Rüden vor dessen Separierung. Danach nahmen die Einschüchterungsverhalten zu (Aggressionsverhalten muss wie definitionsgemäß in der Studie festgelegt, mit Körperkontakt einhergehen, was nach der Trennung nicht mehr möglich war). Bei beiden Alphatieren stieg nach der Trennung die Rate des Imponier- und Aggressionsverhalten (dominantes und defensives summiert) gegenüber dem Partner an. Gleichzeitig stiegen auch die Rate der imponierenden Körperkontakte zwischen den Alphatieren stark an. Wie bei einer Rudelneubildung kommt es offensichtlich bei der Festigung der Paarbindung zu wechselseitiger Demonstration des hohen Ranges zwischen den Partnern.

Die Rudelumbildung in Magdeburg zeigte sich auch im Aufreitverhalten, das nie mit Hängen durchgeführt wurde und nur Sekunden dauerte. Davon entfielen 75,6 % auf den Block II, in dem das Alphapaar vom zweiten Rüden getrennt lebte.

Die Hündin ritt auf beide Rüden auf, wobei sie ihren Partner (98,5 %) bevorzugte.

Der Alpharüde ritt auf die Hündin auf, nicht jedoch auf den zweiten Rüden. Dieser zeigte das Dominanzverhalten nicht. Es fand 98,7 % des Aufreitens zwischen den Alphatieren statt. Das Verhalten wurde außerhalb der Vorpaarungszeit bzw. Paarungszeit gezeigt und ist dem Dominanzverhalten zuzuordnen.

Dagegen fiel die Rate der zuvor gezeigten Beschwichtigungsverhalten, die zur Befriedung der aggressiven Grundstimmung beitragen, stark ab. So zeigten beide Alphatiere nur im Block I Futterbettelverhalten. Die Hündin richtete es an den zweiten Rüden allein oder wenn ihr Partner dabei war. Der Alpharüde zeigte das Verhalten gegenüber dem zweiten Rüden oder wenn dieser bei der Hündin war. Während sich der zweite Rüde jeweils dabei unterwarf, erwiderte das entsprechende Alphatier das Futterbettelverhalten meist positiv. Das Futterbetteln hatte hier eindeutig beschwichtigende Funktion, denn es trat nie im Kontext mit Nahrung oder Futtermustern auf.

Fazit:

Offensichtlich verstärkte sich sowohl im Schweriner als auch im Magdeburger Rudel die Paarbindung, nachdem der zweite Rüde das Rudel verlassen hatte. Der Rüde befand sich in einer benachbarten Anlage und konnte olfaktorisch, visuell und akustisch wahrgenommen werden. Dennoch war für die Wildhunde nun eine klare Grenze getroffen. Die innerartlichen Spannungen gingen zurück, friedliches Paarbindungsverhalten und Spielverhalten stieg an.

Auswirkungen auf das Markierungsverhalten

Doppelmarkieren des eigenen Urins dient nicht der Paarbindung

Allgemein ist das sofortige Markieren nachdem ein Tier selbst oder ein Artgenossen markiert von verschiedenen Intentionen motiviert. Wie oben gezeigt, kann ein Markieren über Urin des Partners als gemeinsame Demonstration des Zusammengehören interpretiert werden. Jeder Wildhund, der eine solche Stelle beriecht, wird dabei Duftstoffe beider Alphatiere detektieren. Anders bei Stellen, bei denen ein und das selbe Tier – womöglich noch innerhalb von Sekunden – erneut markiert. Dies führt zu einer enormen Verstärkung der Duftstoffwirkung. Geruchstoffe können von dem empfindlichen Geruchsorgan der Wildhunde in geringsten Mengen wahrgenommen werden können. Ein sofortiges Übermarkieren mit eigenem Urin scheint zunächst biologisch unsinnig. Vom Rotfuchs sind solche fast schon stereotyp anmutenden, wiederholten Verhaltenssequenzen Beriechen, sofortiges Markieren, Beriechen, erneutes Markieren, Riechen... bekannt (Macdonald 1987).

Aggression und Markierungsverhalten: Dient das Übermarkieren eigenen Urins der Rangdemonstration gegenüber dem Kontrahenten?

Viele Caniden zeigen aggressionsinduziertes Markieren. Der Demonstrationscharakter von Markierungsverhalten wird beispielweise daran deutlich, dass nach gewonnenen Auseinandersetzungen der Sieger häufig markiert und meist in Sichtweite des unterlegenen Gegners. Dies ist belegt für Wolf und Haushund, Kojoten, Goldschakal und Afrikanische Wildhunde (Macdonald 1985). Bei Kojoten gab es bei den Rüden einen deutlichen Zusammenhang des Markierens (mit erhobenem Bein) mit Aggressionen (Wells und Bekoff 1981).

Auch für den Rothund ist mit dieser Studie ein Zusammenhang belegt.

Schweriner Rudel 2,1 und 2,2 Rothunde 2001

Der Alpharüde zeigte häufig aggressiv motiviertes Verhalten gegenüber dem zweiten Rüden. Dies wirkte sich auch auf sein Markierungsverhalten aus. So zeigte er auffallend hohe Raten des Übermarkierens von eigenem Urin bzw. Kot auch wiederholt nacheinander, ohne dass die Alphahündin dazwischen auf die Stelle ihren Urin gesprenkelt hätte. Damit wird die „Besitzanspruchsanzeige“ des Rüden auf diese Hündin durch derartiges Markieren unwahrscheinlich.

Vielmehr steht das Übermarkieren eigener Stellen offensichtlich mit dem Dominanzstatus über den zweiten Rüden in Verbindung. Im Kleingehege zeigte der Alpharüde die höchsten Raten des Übermarkierens eigener Stellen im dritten Block, in dem es auch zu Beschädigungskämpfen und anhaltenden Aggressionen gegenüber dem zweiten Rüden kam. Während die Rate des Übermarkierens der eigenen Urin-Markierungsstellen beim Alpharüden stark zunahm, markierte er immer seltener über den Urin der Hündin.

Biologisch gesehen, ist das sofortige Markieren über die gerade zuvor gesetzte Urinmarke unnötig, da bereits Duftstoffe abgegeben wurden. Diese sind auch noch frisch und nicht etwa veraltet oder bereits verduftet. Dieselbe Menge wäre ggf. bei einmaligem Markieren durch Abgabe von mehr Urin zu erreichen. Wahrscheinlich ist jedoch durch die Anspannung und Erregung der Hormonspiegel so hoch, dass Markierungsverhalten übersteigert durchgeführt wird.

Das Eigenmarkieren blieb auch weiterhin so hoch, als die Hündin bereits tot war. Besitzanspruch als Ursache des Markierungsverhaltens scheidet damit eindeutig aus. Es steht dagegen im Zusammenhang mit Dominanzverhalten gegenüber Geschlechtsgenossen. Wurde über Kot markiert, zeigt sich ein ähnliches Bild.

Nur beim Kennenlernen markierten beide Alphatiere sofort über eine Urinmarkierung des Partners über Kot, was im Sinne einer Paarbindung bzw. Besitzanspruch zu interpretieren ist. Danach markierte nur noch der Alpharüde sofort über Kot und nur noch, wenn die Markierung davor von ihm stammte (Die Hündin markierte zu dem Zeitpunkt nicht mehr über Kot). Auch hier nahm damit die Eigenmarkierungsrate des Rüden zu. Es dürfte die letzte Urinabgabe (seine eigene) und nicht die Herkunft des Kotstranges für ihn wichtig gewesen sein.

Im Kleingehege prüfte der zweite Rüde (bei zunehmenden aggressiven Auseinandersetzungen der Rüden) ab Block II nur noch den Kot des Alpharüden und dies mit steigender Rate.

In der Freianlage war die Situation umgekehrt. In den ersten beiden Blöcken kam es zu Spannungen, danach war der zweite Rüde getrennt gehalten worden. Entsprechend stieg dann nach der Separierung die Rate des Alpharüden beim Markieren über Urin (ohne Kot darunter) seiner Partnerin an. Dagegen fiel seine Rate des Übermarkierens von eigenem Urin. Diese Markierungsart (Übermarkieren eigenen Urins) zeigte damit keinen Besitzanspruch an. Der Höchstwert lag in den ersten beiden Blöcken beim Kennenlernen. Genau in jener Zeit zeigte er aber kaum Markieren über Urin/Kot der Alphahündin. Besitzanspruch kann deshalb nicht die Ursache für Eigenmarkierungen sein. Vielmehr lagen die hohen Raten im Zeitraum sozialer Spannungen, die mit der Separierung des zweiten Rüden im Block VI beendet waren. Aggressivität bedingte offensichtlich das hohe Maß an Markierungsverhalten allgemein und die hohe Rate des Markierens über eigene Markierungsstellen.

Auch das Markieren über Kot nahm bei beiden Alphatieren 2001 nach der Separierung des zweiten Rüden sprunghaft zu. Sofort wurde dabei nur der unmarkierte Kot des Partners nicht der eigene markiert. Dies deutet auf ein „Besitzanzeige“ hin.

Bei den sofortigen Markierungen über Urin (auf Kot) markierte die Hündin nur über Urin des Alpharüden sofort, er dagegen sowohl sofort über ihren Urin als auch über seinen. Beim späteren Markieren über Urin auf Kot markierten beide Alphatiere sowohl über eigenen als auch über den Urin des Partners häufiger oder überhaupt erst nach der Separierung vom zweiten Rüden. Es machte damit einen Unterschied, ob eine Markierungsstelle nur Urin enthielt oder es sich um Urin auf Kot handelte.

Übermarkieren des Alpharüden nur über Urin stand im Zusammenhang mit der Anwesenheit des Konkurrenten, dagegen trat das Markieren über eigene Urin auf Kot beim Alpharüden erst nach der Separierung des zweiten Rüden gehäuft auf. Es trat damit im Sinne eines Besitzanspruches bzw. im Dienst der Paarbindung auf.

Magdeburger Rudel 2,1 Rothunde

Auch in Magdeburg stiegen die Gesamtmarkierungsraten der beiden Alphatiere mit dem Tag der Trennung an. Während die Werte der Hündin in der Trennungswoche ihr Maximum erreichten, so stieg die Rate des Alpharüden nach der Trennungswoche noch weiter an. Die Trennung fand im Hochsommer statt und damit weit entfernt von der Vorpaarungs- oder Paarungszeit. Das beobachtete Markierungsverhalten stand eindeutig nicht mit der Reproduktion in Zusammenhang.

Beim Markieren über Urin markierte die Hündin immer häufiger sofort über den Urin ihres Partners. Aber auch die Rate des späteren Markierens seines Urins nahm bei ihr zu. Dies deutete auf eine Vertiefung der Paarbindung hin.

Beim Rüden nahm jedoch das sofortige Markieren über den Urin der Hündin ab. Offensichtlich war es nicht mehr so wichtig, über ihren Urin sofort den seinen zu setzen. Er markierte zwar weiterhin und immer ihren Urin, jedoch zu einem späteren Zeitpunkt. Beim Rüden stiegen die Raten beim späteren Markieren auch die Werte über seinen eigenen Urin stark an. Sofortiges Markieren einer eigenen Stelle trat dagegen nicht mehr auf. Sobald die Konkurrenz weg war, fiel wie in den Schweriner Rudeln die Rate des sofortigen Eigenmarkierens.

Nach der Separierung stieg auch die Rate des Markierens von frischem, bisher nicht markierten Kot bei beiden Alphatieren an. Es wurde jeweils nur der Kot des Partners sofort benetzt. Die höchsten Raten des späteren Markierens von frischem Kot zeigten beide Alphatiere ebenfalls erst nach der Trennung vom rangniedrigen Rüden. Erst zu dem Zeitpunkt zeigte die Hündin z.B. sofortiges Markieren des Kotes ihres Partners.

Auch beim Markieren von bereits benetztem Kot zeigt sich der Einfluss der Trennung deutlich. Sowohl beim sofortigen als auch beim späteren Markieren über Urin auf Kot zeigten beide Alphatiere höhere Raten bzw. überhaupt das Verhalten nach der Trennung. So zeigte die Hündin erst nach der Separierung das Markieren über Urin des Partners auf Kot. In der Trennungswoche markierte erstmals der zweite Rüde seinen Bereich mit erhobenem Bein. Zuvor zeigte er keinerlei Markierungsverhalten.

Es wurde jedoch nicht nur mehr markiert, sondern auch mehr nur geruchlich kontrolliert nach der Trennung. So trat erstmals die geruchliche Prüfung des unmarkierten Kotes auf, und die von bereits urinmarkiertem Kot, sowie von Urinmarkierungsstellen kam häufiger vor. Insgesamt zeigten die Alphatiere damit gehäuftes Interesse an Urin und Kot (rein oder bereits markiert), ohne dass sie diesen markierten.

Erst nach der Separierung leckte der Alpharüde auch zweimal den Urin seiner Partnerin vom Boden auf. Auch die Bildung von Latrinestellen nahm im Block II stark zu. Es wurde dann von beiden Alphatieren und nicht nur wie im Block I von der Hündin gezeigt.

Fazit des Markierungsverhaltens unter sozialen Spannungen in allen drei Rudeln:

Das sofortige Markieren des Weibchenurins durch den Alpharüden erfolgt im Sinne einer „Besitzanzeige“. Das Markieren über eigenen Urin steht im Zusammenhang mit Rangdemonstration und Aggressionen unter den Rüden.

Auffallend ist, dass es in keinem Rudel signifikante Unterschiede in den Medianen des „späteren“ Markierens gab. Es wurde nicht schneller nacheinander bei der Paarbildung markiert als im sonstigen Zeitraum noch gab es signifikante Medianunterschiede zwischen den spannungsreichen und entspannten Phasen.

Markierungsverhalten ist beim Rothund damit offensichtlich verschieden motiviert

Zusammenfassung des Einflusses sozialer Spannungen auf die Paarbindung

Mit der Separierung des jeweils zweiten Rüden, traten soziopositive Verhaltensweisen (Fanglecken, stationäre Körperkontakte, Spielverhalten) unter den Alphetieren häufiger auf.

Zeitgleich stieg auch das imponierende Verhalten und Dominanzverhalten (Aufreiten etc.) zwischen den Alphetieren an. Die Paarbindung wurde verstärkt.

In beiden Rudeln, in denen nach der Trennung noch ein Alphapaar vorhanden war (im Kleingehege Schwerin starb die Hündin vor der Separierung) stiegen die Markierungsraten beider Alphetiere an. Markierungsverhalten hat damit bei der Paarbindung wichtige Funktionen. Es war jedoch von Bedeutung, ob die eigene Stelle oder die des Partners markiert wurde und ob dies sofort oder zu einem späteren Zeitpunkt geschah. Während das Markieren über eigenen Urin in Zusammenhang mit Aggressionen und angespannten Situationen stand, wurde nach der Entfernung des jeweils zweiten Rüden aus dem Rudel von den Alphetieren verstärkt Marken des Partners übermarkiert.

4.3 Das Leben im Rudel: von der Vorpaarungszeit bis zur Geburt der Welpen

4.3.1 Soziopositive Verhalten erleichtert das friedliche Zusammenleben im Rudel

Canidenarten zeigen eine große Bandbreite in der Variabilität ihrer Mimik und der Körpersprache insgesamt. Allgemein gilt die Tendenz, je sozialer die Art lebt, desto vielfältiger und subtiler ist diese Kommunikation ausgeprägt.

Kleiman und Eisenberg (1973) vermuten, dass Caniden mit komplexeren sozialen Organisationsstrukturen variabelere Sozialverhalten zeigen als Arten mit einfacheren, weniger sozialen Lebensweisen. So weist der paarweise, selten mit den Nachkommen vom Vorjahr zusammenlebende Goldschakal nach Feddersen-Petersen (2000) relativ stereotypes Ausdrucksverhalten auf.

Insgesamt ist es wichtig, den Gesamteindruck der Körpersprache zu erfassen. Einzelne Verhaltensweisen wie z.B. das Entblößen der Zähne im Unterkiefer, kann in den unterschiedlichsten Situationen beim Rothund eintreten und reicht vom freundlichen Spielgesicht über das sozial neutrale Hecheln zur Wärmeregulation bis zum defensiven Drohen kurz vor dem Zubeißen. Die Stellung von Lefzen, Ohren, Kopfhöhe, Rutenhaltung, Positur der Beine, des Rückens etc. haben deshalb in ihrer Gesamtheit eine wichtige Bedeutung. Gerade durch dieses subtile und komplexe Zusammenspiel ist der Rothund wie auch der Wolf und der Haushund zu einer umfassenden Körpersprache in der Lage.

Schenkel (1984) benennt neben der Haltung der Rute und der Körperpositur die Gesichtsmimik als eine der wichtigsten Ausdrucksmöglichkeiten der Caniden. Unter Ausdruck versteht er die Merkmale, die bei der Steuerung des Zusammenlebens mithelfen, indem sie die Gestimmung beeinflussen und Reaktionen auslösen.

Die Verwendung von über 60 verschiedenen Verhaltensweisen, Körperhaltungen bzw. Verhaltenskomplexen im Ethogramm dieser Arbeit sowie die Notierung der Ohren-, Lefzen- und der Rutenstellung beim Protokollieren trägt dem Rechnung.

Die Gesichtsmimik ist bei Rothunden allgemein nicht so stark ausgebildet wie beim Wolf *Canis lupus* beschrieben (Schenkel 1984, Zimen 2000). Dies wird auch von Ludwig (2001) bestätigt. So fehlt das Kräuseln des Nasenrückens und auch das Lefzenspiel ist subtiler ausgeprägt. Dafür haben Rothunde einen hohen und sehr variablen Anteil an Winsel-, Pfeif- und Knurrönen. Bis auf Glockenlaute wurde jedoch die Lautgebung des Rothundes in dieser Studie zwar protokolliert, jedoch nicht mit ausgewertet. Rothunde gehören mit Sicherheit zu den stimmaktivsten Caniden. Sie halten fast permanent durch Winsel- und Pfeiftöne miteinander Kontakt. Durbin (1998) konnte zeigen, dass sich die Individuen an bestimmten Charakteristika ihres Winsellautes unterscheiden. Auch je nach Situation (friedlich oder aggressiv) sowie bei verschiedenen Verhaltensweisen (Pacing, Sexualverhalten) änderten sich Frequenz, Dauer und Töne bei den Rothunden. Stimmungs- und situationsabhängige Lautäußerungen werden auch von Isaeva, Volodin und Volodina (2000) genannt. Die Rothunde antworteten einander, indem sie nacheinander je Winsellaute von sich gaben. Bei submissiven Interaktionen aber auch wenn sich ein subordinierter Rothund einem dominanten Artgenossen näherte, wurde das Winseln des subordinierten schneller ausgestoßen. Die Winseltöne bei Begrüßungen wurden dagegen langsamer geäußert. Dies ist auch beim Kojoten belegt (Lehner 1987). Auch Waldhunde zeigen eine große Variabilität bei Winsellauten bezüglich Frequenzmodulation, Silbenwiederholung und sozialem Kontext (Brady 1981).

Eine umfassende sonographische Untersuchung wäre sehr wichtig. Da aber von Rothund kaum Verhaltensbeschreibungen existieren, erschien es wichtiger, zunächst das Verhalten umfassend zu protokollieren. Dies kann als Grundlage für spätere, bioakustische Untersuchungen an der Art dienen.

Unterwerfungsverhalten ist besonders bei sozialen, wehrhaften Arten ausgeprägt. Es dient dazu das Verletzungsrisiko bei Auseinandersetzungen herabzusetzen und allgemein Rangstrukturen zu festigen (Gattermann 1993). Soziopositives und beschwichtigendes Verhalten sind deshalb bei Rudellebenden Caniden sehr wichtig. Sie führen zur Verringerung der Distanzen zwischen zwei Tieren.

Die Paarungszeit fordert von der Alphahündin zwei Extreme: Distanz und Dominanz gegenüber gleichgeschlechtlichen Konkurrentinnen. Zeitgleich sollte sie ihre ranghohe Stellung auch dem Alphanüden zeigen, da wahrscheinlich eine Verpaarung mit einem ranghohen Mitglied allgemein angestrebt wird. Sie muss ihm gegenüber auch beschwichtigendes, distanzverringendes Verhalten zeigen, damit es zur Paarung kommen kann. Werden Dominanzverhalten von bestimmten Hormonen beim Rothund verstärkt getriggert, wäre es für einen Wildhund aufgrund dessen schwierig, im selben Zeitraum stark imponierende Verhaltensweisen gegen Konkurrenten und gleichzeitig verstärkt beschwichtigende Verhaltensweisen gegenüber dem Partner zu zeigen.

Die Rothund-Alphatier fordern meist nicht durch Imponier- oder Drohverhalten rangniedrige Rudelmitglieder zur Unterwerfung auf („Passive Unterwerfung“ nach Schenkel). Vielmehr brachten die subordinierten Tiere den ranghöchsten von sich aus submissives Verhalten entgegen („Aktive Unterwerfung nach Schenkel). Sie zeigen damit von vornherein ihre Unterordnung, was bereits das Aufkommen von Spannungen verhindert. (Dazu tritt passive Unterwerfung als Beschwichtigung definitionsgemäß dann auf, wenn ein Alphantier in einer angespannten, sozialen Konfliktsituation Unterordnung einfordert bzw. erzwingt).

Bei der aktiven Unterwerfung läuft das subordinierte Tier auf den ranghohen Rothund zu, sucht geradezu „kriecherisch“ dessen Nähe. Aktive Unterwerfung ist dabei eindeutig eine agierende und nicht reaktive Verhaltensweise.

Bei Wildhunden ist das Unterwerfungsverhalten ritualisiertes Welpenverhalten (Schenkel 1967). Aktive Unterwerfung leitet sich ab aus dem infantilen Futterbettelverhalten und passive Unterwerfung aus der Säuberungshaltung, die der Welpen bei der Anogenitalmassage einnimmt (Schenkel 1967). Dafür spricht, dass auch adulte Tiere bei der submissiven Rückenlage Urin abgeben. Diese Unterwerfung quasi im Voraus agierend statt auf Dominanzverhalten reagierend wurde von Kühme (1965 b) als „Kriechordnung“ für den Afrikanischen Wildhund bezeichnet.

Auch vom Wolf und vom Haushund ist das Verhalten in beiden Submissionsformen bekannt (Schenkel 1967, Bogusch 2002, Feddersen-Petersen 2000).

Wie wichtig diese aktive Unterwerfung ist, zeigt sich besonders daran, dass beim Rothund das Alphawebchen gegenüber allen anderen Rudelmitgliedern dieses Verhalten in der Trächtigkeit und vor allem während der Aufzucht zeigt. Es steht im krassen Gegensatz zum Dominanzstreben von ihr während der Paarungszeit, in der submissives Verhalten von ihr nicht gegenüber der rangniedrigeren Schwester gezeigt wurde.

Nicht das Lösen von Spannungen sondern deren Verhinderung von vornherein, ist für eine erfolgreiche Aufzucht wichtig.

Rothunde benutzen für diese „vorausseilende“ Unterordnung häufig eigentlich infantile Verhaltensweisen (Pädomorphen) wie das Futterbetteln mit Fanglecken und Pföteln.

Auch Ludwig (2001) und Bogusch (2002) fanden weit mehr submissive, freundliche Verhaltensweisen als Aggressionsverhalten bei Rothunden.

4.3.1.1 Stationäre Körperkontakte:

Körperliche Nähe als Maß sozialer

Bindungen?

Für viele Caniden ist eine enge Paarbindung ein typisches Kennzeichen (Kleiman und Eisenberg 1973). Auch Rothunde zeigen sie, wenn auch nur saisonal sehr deutlich, den Rest des Jahres hebt sich das Alphapaar kaum vom restlichen Rudel ab.



a) in der Vorpaarungs- und Paarungszeit

Zur Vorpaarungszeit 2001 hin nahm im Rudel bei allen 1,2 Mitgliedern die Anzahl der stationären Körperkontakte zu den Artgenossen allgemein zu. Besonders stark stieg die Kontaktaufnahme der Alphahündin zu ihrem Partner. Die zweite Hündin suchte ebenfalls am häufigsten Kontakt zu diesem Rüden und verstärkte aber auch das Kontaktliegen mit der Alphahündin. Die Kontaktaufnahme ging damit einerseits am häufigsten von den Weibchen aus. Die Orientierung erfolgte bei beiden auf den Rüden. Der Alpharüde zeigte das ganze Jahr über fast gleichbleibende stationäre Körperkontakte zu beiden Weibchen. Er bevorzugte dabei seine Partnerin.

In der Paarungszeit zeigte die Alphahündin der Hypothese gemäß die höchsten Raten überhaupt und gegenüber ihrem Partner. Da nur ein Rüde jedoch zwei Weibchen vorhanden waren, könnte das stationäre Körperkontaktverhalten als Hüteverhalten interpretiert werden. Dies war jedoch nicht der Fall. Die zweite Hündin hatte in der Paarungszeit viel mehr Körperkontakte zum Alpharüden. Dies waren jedoch wie weiter unten aufgeführt keine stationären Kontaktverhalten (laut Definition: Sitzen, Stehen oder Liegen), sondern Paarungsaufforderungen. Ein Hüteverhalten der Alphahündin beim Rüden konnte nicht eindeutig beobachtet werden. Oft war die zweite Hündin über Minuten mit dem Rüden allein. Kopulationen hätten stattfinden können, zumal die zweite Hündin 2002 simultan mit der Alphahündin läufig war.

Dass es jedoch Spannungen zwischen den Weibchen gab, zeigt sich in der geringen Anzahl von stationären Kontakten des Alphaweibchens zu ihrer Schwester bzw. umgekehrt. Der Rüde suchte nur seine Partnerin auf.

b) während der Trächtigkeitsphase

Während der Trächtigkeit 2002 der Alphahündin zeigten beide Weibchen hohe stationäre Körperkontaktraten zum Alpharüden. Die Werte der Alphahündin liegen als in der Paarungszeit; dagegen sind die Werte der zweiten Hündin die höchsten in dem Jahr. Ggf. war die Hündin 2002 und 2003 jedoch während der Trächtigkeitsphase der Alphahündin läufig (s.u.), so dass ihr Verhalten im Sinne einer Kontaktaufnahme zur Bindungsvertiefung erfolgen würde.

Die Rate des Rüden zur Partnerin veränderte sich 2002 nicht deutlich während der Paarungszeit, Trächtigkeit und Aufzucht. Auch gegen die zweite Hündin gab es keine Unterschiede während der Trächtigkeitsphase und der Aufzucht. Da 2003 erst ab der Trächtigkeitsphase beobachtet werden konnte, ist ein Vergleich mit Werten der Paarungszeit nicht möglich. Beide Weibchen zeigten jedoch die höchsten Raten gegen den Alpharüden und weit höhere Raten als während der Aufzucht. Der Rüde zeigte wie im Vorjahr das Verhalten fast nur gegenüber seiner Partnerin und fast nur während der Trächtigkeitsphase, nicht aber in der Aufzucht.

Insgesamt zeigte sich in beiden Jahren ein sehr hohes Maß an stationären Körperkontakten vor allem in der Trächtigkeitsphase und jeweils von beiden Weibchen an den Alpharüden orientiert. Sein Verhalten richtete sich hauptsächlich gegen seine Partnerin.

c) während der Aufzucht

Bedingt durch die Anwesenheit des/der Welpen ruhten die Adulttiere tags nur noch sehr selten bei der Aufzucht mit stationärem Körperkontakt. (Da ein Kontakt in der Höhle automatisch erfolgte, wurden diese, wie im Methodenteil definiert, nicht mit erfasst). Da meist eines der Weibchen sich in der Höhle aufhielt, sind entsprechend wenige Kontakte außerhalb im Gelände bei der Aufzucht zu beobachten gewesen. Bei beiden Weibchen liegen die Kontaktwerte der stationären Körperkontakte in beiden Jahren deshalb unter dem Niveau der Trächtigkeit.



Damit ist die paarbindende Funktion der stationären Körperkontakte deutlich geworden. Auffällig ist, dass das Geschlecht, bei dem ein Konkurrent vorhanden war (hier die Weibchen) durch das Verhalten versuchte, eine gegengeschlechtliche Bindung zum ranghöchsten Tier aufzunehmen. Dies besonders zur Paarungszeit aber auch noch während der Trächtigkeitsphase. Für die Alphahündin ist die Bedeutung klar. Sie bindet damit ihren Partner an sich und fördert so die Chancen auf Mithilfe bei der Aufzucht.

Für die zweite Hündin gibt es zwei Möglichkeiten. Entweder, sie versuchte zum Alpharüden eine Beziehung aufzubauen, um ggf. gedeckt zu werden. Durchläuft sie danach zeitgleich mit der tatsächlich trächtigen Alphahündin hormonell eine Einstimmung auf Brutpflege (Pseudoträchtigkeit jedoch keine Scheinträchtigkeit, denn es entwickelte sich kein Gesäuge), so würde sie sich wie die Alphahündin die Mitarbeit des Rüden sichern. Denkbar ist jedoch auch eine zweite Läufigkeit dieser Hündin.

Kontaktliegen mit mehr als zwei Tieren wird für einige Caniden als geradezu typisch beschrieben. So ruhen die Alphas und weitere Rudelmitglieder beim Afrikanischen Wildhund häufig mit engem Körperkontakt im Zoo (Maisch, eigene Beobachtungen, Bogusch 2002) Es wird aber auch aus dem Freiland beschrieben (Schaller 1978, Estes 1991, Kühme 1965 b). Auch Waldhunde ruhen mit Körperkontakt. Dabei ruhen bestimmte Individuen bevorzugt beieinander (Stein 1992), oder auch das gesamte Rudel (Drüwa 1977, Bogusch 2002).

Wölfe (Zimen 2000) und Rothunde (diese Studie, Ludwig 2001, Bogusch 2002) dagegen zeigen kein Zusammenliegen mit Körperkontakt in Gruppen mit mehr als zwei Tieren, sondern nur paarweise. Auch bei Mähnenwolfspaaren ist das Ruhen mit Körperkontakt während der Aufzucht bekannt (Biben 1983, Bartmann und Nordhoff 1984). Bei anderen Arten zeigte es sich nur in der Ranz, als Hüteverhalten, beispielsweise beim Rotfuchs (Tembrock 1957).

Fazit der stationären Körperkontakte:

Insgesamt zeigten im gesamten Studienverlauf alle Weibchen verstärkt die Tendenz, den jeweils ranghöchsten Rüden aufzusuchen. Wie hypothetisch angenommen, war trat dieses paarbindende Verhalten zwischen den Alphas in der Vorpaarungs- und Paarungszeit auf. Entsprechend nahmen Weibchen untereinander seltener stationären Körperkontakt auf. Bei den zustande gekommenen Kontakten beider Hündinnen waren die meisten auf Initiative der zweiten, unterlegenen Hündin erfolgt. Sie suchte noch den Kontakt, während sich die Alphahündin distanzierte.

In beiden Trächtigkeitsphasen waren die häufigsten Kontakte unter allen Rudelmitgliedern zu beobachten. Die Artgenossen ruhten häufiger beisammen, die Spannungen der Paarungszeit waren vorbei und es kam zu einer entspannteren Stimmung untereinander, bei der die gegenseitige Nähe gesucht wurde.

Die geringsten Werte des Rudels traten jeweils in den Aufzuchtphasen auf.

4.3.1.2 Belecken des Fanges von Artgenossen: Paarbindend und beschwichtigend?



Das Lecken des Fanges geschieht bei Caniden zur Begrüßung, beim Futterbetteln oder als Bestandteil aktiver Unterwerfung und deutet die freundliche bzw. unterwürfige Gesinnung des Grüßenden an. Es ist für Caniden typisch (Afrikanischer Wildhund: Kühme 1965 b, Bogusch 2002; Waldhund: Stein 1992; Wolf: Schenkel 1967, Freund 1999, Zimen 2000; Haushund: Feddersen-Petersen 2000;). Auch beim Rothund wird es häufig beobachtet (Davidar 1973, Venkataraman 1998, Bogusch 2002).

a) in der Vorpaarungs- und Paarungszeit

Gemäß der Hypothese zeigte die Alphahündin in der Vorpaarungszeit gegenüber ihrer unterlegenen Schwester kein derartig submissives Verhalten mehr.

Wie hypothetisch angenommen wurde in dieser Zeit versucht, Kontakt zum andersgeschlechtlichen Tier aufzunehmen. So suchten die Alphahündin und die zweite Hündin den Kontakt zum Rüden. Der Alpharüde suchte Kontakt zu beiden Weibchen, aber nicht zu seinem gleichgeschlechtlichen „Konkurrenten“ im Nachbargehege.

Die zweite Hündin zeigte aber auch gegen ihre überlegene Schwester das beschwichtigende Fanglecken. Allerdings trat dies nicht mehr in den letzten drei Wochen vor Jahresende auf, sondern im Zeitraum davor. Zum Ende des Jahres waren die Spannungen schon so hoch, dass eine Annäherung der unterlegenen Hündin an die Alphahündin bis zum Kontakt vermieden wurde.

In der spannungsreichen Paarungszeit 2002 trat das Verhalten nur noch vereinzelt auf. Die Alphahündin richtete es nur an ihren Partner. Gegen ihre Schwester zeigte sie das submissive Verhalten nicht. Statt Submission war für sie die Demonstration ihrer Dominanzstellung gegenüber der subordinierten Rivalin wichtig.

b) während der Trächtigkeitsphase

In beiden Reproduktionsjahren wurde es von den Weibchen in der Trächtigkeitsphase häufiger gezeigt als zur Paarungszeit bzw. während der Aufzucht. Die Alphahündin bevorzugte ihren Partner. Die zweite Hündin zeigte im ersten Reproduktionsjahr 2002 eine leichte Bevorzugung des Rüden (54 % des Verhaltens) im zweiten Jahr 2003 richtete sie dagegen über 60 % des Fangleckens an ihre dominante Schwester. In beiden Jahren zeigte der Rüde das Verhalten kaum.

Offensichtlich wird dieses beschwichtigende Verhalten in einer Zeit eingesetzt, in der das Rudel wieder harmonischer miteinander agieren muss. Nur gab die Alphahündin ihre Vormachtstellung etwas auf und zeigte auch submissives Verhalten gegen ihre rangniedrige Schwester.

c) während der Aufzucht

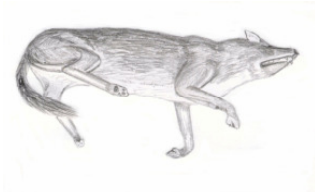
Die Werte in der Aufzucht beider Jahre liegen allgemein unterhalb der Zahlen der Trächtigkeitsphase und über denen der Paarungszeit. Die zweite Hündin nahm in beiden Jahren seltener zum Muttertier als zum Rüden während der Aufzucht mittels Fanglecken Kontakt auf. Dies mag daran liegen, dass es zwischen beiden zu Streit beim Zugang zu Welpen kam, bei dem die zweite Hündin keine aktive, sondern nur passive Submission zeigte, die selten mit Fanglecken einherging.

Der Rüde zeigte dagegen keine Tendenzen überhaupt. Die dominante Hündin zeigte während der Aufzucht das Verhalten nicht häufiger als zur Trächtigkeit gegenüber ihrer Schwester, gegenüber dem Rüden sogar seltener.

Fazit des Fangleckens:

Zwischen den Alphatieren trat es paarbindend am häufigsten auf. Die zweite Hündin nutzte das Verhalten zur unterwürfigen Kontaktaufnahme gegen ranghohe Tiere. Während der Vorpaarungszeit suchten die Rothunde bevorzugt zu andersgeschlechtlichen Hunden mittels Fanglecken Kontakt. In der Paarungszeit zeigte es nur die Weibchen, das rangniedrige gegen beide Alphatiere, das ranghohe nur an ihrem Partner. Am häufigsten wurde es in der Trächtigkeitszeit gezeigt. Nun zeigte die dominante Hündin das Verhalten an ihrer subordinierten Schwester. Dies steht im Einklang mit der Hypothese, dass in diesem Zeitraum eine Befriedung der Situation im Rudel einkehren sollte und die Alphahündin wieder vermehrt Kontakt aufnehmen sollte.

4.3.1.3 „Auf – die – Seite – legen“: Submissive Seitenlage als Friedenszeichen?

**a) in der Vorpaarungs- und Paarungszeit**

In der Vorpaarungszeit wurde das Verhalten am häufigsten von der zweiten Hündin gezeigt. Sie richtete es doppelt so oft an den Alpharüden als an ihre dominante Schwester. Sie suchte offensichtlich Kontakt zum Alpharüden und tat dies in unterwürfiger Stellung. Die Alphahündin dagegen zeigte das Verhalten nur einmal in der Vorpaarungszeit vor ihrem Partner. Von ihr gingen damit kaum submissive Verhaltensweisen in dieser Zeit aus. Auch der Rüde zeigte das Verhalten, jedoch am häufigsten gegenüber seiner Partnerin und halb so oft vor der zweiten Hündin.

In der Paarungszeit legte sich die Alphahündin so nur vor ihren Partner, nicht aber vor die rangniedrigere Schwester ab. In dieser Zeit war es für die Alphahündin wichtig, ihre dominante Stellung zu demonstrieren, das Fehlen eines beschwichtigenden Verhaltens wie das „auf-die-Seite-legen“ ist dabei ein eindeutiges Zeichen

Auf die angespannte Situation im Rudel zur Paarungszeit reagierte die zweite Hündin mit submissivem Ablegen auf die Seite sowohl vor ihre dominante Schwester als auch wie in der Vorpaarungszeit verstärkt vor den Alpharüden. Der Alpharüde zeigte die selbe Tendenz wie zur Vorpaarungszeit: er legte sich ausschließlich vor seine Partnerin so ab.

Bei der Umfrageaktion wurde aus sechs weiteren Rothundrudeln vermeldet, dass sich die Weibchen derartig in der Paarungszeit vor den Alpharüden ablegen.

Auch bei anderen Arten ist die Seitenlage im Zusammengang mit der Paarungszeit bekannt. So legt sich in der Ranz auch die Rotfuchsfähe vor dem Rüden auf die Seite (Tembrock 1957). Es wird auch vom Alphapaar des Afrikanischen Wildhundes in der Paarungszeit berichtet (Bogusch 2002).

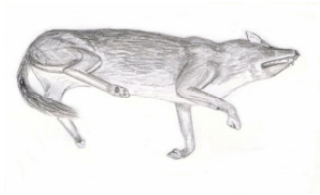
b) während der Trächtigkeitsphase

Alle drei Rudelmitglieder zeigten das Verhalten in beiden Jahren am häufigsten während der Trächtigkeitsphase. In dieser Zeit stimmte sich das Rudel auf die Aufzucht ein.

Nach der spannungs- und aggressionsreichen Paarungszeit war eine Befriedung des Rudels wichtig und damit eine Annäherung der ranghohen Hündin an die zweite Hündin. Auch gegenüber ihrem Partner zeigte die Alphahündin während ihrer Trächtigkeit jeweils die höchsten Werte. Auffallend ist, dass der Rüde während der Trächtigkeitsphase sich erstmals auch vor die zweite Hündin ablegte. Dies tat er zudem in beiden Jahren nur wenig seltener als vor seine Partnerin während dieser Phase. Er sucht damit eindeutig zu beiden Weibchen beschwichtigenden, friedlichen Kontakt.

c) während der Aufzucht

Das submissive „Auf – die – Seite – legen“ trat bei allen drei Rudelmitgliedern in der Aufzucht seltener als zur Trächtigkeitsphase, aber häufiger als zur Paarungszeit auf. Auffällig ist, dass jeder Rothund das Verhalten in der Aufzucht 2003 gleich häufig gegenüber beiden Rudelmitgliedern zeigte.

**Fazit der Seitenlage:**

Während die zweite Hündin das Verhalten gegenüber dem Alpharüden bereits zur Vorpaarungszeit zeigte, tat dies die Alphahündin erst zur Paarungszeit.

In der spannungsreichen Paarungszeit zeigte es die unterlegene Hündin vor beiden Alphatieren. Der Rüde und die Alphahündin legten sich erst in der Trächtigkeit auch vor der zweiten Hündin ab. Allgemein zeigten alle die höchsten Raten zu dieser Zeit. Dies steht in Einklang mit der Hypothese, dass das Alphapaar zur Aufzucht hin die Abgrenzung vom Rudel aufgeben sollte und durch submissiven bzw. freundlichen Kontakten die Situation entspannen sollten.

4.3.1.4 Futterbettelzeremonien:**Ekstatische Unterwerfung aller**

Rothunde zeigten das ursprünglich von Welpen benutzte Futterbettelverhalten auch als Adulttiere. Es handelt sich um eine Pädomorphyse. Sie benutzen dabei infantile Lautäußerungen. Sie werden als Hemmlaute gleichzeitig mit weiteren infantilen Verhaltensweisen beim Futterbettelverhalten (und anderen unterwürfigen Verhaltensweisen) eingesetzt.



Dabei hatte es das ganze Jahr über eine wichtige Funktion als Hauptbestandteil der sogenannten „meet and greet“ Begrüßungszeremonien bei denen alle Rudelmitglieder gegenüber allen stark submissives Verhalten zeigen.

Bei der Zeremonie wird eine Stimmungsübertragung durch soziale Verstärkung erreicht. Es erfolgt innerhalb kürzester Zeit eine Synchronisation aller Teilnehmer. Die soziale Stimulation erleichtert die Koordination von weiteren sozialen Verhaltensweisen wie Jagdspiel bzw. die Ernsthandlung, der Jagd.

Die Wildhunde synchronisieren sich im Freiland vor der Jagd, berühren sich und führen Kampfspiele durch. Einzeltiere ziehen los, kehren sofort zurück und gegen erneut los bis das Rudel zur Jagd aufbricht. (Keller in Senglaub 1987).

Auch Fox (1984) gibt eine Beschreibung von Johnsingh wieder, der diese Zeremonie als „Sozialritual vor der Jagd“ bezeichnete, dem zunächst ausgelassenes Spielverhalten und dann der Aufbruch zur Jagd folgte.

Auch im Zoo zeigten die Rothunde in Schwerin dies besonders zu Beginn der morgendlichen Aktivität aber auch nach längeren Ruhephasen bei Aktivitätsbeginn. Dabei werden von allen stark submissives Signale gesendet. Die Wildhunde winseln, keckern und laufen geduckt umeinander herum. Es wird dabei gewedelt, teils versuchen sie unter dem Bauch des anderen durchzukriechen. Es wird versucht, Nase-Nase-Kontakte herzustellen. Auch Fanglecken wird sehr häufig gezeigt. Manches Mal legen sich die Wildhunde dazu hin. Das Verhalten kann sich auch an ein bereits sitzendes oder liegendes Tier richten.

Meist begann eines der Weibchen, in dem sie zum Rüden lief und dann simultan oder leicht versetzt auch die andere Hündin hinzukam. Der Rüde initiierte selten solche Zeremonien, war aber Ziel der meisten. Das laute Winseln und Keckern lockte während

der Aufzucht dann auch die Welpen an. Teile der Begrüßungszeremonie sind mit dem Futterbettelverhalten identisch, was dazu geführt haben mag, dass sich die Welpen davon angezogen fühlten. Auf diese Weise wurden sie in die Rudelstimulation eingebunden und nahmen an den Begrüßungszeremonien schon im frühen Alter teil.



Auch Ludwig (2001) beobachtete diese Zeremonien, die plötzlich entstehen, das Rudel in Ekstase versetzen und meist innerhalb von einer Minute wieder zu Ende sind. In Dresden schlossen sich abends häufig Jagdspiele an. Wie in Dresden, so fanden auch in Schwerin die Zeremonien während der Phase, in der die Welpen an die Höhle gebunden waren, dann statt, wenn das Muttertier morgens die Höhle verließ.

Auch beim Waldhund findet sich das Verhalten während der Aufzucht. In der Zeit, in der das Waldhundweibchen die ersten zweieinhalb Wochen fast nur in der Höhle bei den Welpen liegt, zeigte es beim Verlassen der Höhle stark submissives Begrüßungsverhalten gegenüber dem Rüden (Drüwa 1977). Ebenso, wenn der Rüde die Höhle betritt.

Auch Afrikanische Wildhunde zeigen diese submissiven Versammlungen (Kühme 1965 b: „Begrüßungszeremoniell“). Es findet ebenfalls zu Aktivitätsbeginn statt bzw. wenn das Rudel nach der Jagd wieder zur Höhle zurückkehrt. Dann wird dabei auch Fleisch vorgewürgt und verteilt wird (Estes 1991). Vor der Jagd beginnen die Afrikanischen Wildhunde mit der Begrüßungszeremonie, die auch Spielverhalten beinhaltet. Sie lassen dabei zwitschernde Laute hören. Anschließend geht das Rudel auf Jagd (Kühme 1965 b, Schaller 1978). Auch heimkommende Jäger begrüßen so die bei der Höhle gebliebenen und werden so empfangen (Kühme 1964).

Auch vom Wolf sind diese Zeremonien bekannt, wenn auch nicht so stark ausgeprägt. Freund (1999) berichtet wie eine Wölfin, die noch an die Höhle mit ihren Welpen gebunden war, kurzes Begrüßungsverhalten auslöste. Bei Wölfen steht das Verhalten seltener im Zusammenhang mit Begrüßung, es wird häufiger im ursprünglichen Kontext, dem Nahrungserwerb verwendet. So beobachtete Freund (1999), dass die sozial lebenden Wölfe (Europäische, Timber- und Polarwölfe) nach mehreren Fastentagen die Alphatiere um Nahrung anbettelten, die solitär lebenden indischen Wölfe zeigten das Verhalten dagegen nicht. Bei Wölfen wird jedoch ebenfalls das Rudel aufeinander abgestimmt und zur Jagd synchronisiert. Dies geschieht nicht so ausgeprägt durch die „meet and greet“ Zeremonien wie beim Rothund oder Afrikanischen Wildhund. Dafür tritt das gemeinsame Chorheulen an die Stelle (Mech 1997).

Somit zeigen alle vier vorwiegend im Rudel lebenden Caniden diese Zeremonie, wenn auch in unterschiedlicher Intensität. Offensichtlich fördert sie die Gruppenkohäsion und Koordination in entscheidendem Maße und synchronisieren das gesamte Rudel.

Futterbetteln: Zurück zur ursprünglichen Funktion

a) in der Vorpaarungs- und Paarungszeit

Auch bei diesem submissiven, beschwichtigenden Verhalten zeigte die rangniedrige Hündin in der Vorpaarungszeit mit Abstand die höchsten Werte aller Rudelmitglieder. Wiederum orientierte es sie am häufigsten auf den Alpharüden, insgesamt fast dreimal so häufig wie gegenüber ihrer dominanten Schwester. Anders als beim „Auf-die-Seite-legen“ findet beim Futterbetteln Körperkontakt statt. In Zeiten sozialer Spannungen hält der

rangniedrigere Rothund jedoch häufiger bzw. größere Distanz zum Konfliktpartner ein, so dass beschwichtigendes Verhalten, das Körperkontakt erfordert, seltener eintreten sollte. Die Werte für das Futterbetteln der zweiten Hündin liegen jedoch nur wenige Ereignisse



unter den Anzahlen des „Auf-die-Seite-legens“, was zunächst im Widerspruch zur Theorie der distanzvergrößernden Wirkung von Dominanzverhalten steht. Betrachtet man jedoch die enthaltene Anzahl von simultanen Annäherungen zeigt sich, dass die zweiten Hündin sich in der Vorpaarungszeit sechsmal der Alphahündin näherte, als der Rüde dabei stand (und nur fünfmal allein an sie) und im Block davor fünfmal dem Alphapaar gemeinsam futterbettelnd näher kam (und sich nur einmal der einzelnen Alphahündin näherte). In der Vorpaarungszeit war bei Annäherungen der zweiten Hündin an die Alphahündin bei mehr als 50 % der Ereignisse die Alphahündin nicht allein. Beim Rüden entspricht der Anteil dagegen nur einem Fünftel (6 von 30 Ereignissen). Somit sind nicht die reinen Anzahlen des Verhaltens allein entscheidend, sondern weitere Rudelmitglieder beeinflussen das Verhalten zwischen zwei Tieren ebenfalls stark.

Der Rüde nahm in der Vorpaarungszeit häufiger Kontakt zur Alphahündin auf als zur zweiten Hündin. In der Tat beinhalten alle seine Futterbettelkontakte zur zweiten Hündin sowohl in der Paarungszeit als auch im Block davor ausschließlich simultane Annäherungen an beide Weibchen. Er begann nie allein bei der zweiten Hündin ein Futterbettelverhalten.

Die Alphahündin zeigte das Verhalten je Rudelmitglied nur einmal in der Vorpaarungszeit. Das Fehlen dieser submissiven bzw. freundlich grüßenden Verhaltensweise der ranghohen Hündin ist ein deutliches Signal an die Rudelmitglieder. Es dient als Demonstration ihrer Vormachtstellung über ihre Schwester und auch gegenüber ihrem Partner. Sie begann auch dieses Verhalten ihrer Schwester zu unterbinden. So vertrieb sie bereits im Block VI einmal und zweimal während der Vorpaarungszeit ihre futterbettelnde Schwester von ihrem Partner. Zudem reagierte sie jeweils einmal in jedem der beiden Blöcke mit Imponierverhalten als die rangniedrige Hündin sie futterbettelnd begrüßte. Das Vertreiben hielt zur Paarungszeit an und steigerte sich in der Trächtigkeitsphase.

In der Paarungszeit zeigte die Alphahündin nur vereinzelt Futterbetteln bei ihrem Partner ($n = 2$) und ihrer Schwester ($n = 4$). Der Rüde zeigte das Verhalten nicht in der Paarungszeit.

Auch die zweite Hündin begann nur je fünfmal bei einem Rudelmitglied dieses Verhalten wobei sich ihr Futterbetteln viermal gegen das Alphapaar simultan richtete.

b) während der Trächtigkeitsphase

In beiden Jahren zeigten alle drei Rudelmitglieder die höchsten Werte in der Trächtigkeit. Beide Weibchen richten das Verhalten am häufigsten auf den Rüden. Die Werte der Alphahündin liegen in beiden Jahren doppelt so hoch wie die der rangniedrigen Hündin. Da der häufigste Kontext beim Bettelverhalten der Nahrungserwerb beider Weibchen gegenüber dem Männchen war, weisen die Ergebnisse auf eine Vormachtstellung der Alphahündin beim Nahrungserwerb hin. Gerade in der Trächtigkeit sollten Rothunde einen erhöhten Bedarf an Energielieferanten haben, besonders wenn die pränatalen Kosten hoch sind. Die trächtige Alphahündin zeigte in beiden Jahren während ihrer Tragzeit gegen ihre Schwester die höchsten Futterbettelwerte im ganzen Jahr. Dies könnte im Zusammenhang mit der Befriedung der allgemeinen Situation stehen aber auch mit dem Nahrungserwerb. Sie bettelte sie jedoch 2002 nur insgesamt fünfmal konkret um ein Nahrungsstück an, und siebenmal im Jahr 2003, so dass der Erwerb von Fleisch von der zweiten Hündin als Hauptgrund auszuschließen ist. Bei den meisten ihrer Bettelverhalten

im in der Trächtigkeit gegenüber ihrer subordinierten Schwester bettelte sie auch simultan den Rüden an. Das Verhalten war damit wahrscheinlich nicht auf die Schwester ausgerichtet, sondern auf den Rüden. Dies wird dadurch deutlich, dass die Alphahündin bei den simultanen Futterbettelverhalten den Kontakt zum Rüden vordringlich suchte (wie auch die zweite Hündin bei simultanem Futterbetteln beim Alpharüden das Verhalten auf den Rüden ausrichtete). Es dürfte damit im Sinne der Paarbindung und des Kontakthaltens der Alphahündin zu ihrem Partner begründet sein.



Die dominante Hündin störte 2002 insgesamt 36 mal das Futterbetteln ihrer Schwester beim Rüden. Sie vertrieb sie in der Trächtigkeit häufiger als während der Paarungszeit.

In beiden Jahren erfolgte das Vertreiben jedoch nicht in den Wochen, in denen die zweite Hündin am häufigsten den Rüden zur Paarung aufforderte. Es ist deshalb kein unmittelbarer Zusammenhang zu einer zweiten Läufigkeit der zweiten Hündin und dem Störungsverhalten der Alphahündin in beiden Jahren beim Futterbettelverhalten erkennbar. Vielmehr stand es im Zusammenhang mit der Monopolisierung von Nahrung durch die Alphahündin. (Dies wird auch dadurch deutlich, dass die Alphahündin erfolgreicher beim konkreten Betteln um Nahrung war. Sie löste nicht nur häufiger das Vorwürgen von Fleisch beim Alpharüden aus, sondern fraß in den meisten Fällen in beiden Jahren das Fleisch allein auf).

Die zweite Hündin bettelte am häufigsten in beiden Jahren den Rüden an. Das Verhalten an ihre dominante Schwester trat meist im simultanen Zusammenhang auf, wenn z. B. die Alphahündin den Rüden anbettelte und die zweite Hündin sich dazugesellte. Dabei versuchte sie vorwiegend, Kontakt zum Rüden (Fanglecken, Pföteln etc.) herzustellen.

Der Rüde suchte beide Weibchen insgesamt nur selten futterbettelnd auf.

Eine Bevorzugung eines bestimmten Weibchens konnte in keinem Jahr festgestellt werden.

Beide Weibchen bettelten um Nahrung besonders zur Trächtigkeitsphase. Dabei ging es um das Abbetteln von Fleischstücken, dem Auslösen von Vorwürgen oder allgemein dem Betteln während der Fütterungszeit. Damit gewann das Verhalten in dieser Phase wieder an seiner ursprünglichen Bedeutung zum Nahrungserwerb, während es in der areproduktiven Phase unter Adulttieren andere Funktionen erfüllt.

Dass sich in beiden Jahren beide Weibchen beim Betteln um Nahrung an den Rüden wandten, könnte mit seiner Bereitwilligkeit zur Abgabe zusammenhängen. Er gab von allen drei Rudelmitgliedern am häufigsten ein Futterstück auf oder würgte vor. Zudem bestand für die Alphahündin auch durch dominantes Verhalten zur Fütterungszeit die Möglichkeit, ihre Schwester von großen Fleischstücken zu vertreiben oder einen Ganzkörper wie z.B. ein Kaninchen, allein zu fressen ohne zu teilen. Die Anzahl des Futterbettelns der Alphahündin bei ihrer subordinierten Schwester um Nahrung ist zwar in der Trächtigkeitsphase am höchsten, die Werte sind jedoch in beiden Jahren sehr gering und liegen bei fünf Ereignissen und darunter.

c) während der Aufzucht

Auch das Futterbetteln trat während der Aufzucht seltener auf als zur Trächtigkeitsphase. Auffällig ist dabei, dass sich bei fast allen Futterbettelverhalten zwischen den Hündinnen (wie bereits in der Paarungszeit aber nicht in der Trächtigkeit) eigentlich um ein Futterbetteln zu dritt handelte, bei dem sich die Weibchen gemeinsam futterbettelnd an den Rüden wandten. Futterbetteln gegen die solitär stehende Schwester trat dagegen nur in wenigen Einzelfällen überhaupt in der Aufzucht auf. Beide Hündinnen nahmen jedoch zum Rüden während der Aufzucht öfter als zur Paarungszeit derartigen Kontakt auf.

Allgemein zeigte sich bei einer genaueren Analyse der Kontexte des Verhaltens, dass ein weit höherer Anteil beim Futterbettelverhalten der Alphahündin in der Aufzucht 2002 und 2003 direkt zum Erbetteln von Nahrung verwandt wurde (fast 60 % bzw. 12,5 %) als bei der zweiten Hündin (unter 25 % bzw. unter 6 %). Die dominante Hündin benutzte damit das Verhalten häufiger in seiner ursprünglichen Funktion als die Schwester. Dies dürfte mit ihrem gesteigerten Nahrungsbedarf und der Aufzucht zu erklären sein. Weshalb jedoch im zweiten Jahr, obwohl weit mehr Welpen und zudem über einen längeren Zeitraum zu versorgen waren, bei beiden Weibchen die Werte des Bettelns um Nahrung geringer sind als im Vorjahr, ist nicht klar.



Innerhalb der Aufzucht 2003 nahm das Futterbettelverhalten nach den ersten acht Wochen bei allen drei Rudelmitgliedern zu, es ging jedoch nicht häufiger um Nahrung, so dass das Anwachsen nichts mit dem erhöhten Nahrungsbedarf der Welpen unmittelbar zu tun haben kann. Die Welpen fressen ja bereits dann selbstständig mit, ohne dass Futter zugetragen werden muss.

Fazit des Futterbettelns:

In der Vorpaarungszeit und Paarungszeit zeigte die Alphahündin das submissive Verhalten kaum, was in Einklang mit der Hypothese der dominanten Abgrenzung vom Rudel steht. Die zweite Hündin näherte sich ihr in dieser Zeit meist nur dann, wenn dort auch der Rüde war. Der Rüde orientierte sein Futterbettelverhalten auf die Alphahündin. Gemäß der Hypothese zur Befriedung der Situation nahm die Alphahündin erst ab Trächtigkeit häufiger futterbettelnd Kontakt zu ihrer Schwester auf.

Während der Trächtigkeitsphase und in der Aufzucht stieg bei beiden Weibchen der Anteil des Futterbettelns, der im ursprünglichen Kontext des Nahrungserwerbs steht.

Sie richteten es bevorzugt auf den Rüden. Der Rüde zeigte dagegen kein Futterbetteln um Nahrung, weder zur Trächtigkeitsphase noch in der Aufzucht.

Futterbettelverhalten erfuhr (bei den Weibchen) im Jahresverlauf eine Sinneswandlung weg vom submissiv freundlichen ritualisierten Begrüßungsverhalten hin zur ursprünglichen Funktion des Nahrungserwerbs zur Ernährung von Foeten bzw. Jungen.

4.3.1.5 Spielverhalten: Stimmungsbarometer im Rudel?



Spielverhalten von Adulttieren kommt im Tierreich meist dann vor, wenn erwachsenes Tier mit Jungtieren spielt.

Nur wenige, hochsoziale Arten zeigen ein Spiel unter erwachsenen Tieren. So zeigen es unter anderem Affen, Delfine und einige Canidenarten. Allgemein kommt Spiel nur in entspanntem Umfeld vor.

(Die Diskussion über Spielverhalten im Allgemeinen ist beim Spielverhalten der Welpen S. 481 zu finden).

Auch im Freiland zeigen adulte Rothunde Spielverhalten. Fox (1984) beobachtete einmal drei Rothunde in der Nähe einer Höhle bei Hinterhalts- und Kampfspielen. Er erwähnt auch Spielphasen nachdem das Rudel sich an einem Kadaver gesättigt hat.

Dabei wurden die canidentypische Spielverbeugung, hohe Sprünge und übertriebene Laufaktivitäten als Spielsignale benutzt. Fox beobachtete auch Hüfttrepeln, spielerisches Beißen, und Vorderbeinstoßen dabei. Auch Johnsingh (1982) beobachtete Spielverhalten von erwachsenen Rothunden, das gegenseitiges Aufreiten, Jagen und Auflauern enthielt. Rothunde spielten im Freiland auch nach dem Fressen am Riss, nach einer erfolglosen Jagd bzw. vor einem erneuten Jagdversuch (Johnsingh 1982). Der selbe Autor merkte an, dass die Rute dabei häufig im Bogen gehalten wird. Dies zeigte sich auch in der vorliegenden Studie. Spiel wurde im Freiland auch direkt vor dem Aufbruch zur Jagd beobachtet. Johnsingh (1982) beschreibt dabei eine Mischung aus Begrüßungszeremonie und sozialen Spielverhaltensweisen.

Allgemein verwandten es Rothunde im Freiland, um Spannungen abzubauen und den Kontakt untereinander zu fördern, besonders zu Zeiten, in denen eine Zusammenarbeit beispielsweise zur Jagd, nötig ist.

a) in der Vorpaarungs- und Paarungszeit

Spielverhalten tritt besonders in Phasen der sozialen Entspannung auf. Das Fehlen von Spielverhalten in einer Jahreszeit kann deshalb auf Zeiten sozialer Anspannung hinweisen. So nahm 2001 bei beiden Weibchen zur Vorpaarungszeit das Spielverhalten gegenüber dem vorherigen Block stark ab. Dabei forderte jedoch die Alphahündin noch häufiger ihren Partner als ihre Konkurrentin zum Spiel auf. Umgekehrt versuchte die rangniedrige Hündin in der Vorpaarungszeit häufiger ihre dominante Schwester aufzufordern als den Alpharüden. Der Rüde zeigte dagegen seine höchsten Werte in der Vorpaarungszeit. Das Verhalten war nur an seine Partnerin gerichtet.

Dies zeigt sich auch in der Anzahl der spielerischen Körperkontakte. Bei beiden Alphetieren war die Rate an den Partner zur Vorpaarungszeit am höchsten. Sie vertieften damit offensichtlich ihre Paarbindung.

Im Gegensatz dazu hatte die Alphahündin weniger spielerische Körperkontakte mit der zweiten Hündin in der Vorpaarungszeit aufgenommen als im Block davor. Distanzvergrößernde statt -verringernde Verhalten standen dort im Vordergrund.

Die zunehmende Distanz zwischen den Konkurrentinnen wird auch durch das Verhalten der zweiten Hündin deutlich. Sie suchte weit häufiger spielerischen, freundlichen Kontakt zur dominanten Hündin als umgekehrt. Spielerische Körperkontakte enthalten auf submissive, infantile Weisen wie Pföteln. Die zweite Hündin wandte in der Vorpaarungszeit etwas weniger der Verhaltensweisen gegenüber beiden Alphetieren auf als im Block zuvor. Sie bevorzugte dabei ihre Schwester leicht. Offensichtlich war es für die unterlegene Hündin wichtig, Körperkontakte zur ranghohen Hündin auf eine spielerische, freundliche bis submissive Art zu gestalten und dadurch ihre Unterordnung auch beim Initiieren von Körperkontakten zu zeigen. Gleichzeitig versuchte sie auf diese

Weise Kontakt zum Rüden herzustellen. Dies entspricht der These, dass zur Vorpaarungszeit alle fortpflanzungsfähigen Weibchen Kontakt zum ranghohen Rüden aufbauen sollten.

Dass Spielverhalten und spielerische Kontakte zur Vertiefung der Paarbindung zwischen zwei Tieren geeignet ist, zeigte sich an den Magdeburger Alphatieren. Dort stieg nach Separierung des zweiten Rüden mit der Entspannung der sozialen Situation das Spiel- und Körperkontaktverhalten beider Tiere stark an.



In der Paarungszeit bevorzugte die Alphahündin wiederum ihren Partner sowohl bei den Spielinitiativen als auch bei den spielerischen Körperkontakten. Dies dürfte im Sinne der Paarbindung bzw. der Aufrechterhaltung von freundlicher Zuneigung zur Paarung hin erfolgt sein.

Die zweite Hündin zeigte fast keine Spielinitiative mehr gegenüber den Alphatieren. Dagegen zeigte sie eine hohe Rate spielerischer Körperkontakte zum Alpharüden. Auch zur Paarungszeit versuchte sie damit, Kontakt zum Rüden zu halten.

Der Rüde forderte sie nicht zum Spiel während der Paarungszeit auf. Aber er zeigte gegenüber beiden Weibchen gleich häufig spielerische Körperkontakte. Insgesamt spielten bei ihm die spielerischen Körperkontakte zur Paarungszeit keine große Rolle.

b) während der Trächtigkeitsphase

Ganz im Sinne einer Befriedung der Situation nahm von beiden Weibchen die Aufforderungsrate an die Schwester von der Paarungszeit zur Trächtigkeit stark zu. Dabei ging 2002 die Initiative meist nicht von der dominanten, sondern über hundert Mal von der rangniedrigen Hündin aus. Damit sucht nicht etwa vorwiegend die trächtige Hündin wie hypothetisch angenommen vermehrt den Kontakt zu weiteren Helfern, sondern die stark unterworfenen Konkurrentin suchte 2002 Anschluss an die Alphahündin. Im Jahr danach forderte die zweite Hündin vergleichsweise selten zum Spiel auf, sie bevorzugte dabei den Rüden stark.

Bei den spielerischen Körperkontakten zeichnet sich ein leicht differenziertes Bild. Beide Weibchen weisen wiederum in der Trächtigkeit die höchsten Werte im ganzen Jahr auf. Allerdings bevorzugten beide derartige Kontakte zum Rüden und nicht zur Schwester. Es kam dabei 2002 zu über hundert bzw. zweihundert derartigen Kontakten, was auf die Bedeutung des Verhaltens hinweist. Auch 2003 waren in der Trächtigkeit die Werte am höchsten. Wie im Jahr zuvor hatte die zweite Hündin häufigeren Kontakt als die Alphahündin zum Rüden. Wie beim Futterbetteln richteten beide Weibchen das Verhalten zum ranghohen Rüden und nicht auf die Geschlechtsgenossin aus. Es wird offensichtlich unabhängig vom Vorhandensein einer Trächtigkeit ausgelöst. Beide Weibchen versuchten, den Rüden „für sich“ zu gewinnen, und zu ihm verstärkt Kontakt aufzubauen.

c) während der Aufzucht

Während der ersten Aufzuchtswochen kam es kaum zum Spiel. Die Adulttiere waren beschäftigt, so dass Spielverhalten, das allgemein bei erwachsenen Tieren als „Freizeitaktivität“ anzusehen ist, kaum auftrat. Allerdings zeigten sich individuelle Unterschiede. Die zweite Hündin, die allgemein sehr verspielt war, forderte weit häufiger beide Rudelmitglieder auf, wobei sie 2002 keinen Spielpartner bevorzugte, dagegen im Jahr 2003 eindeutig ihre Schwester.

Auch die Alphahündin zeigte erst bei der zweiten Aufzucht und dann bevorzugt gegen ihre Schwester Spielinitiativen. Dies mag daran liegen, dass der Rüde allgemein nur selten spielte und sich das Verhalten deshalb bevorzugt an die Rudelgenossen richtete, die sehr wahrscheinlich mitspielen würden.

Eine mögliche Erklärung der unterschiedlichen Häufigkeiten zwischen den Jahren ergibt sich daraus, dass 2002 nur die ersten sieben Lebenswochen erfasst wurden, da der Welpen danach verstarb und keine Aufzucht mehr vorlag. 2003 zeigt sich innerhalb der ersten acht Wochen ebenfalls kaum Spielverhalten, danach steigt die Rate jedoch an. Wenn allgemein die Adulttiere erst nach ca. acht Wochen (ohne die Anwesenheit von weiteren Helfern wie Jährlingen) mehr Zeit abseits von den Welpen verbringen können, ist klar, warum in den ersten sieben Wochen der Aufzucht 2002 Spielinitiativen nur vereinzelt vorkamen.



In Rudeln mit weiteren Helfern lässt sich somit möglicherweise die Entlastung der Elterntiere anhand von früher eintretendem Spielverhalten der Elterntiere bzw. des Muttertieres zeigen.

Wie bei den Spielaufforderungen zeigte sich das selbe Bild der spielerischen Körperkontakte. Dabei war zwar wieder die zweite Hündin am aktivsten, aber sie bevorzugte 2002 den Rüden und 2003 keines der Alphatiere. Beide Alphatiere zeigten das Verhalten so selten während der Aufzucht, dass keine eindeutigen Aussagen über bevorzugte Adressaten machbar sind.

Fazit des Spielverhaltens:

Spielen tritt besonders in entspanntem Umfeld auf. In der Vorpaarungszeit trat es fast nur zwischen den Alphatieren auf.

Die unterlegene Hündin versuchte durch Spielinitiativen und spielerischen Körperkontakt freundlichen Kontakt zur dominanten Hündin während der Vorpaarungszeit zu halten. Umgekehrt war dies nicht der Fall, was auf die zunehmende Distanz der Alphahündin zu ihrer Konkurrentin hinweist. Die zweite Hündin versuchte vermehrt, (wie hypothetisch angenommen) Kontakt zum Rüden aufzunehmen, was aber nicht erwidert wurde.

Während der Paarungszeit trat es fast nur zwischen den Alphatieren auf, die zweite Hündin zeigte dagegen kaum noch Spielinitiativen. Dagegen versuchte sie verstärkt zum Rüden spielerischen Körperkontakt aufzunehmen wie hypothetisch angenommen.

Der Rüde bevorzugte keines der Weibchen in der Paarungszeit mittels spielerischer Körperkontakte. Er zeigte das Verhalten jedoch nur vereinzelt.

Die Entspannung der Situation der beiden Weibchen zeigte sich an den hohen Raten der gegenseitigen Aufforderungen zum Spiel in der Trächtigkeit. Hauptsächlich suchte dabei die subordinierte Hündin das Spiel und spielerischen Körperkontakt mit der Alphahündin. Die Aufhebung der Abgrenzung erfolgte damit nicht wie hypothetisch angenommen von Seiten der dominanten Hündin. Möglicherweise duldet sie nun jedoch eher allgemein Annäherungen, was als distanzverringende Wirkung einen Einfluss auf die Spiel- und Körperkontaktinitiativen der subordinierten Hündin gehabt haben kann. Bei den spielerischen Körperkontakten suchten beide am häufigsten den Rüden auf.

Zusammenfassung des soziopositiven Verhaltens

Wie bei der Bildung des Alphapaars spielte auch bei der Bindungsvertiefung zur Vorpaarungszeit hin die Körperkontakte eine wichtige Rolle.

Wie in den Hypothesen dieser Studie angenommen, vertiefte sich in der Vorpaarungszeit und Paarungszeit das paarbindende Verhalten der Alphas Tiere untereinander. Stationäre Körperkontakte, Fanglecken, Spielinitiativen und das Einnehmen der Seitenlage gehörten dazu.

Gleichzeitig zeigte sich eine Abgrenzung der Alphahündin gegenüber ihrer Konkurrentin, unter Aufbau von Spannungen, im Fehlen von Spielaufforderungen und spielerischen Körperkontakten an die subordinierte Schwester bzw. indem sie nicht auf deren Spielaufforderungen reagierte. Auch andere submissive Verhaltensweisen wie Futterbetteln zeigte die Alphahündin kaum noch.

Gemäß der Annahme versuchte das zweite, reproduktionsfähige Weibchen in dieser Zeit, vermehrt Kontakt zum Alphas Rüden aufzunehmen. Dies tat sie verstärkt durch freundliche bzw. submissive Verhaltensweisen (Fanglecken, spielerische Körperkontakte, Spielinitiativen) und nicht dominant.

Da wie gezeigt das Vattertier einen hohen Investmentanteil an der Aufzucht beim Rothund leistet, sollte besonders seine Mitarbeit gesichert werden. Aber auch durch die Möglichkeit eines Allosäugens und der Verhinderung aggressiver Verhaltensweisen von anderen Weibchen gegen die Welpen, ist das Befrieden gegen weitere Weibchen im Rudel in der Trächtigkeitsphase zur Aufzucht hin wichtig. Zu erwarten war deshalb ein allgemeiner Anstieg der soziopositiven und beschwichtigenden, submissiven Verhaltensweisen im Rudel, was in dieser Studie belegt ist.

Wie hypothetisch angenommen nahm die trächtige Alphaweibchen in der Trächtigkeitsphase verstärkt Kontakt zu ihrem Partner und zu ihrer Schwester auf. Sie braucht sie als potentielle Helfer zur Aufzucht. Die zur Paarungszeit aufgebauten Spannungen sollten in den neuen Wochen der Trächtigkeit größtenteils abgebaut werden. So nahm das Spielverhalten unter den Weibchen in der Trächtigkeit wieder zu, ebenso die spielerischen Körperkontakte. Die Alphahündin zeigte nun auch wieder submissives Verhalten wie Futterbetteln vor ihrer rangniederen Schwester. Häufiger noch, nahm jedoch die zweite Hündin zur Alphahündin submissiven bis freundlichen Kontakt auf.

Zur Sicherung der Versorgung von Foeten und Jungen wurde ab der Trächtigkeit von den Weibchen verstärkt Futterbetteln zum Nahrungserwerb eingesetzt.

4.3.2 Sozionegatives Verhalten zeigt den Rudelmitgliedern ihre Grenzen auf

Das Verhaltensrepertoire der Hundartigen weist unterschiedliche Komplexitätsgrade auf. Allgemein gilt die Tendenz: je sozialer die Art lebt, desto vielfältiger und stärker sind Kontaktverhaltensweisen ausgeprägt. Je solitärer die Lebensweise einer Art ist, desto mehr distanzvergrößernde Verhalten (Imponier-/Drohverhalten, ein hohes Aggressionspotential bereits unter Welpen etc.) weist sie aus.

Bei rudellebenden Caniden ist die distanzvergrößernde bzw. –verringerte Kommunikation feiner, variabler und subtiler ausgeprägt als bei solitär bzw. paarweise jagenden Arten (Fox 1975). So zeigen Schakale mehr distanzvergrößernde Verhaltensweisen als der Wolf (Feddersen-Petersen 2000).

4.3.2.1 Imponier- und Aggressionsverhalten: Optische Demonstration der Vormachtstellung?

Der Status eines Rudelmitgliedes kann optisch erfolgen durch imponierende Verhaltensweisen. Es kommt zum Übergang zur taktilen Signaltransmission, wenn imponierende Körperkontakte stattfinden.

Asiatische Wildhunde sind wie Afrikanische Wildhunde tagaktiv. Dies erleichtert eine optische Kommunikation (Fox 1975). Zudem sind Ohren, obere Lefzen, Kehle und Bauch weiß gefärbt, was einen scharfen Kontrast zur roten Körperfarbe bzw. zu den schwarzen Lefzen bildet. Allgemein gilt zu bedenken, dass sich die Begriffe „dominant“ und „subordiniert“ jeweils auf die Stellung zweier Tiere zueinander bezieht und keine fortwährende Eigenschaft eines Individuums ist. So kann ein Rothund über einen Artgenossen dominieren, ist jedoch selbst einem anderen subordiniert.

Demut und Dominanz: Befrieden statt Bekriegen

Aggressionsverhalten wird zur Ressourcensicherung eingesetzt (Nahrung, Zugang zum Partner bzw. indirekt zum Erreichen eines hohen Ranges, der den Zugriff auf die Ressourcen ermöglicht oder erleichtert). Zusammen mit Unterwerfungsverhalten bildet der Komplex des agonistischen Verhaltens die Möglichkeit beim Zusammenleben Hierarchien unter Minimierung des Verletzungsrisikos zu etablieren und zu festigen (Franck 1985). Die Aggressionshemmung ist dabei wichtiger Bestandteil. Beschwichtigungsverhalten ermöglichen es den submissiven Tier, weiterhin in Kontakt zum dominierenden zu bleiben, ohne dass dieses seinen Rang gefährdet sieht. Befriedungshandlungen sind damit distanzverringend (Franck 1985).

Allgemein sind Aggressionen häufig auf die Zeit der Etablierung von Rangfolgen beschränkt. Danach herrschen submissive und freundliche Gesten vor.

So nahm die allgemeine Aggressionsrate in einem Wolfsrudel zur Paarungszeit zu und war im Sommer während der Aufzucht am geringsten (Zimen 1976). Allerdings waren die Aggressionen am stärksten bereits in der Vorpaarungszeit und in der echten Paarungszeit dann geringer (Zimen 2000).

Bis auf die Vorpaarungszeit und Paarungszeit gibt es im Rothundrudel nur sehr wenig offensichtliche Dominanzverhalten. Damit sind über Wochen im Jahr keine bis kaum Anzeichen von Hierarchien zu sehen. Dies zeigt sich auch daran, dass viele zoologische Einrichtungen in der Umfrage, die Frage nach dem Vorhandensein keiner Rangfolge oder einer oder sogar nach getrennten Geschlechtern nicht beantworten konnten, bzw. als „nur zur Paarungszeit“ deutlich zu erkennend angaben.

Wann endet Imponieren – wann beginnt Aggression oder ist alles eins?

Es lassen sich Imponier- und Aggressionsverhalten nicht einwandfrei voneinander trennen.

Die Begriffe werden in der Literatur teils synonym, teils verschieden verwandt. So rechnen manche auch Imponierverhalten automatisch zu aggressivem Verhalten, andere nicht. Allgemein wird aggressives Verhalten als stärker einschüchternd angesehen als reines Imponierverhalten. Aggressionen gehen allgemein mit drastischeren Verhaltensmaßregelungen einher bis hin zur Verletzung des Artgenossen.



Beim Imponieren wird dagegen meist von einer reinen optischen Demonstration des Status ohne Verletzen des anderen ausgegangen. Eine einheitliche, eindeutige und scharfe Trennung durch Definitionen, wo Imponieren endet und Aggression beginnt, gibt es jedoch nicht.

So lässt sich körperliche Nähe in manchen Fällen als aggressives Verhalten deuten, wenn beispielsweise das auf der Seite liegende, unterlegene Tier dabei starkes Angstgrinsen zeigt, laute Schreie äußert oder Kot und Urin abgibt. Unterblieben diese starken Reaktionen bei gleicher Stellung des dominanten Tieres wäre man geneigt, das Verhalten des ranghohen Tieres nur als Imponierverhalten anzusehen. Zur exakten Protokollierung kann man jedoch eine Einstufung nicht anhand der Reaktionen vornehmen, sonst würde man die Ergebnisse zur Wahl der Methode bzw. zur Verhaltenseinschätzung verwenden.

Zusätzlich erschwerend ist die Einordnung von Verteidigungsaggressionen. Häufig geht das Imponieren beim Rothund, beispielsweise wenn der Artgenossen keine Reaktion zeigt, fließend in aggressiveres Verhalten bis zum Kampf über, bei dem Gegenwehr einsetzt.

In dieser Studie wurde deshalb zur Vereinfachung Imponier- und Aggressionsverhalten zusammengefasst. Ihm gegenüber wurde das „Einschüchterungsverhalten“ gestellt. Beim „Einschüchterungsverhalten“ kommt es definitionsgemäß zu keinem Körperkontakt der Kontrahenten. Es wird vor dem anderen imponierendes Verhalten wie Buckeln, Vorderbeinstemmen etc. gezeigt aber der andere wird nicht berührt dabei. Beim „Aggressionsverhalten“ kommt es dagegen definitionsgemäß zum Körperkontakt, was als stärkere Statusdemonstration angesehen wird als reines Einschüchtern mit Distanz. Es kann dabei auch gebissen werden. Eine gesteigerte Form des Aggressionsverhaltens sind die Kämpfe.

Da in dieser Studie unter Imponier- und Aggressionsverhaltender der Adultiere definitionsgemäß Körperkontakte dazu gehören, ist die Zahl der beobachteten Aggressionsverhalten geringer als die tatsächlich gezeigten, da die ohne Körperkontakt abgelaufenen Aggressionsverhalten in den Schweriner Daten nicht enthalten sind. Dafür ist diese Methode eindeutig anwendbar und basiert nicht auf subjektiven Eindrücken. Beispielsweise hielt sich im Schweriner Rudel die zweite Hündin bereits zur Vorpaarungszeit häufig weit entfernt von der Alphahündin auf. Drehte die zweite Hündin ab, wenn sich die dominante Hündin trabend mit waagrecht gehobener Rute bis auf 15 Meter genähert hatte, so erscheint dieser Vorgang nicht unter Imponier-/Aggressionsverhalten. Allein das Abwenden und sich entfernen könnte ein ausreichendes Signal für die Alphahündin sein. Dies ist für einen menschlichen Beobachter jedoch nicht objektiv zu erfassen. Das Abwenden könnte auch in vielerlei anderen Faktoren begründet sein. Es wurden deshalb nur bestimmte, einwandfrei zu erkennende Verhaltensweisen und Körperposituren ausgewählt unter der Gefahr nicht alle tatsächlichen Aggressionsverhalten erfassen zu können. Es wurden lieber weniger, dafür exakte Daten erfasst, als eine hohe Anzahl mittels einer Erfassungsmethodik zu erhalten, die nicht streng definierte Kriterien enthält und keine einwandfrei wiederholbaren Ergebnisse liefern kann.

Beißen als stark aggressiv motiviertes Verhalten

Normalerweise zielt Imponier- und Aggressionsverhalten darauf ab, Beschädigungen der Gegner zu vermeiden. Situationen, in denen es zum Beißen kommt, müssen demnach sehr starke Auslöser bieten, dass die Beißhemmung teils oder ganz aufgehoben wird und es nicht beim rituellen „über die Schnauze greifen“ bleibt, sondern ernsthaft und fest zugebissen wird.

In Situationen strikter Intoleranz wird bei Caniden jedoch der Unterlegene verletzt oder getötet, wenn er sich nicht wehren oder flüchten kann (Schenkel 1967). Dies erfolgt auch dann, wenn sich das unterlegene Tier unterwirft. Dies wurde in beiden Kleingehegen beobachtet. Beide unterlegenen, zweiten Rüde wiesen massive Bissverletzungen auf. Das Verhalten ist auf die unadäquaten Bedingungen im Zoo zurückzuführen. Diese Rüden hatten keine Möglichkeit, das Gehege bzw. das Rudel zu verlassen, wie sie es im Freiland wahrscheinlich getan hätten. Die Rüden wurden deshalb im Studienverlauf aus der Anlage genommen. Intoleranzverhalten, bei dem die Beißhemmung wegfällt, gibt es auch bei anderen Caniden. So war für eine Wölfin, die ihre Alphaposition verloren hatte, war ein Weiterleben im Rudel bzw. im selben Gehege nicht möglich (Zimen 2000).

Besonderheiten im Imponier- und Aggressionsverhalten:

Droh buckeln, Keckern und Vorderbeinstemmen

Neben Rothunden (eigene Beobachtungen) zeigen Goldschakale Feddersen-Petersen (2000) aber auch Rotfüchse einen typischen „Katzenbuckel“ beim Drohen (Tembrock 1957). Beim Waldhund gibt es einen drohenden „Buckellauf“ (Stein 1992). Buckeln ist vom Wolf nicht bekannt.



Auch die Keckerlaute der Rothunde, beispielsweise bei den Keckerkämpfen, erinnern eher an Schakale und Füchse. Keckern als Lautfolge ist auch beim Polarfuchs (Tembrock 1976), Rotfuchs (Tembrock 1957 b, Macdonald 1987) und dem Waldhund (Tembrock 1976) bekannt. Wölfen dagegen fehlt es (Tembrock 1976).

Auch Keckerkämpfe gibt es bei anderen Caniden. Das Androhen mit weit geöffnetem Fang bei entblößten Zähnen im Unterkiefer unter gleichzeitigem Stehen auf den Hinterbeinen wird auch vom Rotfuchs (Macdonald 1987) und beim Polarfuchs (Fox und Cohen 1977) gezeigt. Burton (1941) hörte Keckerlaute beim Rothund, die denen von Hyänen ähnlich sein sollen, wenn die Wildhunde erschreckt wurden bzw. bei einem Streit mit Tigern und Leoparden. Diese hyänenartig anmutenden Laute wurden auch von Krishnan (1965) gehört, als sich Rothunde die vor ihm von einem Riss flüchteten, sich mittels der Rufe wieder versammelten und zum Kadaver zurückkehrten. Fox (1984) hörte Wildhunde am gerade erlegten Riss keckern. Im Zoo wird das Keckern allgemein bei aufgeregten Disputen geäußert (eigene Beobachtung, Sosnovskii 1967). Charakteristisch ist dabei, dass nacheinander mehrere Laute und nicht wie bei Kojoten (Tembrock 1976) ein Einzellaut geäußert wird.

Das Vorderbeinstemmen, das mitunter auch buckelnd vor oder auf dem Kontrahenten durchgeführt wird, ist beim Rothund sehr ausgeprägt. Es wurde bisher bei keinem anderen Caniden derart gesehen (Eigene Beobachtung, Ludwig pers. Mitteilung, Bogusch 2002).

Vorderbeinstemmen trat nicht nur beim Kennenlernen bzw. kurz danach (Block V) zwischen den Alphas auf. Die Alphahündin zeigte es in der Vorpaarungszeit gegenüber ihrem Partner. In der Paarungszeit und in der Trächtigkeitsphase richteten sie und die zweite Hündin es nur an den Rüden. Nur 2003 und nur während der Trächtigkeitsphase war das Verhalten auch am Rüden gegenüber beiden Weibchen zu beobachten. Die zweite Hündin zeigte es in der Zeit zweimal gegen ihre dominante Schwester. In der Aufzucht kam es dagegen kaum noch vor.

Imponier- und Aggressionsverhalten

a) in der Vorpaarungs- und Paarungszeit

Aggressionsverhalten

Die Rate des aggressiven Verhaltens stieg zur Vorpaarungszeit 2001 bei allen drei Rudelmitgliedern an. Vor diesem Zeitpunkt, im September, zeigte sich eine Beruhigung der Situation. Die Befriedung des Rudels zu einer Zeit, in der nach Ludwig (2004)



im Dresdner Rudel bereits wieder ein Anwachsen der Dominanzverhalten zu beobachten ist, ist in Schwerin eindeutig auf das Wegfallen der Spannungen durch die Separierung des zweiten Rüden zurückzuführen. Bis zum Zeitpunkt seiner „künstlichen Abwanderung“ aus dem Rudel hatte es seit der Rudelbildung wachsende Spannungen gegeben, die unabhängig vom Reproduktionsjahreszyklus zu sehen sind. Nach einer kurzen ruhigen, entspannten Phase (Block VI: September/Oktober) begannen dann in der Vorpaarungszeit (November/Dezember) zunehmend Dominanzverhalten an Bedeutung.

Die Alphahündin zeigte dabei sowohl gegenüber dem Partner als auch gegenüber der rangniedrigen Schwester nur dominant aggressives Verhalten.

Sämtliche Aggressionen der subordinierten Hündin gegenüber den Alphatieren waren dagegen defensiver Natur, das nur vereinzelt auftrat.

Der Alpharüde dagegen benutzte gegenüber der rangniedrigen Hündin nur defensives Aggressionsverhalten, gegenüber seiner Partnerin beides, wobei die defensiven Ereignisse überwiegen. Zur Vorpaarungszeit war eindeutig die Alphahündin das ranghöchste Tier der drei Rothunde. Es zeigte sich auch, dass zwischen dem Alphapaar häufig dominantes Aggressionsverhalten gezeigt wurde und von der Alphahündin gegenüber ihrer Konkurrentin.

Sie grenzte sich eindeutig gegenüber dem rangniedrigen Weibchen ab. Das Imponier- bzw. Aggressionsverhalten zwischen den Alphatieren könnte ebenfalls als Demonstration des sozialen Status dienen. Da sich bei Rothunden das Alphapaar aus den jeweils ranghöchsten Tieren der Geschlechtergruppen bildet, wäre eine Demonstration der hohen Stellung in der Vorpaarungszeit als Verstärker der Paarbindung zu verstehen. Die Demonstration richtete sich eindeutig nicht nur an unterlegene Rudelmitglieder sondern auch an den Partner.

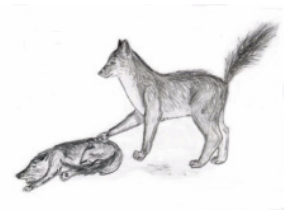
Die Anzahl aller aggressiven Ereignissen in der Vorpaarungszeit ist mit 45 Vorfällen in sechs Wochen sehr gering. Es ist anzunehmen, dass bei größeren Rudeln mehr diese den Status demonstrierenden Verhaltensweisen gezeigt werden. Zu bedenken ist auch, dass hier unter Imponier- und Aggressionsverhalten nur Verhalten summiert ist, das mit Körperkontakten einherging. Die tatsächliche Anzahl von Statusdemonstrationen ist deshalb höher, da beispielsweise vor dem Kontrahenten ohne Berührung ausgeführtes imponierendes Verhalten hier nicht erfasst ist (siehe Diskussion am Kapitelanfang).

In der Paarungszeit kam es von der Alphahündin nur zu ihrer rangniedrigen Schwester jedoch nicht zu ihrem Partner zu aggressivem Verhalten. In allen Fällen handelte es sich um dominantes und nicht defensiv, submissives Verhalten. Die zweite Hündin zeigte in der Paarungszeit keinerlei aggressives Verhalten. Der Rüde war häufiger zu seiner Partnerin und nur einmal zur zweiten Hündin aggressiv.

Auch 2003 kam es ab November wieder zu steigender Intoleranz und zu Aggressionen der Alphahündin gegenüber ihrer Schwester, vor allem während der Fütterung (Frau Schreiber, persönliche Mitteilung). Im Januar, der Paarungszeit, wurde diese Hündin von der Alphahündin permanent bei der Fütterung vertrieben. Tags hielt sich die zweite Hündin abseits auf.

Imponierende Körperkontakte

Bei jedem aggressiven Verhalten kam es zu multiplen Körperkontakten. Auch konnte eine neutrale oder spielerische Annäherung (die nicht unter Aggressionsverhalten summiert ist) neben spielerischen auch imponierende Körperkontakte enthalten. Die Anzahl der imponierenden Körperkontakte ist deshalb weit höher als die Anzahl aggressiver Verhalten.



So zeigte die Alphahündin fast gleich viel aggressives Verhalten gegenüber beiden Rudelmitgliedern, die Anzahl der imponierenden Körperkontakte ist jedoch gegenüber ihrem Partner fast zehnmal so hoch wie gegenüber der subordinierten Schwester. Dies ist auf zweierlei Möglichkeiten zurückzuführen: Erstens suchte die Alphahündin in der Vorpaarungszeit den Kontakt zu ihrem Partner. Zweitens hielt die zweite Hündin häufig Distanz zur Alphahündin ein, so dass es nur selten zum Körperkontakt kommen konnte. Die zweite Hündin entzog sich durch Flucht, so dass kaum multiple Körperkontakte nacheinander bei einem Ereignis auftraten.

Zudem war das Verhalten nur einseitig orientiert: von der dominanten zur subordinierten Hündin. Die Alphetiere dagegen standen beisammen und führten wechselseitig Hüfttrepeln, Kinnauflegen etc. durch. Bei ihnen war das Verhalten nicht einseitig, sondern wechselseitig orientiert. Kam es zum Kontakt so führten beide imponierendes Körperkontaktverhalten am Partner aus. Die Alphahündin hatte zweieinhalb mal häufiger imponierende Körperkontakte zu ihrem Partner als er zu ihr. Sie war eindeutig gegenüber ihm das dominantere Tier. Er suchte fast ausschließlich derartigen Körperkontakt zu seiner Partnerin in der Vorpaarungszeit, es kam nur einmal auch zu einem imponierenden Körperkontakt von ihm zur zweiten Hündin. Die zweite Hündin zeigte gegenüber der dominanten Schwester und dem Rüden zur Vorpaarungszeit mit sieben bzw. fünf Ereignissen weniger imponierende Körperkontakte als im Block (n = 15 bzw. 22) zuvor.

Insgesamt traten diese Körperkontakte damit hauptsächlich zwischen den Alphetieren auf. Sie hatten offensichtlich auch paarbindende Funktion.

In der Paarungszeit hatte die Alphahündin, wie in der Vorpaarungszeit zuvor, kaum imponierende Körperkontakte mit ihrer Schwester, aber dafür über hundert Mal mit ihrem Partner. Die stündliche Rate lag dabei weit höher als in der Vorpaarungszeit. Die Paarbindung war damit deutlich intensiviert worden. Beim Rüden lag die Rate gegenüber seiner Partnerin dagegen unterhalb des Wertes der Vorpaarungszeit. Die Kontaktaufnahme ging nun eindeutig bevorzugt von der Alphahündin aus. Auffällig ist, dass die zweite Hündin ebenfalls wie hypothetisch vorhergesagt, verstärkt Kontakt zum Rüden suchte und dies mittels imponierender Körperkontakte tat. Der Rüde suchte in der Paarungszeit relativ häufig imponierende Kontakte zu dieser zweiten Hündin, immerhin fast halb so oft wie zu seiner Partnerin.

b) während der TrächtigkeitsphaseAggressionsverhalten

2002 zeigte die Alphahündin mehr aggressives Verhalten gegenüber ihrer rangniedrigeren Schwester während ihrer Trächtigkeit (n = 98, Rate 0,4) als zur Paarungszeit (n = 30, Rate 0,39). Dies dürfte durch die Läufigkeit der zweiten Hündin in diesem Zeitraum begründet sein. Dagegen blieben aggressive Ereignisse gegenüber ihrem Partner die Ausnahme (n = 8). Der Rüde zeigte nur vereinzelt Aggressionen gegenüber den Weibchen. Während er gegenüber seiner Partnerin nur submissiv, defensiv agierte, war er gegenüber der zweiten Hündin häufiger dominant als submissiv aggressiv. Allein dreimal verteidigte er gegenüber ihr dominant sein Fleischstück. Die rangniedrige Hündin zeigte dagegen keinerlei Aggressionsverhalten.

Auch 2003 zeigte die Alphahündin während ihrer Trächtigkeit häufiger aggressives Verhalten gegenüber ihrer subordinierten Schwester als zur Aufzucht. Dies steht mit der Läufigkeit dieser Hündin im Trächtkeitszeitraum in Verbindung.



Imponierende Körperkontakte

2002 zeigt sich bei den imponierenden Körperkontakten in der Trächtkeitsphase kein einheitliches Bild. Während die Alphahündin während ihrer Trächtigkeit gegenüber ihrem Partner seltener imponierende Körperkontakte zeigte, nahmen sie gegenüber der rangniedrigen Hündin zu. Dies ist wahrscheinlich durch die verlängerte bzw. erneute Läufigkeit der zweiten Hündin in diesem Zeitraum zu erklären. Zudem suchte die zweite Hündin in diesem Zeitraum häufiger derartige Körperkontakte zum Rüden als zur Paarungszeit. Der Rüde zeigte allerdings gegenüber beiden Hündinnen das Verhalten seltener als in der Paarungszeit. Die zweite Hündin nahm nicht nur zum Rüden, sondern auch zu ihrer dominanten Schwester häufiger imponierende Körperkontakte auf. Dabei zeigte sie das Verhalten öfter an ihrer Schwester als an ihr. Vielleicht war es der subordinierten Hündin nach dem Abflauen der Spannungen der Paarungszeit nun besser möglich, wieder Kontakt aufzunehmen. Zudem sollte die Alphahündin im Sinne einer Befriedung des Rudels ihr Aggressionsverhalten zurücknehmen und verstärkt friedlichen Kontakt auch zur zweiten Hündin suchen. Dies war aber durch die Kontrolle über sie während ihrer Läufigkeit wahrscheinlich nur bedingt möglich, sie lies das imponierende Verhalten ihrer rangniedrigen Schwester jedoch weitgehend zu, ohne massiv dagegen vorzugehen. Bei allen drei Rudelmitgliedern lag 2002 die Rate der imponierenden Körperkontakte in der Trächtigkeit über dem Niveau in der Aufzucht.

Auch im Jahr 2003 lagen die Werte in der Trächtkeitsphase bei allen drei Tieren höher als in der folgenden Aufzucht. Auffällig ist die hohe Rate des Rüden gegenüber seiner Partnerin. Allerdings muss beachtet werden, dass Teile der imponierenden Körperkontakte auch zum Verhaltensrepertoire des Paarungsvorspiels gehören, beispielsweise das Kinnauflegen. 2003 wurde die trächtige Hündin zigfach vom Rüden nach vorherigem Vorspielverhalten bestiegen, was die hohen Körperkontaktwerte erklären dürfte.

c) während der Aufzucht der Jungtiere

Aggressionsverhalten

Aggressionen traten bei der Aufzucht fast nur bei der Verteidigung der Welpen gegenüber Rudelmitgliedern auf. Dabei war die dominante Hündin weit häufiger gegenüber der zweiten Hündin aggressiv als gegenüber dem Rüden.

Alle aggressiven Verhalten der zweiten Hündin in der Aufzucht 2002 gegenüber einem Alphetier fanden im Beisein des Welpen statt. 2003 zeigte sie das Verhalten nur noch gegen den Rüden, meist war sie dabei bei den Jungtieren.

Der Rüde verhielt sich dagegen weder 2002 noch 2003 wegen eines Welpen gegen seine Partnerin aggressiv. Dagegen waren die meisten seiner aggressiven Verhaltensweisen gegen die zweite Hündin im Streit um die Welpen erfolgt.

Imponierende Körperkontakte

Insgesamt lagen die Raten in beiden Jahren in der Aufzucht bei allen Rudelmitgliedern niedriger als zur Trächtkeitsphase. Beide Alphetiere zeigten fast genauso selten das Verhalten gegenüber dem Partner wie gegenüber der zweiten Hündin. Die rangniedrigere Hündin orientierte das Verhalten 2002 häufiger auf den Rüden als auf die dominante Schwester und im Jahr darauf häufiger gegen die Alphahündin und seltener gegen den Rüden. Zur Aufzucht 2003 fallen bei allen Rudelmitgliedern die imponierenden Körperkontakte im ersten Aufzuchtsblock auf maximal fünf im folgenden Block auf

maximal zehn Ereignisse pro Tier ab. Nur bei beiden Weibchen kam es zum Block II zu leichten Anstieg der Rate gegenüber den Artgenossen. Dies dürfte im Zusammenhang mit dem Zugang zu Welpen bzw. deren Schutz stehen.

Fazit des Imponier- und Aggressionsverhaltens mit imponierenden Körperkontakten

Insgesamt konnte die Hypothese bestätigt werden. Es zeigte sich, dass das Alphapaar seine Abgrenzung durch Imponieren und Markieren bereits zur Vorpaarungszeit aufbaute und bis zur Aufzuchtzeit wieder völlig zurückgenommen hatte.

Allerdings zeigt die Alphahündin in der Vorpaarungszeit und Paarungszeit mehr imponierende Körperkontakte an ihrem Partner als an der subordinierten Schwester.

Dies steht in Einklang mit den Angaben, dass Imponierverhalten hauptsächlich zwischen ranggleichen Tieren auftritt. Imponierende Körperkontakte sind teil des Paarungsvorspielverhaltens. Sie dienen offensichtlich der Verstärkung der Paarbindung und wurden oft wechselseitig von den Alphetieren am Partner verstärkt ab der Vorpaarungszeit ausgeführt. Körperkontakte zwischen den Weibchen waren durch die Einhaltung von Distanz in der Zeit nur schwer zu erhalten. Die distanzvergrößernden Verhaltensweisen wie Imponieren und Aggressionen hatte offensichtlich Wirkung gezeigt.

Die Alphahündin zeigte hohe Aggressionsraten während ihrer Trächtigkeit gegen die zweite Hündin. Dies steht im Gegensatz zur Hypothese, nach der die Alphahündin in dieser Zeit das Rudel befrieden sollte. In diesem Zeitraum jedoch lagen in beiden Jahren die Läufeigenschaften der zweiten Hündin, die verstärkt Kontakt zum Rüden aufnahm. Die Aggressionen der Alphahündin werden dadurch verständlich und sind im Sinne einer Unterdrückung der rangniedrigen Hündin zur Verhinderung einer Fortpflanzung zu interpretieren. Zwischen Hündinnen und dem Rüden kam es dagegen zu keinen nennenswerten Aggressionen in der Trächtigkeitsphase.

Während der Aufzucht trat Imponier- und Aggressionsverhalten im Rudel nur noch in Zusammenhang mit Nahrung oder dem Zugang und Schutz der Welpen vor.

4.3.2.2 Aggression um Nahrung

In fast allen Freilandbeobachtungen wird Aggression unter den Wildhunden am Riss nicht erwähnt. Nur Fox (1984) berichtet von aggressivem Drohen teils mit gehemmtem Biss des dominanteren Hundes gegenüber unterlegenen Rudelmitgliedern. Das jeweils subordinierte Tier wich dem Blickkontakt aus und legte sich submissiv auf die Seite. Auch sonst sind kaum Bemerkungen über aggressiven Verhaltensweisen innerhalb der Rudel oder zwischen ihnen in Freilandliteratur zu finden. Insgesamt sind am Riss Aggressionen die Ausnahme. Allerdings war in den beobachteten Freilandrudeln die Ernährungslage aufgrund sehr hoher Beutedichte sehr gut, so dass möglicherweise eine Futter-Hierarchie nicht ausgebildet werden musste.

Ist die Nahrung knapp bzw. limitiert, könnten die ranghohen Tiere ihre Stellung nutzen, zuerst zu fressen. Dies trifft beispielsweise bei der Fütterung im Zoo zu. Rothunde können sich nicht per Jagdverhalten mehr Fleisch beschaffen. In Schwerin fraß trotz ausreichender Nahrung die Alphahündin bei großen Ganzkörpern (bis 30 kg) immer zuerst. Wurden dagegen viele kleine Stücke wie Kotelett etc. verfüttert, war keine Reihenfolge erkennbar. Sie war offensichtlich nicht in der Lage, viele kleine Teile simultan für sich zu monopolisieren.

Auch in Dresden vertrieben beide Alphetiere zur Paarungszeit Geschlechtsgenossen vom Riss.

Ist die Nahrung knapp, sichern sich bei den Arktiswölfen das Alphapaar den Hauptanteil der Beute (Mech 1997). Beim Waldhund wird Nahrung unter allen Rudelmitgliedern geteilt. Es gibt keine Rangordnung beim Fressen (Biben 1982 b).

Denkbar ist allerdings, dass bei einem größeren Rudel das Alphatier nicht in der Lage wäre, alle anderen zu vertreiben und gleichzeitig zu fressen. Oder die Rudelmitglieder sichern sich direkt beim Töten ein Beutestück. Häufig wird derartige Beute sofort in Stücke gerissen.

Die Rothunde begeben sich dann mit einem Teil (Bein, Organ etc.) etwas abseits, um in Ruhe zu fressen. Dies wurde in der vorliegenden Studie ebenso beobachtet in wie in weiteren Zoos (Ludwig 2001) und im Freiland (Johnsingh 1978, Fox 1984).

Wurden rangniedrige Rothunde vom Futterplatz verdrängt, nahmen sie das in Schwerin und Magdeburg ohne Gegenwehr hin. Allerdings wurden beide rangniederen Rüden stellenweise verfolgt, auch wenn sie nur einen kleinen Futterbrocken ergattert hatten. Teils trat eine so heftige Verfolgung ein, dass in Schwerin „Fossi“ das Fleisch wieder erbrach. In beiden Rudel gab es Tage, an denen der zweite Rüde kein Futter abbekam, obwohl mehr als genug zur Verfügung stand. Dies dürfte jedoch als Ausnahmesituationen gelten, da beide Alpharüden anstrebten, dieses Tier aus dem Rudel zu vertreiben.

Eine Verdrängung am Riss ohne Gegenwehr zeigte sich auch in Dresden (Ludwig 2001). Zur Paarungszeit drängte das Alphapaar die Rudelgenossen vom Kadaver ab.

Vertreiben vom Riss ist auch vom Afrikanischen Wildhund (Kühme 1965) bekannt.

Hat die Alphahündin zur Zeit der Trächtigkeit ein „Futtermonopol“?

Die trächtige Hündin sollte während der Trächtigkeit einen erhöhten Nährstoffbedarf haben. Da meist sehr viel Welpen geboren werden, ist ihr Bedarf an Nahrung entsprechend höher als bei nur ein bis zwei auszutragenden Jungen. Um ein Rudelmitglied zum Abgeben von Fleisch zu bewegen, stehen zwei verschiedenen Möglichkeiten zur Verfügung. Es ist erstens submissiv über infantiles Futterbettelverhalten möglich oder zweitens dominant durch Rauben des Futters unter imponierender oder aggressiver Vertreibung des Rudelmitgliedes von diesem Nahrungsstück. Bei Ganzkörpern kann allein die ranghohe Stellung ohne weitere Demonstration des Status dazu führen, dass die Alphahündin als erste und öfter bzw. länger am Riss fressen kann. Dies war in dieser Studie in Schwerin der Fall. Während allgemein in Dresden der Alpharüde von den Pflegern große Ganzkörper in Empfang nahm (Ludwig 2001), war es in Schwerin die Alphahündin.

Zugang zur Nahrung kann auch - wenn auch eingeschränkt - erreicht werden, indem man sich fremde Futterverstecke aneignet und allgemein Futterhorte gegen Artgenossen bewacht. So zeigte in beiden Reproduktionsjahren in der Trächtigkeit nur die Alphahündin aggressives (dominantes und submissives) Verteidigen von Futterlagern.

Bei fast allen Aggressionen der Alphahündin in der ersten Trächtigkeit (2002) gegenüber dem Partner ging es um die Verteidigung eines Futterversteckes gegenüber der rangniedrigeren Schwester standen insgesamt 31 Ereignisse (Aggressionen und Kämpfe summiert) im Zusammenhang mit einem Fleischstück oder die Verteidigung eines Futterhortes.

Die zweite Hündin zeigte dagegen keinerlei aggressives Verhalten im Zusammenhang mit Fleisch bzw. Nahrungsverstecken in der Trächtigkeitsphase.

Der Rüde verteidigte einmal submissiv aggressiv sein Fleischstück gegenüber seiner Partnerin. Der einzige Kampf, den er in dem Jahr gegen seine Partnerin begann, hatte als Ursache die Verteidigung eines Fleischstückes. Auch bei seinem aggressiven Verhalten

gegen die zweite Hündin während der Trächtigkeitsphase hatte die Nahrungsverteidigung einen hohen Stellenwert. Allerdings bewachte und verteidigte er keine Futterverstecke in der Trächtigkeitsphase.

Im nächsten Aufzuchtjahr 2003 zeigt sich ein ähnliches Bild. Die Alphahündin stritt viel öfter mit ihrer rangniedrigen Schwester um Fleisch als mit ihrem Partner. Sie war dabei die einzige, die in diesem Zeitraum Futterhorte aggressiv verteidigte.

Die zweite Hündin zeigte keine Aggressionen in der Trächtigkeit im Zusammenhang mit Nahrung. Der Rüde zeigte es dagegen nur in Einzelfällen gegen die rangniedrigere Hündin, nicht jedoch gegenüber seiner Partnerin.

Die Alphahündin hatte damit eindeutig eine Monopolstellung beim Zugang zu Nahrung.

Damit ein Rothund die Beißhemmung überwindet und zubeißt, muss eine starke Motivation vorliegen. Streit um Futter kann ein derartiger Auslöser sein.

So war 2002 bei der Hälfte der Ereignisse, bei denen die Alphahündin in der Trächtigkeit ihre Schwester biss, Streit um Nahrung die Ursache. Auch der Rüde biss die zweite Hündin einmal in dem Zeitraum im Zusammenhang mit Fleisch. Während der Aufzucht waren dagegen alle Bisse der dominanten Hündin gegenüber ihren Artgenossen bis auf einen im Beisein der Welpen, zu deren Verteidigung erfolgt. Auch der Rüde und die zweite Hündin verteidigten bei allen Ereignissen in der Aufzucht, bei denen sie zubissen die Welpen. Auffällig ist dabei, dass die Alphahündin nur einmal gebissen wurde, sowohl der Rüde als auch die zweite Hündin richteten das Verhalten damit nur gegen den anderen, nicht aber gegen die ranghohe Hündin bzw. Partnerin.

Wer wen beißt, war damit trotz allem rangspezifisch. Bemerkenswert ist, dass es auch 2003 zwei Hauptsituationen gab, in denen bei Aggressionen auch gebissen wurde: zur Verteidigung der Welpen und im Zusammenhang mit Fleisch.

Dass sich der Zugang zu Nahrung als eine solche Ursache erweist, bei der Beißhemmungen überwunden werden, zeigt, welche Bedeutung die Nährstoffzufuhr für die Rothunde hat. Und dies, obwohl die Wildhunde nie hungern mussten und immer ausreichende Mengen bekamen. So wurde beispielsweise ab der Trächtigkeitsphase kein Fastentag mehr gemacht und die Futterrationen erhöht.

Trotzdem war die Monopolisierung von Fleisch (und damit steigende Aggressionen beim Verteidigen gegen Futterraub bzw. Abgabe) in dieser Phase für die Alphahündin wichtig und wie gezeigt wurde auch möglich.

Fazit des Futterneids:

Damit zeigt sich, dass in beiden Jahren in der Trächtigkeit und Aufzucht die Alphahündin aggressives Verhalten vor allem gegenüber ihrer Schwester benutzte, um Fleisch zu bekommen. Sie agierte aggressiv wie der Rüde auch, um Nahrung zu verteidigen. Die zweite Hündin zeigte in keinem Jahr agierendes Aggressionsverhalten im Zusammenhang mit Nahrung während der Trächtigkeitsphase. Sie eignete sich damit anders als die Alphahündin kein Fleisch gewaltsam an. Sie verteidigte aber auch kaum ihre Nahrung, sondern gab sie schnell auf.

Für die Theorie der Monopolisierung spricht auch, dass während der Paarungszeit und Trächtigkeit die Alphahündin häufig Futterbetteln im ursprünglichen Kontext des Nahrungserwerbs (statt spielerisch oder zur Begrüßung) zeigte (Diskussionskapitel 4.1.3.4) Markierungsverhalten spielte dagegen keine Rolle als Anzeige eines Besitzes von Fleisch.

In dieser Studie markierten die Hündin im Kleingehege einmal und der Alpharüde siebenmal ein Futterdepot. In der Freianlage markierte die Hündin achtmal und der Alpharüde zweimal eine Versteckstelle. Es wurden jedoch nicht bevorzugt volle oder leere Depots markiert, sondern diejenigen, die mit Urin des Partners besprenkelt waren. Sie wurden dann mehrfach übermarkiert. Wahrscheinlich wurde es nicht als Besitzanzeige oder als Anzeiger für den Füllungszustand verwandt, sondern allgemein als Markierungsstelle genutzt.

Beim Rothund wurde nur vereinzelt und nur vom Alpharüden Fleisch markiert (Bogusch 2002). Es dient allerdings nicht als Besitzanzeige, da das markierte Stück auch von anderen gefressen wird. Dies ist auch beim Kojoten (Wells und Bekoff 1981, Harrington 1982), Wölfen (Harrington 1982), Mähnenwölfen (Kleiman in Macdonald 1980) und Rotfüchsen (Macdonald 1985) bekannt.

4.3.2.3 Lineare Rangfolge oder getrennte Hierarchien der Geschlechter?

Während Aggressionsverhalten beim Machtwechsel eingesetzt wird, dient Dominanzverhalten häufig dazu, bestehende Rangverhältnisse zu demonstrieren.

Dabei sind lineare Rangfolgen oder nach Geschlechtern getrennte Hierarchien in einem Rudel denkbar.

Bei Afrikanischen Wildhunden im Safaripark Beekse Bergen wurden von zwei Beobachtern lineare Rangordnungen beobachtet, die nicht nach Geschlechtern getrennt waren (Brink 1983 und Jansen 1992 in Van Loon 1998). Nach Estes (1991) haben Afrikanische Wildhunde jedoch innerhalb der Geschlechter getrennte Rangfolgen.

Auch für Rothunde wird das Vorhandensein von Rangordnungen bzw. ihr Fehlen kontrovers diskutiert.

In Schwerin fanden sich innerhalb der Geschlechter unter den Adulttieren eindeutige Rangfolgen. So dominierte der Alpharüde „Alex“ eindeutig seinen Vater „Fossi“, die Alphahündin ihre Schwester. Zwischen den Geschlechtern war dagegen das Verhältnis nicht eindeutig. So veränderte sich das Verhältnis zwischen den Alphatieren zur Geburt hin. Die Alphahündin war gegenüber ihrem Partner nun stark submissiv, was mit der Aufzucht zunächst anhielt. Sonst war sie ihm gegenüber eher dominant. Die Einordnung der zweiten Hündin über oder unter den Alpharüden war nicht eindeutig machbar. Ihre Stellung dem Alpharüden gegenüber kann man weder als durchgehend dominant noch unterwürfig bezeichnen.

Auch Bogusch (2002) fand lineare Rangfolgen innerhalb der männlichen Geschlechtergruppen bei zwei verschiedenen Rothundrudeln. (Beide Rudel enthielten 3,1 Tiere). In einem Rudel aus 3,1 adulten Rothunden fand van Loon im Sommer 1998 eine lineare Rangfolge vor, wobei von den Alphatieren der Rüde an der Spitze stand, gefolgt von der Hündin.

Es zeigt sich, dass in kleinen Rudeln unter den Adulttieren innerhalb der Geschlechter Rangfolgen durch menschliche Beobachter deutlich auszumachen sind. In großen Rudeln mit zehn und mehr Tieren heben sich dagegen nur die beiden Alphatiere und einzelne weitere Individuen deutlich für das menschliche Auge ab.

Offensichtlich lohnt es beispielsweise nicht, hart um Platz 14 oder 15 zu kämpfen.

Das rangniedrigste Tier eines Rudels ist ebenfalls meist eindeutig abgegrenzt vom Rest. Dieses als Omega-Tier bezeichnete Individuum dient meist allen anderen als Prügelknabe. Es kann sich dabei um Weibchen oder Männchen handeln.

Sie kommen bei Rothunden (diese Studie: „Fossi“ und „Fernando“, beides Ex-Alpharüden) sowie bei Wölfen vor (Zimen 2000). Häufig sind es ehemalige Alphatiere oder Betatiere,

die von den Alphatieren und damit vom gesamten Rudel attackiert wurden und ihre hohe Position verloren.

Allgemein nimmt bei Rangstreitigkeiten meist das gesamte Rudel an der Auseinandersetzung teil (Rothund: diese Studie und Ludwig 2001, Wölfe: Zimen 2000)

Ein ehemaliger Alpharüde nimmt bei Rothunden nach dem Absetzten nicht die zweithöchste Stellung ein, sondern wird rangletztes Tier. So geschah es mit „Fossi“ in Duisburg, der von seinem Sohn „Alex“ abgesetzt wurde. (Van Loon 1998).

Beim Machtwechsel kann es zu tödlichen Verletzungen kommen. In einem Duisburger Rudel (Törkel, persönliche Mitteilung) und im Schweriner Rudel 2004 wurde beim Machtkampf der Alpharüde von den Herausforderern tödlich verletzt.

Auch ein Alpharüde, der bei Wölfen seine Stellung verliert, rutscht ans Ende der Rangfolge (Freund 1999). Die Alphahündin kann sich bei Wölfen mit rangniedrigeren Rüden verbünden und gemeinsam den Alpharüden absetzen. (Freund 1999). Verliert eine Alphawölfin ihren Status, wird sie vom gesamten Rudel angegriffen und muss das Rudel verlassen (Zimen 1976).

In den Studienrudeln Schwerins und Magdeburg kam es zu Beschädigungen des Ex-Alphatieres durch Attacken der Alphatiere, wobei die meisten Angriffe vom neuen Alpharüden ausgingen. Die Beschädigungen konnten über Jahre erfolgen. Im Freiland würden diese Tiere das Rudel verlassen. Im Zoo sind solche Tiere deshalb herauszunehmen, da keine Besserung des Verhältnisses möglich ist.

Anders als bei sonstigen rangniedrigen Omegatieren, gibt es keine jahreszeitliche Entspannung der Situation. Die entmachteten Rothunde werden schikaniert, halbtot gebissen und ihnen wird fast jegliche Nahrung abgenommen. Sie dürfen oft sich nicht im Gehege bewegen und sind auf kleine Hütten oder Innenräume beschränkt. Verlassen sie diese, werden sie sofort angegriffen (Schwerin und Magdeburg, diese Studie, Dresden: Betarüde, persönliche Mitteilung Ludwig). Ein Verbleib im Rudel sorgt für alle Mitglieder zu starkem Stress. Aus Tierschutzgründen ist eine dauerhafte Gemeinschaftshaltung unverträglicher Tiere deshalb abzulehnen.

Gibt es Rangfolgen innerhalb der Altersgruppen beim Rothund?

Ludwig (2001) beobachtete, dass in den Altersgruppen Rangordnungen innerhalb der Geschlechter zu finden waren. So gab es dort beispielsweise unter den Jährlingsrüden ein dominantes Tier. Das Alphapaar zeigte sich jedoch gegenüber allen Jährlingen gleich dominant. Möglicherweise entstehen damit unter den Wurfgeschwistern Rangfolgen, die bis ins Adultalter beibehalten werden. Wandern dann diese gleichgeschlechtlichen Rothundgeschwister gemeinsam ab, so wird das ranghöchste von ihnen bei einer Rudelneubildung das entsprechende Alphatier. Wie aus Feilandberichten zu ersehen, wandern meist gleichgeschlechtliche Rothunde gemeinsam ab (Venkataraman 1998).

Auch in Schwerin war das Jährlingsweibchen „Kim“ dominant über ihre Schwester „Lea“. Unter den vier Jährlingsrüden trat besonders „Falko“ als dominant gegenüber seinen Wurfgeschwistern auf, der Rest zeigte keine eindeutige Rangstruktur „Falko“ und „Kim“ hielten zueinander viel Kontakt. Sie waren möglicherweise das „Alphapaar“ der Jährlinge. Nach dem Tod des Vatertieres (vermutlich durch „Falko“ mitverursacht) trat „Falkos“ dominantes Verhalten ausdrückstärker und deutlicher hervor. Aufgrund seiner Positur und Körperhaltung wurde er von den Tierpflegern in „Lord“ umgetauft.

Allgemein agierten die Welpen 2004 am häufigsten mit den anderen Welpen und die Jährlinge ebenfalls in ihrer Altersgruppe. Bei Rothunden gibt es damit sehr wahrscheinlich

sogenannte „peer groups“ die aus Wurfgeschwistern bestehen und engere Bindungen innerhalb der Untergruppe unterhalten als zu Gruppen anderen Alters.

Es ist anzunehmen, dass allgemein die Adulttiere über ihre Nachkommen dominant sind. Unter den Nachkommen stehen Jährlinge zunächst über den Welpen. Zweijährige Rothunde sind körperlich voll entwickelt und geschlechtsreif. Sie dürften ebenfalls über den Jährlingen stehen. Danach werden wahrscheinlich individuelle Merkmale eine Vorrangstellung ermöglichen oder verhindern. Es ist durchaus möglich, dass ein dreijähriger sukzessive die Oberhand über ältere Rudelmitglieder gewinnt.

In Duisburg dominierte „Alex“ nicht nur seinen Vater, sondern auch einen weiteren Rüden, der das Alter des Vaters hatte (van Loon 1998).

Fazit:

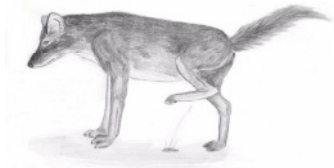
Beim Rothund gibt es Hierarchien. Wie hypothetisch angenommen, grenzt sich das Alphapaar gegenüber den übrigen Rudelmitgliedern ab.

Hierarchien bestehen innerhalb der Geschlechtergruppe. Ob eine lineare oder nach Geschlechtern getrennte Rangfolge besteht, konnte in den vorliegenden Rudeln (1,2 ; 2,2 und 2,1 adulte Wildhunde) nicht geklärt werden. Dazu waren zu wenig Adulttiere je Geschlechtergruppe vorhanden, um individuelle Einflüsse (Charakter, individuelle Unverträglichkeiten etc.) herausnehmen zu können.

Die Rangstellung der Jährlinge gegenüber den Welpen konnte nicht einwandfrei geklärt werden, da zum Beobachtungszeitraum die Welpen noch so jung waren, dass sie sich alles erlauben konnten bzw. die Adulttiere in den Umgang der Jährlinge mit den Welpen eingriffen. Die Jährlinge waren den Welpen allein durch die körperliche Entwicklung (lokomotorisch, kräftemäßig etc.) überlegen.

4.3.3 Markierungsverhalten als Statusdemonstration?

Markierungsverhalten tritt bei Caniden im Zusammenhang mit der territorialen Verteidigung auf, als Orientierungsmarken im Habitat, zur Verstärkung der Paarbindung und als Rangdemonstration. Es hat auch eine wichtige Funktion bei der Fortpflanzung. Auch olfaktorische Kommunikation, durch Markierungsverhalten, hat bei Caniden eine wichtige Rolle bei der Demonstration einer Vormachtstellung.



Markieren beim Rothund als Anspruch auf die „Ressource“ Geschlechtspartner?

Die Markierungen der Rothunde standen eindeutig mit der Vormachtstellung der Alphatiere in Zusammenhang und nicht mit einer territorialen Verteidigung. Bei Urin- und Kotmarkern als Grenzzeichen finden sich die meisten Stellen am Rand des Territoriums oder an zu verteidigenden Ressourcen wie Höhlen.

Rothunde sollen im Freiland kein Territorium verteidigen und es auch nicht markieren (Fox 1984). Auch in den zoologischen Einrichtungen der Studie zeigten die Rothunde kein Markieren von Zaunpfosten und nur selten von auffälligen Strukturen wie Steinen oder Grashorsten. In beiden zoologischen Einrichtungen zeigten die Alphatiere kein vermehrtes Markieren am Grenzzaun hinter dem der jeweils separierte rangniedrige Rüde gehalten wurde. Ein Abgrenzen erfolgte dort mittels Imponierverhalten und visuellen Displays.

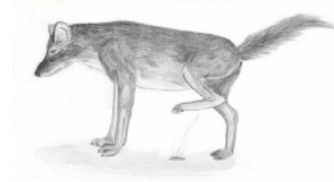
Ludwig (2001) fand ebenfalls keine Hinweise auf eine territoriale Funktion des Markierungsverhaltens bei den Rothunden in Dresden.

Auch die meist nomadisch lebenden Afrikanischen Wildhund zeigen keinerlei territoriales Markieren (Van Lawick und Van Lawick-Goodall in von Borcke 1998). Die Alphatiere benutzten Urin und Kot des Partners im Sinne einer Paarbindung.

Territoriales Markieren ist von Wölfen (Macdonald 1985), Kojoten (Barette und Mettier 1980, Gese und Ruff 1997), Äthiopischem Wolf (Sillero-Zubiri und Macdonald 1998), Mähnenwolf (Maisch 2000), Goldschakal (Estes 1991) und dem Graufuchs *Urocyon cinereogargenteus* (Aniskos 1976) bekannt. So markieren Wölfe in ihrem Revier über Markierungsstellen fremder Wölfe. Durchziehende solitäre Wölfe markieren dagegen nicht über die Stellen der Territoriumshalters (Rothman und Mech 1979). Äthiopische Wölfe markieren an Reviergrenzen, dabei markieren die subordinierten Adulttiere und die Subadulten seltener als die Alphatiere (Sillero-Zubiri und Macdonald 1998). Goldschakale markieren ihr Territorium an den Grenzen, wobei nur das Elternpaar überhaupt markiert, die Jährlinge dagegen helfen nur bei der aggressiven Verteidigung (Estes 1991).

Beim Rothund wird in Einzelfällen gelegentlich auch das Allomarkieren, also das Besprenkeln von Artgenossen beobachtet. So markierte eine Hündin im Handstand ihren Partner im Freiland (Keller in Johnsingh 1982). Ein Rüde markierte seine Partnerin mit einer RLU im Zoo Duisburg (Cohen in Fox 1984). Auch im Freiland wurde markieren von Artgenossen beim Rothund beobachtet. Der Alpharüde harnte einmal über seine Partnerin im Rothundrudel in Duisburg (Bogusch 2002). Derselbe Rüde zeigte dagegen das Verhalten in Schwerin nicht mehr. In Schwerin wurde das Verhalten nie beobachtet. Auch Ludwig (2001) spricht vom Fehlen des Verhaltens im Dresdener Rudel. Er beobachtete dagegen das Wälzen auf Urin und Kot bei verschiedenen Rudelmitgliedern und vor allem zur Paarungszeit, was in Schwerin nicht der Fall war. Ein Wälzen an einer mit Urin markierten Stelle oder auf Kot wurde in Schwerin nie beobachtet. Beim Waldhund kommt Allomarkieren häufiger vor, wobei meist nur Weibchen markieren. Der Rang des besprenkelten Tieres ist dabei sehr variabel (Porton 1983, Bogusch 2002). Zwergmangusten zeigen ebenfalls Allomarkieren (Rasa 1972).

Die optische Wirkung von Markierungsverhalten: Rangdemonstration



Markierungsverhalten enthält neben olfaktorischen auch optische Signale. Das Heben des Beines sowie Markieren im Handstand sind sehr auffällige Verhaltensweisen. Bei Arten, die

Urinmarken in erhöhter Position anbringen, treffen Theorien wie die Schaffung einer größeren Verdunstungsfläche beim Herablaufen des Urin bzw. die Positionierung der Duftmarke in Nasenhöhe der Artgenossen zu. Rothunde markierten jedoch meist Objekte am Boden wie Kot, Grasbüschel, Knochen oder über den Urin des Artgenossen am Boden. Das Bespitzen von Ästen und erhöhten Objekten kam nur in Einzelfällen vor.

Möglicherweise hat das erhöhte Anbringen bei den Rothunden seine Funktion verloren und ist aber als „Beinhebeverhalten“ noch im Verhaltenskontext erhalten. Oder das Heben der Hinterextremitäten dient als optisches Signal an die Artgenossen. Gerade bei sofortigem Markieren befand sich der Partner noch an der Stelle, wenn der Artgenossen seinen Urin über die Stelle setzte. Je nach Jahreszeit bedingte Markierungsverhalten, dass der Partner angelaufen kam und die Stelle inspizierte und ggf. selbst markierte. Die auffällige Markierungsweise mit erhobenem Bein oder im Handstand dürfte dabei geholfen haben, den markierenden Partner zu sehen und das Verhalten von reinem Beriechen ohne Markieren aus der Ferne unterscheiden zu können.

Das Markieren mit erhobenem Bein durch den Anführer des Rudels wird von Johnsingh (1982) bei wild lebenden Rothunden beschrieben.

Nach Ludwig (2001) zeigten beide Alphatiere nur zur Paarungszeit ein Anheben des Beines beim Markieren, das Jahr sonst über nicht.

Markierungsverhalten dient bei rudellebenden Caniden als Anzeige der Vorreiterrolle. So erhöhte eine Hyänenhündin ihre Markierungsrate kurz bevor ein rangniedrigeres Weibchen warf (Estes 1991). Entsprechend eliminieren rangniedrige Tiere in unauffälliger Weise (Hockstellung) und häufig an unauffälligen Stellen.

Rangniedrige Wölfe versuchen geradezu ihren Uringeruch zu verstecken. Dazu dient das Abgeben von Urin in Hockstellung (Wood 1997). Solitäre Wölfe, die ein Territorium eines Rudels durchqueren, verlassen zum Koten den Pfad (Rothman und Mech 1979).

Viele Caniden zeigen beim Markieren optisch auffälliges Verhalten.

So ist das Markieren im Handstand von mehreren Hundearten bekannt (Afrikanischer Wildhund: Van Lawick-Godall 1972; Waldhunde: Drüwa 1982). Bei Waldhunden markieren beide Geschlechter im Handstand, die Weibchen jedoch weit häufiger als die Männchen (Bogusch 2002). Dagegen markieren Rüden häufiger mit erhobenem Bein als Hündinnen (Kleiman 1966, Bogusch 2002). Es markieren zudem alle Rudelmitglieder beim Waldhund. Bei Waldhunden führt das Markieren im Handstand der Weibchen dazu, dass die Urinmarke oberhalb der des Rüden abgesetzt wird (Porton 1983). Beim Rothund war dies nicht der Fall. Die Hündin markierte Objekte am Boden und keine Stämme oder andere vertikale Objekte.

Während Waldhunde bevorzugt senkrechte Objekte markieren (Bogusch 2002) fehlt dies beim Afrikanischen Wildhund völlig (Bogusch 2002). Macdonald (1985) beobachtete Rotfuchsfähen beim Markieren im Handstand. Die Abbildung dazu zeigt jedoch eine Fähe, die mit den Hinterbeinen auf einem Baumstumpf aufsteht. Die Haltung unterscheidet sich damit eindeutig vom frei ausbalancierten Handstand, wie Rothunde ihn zeigen.

Ein anderes, optisch sehr auffälliges Signal beim Markieren ist das vierfüßige Scharren.

Das Scharren vor oder nach dem Absetzen von Kot oder Urin ist von vielen Caniden bekannt (Haushund: Feddersen-Petersen 2000; Wolf: Kleiman 1966, Zimen 2000, Bogusch 2002; Kojote: Barette und Mettier 1980, Wells und Bekoff 1981, Gese und Ruff 1997; Schakal: Kleiman 1966; Äthiopischer Wolf: Sillero-Zubiri und Macdonald 1998; Mähnenwolf: Veado 1997, Maisch 2000).



Scharren nach dem Koten oder Urinabgabe wurde beim Rothund im Freiland nie beobachtet (Fox 1984) Auch von anderen Autoren, die Kotproben analysierten, wird nie das Vorhandensein von Kratzspuren am Boden berichtet. Der Alpharüden „Alex“ in Duisburg zeigte in Einzelfällen Scharren beim Markieren (Bogusch 2002). Derselbe Rüde zeigte das Verhalten dagegen in Schwerin nie (diese Studie) im Zusammenhang mit Markierungsverhalten. Auch sonst wurde weder in Schwerin noch Madgeburg vierfüßiges Scharren weder vor noch nach dem Markieren beobachtet. Es trat in der Studie beim Rothund nur vereinzelt, und in einem anderen Kontext auf: der Rüde und die Alphahündin zeigten es bei Spielaufforderungen gegenüber dem Partner kurz vor bzw. nach einer Paarung. Dabei Scharren die Tiere jedoch nicht mit allen vier Beinen, sondern mit den Vorderbeinen Gras und Laub unter sich. Sie gingen dabei rückwärts, teils leicht im Kreis. Die Rute wurde dabei verkehrt u-förmig getragen, der Blick war auf den Boden gerichtet, es wurde das Spielgesicht gezeigt.

Interessanterweise zeigen auch Afrikanische Wildhunde kein Scharren (Kühme 1965, Bogusch 2002) und Waldhunde ebenfalls nicht (Drüwa 1982, Bogusch 2002).

Kleiman (1966) stuft das vierfüßige Scharren als Erbkoordination ein.

Das Heben des Beines der Rothunde ist eine auch für den Menschen auffällige Verhaltensweise. Das Markierungsverhalten des Rothundes wurde sogar in den Volksglauben – allerdings sinnentstellt – übernommen. Bei vielen Völkern herrschte der Glaube, dass Rothundurin die Beute blind macht. Die Wildhunde würden in Malaysia mit Absicht an Wegen, die von ihrer Beute benutzt werden, gegen Bäume und Gras urinieren (Cross 1931). Dieser Glaube wird auch aus Burma (Liversey 1935) und Indien gemeldet. Das Markierungsverhalten steht auch in einem weiteren Zusammenhang mit dem Volksglauben. So sollen die Wildhunde ein neues Jagdgebiet umrunden und dabei Urinmarkierungen setzen. Kein Beutetier, das sich innerhalb des markierten Gebietes befindet, würde die Markierung passieren. Dadurch bliebe das Wild innerhalb des Jagdgebietes (Begbie 1936).

Markierungsverhalten dient jedoch auch noch dann als Signal, wenn der Urheber die Stelle verlassen hat. Dabei spielt die geruchliche Kommunikation eine Rolle (und bei Latrinen zudem eine optische, dies wird weiter unten diskutiert). Gerade die Inhaltstoffe von Kot und Urin sind so beschaffen, dass sie über Stunden und wahrscheinlich Tage Informationen bereithalten. Wird Kot und Urin zur territorialen Abgrenzung verwandt, sollten die Duftstoffe schwer flüchtig sein und über Tage evaporieren. Dies ist sinnvoll, da bei großen Revieren die Stellen nicht täglich erneuert werden können und geradezu in Abwesenheit der Revierinhaber ihre Funktion erfüllen müssen. Rothunde weisen jedoch kein territoriales Markieren auf. Es steht vielmehr in Verbindung mit der Paarbindung und der Fortpflanzungszeit. Wichtig ist deshalb, die Stellen häufig, möglichst täglich zu kontrollieren und zu markieren. Das Markieren erfolgt bevorzugt dort, wo der Partner Urin oder Kot abgegeben hat.

4.3.3.1 Geruchliche Kontrolle, ohne zu markieren



Markierungen können nur dann ihre „Aufgabe“ erfüllen, wenn Artgenossen die Stellen beriechen. Eine Zunahme von geruchlichen Prüfungen kann theoretisch allein durch die Zunahme an markierten Stellen erfolgen oder durch wiederholtes Auffrischen von denselben Stellen. In der Tat wurden viele Stellen durch sukzessives Markieren beider Alphatiere mehrfach mit Urin benetzt. Die häufigsten Stellen waren Markierungen über Kot. Es stieg die Anzahl des Kotens, so dass mehr Kot zur Verfügung stand, der markiert werden konnte. Der Anstieg der Markierungsrate beim Rothund hatte damit einerseits die Ursache in mehr Markierungsstellen (Kothäufchen), zweitens wurden Markierungsstellen (Kot und Urin, Äste, Grasbüschel etc.) häufiger übermarkiert.

Die Zunahme der geruchlichen Prüfungen ist damit nicht allein durch mehr Stellen verursacht. Es lässt sich als vermehrtes Interesse am Status und möglicherweise des reproduktiven Zustandes interpretieren.

a) in der Vorpaarungszeit

Es zeigte die Alphahündin und ihre Schwester 2001 in der Vorpaarungszeit ab November bzw. die zweite Hündin auch davor schon im September Interesse am reinen Urin der dominanten Hündin. Der reine Urin der subordinierten Hündin war in der Vorpaarungszeit für den Alpharüden und die Hündin selbst von Interesse, nicht aber für die Alphahündin. Insgesamt blieb es in der Vorpaarungszeit aber bei einzelnen geruchlichen Prüfungen ohne besondere Häufung.

Allgemein zeigte sich insgesamt eine Bevorzugung der Prüfung noch vor der Vorpaarungszeit. Dies könnte damit zusammenhängen, dass in der Vorpaarungszeit die Alphatiere bereits verstärkt übermarkierten und nicht nur geruchlich prüften und ohne zu markieren wieder gingen.

Insgesamt wurde deutlich, dass sich bereits ab September etwas am Inhalt von Urin und Kot geändert haben muss, weil ab da die geruchlichen Prüfungen an reinem Urin und auch an Kot bzw. markiertem Kot ebenso zunahmen wie das Markierungsverhalten.

Auch zeigten alle drei Tiere zur Vorpaarungszeit hin ein häufigeres Kotabsetzen, obwohl sich die durchschnittlich verfütterte Menge pro Tier nicht erhöht hatte. So wurden beispielsweise nicht häufiger Ganzkörperfütterungen durchgeführt als sonst das Jahr über. Zudem gaben die Alphatiere häufiger Kot ab als die anderen subordinierten Rothunde. Möglicherweise sicherten sie sich einen höheren Anteil an Fleisch. Oder sie gaben häufiger Kot ab, aber in kleineren Mengen. Da auch Kot wahrscheinlich Duftstoffe enthält, die auf das Geschlechts und den Rang hinweisen, würde die vermehrte Abgabe von Kot durch die Alphatiere zur Vorpaarungszeit hin, als Statusanzeige dienen. Dies zeigt sich auch daran, dass bereits zum Anstieg des vermehrten Kotabsetzens im September 2001 (Block VI) beide Weibchen vermehrt den Kot des Alpharüden geruchlich prüften.

Auch Ludwig (2001) beobachtete, dass der Alpharüde schon im Proöstrus und auch während der Läufigkeit vermehrt den Urin der Partnerin an Markierungsstellen aber auch direkt an der Genitalregion geruchlich prüfte. Eine Knabber- bzw. Kaubewegung, wie er sie am Rüden dabei beobachtete, wurde jedoch in Schwerin nicht gesehen. Ludwig vermutet, dass der Rüde diese Information nutzt, um sein Hüteverhalten in der kritischen Zeit zu intensivieren.

Markierungsverhalten kann auch Auskunft über eine zukünftige Reproduktion zeigen. In Duisburg (3,1 Rothunde) markierte von beiden Alphatieren nur „Alex“, die Hündin, seine

Mutter, dagegen nie. Er zeugte mit ihr keinen Nachwuchs, obwohl er in Schwerin nachweislich fertil war und sie in Duisburg mehrfach Welpen aufgezogen hatte (Van Loon 1998).



b) in der Paarungszeit

In der Paarungszeit kam es selten zu geruchlichen Prüfungen von frischem Kot, ohne dass das Alphanthier anschließend markierte. So zeigte die Alphahündin nur ein Riechen ohne Markieren am Kot ihrer subordinierten Schwester. Den unmarkierten Kot ihres Partners markierte sie dagegen in der Paarungszeit immer, wenn sie ihn berochen hatte.

Die zweite Hündin, die nie markierte, prüfte den Kot ihrer dominanten Schwester am häufigsten während der Paarungszeit.

Auch Urin (ohne Kot darunter) war in der Paarungszeit für die Rothunde von hohem Interesse. So prüften 2002 beide Weibchen am häufigsten Urin in der Paarungszeit und dabei mit Abstand am häufigsten den der Schwester. Für beide Hündinnen war es offensichtlich besonders wichtig, den Zykluszustand der Konkurrentin zu kennen. Das der Alphanthier nur den Urin der zweiten Hündin geruchlich prüfte erscheint zunächst denkwürdig. Unter der Rubrik der geruchlichen Prüfung sind jedoch nur solche Ereignisse summiert, bei denen nach der Prüfung kein Markieren stattfand. Der Alphanthier markierte jedoch in der Paarungszeit jedes Mal über den Urin seiner Partnerin, so dass keine reinen geruchlichen Prüfungen ihres Urins zu beobachten waren.

Zur Paarungszeit wurde erstmals das Auflecken von Urin beobachtet. Dabei leckten der Rüde und die zweite Hündin ausschließlich den Urin der Alphahündin auf.

Die Rothunde versuchten offensichtlich, den Urin intensiver zu prüfen als sonst.

c) während der Trächtigkeitsphase

Zur Trächtigkeit wurde häufiger nur geprüft (und anschließend nicht markiert) als zur Paarungszeit. Die zweite Hündin prüfte dabei häufiger als zur Aufzucht Urin und Kot.

Der Rüde zeigte in der Trächtigkeit häufiger geruchlichen Kontrollen, die Rate des Markierens nahm ab. Das heißt, er prüfte weiterhin den frisch abgesetzten Kot aber war nur noch selten veranlasst, ihn auch zu markieren. Offensichtlich war es nach erfolgter Befruchtung für ihn nicht mehr wichtig, den Anspruch auf diese Hündin deutlich zu machen. Die Kenntnis ihrer Trächtigkeit durch Geruchsstoffe im Kot und/oder Urin ist sehr wahrscheinlich.

Auch bei bereits markiertem Kot zeigt sich derselbe Trend: es wurde häufiger von den Alphanthieren nur noch geruchlich geprüft ohne anschließend zu markieren.

Beim Prüfen von Urin (ohne Kot darunter) zeigte der Rüde zur Trächtigkeitsphase in beiden Jahren vermehrtes Interesse am Urin der zweiten Hündin. Sie zeigte in der Phase in beiden Jahren Anzeichen einer verlängerten bzw. zweiten Läufigkeit. Offensichtlich prüfte der Rüde deshalb häufiger ihren Urin. Er markierte ihn auch in beiden Jahren mehrfach. Auch die Alphahündin hatte 2002 und 2003 in dieser Phase, nicht jedoch während der Aufzucht, geruchliches Interesse am Urin ihrer subordinierten Schwester.

Das zeigt, dass auch in der Trächtigkeitsphase (unabhängig von der Läufigkeit der zweiten Hündin) noch immer Duftstoffe in Kot und Urin enthalten sind, die ein gesteigertes Interesse der Rudelmitglieder an Exkreten ihrer Artgenossen wach halten. Nicht nur zur Vorbereitung auf die Verpaarung im Östrus, sondern auch danach sind offensichtlich für die Rudelkommunikation wichtige Inhaltstoffe enthalten.

Auch das Auflecken von Urin gibt Hinweise darauf.

Aufgrund der Läufigkeit der zweiten Hündin in der Trächtigkeitsphase der Alphahündin prüfte in beiden Jahren sowohl die Alphahündin als auch der Rüde den Urin der zweiten Hündin auch geschmacklich. Sie taten das aber auch noch zu einem späteren Zeitpunkt an dem die zweite Hündin keine Anzeichen einer Läufigkeit mehr zeigte. Der Rüde leckte auch den Urin seiner Partnerin auf. Es ist damit sehr wahrscheinlich, dass Informationen sowohl zum Östrus als auch zur Trächtigkeit im Urin der Weibchen enthalten ist und dies nicht nur geruchlich, sondern auch per Geschmack vom Rothund detektiert werden kann.



d) während der Aufzucht

Insgesamt kam während der Aufzucht die geruchliche Prüfung nur noch in Einzelfällen im Rudel vor.

Fazit der rein geruchlichen Prüfung, ohne anschließend zu markieren

Die rein geruchliche Prüfung von Urin und Kot unterliegt beim Rothund jahreszeitlichen Schwankungen. Alle Rudelmitglieder beriechen die Exkremente der Rudelmitglieder.

Vor der Vorpaarungszeit zeigten beide Alphatiere höhere Raten als zur Vorpaarungszeit, da sie in dieser bereits viel markierten und nicht nur geruchlich kontrollierten.

In der Vorpaarungszeit war der reine, unvermischte Urin der dominanten Hündin für beide Weibchen von Interesse. Auch der Urin der zweiten Hündin fand Interesse bei ihr selbst und beim Alpharüden. Möglicherweise enthält er bereits Duftstoffe, die auf den nahenden Östrus hinweisen.

Während der Paarungszeit ist die Rate der rein geruchlichen Prüfungen von Kot und Urin des Partners ohne anschließendes Markieren bei beiden Alphatiere sehr gering, da sie in diesem Zeitraum meist markierten. Dagegen prüfte die zweite Hündin Kot der Alphatiere sehr intensiv. Urin (ohne Kot darunter) hatte für alle drei Rothunde eine große Bedeutung. Dabei prüfte die Alphahündin besonders häufig den Urin ihrer rangniedrigen Schwester. Diese interessierte sich besonders für den Urin der dominanten Hündin.

Wie hypothetisch angenommen, war es für die Weibchen offensichtlich wichtig, den Reproduktionsstatus zu detektieren.

In der Trächtigkeitsphase sind weiterhin für die Rothunde interessante Duftstoffe enthalten. Möglicherweise können die Rudelmitglieder die Trächtigkeit der Alphahündin dadurch erkennen. Zugleich war in dieser Zeit die zweite Hündin läufig, was die hohen geruchlichen Prüfungen des Alpharüden und der Alphahündin des Urins der zweiten Hündin in der Trächtigkeitsphase erklären kann.

Während der Aufzucht ist allgemein das Interesse an Kot und Urin sehr gering.

4.3.3.2 Markieren von Urin und Kot



Doppelmarkierung zur Synchronisation und sexueller Stimulation

Doppelmarkieren dient wahrscheinlich der sexuellen Synchronisation und Einstimmung und informiert gleichzeitig Artgenossen über die Paarbindung (Rothman und Mech 1979). Das Fehlen von Doppelmarkieren kann damit auf eine fehlende Paarbindung und dem Ausbleiben der Reproduktion hinweisen. In einem Rothundrudel markierte vom Alphapaar nur der Rüde. Das Paar erbrachte über Jahre keinen Nachwuchs, sowohl die Hündin als auch der Rüde nachweislich fertil waren und zuvor bzw. danach reproduzierten (van Loon 1998). Auch ein Paar Afrikanischer Wildhunde zeigte kaum Markieren und kein Doppelmarkieren. Das Paar reproduzierte nicht (Bogusch 2002). Auch beim Mähnenwolf gibt Doppelmarkieren Auskunft über einen erfolgreiche Verpaarung in der kommenden Paarungszeit. So zeigten jeweils beide Mähnenwölfe je Paar, das später erfolgreich Junge aufzog, bereits zur Vorpaarungszeit höhere Markierungsraten als solche, die nicht züchteten bzw. nur scheinträchtig wurden (Rodden et al. 1996). Die „erfolgreichen“ Weibchen markierten auch in jeder Jahreszeit häufiger als nichtreproduzierende bzw. solche, die Scheinträchtigkeiten aufwiesen.

Duftstoffe zeigen den Östrus an

Duftstoffe in Kot und Urin zeigen bei Caniden das Nahen der Ovulation in Weibchen an. Die Rüden reagieren darauf mit ansteigendem Interesse. Gleichzeitig geraten beide in Paarungsstimmung, synchronisieren sich und im Körper reifen besonders beim Rüden vermehrt Keimzellen heran. Derivate von Östrogenen wurden in Vaginalsekreten bei Hunden festgestellt. Die Sexualhormone haben allgemein bei erwachsenen Tieren eine aktivierende Wirkung. Da einige Caniden nur saisonal Spermien erzeugen (Wolf: Göltenboth und Klös 1995) und dazu sich die Testes vergrößern, wäre eine Einstimmung auf die Paarungszeit bereits vor dem Östrus wichtig. Zudem können Inhaltstoffe auf den Fruchtbarkeitsstatus des Tieres hinweisen.

So reagierten Beaglerüden stärker auf Vaginalsekrete von kastrierten Hündinnen, die mit Östrogenen und teils auch simultan mit Progesteron behandelt worden waren, als auf nichtbehandelte kastrierte Weibchen (Anisko 1976).

Läufige Beagleweibchen bevorzugen Urin von intakten Rüden vor dem von kastrierten Männchen (Dunbar und Johnson in Anisko 1976).

Bei vier neu gebildeten Wolfsparen im Freiland zeigten die Wölfinnen bereits 24 Tage vor dem Östrus vaginalen, blutigen Ausfluss (Rothman und Mech 1979).

Wölfe zeigen saisonale durch Testosteron bedingte Unterschiede in der Markierungsrate (Asa in Gese und Ruff 1997). Bei Tüpfelhyänen enthält das Drüsensekret flüchtige Fettsäuren, die eine eindeutige Unterscheidung des Geschlechts sowie des Individuum anhand der Sekretmarke ermöglichen (East et al. 2000).

Allgemein steigt bei vielen Caniden die Markierungsrate deshalb während der bzw. zur Paarungszeit (Macdonald 1985).

Beim Afrikanischen Wildhund markiert die Alphahündin häufiger, wenn sie läufig ist, anschließend markiert ihr Partner darüber (Estes 1991, Apps 1992, von Borcke 1998). Nur das Alphapaar markiert dabei mit erhobenem Bein (Apps 1992, Bogusch 2002).

Die Markierungsrate des Waldhundrüden steigt sofort an, wenn er eine östrischen Hündin begegnet. Läufige Waldhündinnen markieren extrem viel häufiger, wenn sie die Anwesenheit eines Rüden bemerken (Macdonald 1985). Dabei markieren im Östrus signifikant häufiger über Urinmarken ihres Partners als er über ihre (Kleiman 1972, Porton 1983).

Auch bei Kojoten ändert sich die Markierungsrate des sich fortpflanzenden Alphapaars mit dem Reproduktionszyklus. Diese Veränderungen zeigten dagegen rangniedrigere und subadulte Kojoten nicht (Gese und Ruff 1997). Auch Goldschakale markieren häufiger, wenn das Weibchen in Östrus kommt. Der Partner markiert dann sofort über jede Urinmarkierung (Van Lawick-Godall in Anisko 1979). Beim Mähnenwolf erhöhen sich die Markierungsraten zu Beginn der Paarungszeit (Dietz 1984).



Doppelmarkieren als Anzeige der Paarbindung bzw. des Besitzanspruches

Markierungsverhalten, besonders in Form des Doppelmarkierens, verdeutlicht den Anspruch auf den Partner bzw. gleichzeitig dessen Anwesenheit.

Es dient auch bei paarweise lebenden Caniden zur Anzeige, dass ein Paar das Revier besetzt hält, und zur Festigung der Paarbindung (Mähnenwolf: Maisch 2000; Krabbenfresser: Macdonald 1980). Verstirbt ein Partner, so wird die vakante Stelle wahrscheinlich damit Artgenossen angezeigt.

Beim Äthiopischen Wolf tauchten innerhalb weniger Tage nach dem Tod der Alphahündin mindestens zwei einzelne Satelliten-Weibchen („Floater“) auf, die mit verschiedenen Rüden des Rudels Kontakt aufnahmen (Sillero-Zubiri und Macdonald 1998).

Das Verhalten kann als „Besitzanzeige“ bei im Rudel lebenden Caniden interpretiert werden. Gerade bei rudellebenden Caniden sollte so das Alphaweibchen besonders zur Vorpaarungszeit hin ihren Anspruch auf das Alphamännchen anzeigen, wenn er einen hohen Anteil an Jungenfürsorge leistet

Das Übermarkieren maskiert offensichtlich einen Teil der Duftstoffe oder es schreckt potentielle Interessenten ab, wenn sie den Urin beider Partner riechen. So reagieren Haushundrüden mit weniger Interesse auf Urin einer läufigen Hündin, je mehr andere Rüden bereits ihren Urin damit vermischt haben (Dunbar und Buehler in Porton 1983).

Dies erklärt auch die hohen Raten des sofortigen Übermarkierens bei vielen Alphapaaren.

Neben dem Rothund (diese Studie) markieren auch beim Waldhund (Porton 1983) die Weibchen über Kot und Urin des Partners. Weibchen des Waldhundes markieren allgemein häufiger über Urinmarken ihres Partners (Kleiman 1972, Porton 1983). Waldhundrüden markieren nur über Urin nie über Kot, weibliche Waldhunde dagegen über beides (Porton 1983). Doppelmarkieren findet auch bei Alphetieren der Afrikanischen Wildhunde statt (eigene Beobachtung, Frame et al. 1979, Wilden 1995, Bogusch 2002). Auch paarweise lebende Arten zeigen es, so Krabbenfresser (Brady 1979) und Mähnenwölfe (Dietz 1984, Maisch 2000)

Was zählt bei geruchlicher Prüfung von markiertem Kot: der Kot oder der Urin?

Auffällig ist, dass Rothunde bevorzugt über frischen Kot markierten. Anschließend war eher wichtig, von wem der Urin darauf stammte, um ein Übermarkieren auszulösen.

Ein Vergleich 2003 von Stellen mit und ohne Kot zeigte, dass in beiden Fällen die Weibchen Stellen bevorzugt geruchlich prüften, die zuletzt vom Alparüden benetzt wurden und auch die Stellen, an denen sein Urin mit enthalten war. Der Rüde dagegen prüfte am häufigsten Stellen mit eigenem Urin, ob in Reinform oder mit Urin der Hündin gemischt.

Markierungsverhalten der Rothunde



a) in der Vorpaarungszeit und davor

Wie in der Hypothese postuliert, nahm das Markierungsverhalten beider Alphatiere zur Vorpaarungszeit zu. Nur die Alphiere zeigten Markierungsverhalten mit erhobenem Bein bzw. im Handstand unter Abgabe von wenig Urin. Es trat eine deutliche Zunahme jedoch bereits zu Block VI, im September/Oktober 2001 ein. So verdoppelte der Alpharüde seine Markierungsrate, die der Alphahündin verfünffachte sich im Block VI. Ab diesem Zeitpunkt zeigte die Alphahündin erstmals Urinmarkieren im Handstand. Da der Urin nicht höher angebracht wird als bei einer RLU, sondern der Boden markiert wird, ist es anzunehmen, dass das Verhalten an sich die Vormachtstellung optisch demonstriert.

Die Zunahme könnte mit der Separierung vom zweiten Rüden zu tun haben. Oder die Rothundalphatiere zeigen bereits im Spätsommer und damit weit vor der Vorpaarungs- bzw. Paarungszeit ein Anwachsen der Markierungsverhalten.

Dies steht auch im Einklang mit Beobachtungen von Ludwig (2004), der von zunehmenden Aggressionen bereits im August im Rudel Dresdens berichtet. Erstaunlich ist jedoch, dass in dieser Studie auch die subordinierte Hündin deutlich häufiger Urin absetzte (als Eliminierung nicht als Markierung) und dies ebenfalls bereits im September analog wie die Alphiere.

Das Markieren über Urin und Kot kann im Sinne einer „Besitzanzeige“ fungieren. Wichtig wäre dabei, sehr schnell nachdem der Partner Kot oder Urin abgegeben hat, diesen dann zu markieren. Es deshalb angenommen worden, dass zur Paarungszeit hin die Rate des sofortigen Markierens steigen sollte. Dies lässt sich an den Ergebnissen eindeutig belegen.

Markieren über Urin ohne Kot darunter

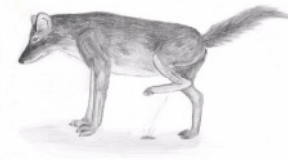
Bereits im September stieg die Rate des sofortigen Markierens über Urin (ohne Kot darunter) des Partners bei beiden Alphiern. Zudem zeigte die Alphahündin erstmals in der Vorpaarungszeit aber dann bereits mit hoher Rate das sofortige Markieren über eigenen Urin.

Allerdings ergab sich beim späteren Markieren über Urin (ohne Kot darunter) kein einheitliches Bild. Die Alphiere markierten nicht immer schneller über den Urin des Partners mit zunehmender Nähe zur Paarungszeit. Die Mediane der Alphiere unterschieden sich nicht signifikant zwischen den Beobachtungsböcken. Allerdings stieg die Rate des späteren Übermarkierens bei den Alphiern über Urin des Partners seit September zur Vorpaarungszeit an. Ein Sonderfall stellt dabei der Alpharüde dar. Er markierte ab der Separierung des zweiten Rüden seltener den eigenen Urin (ohne Kot darunter) über. Das Übermarkieren eigener Markierungen verlor für ihn an Bedeutung, es wurde wichtiger, den Urin seiner Partnerin mit seinem zu benetzen.

Dies gibt den Hinweis darauf, dass Markierungsverhalten verschieden motiviert sein kann und nicht nur die Art und Häufigkeit sondern auch was markiert wird, eine Bedeutung hat. Zudem macht es einen Unterschied, ob sofort oder zu einem späteren Zeitpunkt markiert wird. Es lassen sich deshalb die Ergebnisse des sofortigen Urinmarkierens nicht eins zu eins auf das spätere Markierungsverhalten übertragen.

Markieren über Kot

Auch das sofortige Markieren über bisher nicht markierten Kot stieg bei beiden Alphatieren ab September ebenfalls an. Sie zeigten das Verhalten jedoch nur über Kot des Partners und nicht über eigenen Kot. Die Rate verdoppelte sich bei der Alphahündin zur Vorpaarungszeit (November/Dezember) hin. Dasselbe Bild zeigte sich auch beim sofortigen Markieren über bereits markierten Kot. Die Alphahündin zeigte es erstmals ab September und doppelt so häufig dann in der Vorpaarungszeit. Wie bei frischem unmarkiertem Kot benetzte sie nur die Stelle wenn der letzte Urin darauf von ihrem Partner stammte. Ihren eigenen Urin auf Kot markierte sie nicht sofort über. Es war ihr wichtig, schnellstmöglich in dieser Zeit den Geruch seines Urins mit ihrem zu vermischen.



Der Rüde dagegen zeigte das Verhalten im September nur über eigenen Urin und erst in der Vorpaarungszeit vor allem über dem Urin seiner Partnerin. Es wurde für ihn damit ebenfalls zunehmend wichtig, ihren Uringeruch zu überdecken bzw. mit seinem zu vermischen.

Anders als beim sofortigen Übermarkieren zeigte die Hündin beim späteren Markieren über Kot sehr wohl ein Benetzen, wenn die letzte Markierung von ihr stammte. Allerdings war dieses Verstärken des eigenen Signals nicht so wichtig, als dass ein sofortiges Harnen über die eigenen Markierungsstelle innerhalb von Sekunden nötig wäre. Sie markierte deshalb erst zu einem späteren Zeitpunkt darüber. Sie markierte häufiger über ihren eigenen Urin auf Kot zu einem späteren Zeitpunkt als sie es über Urin des Rüden tat. Dies ist darauf zurückzuführen, dass sie ab September bestrebt war, seine Urinstelle auch auf Kot möglichst sofort zu überdecken.

Für den Rüden war das spätere Markieren über seinen eigenen Urin auf einem Kotstück ab September von Bedeutung, aber nur noch vereinzelt in der Vorpaarungszeit im November. Auch über den Urin seiner Partnerin auf Kotsträngen markierte er im September/Okttober häufiger zu einem späteren Zeitpunkt (statt sofort) als zur Vorpaarungszeit. Wie bei der Alphahündin dürfte dies darauf zurückzuführen sein, dass er in der Vorpaarungszeit anstrebte, eher sofort als zu einem späteren Zeitpunkt über den Urin seiner Partnerin zu markieren.

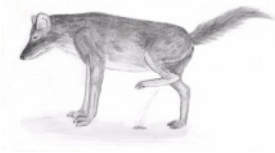
Allgemein zeigte sich, dass mit dem Nahen der Paarungszeit die Zahl des sofortigen Markierens anstieg. Es zeigte sich jedoch kein signifikanter Unterschied bei den Alphatieren, wenn sie eigenen oder den Urin des Partners übermarkierten. Keiner der beiden Alphatiere markierte schneller über den Urin des anderen als über eigenen.

b) in der Paarungszeit

Gerade zur Paarungszeit löste Markieren bei den Rothunden ein Heranlaufen des Partners aus, der schnellstmöglich übermarkierte. Da sich beim Rothund meist nur die Alphatiere verpaaren, also die ranghöchsten Wildhunde, und nur diese markieren, könnte man das Markierungsverhalten als Signal an den Partner zur Bestätigung der Ranghöhe und damit als Eignung für eine Verpaarung ansehen.

In der Paarungszeit zeigten die Alphatiere die höchsten Markierungsraten (RLU, HU und FLU) des ganzen Jahres. So lag die Rate der Alphahündin (RLU, HU) fast vierfach über der Rate der Vorpaarungszeit und der Rüde verdreifachte seine Rate (RLU, FLU). Das Markieren im Handstand trat in der Paarungszeit bei der Hündin fast so häufig auf wie eine RLU. Dies zeigt deutlich, dass nicht nur das Setzen einer Duftmarke von Bedeutung ist, sondern auch das Verhalten selbst als optischer Marker dient.

(Auch die Magdeburger Hündin zeigte einen steilen Anstieg ihres Handstandurinmarkierens nach der Separierung des zweiten Rüden. Das Verhalten ist damit nicht an den Östruszyklus an sich gebunden, sondern eher an Zeiten, in denen Imponier- und Dominanzverhalten sowie Paarbindungsverhalten wichtig sind).



Markieren über Urin ohne Kot darunter

In der Paarungszeit waren sowohl die Raten des sofortigen als auch des späteren Markierens über Urin (ohne Kot darunter) mit Abstand die höchsten im Reproduktionsjahr. Bei sofortigen Markieren fällt nur auf, dass bevorzugt der Urin des Partners innerhalb von Sekunden, nachdem er eine Urinmarke gesetzt hatte, übermarkiert wurde. Die eigene Urinmarke wurde dagegen selten sofort übermarkiert. Beim Markieren nach mehr als einer halben Minute unterscheiden die Alphas kaum in der Rate des Markierens über eigenen und über Urin des Partners.

Markieren über Kot

Bei frischem, bisher nicht markiertem Kot ist es einwandfrei klar, was das Markieren auslöst, da nur Duftstoffe von dem Wildhund enthalten sind, der den Kot absetzte.

Sofortiges Markieren von frischem Kot des Partners hatte bei beiden Alphas in der Paarungszeit einen hohen Stellenwert. Es wurde jedoch nie der eigenen Kot sofort so markiert. Das Verhalten ist eindeutig im Sinne der „Besitzanzeige“ zu verstehen.

Dies zeigen auch die Ergebnisse des späteren Markierens. So markierte auch die Hündin einmal ihren eigenen nicht markierten Kot, aber eben nicht sofort nach dem Absetzen, sondern zu einem späteren Zeitpunkt. Am Kot des Rüden zeigte sie kein späteres Markieren an frischem Kot, sondern nur sofortiges (und ebenfalls sobald der Rüde darüber markiert hatte, sie überdeckte dann seine Marke erneut).

Der Rüde zeigte das spätere Markieren an ihrem Kot in der Paarungszeit nur vereinzelt, dies dürfte daran liegen, dass er meist sofort markierte.

War der Kot bereits mit Urin versehen, so zeigte sich allgemein, dass der zuletzt darauf abgesetzte Urin von Bedeutung war und nicht von wem der Kot stammte. Einzige Ausnahme bildet die Paarungszeit: dabei zeigte die Alphahündin nur dann ein sofortiges Übermarkieren über eigenen Urin, wenn dies auf Kot stattfand aber nicht auf Stellen, an denen sich nur Urin befand. Offensichtlich löste der Kot dann bei ihr Markieren und sofort erneut das Bedürfnis zu markieren aus. Allerdings zeigte sie das sofortige Verhalten weit häufiger über Urin des Rüden als über ihren eigenen. Auch der Rüde zeigte dieselbe Tendenz: er markierte häufiger sofort über ihren Urin als über seinen eigenen in der Paarungszeit.

Beim späteren Markieren zeigte die Hündin ebenfalls sowohl markieren über ihren Urin als auch über seinen. Die Raten lagen dabei in der Paarungszeit am höchsten und nahmen danach bis zur Aufzucht ab. Der Rüde zeigte das Verhalten über Urin seiner Partnerin in der Paarungszeit am häufigsten, nicht jedoch über eigenen Urin. Den markierte er in der Trächtigkeitsphase öfter zu einem späteren Zeitpunkt über als zur Paarungszeit.

c) Trächtigkeit

Markierungsverhalten trat noch in der Trächtigkeitsphase auf. Die Raten waren zwar geringer als zur Paarungszeit, aber weit höher als während der Aufzucht.

In der Trächtigkeitsphase fiel die Markierungsrate der Alphahündin stark ab. Der Wert lag 2002 insgesamt unter einem Sechstel des Paarungszeitwertes (RLU und HU). Auch die RLU/FLU-Rate des Alphasank 2002 auf die Hälfte. Erstaunlicherweise nahm auch die Urinierate der zweiten Hündin von der Paarungszeit zur Trächtigkeitsphase ab.

Da sie die generellen Tendenzen zu vermehrter bzw. verminderter Abgabehäufigkeit von Urin von der Vorpaarungszeit über die Paarungszeit zur Trächtigkeitsphase wie die Alphahündin zeigte, muss sie sich analog wie diese unter denselben hormonellen Veränderungen gestanden haben. Allerdings wurde nur die vermehrte Abgabe von Urin bei ihr ausgelöst, nicht jedoch ein Markierungsverhalten.

In beiden Reproduktionsjahren 2002 und 2003 lag die Markierungsrate und die Eliminierungsrate (UR; KO) in der Trächtigkeitsphase über den Werten der Aufzucht.



Bei trächtigen Waldhunden markierte das Vatertier weit häufiger, wenn noch juvenile Nachkommen mit anwesend waren (Porton 1983). Es ist davon auszugehen, dass das Markieren an die Nachkommen gerichtet war und als Rangdemonstranz dient.

Markieren über Urin, ohne Kot darunter

Es wurde auch in der Trächtigkeit 2002 und 2003 von beiden Alphas vor allem der Urin des Partners sofort und später übermarkiert.

Das sofortige Setzen einer Urinmarke über den Urin des Partners, das in der Paarungszeit so häufig und wichtig war, verlor in der Trächtigkeitsphase an Bedeutung. Insgesamt veränderten sich die Mediane nicht signifikant, das heißt, dass beispielsweise die Abstände des Markierens in der Trächtigkeit nicht signifikant länger waren als in der Paarungszeit oder Aufzucht.

Dies mag daran liegen, dass Mehrfachmarkierungen im Beobachtungsverlauf immer seltener erfolgten. Wenn nur einmal über eine Stelle markiert wird, ist keine zeitliche Berechnung der Dauer bis zur nächsten Markierung möglich, da eine weitere Urinmarkierung nicht stattfindet. Zudem trat in der Aufzucht kaum Markieren auf, so dass nur wenige Zeitdauern vorlagen. So zeigte 2002 und 2003 nur der Rüde als einziger Rothund mehrfach während der Aufzucht ein Markieren über Urin.

Markieren über Kot

Beide Alphas zeigten auch in der Trächtigkeit 2002 und 2003 nur sofortigen Markieren von frischem Kot des Partners, nicht aber des eigenen. Die Rate lag jedoch bei beiden niedriger als zur Paarungszeit.

Das spätere Markieren von bisher nicht markiertem Kot nahm allgemein in der Trächtigkeitsphase zu. Dies ist damit zu erklären, dass sofortiges Markieren unwichtiger wurde und damit die Marke erst zu einem späteren Zeitpunkt gesetzt wurde.

Auch beim späteren Markieren wurde jeweils dann bevorzugt markiert, wenn die letzte Urinmarke vom Partner stammte.

Analog zeigen sich dieselben Tendenzen auch beim mehrfachen Markieren von Kot.

Die Werte des sofortigen wie auch des späteren Markierens von bereits markiertem Kot lagen allgemein in der Trächtigkeit niedriger als in der Paarungszeit, manches Verhalten trat gar nicht mehr auf. Der Drang zu markieren, nahm eindeutig ab.

d) nach der Geburt: Markieren spielt in der Aufzucht keine Rolle mehr
Allgemein traten in beiden Jahren die geringsten Markierungsraten während der Aufzucht auf. Markieren fand nur noch in Einzelfällen statt. Auch die Rate der Eliminierungen (Koten und Urinieren) gingen zurück.



Damit ist sicher, dass der Kot und Urin in der Aufzucht kein Interesse mehr weckt. Es ist möglich, dass die Rothunde hormonell bedingt durch die Aufzucht auf Stoffe - falls noch im Urin und Kot enthalten - nicht mehr reagieren oder diese Duftstoffe sind im Urin oder Kot nicht mehr vorhanden.

Auch andere Caniden stellen das Markieren mit der Aufzucht ein.

Mit der Geburt hört das Weibchen des Krabbenfressers auf zu markieren, sie zeigt auch kein Doppelmarkieren über Urin ihres Partners mehr (Brady 1978). Während der Aufzucht markieren Kojoten nur noch selten (Wells und Bekoff 1981, Gese und Ruff 1997).

Sonderfall: Markieren über Urin und Kot der zweiten Hündin

In beiden Jahren markierte der Alpharüde mehrfach sofort und zu einem späteren Zeitpunkt, nachdem die rangniedrige Hündin uriniert hatte. Weshalb der Rüde zweimal die Urinierstelle der zweiten Hündin wie ein Futterversteck mit Erde bedeckte, ist völlig unklar. Zumal er dieses Verhalten nie bei einer anderen Markierungsstelle so gezeigt hatte. Er zeigte 2002 in der Trächtigkeit einmaliges und während der Aufzucht zweimaliges Markieren von frischem noch nicht markiertem Kot der zweiten Hündin und 2003 ebenfalls zweimal ein Markieren von ihrem je frischen Kot. In beiden Fällen markierte die Alphahündin dann über diesen Kot, ohne Urin des Rüden hatte der Kotstrang jedoch kein Markierungsverhalten bei ihr ausgelöst. Beide Ereignisse lagen in der Trächtigkeit, in der eigentlich das Markieren eine geringere Rolle spielte als zur Paarungszeit. Es war der Alphahündin jedoch offensichtlich sehr wichtig, über dies Kot/urin ihre eigene Marke zu setzen. Auffällig ist auch, dass in beiden Fällen der Rüde sofort innerhalb von Sekunden die Markierung seiner Partnerin übermarkierte. Anschließend wurden beide Kothäufchen nicht mehr beachtet.

Der Rüde markierte, nachdem die zweite Hündin über einen alten Kotstrang uriniert hatte, direkt darüber. Alle seiner Markierungsverhalten über den Urin der rangniedrigen Hündin geschahen, bis auf eine Ausnahme, nur in der Trächtigkeitsphase, jedoch in verschiedenen Wochen und nicht etwa gehäuft zu der Zeit, in der sie die meisten Paarungsaufforderungen an den Rüden zeigte. Es ist deshalb kein unmittelbarer Zusammenhang zu ihrer Läufigkeit ersichtlich. Auch das Auflecken ihres Urins durch den Rüden und die Alphahündin fallen in denselben Zeitraum, aber nicht immer fand eine Auflecken und das Übermarkieren am selben Tag bzw. in der selben Woche statt. Die genaue Zeitdauer und Lage der Läufigkeit der zweiten Hündin lässt sich deshalb nicht genau abgrenzen.

Fazit des Markierens über Kot und Urin:

Es markierten, wie hypothetisch angenommen, nur die Alphatiere und fast ausschließlich über Kot und Urin der Alphatiere. Auch bei Rothunden enthält der Urin und ggf. Kot Informationen zum Individuum, Geschlecht und Fortpflanzungsstatus.

Bereits vor der Vorpaarungszeit nahm die Markierungsrate zu, stieg in der Vorpaarungszeit weiter an und zeigte ein Jahresmaximum in der Paarungszeit.

Dabei gewann das sofortige Übermarkieren von Kot und Urin an Bedeutung. Es war offensichtlich im Sinne der Paarbindung und der Anzeige des „Besitzanspruches“ zur Paarungszeit hin sehr wichtig, das eine Markierstelle Urin beider Alphatiere enthielt.

In der Trächtigkeitsphase war die Markierungsrate geringer und in der Aufzucht fand nur in Einzelfällen noch Markierungsverhalten statt.

4.3.3.3 Latrinen: Optische Wirkung von Kot ?

Bei beiden neu gebildeten Rudeln trat beim Kennenlernen nur vereinzelt ein Koten oder Urinieren nach Beriechen einer Latrinenstelle auf. Latrinen spielen beim Rothund keine Rolle bei der Paar – bzw. Rudelbildung. Sie nahmen jedoch ab der Vorpaarungszeit zur Paarungszeit hin zu. Die Bedeutung von Kot als Statusanzeige wird auch dadurch deutlich, dass die Rate des Kotens von der Paarungszeit über die Trächtigkeit zur Aufzucht hin wieder abnahm. Bei der Aufzucht verließen die Rothunde die Pfade und koteten ins Unterholz. Latrinen gab es keine mehr.



Dies fällt exakt in die Zeit der Aufzucht in der nur in Einzelfällen überhaupt markiert wurde.

Latrinenbildung

Das Absetzen von Kot auf der offenen Wegesfläche hat Signalcharakter. Zudem löste das Riechen von Kot und Urin bei Rothunden Urinieren bzw. Koten aus, so dass Latrinenstellen entstanden, die optisch mehr auffallen als ein einzelner Kotstrang.

Fox und Johnsingh (1975) erwähnten, dass Rothunde im Freiland Kot in kommunalen Latrinen abgeben. Johnsingh (1982) beobachtete mehrfach, wie ein einzelner Rothund an solchen Stellen kotete, während das Rudel bei der Jagd war.

Fox (1984) berichtet von einer Latrine, in der mehr als 40 Kotstränge an einer Wegkreuzung abgesetzt worden waren.

Territoriale Funktion oder Informationen für die Rudelmitglieder innerhalb des Gebietes?

Kot wurde häufig in Zaunnähe abgesetzt. Dies fand jedoch meist auf dem Weg statt. Rothunde benutzten oft Pfade, die in einem halben Meter Abstand am Zaun entlang liefen. Zum Koten stoppten sie kurz und setzten dann ihren Weg auf dem Pfad fort. Die räumliche Nähe des Kotens zum Zaun dürfte damit an die Nutzung des Pfades gekoppelt sein und nicht als territoriale „Grenzsicherung“.

Denn auch auf Wegen, die das Gelände durchkreuzten, wurde häufig Kot gefunden. Auf den Pfaden wuchs kein Gras und das Laub war heruntergetreten, was eine optische Erkennung vereinfachte. Die Latrinenstellen befanden sich auch am Übergang ins zweite Gehege und in der Nähe des Wasserbeckens sowie direkt vor dem Schlaf- und Wurfhöhlenbau inmitten der Anlage. In der zweiten, kleineren Freianlage lag die Latrine im Inneren des ovalen Geheges und nicht auf den äußeren Pfaden.

Rothunde dürften damit Latrinen nicht im Sinne von territorialen Marken einsetzen.

Die meisten Carnivoren, die Latrinen benutzen, legen sie innerhalb des Reviers oder auch des Streifgebietes in der Nähe des Baus (Rothunde: diese Studie), in der Nähe von Ruheplätzen (Mähnenwölfe: Dietz 1984) oder an Wegkreuzungen (Rothunde: Johnsingh 1982, Fox 1984) an.

Diese Latrinen haben offensichtlich informativen Wert für die im Gebiet lebenden Artgenossen. Nach Kleiman (1972) sind Latrinen für die Gruppenmitglieder leichter im Freiland zu finden als verstreute, einzelne Kotstränge. Neben der optischen Auffälligkeit dient das Defäkieren auf eine gemeinsame Stelle auch als Inventarliste der Gruppe. Äthiopische Wölfe (Macdonald 1980, Sillero-Zubiri und Macdonald 1998) und Kojoten (Camenzind in Macdonald 1980) haben ebenfalls Latrinenstellen. Auch Tüpfelhyänen legen kommunale Kotplätze an (Kruuk in Macdonald 1980).

Das Leben oder Jagen in der Gruppe führt jedoch nicht automatisch zur Benutzung von Latrinen. Waldhunde legen beispielsweise keine Latrinen an (Kleiman 1972). Die

monogamen, solitär jagenden Mähnenwölfe benutzen dagegen Latrinen (Kleiman 1972, Ruff 1997, Maisch 2000).

Es gibt jedoch auch einzelne Arten, die Kotplätze als Grenzmarken verwenden. Es sind dies Arten, die als Gruppe leben und gemeinsam an der Revierverteidigung teilnehmen (aber durchaus solitär auf Futtersuche gehen). So legen Braune



Hyänen und Tüpfelhyänen Latrinen bevorzugt an Territoriumsgrenzen an. Auch bei Goldschakalen, die in Gruppen von 20 Tieren in der Nähe einer Müllhalde lebten, wurden Latrinen an den Territoriumsgrenzen entlang angelegt (Macdonald 1985).

Johnsingh (in Fox 1984) beobachtete zwischen sechs und neun Rothunde, die simultan in einer Latrinen vor Jagdbeginn koteten. Latrinen fungieren deshalb im Freiland möglicherweise als „Notizstelle“, welches Gebiet in letzter Zeit bejagt wurde (Johnsingh 1982).

Latrinenbildung

a) vor, in und nach der Vorpaarungszeit

Dass das Riechen von Urin oder Kot Rothunde anregt, ebenfalls Kot oder Urin abzusetzen zeigte sich verstärkt ab September und nahm in der Vorpaarungszeit (November/Dezember) weiter zu. Allerdings löste die geruchliche Prüfung von Exkrementen fast nur bei den Alphetieren ein Urinieren oder Koten aus. Das heißt, dass in der Vorpaarungszeit die Latrinen meistens Kot von den Alphetieren enthielten, und nur vereinzelt Kot der zweiten Hündin. In der Paarungszeit löste das Beriechen von Kot oder UR-Stellen dagegen nur vereinzelt eine Abgabe aus.

b) Trächtigkeitsphase

In der Trächtigkeitsphase 2002 kam sehr häufig zum Koten oder Urinieren, wenn ein Rothund Kot oder Urin eines Rudelmitgliedes gerochen hatte. Die Rate lag dabei doppelt so hoch wie in der Paarungszeit. Die zweite Hündin hatte 2002 dabei zu einem sechstel Anteil daran. Eventuell war dies für sie eine Möglichkeit in der Nähe von Urin oder Kot des Rüden – ohne per Definition zu markieren – selbst ihren Urin bzw. Kot zu platzieren. Dies steht wohl mit ihrer Läufigkeit in Verbindung.

c) Aufzucht

Während der Aufzucht wurden keine Latrinen angelegt, sondern der Kot einzeln und unauffällig im Dickicht abgesetzt.

Fazit der Latrinenbildung:

Latrinen dienen beim Rothund nicht der territorialen Markierung, sondern sind Informationsquellen für die Rudelmitglieder in dem Gebiet.

Latrinen zeigen analog zum Markierungsverhalten jahreszeitliche Schwankungen. Ab September löste das Beriechen von Kot bzw. Urinierstellen die Eliminierung von Kot und Urin aus. Damit bildeten sich verstärkt Latrinen, was auch in der Vorpaarungs- und Paarungszeit anhielt. Mit dem nachlassenden Interesse der Alphetiere an Marken ging auch die Latrinenbildung in der Trächtigkeitsphase zurück. In der Aufzucht gab es keine Latrinen.

Dies zeigt deutlich, dass Latrinen eine optische auffällige Wirkung haben, die während der Aufzucht nicht gewünscht ist.

4.3.4 Glockenlaute: akustische Kommunikation innerhalb des Rudels



Glockenlaute dienen Rothunden offensichtlich als Kontaktruf.

Die langen Silben sind über weite Strecken zu hören.

Der Glockenlaut wird häufig in zeitgenössischer Literatur erwähnt. Jägern wurde im Journal der Bombay Natural History Society empfohlen, die Wildhunde zum Abschuss mittels dreimaligem, langgezogenem Blasen über einer Patronenhülse anzulocken (Burton 1940). So benutzte Phythian-Adams Hülsen, um einen einzelnen Rothund oder ein Paar anzulocken, vor allem nach einem Schuss. Eine Möglichkeit, die erfolgreich auch von anderen benutzt wurde. Auch Middleton (1951) gibt an, eine Patronenhülse zu benutzen und am Ende des Tones schwächer zu blasen, um dem Ganzen einen klagenden Laut zu geben. Damit war er besonders dann erfolgreich, wenn Rothunde durch das Vertreiben vom Riss oder durch einen Schuss in der Gegend verteilt waren und dann selbst diese Laute äußerten. Auch Morris (in Burton 1941) lockte Rothunde derartig heran, nachdem sie in zwei Richtungen vor ihm von einem Riss geflohen waren. Sie antworteten sogar auf seine Rufe. Phythian-Adams (1949) berichtete von einem Rothund, der mehrere Tage lang Glockenlaute äußerte, nachdem vier der sechs Rudelmitglieder erschossen worden waren. Dunbar Brander und andere Jäger benutzten zu selbem Zweck einen Grashalm (Burton 1941). Einheimische erzählten Morris (1953), dass Rothunde, die von ihrem Partner getrennt wurden, sich mittels dieses Rufes wiederfinden.

Sharatchandra und Gadgil (1975) nennen diesen Laut „Kontaktlaut“, mit dem sich die verstreuten Wildhunde nach einer Jagd wieder sammeln. In einem Fall wurde der dreimalige Ruf durch einen Artgenossen beantwortet, der zum Rufer hinlief.

In Dresden riefen die Wildhunde über mehrere Tage, nachdem zwei Rudelmitglieder an eine andere Einrichtung abgegeben worden waren (Ludwig 2001).

Auch bei Wilden (1997) äußerte eine Rothundrüde im Außengehege Glockenlaute, nachdem das Weibchen experimentell in einem Innenraum separiert wurde.

Glockenlaute gehören zu den wenigen Lautäußerungen der Rothunde, die jemals bioakustisch untersucht wurden. Durbin (1998) konnte zeigen, dass die Glockenlaute von verschiedenen Individuen signifikante Unterschiede bei verschiedenen Parametern aufweisen. Damit ergibt sich vielleicht für die Feldforschung eine Möglichkeit, Rothunde einwandfrei anhand ihres Glockenlautes identifizieren zu können. Auch in Schwerin war es der Autorin möglich, den Rüden von beiden Weibchen zweifelsfrei am Klang des Glockenlautes unterscheiden zu können. Zudem konnten Glockenlaute von Welpen und Adulttieren mühelos unterschieden werden. Wie von Volodin und Volodina (Internetscript) gezeigt, weist das Lautspektrum der Rothunde Biphonation auf, D.h. dass die Tonerzeugung an zwei verschiedenen Stellen erfolgt, da zwei verschiedenen Frequenzen simultan erzeugt werden, was die Variabilität erhöht. Biphonation ist von verschiedenen Caniden bekannt (Haushund, Cuon und Lycaon: Wilden 1997)

In dieser Studie wurden Glockenlaute mit Abstand am häufigsten in beiden Reproduktionsjahren von der zweiten Hündin geäußert. Ihr Maximum lag dabei in der Vorpaarungszeit und in der Paarungszeit. Möglicherweise versuchte sie, Kontakt zu anderen Rothunden aufzunehmen. Auf die Trächtigkeitsphase entfallen weniger Werte, und auf die Aufzucht in beiden Jahren nur Einzelfälle. Die Alphahündin dagegen äußerte in allen drei Phasen nur vereinzelt Glockenlaute, der Rüde ebenfalls.

Afrikanische Wildhunde benutzen ebenfalls Glockenlaute, um Kontakt zum eigenen Rudel oder zu fremden Artgenossen (Frame et al. 1979) aufzunehmen. So rufen Wildhunde, die den Anschluss ans Rudel verloren haben. Auch experimentell isolierte Wildhunde, die keinen Blickkontakt mehr zur Gruppe hatte, begannen mit Glockenlauten zu rufen (Wilden

1997). Die Rufer können anhand verschiedener Parameter des Glockenlautes individuell unterschieden werden (Hartwig 2000).



Glockenlaute zur Distanzvergrößerung?

Eine territoriale Funktion des Glockenlautes ist bei Rothunden (und Afrikanischen Wildhunden) dagegen nicht erkennbar. Bei anderen Caniden, die Bellen statt Glockenlauten als Distanzrufe verwenden, ist dagegen eine territoriale Funktion bekannt. Diese Rufe dienen dazu, revierfremde Artgenossen fernzuhalten, so bei Mähnenwölfen (Dietz 1984) und Polarfüchsen (Frommolt, Goltsman und Jakupi 2000). Bei letzteren wurde nachgewiesen, dass die Rufe der Familienmitglieder von revierfremden Tieren von den Polarfüchsen unterschieden wurden.

Glockenlautähnliches Winseln: eine aufzuchtsspezifische Kommunikation?

Für die Alphatiere steht die Fortpflanzung bzw. Aufzucht nicht im Zusammenhang mit Glockenlauten. Jedoch mit der Modulation davon, dem glockenlautähnlichen Winseln (GLW). Die Silben der GLW werden schneller wiederholt als bei reinen Glockenlauten und teils in leierndem Tonfall geäußert. Sie sind zudem bei Adulttieren (nicht aber bei Welpen) sehr viel leiser als Glockenlaute und nur im Nahbereich zu hören.

Auffällig war, dass erstmals eine Woche vor der Geburt die Alphahündin GLW hören lies. (Im Jahr zuvor wurde es nur von der zweiten Hündin und nur vom Rüden geäußert). Ihre Rufe nahmen dann sprunghaft in der Aufzucht zu. Während der Aufzucht 2002 äußerte sie noch zweimal GL sonst nur GLW, im Jahr darauf nur noch GLW. Sie lies die GLW im Beisein der Welpen verlauten aber auch besonders, wenn sich der Rüde ihr näherte.

Auch das zweite Weibchen äußerte die Rufe erstmals in der Trächtigkeitsphase 2002 und anschließend in der Aufzucht. Auffällig ist, dass sie im ersten Jahr mehr Glockenlaute als GLW in der Aufzucht verwandte und im nächsten Jahr nur noch GLW aber keine GL mehr während der Jungtieraufzucht benutzte. Der Rüde benutzte nie glockenlautähnliches Winseln in den Reproduktionsjahren. Insgesamt war eine deutliche Ähnlichkeit (leiernd, schwankende Tonhöhe) zu den Welpentönen erkennbar.

Bereits vor der Geburt zeigten die Adulttier in der Trächtigkeitsphase viele Verhaltensweisen, die aus infantilem Kontexten stammen wie beispielsweise das Futterbetteln um Nahrung, Fanglecken, Pföteln etc. Das Benutzen von „Welpentönen“ durch Weibchen könnten in die selbe Richtung deuten: beschwichtigend, infantil hilflos wirken und Aggressionen hemmen. Insgesamt ist auffällig, dass mit abnehmender Zahl der Glockenlaute bei den Weibchen von der Paarungszeit zur Trächtigkeit hin, die Rate des glockenlautähnlichen Winselns ab der Trächtigkeit zunimmt. Besonders beide Weibchen fielen im Gegensatz zum Rüden durch das starke Anwachsen von infantilen Verhaltensweisen, die häufig an den Rüden gerichtet waren, auf.

Das glockenlautähnliche Winseln unterscheidet sich dabei deutlich vom Lockwinseln, das ebenfalls rhythmisch geäußert wird, aber metallisch, höher und nicht leiernd klingt.

Auch bei Afrikanischen Wildhunden gibt es einen Zusammenhang der Rufe mit der Aufzucht. So rief eine trächtige Lycaonhündin in den letzten Wochen der Tragzeit vereinzelt und am Tag der Geburt häufiger mit Glockenlauten (Wilden 1997).

Fazit der Glockenlaute:

Glockenlaute der Rothunde sind über größere Strecken gut zu hören. Sie dienen dazu, einzelne Wildhunde wieder in Kontakt zum Rudel zu bringen. Sie haben keine territoriale Funktion. Während der Aufzucht verwandten es die Hündinnen in abgewandelter, infantiler Form als glockenlautähnliches Winseln, wenn sich der Rüde näherte oder um ihn heranzulocken.

4.3.5 Fortpflanzungsverhalten: Vorrecht der Alphatiere?

In allen drei Reproduktionsjahren des Schweriner Rudels wurde nur die Alphahündin vom Alphanüden gedeckt. In allen Jahren waren jedoch mehr als eine Hündin läufig und beide forderten den Rüden zur Paarung auf. Der Rüde zeigte fast ausschließlich gegenüber seiner Partnerin sexuelles Interesse. Sie zeigte ihm gegenüber kein ausgeprägtes Hüteverhalten. Sie schritt jedoch sofort ein, wenn er an der zweiten Hündin Paarungsvorspielverhalten zeigte. Die Reproduktionsunterdrückung erfolgte in allen Jahren durch die Alphahündin und durch Verhinderung von Kopulationen. Sie muss den Zeitpunkt, wann Unterdrückung notwendig ist, genau gekannt haben. Der Rüde war in der Paarungszeit über Stunden mit der zweiten Hündin allein in Gehegeteilen, ohne dass die Alphahündin in der Nähe war. Wahrscheinlich fand dies jedoch außerhalb der kritischen, befruchtungsfähigen Tage dieser Hündin statt. Somit ist es nicht nur für den Rüden, sondern auch die anderen Weibchen wichtig und möglich, den Östrus feststellen zu können.

Multiple Würfe wurden bisher in mehreren Rothundrudeln beobachtet

Im Zoo Dresden waren mehrfach mehrere Weibchen im Rudel trächtig und gebaren Welpen. Die Welpen der rangniedrigen Weibchen wurden jedoch jeweils von der Alphahündin getötet (Ludwig 2004). Auch in Beekse Bergen warfen zwei Weibchen, beide zogen gemeinsam alle Welpen auf (Verberkmoes, persönliche Mitteilung).

Johnsingh (1982) nennt eine mögliche Ursache für multiple Würfe einem Rudel, das 1974 von Davidar beobachtet worden war. In jenem Gebiet wurden Rothunde bejagt. Bei Wölfen fand sich, dass in Gebieten mit hohem menschlichem Jagddruck 90 % der Wölfinnen trächtig waren, während es in Gebieten ohne Jagd nur 60 % waren (Pimlott und Rausch in Johnsingh 1982).

Multiple Würfe, ohne dass Infantizid erfolgt, sind beim Rothund eher die Ausnahme.

Singuläre Würfe trotz mehrerer geschlechtsreifer Weibchen

Im Zoo Münster warf jeweils nur die Alphahündin, sie wurde als einzige gedeckt. Von 2003 bis 2004 waren zwei weitere geschlechtsreife Weibchen im Rudel. 2004 bot sich die vierjährige „Amga“ erstmals ihrem Vater zum Decken an, er zeigte jedoch kein Interesse. Am Tag der Geburt 2004 tötete dieses Weibchen wahrscheinlich den Wurf ihrer Mutter (Fels, 2003 und 2004). Im Safaripark Hodenhagen warf je nur eine Hündin, obwohl zweijährige Weibchen im Rudel vorhanden waren (Boer, pers. Mitteilung).

Im Freiland waren bei einer Untersuchung in Bandipur, Indien, jeweils zwei bzw. drei Weibchen in einem Rudel vorhanden, es warf jedoch nur eine Hündin (Johnsingh 1982). Bei einer Studie von Venkataraman (1998) wurde sexuelles Verhalten von verschiedenen Rüden Jahr für Jahr nur gegenüber einem bestimmten Weibchen gezeigt, obwohl zeitweise bis zu zehn adulte Weibchen im Rudel lebten. Auch in einem zweiten Rudel warf Jahr für Jahr nur ein Weibchen.

Bevorzugung ranghoher Rudelmitglieder zur Fortpflanzung?

Offensichtlich wirkt der hohe Rang für die Rudelmitglieder sexuell anziehend. So forderte in dieser Studie die zweite Hündin nur den Alphanüden zur Paarung auf, auch dann noch als bereits weitere Rüden im Rudel vorhanden waren. Auch in Dresden versuchte die zweite Hündin Kontakt mit dem zweiten Rüden aufzunehmen. Dieser zeigte jedoch kein Interesse an ihr, sondern interessierte sich nur für die Alphahündin.

Da die dominanten Tiere höhere Chancen haben, Junge aufzuziehen, dürften rangniedrige Rudelmitglieder versuchen, mit einem Alphanüden oder einem anderen relativ ranghohen Tier zu kopulieren.

Die Rüden eines Wolfsrudels zeigten nur gegenüber der Alphawölfin sexuelles Deckinteresse (Zimen 1976). Auch bei Wölfen spielt die individuelle Bevorzugung eines Partner eine Rolle, so kann auch ein rangniedriges Männchen von mehreren Weibchen inklusive der Alphawölfin bevorzugt werden. Kopulationen fanden nicht dort nur innerhalb des Alphapaars, sondern auch sehr häufig mit einem rangniedrigeren, jedoch bevorzugten Individuum statt. (Derix und van Hooff 1995). In einem Rudel paarte sich über drei Jahre hinweg beispielsweise der Betarüde häufiger mit der Alphawölfin als der Alpharüde, im vierten Jahr hatte er dann den Alpharang inne (Derix und van Hooff 1995). Dabei spielte die Alphawölfin eine große Rolle, da sie das Werbeverhalten des Alpharüden abwies und sich mit dem Betarüden paarte. Die Alphawölfin bestimmt damit eindeutig, mit wem sie sich verpaart. Auch bei Zimen (1976) verpaarte sich die Leitwölfin nicht nur mit ihrem Partner, sondern auch mit dem dominantesten der zweijährigen Rüden, der von da an die Alphaposition übernahm. Dabei wurden alle Weibchen in diesem Wolfsrudel läufig, die subordinierten Wölfinnen wurden jedoch nicht gedeckt.

Auch Derix und van Hooff (1995) fanden bei gehaltenen Wölfen, dass vor allem die Alphawölfin ihr sexuelles Interesse auf mehrere Rüden richtete und mit mehreren kopulierte. Dies könnte im Sinne einer Akquirierung dieser Rüden als potenzielle Väter zur Mithilfe bei der Aufzucht des Wurfes fungieren. In einem anderen Wolfsrudel wurden die Welpen eines Wurfes nachweislich von zwei verschiedenen Vätern gezeugt (Schröpfer et al. 2002). Die Verpaarung der dominanten Hündin mit mehreren Rüden im Rudel ist auch von Afrikanischen Wildhunden bekannt (Frame et al. 1979).

Hüteverhalten zur Reproduktionsunterdrückung?

Die Bewachung des Partners während des Östrus konnte in Schwerin nicht beobachtet werden. So war die zweite Hündin über Stunden mit dem Rüden allein, während sie fortwährend diesen Rüden über Stunden und Wochen zur Paarung aufforderte.



Die zweite Hündin hatte weit häufigeren und längern Körperkontakt zum Rüden als die Alphahündin. Allerdings zeigte er ihr gegenüber 2002 gar keines und 2003 nur in Einzelfällen sexuelles Interesse.

Sobald er jedoch Paarungsvorspielverhalten an der rangniedrigen Hündin, wie Belegen der Vulva oder Kinnauflegen zeigte, vertrieb die Alphahündin ihre subordinierte Schwester massiv. Sie verhinderte eindeutig nicht den Kontakt der zweiten Hündin zum Rüden, sondern nur Kopulationen.

Im Dresdener Rudel zeigt der Alpharüde ausgeprägtes Hüteverhalten an seiner Partnerin (Ludwig 2001 und 2004). Es waren allerdings mehrere geschlechtsreife Konkurrenten vorhanden. Insgesamt ergibt sich kein einheitliches Bild. Dies spiegelt sich in den Umfrageergebnissen wider, wonach in verschiedenen Rudeln kein Hüteverhalten, oder solches nur vom Rüden oder nur von der Alphahündin ausgehend gemeldet wurden.

Im Freiland gibt es nur wenig eindeutige Aussagen zum Hüteverhalten. So hütete der dominante Rüde seine Partnerin. Trotzdem kopulierten auch rangniedrigere Rüden mit Weibchen im Rudel (Venkataraman 1998). Verpaarungen außerhalb des Rudels wurden dagegen nicht beobachtet.

Bei Afrikanischen Wildhunden hütet der Rüde durch daneben liegen, Kopfauflegen und permanentes Verfolgen der Hündin in Hitze (Estes 1991). In mehreren Rudeln Afrikanischer Wildhunde hütete das dominante Männchen seine Partnerin (Malcom und Marten 1982).

Auch beim Wolf hütet der Alpharüde zumindest zur Hochranz seine Partnerin. Diese Hündin kann dennoch mit anderen Rüden ihrer Wahl kopulieren (Schröpfer et al. 2002).

Bei einem Wolfsrudel verhinderte der Alpharüde den Kontakt von weiteren Rüden mit seiner läufigen Partnerin (Zimen 2000). Traten beim Wolf doch Außerpaarkopulationen

auf, erfolgten sie meist außerhalb der zehn Tage der Hochranz. Während dieser deckte meist nur der Alphanrüde (Zimen 2000).

Im Östrus hält der Mähnenwolfsrüde Kontakt zur Fähe, die übrige Zeit im Jahr halten beide Tiere tendenziell mehr Abstand zueinander ein (Bartmann und Nordhoff 1984, Rodden et al. 1996).

Fazit:

Es gibt bei Rothunden eine Reproduktionsunterdrückung. Entweder werden Kopulationen verhindert oder die Würfe durch Infantizid von der Alphahündin getötet.

Nur in Einzelfällen kommt ein zweiter Wurf auf, und nur, wenn die Alphahündin dies duldet.

Die pränatale Reproduktionsunterdrückung ist vom Nahrungsangebot unabhängig, da selbst bei Nahrung im Überfluss (im Zoo) meist nur ein Weibchen wirft.

4.3.5.1 Erkennung der Läufigkeit

Bei vielen Rothundrudeln in Menschenobhut erfolgt keine Nachzucht. Oft ist nicht klar, ob die Tiere potenziell fortpflanzungsfähig wären, ob die Weibchen ggf. nicht ovulieren oder ob es zu Fehlgeburten kam. Kopulationen sind selten zu beobachten.

So wurde im Zoo Münster im Jahr 2000 weder Anzeichen einer Ranzzeit beobachtet noch Deckakte gesehen (Encke 2001). In dieser Studie paarten sich die Rothunde jeweils außerhalb der Öffnungszeiten und meist nach den Arbeitszeiten der Tierpfleger. Eine Beobachtung von Kopulationen durch Zoopersonal ist entsprechend selten.

Auch Sosnovskii (1967) gibt an, dass im Moskauer Zoo die meisten Deckakte nachts und nur selten am Tag zu beobachten waren.

In Dresden wurden Kopulationen am Tag beobachtet jedoch zeitnah zur Dämmerung (Ludwig, persönliche Mitteilung und 2001). Auch in Novosibirsk paarten sich die Wildhunde häufig während der Abenddämmerung (Schilo et al. 1993).

Untersuchung von Urin oder Faeces auf Hormone bzw. deren Derivate wurden beim Rothund bisher nicht gemacht. Es ist nicht bekannt, ob die Werte ggf. denen von Wölfen oder Haushunden im Östrus ähneln, so dass bisher Vergleichsmöglichkeiten fehlen.

Rothundweibchen weisen nur geringe äußere körperliche Veränderungen im Östrus auf.

An den beiden Weibchen in Schwerin konnte nur eine Schwellung der Vulva beobachtet werden, die aber über mehr als drei Wochen bei der Alphahündin anhielt und bei der zweiten Hündin ebenfalls. Weder blutiger noch wässriger Ausfluss konnten in den Jahren 2002 bis 2004 bei ihnen beobachtet werden.

Im Zoo Neunkirchen zeigten 2004 beide Weibchen eine Genitalschwellung und Ausfluss. Sowohl eine Schwellung als auch blutiger, schleimigen Ausfluss zeigten alle geschlechtsreifen Weibchen im Zoo Dresden in vier aufeinanderfolgenden Jahren.

Weder Genitalschwellungen noch Ausfluss zeigten die Weibchen in Magdeburg (drei Jahre), in Münster (vier Jahre). Diese uneinheitlichen Anzeichen, bzw. das völlige Fehlen von ihnen erschweren die Detektion der Läufigkeit für menschliche Beobachter zusätzlich.

Der ethologischen Erkennung der Läufigkeit von Weibchen kommt deshalb besondere Bedeutung zu. So war zu prüfen, ob häufigere Naso – Genital - Kontrollen oder das Belegen von Genitalien durch Rüden bei den Weibchen ein Anzeichen für eine Läufigkeit sein können.

4.3.5.2 Olfaktorische Kommunikation im Dienste der Fortpflanzung?



Einige Canidenarten sind monöstrisch. Beim Wolfsrüden werden beispielsweise nur von Januar bis April Spermien in den Hoden produziert werden (Gölthenboth und Klös 1995). Das Verhalten wird durch Lichteinfluss getriggert. Aus der Hirnanhangsdrüse wird das Follikelstimulierende Hormon (FSH) freigesetzt, das Einfluss auf die Follikelbildung im Ovar bei den Weibchen hat. Zugleich fördert es bei den Männchen in den Sertolizellen des Hodens die Bildung eines Rezeptorproteins. Ohne dieses kann Testosteron seine Wirkung zur Spermatogenese nicht entfalten. Auch alte Haushundrassen wie der Dingo und der Basenji weisen diese lichtinduzierte FSH Ausschüttung noch auf (Fogle 1993).

Es ist denkbar das auch die Rothunde einem derartigen Regelmechanismus unterliegen. Durch einen exogenen Faktor wie die Tageslänge etc. würden die endogenen Rhythmen synchronisiert, so dass die Welpen im Jahr immer zur gleichen Jahreszeit, im Frühjahr, geboren werden. Da die Tageslänge, die Hellperiode, auch vom Standort auf der Erde abhängt, sind andere Ranzzeiten bzw. Geburtstermine der Rothunde in Europa und in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet zu erwarten.

So werden in Indien im Januar und Februar die meisten Welpen geboren (Senglaub 1978). Auch im Dezember wurden in Südindien mehrfach Geburten vermerkt (Johnsingh 1982). In Sydney, Australien, liegen die Geburten dagegen im August/September (ISIS-Daten; Zuchtbuchentwurf). In Europa dagegen kommen von Februar bis Mai Welpen zur Welt. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass bereits zur Vorpaarungszeit auch bei ranghohen Rothundrüden bestimmte Hormone wie Adrenalin und Testosteron vermehrt ausgeschüttet werden. Auch könnte die Anwesenheit von weiblichen Sexuallockstoffen über einen Anstieg von Testosteron Einfluss auf die Spermienproduktion haben. Da Rothündinnen nur an wenigen Wochen im Jahr läufig sind und nur wenige Tage eine Befruchtung möglich ist, sollte bereits Tage zuvor die Spermienproduktion maximiert werden, um eine hohe Befruchtungsrates zu garantieren. Diese Produktion wird mittels Hormonen reguliert. Denkbar ist, dass diese Hormone oder deren Derivate auch im Urin oder Körpergeruch der Rüden aufzuspüren sind. Es ist deshalb denkbar, dass Hündinnen durch geruchliche Prüfung ggf. den aktuellen Fortpflanzungsstatus auch der Rüden detektieren können.

Im Urin des Rotfuchses sind in Abhängigkeit von der Jahreszeit verschieden hohe Konzentrationen eines Sulfids enthalten. Der Peak liegt dabei im Januar/Februar zur Ranzzeit (Tembrock 1992). Bei Mexikanischen Wölfen zeigte ein Paar im Abstand von zwei Wochen Peaks beim Paarungsverhalten wie Genitalinspektionen und Aufreiten wobei erst beim zweiten Mal es zu richtigen Kopulationen kam. Ein anders Paar zeigte dagegen nur zum Östrus derartiges Verhalten (Bernal und Packard 1997).

Beim Mähnenwolf sind die Progesteronwerte im Kot ab dem zehnten Tag vor der Ovulation erhöht und bleiben es auch, wenn eine Trächtigkeit erfolgt (Velloso in Rodden et al. 1996). Beim Haushund sind Pheromone als Sexuallockstoffe im Urin von Hündinnen nachgewiesen, die den Rüden die Läufigkeit anzeigen (Penzlin 1991, Fogle 1993).

Es dürfte damit als gesichert gelten, dass auch Rothunde durch geruchliche Prüfungen von Artgenossen und deren Ausscheidungen der Reproduktionsstatus erkannt werden kann.

Geruchliche Kontrolle der Genitalien

In beiden Reproduktionsjahren (1,2 Rothunde) zeigten die beiden Weibchen insgesamt weit häufigere geruchliche Prüfungen als der Rüde. Beide Hündinnen berochen bevorzugt den Körper des Rüden.



Während die Alphahündin die höchste Rate während ihrer Paarungszeit zeigte, prüfte die zweite Hündin den Alpharüden (und die Alphahündin) dagegen häufiger in der Trächtigkeitsphase. Der Alpharüde zeigte in der Paarungszeit 2002 häufiger geruchliches Interesse an der Vulva seiner Partnerin, in der Trächtigkeitsphase dagegen an der zweiten Hündin. (Ggf. war die zweite Hündin während der Trächtigkeitsphase der Alphahündin noch bzw. wieder läufig. Dies würde die geruchlichen Prüfungen des Rüden erklären).

Auffallend ist jedoch die hohe Rate der Prüfungen am Alpharüden durch die Alphahündin während ihrer Trächtigkeit 2002. Erst nach der Geburt der Welpen fiel ihr Interesse an genitalen Geruchskontrollen ihres Partners fast auf Null. Wahrscheinlich kontrollierte sie damit seine potentielle Fortpflanzungsbereitschaft. Durch die wahrscheinliche Läufigkeit der zweiten Hündin in dieser Zeit wäre eine Detektion nicht nur der Läufigkeit ihrer Schwester, sondern auch des Interesses des Rüden für die Alphahündin von Bedeutung. Im folgenden Jahr 2003 zeigten beide Weibchen ebenfalls eine Bevorzugung des Rüden während der Trächtigkeit. Während der Aufzucht zeigten sie das Verhalten nicht mehr. Der Rüde bevorzugte wiederum seine Partnerin. Er zeigte das Verhalten jedoch kaum. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass eine Beobachtung erst ab der Trächtigkeit erfolgte und nicht während der Paarungszeit.

Belecken von Genitalien

Das Belecken von Genitalien bzw. der Anogenitalregion mit den Anal- und Perianaldrüsen stellt ebenfalls eine intensive Aufnahme von Duft- und Botenstoffen dar, ggf. intensiver als es die rein geruchliche Kontrolle vermag. Wenn Rothunde sich individuell am Geruch bzw. Geschmack von Körpersekreten erkennen, sollte das Verhalten beim Kennenlernen und bei der Paarbildung auftreten. Zudem sollte es verstärkt in der Vorpaarungs- und Paarungszeit zur Erkennung des Fortpflanzungsstatus dienen, wenn Rothunde anhand der Pheromone das Geschlecht und den Fortpflanzungsstatus des Artgenossen detektieren können.

a) Belecken von Genitalien in der Vorpaarungszeit 2001 (2,2 Rothunde)

In der neuen Anlage in Schwerin traten 2001 83,7 % aller Leckverhalten zwischen den Alphatieren auf. Anders als zu vermuten gewesen wäre, trat das Verhalten nicht direkt beim Kennenlernen in den ersten zwei Wochen (Block IV) und nur einmal in den Wochen danach (Block V) auf. Ggf. erfolgte die Partnererkennung und Festigung der Paarbindung allein aufgrund der geruchlichen Kontrollen. Beide Alphatiere zeigten Belecken am häufigsten in der Vorpaarungszeit (Block VII, n = 27) und fünfmal in der Zeit davor (Block VI). Dies dürfte im Sinne einer Detektion des Fortpflanzungsstatus erfolgt sein. Die Alphahündin prüfte ihre Schwester nicht, diese die dominante Hündin nur einmal in der Vorpaarungszeit. Die Geschlechter orientierten das Verhalten fast nur auf das andere Geschlecht, was auf eine Detektion der Reproduktionsbereitschaft hinweist, insbesondere weil die meisten Verhaltensweisen in den letzten beiden Beobachtungsblocken 2001 auftraten, also im September/Oktober bzw. den Höhepunkt zur Vorpaarungszeit im November/Dezember erreichten.

b) Belecken von Genitalien in den Jahren 2002 und 2003 (1,2 Rothunde)

Gemäß der Hypothesen wäre zu erwarten gewesen, dass die Alphahündin bevorzugt ihre Schwester an der Vulva leckt, um deren Läufigkeit feststellen zu können. Dies war nicht ausschließlich in der Paarungszeit der Fall. Die Alphahündin leckte zudem ihre Schwester ebenso häufig wie den Alphasrüden an den Genitalöffnungen.



Die zweite Hündin orientierte das Verhalten am häufigsten auf die Alphahündin. Nur der Alphasrüde zeigte eine starke Bevorzugung seiner Partnerin und zwar im Zeitraum der Paarungszeit. Während ihrer Trächtigkeit leckte er ihr ebenfalls mehrfach die Vulva.

Ggf. war ihm die Trächtigkeit dadurch bekannt. Allerdings erfolgte die Einteilung in die „Trächtigkeitsphase“ rechnerisch rückwärts neuneinhalb Wochen vor der Geburt, da dabei die Befruchtung stattgefunden haben muss. In der ersten Woche der so festgelegten „Trächtigkeitsphase“ wurde die Alphahündin jedoch noch mehrmals vom Rüden gedeckt. Vermutlich war die zweite Hündin zwei Wochen nach der Alphahündin läufig, bzw. zweimal kurz nacheinander läufig, wobei das erste Mal synchron mit der Alphahündin erfolgte. Die zweite bzw. verlängerte Läufigkeit der zweiten Hündin gab, lag im Block II „Trächtigkeitsphase“

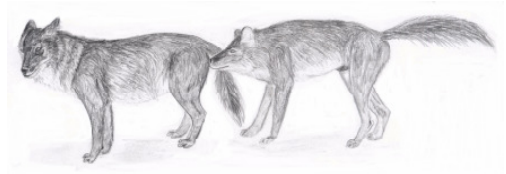
Die Trächtigkeitsphase 2002 wäre damit gleichzeitig die Paarungszeit der zweiten Hündin gewesen. Dies könnten die hohen Werte des Beleckens durch die Alphahündin erklären, die den Status ihrer Konkurrentin prüfte. Entsprechend hätte die Alphahündin auch durch das Belecken des Rüden ggf. dessen tatsächliche Fortpflanzungsbereitschaft detektieren können. Bei Haushunden, bei denen die Rüden potenziell das ganze Jahr fruchtbar sind, steigt der Testosteronspiegel und die Spermienproduktion des Rüden an, wenn er Urin und Sekrete von läufigen Hündinnen riecht. Falls dies auch beim Rothund der Fall ist, hätte die Alphahündin damit die sexuelle Bereitschaft des Rüden an Testosteronderivaten im Urin erkennen können und ggf. Hüteverhalten etc. durchgeführt. Der Rüde zeigte kaum Deckinteresse an der zweiten Hündin.

Für die zweimalige bzw. asynchrone Läufigkeit der zweiten Hündin spricht auch das Leckverhalten der zweiten Hündin selbst. Die beleckte sich in der „Paarungszeit“ nur dreimal selbst, in der folgenden „Trächtigkeitsphase“ der Alphahündin insgesamt 11 mal selbst und nie während der Aufzuchtphase. Sie zeigte nur gering verschiedene Raten gegenüber der Alphahündin im gesamten Beobachtungszeitraum. So liegt die Rate der Trächtigkeitsphase nur gering unter denen der Paarungszeit. Es ist anzunehmen, dass ihr Pheromone im Urin und in Vaginalsekreten der Alphahündin die Läufigkeit und später die Trächtigkeit anzeigen. Das Belecken ihrer Schwester dürfte damit im Sinne einer Detektion des Fortpflanzungsstatus dienen. Die sonstigen Leckverhalten führte sie während der Geburt der Welpen an der Gebärenden durch.

Auch wenn ihre Rate gegenüber dem Rüden von der Paarungszeit abnahm, zeigte die zweite Hündin 50,0 % aller Leckereignisse während der Trächtigkeitsphase, also bei ihrer (zweiten ?) Läufigkeit.

Der Rüde zeigte bei der Alphahündin eine Bevorzugung während der Paarungszeit, worauf 67,9 % der Fälle entfallen. Während der Trächtigkeitsphase zeigte er Genitallecken noch neunmal, davon achtmal in der ersten Woche als er auch noch deckte, in der Aufzucht jedoch nicht mehr. Möglicherweise konnte er aufgrund der Pheromone eine Trächtigkeit der Alphahündin erkennen. Vielleicht verursachte dies sowie sonstiges, spezifisches Verhalten der Alphahündin, dass ggf. seine Fortpflanzungsbereitschaft abnahm und er auf Welpenaufzuchtverhalten eingestimmt wurde. Mit einem Sinken des Testosteronpegels, hatte er ggf. auch kein gesteigertes Interesse mehr an der zweiten Hündin gehabt.

Sein Leckverhalten an der zweiten Hündin stützt die These einer asynchronen bzw. zweiten Läufigkeit. Er zeigte während der Paarungszeit nur einmal, während der Trächtigkeitsphase der Alphahündin jedoch fünfmal Belecken der Vulva der zweiten Hündin, diese fanden in den ersten beiden Wochen der Trächtigkeitsphase statt. Allerdings deckte er die zweite Hündin nicht. Und sie zeigte ihm gegenüber erst zwei Wochen später verstärktes Paarungsaufforderungsverhalten.



Im Jahr 2003 ergibt sich keine klare Tendenz, das Genitallecken wurde fast nur in der Trächtigkeitsphase beobachtet, wobei die Alphatiere das Verhalten ab der dritten Trächtigkeitswoche der Alphahündin vermehrt zeigten bzw. vier Wochen nach den Paarungen und das Verhalten bei der Alphahündin über fünf und beim Rüden über drei Wochen anhielt.

Fazit:

Beide Weibchen zeigten die höchsten Raten geruchlicher Prüfungen von Genitalien am Rüden. Die Alphahündin wie hypothetisch angenommen verstärkt zur Paarungszeit, die zweite Hündin zu einem späteren Zeitpunkt, während ihrer versetzten Läufigkeit in der Trächtigkeitsphase der Alphahündin. Gleichzeitig hatte auch die Alphahündin in der Trächtigkeit noch Interesse am Rüden, möglicherweise um seinen reproduktiven Status zu beobachten. In der Aufzucht trat das Verhalten kaum auf.

Anders als vorhergesagt, beleckte die Alphahündin nicht häufiger die Genitalien ihrer rangniedrigen Schwester und nicht bevorzugt zur Paarungszeit. Möglicherweise reichte ihr eine geruchliche Prüfung der Genitalien bzw. von ihrem Urin dazu aus, die Ovulation zu erkennen

Der Rüde zeigte das häufigste Beriechen und Belecken in der Paarungszeit an seiner Partnerin und seltener in der Trächtigkeit. Er zeigte es seltener an der zweiten Hündin. Die wenigen Ereignisse lagen meist in der Trächtigkeit, also der vermutlichen Läufigkeit dieser Hündin.

Eine Detektion des Fortpflanzungsstatus durch Beriechen und Belecken von Genitalien ist damit beim Rothund sehr wahrscheinlich.

4.3.5.3 Paarungsverhalten: nur im Dienst der Fortpflanzung?

Bei der Paarung herrscht zwischen den sich paarenden Tieren minimalster Abstand. Dies erfordert ein hohes Maß an beschwichtigenden, einleitenden Verhaltensweisen, damit die Unterschreitung der Individualdistanz von keinem Geschlechtspartner als Bedrohung aufgefasst wird. Beim Wildhund nimmt das Weibchen eine Paarungsstellung ein, die das Aufreiten des Rüden erst ermöglicht.



Da sich beim Rothund nur dominante Weibchen fortpflanzen, sind Probleme, wie sie bei der Verpaarung von Haushunden bekannt sind, bei denen sich sehr unterwürfige Hündinnen auf den Rücken vor den dominanten Rüden legen und eine Verpaarung damit unmöglich machen, bisher nicht beobachtet worden.

Rothündinnen werden mindestens einmal im Jahr läufig. Die Ovulation wird endogen von Hormonen ausgelöst und nicht durch exogene Mechanismen wie die Begattung oder Werbeverhalten des Rüden getriggert. Eine Begattung erfolgt erst, wenn die Hündin auffordert. Der Alpharüde zeigte Begattungsverhalten nur zur Paarungszeit und in der Trächtigkeitsphase (und ansonsten als Dominanzverhalten nur bei der Neubildung des Alphapaars).

Der Rüde ritt jedoch nicht auf jedes Weibchen auf, das zur Paarung aufforderte, sondern nur auf die Alphahündin. Es ist deshalb wahrscheinlich, dass neben olfaktorischen Anreizen (Triggerung durch geruchliches Feststellen der Läufigkeit der Hündin) auch individuelle Vorlieben eine Rolle spielen. In Schwerin war der Rüde über Stunden mehrere Wochen mit der zweiten Hündin allein, während die Alphahündin weit entfernt schlief. Eine Kopulation wäre ohne weiteres möglich gewesen. Aufgrund weiterer Merkmale (beispielsweise war ihre Vulva stark geschwollen), ist es sehr wahrscheinlich, dass die zweite Hündin in dem Zeitraum läufig war. Trotzdem zeigte der Rüde kein Interesse an ihr.

Auch in Münster wurden derartige Beobachtungen gemacht. 2004 bot sich die vierjährige Tochter nicht während der Ranzzeit ihrer Mutter, sondern drei Tage vor der Geburt der Welpen dem Alpharüden, ihrem Vater an. Dieser zeigte an ihr jedoch kein Interesse. Offensichtlich decken Rothundrüden nicht jede Hündin. Sie bot sich auch ihrem einjährigen Bruder an, der ebenfalls kein Interesse zeigte. Zwei Tage später wurde wahrscheinlich durch diese Hündin der Wurf des Muttertieres getötet (Fels 2004).

In Schwerin wurde die Alphahündin 2005 trotz Läufigkeit nicht von ihren Söhnen gedeckt, nachdem ihr Partner verstorben war (Schreiber, persönliche Mitteilung).

Auch in Duisburg verpaarte sich die Alphahündin nicht mit ihrem Sohn, nachdem dieser seinen Vater von der Alphaposition vertrieben hatte (Van Loon 1998).

Allerdings gibt es genügend Rudel, bei denen gemeinsam aufgewachsene Geschwister miteinander Nachwuchs zeugten. So in Dresden, Duisburg, Novosibirsk und anderen Einrichtungen.

Nicht jeder Aufforderung folgt ein Aufreiten. Zudem kann Aufreiten mit und ohne Penetration auch in Einzelfällen außerhalb der Ovulationszeit stattfinden.

So reitet beispielsweise der Goldschakalrüde bereits Tage vor dem Östrus auf, allerdings ohne Penetration bzw. Beckenstöße (Estes 1991).

Allgemein ist in der Zeit sexuell motiviertes Verhalten häufiger zu beobachten, bevor es zu echten Deckakten kommt. Dem Aufreiten des Rothundrüden ging jedoch in der Paarungszeit immer ein Aufforderungsverhalten der Alphahündin voran.

Diese typische Lordosehaltung wurde von beiden Weibchen in Schwerin gezeigt, auch die Alphahündin in Dresden zeigt die Präsentationshaltung (Ludwig 2001).

Während der Beckenstöße des Rüden ging die Hündin in Schwerin immer weiter in Hockstellung über, bis sie eine fast sitzende Position erreicht hatte. Gelegentlich winselte sie dabei. (Bei den Kopulationen in ihrer Trächtigkeit begann sie jedoch regelmäßig laut zu winseln und biss dann nach dem Rüden, s. u.). Eine Paarung in geduckter Haltung mit Winseln der Hündin bei der Kopulation beschreibt auch Davidar (1974) an Rothunden im Freiland in Indien.



Hängen bei Caniden

Bei Wild- und Haushunden kommt das canidentypische Hängen vor, in dessen Zeitraum die beiden Hunde sich nur schwer verteidigen können und bei Störungen z. B. nicht flüchten können. Die Rothunde paarten sich in Schwerin nur außerhalb der Betriebs- und Öffnungszeiten des zoologischen Gartens. Das Hängen erfolgte damit in einer Zeit, in der keine Störungen durch Personen zu erwarten waren. Jahreszeitlich bedingt fanden viele Deckakte in der Dämmerungszeit oder bei Dunkelheit statt. Am helllichten Tag wurde nie ein richtiger Deckakt beobachtet. Dies könnte erklären, weshalb so wenig Deckdaten und Daten über beobachtete Kopulationen von Rothunden in zoologischen Gärten zu erhalten sind. Die Umfrage erbrachte nur einen Zoo, bei dem Hängen bei der Paarung gesehen wurde. Auch im Zoo Dresden erfolgten die Deckakte zeitlich nah an der Dämmerung (Ludwig 2001). Im Freiland sind selten Paarungen beobachtet worden. Davidar (1973) schildert eine Paarung von einem adulten Rüden mit einer Hündin. Der Rüde beroch zunächst die Genitalien der Hündin. Sie verhinderte zweimal ein Aufreiten durch Hinsitzen und Drohnurren. Beim dritten Versuch hatte der Rüde Erfolg. Während der Paarung winselte die Hündin, was zur Folge hatte, dass das halbe Rudel aus Adulttieren und noch nicht einjährigen Subadulten heranlief und sich dem Paar winselnd und wedelnd submissiv teils kriechend näherten. Dieses "Futterbettel" - Verhalten zeigte im Zoo Schwerin die zweite Hündin mehrfach beim Hängen des Alphapaars in dieser Studie.

Hängen als Vorsprung bei Spermakonkurrenz?

Für Rothunde ist im Freiland ein Hängen von sieben Minuten Dauer angegeben (Davidar 1973, 1974). Dabei lagen die Hunde in einem Halbkreis und nahmen gelegentlich Nase-Nase-Kontakte zueinander auf. In dieser Studie dauerte das Hängen sechs bis fünfzehn Minuten. Im Desdener Zoo dauerten die Kopulationen der Rothunde an die zehn Minuten (Ludwig 2001). Im Zoo Moskau wurde das Hängen über eine Dauer von 15 bis 20 Minuten beobachtet (Sosnovskii 1967). Schilo et al. (1994) geben eine Deckdauer von 15 bis 30 Minuten an. Im Arignar Anna Zoological Park in Indien wurde die durchschnittliche Dauer mit 14,7 Minuten im zweiten Reproduktionsjahr ($n = 34$) und wesentlich kürzere Zeiten in den folgenden Jahren (6,8 Minuten im dritten Jahr ($n = 21$) und 8,8 Minuten im vierten ($n = 45$)) bei jeweils demselben Paar von Wildfängen protokolliert (Paulraj et al. 1992). Rothunde zeigen eine weite Bandbreite der Zeitdauer der Paarung.

Beim Afrikanischen Wildhund werden Dauern von 50 Sekunden bis sechs Minuten genannt (Estes 1991). Bei Schakalen kann es zu einem Hängen von bis zu 45 Minuten kommen (Puschmann 2004). Für den Goldschakal werden 4 Minuten angegeben (Estes 1991). Für den paarweise lebenden Krabbenfresser wird eine Dauer von fünf bis acht Minuten gemeldet (Brady 1978). Beim Mähnenwölfen beträgt die Zeit 10 bis 12 Minuten (Da Silveira in Kleiman 1972).

Damit hängen rudellebende Caniden (bei denen potenziell viel Konkurrenz anwesend ist) nicht länger als paarweise oder in Kleingruppen lebende Arten, was gegen die Hypothese der Spermakonkurrenz spricht.

Paarungsaufforderung

Das Aufreiten des Rüden erfolgte bei allen Alphahündinnen nur nach ihrer vorherigen Aufforderung. Sie bestimmte damit eindeutig, wann sie einen Deckakt zulässt, und nicht der Rüde.



a) während der Paarungszeit

Während der Paarungszeit 2002 zeigte die Alphahündin „Nina“ die höchsten Raten gegenüber dem Rüden ($n = 51$) und zu einem weit geringeren Maß ($n = 2$) gegenüber ihrer Schwester. 2003 lag die Paarungszeit der Alphahündin vor dem Beobachtungsbeginn. Auch 2004 forderten beide Hündinnen den Rüden zur Paarung auf. Die Alphahündin im Verlauf ihrer Läufigkeit, die zweite Hündin wie in den Jahren zuvor über mehrere Wochen auch außerhalb ihrer Läufigkeit.

b) in der Trächtigkeitsphase

In der Trächtigkeitsphase 2002 nahm das Verhalten der Alphahündin stark ab, es trat nur noch 40 mal gegenüber dem Rüden und einmal gegen die zweite Hündin auf.

Es muss beachtet werden, dass aufgrund der Tragzeit von 63 bis 70 Tagen der Beginn der Trächtigkeitsphase rechnerisch erst nach erfolgter Geburt gesetzt wurde. Die Alphahündin wurde jedoch im Jahr 2002 in den ersten beiden Wochen der „Trächtigkeitsphase“ noch gedeckt. Daraus resultieren die Werte der Paarungsaufforderung in der Trächtigkeitsphase. Die zweite Hündin adressierte 2002 das meiste Paarungsaufforderungsverhalten an den Alparüden, anders als die Alphahündin jedoch nicht zur Paarungszeit, sondern in der Trächtigkeitsphase. Sie war verlängert oder erneut läufig. Sie zeigte jedoch mit 286 Ereignissen gegen den Rüden in der Trächtigkeit ein übersteigertes Maß an Aufforderungen, das die Ereignisse der Alphahündin mit 51 während der Paarungszeit bzw. 40 während der Trächtigkeit bei weitem übersteigt.

2003 konnte erst ab der Trächtigkeitsphase beobachtet werden. Das Aufforderungsverhalten der Alphahündin fand damit durch ein trächtiges Weibchen statt. Beide Weibchen forderten nur den Rüden auf, nicht jedoch die Schwester.

Die Rate der Alphahündin war drei Wochen nach den Deckakten sehr niedrig und stieg dann über drei Wochen wieder an, bevor sie abfiel. Es ist damit ein ca. vierwöchiger Rhythmus zu erkennen. Das Verhalten endete mit der siebten Trächtigkeitswoche. Dabei zeigte sie die höchsten Werte des Beobachtungsverlaufs, obwohl sie zwei Wochen vor der Geburt der Welpen stand.

Die zweite Hündin zeigte wie im Vorjahr weit höhere Werte als die dominante Hündin. Auch ihre Werte weisen eine ca. vierwöchigen Rhythmus auf, wobei nach einem dreiwöchigen Abfall ein steiler Anstieg innerhalb einer Woche (peak) erfolgte. In dieser Woche sowie in der Woche danach zeigte der Rüde Aufreiten auf sie, wahrscheinlich war die Hündin auch in dem Jahr ein zweites Mal oder versetzt zur Alphahündin läufig.

Zur Paarungszeit kommt Paarungsaufforderungsverhalten nur bei Weibchen vor, zumeist gegen Rüden orientiert. Es wird jedoch über einen weit längeren Zeitraum beobachtet, als biologisch eine Befruchtungsmöglichkeit bestehen kann.

Aufreiten zur Paarungszeit und in der Trächtigkeitsphase

In beiden Jahren 2002 und 2003 in Schwerin ritten die beiden Weibchen auf den Rüden auf, jedoch nicht auf die Schwester während der Paarungs- und Trächtigkeitsphase. Sie zeigten das Verhalten dabei weit häufiger als der Rüde.



Die Alphahündin ritt insgesamt 132 mal (Paarungs- und Trächtigkeitsphase) bzw. dreimal (Trächtigkeitsphase) im folgenden Jahr und die zweite Hündin 474 mal bzw. 300 mal auf den Rüden auf.

Weshalb die zweite Hündin nur gering weniger Verhaltensweisen 2003 zeigte, die Alphahündin dagegen das Verhalten in der Trächtigkeitsphase nur noch dreimal zeigte, ist nicht klar.

Bei der Alphahündin wurden 2002 die höchsten Werte in der Woche vor dem ersten Deckakt verzeichnet. Danach nahm die Rate über acht Wochen langsam ab. Die zweite Hündin zeigte ihre höchste Rate in der Woche nach den Deckakten des Alphapaars und die zweithöchsten während der Deckaktwochen. Auch danach (Trächtigkeitsphase) lagen ihre Werte weit höher als die der Alphahündin. Da das Verhalten jedoch nur in der Paarungs- und Trächtigkeitsphase so massiv auftrat, hängt es eindeutig mit dem Hormonstatus und der Reproduktion zusammen.

Vor allem die zweite Hündin zeigte in der Fortpflanzungszeit das Bedürfnis, ihre Vulva an den Rüden zu pressen. Möglicherweise ist das Besteigen des Rüden von ihr so häufig durchgeführt worden, da sie mehrfach oder verlängert in Hitze war und sie beim Besteigen ihre Anogenitalregion an seinen Rumpf pressen konnte. Anders als die Alphahündin, die vorwiegend richtiges Aufreiten zeigte, ritt die zweite Hündin häufig verkehrt herum auf den Alpharüden auf. Sie setzte sich auch auf den sitzenden oder liegenden Rüden und führte dabei manchmal auch Beckenstöße aus. Derartiges „falsches“ Aufreiten zeigte die Alphahündin nur vereinzelt.

Während das richtig ausgeführte Aufreiten der Alphahündin möglicherweise Imponier- und Dominanzcharakter hatte, wirkte das der zweiten Hündin – nicht zuletzt durch das minutenlange Verharren – wie eine Abwandlung des Paarungsaufforderungsverhalten. Sie hielt auch beim Aufreiten auf den Rüden ihre Vulva gegen ihn gepresst.

Das Gegenlehnen mit der Anogenitalregion gegen andere Hunde oder auch Menschen ist bei eigenen Haushündinnen auch an den Tagen kurz vor der Läufigkeit und weit vor der Standhitze schon zu beobachten (eigene Beobachtungen). Das Anlehnbedürfnis der domestizierten Haushunde steht eindeutig mit dem Östrus in Verbindung. Das Verhalten dürfte damit von Geschlechtshormonen getriggert werden. Dies ist beim Rothund ebenfalls wahrscheinlich.

Der Rüde bestieg 2002 nur die Alphahündin, insgesamt 13 mal. Nur siebenmal kam es zu einem echten Deckakt mit Hängen. Die Deckakte sind über drei Wochen verteilt, wobei aufgrund des Geburtsdatums wahrscheinlich nur die Deckakte in der ersten beiden der drei Wochen zu einer Befruchtung geführt haben, da die Welpen normal entwickelt und keine Frühgeburten waren. Nur in der ersten dieser drei Wochen zeigte die Alphahündin ein Hüteverhalten, danach nicht mehr. Als Beginn der Trächtigkeitsphase wurde deshalb ein Zeitpunkt neuneneinhalb Wochen vor dem Geburtstermin errechnet. Deshalb liegen zwei Wochen, in denen noch Deckakte stattfanden, in der „Trächtigkeitsphase“. Die Tragzeit kann ggf. kürzer oder länger sein, so dass nicht auszuschließen ist, dass die eigentliche Befruchtung in der Trächtigkeitsphase erfolgte. Ein Aufreiten auf die trächtige Hündin beim fortgeschrittenen Stadium der Trächtigkeit trat 2002 nicht auf.

2003 deckte der Alpharüde nur die Alphahündin zur Paarungszeit. In der folgenden Trächtigkeitsphase kam es jedoch zu vielen Aufreitereignissen auf die trächtige Alphahündin und auch zu einzelnen Sprüngen auf die zweite Hündin (siehe Sonderfälle weiter unten im Text). Es kam jedoch nicht zum Hängen.



Begattung eines hochträchtigen Weibchens: Paarung als Ablenkungsmanöver?

2003 zeigte die zweite Hündin in der fünften Woche nach den erfolgten Deckakten des Alphapaars einen steilen Anstieg des Aufforderungsverhaltens gegenüber dem Rüden. Zwar war zu diesem Zeitpunkt ihre Vulva nicht stark geschwollen. Dies muss jedoch nicht unbedingt bei einer Läufigkeit der Fall sein.

Bei der trächtigen Hündin war die Vulva dagegen tageweise geschwollen. Auch Johnsingh (1982) beobachtete bei einer trächtigen Hündin ca. drei Wochen vor der Geburt eine Schwellung der Vulva.

Die trächtige Alphahündin zeigte ebenfalls plötzlich wieder ansteigende Aufforderungsraten an den Rüden. Möglicherweise versuchte sie dadurch, den Rüden an sich zu binden und von der zweiten Hündin abzulenken. Dies gelang ihr auch. Der Rüde ritt auf die Alphahündin wieder verstärkt auf. Zu dem Zeitpunkt war sie in der fünften Trächtigkeitswoche.

Die verstärkten Aufforderungen der trächtigen Alphahündin an den Alpharüden begannen am 28. Februar, also (einen Tag) bevor ihre Schwester den Anstieg des Aufforderungsverhaltens zeigte. Sie wurde am selben Tag elfmal vom Rüden bestiegen. Am Tag darauf (1. März) sechsmal. An diesem Tag zeigte er erstmals Aufreiten auf die zweite Hündin, insgesamt viermal. Am 4. März ritt er zehnmal auf die Alphahündin und zweimal auf die zweite Hündin auf. Dabei ging die Alphahündin einmal stark aggressiv gegen die zweite Hündin vor und verhinderte das Andauern des Deckaktes. Auch am 6. März ging die Alphahündin bei einer Paarung dazwischen, so dass es nicht zum Hängen des Rüden und der zweiten Hündin kam. Noch eine Woche darüber hinaus bestieg der Rüde nach vorheriger Aufforderung die Alphahündin, die zweite Hündin jedoch nicht mehr.

Insgesamt 111 mal bestieg der Rüde nach vorheriger Aufforderung seine trächtige Partnerin. Dabei zeigte er das gesamte Verhaltensrepertoire von Kinnauflegen über seitlichem Aufreiten bis zum Klammergriff und Beckenstößen. Zum Hängen kam es jedoch nie, da die Hündin sich wegdrehte und ihn angriff. Bis auf die anschließende Abwehrhaltung seitens der Hündin, zeigte auch sie normales Paarungsverhalten. Sie vertrieb in dieser Phase massiv die zweite Hündin, wenn sie sich mit dem Rüden gerade gepaart hatte und die zweite Hündin sich ihnen näherte. Oft forderte sie nach dem Vertreiben den Rüden sofort erneut zur Paarung auf. Sie band durch das Verhalten den Rüden an sich und ging gleichzeitig suppressiv gegen die Geschlechtsgenossin vor.

Damit zeigte sie nicht nur eine Reproduktionsunterdrückung im Sinne von Kopulationsverhinderungen, sondern gleichzeitig indem sie den Rüden sexuell „beschäftigte“ und ablenkte. Möglicherweise erfolgt über das Verhalten eine verstärkte Bindung des Rüden an die hochträchtigen Alphahündin genau zu dem Zeitpunkt 2003, als deren Konkurrentin offensichtlich (nochmals?) läufig war. In dem Jahr zeigte der Rüde erstmals sexuelles Interesse an der zweiten Hündin, was möglicherweise die verstärkten Bindungsverhaltensweisen der Alphahündin zur Folge hatte.

Die Paarungsverhalten fanden wiederum außerhalb der Öffnungszeiten des Zoos statt. Zwei Wochen nach dem letzten Aufreiten wurden die Welpen geboren.

Kopulationen zur Helferaquirierung oder Partnerbindung?

Die Begattung eines trächtigen bzw. hochträchtigen Weibchens ist bisher im Tierreich fast unbekannt. Normalerweise lassen Weibchen nur zur Paarungszeit und meist nur in den Tagen der Empfängnismöglichkeit einen Deckakt zu, wenn es sich um Arten mit unabhängiger, spontaner Ovulationen handelt, die nicht erst durch das Paarungsverhalten getriggert wird.



Auch in den ersten Tagen nach der Befruchtung aber vor der Einnistung des Keimes wären Deckakte möglich, da erst dann die Produktion der Trächtigkeitsunterstützenden Hormone anläuft. Zudem fällt der Hormonspiegel, der für Ovulationen und Paarungsverhalten wichtig ist, nur innerhalb von Tagen ab, so dass das Verhalten allmählich in wenigen Tagen abklingt.

Wie in Schwerin wurde auch nachweislich in Münster eine trächtige Hündin begattet (Fels 2003). Fast sieben Wochen später kamen die Welpen zur Welt. Auch hier war nur ein Rüde im Rudel vorhanden. Zu dem Zeitpunkt war vielleicht eine Trächtigkeit nicht für ihn detektierbar.

Da bei den spätesten Deckakten in Schwerin das Gesäuge bereits entwickelt war und die Hündin plump und rund, war die Hündin in einem weit fortgeschrittenen Trächtigkeitsstadium.

Möglicherweise sind dann auch in der Trächtigkeit perianal bzw. an der Vulva Duftstoffe vorhanden, die denen der Paarungszeit ähneln. Der Rüde prüfte beispielsweise die trächtige Hündin vor dem Aufreiten auch an der Vulva, die zudem geschwollen war.

Das Verhalten ist nur als verstärkt paarbindendes Verhalten zu interpretieren. Sexualkontakte im Sinne einer sozialen Paarbindung statt rein zu Fortpflanzungszwecken sind außer beim Menschen noch bei Bonobos nachgewiesen.

Pseudokopulationen mit mehreren Männchen sind ebenfalls im Tierreich möglich, um über die Vaterschaftswahrscheinlichkeit mehrere Artgenossen zur Jungtierfürsorge anzuregen. Im Schweriner Rudel gab es 2003 jedoch nur einen Rüden, so dass Pseudokopulationen zur Akquirierung zusätzlicher Männchen als Helfer als Möglichkeit ausscheiden.

Das Verhalten zum Gewinn von Helfern wird dann aber in der Paarungszeit gezeigt. Häufig dürfen rangniedere Tiere dabei mit dem Weibchen an den Tagen kopulieren, an denen die Befruchtungswahrscheinlichkeit gering ist, an den Tagen hoher Wahrscheinlichkeit wird dann durch das dominante Männchen gedeckt.

Dies trifft auf sozial lebende Arten zu, bei denen der genaue Tag oder die Stunde der Ovulation ggf. nicht festzustellen ist, bei denen aber nur in wenigen Tagen im Jahr eine Fortpflanzungsmöglichkeit besteht und bei denen der reproduktive Zustand des Weibchens durch körperliche Veränderungen (Brunstschwellungen etc.) oder durch Pheromone kenntlich gemacht sind.

So zeigt sich bei Rhesusaffen, dass die Männchen auf fast alle Aufforderungen der Weibchen bei deren Zyklusmitte, während des Eisprungs, reagierten. Die Rhesusaffenmännchen reagierten aber in der sonstigen Zeit trotz gleich häufiger Aufforderung nur bei maximal einem Drittel der Fälle und kopulierten (Michael 1968 in von Falkenhausen 1981). Offensichtlich konnten sie den Zeitpunkt der Ovulation recht genau bestimmen.

Fazit des Paarungsaufforderungsverhaltens und des Aufreitens:

Das Paarungsauffordern der Alphahündin dient zur Paarungszeit der Befruchtung, in der Trächtigkeitsphase jedoch dazu, den Rüden an sich zu binden und von der zweiten Hündin fern zu halten.

Die zweite Hündin zeigte das Auffordern während ihrer Läufigkeit und übersteigert über viele Wochen. Der Rüde reagierte nur 2003. Erst wenn er Interesse zeigte, ging auch die Alphahündin dazwischen und verhinderte die Kopulation.

Allgemein ritt der Rüde nur nach Aufforderung durch eine Hündin auf, jedoch nicht bei jeder Aufforderung. Es müssen weitere Faktoren vorliegen, um ihn sexuell zu motivieren und zum Aufreiten zu bringen. Möglicherweise erfolgt dies nur bei bestimmten, vorhandenen Duftstoffen.

4.3.5.4: Monöstrie oder Polyöstrie beim Rothund?**Erneute und/oder verlängerte Läufigkeit der zweiten Hündin**

In beiden Jahren 2002 und 2003 zeigte die zweite Hündin Anzeichen einer Läufigkeit zeitgleich mit der Alphahündin. Darüber hinaus trat 2002 eine um ca. drei Wochen verlängerte Hitzeperiode und 2003 nach vier Wochen ein weiterer Peak im Paarungsaufforderungsverhalten ein. Sehr wahrscheinlich war die Hündin erneut läufig oder die erste, zeitgleiche Läufigkeit mit der Alphahündin kam nicht zur vollen Ausbildung ggf. durch Verhalten der Alphahündin. Eventuell ließ ihr Aufmerksamkeits- oder Unterdrückungsverhalten nach, so dass die zweite Hündin verzögert oder erneut ovulierte. Sozialer Stress kann nachweislich bei Säugern die Ovulation unterdrücken, verkürzen oder eine Trächtigkeit terminieren. Bei nachlassendem Stress durch weniger Druck von der Alphahündin könnte die zweite Hündin (nochmals) ovuliert haben.

Im Jahr 2004 gab Frau Schreiber (persönliche Mitteilung) an, dass die zweite Hündin um drei Wochen versetzt zur Alphahündin das erste Mal läufig wurde. Eine vorherige (zeitgleiche) Läufigkeit ist jedoch nicht auszuschließen, da die Hündin nicht immer eine geschwellene Vulva und nie blutigen Ausfluss bei der Läufigkeit zeigte und keine täglichen, intensiven Beobachtungen am Rudel in der Fortpflanzungszeit 2004 stattfanden. Gesichert ist damit jedoch, dass wie im Jahr zuvor die zweite Hündin gesteigerte Reproduktionsbereitschaft zu einem Zeitpunkt zeigte, an dem die Alphahündin bereits trächtig war.

Auch im Dresdener Rothundrudel zeigten rangniedrige Weibchen Östrusanzeichen, dies jedoch nicht völlig synchron mit der Alphahündin (Ludwig 2001). Zudem zeigte dort die Alphahündin „Wendy“ in den ersten zwei Jahren Östrusintervalle von sieben bis 13 Wochen. Wie die Umfrage ergab, wird in einem weiteren Zoo die zweite Hündin nach der Alphahündin läufig.

Für eine mögliche Polyöstrie bzw. verlängerter Läufigkeit sprechen auch die Beobachtungen aus dem Zoo Münster. In Münster wurden Deckakte bei den Rothunden 2002 bereits Anfang November beobachtet. Zeitgleich zeigt das Weibchen weitere Anzeichen von Ranz. Aufgrund des Wurfes Mitte März ist erst ein Decktermin um den zehnten Januar 2001 wahrscheinlich. Letzte Deckakte (mit Hängen) wurden am 19. Januar beobachtet (Fels 2001). Es ist nicht auszuschließen, dass es sich im November nicht um echte Deckakte sondern nur Aufreiten als Dominanzgeste handelte wie in Schwerin zur Vorpaarungszeit gezeigt wurde, da von einem Hängen nichts vermerkt ist. Auch 2003 zeigte die Alphahündin in Münster bereits Ende November Paarungsaufforderungen, der Rüde war jedoch nicht interessiert.

Sie zeigte drei Wochen später erneut Aufforderungsverhalten (Fels 2004).

Wenige Tage danach wurden echte Deckakt beobachtet. Aufgrund des Wurftermins ist eine Befruchtung frühestens erst eine Woche später im Zeitraum Ende Dezember/Anfang Januar wahrscheinlich.

Auch bei Wölfen wird beschrieben, dass subordinierte Weibchen ca. zwei Wochen nach der Alphawölfin läufig werden.

Beim Waldhund tritt Polyöstrie in Abhängigkeit von sozialen Faktoren auf (Porton et al. 1987). Dabei lagen die Abstände bei 15 bis 44 Tage, wobei mehrere Weibchen polyöstrisch waren. Weibchen, die nur bis zum vierten Monat ihre Welpen behalten durften, kamen schneller wieder in Östrus als Weibchen, die über einen längeren Zeitraum aufziehen durften (Porton et al. 1987). Auch nach dem Tod von Welpen kommen die Weibchen des Waldhundes wieder in Östrus.

Afrikanische Wildhunde, die ihre Welpen verloren werden kommen erneut so in Östrus, dass ein halbes Jahr danach wieder Welpen geboren werden. Sie sind damit saisonal polyöstrisch, ohne Welpenverlust dagegen saisonal monöstrisch.

Proximate und ultimate Ursachen bei Monöstrie und Polyöstrie

Rothunde gelten in der Literatur als streng monöstrisch.

Eine wiederholte Läufigkeit wurde nicht nur in dieser Studie sondern auch von Ludwig (2001) bei einem Alphatier in Dresden mehrfach beobachtet. In den zwei Jahren warf dieses Weibchen keinen Nachwuchs. Dies spricht für die Theorie, dass bei Nichterfolg einer Trächtigkeit erneut eine Ovulation beim Rothund erfolgen kann.

Rothunde gehören zu den Säugetieren, die nicht das ganze Jahr über, sondern nur in einem engumgrenzten Zeitraum im Jahr Nachwuchs produzieren (können). Die Jungen werden dann geboren, wenn das Nahrungsangebot in den nächsten Wochen am höchsten ist. Wie bei vielen Beutegreifern ist dies die Zeit, in der die Beutetiere ihre Jungen setzen.

Vielleicht wird eine fortpflanzungsbereite Rothündin erneut innerhalb weniger Tage bis Wochen wieder läufig, wenn keine Befruchtung einsetzt. Dies wäre von Vorteil, wenn eine Befruchtung fehlgeschlagen hätte und sonst für ein ganzes Jahr keine Möglichkeit mehr zur erfolgreichen Jungtieraufzucht möglich wäre. So wäre eine zweite Geburt nur dann sinnvoll, wenn sie noch in die Zeit des hohen Beutejungtieraufkommens fällt. Damit müsste eine Befruchtung jedoch kurz nach der eigentlichen ersten Paarungszeit erfolgen, wenn das Rudel in einer Region mit jahreszeitlich stark unterschiedlicher Beutedichte lebt. Eine zweite Läufigkeit oder eine, die andauert wenn keine Befruchtung/Einnistung erfolgte sollte dann innerhalb weniger Wochen abgeschlossen sein.

Die meisten Paarungen beim Rothund in Indien wurden von September bis Januar beobachtet (Burton 1940, Phythian-Adams 1949, Prater 1965, Davidar 1975). In Westeuropa kommen allgemein die Welpen der Rothunde zu einem späteren Zeitpunkt zur Welt, was mit der Photoperiode bzw. Tageslänge zusammenhängen kann. In Moskau kommen die Welpen meist im Februar zur Welt (Sosnovskii 1967). Die meisten Würfe werden in Westeuropa im März bis Anfang Mai geboren.

Die Dauer wird jedoch überall auf der Welt, im Freiland wie im Zoo mit minimal 60 und maximal 70 Tagen angegeben. (Burton 1940, Sosnovskii 1967, Davidar 1975).

Um die Welpen in diesem Zeitraum zur Welt zu bringen, ist eine saisonal begrenzte Polyöstrie vorteilhaft. Gerade bei kostenintensiver Trächtigkeit wie beim Rothund ist das Verhalten nur dann adaptiv, wenn die Bedingungen bei einer Geburt zu einem späteren Zeitpunkt ebenso vorteilhaft sind wie zur „normalen“ Zeit. Dies ist entweder der Fall, wenn die Geburt nur minimal innerhalb weniger Wochen zeitlich verschoben wird, da ja auch die Geburten der Beutetiere nicht auf den Tag genau erfolgen. Oder in größeren Zeiträumen, wenn die Beutedichte ganzjährig oder zumindest monatelang hoch ist. Dies kann regional sehr unterschiedlich sein.

Auch beim Afrikanischen Wildhund gibt es Polyöstrie. So wurden im Schweriner Zoo jeweils zweimal im Jahr Welpen geboren. Der Wurf wurde jedoch nicht aufgezogen, so dass nach ca. einem halben Jahr erneut eine Geburt erfolgte. Im Freiland werden vom Afrikanischen Wildhund das ganze Jahr über Geburten gemeldet. Viele dieser Rudel leben nomadisch und ziehen den Beutetieren hinterher. Aufgrund von Regenzeiten bzw. dem Ausbleiben derselben ist das Beuteaufkommen jahreszeitlich und ggf. von Jahr zu Jahr stark unterschiedlich. Es ist deshalb für die Hyänenhunde adaptiv, reproduktiv nicht streng an eine bestimmte Jahreszeit gebunden zu sein. In Gegenden mit ganzjährig guter Versorgung sollten Hyänenhunde weniger nomadisch leben und kleinere Streifgebiete haben. In Gebieten mit regelmäßig wiederkehrenden hohen Beutedichten sind dagegen gehäufte Geburtenraten zu einer Jahreszeit zu erwarten.

Bei vielen Wildhunden kommt es zu multiplen Ovulationen. Dies hat zur Folge, dass innerhalb eines Wurfs die Welpen verschiedene Väter haben können (Wölfe: Schröpfer et al. 2002). Es bedeutet aber auch, dass möglicherweise durch die Einnistung von den Foeten weitere Ovulationen verhindert werden. Die Zahl der Welpen ist nicht unendlich steigerbar und kann nicht allein davon abhängen, wie viele Eizellen zufällig befruchtet wurden. Durch die Befruchtung/das Einnisten werden Trächtigkeitshormone gebildet, die der Aufrechterhaltung der Trächtigkeit dienen und eine erneute Follikelreifung unterbinden. Andersherum ist es denkbar, dass wenn keine Einnistung erfolgt, die Ovulationen andauern bzw. neue Follikel sprungreif werden.

So könnte es z. B. bei der zweiten Rothündin zu den verlängerten Läufigkeitsphasen oder erneuten Läufigkeiten gekommen sein. Die Messung von Hormonen im Kot und Urin beim Rothund sollte in weiteren Studien dringend erforscht werden, um hormonphysiologische Klarheit zu bekommen.

Auffällig ist, dass die zweite Hündin in Schwerin in beiden Jahren auch bei abgeschwollener Vulva über Wochen Paarungsaufforderungsverhalten und teils eine vollständig ausgeführte Lordosestellung gegen den Rüden zeigte. Der Rüde reagierte seltenst. Möglicherweise war ihm durch andere Faktoren bewusst, dass kein Östrus bestand. Dann müssten jedoch die Lordosestellung auslösenden Hormone unabhängig von einem Östrus im weiblichen Organismus getriggert werden können oder mehrere Faktoren das Verhalten auslösen können. Auch eine asynchrone Hitze der zweiten Hündin, die ggf. bestand nachdem die Alphahündin ovuliert hatte, kann das wochenlange Auffordern allein nicht erklären.

Normalerweise zeigen Haushunde und Wölfinnen nur an einzelnen Tagen des Östrus die sogenannte Standhitze, bei der sie auch das Aufreiten des Rüden gestatten. Direkt davor und danach beißen sie die Männchen weg. Die Rüden haben dagegen bereits Tage vor der Ovulation und auch danach noch Interesse an den Weibchen. Bei den Rothunden dieser Studie wurde dagegen kein beharrliches Verfolgen der Hündin durch den Alpharüden beobachtet. Allerdings befand sich im Rudel auch kein männlicher Konkurrent, so dass Hüteverhalten nicht nötig war.

Die zweite Hündin zeigte trotz Läufigkeit keinerlei Markierungsverhalten, so dass auch dies nicht zwingend an einen Östrus bzw. Präöstrus gekoppelt sein kann. Bei Haushündinnen nimmt die Rate der Urinabgaben im Präöstrus zu, viele Hündinnen beginnen statt in Hockstellung mit erhobenem Bein Urin abzugeben (Fogle 1993). Die zum Östrus führenden Hormone haben beim Haushund eindeutig Auswirkungen auf das Markierungsverhalten. Urin wird in anderer Stellung, häufiger und dafür in kleineren Mengen von der Hündin abgegeben.

Bei der subordinierten Rothündin müssen die dominanten Verhaltensweisen der Alphahündin inhibierend auf das Hormonsystem gewirkt haben, da selbst unter dem Einfluss von Hormonen, die Markierungsverhalten bei sonst nicht markierenden Haushündinnen auslösen können, ein Markierungsverhalten beim Rothund unterdrückt wird. Oder die zugrundeliegenden Mechanismen/Hormone unterscheiden sich zwischen Rothunden und Wölfen/bzw. Haushunden.

Gibt es jedoch eine verlängerte oder erneute Läufigkeit könnte dies bei der Alphahündin nach anfänglichen Misserfolg doch eine Trächtigkeit sichern. Nicht nur in dieser Studie wurden Paarungsaufforderungsverhalten und Kopulationen über Wochen beobachtet. Bei indischen Rothunden im Arignar Zoo wurde die Zeit zwischen der ersten und der letzten Kopulation in vier Reproduktionsraten protokolliert. Die resultierenden Zeiten lagen bei 14, 20, 35 und 39 Tagen (Paulraj et al. 1992). Ludwig (2001) gibt die Zeitdauer, in denen Kopulationen im Dresdener Rudel zu beobachten waren mit drei bis zehn Tagen an.

Auch weitere Hündinnen im Rudel könnten von einer verlängerten bzw. erneuten Läufigkeit profitieren. Die Vorteile einer leicht versetzten Geburt der Welpen eines rangniedrigen Weibchens könnten darin bestehen, dass ihre Welpen als Ersatz dienen könnten. Möglicherweise hat ein zweiter Wurf eine größere Überlebenschance, wenn der Wurf der Alphahündin aus irgendwelchen Gründen komplett versterben würde und sie dann vielleicht die Welpen der zweiten Hündin akzeptiert würde. Dadurch würde sie keinen Verlust an direkter Fitness erleiden (ihre eigenen Welpen wären bereits tot) sondern indirekte Fitness gewinnen.

In Münster wurde beobachtet, wie die Tochter ihren Vater zur Paarung aufforderte. Dies geschah kurz vor der Geburt der Welpen ihrer Mutter, die wahrscheinlich von der Tochter am Tag der Geburt getötet wurden.

Während ihrer Trächtigkeit versuchen die Alphahündinnen, möglichst viele Helfer zu gewinnen. Beschwichtigende Verhaltensweisen treten im gesamten Rudel häufiger auf als zuvor. In dieser Situation ist es möglicherweise für ein zweites Weibchen leichter, Zugang zu einem Rüden zu erlangen.

Wird ein weiteres Weibchen trächtig, kann die Alphahündin davon profitieren. Sie kann diesen Wurf töten und das laktierende Weibchen ab dem ersten Tag als Amme nutzen. Bei besonders guten Ernährungslagen stellt der zweite Wurf ggf. auch keine Konkurrenz dar und die Alphahündin gewinnt zusätzlich indirekte Fitness. Verschlechtert sich die Situation ist Infantizid nach wie vor für sie möglich. Er wäre jedoch nur adaptiv, wenn die Alphahündin ihre eigenen Welpen und die der anderen Hündinnen unterscheiden kann. In diesem Falle wäre ein zu großer Altersunterschied der Welpen der rangniedrigeren Hündin von Nachteil.

Bei Afrikanischen Wildhunden kommt meist nur dann ein Wurf eines subordinierten Weibchens auf, wenn die Alphahündin ihren Wurf verloren hat (Frame et al. 1979). Ansonsten tötet das dominante Weibchen einen Welpen nach dem anderen oder verhindert den Zugang des rangniedrigen Muttertieres zu ihren Jungen (Estes 1991). Dies gibt einen Hinweis auf die Bedeutung von weiteren Würfen als Ersatz. Bei besonders guter Ernährungslage ist die Konkurrenz um Nahrung bei zwei Würfen vermindert, was die Akzeptanz eines zweiten Wurfs durch die Alphahündin erhöhen sollte.

Auch beim Afrikanischen Wildhund sind die meisten Rudelmitglieder miteinander verwandt. Damit wird auch bei ihnen die Aufzucht des zweiten Wurfes (mit und ohne Verlust) des Wurfes des dominanten Weibchens für die Rudelmitglieder durch Gewinn an indirekter Fitness adaptiv.

Fazit der Polyöstrie:

Polyöstrie ist bei mehreren Caniden bekannt. Für den Rothund ist sie bisher nur in Menschenobhut (Schwerin und Dresden) nachgewiesen.

Ein um wenige Tage bis Wochen versetzter Wurf könnte eine Überlebenschance haben, wenn bis zum Zeitpunkt seiner Geburt der Wurf der Alphahündin verstarb. Ein Überleben ist auch dann wahrscheinlich, wenn äußere Bedingungen gut sind. Es hängt aber in jedem Fall von der Akzeptanz durch die Alphahündin ab. Ein unterlegenes Tier kann seine Jungen nicht vor Infantizid schützen.

Problematisch ist beim Rothund, dass Läufigkeiten schwer zu erkennen sind, da sonst typische Zeichen wie Ausfluss, geschwollene Vulva etc. nicht immer vorhanden sind. Da rangniedrige Weibchen nicht markieren, ist eine Detektion durch den Peak des Markierens, wie in Alphahündinnen zeigen, nicht möglich. Verhaltensparameter wie eigenes Beriechen/Belecken bzw. häufigeres Beriechen/Belecken durch Artgenossen können Hinweise geben. Für hormonelle Festlegungen des Östrus durch Urin- und Kotproben fehlen bisher bei Rothund die Grunddaten.

4.4 Die Aufzucht der Welpen: Betätigungsfeld für das gesamte Rudel

In einer entspannten, harmonischen Rudelsituation können sich alle Mitglieder auf die Aufzucht und die Versorgung der Jungtiere konzentrieren. Wie in der Hypothese angenommen, ging die Abtrennung der Alphatiere von der Paarungszeit über die Trächtigkeit auf ein Minimum während der Aufzucht zurück. Allerdings traten bereits in der Trächtigkeit und nicht während der Aufzucht die höchsten Raten an submissiven bis freundlichen Kontaktaufnahmen auf (siehe Diskussionskapitel 4.3). Dies spricht dafür, dass bis zur Geburt bereits eine friedliche Grundstimmung erreicht wurde und erreicht werden musste, um die Aufzucht optimal durchführen zu können.

4.4.1 Geburtsvorbereitung: das geht alle im Rudel an

Bei Rothunden wird die Tragzeit mit 63 bis 70 Tagen angegeben. Im Dresdener Rudel liegt die mittlere Tragzeit bei 65 Tagen (Ludwig 2004). In Moskau bei 60 bis 62 Tagen (Sosnovskii 1976). Die mittlere Trächtigkeitsdauer von drei Würfen lag bei 63 Tagen (Paulraj et al. 1992).

In dieser Zeit muss sich das Rudel auf die Aufzucht einstimmen und geeignete Bedingungen dafür schaffen, indem beispielsweise Höhlen gegraben werden.

Für das erfolgreiche Aufwachsen der Welpen ist beim Rothund die Mitwirkung der Helfer sehr wichtig. Da beide Geschlechter Hilfe leisten können, sollte besonders zur Trächtigkeitsphase das Rudel harmonisch zusammenwirken und Spannungen abbauen.

Dies wurde in dieser Studie bestätigt.

Durch die Möglichkeit des Allosäugens ist eine Einstimmung besonders der Rothündinnen auf die Geburt und Welpenfürsorge wichtig, auch wenn meist nur die Alphahündin trächtig wird.

Möglicherweise kommen alle weiteren adulten Hündinnen, die selbst nicht tragend sind, parallel zur Trächtigkeit der Alphahündin immer mehr in „Fürsorgestimmung“. (Weibchen, die tragend sind und später durch Infantizid ihren Wurf verlieren, sind hormonell durch die Trächtigkeit auf die Aufzucht eingestimmt).

So war bei beiden Weibchen in Schwerin jeweils zur Trächtigkeitsphase nicht nur das Futterbettelverhalten am häufigsten, es trat auch wieder verstärkt in seiner ursprünglichen Funktion zum Nahrungserwerb auf. Und dies in beiden Jahren auch bei der zweiten Hündin, die nicht tragend war und deshalb keinen erhöhten Nährstoffbedarf haben sollte.

Bei manchen Haushündinnen beginnt bereits zur Läufigkeit eine Zunahme der Nahrungsaufnahme (eigenen Beobachtungen). Der Bedarf steigt weiter bei Trächtigkeit und auch bei scheinträchtigen Haushündinnen. Offensichtlich lösten Hormone den gesteigerten Nährstoffbedarf auch dann aus, wenn sich keine Foeten entwickeln. Beim Rothund liegen wohl ähnliche Verhältnisse zugrunde. Dies kann jedoch nicht mit der Laktation (beim Allosäugen) in Verbindung stehen, denn die zweite Hündin entwickelte erst nach dem Kontakt mit Welpen überhaupt ein Gesäuge und begann dann die Milchproduktion. Ihr erhöhter Energiebedarf speziell für die Milchproduktion setzte damit eindeutig erst nach Geburt der Welpen ein.

Vielleicht tragen Geruchstoffe im Urin der trächtigen Hündin dazu bei, dass weitere Weibchen in „Aufzuchtstimmung“ geraten. Denkbar wären dabei Abbauprodukte von

Progesteron und Östradiol. Beim Mähnenwolf sind die Progesteronwerte im Kot während einer Trächtigkeit ab dem Östrus erhöht, allerdings nur dann, wenn eine echte Gravidität und keine Scheinschwangerschaft vorliegt (Velloso in Rodden et al. 1996).

Allgemein sind weibliche Tiere schon als Embryo durch ein Unterbleiben eines Testosteronschubes, wie er in männlichen Föten einsetzt, schon vor ihrer Geburt „verweiblicht“. Derartige weibliche Tiere sind später selbst im nicht geschlechtsreifen Zustand in der Lage, mütterliches Verhalten zu zeigen. Östrogene spielen dabei eine wichtige Rolle. So zeigen nicht geschlechtsreife Rattenweibchen Brutpflegeverhalten wie Beschützen oder Eintragen, wenn sie wiederholt taktile und akustischen Kontakt zu fremden neugeborenen Rattenbabies hatten. Wurden diese Weibchen vor ihrer Geschlechtsreife kastriert, so zeigten sie das Verhalten sehr viel seltener. Durch Östrogengaben wurde der Effekt wieder aufgehoben und mütterliches Verhalten wie bei Weibchen mit intakten Ovarien gezeigt (Penzlin 1996). Auch wenn für Rothunde keine derartigen Studien vorliegen, zeigt sich, dass besonders Rothundweibchen – geschlechtsreife wie auch Jährlinge – Welpenfürsorge leisteten, die viel mit Körperkontakt zu Welpen einhergingen. Damit ist eine taktile und geruchliche Signaltransduktion von den Welpen zu diesen Wildhunden möglich.

Allgemeines Bewachen außerhalb der Höhle sowie Futterzutragen wurde dagegen häufig von Rüden gezeigt.

Höhlenbau

Viele Rothunde nutzen als Wurfgelegenheiten im Freiland Felsspalten, und Felsüberhänge (Blandford 1888). Auch fertige Höhlen von anderen Tieren z. B. von Hyänen und Stachelschweinen werden genommen oder sie graben selbst eigene Wurfgelegenheiten. (Davidar 1974, Johnsingh 1982). Teilweise werden mehrere Kessel gegraben (Davidar 1974) und durch ein Gangsystem verbunden. Eine Höhle kann zudem mehrere Eingänge aufweisen (Inverarity 1900, Johnsingh 1982, Fox 1984, eigene Beobachtung in dieser Studie).

In Südindien wurden viele Höhlen in der Nähe von Wasser (Quellen oder Flüssen) angetroffen. Viele benutzte Baue lagen an Stellen, die den Rothunden einen guten Überblick über die Umgebung gestatteten (Davidar 1974, Johnsingh 1982, Fox 1984).

Burton (1941) berichtet von einer Stelle, an der mehrere Höhlen dicht beieinander lagen, was er als „Rothund Nursery“ bezeichnete. Auch Fox (1984) fand an mehreren Stellen beieinander liegende Höhlen.

Bei Rothunden im Zoo werden fertige Kisten, Unterstände und künstliche Höhlen angenommen. Dies ist in verschiedenen Einrichtungen wie Schwerin, Madeburg, Dresden, Münster, Hodenhagen und Moskau der Fall. Zusätzlich graben die Rothunde jedoch auch eigene Erdhöhlen wie in Schwerin aber auch in Hodenhagen. Wahrscheinlich spielt die Eignung bzw. Bodenbeschaffenheit eine Rolle. Allgemein sollten mehrere Wurfgelegenheiten angeboten werden, da Rothunde gerne die Höhle nach einiger Zeit wechseln und mit den Welpen umziehen.

Im Studienrudel in Schwerin wurde eine Naturhöhle vom Rüden sechs Tage nach der Geburt der ersten Welpen (die in einer künstlichen Höhle stattfand) begonnen. Die zweite Hündin half beim Ausheben. Diese Naturhöhle wurde im nächsten Jahr bereits am Ende der Paarungszeit vom Rüden erweitert und mit einem zweiten Eingang versehen. Erst genau einen Monat später nahmen alle drei Rothunde die Grabtätigkeit dort wieder auf. Bis zur Geburt vergingen dann noch mehr als drei Wochen. Die Besiedelung fand erst mit

den 14 Tage alten Welpen statt. Auffallend ist, dass diese Höhle in allen drei Jahren jeweils nur wenige Wochen vor der Geburt von allen drei Tieren inspiziert wurde und sie nur während der Aufzucht genutzt wird. Das Jahr über schlafen die Rudelmitglieder nachts immer in einer künstlich angelegten Höhle.

Allgemein wird die Höhle jedoch schon weit vor der Geburt ausgesucht, erweitert aber nicht genutzt. Auch in Münster wurden die Höhlen und Wurflager teils vier Monate vor der Geburt (also in der Vorpaarungszeit) erweitert und bearbeitet (Fels 2004).

Besonders der Rüde grub intensiv in Schwerin. Er muss ebenfalls von der Trächtigkeit der Hündin „wissen“. Wahrscheinlich erfolgt dies über Duftstoffe im Urin der trächtigen Hündin. In dieser Studie zeigte sich, dass am häufigsten während der Trächtigkeit ein Auflecken von Urin vom Boden stattfand. Dabei wurde meist der Urin der beiden Weibchen aufgenommen. Der Rüde zeigte das Verhalten in beiden Jahren am häufigsten, wobei er von seiner Partnerin nur wenig öfter Urin aufleckte.

Auch im Freiland werden Höhlen vor der Geburt inspiziert (Johnsingh 1982). Derartiges Verhalten ist auch von Wölfen (Mech 1970) und Afrikanischen Wildhunden bekannt (van Lawick in Johnsingh 1982).

Liegemulden

Liegemulden wurden dagegen erst am Tag der Geburt direkt vor oder neben der Wurfhöhle sowohl vom Rüden als auch der zweiten Hündin angelegt. Obwohl dies ebenfalls mit Grabverhalten einhergeht, wurde es erst durch die Geburt getriggert und nicht schon Tage zuvor. Diesem Grabverhalten liegen damit andere Mechanismen zugrunde. Manche Mulden wurden so tief ausgeschachtet, dass nur noch der Kopf herausragte. Darin lagen der Rüde und die zweite Hündin tagelang und bewachten die Höhle mit dem Muttertier und den Jungen. Sie waren dabei fast völlig inaktiv den ganzen Tag über. Später erweiterte das Muttertier bereits angelegte Mulden während sie mit Welpen darin lag.

Die Mulden wurden Jahr für Jahr erneut genutzt. Später ruhten in ihnen die Welpen auch allein. Sie gruben sich zudem eigenen Liegemulden.

Auch in Magdeburg graben die Rudelmitglieder in Höhlennähe Liegemulden, in denen sie dann Wache halten und sich später mit den Welpen darin aufhalten (Oppermann, pers. Mitteilung).

Auch Wölfe scharren Liegemulden, in denen sie ruhen. Ein Zusammenhang mit der Aufzucht wird von den Autoren allerdings nicht erwähnt (Senglaub 1978, Freund 1999).

Locken von Adulttieren zur Höhle als Einstimmung vor der Geburt

Schon vor der Geburt gewöhnte die Alphahündin die Rudelmitglieder daran, ihr Nahrung abgeben zu müssen. Sie lockte auch gezielt durch glockenlautähnliches Winseln den Rüden und ihre Schwester zu sich.

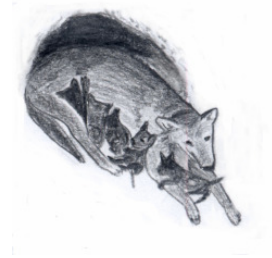
Auch in Dresden begann die hochträchtige Hündin ein bis zwei Wochen vor der zweiten Geburt diese „huh-“, „Laute zu äußern, mit denen sie die Rudelmitglieder bzw. ihren Partner in die zukünftige Geburtshöhle lockte (Ludwig 2001).

Dieses Verhalten wird auch von anderen Caniden gezeigt.

Bereits zu Beginn der Trächtigkeit verhält sich die Goldschakalfähe submissiv gegenüber ihrem Partner, der ihr dann Fleisch vorwürgt. Er wird damit früh auf das Versorgen von ihr und den Welpen eingestimmt (Estes 1991).

Auch beim Krabbenfresser, Mähnenwolf und beim Waldhund wechselte die Dominanz des einen Partners über den anderen im Jahresverlauf in Zusammenhang mit dem Reproduktionszyklus (Porton in Biben 1983).

4.4.2 Geburt und die ersten Tage danach



Alle drei Geburten fanden in Schwerin im Zeitraum vom 1. bis 10. April statt. Zwei Geburten fanden am späten Nachmittag bis in die Nacht hinein statt, eine vom Vormittag bis zum Abend.

Bei der ersten Geburt war die Hündin sehr viel unruhiger als bei der dritten.

Die Wehen kamen schubweise, direkt vor einer Geburt wurden sie nicht zwangsläufig immer stärker. Sie kamen meist jedoch in kürzeren Abständen. Es waren auch nicht immer Presswehen vor dem Austreiben zu sehen. Zwischen den Wehenwellen ruhte die Hündin viel.

Die Geburtsabstände von wenigen Minuten bis mehreren Stunden wurden auch bei anderen Caniden schon beobachtet. Beim Mähnenwolf lagen die Geburtsabstände zwischen den Welpen bei einer bis vier Stunden (Bartmann und Nordhoff 1984), beim Waldhund zwischen einer halben und zweieinhalb Stunden (Drüwa 1977).

Werden multiple Junge geboren, beginnt die Mutter manchmal erst nach der Geburt des letzten zu säugen (Baker 1994). Dies trat möglicherweise auf die Geburt 2004 zu. Eindeutiges Trinken fand ab dem fünften Welpen statt.

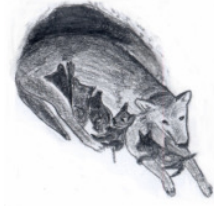
Die Rothündin leistete teils Geburtshilfe, indem sie den Welpen aus der Vulva zog. Sie entfernte auch die Hüllenreste und nabelte die Welpen ab. Direkt nach der Geburt erfolgte das Trockenlecken. Weiteres intensives Belecken trat allerdings erst nach der Geburt aller Welpen auf. Die Geburten zogen sich dabei über Stunden bzw. den ganzen Tag hin. Ein Schieben zum Gesäuge konnte nicht beobachtet werden. Allerdings legte sie sich nach den ersten Tagen bei der ersten Geburt und sofort bei den weiteren Geburten sorgfältig zu den Welpen so ab, dass die Jungen zwischen ihren Beinen am Bauch zu liegen kamen. Auch das Ablegen auf einen Welpen kam mit der Erfahrung seltener vor. Anders als bei der ersten Geburt zog sie die Welpen nicht mehr von ihrem Gesäuge fort. Offensichtlich empfand sie das erste Säugen an ihren Zitzen als beunruhigend, da sie jeweils sofort den Welpen von dort fortholte. Er konnte erstmals trinken, als sie fest eingeschlafen war. Das Lecken ihrer Jungen lief in zwei verschiedenen Mustern ab. Entweder sie arbeitete sich von Welpen zu Welpen voran, wobei diese an ihrem Gesäuge lagen bzw. tranken. Oder sie holte einen mit dem Fang zu sich zwischen die Vorderbeine und leckte ihn dann. Der Welpen kroch fort und sie holte den nächsten und legte ihn zwischen ihre Vorderpfoten zum Säubern ab.

Auch bei anderen Caniden ist vereinzelt die Anwesenheit des Vatertieres bei oder ab der Geburt genannt. Beim Waldhund leistete das Vatertier Geburtshilfe, indem er den Welpen aus der Vulva zog. Das Vatertier blieb auch meist beim Welpen als das Muttertier unruhig bei den folgenden Wehen im Gehege umherlief (Stein 1992). Bei den Geburten war jeweils neben dem Vatertier auch ein bestimmter männlicher Junghund dabei. Dieser hatte auch den höchsten Anteil am Belecken des Muttertieres während der Geburt und der gezielten Welpentransporte. Auch die folgenden Tage, als das Weibchen in der Wurfkiste bei den Jungen blieb, trugen das Vatertier und ein Jungrüde ihr Futter zu (Stein 1992).

Auch beim Mähnenwolf kann der Rüde von der Fähe bei der Geburt in der Höhle geduldet werden (Bartmann und Nordhoff 1984).

Beim Krabbenfresser duldet das Weibchen die Anwesenheit des Rüden in der Höhle ab der Geburt (Brady 1978). Das Muttertier verlässt die ersten zwei bis drei Tage die Höhle nur kurz. Im Moskauer Zoo verließ die Rothündin erst am zweiten Tag nach der Geburt die Höhle (Sosnovskii 1967). Im Freiland blieb das Muttertier fast konstant bei der Höhle bzw. den Rothundwelpen bis sie ca. acht Wochen alt waren (Johnsingh 1982).

Allgemein erfuhren bei beiden beobachteten Geburten alle Welpen direkt nach ihrer Geburt intensive Fürsorge durch Belecken. Danach wurde vor allem auf aktive Welpen reagiert bzw. auf Lautäußerungen von ihnen. Leblose Welpen wurden kaum beachtet und fast völlig ignoriert. Wer nicht aus eigener Kraft zum Gesäuge kam, wurde liegengelassen. Auch die 2002 bei der ersten Geburtsnacht anwesenden Rudelmitglieder wandten ihre Aufmerksamkeit fast ganz dem einen lebhaften Welpen zu. Offensichtlich wurden in beiden Geburtsjahren (2002 und 2004) damit lebensschwache Welpen „aussortiert“: sie bleiben liegen und werden danach vom Rüden und seltener der zweiten Hündin aus der Höhle entfernt.



Wurfhygiene

Der Fürsorgetrieb der Muttertiere geht bereits am Tag der Geburt so weit, dass tote Welpen, die der Rüde aus der Höhle holte, wieder vom Muttertier eingetragen und geschützt werden. Allerdings war bei zwei Geburten das Muttertier nicht in der Lage, die Wurfhygiene des Rüden zu verhindern. Er wartete einfach ab, sobald sie das Lager verlassen hatte und holte tote und lebensschwache Welpen hinaus.

Eine tatsächliche Tötung durch den Rüden oder die zweite Hündin konnte nicht beobachtet werden. Es ist allerdings 2004 nicht sicher, dass nicht doch außerhalb der Höhle eine Tötung der Welpen stattfand. Sie wurden mehrfach raus und reingetragen und waren dabei schlaff, teils eindeutig tot. Verletzungen wurden nicht gesehen. Sie wurden auch außerhalb des Kamerabereiches abgelegt. Vielleicht verstarben sie beim Transport, vielleicht aber auch am Boden liegend im Stroh.

2002 wurden jedoch die eindeutig seit mehreren Stunden toten beiden Welpen am Morgen vom Rüden und der zweiten Hündin aufgefressen. Das Muttertier hatte einen davon bereits nachts halb gefressen, nachdem er eindeutig tot war. Der dritte an einer Infektion verstorbene sechs Wochen alte Welpen wurde ebenfalls verzehrt, als er einen halben Tag tot war. Ein Verletzen oder Fressen eines lebenden Welpen wurde nie beobachtet.

Auch bei anderen Caniden werden gestorbene Welpen verzehrt.

Nach dem Tod von einem Teil der Welpen durch starke Regenfälle fraß die Afrikanische Wildhündin die toten Welpen auf (Schaller 1978). Die anderen Welpen trug sie zu einer neuen Höhle. Auch beim Wolf sterben einige Welpen bereits bei der Geburt. Das Muttertier frisst tot geborene und später verstorbene Welpen auf (Zimen 2000).

Die Mähnenwölfin fraß einen kurz nach der Geburt verstorbenen Welpen erst, nachdem er einen Tag tot war (Bartmann und Nordhoff 1984).

Fazit:

Mit jeder Geburt wurde die Alphahündin ruhiger. Sie verließ seltener die Welpen, legte sich gezielt zu ihnen ab. Nur bei der ersten Geburt lies sie Geburtshilfe durch Rudelmitglieder zu.

Die Entfernung von toten Welpen wurde hauptsächlich vom Rüden und seltener von der zweiten Hündin übernommen. Bevorzugt wurden tote oder lebensschwache Neugeborene noch innerhalb der ersten 24 Stunden von ihnen aus dem Wurflager entfernt.

Möglicherweise sind Berichte, dass Rüden ihre Jungen tot beißen, Fehlinterpretationen der Wurfhygiene. Weitere Untersuchungen, wenn Welpen angefressen aufgefunden werden, zur wirklichen Todesursache wären dringend notwendig.

Zugang zu den Welpen für Rudelmitglieder in Abhängigkeit von der Erfahrung des Muttertieres ?

Im ersten und zweiten Jahr versuchte der Rüde jeweils bei einem Wimmern der Welpen am Tag der Geburt und bereits während der Geburt die Höhle zu betreten. Er wurde von der zweiten Hündin zunächst daran gehindert, was im ersten Jahr 2002 nicht vollständig gelang. So war er bei der Geburt des dritten Welpen 2002 dann anwesend. 2003 wurde er dagegen erfolgreich außen von der zweiten Hündin abgefangen und am Betreten der Höhle gehindert. Ihr Schutzverhalten war in diesem Jahr voll ausgebildet, obwohl sie selbst noch keinen Zugang zu den Welpen gehabt hatte, die gerade erst geboren wurden. (Im dem Jahr hatte sie auch keinen Zutritt bei der laufenden Geburt: Beide Weibchen waren besser in der Lage Zutritt zu verwehren). 2004 betrat der Rüde den Gang verzichtete aber ohne Gegenwehr der Gebärenden darauf, das Wurflager selbst zu betreten.

Beim Haushund löst der Geruch von Welpen Fürsorgeverhalten aus. Bei Hündinnen hat dabei das Hormon Prolaktin, das von der Hirnanhangsdrüse ausgeschieden wird, eine zentrale Rolle. Wie Töne sind Gerüche auch außerhalb der Höhle wahrnehmbar und können so auf draußen liegende Tiere Einfluss nehmen.

Die Rothunde der Studie (Rüde und zweite Hündin) lagen tagelang nach der Geburt der Welpen in unmittelbarer Nähe zur Höhle bzw. zum Eingang. Sie hielten dabei auch Lautkontakt und antworteten winselnd auf Wimmertöne der Welpen.

Die Jährlinge hielten sich 2004 auch in der Umgebung der Höhle auf, aber nicht so nah wie die Adulttiere.

Auch andere Canidenrüden liegen ab dem Tag der Geburt Wache am Eingang.

Beim Wolf ist es der Alpharüde (Freund 1999, Zimen 2000), ebenso beim Waldhund (Druwa 1977), auch der Krabbenfresserrüde hält Wache (Brady 1978).

Somit werden auch andere Rudelmitglieder auf die Aufzucht eingestimmt, auch wenn sie noch keinen Zugang zu den Welpen haben. Dies ist wichtig für den Zeitpunkt, wenn die Welpen die Höhle verlassen und erstmals auf die Rudelmitglieder treffen, die nicht in die Höhle durften bzw. gingen.

Fazit:

Die ersten Tage ließ das Muttertier nur selten Rudelmitglieder zu den Welpen hinein.

Dabei hatte der Rüde in allen Jahren leichteren Zutritt, während er der zweiten Hündin die ersten Tage aktiv verwehrt wurde. Dies dient möglicherweise zunächst einer Infantizidverhinderung. Die Hündin durfte dann aber nach wenigen Taten auch allein zu den Welpen, ohne dass das Muttertier dabei gewesen wäre. Wie oder ob das Muttertier eine Infantizidgefahr abschätzt, ist völlig unklar.

Jährlingen war der Aufenthalt in der Höhle bei den Welpen nicht gestattet.

Insgesamt war das Rudel nach jeder Geburt die erste Woche fast völlig inaktiv und ruht.

4.4.3 Infantizid: nachgeburtliche

Reproduktionskontrolle durch Alphaweibchen?

Infantizid tritt im Tierreich bei beiden Geschlechtern auf. So können Säugermännchen, die eine Vormachtstellung neu eingenommen haben, den Nachwuchs des Vorgängers töten damit die Haremsweibchen wieder schneller brünstig werden. Dabei sind ältere Jungtiere geschützt, wenn sie schon relativ alt, entwöhnt und weitgehend unabhängig sind. Dann bringt das Töten derselben (durch neue Männchen) keine schnellere Brünstigkeit des Muttertieres. Bei vielen Säugern verhindert das Säugen eine erneute Ovulation. Das Töten von Säuglingen führt dann bei polyöstrischen Arten zu einer Wiederaufnahme des Ovulationszyklus. Dies ist z. B. bei Löwen der Fall.

Es gibt jedoch auch unter Weibchen sozial lebender Arten Infantizid. Dies ist bei den Caniden z. B. beim Wolf, Afrikanischen Wildhund und beim Rothund der Fall. Es wird sowohl von Alphahündinnen als auch seltener von rangniedrigen Weibchen gezeigt.

Für die Geschlechter der Alphantiere ergeben sich unterschiedliche Kosten, wenn ein anderes Weibchen (zusätzlich) wirft.

Ein Alphaweibchen hat dabei mehr zu verlieren als ein Alpharüde. Rüden streiten um Kopulationsmöglichkeiten, da sie aber untereinander verwandt sind, haben sie von jeder erfolgreichen Aufzucht etwas. Deckt der Alpharüde zwei Weibchen, erhöht er zudem seine Fitness, wenn beide Würfe aufkommen. Auch ist es möglich, dass mehrere Rüden Väter des Wurfs sind, so dass potentiell mehrere Rüden bereit sind in die Aufzucht zu investieren. Anders die Alphahündin, sie gewinnt durch Verpaarung mit mehreren Rüden nicht mehr Welpen, sondern höchstens mehr Helfer.

Kommt es zu zwei Würfen, verteilt sich das Investment auf beide Welpengruppen, so dass möglicherweise kein Welpen durchkommt. Da meist das subordinierte Weibchen zeitlich nach der Alphahündin wirft, ist das gesamte Rudel zudem länger an die Höhle gebunden. Dies wirkt sich beispielsweise beim Afrikanischen Wildhund nachteilig aus, da das Rudel nomadisch leben muss, da die Beutedichte gering ist und die Beutetiere auf einem Gebiet weit verstreut sind (Frame et al. 1979).

Zugangsbeschränkung als Infantizidverhinderung?

In allen Jahren hatte der Rothundrüde bevorzugt Zugang zur Höhle mit den Welpen.

Dies ist auch beim Wölfen der Fall. Am Anfang lässt die Wölfin meist nur ihren Partner zu den Welpen (Zimen 2000).

Von Seiten des Alpharüden aus ist kein Infantizid beim Rothund zu erwarten. Trotzdem fiel er auf, da er im ersten Jahr permanent und im zweiten Jahr ebenfalls noch häufig Welpen aus der Höhle hinaus ins Freie trug. Zu dem Zeitpunkt waren sie teils noch blind und völlig hilflos. Das Muttertier holte den Welpen jeweils sofort wieder, hinderte den Rüden jedoch weder am Betreten der Höhle noch am Wegtragen eines Jungtieres. Sie war nicht in der Lage allein, z. B. durch Dominanz, den Rüden am Betreten der Höhle zu hindern. Somit sind selbst ranghohe Weibchen nicht gegen potentiellen Infantizid gefeit.

Dies zeigt aber auch deutlich, dass rangniedrige Weibchen erst recht nicht ihren Wurf vor Infantizid mittels permanenten Bewachens schützen können. Sie müssen irgendwann die Höhle verlassen, da sie kaum Nahrung zugetragen bekommen.

Auch wenn im Studienrudel in Schwerin kein Infantizid durch das rangniedrigere Weibchen beobachtet wurde, können einzelnen Verhaltensweisen des Muttertieres möglicherweise einem Infantizid entgegenwirken. Um derartiges Verhalten rangniedriger Weibchen zu verhindern, sollten Muttertiere diesen möglichst nicht von Anfang an einen Zugang gewährend. Diese kann allmählich unter Aufsicht geschehen, bis ggf. das zweite Weibchen ebenfalls in Fürsorgestimmung oder Laktation versetzt ist. Andererseits entlastet

Allosäugen und Welpenfürsorgeverhalten von Helfern das Muttertier spürbar. Daraus ergibt sich, dass der Zugang so früh als möglich gewährt werden sollte.

Der Zeitpunkt, ab wann tatsächlich Helfer in den Bau gelassen werden, hängt möglicherweise mit der Erfahrung der Mutter zusammen. Bei der Erstgeburt, durften die Rudelmitglieder zur Geburt und ab dem ersten Tag in die Höhle. Das Muttertier war sehr nervös und verließ bei der geringsten Störung den Bau. Im Jahr darauf wurden der Rüde und die zweite Hündin erst sehr viel später geduldet. Bei der dritten Aufzucht wurde zunächst dem Rüden, dann der zweiten Hündin Einlass gewährt bzw. sie mit den Welpen alleingelassen. Den Jährlingen wurde jedoch allein kein Zutritt gewährt. Sie hatten erst Kontakt, als die Welpen die Höhle verließen. Offensichtlich konnte das Muttertier (und auch die zweite Hündin) hilfreiche Helfer, die Futter bzw. Milch liefern, von unerfahrenen Helfern unterscheiden. Bei letzteren wäre auch die Gefahr der unbeabsichtigten Schädigung z. B. durch Verletzung der Welpen gegeben. Wie in dieser Studie gezeigt, muss das Trageverhalten mit dem richtigen Griff gelernt werden. Verletzungen, die durch falsches oder zu festes Zubeißen den Welpen zugefügt werden, sind in zoologischen Gärten eine der Haupttodesursachen.

Ggf. erlaubt allgemein ein Muttertier bei potenzieller Infantizidgefahr zunächst keinen engen Kontakt zu den Jungen. Beim Zutragen von Nahrung zum Muttertier oder beim Bewachen der Höhlen bekommen die Helfer häufig zu Beginn keinen Zugang zu den Welpen. So wird das Fleisch beim Afrikanischen Wildhund oft außerhalb der Wurfhöhle vorgewürgt und dort vom Muttertier gefressen.

Dies könnte bei Sippen, in denen Infantizid auftritt, die Überlebensrate der Welpen erhöhen. Bei vielen Arten gibt es eine Altersgruppe, die besonders gefährdet ist.

So tritt Kindstötung bei Wildhunden meist in einem sehr frühen Stadium auf. Dies ist adaptiv, weil noch wenig Fürsorge geleistet wurde. Die weitere Fürsorge konzentriert sich dann auf den verbleibenden Wurf (der Alphahündin).

In dieser Studie ließ die Gebärende nur im ersten Jahr ihre Schwester mit in die Höhle. Sie griff sie dabei an war aber nicht in der Lage sie zu vertreiben. Ab dem zweiten Reproduktionsjahr verbannte sie die rangniedrige Hündin am Tag der Geburt aus dem Bau. Die neugeborenen Welpen übten eine starke Anziehung auf die zweite Hündin aus. Sie betrat das Wurflager aber nur, wenn das Muttertier draußen war. Sie wurde jeweils sofort und massiv angegriffen und vertrieben. (Einmal nahm sie dabei einen eindeutig toten Welpen mit raus). 2002 durfte die zweite Hündin erstmals am sechsten Tag mehrere Minuten zu den Welpen in Anwesenheit der drohenden Mutter. Ab dem siebten Lebenstag durfte sie jedoch den gesamten Nachmittag allein beim Welpen verbringen. Ab da wechselten sich beide Weibchen beim Hüten tags ab. (Nachts hatte sie kaum Zutritt). In den beiden folgenden Jahren hatte die zweite Hündin jeweils ab dem fünften Tag Zugang zu den Welpen. Ab da war sie auch nachts zusammen mit dem Muttertier oder nur ein Weibchen allein mit den Welpen im Bau. Alle Adulttiere zeigten in Schwerin jedoch auch während der Aufzucht Imponieren gegenüber den Jährlingen. Zunächst wurden sie so am Betreten der Höhle gehindert. Dies steht im krassen Gegensatz zum sonst so submissiven Verhalten des Muttertieres gegenüber ihrem Partner und der zweiten Hündin. Kein Jährling wagte sich die erste Woche in die Höhle.

Das Vatertier dagegen stellt beim Rothund keine Infantizidgefahr für die Welpen dar. So wurde in der vorliegenden Studie vom Rüden das Fleisch bereits am Tag der Geburt bis in die Höhle zum Muttertier getragen. Dieses wurde von ihr zugelassen und er wurde auch nicht aggressiv vertrieben. Im ersten Reproduktionsjahr durfte der Rüde ab dem fünften Tag mit der Hündin nachts in der Höhle schlafen. Auch in Münster durfte das Vatertier bisher jedes Jahr wenige Tage nach der Geburt zu den Welpen und wurde vom Muttertier friedlich geduldet (Fels und Encke, persönliche Mitteilung).

Auch bei Wölfen lässt das Muttertier meist nur ihren Partner zu den Welpen (Zimen 2000).

Infantizid zur Gewinnung von weiteren „Milchquellen“ ?

Viele Weibchen, die ihre Jungen durch Infantizid verloren haben, helfen dann dem Alphaweibchen bei der Aufzucht ihrer Welpen.

Über Infantizid im Freiland bei Rothunden liegen keinerlei Daten vor.

Kindstötungen durch Weibchen sind beim Rothund in zoologischen Gärten in Einzelfällen beobachtet worden. So wurde Infantizid durch die Alphahündin am Wurf von rangniedrigen Weibchen im Dresdener Rudel bereits mehrfach verzeichnet (Ludwig, persönliche Mitteilung). Diese, nun welpenlosen, Weibchen halfen anschließend, den Wurf der Alphahündin aufzuziehen.

Die Anwesenheit von mehreren laktierenden Rothündinnen dagegen muss nicht auf multiple Würfe hinweisen, da nachweislich (diese Studie) auch Weibchen laktieren, die nicht geworfen haben.

In sechs Fällen, in denen eine rangniedrigere Afrikanische Wildhündin warf, überlebte insgesamt nur ein Wurf von ihr. Das dominante Weibchen verhindert das Füttern und die Fürsorge dieser Würfe. Auch wurde Infantizid durch Alphaweibchen an den konkurrierenden zweiten Wurf beobachtet (Van Lawick und Van Lawick- Goodall 1970 in Estes 1991).

Bei Rotfüchsen werfen ebenfalls gelegentlich mehrere Weibchen. Es ist Kindstötung möglich. So gebar eine Fähe, die während der Paarungszeit den dominanten Status über die ehemals dominante Altfähe erlangt hatte, zwei Wochen vor der nun subordinierten Fähe. Die unterlegene trug ihre Welpen unruhig hin und her und schleppte sie durchs Gehege, sobald sich die dominante Fähe näherte. Nach dem - durch sie selbst verursachten - Tod ihrer Welpen säugte sie den Wurf der dominanten Füchsin (Macdonald 1979).

Beim Dingo (*Canis familiaris dingo*) gibt es ebenfalls Infantizid. Leben Dingos in Rudeln mit mehreren Weibchen werden alle trächtig. Die dominante Hündin tötet jedoch alle anderen Würfe außer ihrem eigenen. Dies auch dann, wenn sie mit den anderen Welpen verwandt ist (Corbett 1988). In einer Studie wurden die Welpen der Tochter zehn Tage nach denen der Mutter geboren. Das Muttertier zog mit ihren Welpen zu ihrer Tochter ein. Beide Weibchen säugten beide Würfe. In den folgenden Tagen wurden die Welpen der Tochter immer schwächer und im Alter von vier Wochen von der Mutter getötet und von ihr und ihren eigenen Welpen gefressen. Die jüngeren Welpen waren offensichtlich nicht in der Lage, mit den älteren um Milch zu konkurrieren und die Tochter konnte ihren Wurf nicht schützen. Im Jahr darauf war diese Tochter drei Tage nach ihrer Mutter. Diese zog wiederum sofort in die Höhle mit ihrem eigenen Wurf und tötete die Welpen ihrer Tochter ohne deren Gegenwehr. Ihre Tochter säugte dann den mütterlichen Wurf mit. Ebenso eine weitere Tochter, die eine Woche später warf und deren Welpen sofort von ihrer Mutter getötet und gefressen wurden. Auch diese, nun welpenlose, Tochter säugte dann den Wurf ihrer Mutter. Alle drei laktierenden Weibchen verteidigten dann den Wurf gegen alle anderen weiblichen und männlichen Rudelmitglieder.

Fazit:

Durch Infantizid können Weibchen eindeutig Ammen für ihre Welpen zwangsweise rekrutieren. Infantizid wird meist von der Alphahündin durchgeführt. Ein subordiniertes Weibchen ist nicht in der Lage, ihren Wurf davor zu schützen.

Vom Vatertier geht keine Infantizidgefahr aus. Er durfte entsprechend als erster zu den Welpen. Unerfahrenen Jährlingen wurde dagegen der Zutritt in die Höhle verwehrt.

4.4.4 Allosäugen:

Direktes Investment durch Weibchen



Allosäugen ist nicht an eine Geburt gebunden. Auch nicht trächtige Weibchen können lactieren. Für Rothunde ist dies in der vorliegenden Studie weltweit erstmals belegt. Nachgewiesen ist es auch bei Zwergmangusten und Erdmännchen (König 1997). Säugen mehrere Weibchen, die geworfen haben, gemeinsam alle Jungen, so bevorzugen sie häufig ihre eigenen. Sie säugen sie länger und häufiger als fremde Nachkommen (König 1997).

Mit zunehmender Jungtierzahl steigt die Milchleistung des Muttertieres. Dies geht jedoch nur bis zu einer gewissen Grenze. Bei sehr großen Würfen erhalten ggf. deshalb nicht alle Welpen gleich viel Milch. Die erhaltene Milchmenge hat über den Energiegehalt Auswirkung auf das Gewicht der Welpen beim Absetzen. Sie könnte entscheidend für das Überleben sein und sich auch auf das Dominanzverhalten der Jungen auswirken, wenn ein höheres Absetzgewicht die Chancen auf eine ranghohe Stellung unter den Wurfgeschwistern bedingt.

Säugen mehrere Muttertiere alle Jungen gemeinsam, bedeutet dies vor allem in Gruppen mit solitärer Jagdweise, dass je ein Muttertier auf Nahrungssuche gehen kann und in der Zeit ihre Jungen versorgt (gefüttert, gewärmt und beschützt) sind. Dies gilt reziprok für alle lactierenden Weibchen, die geworfen haben.

Das Säugen nicht nur der eigenen sondern auch fremder Jungen, ist besonders dann anzutreffen, wenn die Weibchen nahe miteinander verwandt sind (König 1997).

Die Laktation besonders bei großen Würfen entzieht den Weibchen viel Energie. Besonders wenn ein lactierendes Weibchen nur fremde Junge säugt und selbst keinen Nachwuchs hat, ist für sie das Kosten-Nutzen-Verhältnis ungünstiger als für das Muttertier. Bei im Rudel lebenden Tieren kommt hinzu, dass die Helfer auch noch Fleisch an Mutter und Welpen abgeben müssen (letztere trinken noch eine Zeitlang, während sie schon Fleisch fressen). Spätestens zum Zeitpunkt, an dem die Welpen feste Kost zu sich nehmen, sollten die lactierenden Helfer ihr Investment zurücknehmen. Denn durch Laktation und gleichzeitiger Abgabe von Fleisch würden sie ihre eigene Kondition und damit die Chance einer eigenen, späteren Reproduktion weiter verschlechtern.

Durch ähnliche Hormonkaskaden wie bei trächtigen Weibchen gelangen weibliche Helfer in „Brutstimmung“ und können dann lactieren. Dies ist beim Wolf nachgewiesen. Während der Gelbkörperphase nach der Ovulation hatten vier nicht trächtige Wolfweibchen dieselben seralen Hormonkonzentrationen wie trächtige Wölfinnen ((Seal et al. 1987 in Moehlmann 1996)). Sie waren damit endokrin prädestiniert, später auch zu lactieren, selbst wenn sie keine Welpen geboren haben. Dies würde eine „zwangsweise“ Laktation darstellen, die hormonell abläuft und nicht unbedingt zum Vorteil des Weibchens selbst gereicht. Diese endokrinen Reaktionen sind genetisch festgelegt. Da durch ihr Verhalten nahe Verwandte überleben, die mit ihr teilweise dieselben Gene haben, würde das Verhalten genetisch im Genpool erhalten bleiben. Dass bei vielen in Sippen lebenden Säugern Helfer häufig Nahrung herantragen, jedoch selten Allosäugen durch nicht gebärende Weibchen stattfindet, könnte ein Hinweis sein, dass gerade die Laktation eine im hohem Maße energiezehrende Investition ist und deshalb „ungern“ geleistet wird. Die Vorteile, wie sie unter Muttertieren durch das wechselseitige Säugen der Jungen auftreten, gibt es für die nicht gebärenden Weibchen nicht. Es ist zudem sehr unwahrscheinlich, dass der jetzige Helfer als späteres Muttertier Hilfe beim Säugen durch jenes Weibchen bekommt, dessen Junge es jetzt säugt. Reziprozität ist in diesem Fall sehr unwahrscheinlich.

Rothunde haben bis zu acht Zitzenpaare, (meist sechs bis sieben Davidar 1975), so dass sie sechzehn Welpen gleichzeitig säugen können. Sie sind damit auch körperlich auf die Versorgung von großen Würfen optimal angepasst, da es nicht mehr Welpen sind als am Gesäuge Platz finden können. Eine Saugordnung wurde nicht festgestellt.



Auch bei Waldhunden ist keine Saugordnung bekannt (Stein 1992).

Allgemein haben Arten mit großen Jungenzahlen eine höhere Anzahl an Zitzen, unabhängig von der Körpergröße, um mehr Welpen versorgen zu können. (Lycaon: 12 – 14 (Estes 1991), Cuon: 12 bis 16 (Davidar 1975, Ludwig 2001, Maisch eigene Beobachtung), Waldhund 8 (Drüwa 1977), Wölfe: 8 bis 10 (Porton 1987) und der Eisfuchs bis acht Zitzen. (Puschmann 2004)).

Gesäugeentwicklung vor und nach der Geburt

In allen drei Jahren entwickelte sich das Gesäuge am Muttertier bereits vor der Geburt. Es war auf voller Länge kahl und einige Tage vor der Geburt die gesamte Milchleiste geschwollen. (In Münster wurden 2001 und 2003 je einen Tag vor der Geburt beim Muttertier die Zitzen deutlich gesehen).

Die zweite Hündin zeigte in den Jahren 2002 bis 2004 dagegen nur eine Gesäugeentwicklung, nachdem sie mehrere Tage lang Zugang zu den Welpen gehabt hatte. Bei ihr waren immer nur die letzten beiden Zitzenpaare geschwollen, die zwischen den Hinterbeinen lagen. Die Gesäugeleisten verkahlten auch nur dort, der Bauch war weiter vorne vollständig behaart.

Zwischen den Hinterläufen am Bauch hielten sich die Welpen bevorzugt auf, da sie im noch blinden Zustand immer an Winkeln suchen und zwischen den Hinterbeinen zusätzlich noch der Faktor Körperwärme verstärkend wirkt. Alle Welpen versuchten bei beiden Weibchen bevorzugt zwischen die Hinterbeine zu gelangen, solange sie in der Höhle lebten. Offensichtlich bilden sich die Zitzen stärker aus, die besaugt werden.

Auch in Münster war bei der Hündin am zehnten Tag nur ein einziges Zitzenpaar deutlich geschwollen. In dem Jahr hatte sie nur einen Welpen (Fels 2000).

Auch bei andern Caniden ist vor der Geburt die Milchleiste voll entwickelt und ein Anzeichen für eine bevorstehende Geburt.

Am Tag vor der Geburt war bei einer Wölfin das Gesäuge zu sehen (Zimen 2000).

Bei Mähnenwölfen ist aufgrund der starken Behaarung ein Gesäuge erst ab dem vierten Tag vor der Geburt zu beobachten (Encke et al. 1970). Bei Füchsen ist das Gesäuge kurz vor der Geburt zu sehen, da es anschwillt (Puschmann 2004).

Das für den Aufbau der Milchkanäle wichtige Hormon, das Progesteron, wird zunächst vom Gelbkörper und später von der Plazenta während der Trächtigkeit gebildet. Nicht trächtigen Weibchen fehlt dieser Syntheseort, da ja keine Befruchtung erfolgte. Progesteron wird jedoch davon unabhängig ständig auch in geringen Mengen in der Nebennierenrinde erzeugt, so dass es auch nicht trächtigen Weibchen zur Verfügung steht. Auch Östradiol ist wichtig für die Entwicklung der Milchdrüsen.

Es ist anzunehmen, dass der Saugreiz der Welpen bei der zweiten Hündin die Milchproduktion anregte. Der Saugreiz an den Zitzen löst bei Säugetieren eine verstärkte Abgabe von Prolaktin aus (Pflumm 1989). Prolaktin fördert allgemein die Entwicklung von Milchdrüsen und bei der Laktation die Synthese der Milchproteine (Penzlin 1996). Damit die Milch jedoch einschießt, wird Oxytozin benötigt.

Rothundwelpen, die keine oder nicht genug Milch am Gesäuge bekommen, winseln und wimmern laut. Sie sind unruhig, wechseln oft die Zitze und treteln wild. Dabei lassen sie ständig Winsellaute hören. Beim sättigenden Trinken verstummen sie dagegen.

Beim Haushund ist bekannt, dass Winseltöne von neugeborenen Welpen bei der Mutter in der Hirnanhangsdrüse die Abgabe von Oxytozin verursachen, welches in den Milchdrüsen den Milchfluss

(aber nicht die Milchproduktion an sich) steuert (Fogle 1993). Auch können Haushündinnen als Ammen für fremde Welpen und sogar artfremde Tierkinder wie Kaninchen oder Katzen dienen. Durch den Umgang mit den Säuglingen in Verbindung mit dem Saugreiz und infantilen Lautäußerungen beginnt sich bei der Haushündin ein Gesäuge zu entwickeln und sie gibt innerhalb weniger Tage Milch für die Aufzucht.

Aber auch manuelle Reizungen der Zitzenhaut lösen bei Säugern in der Neurohypophyse die Freisetzung von Oxytozin aus. (Dieser klassische Reflexbogen ist z. B. bei Milchkühen gut untersucht, Penzlin 1991). Durch Saugreize und Berührung der Zitzen wird somit die Milchproduktion einerseits und gleichzeitig die Milchfreisetzung aus den Drüsen in die Milchkanäle andererseits gefördert. Dieser Weg ist von einer vorherigen Trächtigkeit bei Haus- und offensichtlich auch bei Wildhunden unabhängig.

Eine Aufzucht durch rudelinterne Ammen ist beim Rothund erstmals in Schwerin eindeutig beobachtet und belegt worden. Im Freiland werden teils mehrere säugende Weibchen je Rudel angetroffen, es ist jedoch nicht klar, von wem die Welpen stammen, es sei denn sie sind von stark unterschiedlichem Entwicklungszustand (Venkataraman, persönliche Mitteilung). Da nie mehr gleich alte Welpen gezählt wurden, als theoretisch von einer Hündin stammen konnten, tritt Allosäugen durch nicht gebärende Weibchen ggf. auch im Freiland auf. Das Säugen von fremden Jungen, ist nur dann häufiger anzutreffen, wenn das Tier selbst Junge hat oder diese verlor. Allerdings lässt sich bei manchen Weibchen die Milchproduktion auslösen, wenn sie über einige Tage Kontakt mit Neugeborenen hatten. Dies ist vom Haushund, Zwergmangusten, Labormäusen und in dieser Studie für den Rothund nachgewiesen.



Allosäugen in dieser Studie

In Schwerin wurden die Welpen häufiger von der Mutter als von der Tante gesäugt. Beide säugten auch gleichzeitig und die Welpen wechselten von einer Hündin zur anderen. Es gab keine strikte Trennung, wer welchen individuellen Welpen säugt. Auch im Freiland wurde beobachtet, wie Welpen an verschiedenen Weibchen des Rudels tranken (Cohen 1978).

Es gab in Schwerin keine Zitzenordnung. Die Welpen wechseln die Zitzen und kämpfen teils um den Zugang zum Gesäuge. Dies wird durch Freilandbeobachtungen bestätigt.

Im zweiten Jahr säugte die zweite Hündin über einen Zeitraum von sechs Wochen, im Jahr zuvor nur drei Wochen. Es waren allerdings auch mehr Welpen zu versorgen. Durch das Säugen wurde das Muttertier entlastet. Im zweiten Jahr hatte die zweite Hündin erst späteren Zugang zu den Welpen, sie begann auch erst in der vierten, statt wie im Jahr zuvor, in der zweiten Lebenswoche mit dem Säugen. Dies spricht dafür, dass Kontakt (akustisch, taktile und / oder olfaktorischer Art) zu Welpen nötig ist, um die Milchproduktion beim Rothund anzuregen bzw. aufrecht zu erhalten.

2002 stieg die Säugerate des Muttertieres von der ersten auf die zweite Woche an und fiel dann über den Beobachtungszeitraum wieder ab. Da sich der Welpen aber in der ersten Woche fast nur zwischen den Hinterbeinen des Muttertieres aufhielt und nicht sichtbar war, das Gesäuge dort aber am stärksten geschwollen und damit am meisten Milch hatte, ist anzunehmen, dass sie Säugerate in der ersten Woche höher liegt als beobachtet wurde.

Auch im Jahr 2003 dürften die Werte des Säugens beim Muttertier in der vierten Woche zwischen denen der dritten und fünften Woche liegen. In der zweiten und vierten Woche waren die Welpen tageweise in einer Höhle ohne Kamera, so dass die Saugakte nicht erfasst werden konnten. Lägen sie höher als gezählt, so wäre über den gesamten Beobachtungszeitraum eine kontinuierliche Abnahme der Säugehäufigkeit zu verzeichnen gewesen.



Die zweite Hündin zeigte jeweils in der ersten Woche ihres Säugens geringere Werte als in den folgenden Wochen. Anders als beim Muttertier ergibt sich 2003 bei ihr keine wochenweise Abnahme, sondern eine einwöchige Zunahme, ein etwa gleich hohes Niveau über drei Wochen, gefolgt vom Absinken in den letzten beiden Wochen.

Beide Weibchen unterbrachen das Säugen ab der siebten Lebenswoche der Welpen mittels Imponierverhalten und ggf. Drohen gegen einzelne Welpen. Dies war ein deutliches Zeichen des Mutter – Kind – Konflikts, bei dem der Nachkomme weiterhin Fürsorgeverhalten einfordert und über einen längeren Zeitraum aufrechterhalten will, als es von dem Muttertier aus Kostengründen geleistet werden sollte.

Die Entwicklung der Welpen ließ sich sehr gut am Säugen erkennen. Zunächst wurden die Welpen nur in der Höhle im Liegen gesäugt. In der Naturhöhle lagen beide Weibchen teils im Eingang beim Säugen, so dass die Welpen aus dem Kessel bis zum Eingang krochen. Später wurden sie direkt vor der Höhle bzw. in einer benachbarten Liegemulde im Liegen gesäugt. Als die Welpen groß genug waren, blieb das Weibchen stehen und die Welpen saugten stehend. Als sie noch größer waren tranken sie erst sitzend, wobei sie teils mit den Vorderpfoten den Milchtritt durchführten, dann im Liegen, während die Hündin stand.

Aus anderen zoologischen Gärten wurde bisher nur selten das Säugen mittels mehrerer Weibchen gemeldet. In Beekse Bergen warfen zwei Hündinnen, die gemeinsam alle Welpen säugten und nicht nur ihre eigenen (Verberkmoes, persönliche Mitteilung).

Für das Freiland wird angegeben, dass mehrere Weibchen gemeinsam eine Wurfhöhle benutzen können und dann den Wurf gemeinsam aufziehen (Blandford 1888, Prater 1965, Cohen 1978). Auch Senglaub (1978) erwähnt eine Aufzucht von Jungen mehrerer Weibchen. In einem achtköpfigen indischen Rudel fand Davidar (1974) zwei Weibchen mit Jungen in einem Gebiet in dem vier Höhlen beieinander lagen. Es ist jedoch nicht sicher, ob die Welpen wirklich von verschiedenen Hündinnen stammen, da - wie in dieser Studie gezeigt - auch nicht trächtige Weibchen nachweislich laktieren und die Welpen säugen. Davidar 1974 beobachtete zwei Weibchen eines Rudels, die beide laktierten, in Begleitung eines hochträchtigen weiteren Weibchens.

In einem anderen Rudel laktierte von vier Weibchen jedoch nur eines (Davidar 1974).

Davidar (1974) beobachtet an verschiedenen Höhlen, dass die laktierenden Weibchen die Höhlen aufsuchten und nach einigen Minuten wieder für Stunden verließen. Möglicherweise waren die Welpen schon zwei bis drei Wochen alt. Ab diesem Zeitpunkt (mit Ausnahme der Erstgeburt) verließ auch in den Reproduktionsjahren 2003 und 2004 das Muttertier häufiger und länger die Welpen.

Auch vom Afrikanischen Wildhund ist Allosäugen bekannt. In einem Fall säugte ein Weibchen auch den Wurf des zweiten Weibchens, obwohl deren vier Welpen zwei Wochen jünger waren. Sie versuchte allerdings alle Welpen für sich allein zu haben. (Kühme 1965 a). Das zweite Weibchen in diesem Rudel kümmerte sich besonders um die vier jüngeren, kleineren Welpen, vermutlich ihre eigenen. Ihr Gesäuge war deutlich

kleiner als das der dominanten Hündin, die sich bevorzugt um die elf größeren und älteren Welpen kümmerte. Die Weibchen säugten nur während der ersten zwei Lebenswochen der Welpen innerhalb der Höhle, danach bevorzugt vor dem Bau. Dazu lockten sie die Jungen mit Winseltönen nach draußen oder säugten sie im Eingang liegend, als sie noch sehr klein waren (Kühme 1965 b). Da Welpen verschiedenen Alters anwesend waren, trugen die Weibchen die jüngeren, jedoch nie die älteren zum Säugen nach draußen. Wie beim Rothund änderte sich mit dem Heranwachsen der Welpen das Verhalten der Weibchen, sie säugten dann stehend wobei die Welpen saßen und mit den Vorderpfoten tretelten. Kühme (1965 b) gibt als intensive Saugzeit die ersten vier Wochen an und eine weitere, weniger intensive von sechs Wochen, in denen sich die Welpen zunehmend auf Fleisch umstellen.



Beim Waldhund säugte allein das Muttertier ihre Welpen im Rudel und kein weiteres Weibchen (Stein 1992). Mech und Seal (1987) fingen eine Wölfin, die Milch gab. Eine spätere Sektion ergab keine Hinweise auf eine eigene Reproduktion. Möglicherweise laktierte die Wölfin für fremde Welpen. Allosäugen ist auch beim Wolf beobachtet worden (Murie in Johnsingh 1982).

Braune Hyänen bringen ihre Jungen ca. drei Monate nach der Geburt zu einer Zentralhöhle. Dort werden sie von allen Müttern gesäugt, die alle Jungen - auch stark unterschiedlichen Alters (vier bis 20 Monate!) - gegenseitig säugen (Estes 1991).

Auch Tüpfelhyänen haben gemeinsame Höhlen, die von bis zu 10 Weibchen mit je ein bis zwei eigenen Jungen genutzt werden. Jedes Muttertier säugt aber nur die eigenen Jungtiere. Das Benutzen von Gemeinschaftshöhlen führt damit nicht automatisch zum gegenseitigen Säugen.

Fazit:

Allosäugen durch nichtreproduzierende Weibchen konnte beim Rothunden mit dieser Studie erstmals nachgewiesen werden. Nach mehrtägigem taktilen Kontakt gab die zweite Hündin Milch. Sie säugte jedoch seltener und über einen kürzeren Zeitraum als das Muttertier.

Allosäugen tritt bei Caniden sonst fast nur auf, wenn mehrere Muttertiere ihre Welpen gemeinsam aufziehen, oder wenn Weibchen durch Infantizid ihren Wurf verloren.

Sie helfen dann der Alphahündin bei der Aufzucht ihrer Jungen.

Allosäugen, wie es die zweite Rothündin in dieser Studie zeigte, ist dagegen extrem selten und wurde in anderen Rudeln bisher nie beobachtet. Es könnte sich um eine individuelle Eigenschaft der Hündin handeln.

4.4.5 Welpenfürsorge: Zentrale Aufgabe nach der Geburt

Rothundwelpen sind die ersten Lebenswochen völlig hilflos. Sie sind vollständig auf die Fürsorge durch die Rudelmitglieder angewiesen. Alle erwachsenen Rothunde zeigten ab der Geburt großes Interesse an den Welpen. Auf Welpentöne reagierten die Adulttiere vor der Höhle sofort mit dem Versuch, in den Bau zu gelangen oder sie antworteten mit Winseltönen.

In der Studie zeigte die zweite Hündin eine sehr hohe Affinität zu den Welpen. Im ersten Jahr war sie tagsüber sogar länger beim Welpen als das Muttertier. Sie wäre in der Lage gewesen, die Jungen auch ohne das Muttertier aufzuziehen.

Bei allen Würfen kam es zu Streitereien, wenn das Muttertier wieder die Höhle betrat, die zweite Hündin jedoch die Welpen nicht verlassen wollte. Der Rüde dagegen verließ meist sofort den Bau, wenn das Muttertier hereinkam. Auch er suchte so oft wie möglich den bzw. die Welpen auf. Allerdings trug er im ersten Jahr den einzelnen Welpen vor die Höhle und legte sich mit ihm ab.

Der Rüde ruhte selten allein bei den Welpen in der Höhle, sondern meist mit seiner Partnerin zusammen. War er allein mit ihnen im Bau, säuberte er sie und ging anschließend. Draußen ruhte er dagegen mit ihnen allein in den Liegemulden.

Beide Weibchen dagegen ruhten sowohl in der Höhle als auch in den Liegemulden mit den Welpen. Insgesamt hatten alle drei Adulttiere und 2004 einzelne Jährlinge das starke Bedürfnis, einen Welpen zu sich zu holen und dann mit ihm zu ruhen, ihn zu säubern oder mit ihm zu spielen. Dabei zeigten sich deutliche Unterschiede zwischen den Aufgaben der einzelnen Wildhunde.

So trug der Rüde meist Futter zu, beide Weibchen säugten, alle drei säuberten die Welpen. Der Rüde spielte kaum mit, das Muttertier selten, dagegen war die zweite Hündin der Spielpartner für die Welpen. Der Umzug in eine neue Höhle wurde meist vom Vater tier initiiert. Er übernahm auch in den ersten beiden Jahren die Wache, da noch keine Jährlinge im Rudel lebten.

Die hohe Affinität aller Rudelmitglieder zu den Welpen wurde auch von Ludwig (2004) beobachtet. Auch in Kaunas, Litauen, versuchten die Rudelmitglieder auf Winseltöne der Welpen in die Wurfhöhle zu gelangen (Raudeliuniene, persönliche Mitteilung).

Insgesamt dreht sich ab der Geburt das gesamte Verhalten im Rudel um die Welpen. Die Grundstimmung ist extrem friedlich (bis auf Streitereien um den Zugang zu den Jungen). Die Adulttiere kümmern sich mit Hingabe um den Nachwuchs.

Fehlt die Aufzucht, dürfte dies weitreichende Konsequenzen im Hinblick auf ansteigende Aggressionen im Rudel haben, da die beschwichtigenden Verhaltensweisen während der Aufzucht wegfallen. So berichtet Ludwig (2004) von steigenden Aggressionsraten im Rudel, wenn keine Aufzucht erfolgt.

Auch bei anderen rudellebenden Caniden gibt es Unterschiede in der Welpenfürsorge.

Beim Waldhund beteiligen sich alle Rudelmitglieder bei der Aufzucht. Auch bei dieser Art gibt es individuelle Unterschiede. So tragen manche Rudelmitglieder nie einen Welpen, bringen jedoch Futter, wiederum andere spielen häufiger oder säubern den Nachwuchs (Stein 1992). Mech (1997) beobachtete, dass sich der Alpharüde von allen Rüden im Wolfsrudel am meisten um die Welpen kümmerte.

Fazit:

Innerhalb des Rudels nahm jedes Individuum Aufgaben der Jungtierfürsorge wahr. Dabei zeigten sich individuelle Vorlieben, aber auch rangabhängige Aufgabenverteilungen.

Zudem waren die Zeiten, ab denen direktes Investment geleistet wurde bzw. geleistet werden durfte, verschieden. So hatte nach der Geburt neben dem Muttertier zunächst nur der Rüde und nach einigen Tagen die zweite Hündin Zutritt in die Höhle. Die Jährlinge konnten erst dann direkte Fürsorge wie Wärmen, Säubern und Spielen zeigen, als die Welpen bereits die Höhle selbstständig verließen und sich außerhalb aufhielten.

Zunächst begrenzten die Adulttiere den Aufenthalt im Gelände und trugen die Welpen nach einiger Zeit wieder hinein. Das indirekte Investment (Wachen) war dagegen den Jährlingen von Anfang an möglich.

Alle adulten Rudelmitglieder zeigten bereits nach der Geburt starkes Interesse am Nachwuchs.

4.4.5.1 Lecken und Säubern von Welpen



Das erste Lecken wird vom Muttertier direkt nach dem Austreiben des Welpen geleistet.

In den folgenden Wochen der Aufzucht zeigte sich jedoch, dass in beiden Aufzuchtjahren der Rüde am häufigsten die Welpen säuberte. Alle drei Adulttiere bevorzugten die Anogenitalregion. Die Massage dort löste bei den Welpen Urin- und Kotabgabe aus. Sonstige Körperteile wurden individuell verschieden beleckt. So zeigte der Rüde in beiden Jahren eine Bevorzugung des Rückens. Allerdings war dies im zweiten Jahr seltener der Fall, wobei er häufiger die Anogenitalregion der Welpen reinigte. (Unabhängig davon, dass im zweiten Jahr mehr Welpen zu säubern waren als im ersten Jahr). Dies ist möglicherweise darauf zurückzuführen, dass das Muttertier in dem zweiten Jahr diese Reinigung nur noch vereinzelt durchführte. Die Säuberung der Welpen im Anogenitalbereich ist sehr wichtig, da in den ersten Lebenswochen die Jungen nur nach taktiler Stimulation Urin und Kot abgeben können. In Schwerin zeigten Welpen erstmals mit dreieinhalb Wochen eine selbstständige Urinabgabe, in einem weiteren Wurf wurde Urinieren und Koten ohne vorherige Massage bei einem 30 Tage alten Welpen beobachtet. Dass Welpenkot von den Adulttieren gefressen wird, vermutete Fox (1984), da er weder in, noch bei den Höhlen häufiger Welpenfaeces fand.

Auch bei anderen Caniden werden die Ausscheidungen aufgeleckt. So beim Wolf (Mech 1997), Waldhund (Stein 1992), Afrikanischen Wildhund (Drüwa 1977) und beim Rotfuchs (Tembrock 1957 b). Es wird auch dann noch gesäubert, wenn die Welpen selbst Kot und Urin abgeben können. Waldhundwelpen koten und urinieren bis zum 25. Tag nur in der Höhle (Drüwa 1977). Eigenständiges Koten wurde beim Krabbenfresser am 35. Tag beobachtet (Brady 1978).

Offensichtlich übernehmen beim Rothund andere Rudelmitglieder diese Aufgabe, wenn das Muttertier ihren Anteil am Säuberungs- und Körperpflegeverhalten verringert. So waren in beiden Jahren die Rate des Muttertieres in den ersten zwei bzw. drei Wochen am höchsten und fielen dann ab. Dafür begann die zweite Hündin zu säubern. Ihre Werte steigen ab der zweiten Woche stark an. Das Muttertier duldete die zweite Hündin erst ab dem fünften Tag bei den Welpen. Das zweite Weibchen konnte damit erst ab Ende der ersten Lebenswoche überhaupt Pflegeverhalten leisten. Mit zunehmendem Alter der Welpen suchte die Mutter die Jungen nur noch zum Säugen und nachts auf. Entsprechend gering ist die gemeinsam verbrachte Zeit, bei der Pflegeverhalten gezeigt werden konnte.

Die zweite Hündin verbrachte dagegen tags viel Zeit bei den Welpen, ruhte mit ihnen und konnte dann auch Pflegeverhalten erbringen.

Auch der Rüde suchte wiederholt die Wurfhöhle auf. Er zeigte jedoch ein völlig anderes Aktivitätsmuster als die zweite Hündin.

Er betrat das Lager, leckte die Welpen und ging danach sofort wieder. Fast die gesamte Anwesenheitszeit im Bau verbrachte er mit der Säuberung der Welpen. Nur selten ruhte er mit den Welpen allein, d. h. ohne eine Hündin dabei.

Das Vatertier und die zweite Hündin entlasteten durch das Säuberungsverhalten das Muttertier. Dies wird besonders bei dem größeren Wurf mit sieben Welpen im Jahr 2003 deutlich. Das Muttertier leistete ab der vierten Woche nur noch vereinzelt Leckverhalten. Sie beschränkte sich überwiegend auf das Säugen und verließ danach sofort den Bau wieder. Die Zeit ohne Anwesenheit bei den Welpen nutzte sie selten zur Aktivität, sondern ruhte außerhalb der Höhle. Dies ist ein Hinweis auf die energiezehrende Milchproduktion. Dass sie 2003 für sieben, statt wie im Jahr zuvor für einen Welpen Milch produzieren musste, machte sich dadurch wahrscheinlich bemerkbar. Auch im Jahr 2004 (sechs Welpen) suchte sie den Bau später nur noch zum Säugen auf und ruhte ansonsten draußen. Die zweite Hündin und der Rüde wurden dagegen wieder häufig beim Belecken der Welpen im Bau gesehen. Als sich die Welpen dann auch draußen aufhielten, übernahmen auch die Jährlinge das Säubern der Anogenitalregion und entlasteten damit die Adulttiere.



Allgemein zeigten die Weibchen in der Studie das Fürsorgeverhalten „nebenher“, da sie sich über Stunden bei den Welpen in der Höhle aufhielten. Der Rüde suchte dagegen die Welpen im Bau auf, säuberte sie und ging wieder. Erst als die Welpen die meiste Zeit außerhalb der Höhle aktiv waren, kamen alle Adulttiere und Jährlinge, säuberten kurz vor allem die Anogenitalregion und entfernten sich wieder.

In Dresden übernahmen die Jährlinge die Hauptbetreuung durch Wärmen, Säubern, Bewachen oder Spielen (Ludwig 2001 und 2004).

Vom Freiland sind bisher keine diesbezüglichen Studien bekannt.

Beim Wolf wurde eine ältere Tochter beobachtet, wie sie wie das Muttertier die Welpen säuberte, besonders im Anogenitalbereich (Altmann 1974).

Beim Waldhund zeigte bei einem paarweise aufziehenden Paar der Rüde häufiger als das Weibchen das Säubern der Welpen (Drüwa 1977). Auch bei einer Aufzucht in der Gruppe pflegte das Muttertier ihre Welpen bei einem Wurf Waldhunde seltener als das Vatertier und die subadulte Rudelmitglieder (Stein 1992). Dabei zeigte ein männlicher Subadulter häufiger als die Eltern das Lecken und Beknabbern von Welpen. Die Eltern ruhten häufiger als die Subadulten bei den Welpen mit Körperkontakt (Stein 1992). Beide Eltertiere, sowie Jährlinge als Helfer, säubern und lecken die Welpen beim Goldschakal (Estes 1991). Beim Krabbenfresser säubert das Muttertier die Welpen innerhalb der Höhle. Der Rüde beteiligt sich daran, sobald die Welpen die Höhle verlassen (Brady 1978). Mit zunehmendem Alter entzogen sich die Welpen dem Säubern durch die Elterntiere. Diese verfolgten sie zunächst, drückten sie zu Boden und drehten sie dann zum Lecken auf den Rücken (Brady 1978).

Fazit:

Dem Reinigen der Anogenitalregion unter Aufnahme von Kot und Urin kommt beim Säubern der Welpen ein hoher Stellenwert zu. Die zweite Hündin und auch der Rüde entlastete dabei das Muttertier in hohem Maße.

Die Jährlinge beteiligten sich am Säubern, sobald sie Zugang zu den Welpen hatten.

Dies war erst zu der Zeit der Fall, als die Welpen die Höhle verließen.

4.4.5.2 Futterzutragen: Direktes Investment für Welpen und Weibchen



Welpenfürsorge wie Wärmen oder Säubern erzeugt für das pflegende Tier selbst wenig Kosten. Wenn sie aber damit einhergeht, nicht an einer Jagd teilnehmen zu können, und damit weniger Nahrung abzubekommen, steigen die Kosten für die Welpenfürsorge. (So erhalten Wächter an der Höhle beim Afrikanischen Wildhund zwar Futter von den Jägern, aber weniger, als wenn sie selbst jagen würden). Das Zutragen von Futter zur Höhle ist deshalb nicht nur für die Versorgung der Welpen wichtig. In kleinen Rudeln mit zwei bis drei Adulttieren hat das Vatertier einen hohen Anteil an der Welpenfürsorge. Der Rüde transportierte in Schwerin 2002 und 2003 jeweils mit Abstand am häufigsten Fleisch zur Höhle oder zu einem Liegeplatz. Er brachte es zu beiden Weibchen und erst dann häufiger zu den Welpen allein, als sie schon Fleisch fraßen. Beide Weibchen dagegen brachten die Nahrung nicht zu einem Adulttier bei den Welpen, sondern wenn die Welpen allein waren.

Der Rüde versorgte damit eindeutig zunächst die laktierenden Weibchen (indirektes Investment) und später die Welpen (direktes Investment). Die Hündinnen richteten ihr Investment direkt auf die Welpen. Dass 2003 die Werte des Rüden in der ersten Woche nach der Geburt sehr viel niedriger liegen als im Jahr zuvor, liegt daran, dass die Hündin in einer Wurfhöhle ohne Kamera geworfen hatte. Wie sich 2002 und 2004 an den Wurflageraufzeichnungen gezeigt hatte, trug der Rüde auch mitten in der Nacht Nahrung zu. 2003 standen dagegen nur die Außenbeobachtungen zur Verfügung, die nur tagsüber durchgeführt werden konnten. Die beobachtete und tatsächliche Anzahl des Zutragens durch den Rüden 2003 weicht deshalb sehr wahrscheinlich voneinander ab. Zudem war die Mutterhündin ab der zweiten Aufzucht häufig bei der Fütterung durch die Tierpfleger dabei und fraß selbst sofort mit.

Wie auch in Schwerin, so trug der Rüde in Münster bei drei Aufzuchten ab dem Tag der Geburt Fleisch zum Muttertier. Sie nahm es ihm vor der Höhle ab.

Dies wurde 2000 fast zwei Wochen so beibehalten, die Hündin kam nicht zur Fütterung zu den Pflegern. Im zweiten Jahr, 2001, kam sie ab dem neunten Tag, bei der dritten Geburt ab dem ersten Tag nach der Geburt (Fels, Aufzichtsberichte 2000 bis 2004). Mit zunehmender Erfahrung nahm die Hündin wie in Schwerin zu einem früheren Zeitpunkt an der Fütterung durch Pfleger teil.

Auch in der neunten Aufzichtswoche in Münster erbrach der Rüde nach vorherigem Futterbetteln noch Fleisch für seine Partnerin (Fels 2000). Der einjährige Helfer erbrach in Münster 2001 ab dem 20. Lebenstag für das Muttertier Fleisch. Bei der Aufzucht 2003 in Münster gaben beide weiblichen Helfer ab dem fünften Tag nach der Geburt ihr Fleisch widerstandslos an das bettelnde Muttertier ab, ab dem zehnten trug ein Helfer auch Fleisch zur Höhle. Der Rüde würgte ebenfalls vor und trug ihr Fleisch zu (Fels 2003).

In Dresden übernahm nach der ersten Geburt das Vatertier in den ersten sechs Wochen allein die Versorgung des Muttertieres (Ludwig 2001), der zweite adulte Rüde beteiligte sich erst danach, indem er Fleisch zu den Welpen brachte von dem auch das Muttertier mitkonsumierte. Im Jahr darauf versorgten auch die Jährlinge gemeinsam mit dem Alpharüden das Muttertier. In Dresden wurde das Muttertier vor allem vom Rüden versorgt, sie nahm aber auch an der täglichen Fütterung früher teil, als es in Münster der Fall war. Zuerst würgte in Dresden der Rüde allein Nahrung vor, später dann auch die Jährlinge, die Mutterhündin jedoch nie (Ludwig 2001).

Allgemein besteht bei Rothunden ein hoher Antrieb, so dass bereits geringste Reize ausreichen, um Vorwürgen auszulösen (Ludwig 2001, eigene Beobachtungen in dieser Studie). Das Muttertier und bei der Höhle zurückgebliebene Wächter werden im Freiland

mit regurgitierter Nahrung von den Jagd treibenden Rudelmitgliedern versorgt (Phythian-Adams 1949, Davidar 1974, Johnsingh 1982, Fox 1984). Das Zutragen von Fleisch erfolgt auch im Freiland unter Mithilfe durch Rüden (Senglaub 1978).



Verschiedene Rudelmitglieder brachten Fleisch zum Muttertier, das durch die typische submissive Futterbettelgestik die Artgenossen begrüßte bzw. anbettelte. Davidar (1974) beobachtete, wie ein großer Rüde am Eingang zunächst Wache hielt und dann, nach Futterbetteln des Muttertiers, ihr vorwürgte. Auch bei anderer Gelegenheit sah er wie dieses laktierende Weibchen ein großes Männchen erfolgreich um Nahrung anbettelte. Auch zwei andere Rudelmitglieder würgten ihr vor, allerdings nur zögernd und erst nach heftigem Verfolgen und Futterbetteln. Auch im Fang werden Beuteteile bzw. Beutetiere zur Höhle gebracht (Johnsingh 1982, Fox 1984, eigene Beobachtung).

Ob ein Rudelmitglied vorwürgt, hängt auch davon ab, ob er selbst bei der Jagd dabei war oder an der Höhle zurückblieb. So geben Muttertiere beim Afrikanischen Wildhund nur dann so viel ab, wenn sie mit auf der Jagd waren. Ansonsten verfüttern sie nur einen Teil dessen, was sie selbst bei den Jägern erbettelten (Malcom und Marten 1982).

In einem Lycaon-Rudel stammten 80 % des regurgitierten Fleisches von Helfern und nicht von den Elterntieren (Malcom und Marten 1982). Beim Afrikanischen Wildhund versorgen die heimkehrenden Jäger die Wächter und die Welpen mit Nahrung durch Vorwürgen (Kühme 1965 b, Schaller 1978).

Selten werden Beutestücke im Fang heimgetragen (Malcom und Marten 1982).

In einem Rudel Afrikanischer Wildhunde mit multiplen Würfen regurgitierten keines der Rudelmitglieder (Adulttiere und Jährlinge) bis auf ein Männchen vor der Hündin des zweiten Wurfes. Bei dem Rüden, der vorwürgte, handelte es sich um das Männchen, das mit dieser Hündin kopuliert hatte (Malcom und Marten 1982).

Auch beim Waldhund trug das Vatertier am häufigsten das Futter zu, sowohl bei paarweiser Haltung (Drüwa 1977) als auch im Rudel lebend (Stein 1992). Ein subadultes Männchen, das sich kaum sonst in der Welpenfürsorge (Wärmen, Säubern, Spielen) hervortat, zeigte die höchsten Zutrageraten aller Subadulten. Das Muttertier trug kein Fleisch zu (Stein 1992). Der Waldhundrüde würgte zunächst Futter für sein Weibchen und später für die Jungen vor (Drüwa 1977). Bei Wölfen brachte neben dem Vatertier auch andere Adulttiere, jedoch nicht alle, Fleisch zur Höhle (Zimen 2000). In einem dreiköpfigen Rudel trugen alle drei Wölfe Fleisch zu (Altmann 1974).

Beim Schabrackenschakal versorgt das Vatertier und die Jährlinge das Muttertier, wenn sie in den ersten drei Wochen die Höhle fast nicht verlässt und bei den Welpen bleibt (Estes 1991). Der Mähnenwolfrüde trug auch Futter zur Fähe und später zu den Welpen (Bartmann und Nordhoff 1984). Beim Mähnenwolf erbrach der Rüde doppelt so oft wie die Fähe Fleisch für die Welpen (Rasmussen und Tilson 1984).

Der Rotfuchsrüde brachte ab der Geburt Futter zur Fähe (Macdonald 1979). Jeweils die rangniedrigste Fuchsfähe in der Gruppe wurde am stärksten nach der Geburt von dem Muttertier attackiert. Das subordinierte Weibchen brachte immer zu einem früheren Zeitpunkt als die anderen Helfer Futter zur Höhle, um die Welpen nicht aber das Muttertier, zu füttern. Nach Tembrock (1957) bringen beide Eltern Fleisch zu den Welpen. Beim Krabbenfresser bringen beide Elternteile Beutestücke zu den Welpen (Biben 1982).

Fazit des Futterzutragens:

Beim Zutragen von Fleisch gab es geschlechtsspezifische Unterschiede. Während der Rüde sowohl Muttertier und Welpen damit versorgte, beschränkten sich die Weibchen auf das Versorgen der Welpen. Allgemein tragen Rothundrüden am häufigsten Fleisch zu.

4.4.5.3 Futterverstecken: Bevorratung im Dienste der Aufzucht?



Wozu dient ein Futterversteck allgemein?

Ist die Beute erlegt, so gibt es mehrere Möglichkeiten, sie optimal zu nutzen. Dazu zählt, so schnell und so viel zu fressen wie möglich (Afrikanischer Wildhund und Wölfe: van der Wall 1990).

Darüber hinaus ist es möglich Stücke zum Bau zu bringen, um sie für Rudelmitglieder zu sichern (Canis sp., Cuon, Lycaon) oder Stücke zu vergraben.

Futterhorten wird von vielen Caniden betrieben (Rotfuchs: Macdonald 1976; Kojoten: Harrington 1982; Wölfe: Harrington 1981, Mech 1997, Freund 1999; Afrikanischer Wildhund: Malcom und Marten 1982; Gold- und Schabrackenschakal: van der Wall 1990, Estes 1991; Mähnenwolf: Encke et al. 1970, Veado 1997, Maisch 2000). Auch Braune Hyänen vergraben Fleisch, wenn sie nicht alles fressen können (Estes 1991). Braune und Streifenhyänen vergraben dabei häufiger als es Tüpfelhyänen tun (Kruuk in Macdonald 1976). Tüpfelhyänen verstecken Fleisch sogar unter Wasser in Tümpeln und Pfützen. Dies wurde auch einmal beim Rothund (diese Studie) beobachtet. Das Tier stand im Wasser und tastete mit den Vorderläufen nach dem Stück und holte es dann heraus, indem es den Kopf eintauchte. Kleiman (1972) beobachtete, dass Waldhunde ebenfalls Verstecke im Wasser anlegen.

Selten ist eine weitere Möglichkeit existent: die Bewachung des Kadavers über Stunden bis selbst weitergefressen werden kann (Tiger, Löwen, Bären). Dies hängt maßgeblich von der Art des Prädatoren, seiner Anzahl und Art und Anzahl der Konkurrenten ab (Lamprecht 1978). Auch eine Rückkehr am nächsten Tag ist nur dann erfolgreich, wenn Konkurrenten etwas übrig ließen.

Das Horten von Nahrung hilft Carnivoren nicht nur ungünstige, nahrungsarme Zeiten zu überstehen, sondern auch, plötzlich auftretenden Nahrungsüberfluss nutzen zu können. Dies kann ein jahreszeitlich bedingtes, gehäuftes Aufkommen von Beutetieren darstellen. Oder das einzelne Beutetier ist zu groß, um auf einmal verzehrt zu werden. So legen Eisföchse bei Gefriertemperaturen Horte mit Mäusen, Lemmingen und Kleinvögeln im Schnee bzw. im Boden und in Geröllfeldern an. Sie werden erst Wochen später geleert. Bei Fleisch ist die Lagerung meist – außerhalb von Frostbereichen – nur wenige Stunden bis Tage möglich. Carnivore bedeckten häufig ihre Beute mit Streu. Selten wird sie außer Reichweite von Aasfressern auf Bäume gebracht. Dies ist beim Leopard der Fall.

Das Vergraben erfolgt bei allen relativ stereotyp (Senglaub 1978, van der Wall 1990) und in der Weise wie beim Rothund beschrieben. Neben weichem Boden und Laubstreu wird auch Schnee bei Wölfen, Rotfüchsen und Polarfüchsen zum Zudecken verwandt (van der Wall 1990).

Das Verstecken von Fleisch dürfte beim Rothund der Sicherung der Beute vor konkurrierenden Konsumenten dienen. Im Freiland konkurrieren Rothunde mit Leoparden und Tigern (Wright 1890, Hood 1895, Caton Jones 1908, Morris 1925 und 1934 a und b, Connell 1943) sowie mit Bären (Morris 1925) um Jagdbeute. Hyänen und Schakale finden sich ebenfalls an den Kadavern ein.

Es ist bekannt, dass Rothunde auch nach einem Tag noch zu Kadavern zurückkehren – sofern diese nicht bereits von anderen Aasfressern vertilgt wurden. Das Vergraben von

Beute wird jedoch für den Rothund im Freiland nicht erwähnt. Im Zoo trat es in dieser Studie bei drei verschiedenen Rudeln auf. Zudem wurde es bereits von Welpen – selbst erblindeten – gezeigt. Das Horten von Nahrung durch Vergraben ist damit sicherlich kein Artefakt eines einzelnen Individuums, sondern Bestandteil des natürlichen Verhaltens.



Für die These des temporären Überflusses spricht, dass besonders nach Ganzkörperfütterungen mit großen Beutetieren von über 15 kg, die drei Adulttiere 2001 und 2002 viel Fleisch und viele Beuteteile vergruben. Bei einer Fütterung mit 1 bis 1,5 kg Knochenfleisch pro Rothund trat dies sehr viel seltener auf. Meist wurde das Fleisch dann sofort verzehrt. Adulte Rothunde können pro Tier bis zu ca. vier Kilogramm Fleisch in kürzester Zeit konsumieren.

2003 sank die Zahl der Futtermalthecken mit dem Heranwachsen der Welpen. Im Sommer trat es dann fast nur noch nach Ganzkörperfütterungen auf. Am Riss fraßen dann neben den drei Adulttieren auch sechs Junghunde mit. Im Jahr 2004 trat kaum noch Futtermalthecken im Sommer nach Ganzkörperfütterungen mehr auf. Allerdings teilten sich drei Adulttiere, sechs Jährlinge und sechs Junghunde die Beute. Ein Schaf oder eine Ziege wurde dabei fast restlos sofort aufgefressen.

Insgesamt wurden in der Freianlage in Schwerin von 2001 bis 2003 von der Alphahündin 176, vom Alpharüden 105 und von der zweiten Hündin 67 Depots angelegt. Der zweite Rüde vergrub nie Fleisch. In Magdeburg wurde nur der Rüde beim Vergraben beobachtet.

Futter für Mutter und Kind

Neben der Fleischmenge, die zur Verfügung stand, hatte der an die Jahreszeit gekoppelte Reproduktionszyklus starken Einfluss auf das Vergraben von Nahrung. In beiden Reproduktionsjahren wurden die meisten Futtermalthecken in der Trächtigkeitsphase und Aufzucht angelegt. Insgesamt wurden jedoch 2002 mehr Verstecke angelegt als 2003. Innerhalb der Aufzucht wurden 2003 in den ersten acht Wochen der Aufzucht häufiger Horte angelegt als in den folgenden Wochen. Danach waren die Welpen selbstständig bereits bei der Fütterung im Gelände mit dabei, so dass ihnen das Futter direkt gebracht wurde oder sie es sich selbst holten.

Dabei zeigten beide Weibchen während der Aufzucht 2002 weit höhere Raten als der Rüde und im Jahr darauf ebenfalls.

Die Bedeutung der Aufzucht für das Horten von Nahrung wird auch am Zeitpunkt deutlich, an dem das Versteck angelegt wird. Im Jahr 2001 wurde weder im Kleingehege noch in der neuen Freianlage sofortiges Vergraben von den Rothunden gezeigt. In den Jahren mit Jungtieraufzucht dagegen zeigten beide Weibchen und der Rüde die häufigsten Werte des sofortigen Vergrabens in der Aufzucht. Dabei vergruben sie das Fleisch sofort, ohne vorher Teile davon zu konsumieren. Es trat also statt des Fressens auf.

Das vermehrte Horten in Zeiten der Aufzucht ist auch bei anderen Caniden zu beobachten. Was nicht unmittelbar selbst verdaut oder an die Welpen verfüttert wird, wird von Arktiswölfen vergraben und an mehreren Tagen nacheinander wieder geholt. Der Frost bzw. die niedrigen Temperaturen begünstigen die Fleischlagerung sehr (Mech 1997). Ein Mähnenwolfrüde legte zur Aufzucht mehr Verstecke an als sonst (Maisch 2000). Auch Veado (1997) beobachtete, dass von paarweise aufziehenden Mähnenwölfen nur der Rüde Nahrung vergrub. Wird der Rüde separiert, so hortet auch die Fähe Fleisch.

Das Horten der Nahrung kann schon vor einer Geburt beginnen. So vergrub ein Mähnenwolfsrüde bereits einige Tage bevor die Fähe warf, fast das gesamte Futterfleisch, meist ohne selbst zu fressen (Bartmann und Nordhoff 1984). Eine Mähnenwolfsfähe vergrub am Abend vor der Geburt komplett alles Fleisch, ohne vorher davon zu konsumieren (Encke et al. 1970).



Futterhorte in unmittelbarer Nähe zur Höhle weisen auf den Zusammenhang mit der Aufzucht hin. So bringen Arktiswölfe Fleisch im Fang von der Jagd mit nach Hause. In der Nähe des Baus legen sie Horte an, die tagsüber von den bei der Höhle gebliebenen Weibchen, dem Muttertier oder einem Helfer, geleert werden (Mech 1997).

Ein Waldhundrüde legte häufig Futterhorte in der Nähe des Baus, jedoch nur während der Aufzucht an (Drüwa 1977). Beim Krabbenfresser steht das Futterhorten möglicherweise in Zusammenhang mit den hohen Aggressionsraten der Welpen. Die Adulttiere verteilten sofort nach der Fütterung die Beutetiere auf Horte in weit voneinander entfernten Ecken des Geheges. Innerhalb des Baus legten sie es jeweils in die Ecken, so dass die Welpen getrennt voneinander fressen konnten (Biben 1982), was die Aggressionen unter den Welpen verringerte.

Das Mehrfachbefüllen einer einzigen Stelle wie es beispielsweise Mähnenwölfe (eigene Beobachtung) und Polar- sowie Rotfüchse (Macdonald 1976) zeigen, kam beim Rothund nicht vor.

Fazit:

Futterverstecken beim Rothund dient der optimalen Ausnutzung von Zeiten mit Nahrungsüberfluss. Die Anzahl der Depots steigt mit der pro – Kopf – Futtermenge. Möglicherweise dient es auch der Sicherung der Beute vor Nahrungskonkurrenten. Bereits in der Trächtigkeit steigt die Anzahl der Depots an, auch wenn nicht häufiger Ganzkörper verfüttert wurden. Während der Jungtieraufzucht ist es ebenfalls sehr bedeutsam, besonders in der Zeit, in der das Muttertier noch mitversorgt werden muss.

Futtervergraben wird nicht von Omegatieren gezeigt.

Futtervergraben war in dem kleinen Schweriner Rudel rangabhängig, es wird am häufigsten von den Alphetieren gezeigt.

Wer sucht, der findet oder weiß der „Eigentümer“, wo sein Depot liegt?

Das Horten von Nahrung kann zum Ziel haben, artfremde Konkurrenten von der Beute fernzuhalten. Durch das Vergraben ist das Fleisch meist nicht mehr optisch zu orten, sondern nur noch aus dem Nahbereich per Geruch. Da im Zoo das Vergraben im Gegensatz zum Freiland in einem eng umgrenzten Raum stattfindet, sollte das Auffinden von Horten für die Rudelmitglieder relativ einfach sein. Allerdings waren die Rothunde nicht immer in der Lage, einen fremden Hort zu orten.

Ihre eigenen fanden sie jedoch sehr gut wieder. Dies lässt den Schluss zu, dass sie sich die Lage des Depots eingeprägt hatten. Wie sich die Rothunde die Stellen merkten, ist nicht bekannt. Die Depots befanden sich jedoch häufig direkt an Stämmen, Steinen oder bei Frost im Sandboden. Es wurde sogar riskiert, einen Stromschlag am Zaun zu bekommen, da viele Horte direkt an Pfosten des Elektrozaunes angelegt wurden.

Auffällige Landmarken könnten das Wiederauffinden erleichtern. Dass sie sich die Stellen merken konnten ist dadurch belegt, dass sie in Einzelfällen auch leere Verstecke bewachten. Nicht immer hatten sie bemerkt, dass ein Rudelmitglied das Lager bereits geleert hatte. Sie verteidigten die Stelle dann wie einen vollen eigenen oder auch fremden Hort. Macdonald (1976) konnte experimentell zeigen, dass beim Rotfuchs hauptsächlich der „Eigentümer“ von der gehorteten Nahrung profitierte.



Auch Mähnenwölfe merken sich offensichtlich die Stelle des Depots. So berichten Encke et al. (1970) von einem gezielten Aufsuchen der Stelle auch nach 24 Stunden. Auch wird das Versteck ebenfalls noch verteidigt, wenn das Lager bereits leer ist (Maisch 2000).

Dies wird für den Rotfuchs ebenfalls beschrieben (Macdonald 1976).

Prüfen, was sich findet

Nicht jedes Auffinden eines Depots führte zum Verzehren des Inhaltes. So wurden Verstecke häufig intensiv berochen, seltener geöffnet, der Inhalt berochen und anschließend das Loch wieder zugeschüttet.

Ob ein volles oder ein leeres Versteck vom Rothund berochen wurde, war weder vom Rang noch vom Geschlecht abhängig, sondern individuell verschieden. Auffällig ist jedoch, dass in beiden Reproduktionsjahren das Beriechen eines Hortes ohne Konsumierung des Inhaltes von allen drei Adulttieren am häufigsten an Verstecken der Artgenossen, aber nicht am eigenen Lager gezeigt wurde.

Der Rüde richtete das Verhalten (fast) immer auf fremde Verstecke aus. Dies wird von Bedeutung, wenn man bedenkt, dass er selbst selten eigene Horte anlegte, aber mit Abstand am häufigsten fremde leerte. Offensichtlich hatten alle Rothunde genaue Kenntnis, wo sie selbst Fleisch vergraben hatten. Sie suchten so eine Stelle selten auf und wenn, meist um sie zu leeren. Dagegen suchten sie nach ihnen bisher unbekanntem Stellen. Dass sie das Fleisch nicht immer sofort herausnahmen und konsumierten oder neu vergruben, zeigt, dass sie wahrscheinlich in der Lage waren, derartige Stellen im Gedächtnis zu behalten. Und zwar unabhängig davon, ob sie dort selbst Fleisch vergraben hatten oder nicht.

Das Merken des Versteckes hat damit nicht zwangsweise mit der Durchführung von Grabverhalten zu tun.

Meins bleibt meins?

Die Verteidigung eines Versteckes hatte in beiden Rudeln 2001 nur vereinzelt mittels Danebenlegen (direktes Bewachen) oder mit Herbeieilen und Vertreiben des Artgenossen stattgefunden. Dies änderte sich gravierend in den Reproduktionsjahren.

Die Alphahündin zeigte das Verhalten mit Abstand am häufigsten. Sie verteidigte, wie ihre Schwester, vor allem ihre eigenen und meist vollen Verstecke. Die zweite Hündin hielt in keinem Jahr Wache, eilte jedoch verteidigend herbei. Die zweite Hündin zeigte auffallend wenig Verteidigungsverhalten. Der Rüde zeigte Wacheliegen, nur in Einzelfällen verteidigte er durch Herbeieilen. Insgesamt verteidigte er nur gegenüber der zweiten Hündin nicht gegenüber seiner Partnerin einen Futterhort.

Damit zeigt sich eindeutig, dass die dominante Hündin gegen beide Artgenossen ihre Futterverstecke (eigene und angeeignete) behauptete.

Das Wacheliegen könnte ausreichen, dass z. B. die rangniedrige Hündin nicht zum Futterlager geht. Der Rüde verteidigte nur gegen die rangniedrige Hündin und diese fast nur gegen ihn, nicht aber gegenüber ihrer dominanten Schwester. Das Verhalten war eindeutig rangabhängig. Dies ist umso erstaunlicher, da das meiste Verteidigen von allen drei Tieren submissiv mittels Futterbettelgestik vorgenommen wurde. Trotzdem versuchte

die zweite Hündin nur einmal, ein eigenes Futterversteck gegen die dominante Hündin zu verteidigen.

Während das Leeren eines unbewachten Versteckes allen Rudelmitgliedern theoretisch möglich war, war es für die Alphahündin am einfachsten, eigene und fremde Verstecke zu behalten bzw. sich fremde Lager auch ggf. gegen den Willen des Eigentümers anzueignen. Die rangniedrige Schwester traute sich wahrscheinlich nicht, ihre dominante Schwester am Zugang zu hindern.

Dass die ranghohe Stellung eine Verteidigung erleichtert, zeigt sich auch an den Magdeburger Tieren. Der ranghohe Rüde verteidigte hier durch Herbeilaufen Futterlager gegenüber seiner Partnerin und gegen den subordinierten Rüden. Der zweite Rüde legte keine Verstecke an, er eignete sich keine an und verteidigte sie auch nicht.

Dass eindeutig häufiger ein eigenes als ein fremdes Versteck verteidigt wurde und nicht einfach gleichverteilt alle vollen Verstecke gleich welchen Urhebers, zeigt einmal, dass sich die Rothunde bewusst waren, genau dieses Versteck angelegt zu haben. Sie konnten sich zudem die Stelle sehr genau merken, denn sie reagierten aus über 40 m mit Herbeilaufen, wenn sie sahen, dass sich ein Artgenosse schnuppernd dem Versteck auf wenige Meter genähert hatte.



Das Markieren von Lagern spielte dagegen keine Rolle. Es erfolgte nicht als „Besitzanzeiger“. Es wurden sowohl eigene als auch fremde Verstecke von den Alphetieren markiert. Es wurde jedoch nicht zwangsweise später auch von dem Rothund geleert, der darauf markierte oder als letztes markiert hatte.

Das Markieren gab auch keine Auskunft über den Füllungszustand. So wurden sowohl volle als auch leere Verstecke markiert. Insgesamt trat das Markieren von Horten und von offen liegendem Fleisch oder Knochen nur in Einzelfällen auf. Markieren hat also allgemein keine große Bedeutung für die Besitzanzeige eines Nahrungsstückes.

Rotfüchse, Kojoten (Harrington 1982) und Wölfe (Harrington 1981) markieren die Stellen mit Urin vor allem dann, wenn das Versteck geleert wurde (van der Wall 1990). Offensichtlich dient dies als Zeichen, dass dort nichts mehr zu holen ist, auch wenn noch der Geruch dort vorliegt. Andererseits waren es bei den Canisarten nur ranghohe Tiere, die das Versteck markierten, was auch für eine Rangdemonstration spricht.

Fazit:

Rothunde kennen die Stellen, an denen sie ihr Depot angelegt haben. Sie sind aber auch in der Lage, fremde Horte durch ihren Geruchssinn zu finden.

Sie verteidigen eigene aber auch fremde Futterverstecke. Dies geschieht am häufigsten, wenn das Lager noch gefüllt ist. Das Verteidigen eines Horts ist rangabhängig.

Am häufigsten verteidigte die Alphahündin ein Versteck, seltener der Alpharüde. Die jeweils rangniedrigeren Rüden zeigten das Verhalten nicht. Die subordinierte Hündin verteidigte nur gegen den Rüden nicht aber gegenüber ihrer dominanten Schwester ein Futterlager.

Markierungsverhalten spielte dabei keine Rolle, weder als „Besitz-“ noch als „Füllstandsanzeige“.

Leeren von Horten

In allen Rudeln leerten beide Alphatiere. Im Schweriner Rudel leerte auch das zweite Weibchen Futterverstecke. Weder in Schwerin noch in Magdeburg öffnete dagegen der zweite Rüde Nahrungshorte. Beide Rüden bekamen jeweils zur Fütterung massiven Druck von den Alpharüden. Teils mussten sie alle Stücke abgeben. Fressen konnten sie nur zurückgezogen, möglichst außer Sichtkontakt. Damit war der Nahrungserwerb für beide rangabhängig erschwert und ging teils mit Verletzungen einher. Das Leeren eines Versteckes hätte für sie ggf. stark negative Konsequenzen gehabt, so dass sie das Verhalten nicht zeigten.



Die Nutzung des Inhaltes eines Futterhortes unterscheidet sich stark zwischen nichtreproduktiven und reproduktiven Jahren. So wurde 2001 und in Magdeburg der Inhalt jeweils vollständig gefressen. In beiden Reproduktionsjahren dagegen erfolgte bei den Weibchen nur in etwa der Hälfte der Fälle ein Verzehren. Sie vergruben das Fleisch häufig sofort wieder an anderer Stelle. Der Rüde war der einzige in beiden Jahren, der den Inhalt der Futterverstecke den Weibchen bzw. den Welpen in die Höhle zutrug.

Es war dabei von Bedeutung, ob der Wildhund ein normales Versteck mit einem Fleischstück oder Knochen öffnete, oder eines mit vorverdaulichem Mageninhalt. Bei letzterem war kein Wegtragen bzw. Eintragen in die Höhle möglich. Der Inhalt musste vor Ort verzehrt werden. Alle drei Rudelmitglieder verzehrten Inhalt aus derartigen Verstecken.

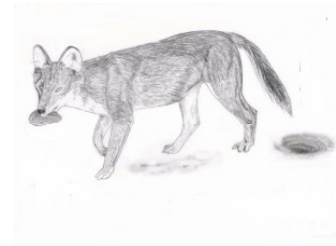
Da die verfütterte Menge von Einfluss ist, fällt in Haltungssystemen mit täglicher Fütterung ohne Ganzkörper von größeren Kadavern wie Schaf, Hirsch, Kuhkälber etc. das Vergraben ggf. völlig aus. Ebenso in großen Rudeln, in denen die Gefahr steigt, dass ein anderer das Versteck findet und leer räumt. Dahinter steht die Annahme, dass ein Rothund das Fleisch für sich selbst hortet und nicht im Sinne der „Arterhaltung“ für ein Rudelmitglied. Wenn der Inhalt jedoch von allen wiederum zum Zutragen und Füttern von Welpen und laktierenden Weibchen genutzt würde, wäre es zur Aufzucht weniger relevant, wer das Versteck leert.

In dieser Studie trug nur der Rüde aus fremden und eigenen Verstecken das Fleisch zum Wurflager. Da er auch mitten in der Nacht Fleisch zutrug, abends jedoch keine Stücke offen herumlagen, ist anzunehmen, dass der Rüde auch nachts Fleisch ausgrub. Er hortete damit wahrscheinlich zur günstigen Zeit gehäuften Nahrungsaufkommens, der künstlichen Fütterungszeit, um damit die ungünstige Zeit der Abenddämmerung und Nacht zu überbrücken (Im Zoo war keine Jagd zur Abenddämmerung wie im Freiland möglich).

Die beiden laktierenden Weibchen „bedienten“ sich dagegen selbst an eigenen und fremden Horten. Auch dies wäre im Sinne der verbesserten Versorgung der Welpen durch mehr Milch und damit besserer Überlebenschance. Auffällig ist, dass die Alphahündin im ersten Jahr zu über 50 % ihre eigenen Horte leerte und im zweiten Jahr erstens weit weniger anlegte und zweitens etwas häufiger die des Rüden als ihre eigenen leerte.

Im Sinne der Schonung eigener Ressourcen unter Ausnutzung von fremden Quellen wäre zu erwarten gewesen, dass sobald sie aufgespürt sind, fremde Verstecke geleert werden sollten und der Inhalt verzehrt oder neu vergraben werden sollte. Die eigenen Verstecke sollte der Eigentümer dagegen erst viel später wieder leeren. Die Ergebnisse sprechen jedoch dagegen. Es wurden fremde Verstecke nicht signifikant schneller nach deren Anlegen geleert als eigene. Beide Weibchen holten mehrfach Fleisch aus einer Stelle und

vergruben es sofort wieder, was auf den ersten Blick betrachtet für eine Aneignung spricht. Die hohen Raten der Weibchen beim sofortigen Wiedervergraben (ohne den Inhalt zu fressen) setzten sich jedoch zusammen aus „Funden“ fremder Horte und dem Wiedervergraben von Fleisch aus eigenen Verstecken. So reagierte die Alphahündin mehrfach mit erneutem Vergraben, wenn ein Artgenosse an ihrem Hort roch oder ihr beim Vergraben zugesehen hatte. Wiederverstecken diente damit einerseits wirklich der Aneignung, andererseits aber auch der Sicherung des eigenen Inhaltes. Dies ist insofern bemerkenswert, dass der Rothund begriff, was passiert, wenn ein anderer beim Vergraben zusieht (dieses Tier konnte sich teils nicht dem Versteck nähern, da der Urheber sofort das Fleisch wieder hervorholte und damit weglief). Seltsamerweise gingen die Adulttiere nie an Verstecke, die ein Welpe angelegt hatte (Allerdings sind die Ereignisse so selten beobachtet worden, dass es nicht auszuschließen ist). Auch dann nicht, wenn sie beim Vergraben zugesehen hatten. Umgekehrt galt das nicht.



Das Vergraben von Nahrung trat nicht nur in den Rudeln im Zoo Schwerin und Magdeburg auf. Ein Rothundpaar im Tiergarten Berlin legte ebenfalls Futterverstecke an.

Mit dem Anwachsen des Münsteraner Rudels übernahmen Helfer diese Aufgabe.

In Münster legten die beiden Rothunde (1,1 im Jahr 2000) während der Aufzucht Horte an. Im Jahr darauf bereits zur Vorpaarungszeit, wobei nur beide Alphiere vergruben. Während der Aufzucht 2001 legen alle drei Rothunde Horte an. 2003 legten beide Helfer und der Rüde aber nicht das Muttertier während der Aufzucht Nahrungshorte an, der Rüde trug dagegen zu. Im Dresdner Rudel (1998: 2,1 Tiere) versteckte die Hündin zum Ende ihrer Tragzeit hin häufiger Futter. Der Alpharüde tat dies ebenfalls häufiger als der zweite Rüde im Rudel. Möglicherweise sind es individuelle Vorlieben, wer vergräbt.

Vom Freiland liegen keine Berichte über das Vergraben von Fleisch beim Rothund vor.

Das Fehlen von Futterhorten beim Rothund im Freiland wertete Johnsingh (1982) als ein Mittel des Rothundes, den Wettbewerb mit Tigern und Leoparden im selben Gebiet zu verringern. In seiner Studie legten die Rothunde keine Futterverstecke an. Entweder es wurde nicht beobachtet oder die Rothunde verfolgen die Taktik, möglichst viel sofort zu konsumieren, da Kadaver bzw. Fleischlager durch die Konkurrenz geleert werden könnte. Auch Karanth und Sunquist (2000) beobachteten kein einziges Mal bei 85 Rissen, dass die Beute oder Teile davon versteckt wurden, in dem Gebiet kam der Rothund ebenfalls sympatrisch mit Tigern und Leoparden vor.

Interspezifische Konkurrenz könnte damit ein wichtiger Faktor sein, warum im Freiland das Vergraben von Fleisch beim Rothund so selten beobachtet wird, es jedoch im Zoo relativ häufig und vor allem in kleinen Rudeln beobachtet wird. Bei größeren Rudeln dürfte im Zoo die intraspezifische Konkurrenz möglicherweise zu hoch sein, weshalb von großen Rudeln kaum bzw. kein Futterhorten beobachtet wird.

Sonderfall: Extraintestinale Verdauung von Fleisch im Boden?

Nur in Schwerin und nur in der großen Waldfreianlage wurde das Vorwürgen von Mageninhalt in Löcher im Boden mit anschließendem Bedecken beobachtet. Die meisten dieser Verstecke wurden am Tag der Ganzkörperfütterung bzw. bis zu zwei Tage danach beobachtet. (Bei großen Ganzkörpern von 20 kg bis 30 kg fraßen sie bis zu drei Tage am Kadaver). Alle drei Adulttiere zeigten das Verhalten.



Diese Verstecke wurden teils innerhalb von wenigen Minuten nach dem Anlegen wieder geöffnet. Dies geschah jedoch dann meist nicht durch den Hund, der das Versteck angelegt hatte. Der Eigentümer kehrte einmal nach nur 36 Minuten zurück und maximal nach einem Tag. Die längste Aufbewahrungsdauer war ein Tag. Der Inhalt waren jeweils zehn bis dreißig Fleischstückchen, die schätzungsweise kleiner als 5 cm lang waren und ca. Fingerbreite aufwiesen. Die Stückchen wurden mit dem Erdaushub aus dem Loch gescharrt. Der Wildhund leckte dann das Stück auf, hielt es mit den Canini fest und schüttelte die Erde ab. Kauen wurde seltenst beobachtet. Meist wurden die Stückchen so geschluckt. (Große Fleischbocken wurden dagegen von den Rothunden am Riss abgerissen und gekaut bevor sie geschluckt wurden). Es erscheint unwahrscheinlich, dass im Boden durch die Magensäure eine weitere Verdauung stattgefunden hat. Es war nicht möglich, die Tiere zur Kontrolle eines frisch angelegten Hortes abzusperren, da sie durch die Ganzkörperfütterung nicht in das Absperrgehege gelockt werden konnten. Dadurch ist die Ausgangsgröße der Fleischstücke beim Vorwürgen ins Bodenloch nicht gesichert. Da die Schnauze beim Erbrechen in das Loch bis knapp darüber gehalten wird, ist eine optische Erkennung der Fleischgröße nicht möglich gewesen.

Das Verhalten wurde sehr gezielt ausgeführt. Nach dem Umherlaufen und der geruchlichen Prüfung von verschiedenen Stellen wurde ein Loch gegraben oder ein vorhandenes erweitert, gezielt in das Loch regurgitiert und dann sorgfältig Streu und Erde darüber gedeckt. Es war eindeutig kein Erbrechen, wie es beispielsweise bei Aufregung oder beim Vorwürgen nach Futterbetteln erfolgt. Es unterschied sich auch vom Erbrechen nach dem Verzehr von Gras bzw. dem Erbrechen von gelbem Magen/Gallensaft, das die Rothunde gelegentlich vor der Fütterung zeigten. Es wurde gezielt vorher ein Loch gegraben. Und die vorgewürgte Portion wurde nicht wieder aufgeleckt. Es war eindeutig ein Verhalten zum Horten von Nahrung. Da es häufig im Zusammenhang mit Ganzkörperfütterung auftrat, wäre eine Überfüllung des Magens denkbar. Dann hätte sich das Verhalten aber in reinem Erbrechen äußern müssen. Zudem begannen sie sofort nach dem Regurgitieren erneut minutenlang am Kadaver zu fressen bis sie denselben „Füllstand“ erneut erreicht hatten, was gegen die These der Überfüllung spricht.

Es ist nicht auszuschließen, dass ein Rothund das Verhalten zeigte und die anderen beiden dies lernten. Das Verhalten wurde auch von einem erblindeten Welpen gezeigt. Er erblindete jedoch erst im Alter von zehn Wochen, so dass er ggf. das Verhalten erlernt hat. Dagegen spricht jedoch, dass der Welpen das Verhalten vor seiner Erblindung nicht zeigte, obwohl auch acht Wochen alte Welpen bereits Löcher graben und ab der neunten Woche Futter vergraben. Zudem zeigte der Welpen das Verhalten vollständig und in der richtigen Reihenfolge. Insgesamt läuft das Vergraben von Mageninhalt bei allen Rothunden nach einer anfänglichen Orientierungsbewegung, der Suche nach einem Versteckplatz, relativ starr ab. Variabel ist nur, ob noch ein Loch gegraben werden muss, oder es schon vorhanden ist sowie das Zudecken mit mehr oder weniger Streu. Diese starre Verhaltensabfolge spricht für eine erbliche Komponente (Erbkoordination) im Verhalten. Es erscheint deshalb unwahrscheinlich, dass es im Freiland nicht auftritt.

Vielleicht entstand das Verhalten als spezielle Anpassung an das Füttern von Welpen. Denkbar wäre, dass Rothunde im Freiland von einem großen Riss Fleisch im Magen und im Fang zurück zur Höhle transportieren. Wenn viele Jäger zurücktragen und wenig Welpen/Helfer zu versorgen sind, könnte Fleisch im Überfluss mitgebracht worden sein. Ein Vergraben nicht nur von im Fang transportierten Stücken sondern vom Mageninhalt in Höhlennähe wäre dann adaptiv. Die Jäger könnten dann zum Kadaver zurückkehren und erneut fressen. Dadurch wäre der Kadaver besser genutzt. Eine wirkungsvolle Strategie gegen konkurrierenden Aasfresser ist der schnellstmögliche Verzehr großer Mengen und das Anlegen von Futterverstecken.



Dies deckt sich mit den Beobachtungen in Schwerin. Die Rothunde fraßen bis sie kugelrund waren. Dann entfernten sie sich vom Kadaver. Sie regurgitierten in einem weit entfernten Gehegeteil (immer außer Sicht der Rothunde beim Kadaver!) häufig wechselten sie dazu in die Anlage über, in der der Kadaver nicht lag. War der Magen (teilweise?) entleert, kehrten sie sofort zurück und fraßen erneut minutenlang.

Gerade dieses Fressen von enormen Mengen Fleisch und das anschließende Fortgehen ohne etwas im Fang zu tragen, um Minuten später wieder kiloweise Fleisch zu verschlingen, brachte die Autorin auf den Gedanken, dass die Rothunde Fleisch auf bisher unbekannte Weise horten würden.

Das Vergraben von vorgewürgter Nahrung wird bisher vom Afrikanischen Wildhund im Freiland geschildert. Dort zeigten es vier verschiedene Individuen. In jedem Fall horteten sie Mageninhalt zu einer Zeit, da sie durch die Jungtieraufzucht an eine Höhle gebunden waren und nicht wie sonst nomadisch lebten (Malcom und Marten 1982, Estes 1991). In der Studie leerte jeweils der Urheber wieder das Versteck innerhalb von sieben bis 25 Stunden. Auch bei Arktiswölfen kommt es häufig vor, dass sich die Tiere am Riss den Bauch füllten und dann getrennt von den anderen den Mageninhalt an einer geschützten Stelle vorwürgten und verwahrten (Mech 1997).

Da auch Wölfe und Afrikanische Wildhunde das Vergraben von vorgewürgtem Fleisch zeigen, und zudem im Freiland, ist anzunehmen, dass es sich bei dem beobachteten Verhalten der Rothunde um ein natürliches Verhalten handelt. Dass es bisher nicht in anderen Rudeln beobachtet wurde, mag daran liegen, dass bisher keine Untersuchungen zum Futtervergrabverhalten von Rothunden gemacht wurden.

Fazit:

Rothunde zeigen das Vergraben von vorgewürgtem Mageninhalt als eine Variante des Futterhortens. Es tritt bevorzugt auf, wenn große Futtermengen zur Verfügung stehen. Aufgrund der starren Verhaltensabfolge ohne individuelle Unterschiede ist es sehr wahrscheinlich, dass das Verhalten eine Erbkoordination darstellt und nicht gelernt wird. Es wird auch bereits im Welpenalter vollständig ausgeführt. Auch blinde Welpen beherrschen es.

4.4.5.4 Ortswechsel: Ursachen und Konsequenzen des Welpentransports



Der Transport von Jungtieren kommt bei den Säugern vor, die entwicklungsbedingt zunächst nicht in der Lage sind, selbst den Standort zu wechseln oder den Elterntieren zu folgen. Dies trifft auf Traglinge wie Lagerjunge zu.

Rothundwelpen sind wie alle Caniden in den ersten Lebenswochen nur in der Höhle, so dass alle Ortswechsel nur durch Trageverhalten möglich sind.

Einige Hündinnen wechseln bereits 10 - 15 Tage nach der Geburt, im Zoo auch schon nach zwei Tagen (eigene Beobachtung) mit den Welpen in eine andere Höhle über.

In Dresden trug die Hündin ihre Welpen nach einer bzw. zwei Wochen erstmals in eine andere Höhle (Ludwig 2001).

Möglicherweise spielt auch die Distanz zum neuen Bau im Freiland eine Rolle. So berichtet Davidar (1975) von einem Höhlenwechsel nach fünf bis sechs Wochen, bei dem die Welpen liefen. Fox (1984) gibt als Zeitpunkt eines Wechsels der Höhle ein Alter von acht bis zehn Wochen an. Da im Freiland möglicherweise weite Strecken bei einem höheren Gefährdungspotential zu überwinden sind als im Gehege, müssen die Welpen sehr sicher und schnell auf den Beinen sein. Ein Höhlenwechsel ist im Zoo dagegen auch mit noch unreiferen Welpen gefahrlos möglich.

Ggf. dient der Höhlenwechsel zu einer Zeit in der die Welpen noch ausschließlich innerhalb der Höhle leben, ursprünglich der Wurfhygiene, da Parasiten, alte Knochen mit Fleischresten etc. den Wurf gefährden könnten. So beobachtet Fox (1984), dass zwei kurz zuvor aufgegebene Rothundhöhlen voller Flöhe waren. Im Zoo häuften sich mehrfach Knochen in der Höhle an, so dass durch Tierpfleger dann die Futterreste einmal pro Woche entfernt wurden.

Adaptives Tragen

Bei Störungen wird ebenfalls der Wurf weggetragen. Im Freiland beobachtete Johnsingh (1982) fünfmal den Umzug eines Rudels in eine andere Höhle. Jedes Mal waren menschliche Störungen dem Höhlenwechsel vorangegangen.

Venkataraman (2003) beobachtete ebenfalls mehrfach einen Höhlenwechsel im Mudumalai Nationalpark in Südindien. Einmal trugen die Eltern die Welpen von einer Höhle zur anderen, ein anderes Mal übernahmen das Muttertier und ihre ältere Tochter diese Aufgabe.

Im Zoo Schwerin wurde dagegen nie ein Höhlenwechsel aufgrund der Kontrolle der Welpen bzw. der Reinigung des Lagers beobachtet. Die Adulttiere berochen die Streu (sie wurde nicht gewechselt) und kurz die Welpen und ließen sich dann im Kessel nieder.

Ein Transport von Welpen ist auch bei Gefährdung im Gelände adaptiv. In Dresden holten Helfer Welpen ebenfalls bei Gefahrensituationen weg und brachten sie in Sicherheit (Ludwig 2004). In Münster zog der Jährling den Welpen am Hinterbein von einem Hügel herab (Fels 2001). Dies steht im Einklang mit den Beobachtungen in Schwerin. Ist Gefahr im Verzug, werden die Welpen irgendwo gegriffen, weggezogen und erst später richtig aufgenommen. Ein Wegtragen aus Gefahrenzonen wie Wasser oder Klippen wurde auch im Freiland beobachtet (Durbin, pers. Mitteilung).

Das Tragen der Welpen dient somit eigentlich dem Schutz der Jungen. In dieser Funktion ist es demnach adaptiv und wird gezielt und kurzfristig ausgeführt.

Maladaptives Tragen

Wie diese Studie mit dem Umfrageergebnis zeigte, ist jedoch übersteigertes Trageverhalten die bekannteste Todesursache von Welpen im Zoo. Stundenlanges, fortwährendes Tragen der Welpen kommt im Freiland dagegen nicht vor (Venkataraman und Durbin, persönliche Mitteilung).



Die Welpen kühlen durch das lange Tragen aus und sterben daran, oder erleiden Verletzungen, die mittels Infektion zum Tod führen. Möglicherweise ist die Anzahl der Welpen, die bei bzw. sofort nach der Geburt sterben, viel höher als die „zu Tode getragenen“, da außer in Schwerin kein Wurflager per Kamera überwacht wird, gibt es keine Zahlen zu Welpensterben in den ersten Tagen nach der Geburt, sondern meist erst, wenn sie selbständig die Höhle verlassen.

So kam das Jungtier im Zoo Schwerin 2002 durch die Infektion einer tiefen Caniniwunde am Bauch ums Lebens. Wahrscheinlich entstand die Wunde beim Tragen. Im Zoo Magdeburg wurden mehrere Würfe mit bis zu zehn Welpen beim Tragen verletzt. Sie starben an Infektionen. Bei einem weiteren Wurf wurden die Welpen fortwährend so über den Boden geschleift, dass große Schürfwunden am Bauch entstanden, die chirurgisch versorgt werden mussten und die Welpen von Hand aufgezogen wurden.

Jungtiere werden so über Stunden und Tage hin- und hergetragen. Dabei kann es sein, dass beispielsweise nur das Muttertier stundenlang schleppt, oder alle Rudelmitglieder beteiligen sich daran.

Was beeinflusst das Trageverhalten?

a) Unerfahrenheit und damit verbundene Nervosität bei Störungen

In Schwerin verließ das Muttertier ihren einzelnen Welpen im ersten Aufzuchtjahr sehr häufig und teils über Stunden. Sofort holte der Rüde den Welpen aus der Höhle und legte sich mit ihm am Eingang ab. Darauf nahm ihm das Muttertier sofort den Welpen ab, trug ihn in den Bau und ließ ihn sofort allein, worauf der Rüde erneut hineinging und so fort. Das spielte sich fast 400 mal ab. Offensichtlich war die Unerfahrenheit des Muttertieres ursächlich. Sie lag nicht fest beim Jungtier, verließ bei den kleinsten Störungen den Bau und hielt sich über Stunden außerhalb der Höhle auf. Im nächsten Jahr blieb sie bzw. die zweite Hündin schon länger bei den Neugeborenen und im Jahr 2004 lag sie – abwechselnd mit ihrer Schwester – die ersten beiden Wochen fast die ganze Zeit in der Höhle. Der Rüde holte meist nur dann Welpen, wenn kein Weibchen im Bau war. Da er direkt am Höhleneingang Wache hielt, und er den alleingelassenen Welpen in der Höhle winseln hörte, holte er ihn sofort zu sich. Dabei wollte er weiterhin draußen Wache halten, so dass er bereits den wenige Tage alten noch blinden Welpen hinaustrug. Im nächsten Jahr waren sechs Welpen vorhanden. Wenn sie allein gelassen waren, suchten sie innerhalb des Baus nach den Wurfgeschwistern und beruhigten sich, sobald sie Kontakt zu den anderen Welpen hatten, so dass seltener das Distressquarren zu hören war. Zudem war häufiger eines der beiden Weibchen in der Höhle anwesend als im Jahr zuvor. Im Jahr 2004 lag der Rüde und die zweite Hündin in den ersten Wochen beim Höhleneingang. Die Jährlinge ruhten abseits. Zum Zeitpunkt, als die Welpen selbst die Höhle verließen, übernahmen die Jährlinge das Wachen bei der Höhle, der Rüde ruhte dann auch etwas weiter entfernt. Ein permanentes Heraustragen aus dem Wurflager, wie im ersten Aufzuchtjahr, zeigte er nun nicht mehr.

Übersteigertes Tragen wurde auch in Münster bei Rothunden nach Störungen beobachtet. Auf eine Reinigung des Geheges reagierten die Elterntiere (nicht aber der Jährling) mit dem nervösen Umherschleppen des Jungen im Gehege 2001 und 2003 (Fels 2001 und 2003).

Eine Mähnenwölfin schleppte ebenfalls permanent bei der geringsten Störung ihre Jungen umher (Encke et al. 1970).

Auch die Erfahrung der Rothunde spielt eine Rolle. In Schwerin zeigten die Adulttiere bei der zweiten Aufzucht nur noch in Ausnahmefällen eine panikartige Flucht. Auch aus anderen Zoos wird berichtet, dass das Rudel mit jedem Jahr die Aufzucht ruhiger angeht (Fels und Encke, persönliche Mitteilung).



In den Rudeln, die einmal erfolgreich aufzogen, klappt es meist immer wieder ohne Probleme. So im Safaripark Beekse Bergen, Zoo Dresden, Zoo Duisburg, Safaripark Hodenhagen, Zoo Münster, Zoo Schwerin (Umfrageergebnisse, pers. Mitteilung, eigene Beobachtung).

Zudem wirkt sich die Anzahl der Helfer positiv aus. Bleiben die Jungtiere vom Vorjahr – also nach einer ersten erfolgreichen Aufzucht im Rudel – stehen mehr Helfer zur Verfügung als im Jahr zuvor. Dies wirkt sich sehr auf die nächste Aufzucht aus. Müssen die Adulttiere nicht gleichzeitig säubern, wärmen, säugen, sich selbst ernähren und noch Wache halten, weil Arbeitsteilung möglich ist, führt dies zu sichtlicher Entlastung des Mutter- und Vattertieres. Eine auch sozial bedingte stressfreiere Aufzucht, kommt damit auch den Welpen stark zu Gute. Mehr Wildhunde im Rudel bedeutet damit nicht häufigeres, sondern selteneres Tragen von Welpen.

b) kranke und lebensschwache Welpen

Auch wenn mit Welpen etwas nicht stimmt, so kann sich die Unruhe des Muttertieres in häufigem Hin- und Hertragen äußern. Dies wurde beim kranken, ersten Welpen „Barnie“ beobachtet, der, als er kaum noch Lebenszeichen zeigte, fast pausenlos getragen wurde. Aber auch die lebensschwachen bzw. dann toten Welpen wurden 2004 am Tag der Geburt vom Muttertier und den anderen Rudelmitgliedern viel häufiger raus und vom Muttertier wieder reingetragen, als die gesunden, vitalen. Sie wurden nur in Einzelfällen überhaupt getragen.

c) in Panik

Besonders wenn die Rothunde in Panik gerieten, beispielsweise wenn Zoobesucher den Besucherzaun überstiegen und sich querfeldein dem Gehegezaun näherten, griffen die Adulttiere in Schwerin die Welpen, wo sie sie zu fassen bekamen. Möglicherweise packen sie dann auch zu fest zu. Die typischen Verletzungsspuren davon sind tiefe Caninilöcher im Hals und Bauchbereich.

Aufgestörte Rothunde laufen mit ihren Welpen nicht die nächste Höhle an. Vielmehr rennen sie mit dem Jungen im Fang im Gehege umher, lassen es in vollem Lauf fallen, packen wiederholt irgendwie zu und schleifen den Welpen erneut umher. Sie versuchen eindeutig zu flüchten und vermeiden es dabei vor den Augen der Besucher eine Höhle aufzusuchen.

In Münster schleppte das Muttertier den letzten überlebenden Welpen panisch hin und her, nachdem der restliche Wurf per Infantizid von der ältesten Tochter getötet worden war. Das Jungtier verstarb im Lauf des Tages (Fels 2004, Encke, persönliche Mitteilung).

d) die Gehegeausstattung und Distanzmöglichkeiten zu Personen

Die Gehegegestaltung hat entscheidenden Einfluss. So wurden die Welpen jedes Jahr im Kleingehege in Magdeburg beim endlosen Tragen zu Tode geschleift, bis das ehemals längliche und kaum sechs Meter tiefe Gehege im Jahr 2002 stark erweitert wurde, einen quadratische Grundriss erhielt und die Rothunde eine weit größere Distanz zum Publikum halten konnten als bisher. Bereits im nächsten Jahr zogen die Wildhunde in einer besucherfernen, neuen Höhle erfolgreich auf. Sie zeigten noch immer leicht übersteigertes

Trageverhalten, die Verletzungen blieben aber geringer und die Welpen überlebten alle (Oppermann, persönliche Mitteilung). Schlägt jedoch die Aufzucht in einem frühen Stadium fehl, so sind auch die Chancen für eine Aufzucht im nächsten Jahr nicht unbedingt besser. So gibt es Rudel in Menschenobhut, die Jahr für Jahr ihre Welpen zu Tode tragen. Dann ist nur durch eine Veränderung der Haltungssituation eine Verbesserung zu erreichen.



Wichtig ist offensichtlich, dass mehrere Höhlen und Rückzugsmöglichkeiten vorhanden sind. Fühlen sich die Wildhunde sicher, ziehen sie auch in besuchernahen Höhlen auf, da sie sich bei Bedarf weiter zurückziehen können. Das Muttertier wählte in Schwerin beispielsweise eine selbst gegrabene Höhle im Abstand von fünf Metern zum Hauptbesucherweg aus, obwohl sie auch weiter entfernte Möglichkeiten hatte.

Wird richtiges Tragen gelernt?

Die Erfahrung eines Rothundes hat Auswirkung darauf, ob er häufiger richtige Griffe anwendet, bei denen die Welpen in Tragstarre fallen. So zeigte bei beiden Aufzuchten 2002 und 2003 der Rüde die höchsten Anteile an richtigen Transportgriffen. Er hatte in Duisburg bereits bei der Aufzucht von Welpen geholfen und war damit erfahren. Alle drei Adulttiere wandten bei der zweiten Aufzucht häufiger richtige Griffe an als bei der ersten, was ebenfalls für den Erfahrungsaspekt spricht. Die zweite Hündin steigerte sich erst im zweiten Jahr. Beide Elterntiere, die weit häufiger als die subordinierte Schwester trugen, wiesen im ersten Jahr viel richtiges Tragen auf. Dies sind wichtige Hinweise darauf, dass Erfahrung und damit Lernen für ein besseres Trageverhalten eine Rolle spielen.

Einfluss auf das Trageverhalten könnte auch die Lautgebung der Welpen haben. Allgemein zeigte sich, dass die Welpen beim Tragen in den ersten anderthalb Wochen fast immer schreien, ab der dritten Lebenswoche dagegen nur noch vereinzelt. Dies war zunächst unabhängig, ob sie dabei richtig im Rücken oder falsch an den Beinen getragen wurden. Vermutlich verhindert das Schreien, dass sie in dieser Neugeborenenphase überhaupt getragen werden und damit zu oft aus der Höhle transportiert werden. In den ersten zwei Lebenswochen sind die Welpen blind und orientieren sich nur auf die Mutter und noch nicht auf Geschwister. Erst danach beginnen sie auch miteinander zu agieren und explorieren die Höhle, nehmen ihre Umgebung wahr. Sie verlassen teils selbständig die Höhle, explorieren und spielen unmittelbar am Höhleneingang und werden dann wieder hineingetragen. Im selben Zeitraum vollzieht sich auch der Wechsel der Lautgebung hin zum stillen „sich Tragen lassen“. Bei der Mehrzahl der Transporte nach der dritten Woche, bei denen die Jungtiere lautstark schreien, wurden sie meist falsch getragen. Somit ist nicht das Schreien an sich, sondern der Zeitpunkt, nach der dritten Lebenswoche, ein Hinweis auf falsches bzw. richtiges Tragen durch Adulttiere.

Allgemein war die Alphahündin gegenüber ihrer Schwester im Beisein von Welpen aggressiver. Eine unmittelbare Erziehung durch die Alphahündin, wenn ihre rangniedrigere Schwester beispielsweise einen Welpen falsch trug und er schrie, wurde nicht beobachtet. Sie versuchte fast immer, ihr den Welpen abzunehmen, unabhängig von dessen Lauten. Derartige Konsequenzen zeigten sich jedoch eindeutig 2004, als die Jährlinge einen Welpen trugen oder ihn unsachgemäß behandelten, so dass das Junge schrie. Dann gingen beide Weibchen, nicht jedoch das Vatertier, aggressiv gegen den Jährling vor. Es ist deshalb anzunehmen, dass auf diese Weise die Einjährigen lernen, wie man mit Welpen umgeht bzw. dass man sie so trägt, dass er keinen Laut von sich gibt. Möglicherweise erfolgt auch Lernen durch beobachten. So lief häufig ein Jährling parallel mit, wenn ein Adulttier einen Welpen von einer Höhle zur anderen trug. Dabei stand wahrscheinlich

nicht das Zusehen im Vordergrund, sondern das allgemeine Interesse der Jährlinge an den Welpen. Das Lernen durch Zusehen erfolgte quasi „nebenher“.

Auch das Einnehmen der Tragstarre dürfte helfen, Welpen richtig zu tragen. Der Griff im Nacken, über den Rücken oder an der Hüfte führt dazu, dass das Junge ohne zu zappeln getragen werden kann, was das Entgleiten aus dem Fang minimiert. Größere Welpen ab ca. der fünften Woche, werden bevorzugt im Genick gegriffen. Durch Kopf und Schultergürtel bietet der Griff am Hals einen sicheren Halt. Durch das zunehmende Körpervolumen ist ein Tragen am „breiten“ Rücken erschwert, ein Umfassen wird schwierig. Bedingt durch die geringe Körpergröße der Adulttiere, ist es ihnen später nicht mehr möglich, die Welpen ganz vom Boden abzuheben. Ein Griff in der Hüfte würde dabei automatisch zum Schleifen des Welpenkopfes auf dem Boden führen, was beim Genickgriff verhindert wird. Allgemein sind die Welpen mit fünf bis sechs Wochen schon in der Lage, auf eigenen Beinen im Gehege von einer Höhle zur anderen.



Für das Lernen der Griffe sprechen Beobachtungen aus Münster und Dresden.

Beide Elterntiere trugen 2001 in Münster den Welpen am Bauch. Auffällig ist, dass der Jährling, als er ebenfalls den Welpen zu tragen begann, ihn wie die Eltern ebenfalls am Bauch fasste. Auch 2003 wurde das Junge vom Vatertier am Bauch getragen. Ein Jährling lernte jedoch, den Welpen richtig am Genick zu packen (Fels 2001 und 2003).

Auch in Dresden zeigten die Jährlinge zunächst nur ungeschicktes Tragen der Welpen. So griffen sie die Welpen am Hinterbein oder an der Rute (Ludwig 2001).

In Schwerin drohten beide adulten Hündinnen sofort Jährlinge an, wenn diese die Welpen trugen und die Jungen dabei Schmerzensschreie hören ließen.

2003 versucht der Jährling in Münster, den Welpen am 33. Lebenstag hochzunehmen. Der Welpen wurde daraufhin sofort vom Muttertier abgeholt (Fels 2003). Am 46. Lebenstag trug dieser Jährling zweimal den Welpen mit Genickgriff. Das Weibchen griff nicht ein.

Bei Waldhunden nahmen die unerfahrenen Jährlinge in den ersten drei Tagen die Welpen am Schwanz und Hinterbein hoch, danach nur noch mit richtigem Kopf-Rumpfragegriff (Stein 1992). Auch sie lernten eindeutig das richtige Tragen.

Die Tochter der Alphawölfin trug ebenfalls die Welpen häufig nicht nur am Rücken und Hüfte, sondern oft auch am Hinterbein oder Bauch (Altmann 1974).

Fazit:

Durch Erfahrung geht die Anzahl der Transporte sowie die der falschen Griffe zurück. Trageverhalten wird eindeutig durch Lernen beeinflusst. Übersteigertes Trageverhalten führt häufig zum Tod der Welpen. Es wird durch Störungen, ungeeignete Haltungsbedingungen und Unerfahrenheit verursacht.

Höhlenwechsel

Auffällig ist, dass in Schwerin der Rüde Höhlenwechseln initiierte bzw. versuchte. Die Weibchen trugen meist zunächst in die bisherige Höhle zurück und begannen, wenn schon mehrere Welpen von ihm ins neue Lager getragen worden waren, dann zusammen mit ihm die neue Höhle anzulaufen. Kein Weibchen verhinderte das Wegtragen eines Welpen durch ihn, sie holten das Junge jedoch meist sofort wieder. Dies lies erst mit zunehmendem Alter und eigener Mobilität der Welpen nach.

Als das Junge in Münster ca. zwei Wochen alt war versuchte der Rüde das Jungtier in eine andere Wurfgelegenheit zu bringen, was aber von der Hündin vereitelt wurde (Fels 2000). Auch an weiteren Tagen wurde dies vom Rüden versucht. Es war erfolglos, weil die Hündin das Junge nicht mehr allein lies bzw. den Rüden beim Betreten der Höhle jeweils weglockte. Auch in den folgenden Tagen wurde das Junge wiederholt hin und hergeschleppt, statt gezielt nur einmal für einen Höhlenwechsel. Wie in Schwerin initiierte der Rüde den Wechsel, die Hündin war dagegen. Dies passierte auch 2001 in Münster an mehreren Tagen. 2003 und 2004 versuchte dagegen die Hündin die Höhle zu wechseln und schleppte dabei das Junge lange hin und her (Fels 2001 bis 2004).



Dagegen war es in Dresden, das Muttertier ihre Welpen in eine andere Höhle trug (Ludwig 2001). Im Alter von fünf Wochen wechselten die Welpen allein zwischen verschiedenen Lagern hin und her (Ludwig 2001).

Bei einem Wolfsrudel beteiligte sich die Tochter am Transport der drei Wochen alten Welpen in eine neue Höhle (Altmann 1974). Auch ohne vorherige Störung trägt die Wölfin nach ca. 14 Tagen ihren Wurf in eine neuen, meist benachbarte Höhle. Am Anfang lässt die Wölfin meist nur ihren Partner zu den Welpen (Zimen 2000).

Beim Mähnenwolf wechselte die Fähe alle drei bis sieben Tage die Höhle und trug die Welpen dabei (Bartmann und Nordhoff 1984). Beim Wechsel der Höhle locken sowohl Gold- als auch Schabrackenschakale ihre Welpen zum neuen Bau (Estes 1991).

Umtragen kann ohne Störungen erfolgen, aber auch nachdem die Höhle von Feinden entdeckt wurde.

Beim Afrikanischen Wildhund beobachtete Kühme (1965 a) ein Umtragen von Welpen nach Störungen an der Höhle durch Löwen. Welpen des Afrikanischen Wildhundes wurden bevorzugt von den Weibchen in die Höhle getragen, als sie zu jung zum richtigen Laufen waren. Ältere Welpen wurden dagegen per Warnruf zum Hineinlaufen veranlasst. Während die Hündinnen Welpen bevorzugt auf einen Haufen zu anderen Welpen transportierten, nahmen die Rüden eher von dort einen Welpen weg und entfernten sich mit ihm. Dabei trugen nur bestimmte Rüden häufiger Welpen, andere kaum. Kühme (1965 b) gibt an, dass versucht wurde, am Rücken zu tragen, aber auch Griffe am Ohr, Bein, Schwanz oder Kopf vorkamen. Mit zunehmendem Alter wehrten sich die Jungen und warfen sich auf den Rücken – wie es als Trageabwehr auch bei Rothundwelpen vorkommt.

Transport vor die Höhle: erzwungene Exploration oder Vorstellung der Welpen?

Der Rüde strebte in Schwerin schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt an, dass einzelne Welpen aus der Höhle getragen wurden und dann bei ihm unter Aufsicht krabbeln konnten. Daraufhin liefen im ersten Jahr die zweite Hündin und später die Jährlinge zu dem Welpen neugierig hin. Möglicherweise lernen so die anderen Rudelmitglieder, die sonst nicht in die Höhle dürfte, die Welpen unter Aufsicht des Elterntieres kennen.

Das Herausholen wurde erstmals bereits beim noch blinden Welpen durchgeführt. Allgemein waren die Welpen noch sehr unbeholfen und verließen zu dem Zeitpunkt nur selten bzw. gerade erst selbst die Höhle. Häufig holte in dieser Zeit beispielsweise der Rüde einen Welpen zu sich und legte sich mit ihm am Eingang zur Wurfhöhle ab oder trug ihn zu einem Liegeplatz im Gelände unweit der Höhle, wo er ihn unter Aufsicht krabbeln lies. Diese frühkindliche Entwicklungsphase ist sehr wichtig. So zeigten Untersuchungen an Haushunden, dass Welpen, die nach der Neugeborenenphase im Alter von drei bis vier

Wochen verschiedensten Reizen ausgesetzt werden, später stressresistenter, aktiver und nicht so ängstlich waren (Fogle 1993).

In beiden Jahren trug der Rüde bevorzugt die Welpen hinaus, zu einem Zeitpunkt als das Muttertier sie noch in der Höhle haben wollte. Die Mehrzahl ihrer Transporte führte deshalb in das Wurflager hinein, während die Ziele des Rüden meist Lagerplätze im Gelände in Höhlennähe waren. In die Baue trug er die Welpen meist nur bei einem Höhlenwechsel.



Auch in Münster trug der Rüde das 13 Tage alte Junge aus der Höhle und legte es am Eingang ab, wo es sofort wieder vom Muttertier zurückgeholt wird (Fels 2000). Auch in Dresden holte das Muttertier zunächst sofort den vom Vattertier bzw. von Jährlingen nach draußen getragenen Welpen wieder hinein. Zu dem Zeitpunkt waren die Welpen drei Wochen alt. (Ludwig 2001). Eine Woche später wurde das Verhalten jedoch zugelassen: Ab der vierten Woche wurde die Welpen regelmäßig ins Gelände getragen und dort kurz allein gelassen. Dies endete mit der fünften Lebenswoche, weil die Welpen dann selbständig loszogen (Ludwig 2001). Im Alter von 24 Tagen folgte das heraus getragene Junge 2000 der Mutter in Münster langsam zu Fuß in die Höhle zurück. Ein Eintragen war dann prinzipiell nicht mehr nötig.

Allgemein haben Wildhundrüden offensichtlich das Bedürfnis, ihre Welpen früher aus der Höhle zu holen als es den Muttertieren recht ist.

Diese Verhalten wird auch vom Afrikanischen Wildhund beschrieben, bei denen die Rüden ebenfalls die Welpen herausholen und umhertragen, solange sie noch nicht selbst sicher gehen können (Wilden 1995). Bei Wölfen trug allerdings das Muttertier die Welpen erstmals im Alter von drei Wochen nach draußen (Wood 1994).

Beim Waldhund trugen der Vater und ein subadultes Männchen am häufigsten die Welpen in die Wurfkiste, während zwei andere Subadulte bevorzugt Welpen heraustrugen (Stein 1992). Bei einem paarweise lebenden Waldhundpaar trug nur das Muttertier in den ersten drei Wochen die Welpen in die Höhle hinein (Drüwa 1977). Der Rüde dagegen holte die Welpen hinaus (Drüwa 1977).

Fazit:

Höhlenwechsel treten häufig bereits innerhalb der ersten vierzehn Tage auf. Dies war unabhängig von Wurfkontrollen. Höhlenwechsel wurden im Studienrudel vom Rüden initiiert. In anderen Rudeln dagegen von den Weibchen.

Es herrschte oft keine Einigkeit unter den Adulttieren, ob die Höhle gewechselt werden sollte. Daraus resultierte ein mehrfaches hin und her Tragen zwischen den Lagern.

Sobald die Welpen alt genug sind, mit ca. fünf Wochen, erfolgt der Bauwechsel zu Fuß.

4.4.5.5 Locken: Ortsveränderungen der Welpen auf eigenen Beinen



Beim Locken stoßen die Rothunde rhythmisch Winseltöne aus.

Es wurde nur gegenüber Welpen beobachtet und von allen drei Adulttieren angewandt. Es erfolgte, als die Welpen fünf Wochen alt waren und damit auf eigenen Beinen laufen konnten.

Beide Weibchen zeigten von der fünften bis zur neunten Woche Lockverhalten, das Muttertier danach nicht mehr. Die zweite Hündin nur noch zweimal. Der Rüde dagegen zeigte das Locken der Welpen bis zum Beobachtungsende. Er versuchte häufiger als die Weibchen, Welpen von Gefahren wegzulocken.

Die Weibchen dagegen lockten bevorzugt zum Säugen bzw. zu Fleisch. Sie waren insgesamt erfolgreicher beim Locken, was sich durch die positive Verstärkung durch Nahrung beim Befolgen der Lockrufe erklären lässt.



Nichtbeachtung der Rüdenlockrufe kamen häufiger vor, da die Welpen dabei meist neue Gegenden erkundeten oder für sie interessante Objekte, von denen der Rüde sie wegzulocken versuchte. Er holte deshalb bei Nichterfolg die Welpen per Genickgriff aus der Gefahrenzone.

Welpen waren in der Lage auch von Menschen geäußerte Locktöne (Winselähnliche aber auch Schnalzen) zu lernen und gezielt auf Lockruf Futter abzuholen. Ein erblindeter Welpen konnte so mühelos zum rufenden Menschen gelockt werden und folgte diesem auch, solange er die Lockrufe ausstieß, hinterher. Im Zoo Schwerin lockte das Vattertier den kranken, blinden Welpen über 40 Meter weit zu einem Ganzkörperkadaver.

In Schwerin wurde Locken erstmals von den Weibchen in der fünften Woche gezeigt. Ein erstes Locken des Jungen durch das Vattertier wurde am 19. Lebenstag in Münster beobachtet (Fels 2000). 2001 wird ab dem 26. Lebenstag Lockverhalten beider Elterntiere beobachtet. Ab da wird auch kein übersteigertes Trageverhalten wie Umherschleppen mehr gezeigt. 2003 wurde ab dem 27. Lebenstag vom Muttertier versucht, das Junge aus der Kiste zu locken. Locken wurde verwendet, um das Junge zu herangetragenem Fleisch bzw. es aus der Höhle zu locken.

Im Alter von neun Wochen lockten die Eltern den Welpen von der Höhle bis zum Futterplatz im Haus (Fels 2001). Im Jahr 2003 erfolgte die Überwindung der Strecke erstmals in der sechsten Woche, wobei das gesamte Rudel aus 1,3 Tieren das Junge lockten und begleiteten.

Ab dem Alter von ca. hundert Tagen wurden Welpen im Freiland von den Rudelmitgliedern bis zum Riss gelockt (Johnsingh 1982). Auch Fox (1984) berichtet von einem Hinführen der Welpen zum Kadaver.

Afrikanische Wildhundweibchen locken mit rhythmischem Winseln ihre Welpen bevorzugt zu Nahrung bzw. aus dem Bau zum Säugen. Im Alter von zehn bis 14 Tagen kommen die Welpen krabbelnd aus der Höhle, wenn sie Locklaute vernehmen (Kühme 1965 b). Einzelne Rüden des Rudels lockten Welpen aus der Höhle und legten sich anschließend zu ihnen (Kühme 1965b).

Sobald die Welpen auf eigenen Beinen die Höhle verlassen können, säugt die Afrikanische Wildhündin ihre Welpen vor dem Bau. Dazu lockt sie sie mit einem Winsellaute heraus (Estes 1991).

Die Wölfin lockt durch einen Summton ihre Welpen aus der Höhle (Freund 1999). Welpen reagierten auch auf dieses Summen, wenn es vom Menschen treffend imitiert wird.

Auch beim Goldschakal und beim Schabrackenschakal lockt das Weibchen zum Säugen ihre Welpen aus dem Bau (Estes 1991).

Krabbenfresser verwenden ebenfalls wiederholt ausgestoßene Winsellaute zum Locken der Welpen, wenn sie gesäugt werden sollen (Brady 1981).

Fazit:

Locken wurde zunächst in Verbindung mit der Nahrungszufuhr (Heranlocken zum Säugen oder mitgebrachten Futter, danach Locken zum entfernten Riss) eingesetzt.

Später diente es zum Höhlenwechsel bzw. zum Weglocken von Gefahrenstellen.

Alle Rudelmitglieder lockten die Jungen.

4.4.5.6 Bewachen der Welpen: Chefsache oder Helferangelegenheit?



In Schwerin wachten der Rüde und die zweite Hündin bei den ersten beiden Aufzuchten vor der Höhle. Allerdings begab sich die zweite Hündin in den Bau, wenn die Alphahündin ihn verließ. Dann ruhte das Muttertier außerhalb in einer Liegemulde in unmittelbarer Nähe. Der Rüde bewachte dagegen den ganzen Tag den Eingang. Ab 2004 waren dann auch Jährlinge im Rudel. Sie übernahmen fast völlig das Wachen. Als die Welpen bereits selbstständig die Höhle verließen, ruhte das Muttertier nun weiter abseits, die Jährlinge bewachten die unmittelbare Höhlenumgebung, wo sich die Welpen aufhielten.

Auch in weiteren Zoos übernahmen Jährlinge bzw. Nachkommen des Zuchtpaares die Bewachung. In Dresden wachte beim ersten Wurf ein adulter Rüde als Helfer in Nähe der Höhle. Bei weiteren Würfen übernahmen diese Aufgabe jeweils die Jährlinge (Ludwig 2001 und 2004) direkt am Bau, der adulte zweite Rüde sicherte dagegen die Peripherie ab. 2001 übernahm der Rüde in Münster (1,1 Adulttier; 0,1 Jährling) am neunten Tag die Wache vor der Höhle, wenn sich das Muttertier draußen aufhielt (Fels 2001). Ab dem 24. Tag hat eindeutig das einjährige Weibchen vom Vorjahr diese Aufgabe übernommen (Fels 2001). 2003 wachten beide Nachkommen ab dem fünften Tag in Höhlennähe. Sie haben damit eindeutig den Rüden von dieser Aufgabe befreit. Im Zoo Magdeburg (1,1 Rothunde) hielt das Vatertier Wache am Eingang (Oppermann, pers. Mitteilung), da keine Helfer vorhanden waren.

Wie im Zoo Schwerin übernahmen die Jährlinge in verschiedenen Rudeln anderer Zoos das Bewachen der Welpen im Gelände. Das Explorationsverhalten des Welpen außerhalb der Höhle wurde in Münster dagegen zunächst vom Muttertier überwacht (Fels 2001) und ab der sechsten Woche zunehmend vom einjährigen Helfer. Auch in Dresden sind Nachkommen für den Schutz der Welpen außerhalb zuständig.

Rothunde äußern einen kurzen Wuff-Laut beim Erschrecken oder in Anwesenheit einer Gefahr. Welpen flüchten darauf. Befinden sie sich in Höhlennähe, laufen sie hinein. Der Laut wird auch vom Kojoten im selben Kontext verwendet (Lehner 1987).

Auch im Freiland bleiben meist Wildhunde beim Bau zurück. So blieben morgens drei Rothunde bei der Höhle zurück als das restliche Rudel mit ca. 17 Tieren die Lagergegend verließ und in Kleingruppen bis zum Abend auf Jagd ging (Fox 1984). Auch Johnsingh (1982) beobachtete Wächter bei der Höhle, die teils zusätzlich zum Muttertier in der Gegend waren. Dagegen ging bei einer Studie von Davidar (1974) das Muttertier wahrscheinlich mit zur Jagd. Es blieb kein Tier in oder bei der Höhle als Wächter zurück. Normalerweise bleibt auch einer oder mehrere Rothunde beim Lager, wenn die Welpen draußen die nähere Umgebung erkunden (Fox 1984).

In Münster drohte die einjährige, Wache haltende Hündin Personen an, lief aufgeregt und knurrend am Zaun auf und ab (Fels 2001). Das Weibchen löste in Dresden Angriffe auf den Pfleger aus, als die Welpen an Mobilität gewannen (Ludwig 2001).

Jungtiere werden auch im Freiland gegen Menschen verteidigt. In einem Fall rannte ein Rothund im Angriff gezielt auf einen Menschen zu. In der Nähe befand sich eine Wurfhöhle mit 6 Welpen (Hood 1879). Eine Hündin hielt Wache bei einer Höhle, in der sieben Welpen waren (Burton 1941). Ihre Welpen wurden während ihrer Abwesenheit anschließend ausgegraben. Sie fand ihre mitgenommenen Welpen nach Stunden und umkreiste die Hütten im Lager, wo sie sich nur schwer vertreiben lies. Bei einer Höhlenkontrolle verteidigte ein einzelner Hund die Höhle (Davidar 1974).

Beim Afrikanischen Wildhund bleiben die Muttertiere oder auch Helfer zurück. Dabei sind je Rudel einzelne Tiere bevorzugt als Wächter an den Höhlen. (Kühme 1965 a, Estes 1991) nennen einzelne Männchen, die abwechselnd wie die zwei Muttertiere des beobachteten Rudels, an der Höhle zurückblieben. In einem Rudel zeigte sich ein bestimmtes Männchen als Vorreiter bei der Annäherung an Personen oder Feinde wie Löwen (Kühme 1965 b).



In den ersten sechs Wochen blieb das Muttertier zurück, später auch andere, so dass das Muttertier mit auf Jagd gehen konnte (Malcom und Marten 1982). Dominante Wildhunde vertrieben dabei bestimmter als die Jährlinge Feinde wie Hyänen vom Bau (Malcom und Marten 1982).

Auch bei Wölfen gibt es eine Rollenverteilung bei der Aufzucht, die jedoch zwischen verschiedenen Rudeln stark variieren kann. Bei Arktiswölfen beobachtete Mech (1997), dass das ganze Rudel ohne Welpen aufbrach, das Muttertier oder ein bestimmtes zweites Weibchen innerhalb von Minuten zurückkehrte und dann bei den Welpen blieb. Andere Rudelmitglieder blieben nie zurück. In anderen Wolfsrudeln liegt der Alpharüde in Nähe des Eingangs und hält Wache. Er vertreibt andere Rudelmitglieder von dort. Nach Freund (1999) betritt er auch dann nicht die Höhle, wenn das Muttertier diese kurz verlässt.

In einem Wolfsrudel übernahmen bestimmte Adulttiere das Bewachen, während andere Futter zutragen. Spielen und Säubern wurde dagegen von den jüngeren Wölfen übernommen (Zimen 2000). In einem Rudel mit der Tochter als Helfer, wachte sie über die Jungen (Altmann 1974). Sie drohte auch den Rüden an, wenn er zu den Welpen wollte.

Bei Kojoten bewachten die meist männlichen Helfer die Höhle mit Muttertier und Jungen (Bekoff und Wells 1982).

Beim Mähnenwolf verteidigte nur das Vatertier das Junge gegenüber Personen (Maisch 2000). Es wird aber auch von Verteidigungen durch das Muttertier berichtet (Bartmann und Nordhoff 1984, Dietz 1984). Auch beim Polarfuchs waren zunächst der dominante Rüde und die dominante Fähe die Hauptakteure beim Verteidigen des Geheges während der Aufzucht. Nach dem Tod der Fähe übernahm sofort die dominanteste Jährlingsstocher diese Aufgabe (Kullberg und Angerbjörn 1992). Bei Zwergmangusten bleiben Wächter bei den Jungen zurück, wenn die Gruppe inklusive der Mutter auf Nahrungssuche geht (Rasa in Franck 1985).

Wachen wird wahrscheinlich durch Beobachten gelernt

Isoliert aufgezogene Zwergmangusten zeigten auch zwei Jahre nach dem Zusammenlassen in Gruppen kein Wachverhalten. Sie kletterten zwar auch auf Aussichtsposten während ihrer Jugendentwicklung, das Verhalten nahm danach aber wieder ab. Sie warnten auch nicht bei Gefahr, obwohl sie den Warnruf beherrschten. Das altruistische Verhalten muss offensichtlich gelernt werden. Bei in der Gruppe aufgezogenen Zwergmangusten lernten die Jungen bei Alarmrufe, den Feind zu beobachten, sie begannen nach einer Woche ebenfalls Warnrufe zu äußern (Rasa in Franck 1985). Ob dies beim Rothund ebenso ist, ist nicht bekannt.

Fazit:

Das Wachen außerhalb der Höhle übernahm zunächst hauptsächlich der Rüde. Die zweite Hündin wachte ebenfalls, sofern sie sich nicht in der Höhle befand.

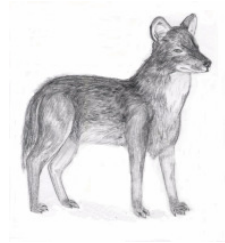
Ab dem Zeitraum, in dem auch Jährlinge im Rudel vorhanden waren, übernahmen diese ebenfalls das Bewachen und Ausschauhalten und entlasteten den Rüden damit.

Sobald Jährlinge im Rudel sind, übernehmen sie das Wachen zu einem großen Anteil. Wachen ist damit wahrscheinlich rang- bzw. altersklassenabhängig.

Verteidigung gegenüber Haushunden

Die Beobachtung und Aggression von Rothunden gegenüber Haushunden wurde erstmals beobachtet, als die Alphahündin trächtig war. Es steht damit eindeutig in Zusammenhang mit der Aufzucht.

Bei der ersten Aufzucht in Schwerin, wurde das Verhalten weit häufiger während der Trächtigkeit der Alphahündin gezeigt als nach der Geburt. Allgemein zeigten sie nur vereinzelt überhaupt Reaktionen auf Haushunde.



Dagegen wurden die meisten Aufmerksamkeits- und Drohverhalten der Rothunde im zweiten Aufzuchtjahr in den ersten sechs Lebenswochen der Welpen gezeigt. In dieser Zeit sind sie noch an die Höhle gebunden und nur bedingt mobil. Sie können nur über kurze Strecken flüchten. Durch den notwendigen Höhlenaufenthalt der hilflosen Welpen in den ersten drei Lebenswochen, sind sie stark gefährdet durch Prädatoren, die die Höhle aufsuchen könnten. Das starke Verteidigungspotential der Rothunde in dieser Zeit ist damit verständlich. Beide Weibchen zeigten dabei das Verhalten signifikant häufiger als der Rüde. Zu beachten ist, dass sich 45 % der Verhaltensweisen sich gegen einen den Rothunden bekannten Haushund richteten, der täglich in der Nähe der Anlage war. Interessanterweise forderten die Welpen diesen Hund trotz des Verhaltens der Adulttiere später zu Jagdspiele auf, was auch gelang. Die Junghunde rannten auch noch als Jährlinge zusammen mit den neuen Welpen im Jahr 2004 mit dem Haushund am Zaun entlang mit, während die Adulttiere das nicht auf spielerische Weise taten. Allgemein interessierten sich die Wildhundwelpen sehr für diesen einen Haushund.

Aus dem Freiland sind mehrere Berichte bekannt, bei denen Haushunde und Wildhunde miteinander Kontakt hatten. Im Freiland kommt es zur Zusammenarbeit von Wild- und Haushunden bei der Jagd (Middleton 1951, Davidar 1964, Johnsingh 1982) sowie sexuellem Interesse zwischen Haushund bzw. Schakal und Rothunden (Shah 1931, Burton 1941, Boswell 1953).

Phythian-Adams (1949) berichtet von mehreren Rothunden, die sich seinem Jagdhund eher interessiert als feindselig näherten. Winterbottom (1957) berichtet von vier Haushunden, die eine Spur aufnahmen und davonliefen. Drei schwarze Haushunde kamen sofort und verängstigt zu ihrem Besitzer zurück. Der vierte, ein brauner Labrador kam später zurück, ruhig und ausgeglichen und ihm folgten ruhig fünf Rothunde. Sie drehten ab, als sie den Menschen sahen. Im Zoo Schwerin fiel auf, dass besonders rote Rassen (Dackel, Chow-Chow, Boxer, etc.) die Aufmerksamkeit der Rothunde erregten. Allerdings ist nicht auszuschließen, dass bei Herannahen eines fuchsfarbenen Hundes eher auf die Reaktion der Rothunde geachtet wurde als bei andersfarbigen Haushunden. Dies wäre sicherlich ein interessanter Punkt, da er auf Farbtüchtigkeit der Wildhunde schließen ließe. Zudem gibt es fuchsfarbene Rassen mit verschiedenstem Körperbau und in unterschiedlichsten Größen, so dass eine Reaktion allein aufgrund bestimmter uniformer Merkmale außer der Farbe ausgeschlossen werden kann.

Fazit:

Die Verteidigung gegenüber Haushunden stand mit der Trächtigkeit bzw. Aufzucht in Verbindung, Ansonsten reagierten die Wildhunde nur vereinzelt auf Haushunde.

Das Verhalten wurde von beiden Hündinnen weit häufiger gezeigt als vom Rüden.

4.5 Vom Neugeborenen zum Rudelmitglied

Die Verhaltensentwicklung eines Tieres kann artspezifisch, geschlechtsspezifisch, altersspezifisch oder individualistisch erfolgen (Tembrock 1987).

Für die Verhaltensontogenese ist der Reifezustand zum Zeitpunkt der Geburt entscheidend (Tembrock 1987). So ist bei Nesthockern die Motorik, das zentrale Nervensystem und die Sinnesorgane noch nicht so ausgebildet, dass ein eigenständiges Überleben möglich ist.

Das Verhalten der neugeborenen Welpen dient vorrangig drei Zwecken: der Sicherung der Ernährung, der Aufnahme von Körperkontakten und dem Auslösen von Fürsorgeverhalten (Fox und Clark 1971).

4.5.1 Welpenentwicklung in Bezug auf die Sinne

Es gibt keinerlei Untersuchungen zu den Sinnesleistungen von neugeborenen Rothundwelpen. Beim Haushund ist bekannt, dass in den ersten beiden Lebenswochen die Welpen Geschmack und Temperatur ebenso wahrnehmen wie Berührungen und Schmerz. Da sich die wenige Tage alte Rothundwelpen gezielt zum Gesäuge bzw. zum Bauch eines Adulttieres bewegen, ist anzunehmen, dass ein Temperatursinn vorhanden ist. Bereits wenige Minuten alte Welpen kriechen bevorzugt dahin, wo Wärme abgegeben wird, d. h. an den Rumpf statt an die Schnauze oder die Extremitäten unabhängig ob sie zu einem Gesäuge kriechen oder zu einem männlichen Tier.



Welpen suchen ab dem ersten Tag auch Kontakt zu den Wurfgeschwistern, wenn kein Adulttier in der Höhle ist. Das Kontaktsuchen durch seitliches im Kreis wenden bis Kontakt erfolgt, führt dazu, dass sich die Welpen in Abwesenheit eines Adulttieres eng aneinanderlegen. Die Welpen bilden dann einen dicht gedrängten Haufen. Das Verhalten ist auch vom Waldhund (Drüwa 1977), Krabbenfresser (Brady 1978), Mähnenwolf (Bartmann und Nordhoff 1984), Kojoten (Fox und Clark 1971) und Wolf bekannt.

Rothunde wie andere Welpen regulieren damit verhaltensbedingt ihre Körpertemperatur. Auch das deutet auf das Vorhandensein einer Thermorezeption hin. Ob auch eine autonome Thermogenese in den Welpen erfolgt ist unklar. Am Kaninchen, ebenfalls einem Nesthocker, konnte Thermotaxis ab der Geburt nachgewiesen werden (Szelenyi 1991).

Neugeborene Rothundwelpen zeigten eine pendelnde Suchbewegung mit dem Kopf, bis sie an einer Zitze anstanden und sich festsaugten. Anschließend dürften sie lernen, durch Geruch bzw. durch den Geschmackssinn, die Zitzen schnell zu finden. So zeigten sie nach wenigen Tagen bereits kein Suchverhalten mehr am Bauch des Rüden, jedoch bei beiden Weibchen. Eine individuelle Erkennung dürfte damit bewiesen sein.

Suchpendeln mit dem Kopf zeigen auch neugeborene Waldhunde (Drüwa 1977).

Bei Schafsfeten ist bereits intrauterin das Vorhandensein vom Geschmackssinn bewiesen. So konnte die Abschluckrate von Fruchtwasser durch Zuckerzusätze erhöht werden (Nichelmann 1992). Da auch Rothundwelpen ab dem ersten Tag bevorzugt an den Zitzen saugten und nicht an den Pfoten oder den Beinen der Hündin, ist davon auszugehen, dass sie über einen funktionierenden Geschmackssinn verfügten. Zwar ist der Saug- und Schluckvorgang durch Reflexe geregelt, die Welpen zeigten jedoch längeres und aktiveres Saugen an den Zitzen ab dem ersten Tag als an anderen Körperstellen des Adulttieres. (Milchtritt und Schluckbewegungen erfolgten aber unabhängig davon, ob die Zitze Milch lieferte.

Welpen zeigten beides auch am Gesäuge der noch „trockenen“ zweiten Hündin sowie auch allein, ohne Adulttier, im Schlaf). Nach Fogle (1993) sollten Haushundwelpen durch das Gelecktwerden nach der Geburt den Geruch und ggf. Geschmack des mütterlichen Speichels wahrnehmen können. Hündinnen sollten ihr Gesäuge lecken und es damit den Welpen leichter kenntlich machen. Beim Rothund wurde dies bei keiner Geburt beobachtet.



Bereits am ersten Lebenstag schriehen der bzw. die Welpen 2002 und 2004, wenn sie mit dem Fang gegriffen und getragen wurden. Schmerz- und/oder Berührungssinn sind damit wenige Minuten nach der Geburt offensichtlich vorhanden.

Rothundwelpen zeigen bei Hunger aber auch beim Verlust des Sozialkontaktes zur Mutter sogenannte Distress-Rufe, die bei Caniden auch als Quarren (engl.: „mew“) bezeichnet werden. Diese hohen Laute sind für viele Jungen von Hundartigen typisch (Gattermann 1993). Es ist neben dem Rothund auch von Wölfen, Haushunden, Rotfüchsen und Kojoten bekannt (Fox und Cohen 1977). Waldhundwelpen zeigen es ebenfalls (Brady 1981). Das Quarren wird allgemein von Welpen geäußert, die gestresst sind, z. B. durch Hunger, Kälte etc. Es folgt dabei dem Atemrhythmus und wird beim Ausatmen geäußert.

Mit wiederholten Winsellauten antworteten die Rothunde auf das Distressquarren der Welpen. Auch beim Krabbenfresser benutzen die Adulttiere das wiederholte Winseln im selben Kontext (Brady 1981).

2001 reagierte der Welpen bereits am zweiten Lebenstag, wenn er allein in der Wurfhöhle war, quarrte oder rief mit glockenlautähnlichem Winseln. Rothundwelpen fauchen auch. Der Laut klingt sehr kehlig, katzenartig. Fauchen ist auch von Rotfuchswelpen bekannt (Tembrock 1957).

Ab wann die Welpen eindeutig Geräusche wahrnehmen bzw. orten konnten, ist nicht bekannt. Da es sich bei Rothunden jedoch um „Nesthocker“ handelt, ist ein stimmliches Erkennen der Mutter z. B. für „Nachlaufreaktionen“ wie bei „Nestflüchtern“ jedoch nicht direkt nach der Geburt von Bedeutung. Bei Kojotenwelpen erfolgte am 18. Tag eine Reaktion auf Geräusche (Fox 1969), bei Europäischen Wölfen ab dem 16. Tag (Freund 1999). Bei Waldhunden entfalten sich die Ohren am 12. Lebenstag (Drüwa 1977). Es ist anzunehmen, dass auch Rothundwelpen ab der zweiten Lebenswoche Geräusche wahrnehmen können.

In dieser Studie öffneten die Welpen ab dem zehnten andere erst nach dem 14. Lebenstag beide Augen. Bei Rothundwelpen in Moskau öffneten sich die Augen am 13. bis 15. Tag (Sosonovskii 1967). Ein 15 Tage alter Welpen hatte im Zoo Münster beide Augen auf (Fels 2003). Im Arignar Anna Zoo, Indien, wurde ein Augenöffnen zwischen dem achten bis 19. Tag beobachtet (Paulraj et al. 1992).

Bei wild lebenden Rothunden beobachtete Johnsingh (1982) einen 20 Tage alten Welpen, der beide Augen auf hatte und selbstständig aus der Höhle lief.

Krabbenfresser öffnen mit 14 Tagen die Augen (Brady 1978, Biben 1982), der Waldhund mit 11-12 Tagen (Drüwa 1977, Biben 1982). Für den Mähnenwolf wird ein Alter von 10 – 13 Tagen (Biben 1983) angegeben. Allgemein scheint der Wert quer durch die Caniden im selben Zeitraum zu liegen.

Die Verarbeitung von Lichtreizen im Gehirn entwickelt sich bei Welpen wohl allmählich. Beim Haushund setzt erst ab der zweiten Lebenswoche die Myelinisierung von Sehnerv und Gehirn ein. Der Grad der Myelinisierung der Axone ist auch ein Hinweis auf die Verknüpfungsfähigkeit der Neurone. Je myelinisierter desto geringer sind die Möglichkeiten der morphologischen Veränderung im Anschluss. Dagegen wird die Erregungsleitung schneller.



Beim Rothund liegen keinerlei histologische Befunde darüber vor. Da es in natürlichen Wurfhöhlen dunkel ist, dürfte auch nach der Öffnung der Augen das Sehen zunächst eine untergeordnete Rolle spielen. 2002 verließ der Welp alleing die Höhle, was 2003 erst eine Woche später erfolgte.

Allgemein zeigen sich bestimmte Entwicklungsmuster beim Heranwachsen.

Fox und Clark (1971) beobachteten an handaufgezogenen Kojotenwelpen an bestimmten Erbkoordinationen in der Welpenentwicklung zunächst eine Reifung der Handlung, ihre Generalisation, deren Spezialisierung und Integrierung in komplexere Handlungsstränge.

So kommen bei Caniden beispielsweise im Spiel immer neue Verhaltensweisen hinzu.

Es werden auch bei Welpen Verhaltensweisen gezeigt, die erst im Adultalter wieder auftreten, beispielsweise Aufreiten. Ein erstes Aufreiten von Welpen wurde beim Afrikanischen Wildhund mit sechs Wochen beobachtet (Kühme 1965 b). Aufreiten trat erstmals bei Kojotenwelpen am 27. Lebenstag bei aggressivem Spiel auf (Fox 1969).

Allgemein unterschieden sich Canidenwelpen in der Entwicklungsgeschwindigkeit.

Fox (1984) merkte an, dass sich die jungen Rothunde schneller als Wölfe, fast wie Kojoten entwickeln.

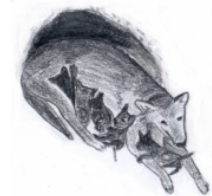
Die Verhaltensentwicklung geht beim Wolf rapid. So entwickeln Welpen ab der dritten Woche bis zum Ende des ersten Monats 80 % des wölfischen Verhaltensinventars (Zimen 2000). Auch Fuchswelpen beherrschen im Alter von sechs Wochen fast das gesamte Verhaltensrepertoire ihrer Art (Zimen 2000).

Soziale Verhaltensweisen traten am häufigsten bei Mähnenwölfen und Krabbenfressern in der 13./14. Woche, beim Waldhund dagegen am häufigsten in der 17./18. Lebenswoche auf (Biben 1983).

4.5.2 Erste Schritte: Exploration der Umgebung

Ein entscheidender Entwicklungsschritt für die Welpen tritt ein, wenn sie beginnen, den Bau stundenweise zu verlassen.

Im Zoo Schwerin krabbelte der Welp bereits im Alter von drei Wochen allein aus der Naturhöhle. Dies mag mit dem relativ kurzen Weg vom Kessel zum Eingang, von einem halben Meter, begründet sein. Und



auch damit, dass der Welp bei der ersten Aufzucht länger allein gelassen wurde als bei den folgenden Aufzuchten. Zudem war er allein ohne Wurfgeschwister in der Höhle. Bei den weiteren Aufzucht 2003 verließen die Welpen die Höhle erst eine Woche später, im Alter von vier Wochen. Im Jahr 2004 gelangten die Welpen zum Höhleneingang erst am Ende der vierten Lebenswoche. Sie folgten dabei dem Adulttier, das die Höhle verließ. Erst am 34. Tag verließen sie dann auch die Höhle, ohne dass ein erwachsenes Tier voranging. Wann die Welpen die Höhle verlassen ist damit auch innerhalb eines Rudels verschieden.

Wie Kameraaufnahmen zeigten, wagen sich die Welpen einige Tage zuvor aus dem Kessel in den zuführenden Gang. Sie werden dort jedoch wieder von den in der künstlichen Höhle liegenden Adulttieren zurückgeholt. In Schwerin war der Gang einem Meter lang, so dass

die lokomotorisch noch unbeholfenen Welpen für diese Strecke einige Zeit brauchten. Damit hatte das Adulttier genügend Zeit, das Junge erst explorieren zu lassen, es aber dann kurz vor dem Höhleneingang abzufangen. Aus Freilandberichten ist bekannt, dass die zuführenden Gänge variabel lang sind. Dies kann wie oben gezeigt, das Verlassen der Höhle, also das Erscheinen im Höhleneingang, verzögern.



Schilo et al. (1993) geben den Zeitpunkt des ersten Verlassens des Wurflagers mit dem 20. bis 30. Tag an. In Dresden erkundete der Nachwuchs ab der vierten Woche den Eingangsbereich der Höhle (Ludwig 2001). Mit 32 Tagen verlies in Münster bei zwei Aufzuchten das Jungtier allein die Höhle (Fels 2000).

Im Freiland verließen die Welpen im Alter von 20 Tagen die Höhle und wurden von einem Männchen wieder hineingetragen (Johnsingh 1982). Im Alter von ca. drei Wochen kommen auch Wolfswelpen und die Jungen des afrikanischen Wildhundes erstmals aus der Höhle (Malcom und Young in Johnsingh 1982).

Welpen ohne Adulttiere als Wächter bei der Höhle wurden am 64. Lebensstag gesehen (Johnsingh 1982). Die Welpen blieben, wie in dieser Studie, in der Nähe der Höhle. In Schwerin wandern sie zwischen dem Bau und den in der Nähe (ca. fünf Meter) befindlichen Liegemulden hin und her.

Das Leben außerhalb der Wurfhöhle

Die Koordinationsfähigkeit nimmt mit dem Heranwachsen zu und aus dem tapsigen, unbeholfenen Welpengang entwickelt sich zügiges und sicheres Laufen. Dies führt wiederum zu vermehrtem Explorations- und Spielverhalten. Junge Rothunde sind extrem neugierig. Dies wird auch von Fox (1984) an wildlebenden Rothunden bestätigt. Nach Fox (1984) korreliert Explorationsverhalten eng mit Intelligenz.

Im Moskauer Zoo begannen die Welpen mit vier Wochen, sich unabhängig vom Muttertier zu bewegen (Sosnovskii 1967).

Aus dem Kontaktliegen in der Höhle, das alle Welpen zeigen, entwickelt sich je nach Art und Lebensweise ein solitäres Ruhen oder das Ruhen mit Körperkontakt, wird bis ins Adultalter beibehalten (Pädomorphose). Allgemein nimmt - bis auf bei *Speothos* und *Lycaon* - die Tendenz zum Ruhen in Gruppen mit Körperkontakt mit dem Heranwachsen ab (Fox 1975). Welpen des später solitären Mähnenwolfes ruhen schon nach einem Vierteljahr im Abstand von wenigen Metern voneinander (Maisch, eigenen Beobachtungen, Biben 1983). Bei den sozialen Waldhunden ruhen die Welpen auch außerhalb der Höhle bevorzugt als Welpengruppe (Stein 1992). Kontaktliegen ist bei Adulttieren von Waldhunden und Afrikanischen Wildhunden geradezu arttypisch.

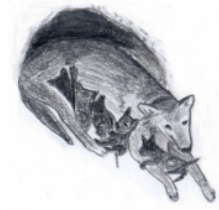
Im Zoo Schwerin ruhten die Welpen ohne Adulttier in der fünften Lebenswoche außerhalb der Höhle. (Sie hatten schon innerhalb der Höhle am 21. Tag sich etwas vom Muttertier gelöst. Sie ruhten beispielsweise nicht mehr nur mit Körperkontakt zu ihr, sondern als kleine Welpengruppe im 30 cm Abstand neben ihr.). Allerdings ruhten zunächst meist mehrere Welpen mit Körperkontakt. Im Alter von vier Monaten lagen die Rothundwelpen dann häufig in der Nähe, hielten aber keinen Körperkontakt mehr beim Ruhen.

Waldhundwelpen ruhten dagegen zusammen mit den Eltern, sie zogen auch mit ihnen durch die Anlage in dichten Trupps bis zum Alter von einem halben Jahr (Biben 1983).

Mähnenwolfswelpen dagegen begannen früh mit mehreren Metern Abstand zueinander zu ruhen (Biben 1983), Krabbenfresser ruhten näher beieinander, aber nicht mit Körperkontakt.

Erstes Spiel fand bei den Rothunden bereits innerhalb der Höhle statt. Laufspiele waren dagegen erst außerhalb bei zunehmender Mobilität möglich. In dieser Studie war dies ab dem 50. Tag der Fall.

Bei Balgspielen und in höherem Maße bei Jagdspiele sind anders als beim solitären Objektspiel komplexe Bewegungsabläufe nötig. Zudem gibt es unerschöpfliche Kombinationsmöglichkeiten von Sequenzen und Verhaltensweisen. Auch die Reaktion des Spielpartners ist



hochgradig variabel und erfordert ein ständiges Anpassen an die Situation. Beim Jagdspiel kommt dann noch die Ortskomponente hinzu, wenn Dickicht zu durchlaufen ist, Äste übersprungen werden müssen oder Abhänge zu überwinden sind. Diese Komplexität erfordert einen gewissen Reifegrad und Körperbeherrschung, was ein gewisses Alter bzw. einen bestimmten Entwicklungsstand des Welpen voraussetzt.

In Schwerin folgten Welpen einem futtertragenden Adulttier am 46. Tag flott und mühelos hinterher. Am 49. Tag waren mehrere Welpen in der Lage, allein eine 60 Meter weite Strecke zwischen zwei Höhlen gezielt zurückzulegen.

82 Tage alte Welpen folgten im Freiland den Adulttieren von der Höhle aus hinterher (Johnsingh 1982). Mit fünf Monaten folgen die Welpen dem Rudel auf den Streifzügen. Im Alter von einem halben Jahr halfen die Junghunde bei der Tötung eines Axiskitzes aktiv mit (Johnsingh 1982). Erfolgreiches Jagdverhalten im Rudelverband wurde im Alter von 8 Monaten beobachtet (Johnsingh 1982, Venkataraman 1998).

Schwimmen trat im Zoo erstmals im Alter von 79 Tagen auf. Aus anderen Zoos und aus dem Freiland gibt es dazu keine Angaben. Da Rothunde häufig Beute im Wasser erlegen, ist die Fähigkeit, bereitwillig ins Wasser zu gehen und ausdauernd zu schwimmen für diese Wildhunde, anders als bei Wölfen oder Afrikanischen Wildhunden, sehr wichtig. So zeigte sich bereits zu einem früheren Stadium, dass sich die Welpen nicht nur zum Trinken zum Wasser hingezogen fühlten. Sie kletterten sehr gerne am felsigen Ufer und wateten in den Flachwasserbereich. Dort wurden sie zunächst von den Adulttieren wieder weggeholt. Auch Durbin (persönliche Mitteilung) sah im Freiland, wie Welpen von Rudelmitgliedern aus der Gefahrenzone des Uferbereichs weggetragen wurden.

Das Explorationsverhalten am Wasser fand in Schwerin bereits zu einer Zeit statt, in der die Welpen noch kein Wasser tranken. Später fand Spielen und Trinken simultan statt.

Auch andere Canidenwelpen zeigen die ersten 10 bis 14 Tagen kaum Interaktionen miteinander, sondern beschränken sich auf das Trinken und Schlafen, d. h. auf elementar für das Überleben wichtige Verhaltensweisen. Daran schließen sich Wochen an, in denen Interaktionen zwischen den Welpen und auch zu Adulttieren vorkommen.

In den ersten zehn Tagen trinken die Wolfswelpen nur, krabbeln wenig und winseln. In den folgenden zehn Tagen regieren sie auf Geräusche und werden aktiver. Am Ende der dritten Woche zeigen sie erstmals unbeholfenes Spielverhalten (Zimen 2000). Wolfswelpen verlassen im Alter von drei Wochen erstmals die Höhle

Bei einer vergleichenden Studie zeigten Krabbenfresser ab der dritten, Mähnenwolf und Waldhund erst je eine Woche später die entsprechenden Verhaltensweisen (Biben 1983).

Fazit der Welpenentwicklung:

Erstmals wurde die frühe Welpenentwicklung von Rothunden innerhalb der Höhle dokumentiert. Neugeborene Welpen suchen aktiv das Muttertier auf. Das Muttertier hilft ihnen nicht zum Gesäuge. Wahrscheinlich sind Temperatur- und Geruchs- bzw. Geschmackssinn von Geburt an entwickelt. Berührungen können sie sofort wahrnehmen. Die ersten zwei Wochen sind sie fast nur mit Trinken und Schlafen beschäftigt, danach nahmen sie Kontakt zu den Wurfgeschwistern auf. Die Augen öffnen sich wie bei anderen Caniden ab dem 10. bis 14. Tag. Mit drei bis vier Wochen verlassen sie erstmals die Höhle für erste Erkundungsgänge unter Aufsicht.

4.5.3 Wachsen und Gedeihen: von der Milch zur carnivoren Ernährung



Gewichtszunahme

Das Geburtsgewicht wird von Ludwig (2004) mit durchschnittlich 260 g angegeben, bei einem Wurf von neun Welpen und bei einem mütterlichen Gewicht von ca. 14 kg.

Sosnovskii (1967) gibt ein Gewicht von 200 bis 350 Gramm an. Er maß einen Gewichtsanstieg innerhalb der ersten zehn Lebenstage auf 600 bis 650 g. Damit verdoppelten die Welpen ihr Gewicht. Im Alter von einem Monat wogen sie 1,5 bis 1,7 kg, mit sechs Wochen 3 kg und mit acht Wochen 4 - 4,5 kg.

Schilo et al. (1993) erfassten ein Geburtsgewicht von 275 - 320 g. Mit 15 Tagen waren 510 - 875 g erreicht bei 35 Tagen 1,3 - 1,55 kg. 50 Tage alte Welpen brachten 2,2 - 2,65 kg auf die Waage.

Paulraj et al. (1992) gibt das Geburtsgewicht von drei Welpen (*C. a. dukhunensis*) mit durchschnittlich 166 - 220 g an. Im Alter von 50 Tagen wogen diese Welpen 1 - 1,1 kg.

Ludwig (2001) gibt das Gewicht eines toten, 31 Tage alten weiblichen Welpens mit 1,22 kg an. Am 62. Tag variierte das Gewicht der lebenden Jungtiere zwischen 3,2 und 4,6 kg, dabei war das weibliche Junge am leichtesten.

Ein sechs Wochen alter, männlicher kranker Welpen im Zoo Schwerin wog 1,4 kg, ein dreizehn Wochen alter, weiblicher Welpen 6 kg (Maisch, diese Studie).

Die extremen Gewichtsunterschiede neugeborener Welpen (minimal 166 g; maximal 350 g) bzw. von sechs bis sieben Wochen alten Welpen mit minimal 1 kg und maximal 3 kg wirft die Frage auf, wie zuverlässig Berechnungen zum Energiebedarf eines Welpen, ausgehend von einem durchschnittlichen Geburtsgewicht, wirklich sind. Neben dem Gewicht des Wurfs muss das tatsächliche Gewicht des Muttertieres unbedingt mit in die Berechnung eingehen, da die Gewichtsangaben (*C. a. lepturus*) adulter Weibchen von 10 - 13 kg (Sosnovskii 1976), über 14 kg (Ludwig 2001) bis 18 kg (eigene Messung eines zweijährigen Weibchens) schwanken.

Saugen bis es nichts mehr gibt?

Beim Rothund erfolgt die Ernährung zunächst die ersten zwei Wochen allein mit Milch. Es schließt sich eine Phase an, in der Welpen an Knochen und Futterresten in der Höhle lutschen und darauf beißen aber weiterhin hauptsächlich mit Milch ernährt werden.

Es folgt eine Zeit lang eine Paralleler Ernährung mit Milch, vorverdauter und roher Fleischnahrung. In der Studie konnte jedoch nicht beobachtet werden, dass die Welpen zuerst nur vorverdaute/vorgewürgte Nahrung aufnehmen und erst später rohes, nicht vorverdautes Fleisch. Dies lief zeitgleich ab.

Bis zum Alter von drei Monaten nahmen die Welpen im Zoo Schwerin aber auch noch regelmäßig Milch zu sich. Sie waren so groß, dass sie stehend bzw. später sogar sitzend an der stehenden Mutter tranken. In Schwerin liefen die Welpen mehrfach ab der fünften Woche zu der in einer Liegemulde schlafenden Hündin und begannen zu trinken. Meist liefen weitere Welpen hinzu. Säugen trat damit nicht nur auf, wenn sich die Hündin zu den Welpen begab, sondern sie wurde aktiv aufgesucht.

Es wird von den Welpen das Trinken angestrebt, die Weibchen lassen aber immer seltener ein ausgeprägtes Saugen zu, sondern unterbrechen den Saugakt. Feste Fleischnahrung gewinnt dann zwangsweise weiter an Bedeutung. Der Mutter-Kind-Konflikt zeigte sich darin, dass das Weibchen dann beim Säugen gähnte, knurrte, Schnauzenstöße gegen trinkende Welpen ausführte und sie ggf. mit dem geöffneten Fang oder einem Vorderbein zu Boden drückte. Häufig entfernte sich die Hündin und brach damit das Säugen ab. Andererseits nutzen die Welpen auch nicht jede Gelegenheit zu trinken. Einige hörten mit dem Saugen auf und entfernten sich bereits, während andere Wurfgeschwister weiter tranken.



Ludwig (2001) beobachtete noch in der 23. Woche wie sich die Hündin zum Säugen neben Welpen legte, obwohl sie wahrscheinlich kaum noch Milch hatte. Im Alter von 50 Tagen trank in Münster ein Junges noch bei der Mutter, nagte aber am selben Tag auch an Knochen und wurde einen Tag später beim Fressen von vorgewürgtem Fleisch beobachtet (Fels 2000). Im Alter von sieben Wochen tranken Welpen im Freiland an der stehenden Mutter für etwas mehr als zwei Minuten (Johnsingh 1982).

Wie lange Welpen gesäugt werden, ist zwischen den Arten sehr unterschiedlich.

Waldhunde werden 8 – 16 Wochen lang gesäugt (Puschmann 2004), wobei auch noch Jährlinge vereinzelt mittrinken. Dies wurde nur geduldet, wenn gleichzeitig auch die Welpen saugten (Stein 1992).

Beim Arktiswolf (*C. l. arctos*) werden die Welpen nur sieben bis neun Wochen lang gesäugt (Mech 1997). Eine Europäische Wölfin hörte nach zehn Wochen auf, ihre Welpen zu säugen (Zimen 2000).

Die Säugezeit beträgt für Kojoten 6 – 7 (Bekoff und Wells 1982) bzw. 8 - 10 Wochen (Puschmann 2004). Für Schabrackenschakale werden 8 -10 Wochen, für Gold- und Streifenschakal 6 - 8 Wochen angegeben (Puschmann 2004).

Rot- und Eisfuchse werden 8 - 10 Wochen gesäugt, wobei die Milch des Rotfuchses halb so viel Fett und Proteine enthält wie das des Polarfuchses (Puschmann 2004). Beim Rotfuchs säugen einzelne Tiere auch bis zum vierten Monat.

Krabbenfresser werden bis zu neunzig Tage lang gesäugt (Brady 1978, Redford und Eisenberg 1992), wobei sie in den ersten vier Wochen nur Milch zu sich nehmen.

Bei Tüpfelhyänen säugt jedes Weibchen nur seine Jungen (Estes 1991). Sie werden bis zu eineinhalb Jahre lang gesäugt.

Zähne zeigen

Möglicherweise hängt der Zeitpunkt, wann zur Milch auch Fleisch aufgenommen wird, stark mit der Zahnentwicklung bzw. dem Durchbrechen der Zähne zusammen. Unzerkautes Fleisch können Welpen nur in sehr kleinen Brocken hinabschlingen. Zum Zerreißen werden dagegen Zähne benötigt. Eventuell hängt das erste Beißen auf Knochen (wie auch das Nagen an elterlichen Beinen, wie es in der Höhle von den Welpen gezeigt wurde) zunächst eher mit dem Zahnen als mit der Ernährung zusammen.

Dass dabei kräftig zugebissen wird, konnte anhand der Schmerzreaktionen (und teils fluchtartigem Verlassen der Höhle) der stark benagten Adulttiere ermessen werden.

In Schwerin zeigte ein Welpe beim Beißen in Fell am 21. Lebenstag deutlich die Canini. Zu dem Zeitpunkt waren sie gut sichtbar, sie müssen demnach schon Tage zuvor durchgebrochen sein. Am 28. Tag waren alle vier Fangzähne zu sehen. In Novosibirsk zeigen die Welpen mit 16 bis 18 Tagen die durchbrechenden Schneidezähne. Am 25. Tag sind dann neben allen Incisivi auch die Canini zu sehen. Ab dem 28. Tag brechen die Prämolaren durch (Schilo et al. 1993). In Dresden waren bei einem 31 Tage alten Welpen die Prämolaren im Durchbruch, Schneide- und Fangzähne waren bereits vorhanden.

Am 15. und 16. Tag wurde das Zahnen bei Welpen in Moskau beobachtet (Sosnovskii 1967). Am 50. Tag zeigten die Welpen das vollständige Milchgebiss (Paulraj et al. 1992).

In Schwerin war dies am 46. Lebenstag der Fall.

Zähne spielen beim Schlingen von vorverdauter Nahrung kaum eine Rolle. Sie sind jedoch wichtig, wenn Futterstücke zu groß zum Abschlucken sind und zerrissen werden müssen. Dazu packen zwei oder mehr Welpen das Stück und zerren daran. Ein fester Halt ist jedoch nur durch die Zähne möglich.



Der Waldhund zeigt eine ähnliche zeitliche Zahnentwicklung wie der Rothund.

Beim Waldhund erscheinen ab dem 23. bis 25. Tag die Eckzähne, bis zum 30. Lebenstag folgten die Schneidezähne und ab dem 30. Tag die Prämolaren und die Molaren im Anschluss daran (Drüwa 1977).

Andere beginnen dagegen etwas früher mit dem Zahnen. Die Canini brechen beim Krabbenfresser am 13. bis 16. Tag (Brady 1978, Biben 1982), die Prämolaren vom 20. bis 30. Tag durch (Brady 1978).

Beim Mähnenwolf werden ab dem 14. Tag die Eckzähne sichtbar (Biben 1983).

Anders als die Augenöffnung ist das Zahnen bei Caniden und die Aufnahme fester Nahrung variabel und könnte auf die frühreiferen Arten hinweisen.

Aufnahme fester Nahrung

Ab der dritten bis fünften Lebenswoche nehmen die Welpen vorgewürgte Nahrung zu sich und fressen auch schon von mitgebrachten Beutestücken (eigene Beobachtung).

Aus anderen zoologischen Einrichtungen wird dies ab der vierten Woche gesehen. Dies dürfte damit zusammenhängen, dass dort Beobachtungen innerhalb der Höhle nicht möglich sind.

Ludwig (2001) beobachtete wie Welpen am 31. Lebenstag an vorgewürgtem Fleisch leckten und darauf kauten. Tage später versuchten sie sich an einem kleinen Ganzkörper. Ab der siebten Woche zeigten sie das selbe Fressverhalten wie Adulttiere bei Ganzkörpern. In Münster interessierte sich der Welpe am 35. Lebenstag für Fleisch (Fels 2003).

Im Arignar Anna Zoo, Indien wurde von der Mutter regurgitiertes Fleisch erstmals von Welpen am 31. Tag verzehrt (Paulraj et al. 1992).

Die Aufnahme von Hackfleisch bei Handaufzucht trat in Duisburg bei einem vier Wochen alten weiblichen Welpen auf (Gewalt 1987). Im Alter von fünfeinhalb Wochen verweigerte dieser Welpe die Milchflasche und nahm ab da nur noch Fleisch zu sich.

Bei Sosnovskii (1967) beginnen die Welpen im Alter von vier Wochen allmählich auch fleischliche Kost zu sich zu nehmen. Schilo et al. (1993) gibt dafür den 42. bis 45. Lebenstag als Erstaufnahmedatum für feste Nahrung an. Davidar (1974) fand im Freiland einen fünf Wochen alten Welpen, der bereits Fleisch statt Milch bevorzugte.

Ein 40 Tage alter Welpen benagte in Münster bereits einen Knochen (Fels 2001).

In Schwerin brachte primär der Rüde von Beginn an Fleisch zu den Welpen.

Auch in Münster (1,1 Adulttiere) brachte der Rüde und nie das Muttertier dem einzelnen Jungen Nahrung. Erst fütterte er es durch Vorwürgen, ab dem 27. Lebenstag trug er Fleisch im Fang in die Höhle zum Welpen. Er fütterte das Mitte März geborene Jungtier bis zum September (Fels 2000). Auch das Muttertier trug Fleisch zum Welpen im Jahr 2000, und noch im November würgt sie ihm einmal Fleisch vor. 2003 trugen alle Rudelmitglieder (Eltern und zwei weibliche Helfer) in Münster Fleischstücke zum Jungtier.

In Dresden trug der Rüde und auch Helfer Nahrung in die Höhle und anschließend wieder hinaus (Ludwig 2001). Zu dieser Zeit tranken die Welpen noch bzw. fraßen schon vorgewürgtes Fleisch. Auch andere Caniden zeigen ebenfalls mit drei bis vier Wochen Interesse an Fleisch. So knabbern Waldhundwelpen mit dreieinhalb Wochen erstmals an Nahrung der Mutter (Drüwa 1977). Bei Arktiswölfen kam es am 23. Lebenstag zur Aufnahme von regurgitierter Nahrung (Freund 1999). Beim Krabbenfresser beginnen die Welpen im Alter von ca. 20 Tagen mit der Fleischaufnahme (Brady 1978). Sie werden mit 90 Tagen entwöhnt (Brady 1978). Bei Biben (1982) begannen die Welpen dagegen erst mit 28 Tagen, feste Nahrung zu sich zu nehmen. Bereits mit 31 Tagen ziehen sich die Krabbenfresser mit einem Beutestück zurück und fressen es allein (Biben 1982). Beim Mähnenwolf zeigten die Welpen erstmals mit 29 Tagen Interesse an Fleisch (Bartmann und Nordhoff 1984).



Allgemein ist die Übergangsphase in der von reiner Milch- zur reinen Fleischkost gewechselt wird, beim Rothund sehr lang. Sie betrug in Schwerin ca. acht Wochen, in Dresden ebenfalls (Ludwig 2001). Im Freiland werden Welpen noch am 58. Tag beim Säugen beobachtet (Fox 1984). Die Entwöhnung dauert beim Krabbenfresser achteinhalb Wochen (Redford und Eisenberg 1992).

Beim Afrikanischen Wildhund werden die Welpen teils bereits mit fünf Wochen am Säugen gehindert (Estes 1991). Beim Waldhund beginnt die Entwöhnung mit der 12. Woche. Die Hündin schob persistierende Welpen weg oder biss sie über die Schnauze. Ab der 19. Woche wurde nicht mehr gesäugt (Stein 1992).

Regurgitieren für die Welpen tritt im Freiland in der Zeit auf, in der die Welpen erstmals die Höhle verlassen (Fox 1984). Im Alter von vier Wochen fand Johnsingh (1982) Haare von Sambarhirschkalb im Welpenkot, was auf eine Fütterung mit regurgitierten Nahrung hinweist, da zu diesem Zeitpunkt von den Welpen noch keine feste Nahrung durch Abbeißen von Stücken aufgenommen wird. (Allgemein war die Untersuchung von Welpenkot erschwert, da er meist von den Rudelmitgliedern verzehrt wird).

In Schwerin wurde Vorwürgen vor Welpen (mit und ohne vorheriges Futterbetteln) von allen drei Adulttieren gezeigt. Mit zunehmendem Alter begannen die Welpen in der vorliegenden Studie am Futterbetteln der Mutter teilzunehmen. Der Übergang, ob die Helfer das Muttertier oder die Welpen füttern, ist fließend. Teils frisst das Muttertier zunächst das Fleisch und wirft es zu einem späteren Zeitpunkt den Welpen vor. 2004 würgten Adulttiere während der Aufzucht sowohl Welpen als auch Jährlingen und Adulttieren Fleisch vor. Das Fleisch konnte durch mehrere Mägen wandern, bis es letztendlich den Welpen verfüttert wurde.

Es musste nicht immer ein Futterbettelverhalten vorangehen. Regurgitieren trat in Einzelfällen auch auf, ohne dass Welpen in der Nähe waren. So würgte die zweite Hündin einmal im Höhlengang spontan Fleisch vor und fraß es sofort wieder. Die einen halben Meter entfernte, in den Wehen liegende Alphahündin im Kessel zeigte keinerlei Reaktion. Die selbe Hündin regurgitierte einmal allein Fleisch auf dem Rasen vor der Höhle, fraß es sofort wieder und lief dann zu Welpen hin und würgte es dort erneut vor. Offensichtlich kann allein die Höhlenumgebung das Vorwürgen triggern. Auch Ludwig (2001) berichtet von Vorwürgen ohne vorheriges Futterbetteln.

Futterbetteln: Einfordern von Nahrung und Begrüßungsverhalten zugleich



Mit zunehmendem Alter warteten die Welpen nicht mehr, bis die Hündin zum Säugen kam, sondern suchten sie in der Liegemulde selbstständig auf. Auch das Vorwürgen von Nahrung bzw. das Abbetteln von Fleischstücken wurde von den Welpen nach einiger Zeit eingefordert. Brachten die Rudelmitglieder zunächst ohne Aufforderung Fleisch zur Höhle oder würgten vor, so bedurfte es später oft das Futterbettelverhalten der Welpen, um dies auszulösen.

In den ersten acht Lebenswochen bettelten die Welpen weit seltener als in den folgenden fünf Wochen. Dabei wurde der Rüde eineinhalb mal so häufig um Fleisch angebettelt als beide Weibchen zusammen. Dies mag damit zusammenhängen, dass er von allen drei Tieren am häufigsten vorwürgte. Die geringsten Chancen bestanden dagegen beim Muttertier. Allerdings richteten die Welpen auch ihr Begrüßungsverhalten häufiger an den Rüden als an die beiden Weibchen. Er war insgesamt im Umgang mit den Welpen sehr sanft und ließ sich viel mehr gefallen als beiden Weibchen (Er wurde über Stunden regelrecht durchgekaut und die Welpen kletterten auf ihm, was er im Gegensatz zu den Weibchen stoisch ertrug). Diese Duldsamkeit erklärt, warum sie Futterbetteln im spielerischen Kontext ebenfalls am häufigsten gegen ihn richteten.

Auch im Freiland werden Welpen bis zum Alter von sechs Monaten von allen Rudelmitgliedern mittels Vorwürgen gefüttert (Fox 1984). Im Freiland löste ein 38 Tage alter Welpe bei einem Weibchen vorwürgen von Fleisch aus (Johnsingh 1982). Nicht jedes Futterbetteln bewirkte jedoch Vorwürgen aus (Johnsingh 1982). Dies deckt sich mit den Beobachtungen dieser Studie.

Auch beim Afrikanischen Wildhund werden die Welpen bzw. das Muttertier oder bei der Höhle zurückgebliebene Helfer mit vorgewürgter Nahrung versorgt. Teils frisst das Muttertier das Fleisch und würgt es sukzessive Stunden später stark vorverdaut den Welpen vor (Kühme 1965 b). Die Welpen werden dazu mit den selben Locklauten herangeholt wie zum Säugen. Manche Hyänenhundweibchen würgen sogar beim Säugen vor. Wie beim Rothund muss nicht unbedingt ein Futterbetteln der Welpen vorangehen. Manchmal würgten Adulttiere den Welpen Fleisch vor und wenn die kleinen Hyänenhunde es nicht fraßen, konsumierten sie es selbst wieder.

Das Futterbettelverhalten geht in der Welpenentwicklung beim Rothund allmählich in Begrüßungsverhalten über. Dies wurde auch von Ludwig (2001) beobachtet.

Das ursprüngliche, infantile Verhalten zum Erwerb von Nahrung wird in den Kontext der Begrüßung gestellt und ritualisiert.

Auch bei anderen Caniden ist dies der Fall.

So benutzen die Welpen des Waldhundes ihren Eltern gegenüber ab dem 48. Tag Begrüßungsgesten wie wedeln, einknicken in den Läufen und Nase-Lefzenkontakte (Druwa 1977). Auch Mähnenwolfswelpen und Krabbenfresserwelpen begrüßen gemeinsam Adulttiere, jedoch nie derartig ein Wurfgeschwisterchen (Biben 1983).

Entwöhnung und Übergang zum selbstständigen Nahrungserwerb

Ab einem Zeitpunkt entstehen für Eltern mehr Kosten als Nutzen, wenn sie weiterhin in den vorhandenen Nachwuchs investieren, ohne dass sich dessen Überlebenschance maßgeblich erhöht. Eltern sollten dann besser in zukünftige Nachkommen investieren.

Die Jungen, die diese Zuwendung nicht mehr in dem Maße benötigen, fordern jedoch weiterhin durch Futterbettelgestik oder Saugversuche weiteres Investment ein. Die Entwöhnung ist ein gegenseitiger Prozess, bei dem die Jungen von selbst und erzwungenermaßen mehr Eigenständigkeit erlangen.

Auch Rothundwelpen versuchen, so lang wie möglich Milch zu bekommen bzw. Fleisch von den Adulttieren. Wenn die Welpen futterfest sind, sind sie nicht mehr auf die Milch angewiesen, so dass die Hündinnen das Säugen beenden.

Da bereits zum Herbst hin die Spannungen im Rudel steigen, bleibt den Alphetieren wenig Zeit, die eigenen Energiereserven zu füllen. Sie sollten deshalb durch Imponierverhalten ihren Nachwuchs im Lauf des Sommers daran hindern, weiterhin einen großen Anteil an Fleisch von ihnen einzufordern. Die Welpen müssen dann selbstständig am Riss mitfressen, statt darauf zu warten, bei der Höhle versorgt zu werden.

Sie werden nun bevorzugt zum Riss gelockt, wo sie selbst fressen können.

Ab der zehnten Woche liefen die Welpen in Dresden mit zum Fütterungsplatz (Ludwig 2001). Im Freiland ist dieser Zeitpunkt in der elften bis zwölften Lebenswoche beobachtet worden (Johnsingh 1982). Johnsingh (in Fox 1984) beobachtete, dass die Welpen zum Riss gelockt und dort am frischen Kadaver den Vortritt bekamen. Nur bei sehr großer Beute fraßen Welpen und Adulttiere simultan daran (Fox 1984).

Auch in der vorliegenden Studie nahm kein Adulttier einem Welpen Fleisch ab. Bei kleineren Ganzkörpern wie beispielsweise Kaninchen, überließen die Adulttiere den Welpen eines. Erst als nach längerer Zeit die Welpen keinen Fortschritt erzielt hatten, öffnete ein Adulttier die Bauchdecke und entfernte sich dann.

Welpen fraßen bei großen Kadavern in Dresden mit den Jährlingen und Alphetieren mit (Ludwig 2001). Lediglich die rangniedrigen Adulttiere mussten warten.

Teils fraßen die Welpen auch als erste und allein (Ludwig 2001). Dies wurde auch im Freiland beobachtet (Johnsingh 1982, Fox 1984).

Beim Afrikanischen Wildhund dürfen die Welpen als erstes am Riss fressen. Die Adulttiere bewachen sie dabei und schützen sie vor Hyänen (Schaller 1978, Kühme 1965b). Auch Jährlinge haben noch Vortritt (Malcom und Marten 1982).

Futterhorten bei Welpen

Auffällig ist, dass bereits Welpen – auch erblindete – gezielt Nahrung hort. Sie taten dies in vollständigen Verhaltensabläufen und exakt wie die Adulttiere. Dem Vergraben ging ein Suchen einer geeigneten Stelle voraus, wobei die Nahrung im Magen oder im Fang transportiert wurde. Beim abwechselnden Graben mit den Vorderbeinen hielten die Welpen die Beute fest. Nach dem Hineinlegen (kein Fallenlassen) bzw. Vorwürgen schütteten sie das Loch zu. Da das Verhalten bereits von Welpen, besonders einem blinden Jungen, und auf die exakt selbe Weise wie von Adulttiere gezeigt wurde, liegt die Vermutung nahe, dass es sich um eine Erbkoordination handelt. Allerdings kann lernen durch zusehen nicht völlig ausgeschlossen werden, da der Welpe erst später erblindete.

Futterverstecke der Welpen öffneten die Adulttiere nicht. Der Rüde und die zweite Hündin schütteten jedoch solche Horte teils noch weiter zu. Auch die Welpen leerten keinen Futterhort der Adulttiere, jedoch die der Geschwister.



In Dresden begannen die Welpen Anfang der achten Lebenswoche, Futter zu vergraben (Ludwig 2001).

Es konnte jedoch nie beobachtet werden, wie die Rothunde ihren Welpen das Vergraben zeigten. Eine Mähnenwolfsfähe legte mehrfach direkt vor ihren Jungen Horte an, die sofort das Versteck leer räumten (Rasmussen und Tilson 1984, Maisch 2000).

Fazit der Welpenernährung:

Die Phase der Ernährung allein mit Milch ist beim Rothund mit drei Wochen kurz.

Die Übergangsphase bis zum ausschließlichen Verzehr von Fleisch betrug acht Wochen.

Die Aufnahme fester Nahrung erfolgt parallel mit vorgewürgter und zugetragener Nahrung.

Die Hündinnen beendeten das Säugen mittels Imponieren oder entfernten sich. Entwöhnen trat auch mittels Drohschnappen auf. Verstärkte Eigenständigkeit und zwangsweise Entwöhnung liefen gleichzeitig ab. So hörten Welpen teils zu trinken auf, ohne dass die Hündin dies erzwungen hätte.

Futterbettelverhalten erfuhr einen Bedeutungswechsel von Nahrungserwerbsverhalten hin zum Begrüßungsverhalten.

Welpen horteten ab der neunten Lebenswoche Fleisch.

4.5.4 Vom Welpen zum Junghund: Eingliederung ins Rudel



Imponieren von Jährlingen und Adulttieren gegen Welpen

Heranwachsende Welpen müssen sich auch in das Rudelleben und damit in die Hierarchie einordnen. Sie genießen über Monate Narrenfreiheit. Imponieren begegnet ihnen dabei beim Entwöhnen und später, wenn sich Adulttiere Nahrung nicht mehr abnehmen lassen.

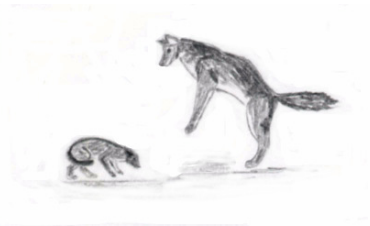
Das Imponierverhalten gegen den Nachwuchs begann 2003 sprunghaft ab der siebten Woche bei allen drei Adulttieren. Davor war nur vereinzelt eine Abwehr beispielsweise bei ununterbrochenem Bettelverhalten bzw. Spielinitiativen zu beobachten gewesen.

In der siebten und achten Lebenswoche zeigte die zweite Hündin höhere Werte als beide Alphatiere gegenüber aktiven Welpen. Ab der neunten Woche zeigte dann auch die Alphahündin vermehrt Imponierverhalten gegen die Welpen. Beide Weibchen imponierten sowohl vor passiven Welpen, die sie zum Teil sogar weckten, und vor aktiven Welpen bei denen sie Verhalten wie Saugen oder Futterbetteln so unterbrachen. Beide Hündinnen benutzten das Verhalten eindeutig, um die Welpen zu entwöhnen bzw. ihnen weitere Nahrung zu verwehren. Da beide Hündinnen gesäugt hatten, hatten sie entsprechend hohe Kosten bereits investiert und schränkten jetzt ihr Investment ein.

Der Rüde zeigte das Verhalten dagegen nur gegen extrem „aufdringliche“ Welpen, die ihn nicht in Ruhe ließen und penetrant anbettelten oder zum Spiel aufforderten. Er imponierte nie bei ruhenden oder schlafenden Welpen. Wie die Weibchen setzte er das Verhalten ebenfalls ein, um das Teilen der Nahrung mit den Welpen zu beenden.

Die Adulttiere zeigten nur bei der zweiten Aufzucht überhaupt imponieren gegenüber Welpen. Dies ist wahrscheinlich auf die Erkrankung des sechs Wochen alten Welpen im Jahr 2002 zurückzuführen. Er war offensichtlich noch zu jung, um ein Imponieren bei den Adulttieren auszulösen.

In Dresden zeigte das Muttertier ab der zehnten Woche vermehrt Imponierverhalten, wie Vorderbeinstemmen, während sie mit ihren Welpen spielte (Ludwig 2001). Allgemein imponierten dort ebenfalls alle Rudelmitglieder vor den Welpen, die Alphas zeigten dies jedoch am stärksten. So benutzen die Rothunde zunächst das Imponieren nach vorherigem Anschleichen, um auf sich aufmerksam zu machen und säugten die Welpen bzw. brachten Futter. Zunehmend reagierten die Welpen dann mit Futterbetteln oder Ablegen. Möglicherweise wird so den Welpen gelernt, Imponierverhalten des Gegenübers mit der eigenen Unterwerfung zu beantworten. Ein Entwöhnen durch Wegbeißen konnte Ludwig (2001) beim Muttertier nicht beobachten.



In Schwerin wandten die Weibchen das Verhalten zwar hauptsächlich an, um Säugen oder Futterbetteln zu unterbrechen, aber auch hier resultierte das Imponieren in Unterwerfung der Welpen. Auch wenn Welpen unachtsam waren, wurden sie durch dieses Verhalten zur Unterwerfung veranlasst. Später genügte es in Schwerin, wenn sich ein Adulttier so näherte bzw. über einem schlafenden – unsanft geweckten – Welpen imponierten, dass die umliegenden Welpen sich sofort unterwarfen.

Die Adulttiere imponierten jedoch auch den Jährlingen oder griffen sie an, wenn sie zu grob mit den Welpen umgingen und diese schrieten. Offensichtlich wurde den Junghunden damit von beiden adulten Weibchen ein vorsichtiger Umgang mit den Welpen beigebracht. Sie konnten sie lecken oder mit ihnen spielen, so lange die Welpen ruhig und zufrieden waren. Zu grobes Spiel, falsche Tragegriffe hatten Schmerzschreie der Welpen und sofortige Angriffe der Weibchen zur Folge. Die Hündinnen wachten damit nicht nur darüber, ob Feinde den Welpen gefährlich werden, sondern wiesen auch die unerfahrenen Jährlinge in die Schranken, in einer Zeit, als die Welpen zu klein für eine selbstständige Gegenwehr oder eine Flucht waren.

Auffällig ist, dass es zu ernsthaften Bissen gegenüber Welpen kam. So wurden die Welpen in Magdeburg mehrfach durch das Trenngitter an Pfoten und Nasen verletzt. Beim Zusammenlassen wurden ein weiblicher und ein männlicher Welpen sofort von den Alphas getötet. Die Welpen hatten sich zuvor immer submissiv und unter Begrüßungsverhalten den Adulttieren am Trenngitter genähert. Weshalb die Alphas so stark aggressiv reagierten ist nicht klar. Möglicherweise ist es nicht möglich, herausgenommene Welpen nach Wochen wieder zu integrieren.

Auch in Schwerin bissen beide Weibchen, am häufigsten jedoch das Muttertier, nach dem kranken Welpen „Nele“. Diese Attacken hörten erst auf, als sich das Verhalten des Welpen normalisierte. Der Rüde dagegen zeigte das entgegengesetzte Verhalten. Er lockte und fütterte dieses Junge während dessen Krankheit.

Auch andere Caniden benutzen das Verhalten, um ihr Investment einzuschränken.

Bei Afrikanischen Wildhunden wehrten die heimkehrenden Jäger die Welpen mit Bissen ab, wenn sie nicht aufhörten zu betteln bzw. dabei bissen. Die Welpen drehten sich daraufhin in Rückenlage (Kühme 1964).

Bei Waldhunden setzt lange vor der Entwöhnung ein gegenseitiges über den Fang greifen ein. Entwöhnt wurden die Welpen mit 17 Wochen (Drüwa 1977). Die Entwöhnung begann in der zwölften Woche, ab da ließ die Hündin seltener und kürzer saugen. Sie zog die Welpen vom Gesäuge weg und begann zu spielen. Wegbeißen wurde nie beobachtet (Drüwa 1977).

Bei Mähnenwölfen beendete der Rüde den Kontakt von aufdringlichen Welpen mit einem über die Schnauze greifen (Bartmann und Nordhoff 1984) auch über den Rückenbeißen durch die Fähe wird angewandt (Maisch 2000). Beim Krabbenfresser wehrt das Weibchen Futterbetteln der Welpen ab, indem sie sie über den Fang greift und /oder zu Boden drückt. Daraufhin unterwerfen sich die Welpen und legen sich auf den Rücken (Brady 1978).

Eingliederung ins Rudel oder Emigration

Beim Rothund war gegenüber den Welpen vor allem das Ende des Elterninvestments bzw. der direkten Fürsorge Anlass für Imponierverhalten oder Aggressionen. Es kam jedoch zu keinem Vertreiben der Jungen aus dem Rudelverband. Vielmehr wurden sie in die Rangfolge aufgenommen, indem ihr „Welpen-Freibrief“ durch das Aufzeigen von Grenzen sowohl seitens der Adulttiere wie auch von den Jährlingen aufgehoben wurde.

Die Welpen nahmen längst an den meet und greet Zeremonien teil. Im Freiland wären sie dann mit auf die Jagd gefolgt.

Viel früher als der Rothund verlassen die Welpen des Afrikanischen Wildhundes die Höhle endgültig. Bereits im Alter von drei Monaten folgen die Welpen des Afrikanischen Wildhundes den Adulttieren auf die Wanderschaft (Schaller 1978). Afrikanische Wildhundwelpen folgen bereits vorher zunächst dem Rudel, wenn es zur Jagd aufbricht. Sie werden nach wenigen hundert Metern weggebissen und von einzelnen Tieren zur Höhle zurückbegleitet. Mit der Zeit folgen sie so weit, dass sie nicht mehr zurückbegleitet werden. Vielmehr bleiben Wächter bei ihnen im offenen Feld zurück, der Rest geht zur Jagd. Im nächsten Schritt folgen die Welpen so lang unter Bewachung hinterher, bis sie am Riss eintreffen (Kühme 1965 b).

Beim Afrikanischen Wildhund sind die Welpen bis zu 14 Monate von den Adulttieren abhängig, um überleben zu können (Estes 1991). Sie werden mit etwa einem Jahr in die normale Rangfolge des Rudels übernommen und verlieren dann ihre Vorrangstellung am Riss. Wölfe gehen bereits im Alter von acht Monaten mit den Eltern auf Jagd (Freund 1999). Bei Dingos nehmen die Welpen ab dem sechsten Monat an Rangstreitigkeiten mit den Adulttieren teil (Corbett 1988) und gliedern sich damit in die Rudelhierarchie ein.

Anders bei später solitären bzw. paarweisen Arten. Hier beginnt die Loslösung bereits viel früher.

Schabrackenschakaljunge jagen mit sechs Monaten selbst, werden aber auch noch von den Eltern mitversorgt. Bei Mähnenwölfen zeigen die Elterntiere ab dem 5. Monat zunehmend aggressive Tendenzen gegenüber ihren Jungen. Nach Bartmann und Nordhoff (1984) lebten Mähnenwölfe bis zum achten Monat friedlich mit den Nachwuchs zusammen. So wird für Mähnenwölfe vorgeschlagen, die Jungen ab dem 6. - 8. Monat von den Eltern zu trennen (Matern 1993). Die Jungen verlassen das Elternpaar und emigrieren.

Eindeutig zeigt sich jedoch, dass beim solitär bzw. paarweise lebenden Mähnenwolf die Jungen vor Ende des ersten Lebensjahres vertrieben werden und damit im nächsten Jahr keinesfalls bei der Aufzucht des nächsten Wurfes anwesend sind.

Auch beim Krabbenfresser verlassen die Jungen bereits ab fünf Monaten die Eltern (Redford und Eisenberg 1992).

Wenn Tiere ihre Eltern verlassen, kann dies allgemein auf freiwilliger Basis oder durch Vertreiben geschehen. Dies ist beispielsweise für den Wolf nachgewiesen (Zimen 1976). Oftmals läuft beides parallel ab. Durch steigende Aggressionen gegenüber den Nachkommen lösen sich diese von der Familie ab. Bei Caniden kann die Entfernung nur bis in die benachbarten Regionen erfolgen aber auch über Hunderte von Kilometern. Meist unterscheiden sich Zeitpunkt und Wanderungsdistanzen zwischen den emigrierenden Geschlechtern einer Art. Dies führt möglicherweise zur Inzuchtverhinderung.

So wandern beim Rothund die Weibchen früher ab als die Rüden (Venkataraman 1998).

Markieren

Rothunde zeigen weder als Welpen, Jährlinge oder Adulttiere Markierungsverhalten, wenn sie nicht zum Alphapaar gehören.

Beim Waldhund zeigen Welpen beider Geschlechter Urinieren in der Hocke, wobei gelegentlich ein Hinterbein angehoben wird (Drüwa 1977). Die Weibchen pressen später das Hinterteil gegen die zu markierende, senkrechte Fläche unter Anhebung nur eines und ab zehn Tagen später auch des zweiten Beines. Sie markieren dann im Handstand (Drüwa 1977). Allgemein begannen die Waldhundwelpen an den Markierungsstellen der adulten Tiere zu markieren (Drüwa 1977).

Von den Welpen beginnt beim Krabbenfresser im Alter von fünf Monaten jeweils nur ein Rüde, mit erhobenem Bein zu markieren (Brady 1978), auch wenn das Vatertier anwesend war. Weibliche Krabbenfresserjungtiere begannen damit erst mit acht Monaten

Fazit der Jugendentwicklung:

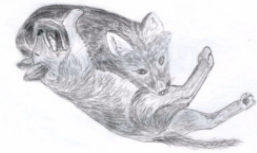
Rothunde haben ein langes Jugendstadium, das mehr als ein Lebensjahr umfasst.

Sie sind länger als Afrikanische Wildhunde an die Höhle gebunden.

Sie verbleiben im Rudel über die Geschlechtsreife hinaus. Innerhalb des ersten Lebensjahres verlieren sie ihren Welpenschutz. Adulttiere und Jährlinge zeigen vor ihnen gerichtetes Imponieren und stellen damit Grenzen auf. Die Junghunde unterwerfen sich den älteren Rudelmitgliedern und werden unten ihnen in die Hierarchie des Rudels eingliedert.

Junghunde im Rothundrudel markieren nicht.

4.5.5 Das Spielverhalten liefert Hinweise auf die Lebensweise der Rothunde



Höher entwickelte Tierarten weisen in der Jugendentwicklung eine Zeitspanne auf, die dem Entdecken, Spielen und Nachahmen gewidmet ist. Eine Trennung der drei Begriffe ist nicht immer einfach bzw. eindeutig. Spielen wird häufig gleichgesetzt mit dem Sammeln neuer Erfahrungen. Dies ist jedoch kein exklusives Kriterium für Spiel, da auch beim Explorieren neue Sinneseindrücke erfahren werden. Gleichzeitig wird dabei gelernt und nachgeahmt, was beides auch im Spielverhalten vorkommt.

Dem Neugier- und Explorationsverhalten wohnt eine Vorliebe für Neues, Unbekanntes inne (Gattermann 1993). Bei der Neugier wird vorsichtig ein neues Objekt (Artgenosse, anderes Lebewesen, unbelebte Materie) untersucht. Das Erkundungsverhalten geht fließend über in latentes Lernen und Nachahmungsverhalten und Spiel, bei dem immer wieder neue Situationen und neue Kombinationen von Reizen und Interaktionen auftreten.

Woran wird Spiel erkannt?

Als Zeichen für Spiel gelten übertrieben ausgeführte Bewegungen, Bruchstückhaftigkeit von Verhaltensweisen sowie die Kombination von gegensätzlichen Verhalten, einem schnellen Wechsel der Rollen und Situationen. Dass es sich dabei um Spiel handelt, zeigt sich darin, dass auf aggressive oder imponierende Verhaltensweisen im nächsten Moment entgegengesetzte submissive Verhalten folgen oder andere, die aus völlig verschiedenen Kontexten stammen.

Diese Neuordnung von Sequenzen sowie übertrieben, unvollständig und oder wiederholt ausgeführte Bewegungsabläufe sind für Spiel allgemein charakteristisch (Loizos 1966).

Auffällig ist, dass Spiel erst dann auftritt, wenn die benutzten Sequenzen schon Tage oder Wochen zuvor beim Individuum auftraten. So können Rothundwelpen längst knurren und zeigen Verteidigungsverhalten wie Abwehrpföteln etc., bevor Kampfspiele stattfinden.

Das Verhalten an sich wird damit im Spiel nicht gelernt, sondern möglicherweise verfeinert und besser sowie variabler motorisch koordiniert.

Spiel hat keine eigentliche Endhandlung (Gattermann 1993) bzw. keine Ernstbezug (Franck 1985). Es werden auch sonst gegensätzliche Handlungen miteinander kombiniert. Auch treten Verhaltensweisen auf, die nach einer Pause erst wieder mit der Geschlechtsreife gezeigt werden. So zeigen Wolfswelpen (Freund 1999), Hundewelpen (Fogle 1993, Feddersen – Petersen 2000) und Rothundwelpen (eigene Beobachtung) Aufreiten auf andere Welpen.

Allgemein dienen die Spielsignale dazu, Spiel zu initiieren und aufrechtzuerhalten (Bekoff 1995). Spiel kann nicht erzwungen werden. Obwohl nicht jede Aufforderung Erfolg hat, ist Spielverhalten häufig ansteckend. Es kommt zur Stimmungsübertragung und Synchronisation unter den Spielenden.

Spielsignale zeigen dem Spielpartner deutlich, dass die folgenden Handlungen keinen ernsthaften Bezug haben, sondern spielerisch gedacht sind. So können eigentlich aggressive Verhaltensweisen wie knurren, beißen etc. verwandt werden, ohne dass sie vom anderen falsch interpretiert werden (Bekoff 1995, Thompson 1996). So zeigen subordinierte Junge oftmals verstärkt Spielsignale an die dominanten Altersgenossen und fordern häufiger zum Spiel auf als diese. Aggressionsverhalten wird dann als „Spiel“ markiert und stellt damit kein herausforderndes Verhalten an den dominanten Artgenossen dar. Dies wurde bei Coyoten gezeigt (Bekoff 1995).

Rothunde benutzen die typische Spielverbeugung zu Beginn und während des Spiels.

Neben weiteren Signalen wie das Spielgesicht, übertriebenes Laufen und Kopfschütteln ist die Verbeugung die universalste unter den Hundartigen. In dieser Studie gelang es damit den juvenilen Wildhunden und einem Haushund sich erfolgreich auf ein gemeinsames Spiel zu verständigen.

Kopfschütteln als Spielsignal wird nicht nur von Rothunden (diese Studie) sondern auch von anderen Caniden beschrieben (Wölfen und Haushunden: Fox 1969, Bekoff 1974; Goldschakal: Estes 1991, Mähnenwolf: Maisch 2000). Waldhundwelpen zeigen die Spielverbeugung nicht. Bei ihnen kommen als Aufforderung Hüpfen und übertrieben wirkende Verhaltensweisen vor (Biben 1983).



Wozu wird gespielt?

Lange Zeit galt Spiel als funktionslos. Da viele Arten jedoch viel Zeit und Energie in Spielverhalten investieren, ist es eher wahrscheinlich, dass obwohl Spiel keine unmittelbare Endhandlung zum Ziel hat, jedoch an sich Vorteile für das Individuum auf lange Sicht mit sich bringen (Loizos 1966). Beispielsweise indem Handlungen und Verhalten in entspannten Situationen geübt werden. Im Spiel fällt das Lernen wahrscheinlich nicht nur dem Menschen, sondern auch anderen Säugern leichter. Nach Gattermann (1993) dient Spielverhalten allgemein „dem Gewinn von Erfahrungen über den eigenen Körper“ (Motorikspiele), „über das Verhalten gegenüber Artgenossen“ (Sozialspiel) und „über die Umgebung“ (Objektspiele).

Insgesamt ist das Spiel damit wichtig, um soziale Kompetenzen und Grenzen zu erfahren. Es ist besonders bedeutsam das Sozialverhalten zu üben und weiterzuentwickeln, indem es die Flexibilität des Verhaltensrepertoires steigert (Feddersen-Petersen 2000).

Im Spiel messen die Jungen ihre Kräfte, was für eine Etablierung von späteren Rangfolgen wichtig ist (Mech 1997). Nach Bekoff (1974) wird sehr wahrscheinlich im Spiel gelernt, die Beißintensität zu kontrollieren.

Viele Spiele enthalten artspezifische Komponenten (Franck 1985, Thompson 1996).

So sind bei carnivoren Arten häufig Jagd- und Objektspiele anzutreffen (Thompson 1996). Beuteerwerbsverhalten beim Jagdspiel ist beispielsweise Anschleichen und Verfolgen, der Mäuselsprung und Totschütteln finden sich bei Objektspielen.

Häufig sind Wurfgeschwister Adressaten für das Verhalten (Franck 1985).

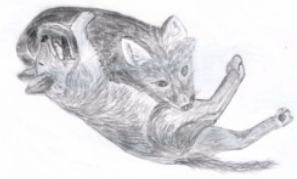
Wie und was Jungtiere miteinander spielen, kann mit dem spätern Sozialsystem (solitär versus gruppenlebend) einhergehen (Biben 1982 a und 1983). Allgemein findet sich Spielverhalten bei allen jungen Caniden, während Adulttiere unsozialer Arten kaum spielen (Estes 1991). Es treten bereits im Jungtialter Bewegungsabläufe auf, die erst später einen Ernstbezug erhalten (Paarungsverhalten, Beutefang).

So spielen soziale Hundartige wie Wolf und Haushund früher und häufiger als vorzugsweise die tendenziell solitäreren Arten wie Kojote, Schakal und Fuchs (Bekoff 1974; Feddersen-Petersen 2000).

Solitär lebende Arten bevorzugen schon früh eher solitäre Spiele bzw. aggressivere Spiele, die eine frühe Abgrenzung bereits unter Junghunden unter Etablierung einer Rangordnung bedingen und die spätere Loslösung erleichtern.

Der Rothund zeigte jedoch ebenfalls bereits sehr früh eine hohe Rate an Kampfspielen unter den Welpen. Bereits im Alter ab drei Wochen sind Kampfspiele unter den Welpen zu beobachten (Hood 1879, eigene Beobachtung). Dabei wird geknurr, gefaucht und – allerdings noch plump springend – auf den Gegner zugestürmt.

In den ersten beiden Lebenswochen suchen Welpen vor allem die Beziehung zum Muttertier. Saugen und Schlafen sind die Hauptbeschäftigungen. Es bleibt keine Kraft und Zeit für Verhalten, das nicht unmittelbar das Überleben sichert. So ist es für einen völlig von der Milch abhängigen Welpen aus Konkurrenzgründen sehr wichtig, sofort die Anwesenheit des Muttertieres wahrzunehmen und schnellstmöglich ans Gesäuge zu kommen.



Da direkt nach der Geburt kaum Reserven da sind, ist eine fortwährende Energieaufnahme unter minimalsten Energieausgaben adaptiv.

Mit zunehmender Wahrnehmungsfähigkeit entdecken sie auch die Wurfgeschwister als Sozialpartner in der dritten Woche. Sie reagieren dann gezielter, wenn sie vom Gesäuge weggedrängt werden und benutzen Vorderpfoten zu ersten Abwehrverhaltensweisen.

Die zunehmende Wahrnehmung und Reaktion auf die Wurfgeschwister zeigt sich auch daran, dass am 20. Lebenstag ein erstes Balgspiel sowohl unter den Welpen als auch von einem Welpen mit der Hündin zu beobachten war.

Spielverhalten und sicheres Laufen wurde von Sosnovskii (1967) bei Welpen im Alter von 40 Tagen im Moskauer Zoo beobachtet. Ein erstes Spiel mit den Adulttieren wurde je am 38. Lebenstag in Münster beobachtet (Fels 2000 und 2001). In beiden Jahren wurde das Muttertier bzw. auch der weibliche Helfer bevorzugt und seltener mit dem Vater gespielt.

In diesen Fällen wurden die Welpen erst dann beobachtet, als sie den Bau zeitweise verließen. Wie in dieser Studie gezeigt, trat aber bereits in der Höhle Spielverhalten auf.

Berichte von Beobachtungen in den Wurfhöhlen anderer Caniden, bestätigen dies. So zeigten Mähnenwölfe erstmals im Alter von 16 Tagen Spielverhalten (Encke et al. 1970).

In Schwerin waren Balgspele früher, am 20. bzw. am 27. Lebenstag, zu sehen. Diese fanden allerdings noch in der Höhle statt. Allgemein dürfte das Spielverhalten früher auftreten, als in der Literatur bei Elternaufzucht vermerkt wird. Da jedoch nur in Schwerin innerhalb der Höhle per Kamera Beobachtungen möglich sind, beruhen Angaben anderer Zoos auf den Zeitraum, in dem sich die Jungen bereits zeitweise außerhalb der Höhle aufhalten.

Direkt am Höhleneingang fanden sich bei beiden Höhlen Erdhügel, die als Welpenspielflächen dienten. Dort balgten sie sich, spielten Hinterhaltsfänge und schliefen teils erschöpft ein.

Ein Adulttier war in diesem frühen Stadium meist in unmittelbarer Nähe, später kamen einzelne Hunde vorbei, winselten kurz und ließen dann die Welpen wieder allein. Zu diesem Zeitpunkt flüchteten die Jungen jedoch bereits selbständig in die Höhle, wenn sie erschrecken.

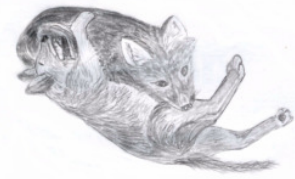
Spielten allein die Welpen miteinander, zeigte sich beispielsweise in Magdeburg, dass es bevorzugte Spielpartner gab. So war das männliche Junge nur gegenüber einem der beiden Weibchen erfolgreich beim Auffordern, mit dem anderen kam es nie zu einem Spiel. Letzteres Weibchen forderte auch nie zum Spielen auf. Es zeigte auch kein solitäres Objektspiel.

Das mit Abstand ($n = 669$) am häufigsten gezeigte Spielverhalten waren Balg- bzw. Kampfspiel. Daneben wurden 87 Jagd- und 146 Objektspele beobachtet. Damit wird deutlich, welchen Stellenwert das Spielverhalten für die soziale Entwicklung der Welpen hat.

Da in Schwerin die Welpen sowie einige Junghunde hinreichend gleich aussahen, sind über individuelle Vorlieben zu Spielart und Spielpartner keine Aussagen machbar. Eine Ausnahme war ein fünf Wochen alter Welpen. Er war fast schwarz über einen Zeitraum von zwei Wochen, während die anderen alle bereits rötlich gefärbt waren.

In diesem Zeitraum konnte man ihn so häufig bei sehr rauen Kampfspielen beobachten, dass er den Spitznamen „Rambo“ von den Tierpflegern erhielt.

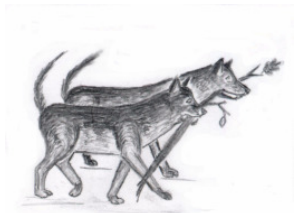
Bei Krabbenfressern, Mähnenwölfen und Waldhunden wurde bei sozialen Interaktionen der Welpen nicht häufiger ein gleich- oder gegengeschlechtlicher Welpen ausgesucht (Biben 1983). Alle Welpen des Waldhundes zeigten im Spiel mal dominantes mal submissives Verhalten, eine Rangfolge gab es nicht (Drüwa 1977).



Bei Hausmäusen zeigte sich, dass männliche Jungtiere viel aggressiver waren, wenn sie nur weibliche Wurfgeschwister hatten, als wenn nur weitere männliche Junge anwesend waren. Dies war unabhängig davon, ob sie erst künstlich nach der Geburt zu artifiziiellen Würfen zusammengestellt worden waren oder nicht. Das postnatal erzeugte Geschlechterverhältnis hatte eindeutig starken Einfluss auf die Aggressionsentwicklung (Benus 1995). Ein Grund dafür könnte das Erfahren von Reaktionen männlicher Geschwister zum Erlernen sozialer Kompetenzen sein. Viele männliche Säugelungen spielen rauere und kämpferischere Spiele als ihre weiblichen Geschwister.

Objektspiel: Stöcke, Stängel und Knochen als beehrter Beuteersatz

Objektspiele sind oft Beutespiele, bei denen an das Spielobjekt herangeschlichen wird. Das Objekt wird per Sprung erlegt, totgeschüttelt oder hochgeschleudert, wobei spieltypisch die Reihenfolge der Einzelhandlungen variiert. Allgemein enthält das Objektspiel bei Carnivoren viele Elemente aus dem Nahrungserwerbsverhalten. Da es auf arteigenen Komponenten beruht, sollte sich die Ernährungsweise der Art im Objektspiel niederschlagen.



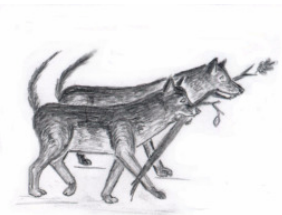
Die Rothundwelpen beginnen zunächst Blätter, Knochen oder ähnliches in den Fang zu nehmen und hochzuheben. Erst einige Tage später kann man dann das typische Kopfschütteln beobachten, das beim Beutefang als Totschütteln bei Kleintieren zum Genickbruch verwandt wird. Der Übergang zum Nahrungserwerb ist beim Objektspiel fließend. So kauen und nagen die Welpen dann auf den Stöcken oder Knochen herum. Durch freigesetzte Duftstoffe aus Pflanzenstängeln aber auch der Fleischgeruch lockten weitere Welpen herbei. Es wurde dann gemeinsam am Stock oder Fell gezogen oder versucht, es dem anderen wegzunehmen. Dabei stand jedoch nicht der Besitz, sondern das folgende Jagdspiel im Vordergrund (zu diesem Zeitpunkt waren Welpen sehr wohl in der Lage, ernsthaft ein Futterstück für sich zu verteidigen).

Ein gemeinsames Objektspiel wurde nur unter den Rothundwelpen, nie jedoch mit den Adulttieren beobachtet. Offensichtlich dient es ebenfalls dem Kräftemessen, was unter Welpen gleichverteilter ist als wenn ein Adulttier mitzieht.

Objektspiele wurden beim Rothund, anders als Jagdspiele (Balgspiele können nicht solitär gespielt werden), am häufigsten allein gespielt. Zudem traten sie anders als Jagd- und Balgspiele am häufigsten in der Aufzuchtphase I, also in den ersten acht Lebenswochen, auf. Objektspiele erfordern zunächst nur das Packen des Objektes und ggf. das Totschütteln, ansonsten aber keine komplexen Lokomotionsmuster, wenn das Objekt allein manipuliert wird. Somit kann es in der Ontogenese zu einem früheren Zeitpunkt auftreten als Balg-, Kampf- oder Jagdspiele.

Erstes Objektspiel zeigen Waldhunde, Mähnenwölfe und Krabbenfresser ab dem 39. Tag (Biben 1983).

Ein einzelnes Mähnenwolfsjunge spielte lieber allein Objektspiele, als soziale Spiele wie Balgen und Fangen mit den Eltern (Maisch unveröffentlicht 2000). Sind Geschwister vorhanden, so zeigen die später solitär lebenden Mähnenwölfe (Ruff 1997) und Krabbenfresser (Biben 1982) häufiger ein Abjagen von Objekten, während sozial lebende Caniden wie Rothund (diese Studie), Afrikanische Wildhunde (Estes 1991), Wölfe und der Waldhund (Biben 1982 und 1983) öfter miteinander gemeinsam am Objekt zerrn und es friedlich teilen. Noch häufiger als Jagdspiele wurden bei Waldhunden soziale Objektspiele gespielt, bei denen mehrere Welpen gemeinsam ein Objekt manipulierten (Drüwa 1977).



Auch bei Goldschakalen ist das Abjagen eines Objektes ein beliebtes Spiel, ebenso solitäres Objektspiel (Estes 1991). Mähnenwölfe und Krabbenfresser spielten ebenfalls häufiger solitär ein Objektspiel als sozial (Biben 1983).

Krabbenfresser, die später paarweise leben, zeigten signifikant häufiger aggressives Verhalten bei Objektspielen wenn sich ein Artgenosse näherte als die Rudellebenden Waldhundwelpen (Biben 1982 a). (Waldhunde teilen am Riss friedlich und ohne Hierarchien unter allen das Fleisch, während Krabbenfresser jeder für sich Nahrung fängt und nur bei großen Kadavern paarweise gemeinsam fressen). Bei Krabbenfressern spielten die erwachsenen Tiere nicht gemeinsam mit den Jungen Objektspiele (Biben 1982 a). Bei Waldhunden spielten alle subadulten Rüden häufiger soziale Objektspiele mit den Welpen als die Eltern (Stein 1992).

Das Jagdspiel ist Beutefangverhalten ohne Ernstbezug

Jagdspiele sind erst möglich, wenn Welpen ihre Beine koordinieren können. Sie erfordern Geschicklichkeit, Gleichgewicht und sie erfolgen bei höherer Geschwindigkeit als Balgspele, die auf der Stelle ausgeführt werden. Vor dem Jagdspiel können die Welpen bereits traben und galoppieren. Beide Gangarten wurden taktsticher ab dem 41. Lebenstag von den Welpen gezeigt. Ein erstes Jagdspiel unter den Welpen dagegen erst am 50. Lebenstag. Damit trat es rund drei Wochen nach den ersten Balgspele auf. Über 90 % der Jagdspiele wurden im Zeitraum ab der neunten Lebenswoche beobachtet. Meist spielten zwei Welpen miteinander. Solitäre Jagdspiele traten dagegen nur in Einzelfällen auf. Es ging damit nicht nur um Spaß am Laufen und der Geschwindigkeit, sondern eindeutig darum, etwas hetzen und fangen zu können.



Wie in dieser Studie gezeigt, sind auch blinde Welpen in der Lage trittsticher im unwegsamen Gelände zu traben, zu galoppieren und Jagdspiele durchzuführen. Dies macht deutlich, dass der Gesichtssinn nur eine von vielen Signalwegen ist, mit dem Rothunde ihre Umwelt wahrnehmen. Ebenso, dass es beim Rothund avisuelle Spielsignale geben muss. Der blinde Welpen erkannte eindeutig, dass die Aktionen der anderen Welpen spielerisch gemeint waren.

Im Freiland spielten die Welpen Jagdspiele mit ihrer Mutter und weiteren Hündinnen ab einem Alter von 56 Tagen (Johnsingh 1982). Im Alter von 66 Tagen zeigten Welpen beim Spiel große Geschicklichkeit und Geschwindigkeit. (Zu diesem Zeitpunkt spielten die Welpen in Schwerin bereits im Wasser). Erstaunlich ist dabei, dass eine Hündin dabei häufiger mit ihnen spielte als das Muttertier (Johnsingh 1982).

Aufgrund ihrer Lebensweise als Hetzjäger, kommt den Jagdspiele der Welpen eine große Bedeutung zu. Allerdings spielte der erste Welpen keine Jagdspiele mit den Adulttieren, was an seiner Erkrankung in der sechsten Woche gelegen haben mag.

Bei der zweiten Aufzucht in Schwerin spielte die zweite Hündin am häufigsten mit den Welpen Fange. Der Rüden spielte dagegen nur mit, wenn auch ein weiteres Adulttier sich am Spiel beteiligte.

Da Jagdspiele erst erfolgen, wenn die Lokomotion sicher beherrscht wird, könnte der Zeitpunkt, ab wann sie bei verschiedenen Arten auftreten, indirekt auf die Entwicklungsgeschwindigkeit der Arten Hinweise liefern.

Später solitär oder paarweise lebende Arten weisen früher Jagdspiele auf.

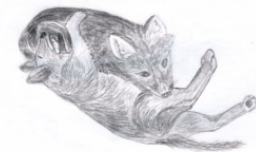
Mähnenwölfe zeigen in der sechsten Woche erstmals spielerisches Jagen (Biben 1983).

Krabbenfresser entwickeln sich relativ schnell. Sie wurden ab dem 27. Lebenstag beim Jagdspiel gesehen (Biben 1983).

Wie der Rothund so zeigten Afrikanische Wildhunde mit sieben Wochen erstmals eine Jagdspiel (Kühme 1965 b). Waldhunde zeigen Laufspiele erst relativ spät in der Entwicklung. Erstes Spielsverhalten wurde bei ihnen erst ab dem 40 – 50. Tag überhaupt beobachtet (Biben 1983).

Balg- und Kampfspiele als sozialer Stärketest?

Beim einzelnen Jungtier im Jahr 2002 waren beide Hündinnen seine bevorzugten Spielpartner und nicht der Rüde. Dies mag daran liegen, dass sie am häufigsten bei ihm in der Höhle waren. Der Rüde trug ihn dagegen häufig nach draußen und ließ ihn krabbeln.



Das Muttertier zeigte keine Initiative, sie verhielt sich meist passiv. Der Rüde war immer passiv. Die zweite Hündin dagegen spielte sowohl aktiv mit und initiierte auch Balgspiele mit ihm.

Bei der nächsten Aufzucht war ebenfalls die zweite Hündin der bevorzugte Spielpartner bei Balgsspielen. Allerdings zeigte das Muttertier einen höheren prozentualen Anteil beim aktiven Mitspielen (ca. 60 %), wenn sie von Welpen aufgefordert wurde, als die zweite Hündin (ca. 50 %).

Die Welpen spielten untereinander ab der vierten Lebenswoche. Die meisten Balgspiele wurden von zwei Welpen gespielt, vier oder mehr Welpen spielten nur selten gleichzeitig.

Es kam jedoch häufig vor, dass zwei Welpen spielten, einer gab auf und ein dritter übernahm diese Stelle. Es gab regelrechte Tauschreihen bei denen jeder kurz rang und dann zu einem anderen Partner wechselte, wobei sich nach kurzer Zeit wiederum die Spielpartner trennten und zu anderen Welpen liefen. Die tatsächliche Zahl der Spiele ist höher als die protokollierten, da diese ja eine eindeutige Initiative oder einen exakten simultanen Spielbeginn laut Methodik benötigten bzw. ein eindeutiges Ende. Wenn aber zwei sich balgten, ein weitere hinzukam und irgendwann einer ging, war dies unter der Studienmethodik nicht auswertbar.

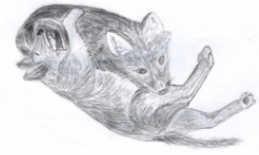
Eine Unterscheidung von friedlichen Balgspielen und Kampfspielen war nicht möglich, da die Welpen bereits beim friedlichen Bepföteln auch Knurrten und kurz den anderen ins Fell packten, dann wieder sanft miteinander balgten. Auffallend war jedoch, wie oft man wildes Knurren, Fauchen und den Einsatz von Zähnen beobachten konnte. Die Balgspiele hatten fast alle einen rauen Spielanteil dabei. Viele endeten mit dem Rückzug eines Welpen, der sich entfernte. Das Flüchten bzw. Weggehen trat jedoch nicht erst in der Zeit außerhalb der Höhle auf.

Es zeigte sich ansatzweise bereits innerhalb des Wurflagers: dort krochen die Welpen dann unter das Muttertier oder zwischen anderen Welpen. Selten wurde ein dominanter Welpen von einer der liegenden Hündinnen dann mit der Vorderpfote zu Boden gedrückt.

Die meisten rauen Kampfspiele wurden jedoch außerhalb der Höhle beobachtet. Anders als bei Jagdspielen kam es bei Balgspielen immer wieder zu fließenden Übergängen zu Imponier- und Dominanzverhalten. So wurden Ruten hochgestellt, Kehlbisse sowie „Stehen - auf“ und „Stehen - über“ gezeigt. Entsprechend kamen hier submissive Verhaltensweisen wie Wedeln, Pföteln und „auf – den - Rücken - liegen“ vor.

Auch die sozial lebenden Waldhunde haben Phasen in denen spielerisch gekämpft wird. Im Alter von vier Wochen zeigen Waldhunde Kampfspiele (Drüwa 1977).

Bei Kojotenwelpen zeigte sich, dass nach der Etablierung einer linearen Rangordnung ab der sechsten Woche, das ranghöchste Weibchen häufiger Spielaufforderungen angetragen bekam, als sie selbst Spielinitiativen startete (Lamb 1993). Allerdings war keiner der Welpen signifikant erfolgreicher im Auslösen eines Spiels, noch spielte einer rangabhängig häufiger mit, als ein anderer. Spiel beim Kojotenwelpen (nicht aber der Aufforderungsversuch) war damit völlig rangunabhängig (Lamb 1993).



Wie wichtig beim Spiel die Reaktionen des anderen für eine normale (Spiel-)Entwicklung sind, zeigt sich an Isolationsexperimenten. Spiel trat bei paarweise aufgezogenen Zwergmangusten bis zu zwei Wochen vor der Zeit auf, bei der isolierte aufgewachsene Zwergmangustenjunge dies zeigten. Dies galt sowohl für Objektspiele, als auch für Sozialsiele (Rasa in Franck 1985).

Die Anwesenheit von Wurfgeschwistern bzw. Adulttieren gibt den Welpen allgemein Sicherheit. So war bei Wolfswelpen der schüchterne allein kaum, jedoch in Anwesenheit eines kühneren Wurfgeschwisters eher bereit, lebende Beute anzugehen (Fox 1975).

Auch Waldhundwelpen waren im Beisein der Eltern kühner im Umgang mit lebender Beute, ohne erwachsene Tiere in der Nähe trauten sie sich nicht ran (Drüwa 1977).

Während Waldhunde es zuließen, dass sich ihre Welpen mit ihnen der lebenden Beute näherten, verhinderten Krabbenfresser dies bei ihren Welpen (Biben 1982).

Spiel ohne Artgrenzen

Die Welpen 2003 lernten mit einem Haushund zu kommunizieren und Jagdspiele zu spielen. Beiden waren nur die Spielverbeugung gemein, sowie ein übertriebenes Losrennen. Während der Hund als Aufforderung bellte und wedelte, was die Welpen zunächst stark irritierte, zeigten die Welpen gebogene Ruten und Springen. Die Rothundwelpen rannten innerhalb des Geheges los, der Haushund außerhalb ebenfalls und es erfolgte wechselseitiges Wettrennen stumm seitens des Haushundes und mit lautem Keckern und Yip-Yap Schreien der Welpen.

Dieses Spielverhalten wurde das ganze Jahr gezeigt. Der Haushund wurde von den Rothunden sicher erkannt. Gegenüber anderen Haushunden zeigten sie kein Spielaufforderungsverhalten. Auch als Jährlinge spielten diese Rothunde noch mit dem Haushund und die neuen Welpen liefen ebenfalls mit. Nur die Adulttiere zeigten kein spielerisches Verhalten. In Schwerin wurden diese Yip-Yap Laute bei Jagdspielen von Welpen bis hin zu Adulttieren unter Rothunden, aber auch bei Rennen mit dem Haushund von den Jährlingen geäußert. Fox (1984) hörte aufgeregte Wildhunde am gerade erlegten Riss und beschrieb das Geräusch als „yipping and yapping“. Diese Laute werden auch von Prater (1965) bei jagenden Rothunden erwähnt.

Fazit des Spielverhaltens

Rothundwelpen spielen sehr oft miteinander. Sie beginnen bereits im Alter von 20 Tagen zu spielen. Spiele mit Spielpartner wurden dabei sehr viel häufiger gespielt als solitäre Spiele. Die hohe Anzahl an Sozialsielen weist auf die spätere, soziale Lebensweise der Art hin. Objektspiele wurden häufig allein gespielt. Beim gemeinsamen Spiel mit einem Objekt herrschte aber ein friedlicher Charakter vor. Die Beute wurde geteilt, nicht monopolisiert. Jagdspiele bedingen ein hohes Maß an Körperbeherrschung. Sie traten in der Welpenentwicklung als letzte Spielform auf. Da die Welpen nicht individuell unterschieden werden konnten, ist keine Aussage über spielerisch etablierte Rangfolgen unter den Welpen möglich.

4.5.6 Unterwerfung: alles nur Spiel?

Bei Rothundwelpen entwickelt sich, wie bei anderen Caniden aus dem Säuberungsverhalten das submissive „auf – den – Rücken – liegen“. Am Anfang liegen die Welpen auf der Seite und werden vom Adulttier auf den Rücken gedreht und gesäubert. Später legen sich die Welpen freiwillig auf den Rücken, wenn sie gereinigt werden. Auch bei starker Unterwerfung geben Welpen, Junghunde aber auch adulte Wildhunde manchmal Urin ab, wenn sie auf dem Rücken liegen. Das Welpenverhalten erfährt eindeutig einen Funktionswechsel und tritt in einem anderen Kontext unter Ausbildung derselben Verhaltensmuster auf.

Die Welpen legten sich teils auf die Seite und hoben ein Hinterbein, oder sie blieben mit den Hinterbeinen seitlich liegen und drehten den Schultergürtel gen Boden und hoben beide Vorderbeine an. Im Folgenden wird die Rückenlage zur Säuberung nicht diskutiert Die Seiten- bis Rückenlage trat in Magdeburg zu zwei Dritteln beim Spiel unter Welpen aber auch dreimal im ernsthaften Kontext als Antwort auf Aggressionen unter Welpen auf. Auch in Schwerin herrschte der Spielkontext, gefolgt von submissiven Ereignissen, vor. Offensichtlich lernen Welpen im spielerischen Kontext die eigene Stärke und Schwäche einschätzen bzw. die Signale des anderen kennen und zu deuten. So hörten manche Spiele auf, nachdem sich einer auf den Rücken gedreht hatte. Der Welpen blieb dann manchmal in Seitenlage liegen. Andere drehten sich zunächst auf den Rücken und flüchteten anschließend, so dass das Spiel ebenfalls endete. Obwohl es im Spielkontext auftrat, könnte damit die Rückenlage als darüber hinaus gehendes Signal zu verstehen sein und das Ende von Interaktionen dadurch angezeigt werden.

Gegenüber Adulttieren zeigten die Welpen das Verhalten (außerhalb der Anogenitalmassagen) am häufigsten gegenüber der zweiten Hündin und am zweithäufigsten gegenüber dem Muttertier. Sie wandten es dabei beim Futterbetteln ebenso an wie beim Spiel und als Antwort auf Imponierverhalten der erwachsenen Tiere ihnen gegenüber. Auch im nächsten Jahr unterwarfen sich die Welpen in derselben Situation beim Spiel und Futterbetteln und passiv als Reaktion auf Imponierverhalten von sowohl den Jährlingen als auch den Adulttieren. Sie wandten das Verhalten gegenüber allen Rudelmitgliedern an.

Im Alter von sechs Monaten beobachtete Ludwig (2001) aktive Unterwerfung eines Welpen vor einem anderen.

Bereits unter Welpen wirkt die passive Seitenlage als submissives Signal und der dominante Welpen stoppt sein drohendes Verhalten. Dies wurde an Kojoten (Fox und Clark 1971) beobachtet.

Fazit der Unterwerfung:

Welpen legen sich zunächst zur Reinigung ihrer Anogenitalregion auf den Rücken. Dieses Verhalten wird ritualisiert und einem Funktionswandel unterzogen. Es tritt dann als submissives Unterwerfungsverhalten auch bei subadulten und erwachsenen Rothunden auf.

Die Welpen zeigten das Verhalten als Submission am häufigsten vor den Weibchen. Sie wandten es gegenüber allen Rudelmitgliedern an, wenn diese ihnen imponierten aber auch als Teil des Futterbettelns.

Welpen zeigten es vor anderen Welpen zunächst im Spiel, besonders wenn dieses zu rau wurde.

4.5.7 Zwergenaufstand: Aggressionen unter Welpen



Allgemein erfordert Aggressionsverhalten von Welpen, dass sie lokomotorisch geübt sind und bereits Interesse am Verhalten der Wurfgeschwister haben. Bis zum vollständigen Aggressionsverhalten mit Angriffsläufen, Knurren, Beißen etc. ist jedoch noch ein weiter Weg. So traten in Schwerin 70 % der Aggressionsverhalten erst ab der neunten Lebenswoche auf. Ludwig (2001) beobachtete, dass das Spielverhalten ab der 17. Lebenswoche immer mehr in Zusammenhang mit der Hierarchieetablierung stand.

Wenn aus Spiel Ernst wird

Spielverhalten geht per Definition mit Rollentausch einher. Damit kann ein gerade Besiegter Sekunden später baldig die Oberhand gewinnen und siegen. Manchmal wird jedoch ein Kampfspiel zunehmend rauer und verliert den Spielcharakter. Die Spielsignale „ich spiele nur“, die auch Aggressionssignale als harmlos und zum Spiel gehörend titulieren können, werden weggelassen und eine ernsthafte Auseinandersetzung findet statt. Dabei zeigten Rothundwelpen echtes, ungehemmtes Beißen. Mehrfach verbiss sich in Schwerin ein Welpen derartig in einen Welpen, dass die auf die Schreie hineilende zweite Hündin beide nicht trennen konnte. Sie trug den aggressiveren Welpen am Genick zur Höhle zurück. Dieser lockerte jedoch seinen Griff nicht, so dass er seinerseits im Fang einen Welpen trug. Die Beißkraft ist also schon stark ausgeprägt. Das Zupacken und unter keinen Umständen loslassen ist später wichtiger Bestandteil des Jagdverhaltens. Die zweite Hündin war die einzige, die bei streitenden Welpen dazwischenging und vor dem dominanteren bzw. aggressiveren Welpen imponierte oder in zu Boden drückte.

Auch bei Goldschakalen gehen Adulttiere dazwischen, wenn die Jungen streiten (Estes 1991).

In Magdeburg entwickelten sich aus drei Kampfspielen ernsthafte Auseinandersetzungen. Dabei war jeweils der selbe Welpen gegenüber dem selben Gegner aggressiv. Dies spricht für eine Auseinandersetzung, deren Gewinn oder Verlust Konsequenzen für die Rangfolge der Jungen haben kann.

Aggressionen durch Futterneid

Aggressionen traten bei Welpen nicht nur bei Kampfspielen auf. Sie stritten öfter auch lautstark um Futter, wenn beispielsweise zwei Welpen ein Küken gepackt hatten. Dabei war nicht nur das übliche Packen und Rückwärtszerren zu beobachten, was dem – friedlichen – Zerreißen von großen Stücken dient. Die Welpen knurrten dabei oder griffen sogar an. Ein Welpen biss in Magdeburg zweimal einen anderen Welpen als es um Nahrung ging.

Bei einem Drittel der Aggressionen unter Welpen in Schwerin ging es um Nahrung.

Ludwig (2001) berichtet von lautstarken Auseinandersetzungen um vorgewürgtes Futter am 36. Lebenstag. Auch Johnsingh (1982) beobachtete acht Monate alte Jungen, die ernsthaft kurze Zeit an einem Riss kämpften.

Allgemein wollten Welpen einen Anteil bei großer Beute erlangen, wie es später am Kadaver auch unter erwachsenen Tieren der Fall ist. Bei Kleintieren, bei denen ein Teilen nicht möglich ist, wird heftig gestritten, ebenso bei vorgewürgtem Fleisch, das in Portionen von ca. einem halben Kilo erbrochen wird. Bei größeren Beutetieren wird friedlich geteilt. Allgemein ist es für Welpen vorteilhaft, besonders viel Nahrung abzubekommen. Dies kann durch Abdrängen von Wurfgeschwistern vom Gesäuge der Mutter geschehen und später beim Verteidigen von vorgewürgter oder mitgebrachter Nahrung. Größere und

kräftigere Welpen erhalten mehr Nahrung, was wiederum zu mehr Körpergewicht und Kraft führt. So waren auch bei beiden Würfen in Schwerin unterschiedlich große und schwere Welpen von Geburt an und über die Folgezeit zu erkennen.



Auch bei Wölfen kommt es vor, dass kräftigere Welpen schwächeren den Zugang zum Gesäuge erschweren bzw. verwehren und die schwächeren letztendlich verhungern (Freund 1999) bzw. erfrieren, da sie an den Rand gedrängt werden. Auch beim Zugang zu vorgewürgter Nahrung kommt es bei Arktiswölfen unter Welpen zu Streit (Mech 1997).

Waldhundwelpen stritten nie um Futter (Biben 1983). Waldhundwelpen beschwichtigen, wenn sich ein anderer Welpen dem Futter nähert. Sie zerren und ziehen dann gemeinsam aber friedlich an der Beute und teilen sie dadurch (Drüwa 1977, Biben 1982).

Beim Krabbenfresser kommt es bereits am 32. Lebenstag zu Streitigkeiten um Futter (Biben 1982). Sämtliche Aggressionen dieser Welpen standen im Zusammenhang mit Nahrung (Biben 1982). Die Adulttiere mischten sich dabei nicht direkt ein. Sie nahmen jedoch Reststücke den Welpen ab und überließen diese dann einem anderen Welpen. Sie verteilten dadurch die Nahrung unter den Welpen (Biben 1982).

Mähnenwölfe und Krabbenfresser verteidigten auch als Welpen ihr Beutestück gegenüber anderen (Biben 1983). Bei Kojotenwelpen traten die höchsten Aggressionen und die Etablierung einer Rangfolge je kurz vor dem Zeitpunkt des Entwöhnens auf (Lamp 1993). In dieser Zeit ist die Nahrungskonkurrenz entsprechend hoch. Kojoten erbeuten typischerweise nur Kleintiere, die nicht geteilt werden können. „Besitzen“ statt „Teilen“ ist hier von Bedeutung, was die Härte der Futteraggressionen erklären kann.

Gezielter Siblizid ist beim Rothund nicht bekannt, ebenso wenig bei Waldhunden, Afrikanischen Wildhunden oder Wölfen. Durch Abdrängen kann jedoch die Nahrungszufuhr einzelner Welpen so gering werden, dass sie verhungern.

Bei Tüpfelhyänen ist Siblizid häufig (Estes 1991, Frank et al. in Alcock 1996). Die Jungen kommen bereits mit Schneide- und Eckzähnen zur Welt. Meist überlebt nur ein Junges. Tüpfelhyänenjunge werden allein durch das Muttertier versorgt. Auch beim Europäischen Luchs (*Lynx lynx*) kommt Siblizid in den ersten sechs bis acht Wochen vor. Dabei ergab sich, dass die Welpen in Würfen mit Siblizid bis zu 35 % schwerer waren als in Würfen ohne Geschwistertötung (Naidenko 2000).

Aggressionen gegen einen kranken Welpen

Die kranke und erblindete „Nele“ war Ziel von mehr als zwanzig Attacken, an denen teils mehrere Welpen teilnahmen. Dies entspricht einem Viertel aller gezeigten Aggressions- bzw. Imponierverhalten unter den Welpen. Das Verhalten ähnelte häufig dem Jagdverhalten. Der blinde Welpen wurde umkreist, einer sprang vor, biss in den Rumpf und wurde dann vom nächsten abgelöst. Der blinde Welpen drehte sich um die eigene Achse und versuchte den Peiniger zu erwischen, was dazu führte, dass der Rumpf vom nächsten Welpen angegriffen wurde. Erst als der kranke Welpen statt zu flüchten Gegenwehr zeigte, wurde er in Ruhe gelassen bzw. wieder mit ihm gespielt.

Imponieren gegenüber den „Großen“

Die Welpen zeigten gegenüber den Adulttieren Imponierverhalten, wobei sie es am häufigsten gegenüber der zweiten Hündin und etwas seltener gegenüber dem Rüden zeigten. Gegen das Muttertier wurde dies nur einmal gewagt. Von den insgesamt 21 Vorfällen ging es bei der Hälfte um die Verteidigung von Fleisch. Sich ernähren zu können, bzw. den eigenen Anteil im Rudel zu sichern, gehört zu den grundlegenden Eigenschaften, um überleben zu können.

Im nächsten Jahr richteten die Welpen das Verhalten gegen die Jährlinge. Es ist ungeklärt, ob sie es sich eher trauten, weil der Rangunterschied nicht so groß war und die Adulttiere einschritten, wenn Jährlinge zu rau zu Welpen waren, oder weil in dem Jahr die Jährlinge auf die mobilen Welpen aufpassten und damit potentiell die ersten „Ansprechpartner“ für Imponierverhalten waren.



Rangfolgen unter Welpen?

Es wird in der Canidenliteratur kontrovers diskutiert, ob Welpen eine Rangfolge ausbilden bzw. nur eine Futterdominanz und ob diese bis ins Erwachsenenalter bestehen bleibt.

Knurrlaute wurde in Schwerin von einem Welpen bereits am 13. Lebensstag gehört. Offensichtlich wird bei Rothunden bereits im Alter von wenigen Monaten eine Rangfolge aufgebaut. Es ist nicht klar, ob alle Junghunde zueinander in hierarchischen Beziehungen stehen oder ob sich nur die ranghöchsten und möglicherweise der rangletzte deutlich abheben. Ganz sicher spielt jedoch das Kräfteressen beim Spiel aber auch durch den Zugang zu Nahrung eine Rolle. Schwächen werden dabei – wie beispielsweise bei einer Erkrankung – von den Wurfgenossen sofort ausgenutzt.

Hood (1879) zog Welpen mit einer Hundeamme auf. Er berichtet von starker Aggression der Welpen untereinander bis ca. zum achten Lebensmonat, wobei sie sich so aggressiv auch gegen die Haushundwelpen verhielten, dass diese frühzeitig entfernt wurden. Die Rothundwelpen zeigten ab dem achten Monat Unterwerfung gegenüber dem größten der sechs Welpen und ab da hörten die Streitereien auf.

Nach Ludwig (2001) werden unter den Welpen schon Ranggefüge gebildet. Die Rüden führen jedoch erst nach der nächsten Aufzucht, wenn die Junghunde dann eineinhalb Jahre alt sind, bis zur Vorpaarungszeit intensive, harte Auseinandersetzungen innerhalb der Geschlechtergruppe aus. Dabei kann es zu Verletzungen kommen. Anschließend wird diese Rangfolge so in der Paarungszeit beibehalten.

Wie Rothunde, zeigen auch Waldhunde hohe Aggressionsraten (Knurren und Beißen) gegen Wurfgeschwistern (Biben 1982 a). Ihr gemeinsames Objektspiel ist jedoch wie beim Rothund sehr viel friedlicher und sozialer als bei solitär lebenden Caniden, die eher versuchen das Objekt für sich allein zu bekommen und sich damit von der Gruppe entfernen (Biben 1982 a). Aggressionen unter Welpen sind damit nicht automatisch gleichzusetzen mit einer späteren solitären Lebensweise. Es kann sich dabei auch um die Etablierung von Dominanzverhältnissen handeln, die das spätere Zusammenleben erleichtern.

Nach Freund (1999) haben Wolfswelpen bereits im Alter von neun bis zwölf Lebenswochen eine feste Rangordnung, die bereits in der dritten Woche durch Futterstreitigkeiten etabliert wird, und die so auch unter den Jungwölfen fast bis zum Jahresende beibehalten wird. Die später solitär lebenden indischen Wölfe zeigten als Welpen dabei echte Beschädigungskämpfe mit Verletzungen untereinander, alle anderen Unterarten dagegen nicht (Freund 1999).

Zimen (1976) konnte dagegen so früh keine Rangordnung feststellen. Im Alter von drei bis vier Monaten zeigten seine Wolfswelpen erstmals häufig gegenseitig aggressives Verhalten im Zusammenhang mit Spiel oder Nahrung, sie etablieren dabei aber keine feste Rangordnung, die Situation befriedet sich wieder. Erst zum ersten Winter hin nahmen die Aggressionen wieder zu und es wurden innerhalb der Geschlechter Rangfolgen erstellt. Die Beobachtungen wurden jeweils bei Wölfen in Gehegen gemacht.

Wolfswelpen zeigten bei Kampfspielen eine stärkere Beißhemmung als Kojotenwelpen (Fox 1969).

Bei Kojoten kam es häufiger zu Übergängen von aggressiven Spielen zu echtem Kämpfen (Fox 1969). Kojoten bilden ihre Rangverhältnisse bereits im Alter von 25 bis 30 Tagen aus (Bekoff 1974). Lamp (1993) beobachtete dies allerdings erst bei Welpen zu Beginn der sechsten Lebenswoche: einen Tag lang in Form von heftigen, unritualisierten Aggressionen, die innerhalb einer Woche abebbten und über Drohen in Imponierverhalten unter Ausbildung einer echten Rangfolge übergingen. Sie war linear.

Bei zwei handaufgezogenen Kojotenwelpenpaaren kam es am 29. Tag bzw. 30. Tag zu Ernstkämpfen. Danach war die Rangfolge klar (Fox 1969, Fox und Clark 1971). Erst nach Etablierung der Randordnung trat unter handaufgezogenen Kojotenwelpen Spielverhalten auf (Fox und Clark 1971). Die meisten Studien über Aggression- und Spielverhalten bei Kojoten, Schakalen und Wölfen von Fox, Fox und Clark, Bekoff und Lamp wurden an handaufgezogenen, meist isoliert gehaltenen Welpen (Wölfe, Kojoten) gezeigt. Diese wurden dann unter Laborbedingungen für kurze Zeit (teils weniger als eine Stunde, immer ohne adulte Tiere) zusammen gelassen. Die Ergebnisse über Häufigkeit und Zeitpunkt des Auftretens von Verhaltensweisen dürften durch die extremen Bedingungen, unter denen die Welpen aufwuchsen, beeinflusst sein. Wenige Wochen alte Welpen zeigen starke Aggressionen gegenüber Welpen anderer Würfe.

Möglicherweise fehlte den Welpen auch die Anwesenheit eines Adulttieres. Wie in dieser Studie gezeigt, trennen Rothunde in Einzelfällen kämpfende Welpen, wenn es sich um Ernstkämpfe handelt, bei denen ein Welpe stark schreit.

Auch bei einer vergleichenden Studie von Waldhunden, Mähnenwölfen und Krabbenfressern, die alle bei ihren Eltern aufwuchsen, zeigten sich weit geringere Aggressionswerte und keine stabilen Dominanzverhältnisse unter den Welpen: Weder beim Umgang mit Nahrung (Futterdominanz) noch sonst (Biben 1983). Auch die von den Eltern aufgezogenen Wolfswelpen hatten keine stabile Rangfolge untereinander (Zimen 1976).

Die hohen Aggressionsraten in den obigen Studien sind damit wahrscheinlich dadurch verursacht, dass sich die isoliert gehaltenen Welpen nicht kannten. Erstaunlich ist jedoch, dass Welpen sehr früh ihnen bekannte Wurfgeschwister von anderen Welpen, auch wenn sie gleichen Alters sind, unterscheiden können. So konnte Freund (1999) drei Wochen alte, ab dem 10. Tag handaufgezogenen Wölfe, die mit ihren Wurfgeschwistern immer zusammenlebten, nicht mit einem zwei Wochen alten Wolfswurf (der ebenso aufgezogen worden war) zusammenlassen. Bei Krabbenfressern und Mähnenwölfen gab es Hierarchien unter den Welpen, die sich am Verhältnis „Stehen – über“ zu „Liegen – unter“ ausmachen ließen. Die Rangfolge wechselte aber beständig (Biben 1983) und war nicht von Dauer. Goldschakaljunge haben ab dem sechsten Monat eine feste Rangordnung (Estes 1991). Schabrackenschakalwelpen sind streitsüchtiger als Goldschakale und halten höhere Distanzen zueinander ein und erstellen rigidere Rangordnungen. Anders als beim Goldschakal bleiben nicht alle Junge als Helfer im nächsten Jahr, sondern einige wandern im Alter von 6 – 8 Monaten ab. Die tendenziell höhere Unsozialität zeigt sich damit schon bei den Welpen (Estes 1991). Beim Rotfuchs entsteht eine Rangordnung in der vierten bis siebten Lebenswoche (Tembrock 1987).

Fazit der Aggressionen

Die Welpen zeigten Aggressionen meist beim Zugang zu Nahrung. Ob Rangfolgen ausgebildet wurden, kann nicht beantwortet werden, da die Welpen nicht zu unterscheiden waren. Der Vergleich mit andern Arten ist schwierig, da in den meisten Studien die Welpen isoliert aufgezogen wurden. Rothundwelpen zeigen hohe Raten an aggressivem Spiel und Beißverhalten. Dies steht im Gegensatz zur allgemeinen Ansicht, dass soziale Caniden weniger Aggressionsverhalten zeigen als solitär lebende Arten.

4.5.8 Glockenlaute der Welpen

Jungtiere äußern in zwei verschiedenen Situationen bevorzugt Laute: Einmal, um Zuwendung und Kontakt zu bekommen (Quarren, Kontaktrufe etc.) und zweitens in agonistischen Kontexten (Drohknurren, submissives Winseln etc.).



Winseln und Glockenlaute wurde dabei immer zur Beschwichtigung bzw. bei Hilflosigkeit verwandt. Es tritt so auch bei Adulttieren – meist in Verbindung mit weiteren infantilen Verhaltensweisen – auf. So wird bei Begrüßungszeremonien aber auch bei aktiver Unterwerfung gewinselt.

Die Welpen dieser Studie waren sowohl in der Lage richtige Glockenlaute als auch glockenlautähnliches Winseln zu erzeugen. Hauptauslöser waren die Abwesenheit des Adulttieres und Erkrankungen.

Erstes derartiges Winseln wurde am zweiten Lebenstag eines Welpen gehört, als er allein in der Höhle war. Glockenlaute bzw. die Winselform davon stehen eindeutig im Zusammenhang mit dem Kontaktsuchen. So wurden die Rufe ausgelöst durch das Hinausgehen der Adulttiere bzw. beim Suchlauf innerhalb der Höhle geäußert. Diese Rufe waren sehr laut und konnten mühelos über Strecken von 100 Metern gehört werden.

Der erstgeborenen Welpen zeigte in der zweiten Lebenswoche hohe Rufraten. Danach sank die Rate ab, was auf eine höhere Toleranz gegenüber der Abwesenheit des Muttertieres schließen lässt. Auch der zweite Wurf zeigte in der zweiten Lebenswoche die höchsten Raten innerhalb der ersten acht Wochen. Offensichtlich bemerken die Welpen in der ersten Woche das Fehlen des Adulttieres nicht so deutlich wie ab der zweiten. Zudem waren 2003 sieben Welpen vorhanden, die Körperkontakt zueinander hielten und sich so gegenseitig wärmten. Das Muttertier lag auch häufiger bzw. länger bei ihnen als nach der Erstgeburt.

Mit seiner Erkrankung nahmen die Rufe des einzelnen Welpen 2002 stark zu. Auch die kranke „Nele“ zeigte 2003 hohe Rufraten. Neben dem Suchen nach Kontakt ist damit der Ruf bei kranken oder verletzten Welpen sehr häufig.

Allgemein reagierte der Rüde in beiden Jahren am häufigsten auf die Kontaktlaute des Welpen. Insgesamt zeigte sich, dass bei über 90 % der Rufe 2002 eines der drei Adulttiere reagierte. Bei der nächsten Aufzucht lag die Rate niedriger, zwischen 60 bis 70 %.

Offensichtlich beobachteten die Adulttiere, dass einer reagierte und verzichteten auf eine eigene Reaktion. Selten lief beispielsweise mehr als ein Wildhund zum Welpen.

In Magdeburg reagierten die erwachsenen Tiere nicht mit Hinlaufen zum Trenngitter, sondern winselten nur. Möglicherweise hatten sie gelernt, dass sie nicht direkt zu den Welpen gelangen konnten und verzichteten deshalb auf eine Hinwendung. Die Welpen reagierten jedoch auf die Rufe der Altersgenossen ebenfalls nur mit winseln.

In Dresden äußerte ein Welpen erstmals im Alter von 31 Tagen den Glockenlaut. Die erwachsenen Rothunde liefen darauf zum Jungtier hin (Ludwig 2001).

Auch Welpen des Afrikanischen Wildhundes äußern Glockenlaute, wenn sie verlassen sind. Andere Welpen und Adulttiere reagieren darauf mit sofortigem Hinlaufen (Kühme 1965 b). Wilden (1997) bezeichnete dies als glockenlautähnliches Isolationsfiepen. Ein Welpen äußerte dies am zweiten Lebenstag. Der Welpen war zuvor in eine neue Höhle getragen worden und war allein. Am 9. Lebenstag war statt des Isolationsfiepens bei einem Welpen ein richtiger Glockenlaut zu hören. Bei einem 16 Tage alten Welpen wandte sich die Hündin erst dann einem einzeln bei ihrem Rücken liegenden Welpen zu, als er von Fiepen auf Glockenlaute überwechselte (Wilden 1997).

Krabbenfresser benutzen ebenfalls repetitive Winsellaute, um Kontakt herzustellen, wenn sie den Anschluss verloren haben (Brady 1981). Diese haben jedoch keine glockenlautähnlichen Klang, sondern gehen später in der Entwicklung in das typische Heulen über.

**Fazit der Glockenlaute:**

Rothundwelpen äußerten Glockenlaute bzw. die Winselform davon, wenn sie den Kontakt zu den Adulttieren verloren hatten. Am häufigsten reagierte das Vatertier darauf. Insgesamt kam in der Mehrzahl der Fälle von mindestens einem Rudelmitglied eine Reaktion. Entweder es wurde Stimmführung aufgenommen oder der Welpen aufgesucht. Kranke Welpen äußerten besonders viel Glockenlaute bzw. glockenlautähnliches Winseln.

4.6 Die Nachzucht von Rothunden in Zoos

4.6.1 Hat die Haltung (beispielsweise durch ein übergroßes Nahrungsangebot) Einfluss auf die Wurfgröße?

Die Würfe sind im Zoo wie im Freiland durchschnittlich gleich groß.

Auch wenn die Wurfgröße im Zoo stark zwischen verschiedenen Rudeln variiert sowie innerhalb des selben Rudels von Jahr zu Jahr, so stimmt die hier ermittelte durchschnittliche Wurfgröße von fünf bis sechs Welpen mit den meisten Angaben aus dem Freiland überein.

Es werden durchschnittlich vier bis sechs Welpen im Freiland angegeben. Inverarity (1900) grub 3,2 Welpen aus einer Höhle aus und zog sie auf. Auch sechs oder mehr Welpen werden in historischer Literatur erwähnt (Blandford 1888). Hood (1897) gibt sechs Welpen in einem Wurf an. Burton nennt zwei Würfe mit sieben und zehn Welpen (1941).

Die Wurfgröße kann auch zwischen den Rudeln stark variieren. So lag der Durchschnitt bei einem Rudel in Mudumalai, Indien, bei vier Welpen und beim zweiten bei sieben Welpen (Venkataraman et al. 1995). Die höchste Zahl wird von Middleton (1951) angegeben. Er grub in Burma elf Welpen aus einer Höhle aus. Das genannte Minimum lag bei zwei bis vier Welpen (Hodgson in Blandford 1888, Prater 1965).

Sowohl für die Angaben aus dem Zoo wie aus dem Freiland muss bedacht werden, dass es sich meist um Sichtmeldungen handelt, wenn die Welpen die Höhle bereits selbstständig verlassen bzw. im Zoo bei Wurfkontrollen in der zweiten Woche.

Wie in der Studie gezeigt, stirbt ein Teil der Welpen jedoch noch am Tag der Geburt. Die Zahl der tatsächlich geborenen Welpen ist damit größer als unter der Rubrik „Wurfgröße“ angegeben. Über die Anzahl der Embryonen und pränatale Resorptionsraten ist wenig bekannt. Phythian-Adams (1949) fand neun Embryonen in einer Hündin und Fox (in Cohen 1978) fand fünf männliche und drei weibliche Foeten.

Im Zoo sind - wie sich durch die Umfrageaktion und persönliche Recherche ergab - bisher zwei Hauptfaktoren für die Verluste der Welpen verantwortlich: der übersteigerte Transport mit Folgeinfektionen und wahrscheinlich der frühe Welpentod innerhalb von Stunden bis Tagen nach der Geburt. Möglicherweise sind diese Welpen von Anfang an nicht lebensfähig oder zu schwach.

Fazit ist jedoch, dass in den ersten Tagen nach der Geburt viele Welpen aus unbekannter Ursache sterben und es ist anzunehmen, dass die meisten Todesfälle gar nicht bemerkt werden. Im Zoo wird nur in Ausnahmefällen ab dem ersten Lebenstag eine Wurfhöhle kontrolliert, da Rothunde bei Störungen möglicherweise ihren Wurf töten.

Häufiges Hin- und Hertragen beispielsweise im Zoo Münster erfolgte, nachdem das Gehege gereinigt worden war (Fels, Encke persönliche Mitteilung).

Wie in dieser Studie belegt wurde, stirbt ein Teil der Welpen direkt noch in der Geburtsnacht, und die Körper werden verzehrt, so dass selbst eine Kontrolle am nächsten Tag nicht die wirkliche Anzahl geborener Jungen widerspiegelt. Wie Beobachtungen zeigen, ist die Tötung bzw. das Verzehren von Welpen (die wahrscheinlich zuvor verstarben) in den ersten Tagen nach der Geburt häufiger als nach mehreren Wochen.

Sosnovskii (1967) berichtet von zwei Weibchen, die ihren gesamten Wurf (zwei bzw. drei Welpen) zwei bzw. einige Tage nach der Geburt töteten. Ein Weibchen biss dazu den

Welpen den Kopf ab. Es ist jedoch nicht vermerkt, ob die Welpen zu diesem Zeitpunkt überhaupt noch am Leben waren.

Da außer in Schwerin keine Wurflager per Kamerasystem überwacht werden, dürfte die Anzahl der in der ersten Woche bzw. bis zur ersten Kontrolle verstorbenen Welpen noch höher sein als bisher bekannt. Auch eine unbekannte Zahl des „Totbeißen“ durch Weibchen dürfte an bereits toten Welpen erfolgen. In dieser Studie konnte nur anhand der Wurfhöhlenaufnahme eindeutig gezeigt werden, dass die außen im Dickicht verzehrten Welpen zuvor tot waren, da sie in der Höhle über Stunden leblos waren und dann vom Rüden hinausgetragen wurden. Im Dickicht selbst konnte man nur sehen, wie der Rüde den Welpen verzehrte. Es war von außen auf die große Entfernung nicht möglich zu unterscheiden, ob das Junge noch lebte oder nicht.

Der Rüde betrieb bei beiden Würfen in Schwerin mit dem Herausholen toter/ lebensuntüchtiger Welpen eindeutig Wurfhygiene. In manchen Zoos wird noch heute der Rüde kurz vor der Geburt abgesperrt, um ein Töten durch den Rüden zu verhindern. Dies widerspricht jeder Theorie über adaptives Verhalten. Der Rüde würde durch die Tötung des eigenen Nachwuchses jeden Fitnessgewinn zunichte machen. Eine derartige genetische Veranlagung würde durch Selektion aus der Population verschwinden. Noch entspricht es wahrscheinlich der Tatsache, dass eine Tötung erfolgt. Es wird bisher nicht zwischen „Tötung“ (lebenstüchtiger) Welpen und „Verzehr“ von toten/lebensschwachen Welpen unterschieden. Der Unterschied ist jedoch aus oben genannten Gründen beträchtlich.

Da der Rüde eine sehr große Rolle bei der Versorgung des Muttertieres und der Jungen hat, ist eine getrennte Haltung gerade zur Aufzucht sehr problematisch.

Hat die Haltung durch die Größe des Rudels Einfluss auf das Überleben der Welpen?

Es zeigte sich, dass die Gruppengröße nicht erst Einfluss auf die Überlebensrate der Welpen hat, sondern dass sie bereits eine Rolle dabei spielt, ob Welpen überhaupt geboren werden.

Dass fast 80 % der paarweise gehaltenen Rothunde keine Jungen gebiert, jedoch von den Rudeln mit vier Tieren alle in dieser Studie erfassten, zeigt deutlich welche Mindestgröße ein Rudel zu Beginn für den Start einer Zuchtgruppe haben sollte.

Allgemein zeigt sich, dass Rothunde im Zoo Schwerin von Aufzucht zu Aufzucht ruhiger agieren. Auch in Münster war dies der Fall. Dies mag einerseits mit der zunehmenden Erfahrung zu tun haben. Andererseits sind im nächsten Jahr dann Helfer vorhanden, die verschiedensten Aufgaben übernehmen und die Eltern, besonders das laktierende Weibchen direkt oder indirekt (Wache halten etc.) entlasten.

Nach Ludwig (2004) ziehen Rothundrudel mit Helfern erfolgreicher auf also Rudel ohne Helfer. Von einer allein aufziehenden Rothündin überlebten nur 40 % ihrer Welpen (Johnsingh 1982).

Wie in dieser Studie gezeigt wurde, sind Helfer nicht nur zum Nahrungserwerb, sondern auch für das Wärmen, Säubern und Bewachen der Welpen sehr hilfreich.

Daraus ergibt sich, dass in zoologischen Gärten keine Paare gehalten werden sollten und der Nachwuchs mindestens bis zum Ende der nächsten Aufzucht im Gehege verbleiben sollte.

Rothunde entwickeln sich bis zum zweiten Lebensjahr sowohl vom Verhalten als auch körperlich weiter (eigene Beobachtung, Ludwig persönliche Mitteilung).

Eine Empfehlung wie sie im aktuellen Buch „Zootierhaltung“ von Puschmann (2004) zu lesen ist, dass Jungtiere bereits mit drei Monaten (!) abgesetzt werden können, sie „müssen

jedoch vor Eintritt der Geschlechtsreife mit knapp einem Jahr abgesetzt werden“ ist absolut nicht nachvollziehbar und stimmt weder mit den meisten Erfahrungen europäischer Halter noch mit der Biologie der Tiere im Freiland im mindesten überein.

Es ist nicht nur wichtig, dass ein Welpe überlebt, was er mit Sicherheit mit drei Monaten unter Zoobedingungen bzw. in Handaufzucht kann, sondern dass er sich zu einem sozial und psychisch intakten, vollwertigen Mitglied unter Artgenossen entwickelt und eingliedern kann und letztendlich erfolgreich reproduziert.

Eltern und Helfer stellen für den Nachwuchs eine Quelle für Lernverhalten und soziales Miteinander dar. Isoliert bzw. handaufgezogene Säugetiere zeigen häufig sozial defizitäres Verhalten und sind nur bedingt voll in eine Gruppe integrierbar.

Gerade bei solchen Arten, deren Lernanteil am Verhalten und besonders bei der Aufzucht sehr hoch ist, ist bekannt, dass handaufgezogene Junge später nicht reproduzieren oder wiederum zu einer Aufzucht eigener Junge nicht fähig sind. Ihnen werden die unterversorgten Jungen weggenommen und wiederum von Hand aufgezogen. Diese Praxis überträgt die Probleme jedoch nur auf weitere Generationen, statt Veränderungen zu bewirken.

So führte der Umbau unter starker Vergrößerung des Geheges nach Jahren mit zu Tode geschleiften Welpen in Magdeburg zum Aufzuchtserfolg durch die Eltern. Nach Handaufzucht der Welpen im Vorjahr noch im kleinen Gehege verlief die Reintegration für die Welpen tödlich.

Ist eine Veränderung des Geheges bzw. der Haltungsumstände nicht machbar oder gewünscht, wäre es sinnvoller nicht zu züchten und Tiere nur eines Geschlechts zu halten. Liegen genetische Gründe vor, weshalb ein Weibchen kein adäquates Aufzuchtverhalten zeigt (wie z. B. einige Hunderassen), ist die künstliche Aufzucht der Jungen, die diese Gene tragen, kontraproduktiv.

4.6.2 Spielt das Gehege durch seine Einrichtung und Größe eine Rolle?

Auch die Gehegeparameter hatten einen Einfluss jedoch nur bei zu dritt gehaltenen Tieren. Dies liegt wahrscheinlich daran, dass alle größeren Rudel in dieser Studie bzw. bei der Umfrage immer in größeren, komplex eingerichteten Anlagen gehalten wurden und damit ein Vergleich nicht möglich war. In Paaren gehaltene Rothunde werfen unabhängig von den Gehegetypen nur selten.

Bei einem Rudel in Litauen aus 2,2 Rothunden verstarb 2005 jedoch der gesamte Wurf. Die Wildhunde werden in einem 100 m² großen Gehege gehalten (Raudeliuniene, persönliche Mitteilung). Das Muttertier hatte als Helfer in einem anderen Zoo in zwei Jahren nacheinander Welpen aufgezogen: Es war eindeutig erfahren, das zweite Weibchen war die Schwester davon und ebenfalls erfahren.

Für eine erfolgreiche Aufzucht ist jedoch eine ruhige Ausgangslage nötig. In den Kleingehegen zeigen Rothunde häufig während der Aktivitätsphase stundenlanges Hin- und Herlaufen. Dies wurde beispielsweise in Schwerin im Kleingehege von allen drei Tieren gezeigt, sowie in Magdeburg. Teils trug es dabei stereotype Züge (Schleifenlaufen) die Rothunde hielten jedoch auch Stimmkontakt zueinander und reagierten sofort auf starke Außenreize. Allerdings zeigten sie beim Laufen eine typische Haltung. Das Maul war geöffnet, die Augen blickten „ins Leere“ und Artgenossen wurden völlig ignoriert, teils übersprungen. Es trat kein Verhalten wie bei sonstigen Kontaktaufnahmen zwischen den Artgenossen unter Mimik und submissiv oder dominanter Haltung auf. Auch beide

Rüden ignorierten sich völlig beim stereotypen Laufen, auch wenn sie nahe beieinander liefen.

Der Stereotypelauf wird in gleichen Zügen von Tembrock (1957) beim Rotfuchs beschrieben. Dabei waren mehrere Füchse zusammen auf engem Raum gehalten worden.

Stereotypien werden von Mason (1991) in Zusammenhang gebracht mit Stress oder Furcht, dem ein Tier nicht entkommen kann. Dies traf eindeutig auf die Situation in Schwerin und Magdeburg für die unterlegenen Rüden zu. Aber in beiden Kleingehegen zeigten es auch die Alphanthiere. Möglicherweise war es für beide Seiten extrem stressbehaftet, dass keine Trennung des unterlegenen Tieres vom Rudel möglich war. Dies zeigt sich auch bei Minks, die nicht aus einem Käfig entkommen konnten, der bereits ein Tier enthielt, (Mason 1991).

Ein Hinweis auf eigentliches Fluchtverhalten ist, dass sich das Verhalten aus Laufaktivität entwickelte und beispielsweise nicht aus Nahrungsaufnahmeverhalten oder Körperpflegeverhalten. Veränderungen der Haltungsbedingungen und die Separierung des Rüden führten zum Stress- und Stereotypieabbau: In der Freianlage in Schwerin trat dieses Auf- und Ablaufen mit der Zeit nur noch bei sozialen Spannungen auf, zuletzt überhaupt nicht mehr.

Stereotypien traten beim Rothund zu den Hauptaktivitätszeiten auf. Sie sind jedoch nicht als reines „Ablaufen“ eines internen „Laufbedürfnisses“ auf engem Raum zu verstehen, da in den Kleingehege nicht die gesamte Fläche belaufen wurde.

In der großen Waldfreianlage trat 2001 das Auf- und Ablaufen bei den Rüden zwischen ein bis drei Zaunfeldern auf, der Rothund drehte dabei auf offener Strecke nach drei bzw. neun Metern um, obwohl die eine Zaunlänge etwa 70 Meter betrug. Die Länge war jedoch fast identisch mit den Laufstrecken im Kleingehege. Beide Weibchen zeigten ebenfalls hin- und herlaufen, allerdings an längeren Strecken. Mit der Zeit liefen alle Rudelmitglieder weniger. Normales Spiel- und Explorationsverhalten wurde zunehmen in den Hauptaktivitätsphasen gezeigt.

Selbst bei der Erwartung der Fütterung liefen die Rothunde in der komplexen Freianlage nicht stereotyp auf und ab. Erst wenn die Tür zum Fütterungsplatz unmittelbar vor der Fütterung geschlossen war, rannte der Alphanthiere aufgeregt an der Tür hin und her, bis sich die Tür öffnete.

Das allmähliche Erlöschen der Laufstereotypie hat eindeutig mit der Befriedung der Situation aber wahrscheinlich auch mit der komplexeren Anlage, die mehr Sinnesreize bietet zu tun.

Durch die erste erfolgreiche Aufzucht waren die Rothunde stark positiv gefordert und beschäftigt, so dass auch keine Langeweile aufkommen konnte.

In Kleingehegen tendieren Rothunde auch dazu, bei Annäherung von selbst bekannten Personen panisch gegen Wände zu springen. Sie springen dabei auch gegen das Gitter und von dort aus noch höher hinauf. Dies ist eindeutig darauf zurückzuführen, dass sie sich nicht weit genug zurückziehen können. In der großen Freianlage zeigten die selben Tiere kein derart panisches Flüchten mehr. Kleingehege sind alles in allem nicht für die Haltung dieser Fluchttiere geeignet und damit von vornherein für eine Aufzuchtssituation meist ungeeignet.

Rothunde sollten im Rudeln und in auf ihre Bedürfnisse zugeschnittenen Freianlagen gehalten werden. Eine reine Aufbewahrung von Einzeltieren oder Paaren in Kleingehegen ist abzulehnen.

Bereits zur Trächtigkeit ist auf eine angemessene Einrichtung zu achten (Baker 1994).

Für den Rothund bedeutet dies rechtzeitig, wenn möglich gleich ganzjährig verschiedene künstliche Höhlen ins Gehege einzubringen. Da die Inspektion bereits zur Paarungszeit erfolgt, wirkt sich die Anwesenheit von ausreichend verschiedenen Höhlen wahrscheinlich beruhigend auf das Muttertier ein.

Höhlen sollten nicht zu groß (ca. doppelte Liegefläche der Hündin: 1 x 1 m² bei einer Höhe bis zu einem Meter) sein, da besonders unerfahrene Mütter sich nicht um ihre Welpen herum ablegen sondern daneben. Die Welpen müssen dann selbst zum Muttertier kriechen. Ist die Distanz zu groß, schaffen die Welpen dies nicht bzw. bemerken möglicherweise (bei Geburt blind und wahrscheinlich taub!) die Anwesenheit der Mutter nicht.

Gerade der Kontakt zu Jungen erhält mittels endokriner Wege die „Brutpflegestimmung“ der Mutter (Baker 1994). Dafür ist enger körperlicher, stimmlicher und geruchlicher Kontakt wohl entscheidend, was wiederum die Maße für Wurfboxen begrenzt.

Da die Welpen möglicherweise die eigene Körpertemperatur nicht oder nur begrenzt konstant halten können ist die Körperwärme in der Höhle wichtig. Rothunde werden in Osteuropa teils bei Temperaturen um – 20 °C geboren. Je kleiner die Höhle ist, desto eher kann sie durch die Körperwärme des Muttertieres erwärmt werden. Eine Isolierung ist dort zusätzlich anzuraten, bei allen jedoch besonders gegen Bodenkälte und Nässe von unten.

Je komplexer das Umfeld im Gehege ist, desto mehr Anreize für das Lernen werden geboten. Allgemein hat eine Förderung aller Sinne weitreichende Auswirkungen auf die Entwicklung von Gehirnstrukturen, Verhaltensweisen und motorischen Fähigkeiten eines sich entwickelnden Individuums (Carlstead und Sheperdson 1994). Bei Haushundwelpen zeigte sich, dass diejenigen, die schon in den ersten Lebenswochen Stressoren (Spielzeug, Geräusche etc.) und Übungen ausgesetzt waren, später ein höheres Hirnvolumen hatten und besser mit neuen Situationen fertig wurden (Fogle 1993). Frühkindliche Erfahrungen sind damit sehr wichtig für die Entwicklung.

Explorations- und Spielverhalten anzuregen und zu fördern ist wichtig für die Jungtiere. Bei Rothunden ist dies beispielsweise durch Gabe von Spielobjekten wie Zweige, Papiersäcke oder Kartons in Gehegen möglich, die keinen Naturboden aufweisen oder denen natürlicher Bewuchs fehlt. Auch Ganzkörperfütterungen oder das Verfüttern von Kleintieren, die zu Beutespielen anregen etc. sind mögliche Maßnahmen. Wannen mit Wasser, oder mit Gewürzen versehener Erde laden zum Planschen und Graben ein.

Erfahrungen mit verschiedensten Objekten und Situationen führen zu Tieren, die auf Neuheiten weniger mit Stress als mit Neugier und aktiver Bewältigung der Situation reagieren. Dies kann wichtig sein, um bei der Aufzucht ruhig und selbstsicher auf Störungen statt panisch und gestresst zu reagieren. Stark negativ gestresste Tiere haben eine geringere Reproduktionsfähigkeit und auch die Trächtigkeit kann negativ beeinflusst werden (Carlstead und Sheperdson 1994).

Da Stress, der mitunter aus der Haltungssituation resultiert, sich nachteilig auf die Aufzucht auswirken kann, ist ausreichend Platz sowie Sichtschutz sehr wichtig (Baker 1994).

Von den Höhlenvorplätzen aus sollten die Wildhunde einen guten Überblick haben. Dies führt zu einer Beruhigung der Tiere durch die Steigerung des Sicherheitsgefühles.

4.6.3 Die Bedeutung des Reproduktionssystems und der sozialen Lebensweise für das Zuchtmanagement von Rothunden

Die genetischen und demographischen Empfehlungen der Zuchtprogramme zur Arterhaltung stehen teilweise mit den vorliegenden für die Individuen optimalen Bedingungen im Kontrast (Baker 1994).

So sollten für eine größtmögliche genetische Variabilität möglichst alle Rudel der Rothunde reproduzieren und Rudel mit viel Nachwuchs die Zucht verringern. Da Lernen jedoch eine große Rolle spielt, sollte vom individuellen Standpunkt aus jeder Jährling eine Aufzucht miterleben können. Damit wäre es nötig, jedes Jahr Welpen aufziehen zu lassen. Es überleben jedoch mehr Welpen, als untergebracht werden können. Das Töten von Jungtieren ohne triftigen Grund ist jedoch nach Tierschutzgesetz verboten. Die theoretische Möglichkeit jedes Jahr nur zwei bis drei Welpen aufziehen zu lassen statt beispielsweise die tatsächlich geborenen zehn, um das Anwachsen der Rudels im Gehege zu bremsen, ist damit nicht möglich. Kontrazeption durch Hormonimplantate bergen Gesundheitsrisiken und permanente Eingriffe wie Kastrationen sind nicht mehr rückgängig zu machen. Das Tier ist nicht mehr aktiver Teil der Zuchtpopulation.

Verhaltensstudien und Haltungsmanagement sind wichtige Grundlagen für ein erfolgreiches Zuchtprogramm (Kleiman 1992 und 1994). Besonders wichtig ist beispielsweise das arteigene Distanzbedürfnis (Lindburg und Fitch - Snyder 1994).

Während Afrikanische Wildhunde gern und häufig mit Körperkontakt liegen (Bogusch 2002), findet dies bei Rothunden seltener statt. Sehr rangniedrige Tiere halten oft einen großen Abstand zum Rest ein. Auch in Zeiten sozialer Spannungen wie der Paarungszeit, ist es oft nötig, das subordinierte Weibchen beim Rothund Abstand zum Alphapaar und zu anderen Rüden einhält. In einem Gehege mit 300 m² ist das schlicht nicht möglich. In solchen Gehegen kann es dann zu massiven Verletzungen von Rudelmitgliedern (siehe Magdeburg bzw. Kleinanlage Schwerin) kommen. Genügend Weite und Sichtschutz sind deshalb ein Muss für Rothundanlagen.

Bei Caniden ist offensichtlich die individuelle Präferenz bzw. Ablehnung eines Partners entscheidend. Wird nur ein Paar gehalten, das nicht reproduziert, wird im Zoo häufig zunächst an Unfruchtbarkeit gedacht. Eine Unverträglichkeit des Paares - auch ohne stark aggressives Verhalten - wird kaum in Erwägung gezogen (Lindburg und Fitch - Snyder 1994).

Die Wahl eines Partners ist damit sehr wichtig. Rothundrudel sollten deshalb mit mehreren Tieren je Geschlecht begonnen werden. Auch wenn in dieser Studie die Alphahündin jeweils den ranghöchsten Rüden wählte, kann dies mit persönlicher Präferenz zu tun haben. In anderen Rudeln verpaarte sich die Alphahündin auch mit anderen Rothundrüden (Verberkmoes, persönliche Mitteilung).

Bei der Rudelgründung ist es deshalb vorteilhaft, mehrere geschlechtsgleiche Tiere einzusetzen.

4.6.4 Konsequenzen der Reproduktionsunterdrückung im Rudel: sind Rothunde inzucht- oder auszuchtgefährdet?

Innerhalb kleiner Populationen, die auf wenige Gründer zurückgehen, ist von Beginn an die Variabilität der Allelfrequenzen geringer als bei Populationen mit vielen Gründertieren. Der Homozygotiegrad ist erhöht, rezessive Merkmale werden damit generell häufiger exprimiert. Damit kann jedoch eine Anpassung an lokale Gegebenheiten vorliegen. Der hohe Inzuchtkoeffizient würde damit nicht negativ aufzufassen sein, sondern als adaptives Merkmal dieser örtlichen Population. Eine gerichtete Selektion würde die vorliegenden Genfrequenzen stabilisieren. Besonders innerhalb kleiner, isolierter Gruppen ist Gendrift durch den zufälligen Wegfall einzelner Tiere besonders stark (Sperlich 1988, Ballou und Foose 1996). Allele gehen damit in kleinen Populationen schnell per Zufall verloren. Liegt zudem nur Reproduktion bei einem Teil der Mitglieder vor (effektive Populationsgröße), ist die Weitergabe von Allelen an Nachkommen und damit der Fortbestand der Allele in der Population weiter eingeschränkt. So trägt jeder Nachkomme nur 50 % der Erbmasse des Elternteils, durchschnittlich 75 % der Elternallele.

Bei den Rothunden liegt Reproduktionsunterdrückung vor, meist pflanzt sich nur das Alphapaar je Jahr fort und zudem mehrere Jahre hintereinander. Deren Gene und Allele sind im sich bildenden Rudel überrepräsentiert. Allerdings erhöht sich mit der Anzahl der Jungtiere pro Elternpaar die Wahrscheinlichkeit, dass mehr Allele weitergegeben werden. So steigt bei einer Anzahl der Jungen pro Wurf von zwei auf drei Nachkommen der durchschnittlich weitergegebene Anteil an Allelen auf 87,5 % (Gansloßer 1996). Die extrem hohe Anzahl von Welpen beim Rothund und auch beim Afrikanischen Wildhund hilft damit, trotz Reproduktionsmonopol fast alle elterlichen Allele zu erhalten. Da anzunehmen ist, dass jeweils die fittesten Tiere Alphatiere werden, werden innerhalb der Lokalpopulation genau diese vorteilhaften Allele gemischt und erhalten. Rothunde weichen damit von einer idealen Population ab, in der theoretisch jedes Mitglied die gleiche Chance auf Reproduktion untereinander hat. In idealen Populationen ist das Geschlechterverhältnis gleich. Auch das trifft nicht auf den Rothund zu (Venkataraman 1998). Der Verlust an Variabilität steigt mit der Anzahl der Generationen (Chesser et al. 1980, Mace 1986, Gansloßer 1996). Durch eine Verlängerung der Generationszeit verlangsamt sich der Prozess. Dies ist zum Beispiel der Fall, wenn das Einsetzen der Reproduktion verzögert wird. Beim Rothund sind die Tiere erst mit ca. zwei Jahren geschlechtsreif. Verbleiben die Nachkommen im Rudel, so pflanzen sie sich meist nicht fort. Die Verlagerung der Reproduktion auf einen späteren Zeitpunkt würde zu einer Beibehaltung der Variabilität in der Population beitragen und das Erreichen der Homozygotie der Allele hinauszögern. Ist die Abwanderungsrate gering, bleibt auch in einer kleinen Population der vorhandene Polymorphismus erhalten (Chesser et al. 1980). Sind in einer Subpopulation viele gleiche Allele enthalten, ist der zufällig Verlust von bestimmten Allelen durch Abwanderung („Auszucht“) durchschnittlich gering.

Damit wäre auf genetischer Ebene (außer über kin selection) erklärt, wie sich der Verzicht auf eigenen Reproduktion in einer Population evolutiv halten kann (ultimate Ursache) bzw. wie Inzucht in natürlichen Populationen vorteilhaft und konserviert sein kann. Rothunde wären als Konsequenz damit eher auszuchtgefährdet. Das Verbreitungsgebiet der Art erstreckt sich über Asien. Heute leben die Tiere jedoch nur noch inselartig verbreitet. Die Habitate sind zudem extrem unterschiedlich: von tropischen Regenwäldern bis hin zu Kältesteppen im Himalaya variieren die Lebensräume. Es ist deshalb anzunehmen, dass nicht nur die verschiedenen Unterarten, sondern auch Einzelpopulationen stark an die lokalen Gegebenheiten angepasst sind.

Durch die Zer- und Besiedelung der Landschaft, Abholzung der Wälder etc. ist in vielen Arealen der Austausch zwischen den Tieren kaum noch möglich. Durch die oben

genannten Mechanismen könnten sich relativ schnell auf natürliche Weise ingezüchtete Rudel oder Clans entwickeln, die dabei angepasst sind und durch Auszucht, durch das übermäßige Einwandern von nicht verwandten, heterozygoten Tieren, ihre Anpassung verlieren könnten.

Konsequenzen für Management und Zucht im Zoo

In vielen Zoos wurden und werden Rothundrudel mit Geschwistertieren aufgebaut und über Generationen mit Geschwistern, Eltern/Nachkommen oder Tanten/Neffen, Onkel/Nichten Konstellationen gezüchtet. Die heutige europäische Population in Zoos geht auf relativ wenige Tiere zurück. Diese wurden oft gemeinsam gefangen, z. B. aus Wurfhöhlen ausgegraben, so dass es sich hierbei um Geschwister handeln dürfte. Seit ca. 1960 werden in Europa Rothundrudel aus gezüchteten Tieren zusammengestellt. Vereinzelt kamen Wildfänge nach Europa. Da bisher kein Zuchtprogramm existiert, wurden keine Anstrengungen unternommen, gezielt nicht verwandte Tiere auszutauschen. Bis heute ist kein einziger Fall von Inzuchtschäden wie Skelettanomalien, Defektmutanten, Bewegungsstörungen etc. dokumentiert. Oftmals züchteten dabei Institutionen über Jahrzehnte hinweg mit den Nachkommen der Nachkommen der erworbenen Gründertiere. Liegt eine Auszuchtgefährdung vor, wäre dieses Vorgehen akzeptabel und sollte ggf. so fortgeführt werden. Die Abgabe von Rothunden müsste sich dann an Migrationsdaten aus dem Freiland orientieren (Abgabealter, Geschlecht, Größe der abwandernden Geschwistergruppe etc). Eine starke Vermischung der Tiere zu Beginn des anlaufenden Zuchtprogrammes wäre der falsche Weg. Der Austausch von einzelnen Tieren nach Generationen würde ausreichen, um zu verhindern, dass irgendwann nur noch homozygote Allele vorliegen (Sperlich 1988).

Allerdings ist die Zahl der Totgeburten bzw. die Welpensterblichkeit in den ersten postnatalen Tagen nicht bekannt, so dass keine Aussage über Lethalmutanten aufgrund von Inzucht bzw. rezessiven Lethalallelen möglich ist. Inzuchtdepression kann unter dem vorliegenden Kenntnisstand nicht eindeutig ausgeschlossen werden.

Läge Inzuchtgefährdung vor, sollten sowohl die Tiere innerhalb der Zoopopulation ausgetauscht werden als auch durch Wildfänge der Heterozygotiegrad erhöht werden. Der Genpool der Tiere im Zoo würde dadurch so nah als möglich an den der Populationen im Freiland herankommen und es könnte damit auch die Gefahr einer Selektion und Erhaltung von zooadaptierten Tieren bzw. deren Genen verhindert werden (Ryder 1986). Je mehr Tiere eingebracht werden, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, verschiedenste Allele dabei zu haben (Mace 1986). Bei ingezüchteten Tieren würde das die genetische Basis verbessern, wenn Inzuchtdepression vorliegt, nicht jedoch bei Auszuchtgefährdung. Bevor wild lebende Rothunde in Zukunft in die Zoothaltung übernommen werden, ist der obige Punkt zu klären. Literatur über Inzuchtgefährdung für Zootiere und bedrohte Arten ist vielfältig erhältlich. Das Thema Auszuchtgefährdung ist kaum vertreten. Für den Erhalten von Arten durch Zucht in Menschenobhut könnten jedoch dies von extremer Bedeutung sein. Auszuchtgefährdete Tiere sind – was den Erhalt der vorliegenden Gene und der Variabilität betrifft – geradezu ideal für die Zootierhaltung: sie können in kleinen Gruppen, relativ isoliert gehalten werden, Austausch und ggf. Wildfänge sind nur sehr selten nötig. Für eine Wiederansiedelung sind sie jedoch relativ ungeeignet, da sie durch ihre spezielle Anpassung an den Lebensraum, aus der die Gründerpopulation stammt, und ihre geringe Variabilität ggf. nur am exakten Ursprungsort erfolgreich wieder angesiedelt werden können.

Genetische Untersuchungen zum Homozygotiegrad von Rothunden liegen der Autorin nicht vor. Aufgrund der Bedeutung der Thematik für die Festlegung der Einheiten, die erhalten werden sollen (Unterarten/Subpopulationen etc.) bzw. über den Austausch von

Rothunden und die Rudelneubildungen im Rahmen eines Erhaltungszuchtprogrammes werden genetische Untersuchungen für die Zukunft geplant.

Unabhängig von obiger Problematik wird bereits heute versucht, mehrere Unterarten der Rothunde unterartenrein zu erhalten. Genetische Studien zur Diskriminierung von einigen Unterarten wurden von Dr. Iyengar (persönliche Mitteilung) durchgeführt. Europäische Zoos werden langfristig die chinesischen Rothunde (*C. a. lepturus*) halten, die Zoos Australiens stellen derzeit auf Rothunde kambodschanischen Ursprungs (*C. a. infuscus*) um (E. Walraven, Taronga Zoo, pers. Mitteilung).

4.6.5 Weshalb überhaupt züchten?

Rothunde als Botschafter für ihr Land

Rothunde werden von der IUCN als „Vulnerable“ eingestuft. Es wird beraten, den Rothund in die Kategorie „Endangered“ aufzunehmen (L. Durbin, persönliche Mitteilung).

Einige Unterarten und lokale Vorkommen stehen heute knapp vor der Ausrottung bzw. sind schon erloschen.

Rothunde sind die einzigen rezenten Vertreter der Gattung *Cuon*. Diese Einzigartigkeit ist neben dem Bedrohungsstatus ein wichtiges Kriterium für die Entscheidung, sie in ein Zuchtprogramm zur Arterhaltung aufzunehmen (Seal 1986, Hutchins 1988).

Die Akzeptanz der Wildhunde im Freiland ist bis heute sehr schlecht. Obwohl die Tiere im gesamten Verbreitungsgebiet offiziell geschützt sind, werden sie noch heute verfolgt, vergiftet, abgeschossen, mit Fallen gefangen oder die Wurfhöhlen zerstört.

In vielen Ländern überleben Rothunde nur in Nationalparks oder speziell eingerichteten Tigerschutzgebieten. Auch der Naturschutzgedanke hat leider negative Auswirkungen. Durch die große Akzeptanz von Tigerschutzreservaten bei Touristen in Indien werden Anstrengungen unternommen, die Wild- und Tigerbestände hoch zu halten. Bis heute wird der Rothund als unerwünschte Konkurrenz angesehen. Diese Meinung ist auch bei Parkrangern und Direktoren der Nationalparks heute anzutreffen (Persönliche Gespräche mit Personal des Sariska- Nationalparks, Indien 2004).

Das seit über hundert Jahren eingeprägte negative Bild ist bis heute erhalten geblieben.

So berichtet noch 1981 Thien zustimmend, dass in China Bemühungen laufen, den Rothund in bestimmten Gebieten ganz auszurotten, da er seltene Tier wie Takine und Pandabären tötet. Und dass mit einer Öffnung des Landes dann auch Westeuropäer zum Schuss auf die Wildhunde und Wölfe kommen werden.

In den Zeiten des Kolonialismus wurde in vielen Ländern wie beispielsweise Indien der Rothund von Sportjägern gezielt im Sinne einer Ausrottung von „Abschaum“ betrieben. So forderte Phythian-Adams noch 1948 in seiner „ethischen“ Anleitung zur Sportlerehre und Etikette beim Jagen unter Punkt 15, jegliche Gelegenheit zu nutzen, Schädlinge wie besonders die Wildhunde zu töten. Seit 1912 wurde in Indien eine Prämie für jeden Abschuss bezahlt (Burton 1941) heute sind sie dort offiziell geschützt.

Seine Jagdmethode, die Beute bei lebendigem Leib zu zerreißen oder mit dem Fressen zu beginnen (Phythian-Adams 1948, Krishnan 1965, Fox 1984), ohne zuvor einen tödenden Genick- oder Kehlbiss durchzuführen, hat dem Wildhund den Ruf einer blutrünstigen Bestie eingetragen. Durch die geringe Körpergröße und kürzeren Canini ist es dem Rothund nicht möglich, durch Genick- oder Kehlbiss große Beute zu töten. Er verbeißt sich zu mehreren in das Beutetier wo er es zu fassen kriegt (Dunbar Brander 1928, Karanth und Sunquist 2000). Bereits beim Treiben der Beute werden meist an den Beinen und der Flanke Stücke herausgebissen. Die Wildhunde kreisen um das gestellte Tier und jeweils einer springt vor. Dreht sich das Beutetier so wird es von hinten vom nächsten Wildhund angesprungen. Wiederholt wird auch berichtet, dass festgebissene Rothunde

auch dann nicht loslassen, wenn sie den Kontakt zum Boden verlieren oder mitgeschleift werden (Hood 1897). Der Musculus masseter ist beim Rothund sehr stark ausgeprägt (Fox 1984, eigene Beobachtung). Dieser Muskel bewirkt einen kräftigen Kieferschuss und damit Halt beim Festbeißen. Ist das Beutetier erschöpft, werden bevorzugt Nase und Schwanz aber auch Augenhöhle, Ohren und Hoden gepackt (Fox und Johnsingh 1975). Anschließend wird die Bauchdecke geöffnet und mit dem Fressen sofort begonnen. Rijk (1929) beschreibt detailliert eine Jagd von fünf Pariahunden von Rothundgröße, die mit der selben Methode erfolgreich ein Wildschwein erlegten. Karanth und Sunquist (2000) untersuchten die Tötungsweise von Rothunden. Bei 96 % der Rothundbeutetiere fand sich kein einzelner Biss als Haupttodesursache. Vielmehr trat der Tod offensichtlich durch Schock und Verbluten ein. Dieser schlechte Leumund wird ihm noch heute zum Verhängnis, da er von der Bevölkerung nicht als mutiger, starker Räuber - wie vergleichsweise der Tiger - angesehen wird, sondern wie Hyänen als feige und blutrünstig und damit nicht als schützenswert.

Zu Kolonialzeiten war das Anlocken der begehrten Tiger und Leoparden mit lebender, angebundener Beute gang und gebe. So holten die Wildhunde gern die festgebundenen Büffel, die die Briten zum Anlocken von Tigern und Leoparden in der Kolonialzeit benutzten (Caton Jones 1908, Carlisle 1932). Zudem waren sie Konkurrenten bei der Jagd auf Hirsche, Antilopen, Leoparden und Tiger. Der Rückgang dieser Arten – durch massive Bejagung durch menschliche Jäger – wurde und wird den Wildhunden zur Last gelegt.

Rothunde jagen gelegentlich auch Haustiere, was zu Konflikten mit der Bevölkerung führt. Hausrinder werden gejagt (Milner 1922, Morris 1927, Middleton 1957,) aber auch Hausschweine bei Siedlungen (Morris 1925).

Tiger und Leoparden sind natürliche Feinde der Wildhunde (Burton 1925, Morris 1925, Karanth & Sunquist 1995). Auch Haushunde haben nachweislich schon Rothunde getötet (Williams 1935). Grund für den massiven Rückgang der Bestände sind jedoch menschliche Ursachen.

Die Bevölkerung nutzt die Beute der Rothunde, indem sie das Rudel nach erfolgreicher Jagd vom Riss vertreiben. Oftmals ist die Jagdbeute selbst bedroht, z. B. im Himalaya die Blauschafe und Wildyaks. Da in einigen Gebieten Rothunde auch Nutzvieh erbeuten, erfolgt eine Bejagung durch die örtliche Bevölkerung. Hauptursache sind weiterhin die Lebensraumzerstörung durch Abholzung der Wälder und die zunehmende Siedlungsdichte.

Die Haltung in zoologischen Gärten wird die Art nicht retten können, wenn nicht gleichzeitig der Lebensraum erhalten wird und die Bevölkerung einen Nutzen daraus ziehen kann.

Es kann aber die Aufmerksamkeit auf diese Art gelenkt werden (ex-situ), und durch die Förderung von Studien und lebensraumerhaltende Maßnahmen durch Zoos (in-situ Erhaltung) ein wichtiger Beitrag zum Überleben der Art im Freiland geleistet werden.

Ich hoffe, diese Studie trägt dazu bei, diese wunderschönen Wildhunde zu erhalten.

VIII. Zusammenfassung

1. Zusammenfassung	505
2. Summary	507

VIII. Zusammenfassung

Rothunde (*Cuon alpinus*, Pallas 1811) gehören zu den mittelgroßen, Rudellebenden Caniden. In dieser Studie wurden die ultimativen Gründe für einen Verbleib der Nachkommen im Rudel (auch über ihre Geschlechtsreife hinaus) erörtert und die proximalen Mechanismen, wie Rudelleben koordiniert wird, erforscht.

Als Forschungsansatz wurde hypothetisch angenommen, dass Rothunde nicht wegen der kooperativen Jagd im Rudel leben, sondern aufgrund der hohen prä- und postnatalen Kosten einer Aufzucht. Die Reproduktion ist dabei auf das Alphapaar beschränkt, die restlichen Rudelmitglieder sind obligate Helfer, die durch ihre Verwandtschaft mit dem Alphapaar indirekt an Fitness gewinnen. Schwerpunkte der Grundlagenforschung waren deshalb die Paar- und Rudelbildung sowie die Koordination des Zusammenlebens mittels optischer und olfaktorischer Kommunikation.

Des Weiteren fanden die Reproduktion und die Aufzucht besondere Beachtung.

Im angewandten Bereich der Studie wurde der Einfluss verschiedener haltungsspezifischer Parameter auf den Reproduktionserfolg der Rudel in zoologischen Gärten untersucht.

Methoden

In den Jahren 2001 bis 2004 wurden drei verschiedene Rudel in zwei unterschiedlichen Tiergärten untersucht. Sowohl die Haltungsbedingungen, Gruppengrößen als auch die Geschlechterverhältnisse in diesen Rudeln waren verschieden. Dadurch konnten verschiedenste Einflussfaktoren auf das Rudelleben ermittelt werden. Neben direkten Beobachtungen vor den Anlagen wurden Infrarotaufnahmen von der Geburt und der Aufzucht in Wurfhöhlen gemacht.

Ergebnisse

- Wie hypothetisch angenommen, konnte eine Reproduktionsunterdrückung beim Rothund belegt werden. Aufgrund hoher prä- und postnataler Kosten für die Reproduktion, wird die Anwesenheit von Helfern beim Rothund und damit das Rudelleben obligat.
- Rudel mit 1,1 Rothunden bringen oft keine Welpen zur Welt. Rudel mit vier und mehr Wildhunden reproduzieren sich dagegen erfolgreich. Die Würfe sind durchschnittlich größer als die von zwei- und dreiköpfigen Rudeln.
- Die Kommunikation im Rudel begann bei der Bildung des Alphapaares. Jeweils die ranghöchsten Tiere der Geschlechtergruppe nahmen ab dem ersten Tag die Alphaposition ein. Imponierendes Verhalten und paarbindendes Verhalten trat am häufigsten zwischen den Alphetieren auf. Beide Alphetiere markierten von Beginn an. Geruchliche Prüfungen der Anogenitalregion traten besonders beim Kennenlernen zwischen den Rothunden auf, die sich bisher nicht kannten, sowie verstärkt zwischen den Alphetieren.
- Soziopositives und sozionegatives Verhalten führten zur Festigung der Hierarchie im neu gebildeten Rudel. Beschwichtigendes Verhalten war vorherrschend.
- Mittels Hierarchien innerhalb der Geschlechter sicherten die Alphetiere ihre Vormachtstellung bereits ab September noch vor der Vorpaarungszeit im November/Dezember. Wie angenommen, trat in der Vorpaarungszeit verstärkt paarbindendes Verhalten zwischen den Alphetieren auf. Zeitgleich kam es zu steigender Intoleranz der Alphahündin zu ihrer rangniedrigen Schwester. Diese suchte vermehrt Kontakt zum Rüden.

VIII. Zusammenfassung

- Es markierten im gesamten Jahresverlauf ausschließlich die Alphatiere. Durch Markierungsverhalten betonten sie ihre Vorrangstellung bereits vor der Vorpaarungszeit. Das Markierungsverhalten stieg zur Vorpaarungszeit weiter an und erreichte die maximale Rate in der Paarungszeit. Sie markierten nur einen Kot und Urin sowie den des Partners. Alle Rudelmitglieder prüften die Markierungsstellen geruchlich.
- Markierungsverhalten hat beim Rothund keine territoriale Funktion. Das Verhalten ist wichtig für die Paarbindung und dient möglicherweise als „Besitzanzeige“ für weitere Rudelmitglieder. Es dient damit der rudelinternen Kommunikation. Rothunde vermögen an Kot und Urin das Individuum und zumindest bei Ausscheidungen der Hündinnen, den Fortpflanzungsstatus zu erkennen. Kot bzw. Urin des Partners wurde von den Alphatieren bevorzugt markiert.
- Die Alphatiere haben das Fortpflanzungsmonopol. Während der Paarungszeit verhinderte das ranghöchste Weibchen eine Verpaarung ihrer Geschlechtsgenossen. Trotz optimaler Versorgung mit Nahrung wurde jeweils nur ein Wurf geboren, obwohl mehrere fertile Weibchen vorhanden waren. Anders als hypothetisch angenommen, prüfte die Alphahündin nicht häufiger ihre östrische Schwester geruchlich, sondern vermehrt den Rüden.
- In der Trächtigkeitsphase der Alphahündin befriedete sich das gesamte Rudel. Das Alphaaar grenzte sich nicht mehr vom restlichen Rothundrudel durch Markieren ab. Soziopositive Verhaltensweisen wie submissives Begrüßungsverhalten (ritualisiertes Futterbettelverhalten von Welpen), Spielverhalten oder spielerische Körperkontakte, nahmen im Rudel in dieser Zeit zu.
- Das ritualisierte Futterbettelverhalten der Adulttiere wurde während der Trächtigkeit von den Hündinnen wieder verstärkt im ursprünglichen Kontext, dem Nahrungserwerb, angewandt. Die Alphahündin monopolisierte zusätzlich den Zugang zu Nahrung, sowohl bei der Fütterung als auch durch das Vergraben von Nahrung, der Aneignung von fremden Futterdepots und der Verteidigung von Futterlagern.
- Die Anwesenheit von Helfern (Jährlingen) bei der Aufzucht führte zu einer stärkeren Verteilung der Aufgaben bei der Aufzucht. Die Elterntiere wurden merklich entlastet.
- Bei der Aufzucht kam es zur Rollenverteilung im Rudel. Geschlechter und Altersklassen hatten dabei verschiedene Aufgaben. Die Welpen wurden hauptsächlich vom Muttertier gesäugt, und in geringerem Maße von einem zweiten Weibchen. Weibchen und Jährlinge trugen den Welpen Futter zu. Das Vatertier dagegen versorgte hauptsächlich zunächst das Muttertier und später dann auch die Jungen mit Nahrung. Das Vatertier bewachte den Höhleneingang. Als Jährlinge vorhanden waren, übernahmen sie diese Aufgabe in Höhlennähe und bewachten Welpen im Gelände.
- Durch eigene Erfahrung waren die Wildhunde von Aufzucht zu Aufzucht ruhiger und gelassener. Fehlverhalten wie übersteigertes Umhertragen von Welpen mit falschen Tragegriffen kam in späteren Jahren nicht mehr vor. Die Welpen wurden dann erfolgreich aufgezogen.
- Die Gehegegröße und Ausstattung hat weitreichende Konsequenzen für die erfolgreiche Zucht von Rothunden im Menschenobhut.

Summary

Dholes (*Cuon alpinus*, Pallas 1811) are medium-sized canids. They live in packs.

This study investigates ultimate factors of the delayed dispersal of fertile offspring and focuses on the proximate mechanisms of co-ordinated pack activities.

In this study, hypothetically, dholes do not live in packs because of the communal hunting. It is rather the high pre- and postnatal investment of raising young which forces dholes to live in social groups. Reproduction is limited to the alpha-pair. All other pack members serve as obligate helpers. As they are relatives of the breeding pair, they gain indirect fitness.

The main emphasis of the basic science was put on pair and pack formation as well as the mechanisms of pack co-ordination via optical and chemical communication. Reproduction and rising of young was also of main interest.

The influence of different husbandry parameters on reproductive success of dholes in zoological institutions were the basic question in the field of applied science.

Methods

In two different institutions three packs were monitored from 2001 to 2004.

Husbandry conditions, pack size and sex ratios varied between the study packs. The influence of those factors on dholes could therefore be investigated. Direct observations as well as infrared video-recording within dens were used to gather data.

Results

- Dholes use reproductive suppression. Helpers at the dhole den are necessary because of high pre- and postnatal costs for the development of pups.
- Packs which consist of 1,1 dholes seldom reproduce. Packs with four or more members on the other hand reproduce successfully. There, average litter size is bigger than in packs with two or three dholes.
- In newly formed packs the highest ranking animals of both sexes became alpha-pair within the first day of the encounter. Communication started between the new pack members with bonding. Dominance displays as well as behaviour associated with the pair bond were most often shown by and between alpha-animals. Both alpha-animals marked from the beginning. Olfaction of body odours was important between so far unfamiliar dogs and was seen most often between the alpha-pair.
- The hierarchy was supported by sociopositive and –negative behaviour. Submissive and friendly behaviour was predominant.
- The alpha-animals secured their dominant position within same sex groups through the dominance order. The manifestation of the hierarchy took place already in September, way ahead of the pre-oestrus period of November/December. As supposed, the pair bonding behaviour of the alpha-pair increased during pre-oestrus. In the same time the dominant female became intolerant of her subordinate sister. The submissive bitch showed increased interest in the alpha-male.
- The alpha-pair showed its priority status by increased marking behaviour from September onwards to the breeding season. It peaked during the oestrus. Only the alpha-animals showed any marking behaviour throughout the year. They exclusively marked urine and faeces of their partner and their own samples.

VIII. Zusammenfassung

- Marking behaviour of dholes has no territorial meaning. But it is important for the pair bond and may serve as indicator of “possession” for other pack members. Dholes are able to differ between individual pack members from faecal samples or urine. Secretions of females give information about their reproductive status.
- The highest ranking female hindered the subordinate female from copulating. Although there was a surplus of food and several fertile females present, only one bitch gave birth to pups every year. Unlike expected, the dominant female did not sniff or lick the vulva of her sister in heat more often than the genitals of her mate.
- During pregnancy the whole pack got calm and friendly. The alpha-pair gave up separating itself from the rest of the pack by marking and threat displays. Sociopositive behaviours increased, like greeting (which is a ritualised, infantile “begging for food” behaviour), playing or playful close contacts.
- The females used the infantile „begging for food“ behaviour during the pregnancy often in its original meaning, e. g. to get food, and less often in its ritualised meaning as greeting behaviour. The alpha-female also monopolised access to food in several different ways, like during feeding hours and she also cached food, acquired foreign food caches and defended them.
- With the presence of additional helpers (yearlings) the tasks of caring for pups were spread more evenly within the pack. The parents were greatly relieved.
- All pack members had different tasks during the rearing season, which depended on sex and age class of the individual.
Pups were mainly suckled by their mother and in a minor way by the second female. Females and yearlings brought food to the pups. The sire provisioned both pups and lactating females.
The sire guarded the entrance of the den. Later, when yearlings lived with the pack, they took over guard duties.
- Every year the dholes got more relaxed in each rearing season. Maladaptive behaviour like exaggerated carrying of pups and gripping them at the wrong parts of the body decreased every year. Then, pups were raised successfully.
- The size and fittings of enclosures influences successful reproduction of dholes in captivity.

IX. Anhang

1. Ethogramm.....	509
2. Literatur und Internetadressen.....	519
3. Glossar.....	535
4. Tabellen.....	539
5. Eidesstattliche Erklärung.....	559

1. Ethogramm

Das Ethogramm wurde nach Beobachtungen am Verhalten der Rothunde im Zoo Schwerin erstellt. Sämtliche Verhaltensweisen wurden für die Datenerfassung mit Buchstabenkombinationen versehen. Um den Vergleich mit englischer Literatur zu erleichtern, wurden gängige Kürzel aus der englischen Literatur übernommen bzw. hier mit aufgeführt. Verhaltensweisen, die sich gegen einen Artgenossen richteten, wurden mittels Indices gekennzeichnet.

Es werden einfache und komplexe Verhaltensweisen unterschieden. Letztere enthalten eine variable Vielzahl einfacher Verhaltensweisen. Zu ihnen zählen das Futterbettelverhalten, sowie sämtliche Spielverhaltensweisen.

Fotos: Heike Maisch

Stationäres Verhalten

Aufmerksames Liegen (al, „lying alert“): Das Tier liegt und hat dabei Kopf und Hals vom Boden erhoben. Auf Außenreize kann eine akustische und optische Orientierung mittels Augen- und Kopfbewegungen erfolgen.



Echtes Liegen (el, „sleep“):

Kopf und Hals des Tieres liegen auf dem Boden. Auf Außenreize wird nur durch Ohrenspiel reagiert, der Kopf bleibt am Boden. Zum echten Liegen zählt sowohl das Schlafen als auch der Scheinschlaf bei Stresssituationen.



Sitzen (SI, „sit“): Das Tier sitzt wie ein Haushund. Die Vorderbeine sind gestreckt, die Rute liegt seitlich auf dem Boden. Drehungen von Ohren und Kopf kommen dabei vor. Das Tier behält seine Umgebung im Auge. Sitzen kam häufig bei aufmerksamen Wartenverhalten vor.



Stehen (ST, „stand“):

Das Tier verharrt auf der Stelle. Orientierungsbewegungen von Ohren und Kopf kommen vor. Stehen erfolgt auch von erhöhten Warten aus, wobei die Umgebung beobachtet wird. Viele Verhaltensweisen treten in Kombination mit Stehen auf, z. B. Imponierverhalten.



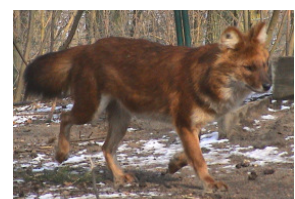
Lokomotion

Schritt (S, „walk“): Das Tier setzt einen Fuß nach dem anderen auf. Schritt ist ein Viertakt. Nach dem Aufsetzen des Hinterbeines, hebt das Vorderbein derselben Seite ab. Darauf fußt das Hinterbein der gegenüberliegenden Seite ab und dann das entsprechende Vorderbein.



Trab (T, „trot“):

Das jeweils diagonale Beinpaar fußt zeitgleich ab und auf. Der Trab ist ein Zweitakt. Rothunde können stundenlang traben.



Galopp (G, „canter“):

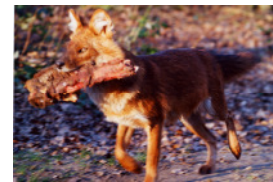
Im Dreitakt fußt zuerst ein Hinterbein auf, dann setzt gleichzeitig das zweite Hinterbein und das diagonal dazu liegende Vorderbein auf. Zuletzt fußt das zweite Vorderbein auf, die anderen Beine lösen sich dabei vom Boden. Eine Schwebephase folgt, die vom einzelnen Auffüßen des Hinterbeines beendet wird.

**Pacing (P):**

Das Tier läuft auf und ab, im Kreis herum oder in Achterschlingen auf und ab. Pacing kann im Schritt (s) oder Trab (t) erfolgen, die Gangart wird mittels Indices gekennzeichnet.

Nahrungserwerb**Fangtransport (FT):**

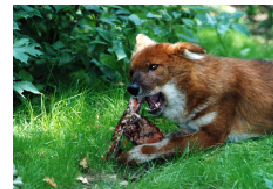
Das Tier trägt ein Objekt im Fang, z. B. ein Futtertier. Das Verhalten tritt beim Nahrungserwerbsverhalten und beim Objektspiel auf. Ein Fangtransport kann in allen beschriebenen Gangarten erfolgen.

**Fressen im Stehen (FST):**

Das Tier nimmt die Nahrung im Stehen zu sich. Alle vier Beine sind gestreckt, oder das Tier beugt sich mit dem Vorderkörper nach unten. Die Nahrung wird häufig mit den Vorderbeinen festgehalten.

**Fressen im Liegen (FL):**

Die Körperhaltung entspricht der des aufmerksamen Liegens. Das Futterstück wird meist mit den Vorderpfoten auf den Boden gedrückt oder zwischen beiden Pfoten gehalten.

**Futterbetteln (FB, „begging for food“/„meet & greet ceremony“):**

Dazu zählen alle Verhaltensweisen des Jungtieres gegenüber den Adulttieren, die das Aufwürgen von Futter zum Ziel haben. Das Jungtier steht auf den Hinterbeinen und umklammert mit gebeugten Vorderbeinen den Körper des Elterntieres. Bevorzugt wird die Hals-Brustregion umklammert. Beißen und Belecken von Fang, Kopf, Hals- und Schulterregion des Adulttieres sind dabei typisch.



Futterbetteln wird auch zwischen Adulttieren eingesetzt. Es tritt auf im Kontext von Begrüßungsverhalten, den so genannten „meet and greet“ Zeremonien. Das gesamte Rudel beginnt mit derartigem Verhalten die tägliche Aktivitätsphase. Alle Rudelmitglieder stürmen herbei und umrunden sich, legen sich auf den Boden, sie keckern, wedeln und winseln dabei.

Futterbettelverhalten zwischen zwei Tieren wird auch vor und nach der Paarung aber auch zur Beschwichtigung und beim Abbetteln von Futterstücken z.B. während der Trächtigkeit und Laktation gezeigt.

Übergänge von Futterbettel- zu Spielverhalten sind vorhanden.

Futternvorwürgen (FA, „regurgitation“):

Ein Tier würgt vorverdaute Nahrung vor. Das Vorwürgen wird meist vom Futterbettelverhalten des Jungtieres ausgelöst. Auch adulte Tiere können bei einem erwachsenen Artgenossen das Vorwürgen von Nahrung veranlassen. Das Verhalten tritt auch auf, wenn kein Futterbetteln zuvor an das vorwürgende Tier gerichtet war. Dies geschieht sowohl vor Welpen als auch im Zusammenhang mit dem Horten von Fleisch in Erdlöchern.

Grasfressen (GF):

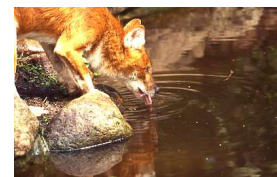
Die Tiere nehmen im Stehen oder Liegen selektiv einzelne Grashalme auf. Das Gras wird zusammen mit gelbem Schleim innerhalb weniger Minuten nach dem Grasfressen wieder erbrochen. Selten passierte es den Darm.

**Mäuselsprung (MS):**

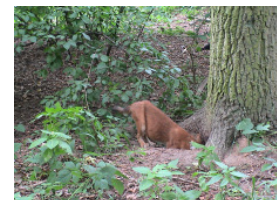
Der Rothund springt in hohem Bogen auf ein Objekt, Beutetier oder einen Artgenossen. Es können Anschleichen, Lauern und andere Jagdverhaltensweisen voraus gehen. Mit beiden Vorderpfoten gleichzeitig wird das angesprungenen Objekt oder Tier zu Boden gedrückt. Der Mäuselsprung tritt beim Nahrungserwerb (Mäusejagd) ebenso auf wie im Spiel.

**Trinken (TR, drink):**

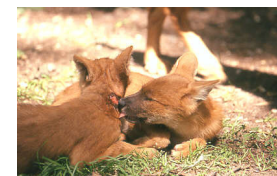
Die Rothunde lecken das Wasser mit der Zunge auf. Getrunken wird nach der Nahrungsaufnahme. Die Rothunde gingen ein - bis zweimal am Tag zur Tränke. Bei Ganzkörperfütterungen fraßen und tranken sie alle paar Stunden den Tag über.

**Vergraben (VG, „caching“):**

Ein Objekt wird im Boden vergraben oder an eine geschützte Stelle gebracht. Vergraben tritt beim Futtermal verstecken auf. Die Beute wird in ein frisch gegrabenes oder bereits vorhandenes Loch gelegt. Mit der Schnauze wird meist noch lose Erde über die Beute geschoben.

**Komfortverhalten****Lecken (LE, lick):**

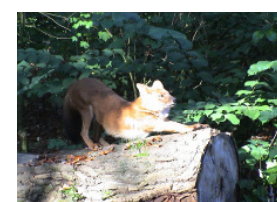
Das Tier beleckt sich selbst (Le_{eig}), einen Artgenossen (Le_i) oder ein Objekt. Mittels Indices wird das beleckte Individuum aufgelistet.

**Schütteln (Sk, „body shake“):**

Die Schüttelbewegung beginnt am Kopf, geht über den Hals auf den Rumpf und die Rute über.

**Strecken (Str. stretch):**

Der Wildhund beugt sich mit der Brust zu Boden, wobei die Vorderbeine nach vorne gestreckt werden. Der Hund richtet sich auf. Anschließend wird das Becken gen Boden geschoben und die Hinterbeine nach hinten gestreckt.



Spielverhalten

Rothunde haben verschiedene Spielaufforderungen. Dazu gehört das Vorniederducken „play bow“, das von Hunden bekannt ist. Auch ein übertriebenes Kopfschütteln, das „Angeln“ mit einer Vorderpfote nach dem Artgenossen und Schaubeißen können ein Spiel einleiten.



Auch ein Stemmen mit den Vorderbeinen in die Höhe, so dass das Tier nur auf den Hinterbeinen steht, sowie damit verbunden eine Drehung des Körpers, aus der dann eine Kreisbewegung entsteht, können ein Spiel einleiten.

Dabei kann auch mit den Vorderbeinen gescharrt werden, das Tier tritt dabei rückwärts und scharrt mit den Vorderpfoten lose Streu unter sich.

Auch Weglaufen unter Blickkontakt zum Spielpartner löst Spielverhalten, meist Jagdspele, aus. Die Vorderpfoten werden oft übertrieben stark vom Boden abgestoßen und gestreckt in die Höhe bewegt. Auch bei einer Annäherung im Galopp wird die Aufwärtsbewegung der vier Extremitäten stärker durchgeführt. Es resultiert ein „Schaukelgalopp“.

Jagdspiel (JS, „chase play“):

Das spielende Tier galoppiert auf den Artgenossen zu oder verfolgt ihn. Die Bewegungen sind teilweise übertrieben ausgeführt oder werden wiederholt. Die Einleitung eines Jagdspeles kann durch Anschleichen erfolgen. Andere Elemente des Beutefangs können ebenfalls vorhanden sein z. B hohe Sprünge auf den Spielpartner zu. Je schneller ein Tier verfolgt wird, desto stärker nimmt die Aufwärtskomponente „Schaukelgalopp“ ab und umso stärker erfolgt ein flacher, raumgreifender Galopp. Die Spielkomponenten wie Zwischensprünge, übertrieben hohes Springen etc. nehmen ab. Es kommt zum reinen, sehr schnellen Verfolgungssprint. Jagdspele werden zu mehreren oder allein gespielt.

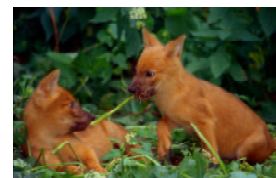


Sozialspiel (SLS, „social play“):

Zwei oder mehr Tiere beißen und balgen sich spielerisch. Der Fang ist geöffnet, die Canini sind sichtbar. Die Ohren können dabei zurückgelegt sein. Es ist teilweise ein Knurren zu hören. Übergänge zum Futterbetteln und Jagdspiel sind vorhanden. Beliebt sind Umstoßen, Niederdrücken, Hüfttampeln, aber auch spielerisches Beißen in alle Körperteile, umklammern mit den Vorderbeinen und jede Art von Rempelen. Teilweise springen die Rothunde auf erhöhte Plätze und wehren von dort mit Schnappen, Kopfstößen und Pfotenschlägen hochspringende Spielpartner ab.



Objektspiel (OS, „object play“): Das Tier spielt mit einem Objekt (Stock, Futtertier etc.), das benagt, „totgeschüttelt“ oder umhergekickt wird. Viele auftretende Verhaltensweisen sind aus dem Beutefangverhalten abgeleitet.



Spielaufforderungsverhalten**Hochheben (Hh, „lift“):**

Das Tier schiebt die Schnauze unter den Bauch des Artgenossen und hebt ihn hoch. Das Verhalten wird (wie auch das Schieben) benutzt, um Rudelmitglieder spielerisch von einer erhöhten Position herabzuwerfen.

Kopfschütteln (KS, „head shake“):

Beim Kopfschütteln schlenkert der Hund den Kopf heftig und schnell seitlich hin und her. Der restliche Körper wird nicht geschüttelt. KS kann im Laufen auf einen Spielpartner zu gezeigt werden oder aber gleichzeitig beim der Verbeugung. KS tritt nicht nur bei der Spielaufforderung auf sondern im Zusammenhang mit Beute: es dient dort offensichtlich zum Totschütteln.

Pföteln (PW, „paw“):

Das Tier angelt mit einer Pfote oder mehreren Vorderpfoten nach einem Artgenossen. Das Berühren wird meist mehrfach wiederholt. Die Verhaltensweise tritt beim Spiel ebenso auf wie im Kontext von Unterwerfung. Im Unterschied zum Vorderbeinstoßen sind die Vorderläufe angewinkelt und nicht steif gestreckt.

Prellsprung (Pls):

Das Tier springt mit allen vier Beinen gleichzeitig ab, lässt die Beine im Sprung gestreckt hängen und landet wieder auf allen vier Beinen simultan.

Schieben (Sb, „push“):

Mit der Schnauze oder dem Kopf wird gegen den Körper des Artgenossen gedrückt und dieser über den Boden geschoben.

Spielgesicht (pf, „play face“):

Der Kiefer ist geöffnet, die untere Zahnreihe wird entblößt. Die Ohren und der Blick sind auf den Spielpartner gerichtet.

Spielverbeugung (PB, „play bow“):

Das Tier beugt die Vorderbeine, der untere Teil des Laufes liegt auf dem Boden. Die Hinterbeine bleiben halb gestreckt. Die Rute wird meist bogenförmig abgestellt und an der Wurzel leicht abgehoben. Die Ohren sind auf den Spielpartner gestreckt nach vorn gerichtet. Der Fang kann geöffnet sein (play face). Der Kopf wird wiederholt zur Seite geschlenkert.

**Stupsen (Stp, „muzzle push“):**

Das Tier stößt mit der Schnauze in das Fell des Artgenossen. Vor allem gegen Bauch, Schulter und Flanke richten sich die Stöße.

Zickzacklauf (ZL, “approach and withdraw”):

Das zum Spiel auffordernde Tier nähert sich im Zickzack dem Spielpartner oder er läuft auf ihn zu, rennt weg, läuft erneut auf ihn zu, so dass sich Annäherung und Weglaufen schnell alternieren.

Imponier- und Aggressionsverhalten

Angriff (Ag):

Der Angriff erfolgt im Trab oder Galopp. Beim Angriff werden auch Hindernisse übersprungen. Ein Sprung in hohem Bogen kann ebenfalls vorkommen, z. B. wenn der Kontrahent gefangen wird. Die Ohren sind aufgestellt nach vorn auf den Gegner gerichtet. Der Angreifer fixiert den Kontrahenten. Die Rückenhaare sind manchmal gesträubt. Kommt das Tier beim angegriffenen Kontrahenten zum Stehen, imponiert es, buckelt und hält die Rute umgekehrt u – förmig.

Auf – die -Seite – legen (WZ, „roll – over“):

Das Tier legt sich auf die Seite oder den Rücken. Es kann sich dabei auch vollständig über den Rücken ein- bis mehrmals hin und her wälzen. Manchmal bleibt es entspannt auf dem Rücken liegen, die Pfoten nach oben, jedoch angewinkelt gehalten. WZ ist Teil submissiver und spielerischer Handlungen, es tritt aber auch beim Futterbetteln auf und in entspannten Situationen. Bei unterwürfigen Handlungen ist die Rute teils unter den Bauch oder seitlich an den Körper gezogen und der Kopf liegt am Boden auf, der Blick ist dabei abgewendet.



Ausweichen (AW):

Das Tier entfernt sich geradeaus oder seitlich nur wenige Schritte von der Störquelle. Der Kopf ist beim Ausweichen der Störquelle, z. B. einem dominanten Tier, leicht zugewandt, sie wird aus den Augenwinkeln beobachtet.

Beißen (BT, „bite“):

Beißen und Beißintention werden zu dieser Kategorie gezählt. Es tritt im spielerischen und kämpferisch aggressiven Kontext auf. Die Kiefer werden entweder kurz vor dem gegnerischen Fell geschlossen oder zugebissen. Dabei kann die Intensität stark variieren: von bloßem Festhalten einer Hautfalte oder von Körperextremitäten bis hin zu Haut penetrierendem, festem Zubeißen. Beißen wird sowohl von dominant aggressiven Tieren als auch von unterlegenen Tieren als Verteidigung angewandt. Dabei wird oft zunächst mit entblößten Zahnreihen des Unterkiefers gedroht. Die Ohren sind dabei seitlich zusammengeklappt und angelegt (Unterwürfigkeitsgrinsen; „submissive grin“). Dem Abwehrbiss folgt dann sofort wieder ein „submissive grin“. Oft wird dabei nicht zugebissen sondern der Kiefer in der Luft zugeklappt.



Drohen (DR, „threat display“): Der Fang ist geöffnet, nur die Canini sind sichtbar. Die Ohren werden zurückgelegt oder steif nach vorne auf den Kontrahenten gerichtet. Teilweise wird geknurr. Der Kopf ist dem angedrohten Tier zugewandt. Gedroht kann im Stehen, Sitzen oder Liegen werden.



Flucht (FU, „flight“):

Die Flucht erfolgt weg vom Fluchtauslöser (Partner, Autos, etc.) über eine größere Strecke. Sie erfolgt im Galopp. Bei der Flucht vor einem Kontrahenten kann sie auch submissiv gebückt erfolgen. Charakteristisch sind eine hängende oder seitlich bzw. nach unten gekrümmte Rute, ein nach oben gewölbter Rücken und der meist tief getragene Kopf. Es wird kein Blickkontakt gehalten.



Hüfttrepeln (Hls, „hip – slamming“):

Zwei Tiere laufen nebeneinander her bzw. stehen beieinander. Einer oder beide rammen sich mit seitlichen Hüftbewegungen. Das Verhalten tritt auch im Spiel auf.

Imponieren (imp): Der Kopf wird gehoben getragen. Die Ohren sind auf den Gegner gerichtet. Der Gang ist federn, fast tänzelnd. Die Rute wird leicht angehoben bis waagrecht getragen. Kommt das Tier zum Stehen, buckelt es und hält die Rute umgekehrt u – förmig oder steil in die Höhe. Die Rute ist gesträubt.

**Kampf (Kam, „fight“):**

Es gab sog. „Keckerkämpfe“, bei denen beide Kontrahenten lagen und Nase - Nasekontakt hielten. Es wurde hörbar eingeatmet und beim Ausatmen lange „Miii“ Laute oder Keckern erzeugt. Gebissen wird dabei nicht, beide Tiere verharren bewegungslos liegen. Dabei wurden die Augen fast geschlossen, die Ohren zusammengefaltet an den Hals gelegt und laut gekeckert. Das Verhalten beider Kontrahenten ist unterwürfig. Es geht um Nahrung oder Welpen. Es kann ein aggressiverer „Ringkampf“ folgen. Beide Kontrahenten stehen dabei auf den Hinterbeinen. Mit den Vorderbeine stützen sie sich auf die Brust des Gegners. Der Fang ist geöffnet, die Ohren sind auf den Kontrahenten nach vorn gerichtet. Es wird laut gekeckert, während gerungen und geschnappt wird.

**Kinnauflegen (Chin, „chinrest“):**

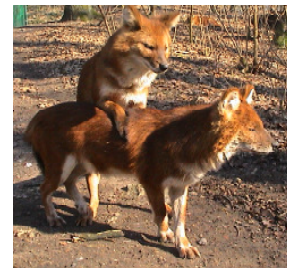
Dem Artgenossen wird das Kinn auf den Halskamm, auf den Rücken oder auf den Rumpf aufgelegt. Dies geschieht sowohl beim Imponierverhalten als auch beim Ruhen mit Körperkontakt.

**Reiben (Rb, rub):**

Ein Tier bewegt den Kopf oder ganzen Körper rhythmisch am Körper des Artgenossen auf und ab bzw. vor und zurück. Reiben kann soziopositiv und sozionegativ ausgeführt werden.

**Rempeln (Rmp, „body – slamming“):**

Zwei oder mehr Hunde rammen sich unter Einsatz des gesamten Körpers seitlich. Das Verhalten tritt bei Balgspielen auf meist erfolgt es jedoch beim Imponieren. Dann wird es nur vom dominierenden Tier am Artgenossen gezeigt.

**Stehen – auf (Ston, „stand – on“):**

Auf ein liegendes oder stehendes Tier werden beide Vorderbeine aufgesetzt. Ston tritt auf bei Spielaufforderungen, bei Paarungen sowie bei aggressiven Auseinandersetzungen.

**Stehen – über (Stov, „stand – over“):**

Ein Tier steht über dem anderen. Es kommt bei ernsthaften wie spielerischen Auseinandersetzungen vor. Der unten liegende Hund kann sich unterwerfen, sich wehren oder beim Spiel pföteln.

Vorderbeinschlag (Vstab, „limb stab“):

Mit gestreckten Vorderläufen wird der Gegner berührt. Die Pfotenstöße erfolgen meist auf die Brust- und Schulterregion oder es wird die Pfote auf Rücken aufgelegt.

Vorderbeinstemmen (Vstem):

Das imponierende Tier stößt sich mit beiden Vorderbeinen ab und hält sie in der Luft gestreckt. Das Tier steht dabei auf den Hinterbeinen. Es landet mit beiden Vorderpfoten gleichzeitig am Boden. Dabei kann es auch mit einem oder beiden gestreckten Vorderbeinen nach dem Gegner geschlagen werden, allerdings meist ohne ihn zu berühren. Teilweise wird mit den gestreckten Vorderläufen vor dem Kontrahenten auf dem Boden kurz getrommelt. Die Rute wird waagrecht bis senkrecht gehalten. Sie ist gerade gestreckt oder nur an der Basis steif, der Rest biegt sich leicht. Dadurch wird eine verkehrt u-förmige Haltung erreicht. Die Rutenhaare sind gesträubt. Vorderbeinstemmen kann auch auf einem liegenden Tier gezeigt werden. Vorderbeinstemmen ist eine Verhaltensweise, die bei Rothunden besonders intensiv ausgeprägt ist.

**Olfaktorische Kommunikation****Allgemeines Beriechen eines Artgenossen (R_i):**

Es wird der Körper (Kopf- Hals-, Schulter- oder Rückenregion) des Artgenossen geruchlich geprüft. Naso-nasales bzw. naso-anales Beriechen wird gesondert - wie oben angegeben - vermerkt. Beim Beriechen eines Artgenossen wird die Nase ins Fell des andern hineingesteckt oder die Nase ohne Berührungskontakt vor dem Körperteil gehalten.

Naso - anales Beriechen (N - A_i):

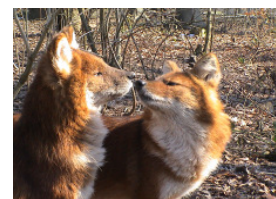
Ein Tier beriecht die Analregion des anderen Tieres. Beim Adulttier wird dabei meist von hinten her der Bereich der Rutenwurzel berochen. Bei Hündinnen ist nicht immer eindeutig erkennbar, ob es sich um ein anales Beriechen oder um eine geruchliche Prüfung der Vulva handelt.

**Naso - genitales Beriechen (N - genit_i)/ Belecken (Legenit_i):**

Beriechend/Belecken des männlichen Geschlechtsteiles durch die Artgenossen oder das Tier selbst.

**Naso - nasales Beriechen (N - N_i):**

Ein Tier beriecht die Schnauzenregion des anderen Tieres. Das berochene Tier wird wie folgt angegeben: N - N_r

**Markierungsverhalten****Urinieren im Handstand (HU, „handstand – urination“):**

Das Tier steht auf beiden Vorderbeinen, die Hinterbeine sind vom Grund abgehoben. Das Abheben der Hinterpfoten kann simultan oder zeitlich versetzt geschehen. Durch Aufsetzen eines Beines wird ein Übergang zum RLU-Urinmarkieren möglich.

**Urinieren in Hockstellung (SQU, „squat - urination“):**

Der Urin wird in Hockstellung abgegeben. Dabei wird teilweise auch ein Hinterbein leicht angehoben. Das zweite ist stark gewinkelt. Es gibt Übergänge vom Urinieren zum RLU Urinmarkieren, wenn das Hinterbein stärker gestreckt wird.

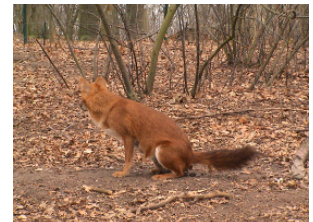


Urinmarkieren (RLU, „raised – leg - urination“)

Das gezielte Absetzen von kleinen Mengen Urin erfolgt unter Anheben eines Hinterbeines. Das zweite bleibt meist gestreckt oder es wird halb angewinkelt. Rüden stellen das Hinterbein seitlich ab, die Weibchen ebenfalls oder sie führen es seitlich am Bauch nach vorn.

**Koten (KO, „defecate“):**

Das Absetzen von Kot erfolgt in Hockstellung. Die Hinterbeine werden seitlich abgestellt. Die Rute wird an der Wurzel leicht angehoben. Die Kotabgabe findet auf bestimmten Kotplätzen statt, an denen schon Kot liegt, aber auch entlang der Wege oder im Dickicht abseits der benutzten Pfade.

**Vorgelehnt Urinieren (FLU, „forward – lean – urination“):**

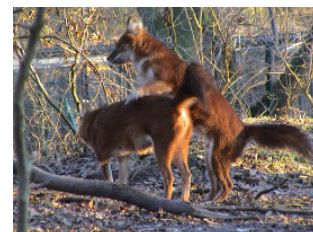
Das Tier stellt dabei beide Hinterbeine nach hinten weg. Die Rute wird an der Wurzel angehoben.

Fortpflanzungsverhalten**Paarstellung (Pst, „lordosis“):**

Die Hündin steht quer vor dem Rüden (T-Stellung) oder in Verlängerung vor ihm. Die Hinterbeine sind seitlich und nach hinten abgestellt. Die Rute wird seitlich weggestreckt. Der Kopf wird leicht bis stark nach unten gesenkt gehalten. Teilweise geht regelrechtes Drängeln der Hündin voraus, wobei sie sich oft dreht und dem Rüden die Anogenitalregion regelrecht präsentiert. Auch ein rückwärts an den Rüden heranmanövrieren ist möglich. Die Analregion wird dabei vom Weibchen an den Körper (bevorzugt Schulter aber auch Bauch und Flankenregion) des Männchens gepresst gehalten.

**Aufreiten (M, „mount“):**

Unmittelbar vor dem Aufreiten legt der seitlich stehende Rüde das Kinn auf den Rücken der Hündin und springt dann von der Seite her auf. Mit den Vorderbeinen wird die Hüftregion der Hündin umklammert. Das Weibchen knickt bei der Paarung mit den Hinterbeinen ein bis sie fast eine sitzende Position erreicht. Anschließend gleitet der Rüde seitlich herab. Das folgende Hängen kann liegend Bauch an Bauch oder in Bauch-Rückenlage erfolgen.



Aufreiten als Imponierverhalten kann auf ein stehendes, sitzendes oder liegendes Tier erfolgen. Zudem tritt es auch in Kopf zu Rute – Ausrichtung „verkehrt herum“ auf. Aufreiten erfolgt nicht nur bei der Paarung sondern auch unter heranwachsenden Hunden beiderlei Geschlechts sowie in der Paarungszeit von paarungsbereiten Hunden auf Artgenossen beiderlei Geschlechts.

Beckenstöße (Bst, hip thrust):

Das aufgerittene Tier bewegt die Hüften rhythmisch vor und zurück. Beckenstöße treten nicht nur vor bzw. nach der Intromission auf, sondern auch beim Aufreiten außerhalb einer Paarung. z.B. bei Imponierverhalten.

Akustische Kommunikation**Glockenlaut (GL)**

Es werden laute, lange „hoo - hoo - hoo“ Silben geäußert. Rothunde stehen, sitzen, liegen oder laufen dabei. Der Kopf kann beim Rufen gegen den Boden gerichtet werden aber auch waagrecht oder nach oben gehalten werden. Rothunde reagieren auf Glockenlaute der Artgenossen ggf. mit Glockenlauten. Auch Sirenen von konnten die Rufe auslösen.

Glockenlautähnliches Winseln (GLW):

Es klingt ähnlich wie die Glockenlaute, jedoch die Silben folgen schneller aufeinander und hören sich viel kürzer an. GLW wird meist von Welpen benutzt.

Mii - Laute:

Bei der Verteidigung von Objekten wie Futterstücke gegen Artgenossen werden langanhaltende „mii -“, Laute geäußert Die langgezogenen Laute werden oft von hörbarem Einatmen begleitet.

Wäh - Schrecklaut:

Lauter, kurzer Schreckruf, der bei plötzlichem Erschrecken ausgestoßen wird, z.B. beim Berühren eines Stromzaunes.

Wa - ha - ha - haa - Schrei:

Sehr lauter, am Ende sehr hoher langgezogener Schrei, der „durch Mark und Bein“ geht. Es ist ein Schrei äußerster Panik und Warnung. Der Warnlaut wird gegen bedrohlich wirkende Personen, z. B. Tierarzt eingesetzt. Das Rudel ergreift darauf die Flucht.

Winseln (W, „whine“ oder „whimper“):

Es sind kurze schnelle, teils wiederholt ausgestoßene Silben zu hören: „ut - ut - ut“ , „fip - fip“. Es wird häufig als Wechselwinseln zwischen zwei und mehr Tieren benutzt, wobei die Individuen jeweils abwechselnd Winsellaute äußern. Bei Annäherung äußert das sich nähernde Tier mehrere Meter bevor das andere Tier erreicht ist, diese Winsellaute. Auch Welpen zeigen das Verhalten gegenüber älteren Tieren.

Mimik**Lefzenstellung:**

Can: Nur die Canini sind sichtbar.

UK: Die unteren Lefzen sind horizontal nach unten gezogen, die untere Zahnreihe ist sichtbar.

fa: Der Fang ist leicht zum besseren Atmen in neutraler Weise geöffnet, beispielsweise beim Hecheln, schnellen Laufen.

Ohrenstellung

Ov: Ohren offen nach vorn gerichtet

Oz: Ohren nach hinten, geschlossen abgeklappt und eng an den Hals gedrückt

Rutenstellung

rh: Rute senkrecht nach oben

rw: Rute waagrecht

ru: Rute verkehrt u-förmig

rn: Rute neutral gerade hängend.

rs: Rute s-förmig nach untern gebogen

rt: Rute an den Bauch oder seitlich an den Körper gezogen

2. Literatur

- ALCOCK, J. (1996): Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York.
- ALTMANN, D. (1974): Beziehungen zwischen sozialer Rangordnung und Jungenaufzucht bei *Canis lupus* [L]. Der Zool. Garten N.F., Jena, **44**, 235-236.
- ANISKO J. J. (1976): Communication by Chemical Signals in Canidae. In: Mammalian Olfaction, Reproduction and Behaviour. Ed. R. C. Doty. Academic Press, New York, San Francisco, London.
- APPS, P. (1992): Wild Ways. Field Guide to the Behaviour of Southern African Mammals. Southern Book Publishers.
- BAKER, A. (1994): Variation in the Parental Care Systems of Mammals and the Impact on Zoo Breeding Programs. *Zoo Biology* **13**, 413-421.
- BALLOU J. D. and T. J. FOOSE (1996): Demographic and Genetic Management of Captive Populations. In: Wild mammals in captivity: principles and techniques. Edited by D. G. Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson and S. Lumpkin; managing editor H. Harris. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- BARNETT, B. D, COHEN, J. A., JONSINGH, A. J. T. and M.W. FOX (1980): Food habits of the Indian wild dog (*Cuon alpinus*): a preliminary analysis. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **77 (2)**, 313-316.
- BARRETTE, C. and F. MESSIER (1980): Scent-marking in free-ranging Coyotes *Canis latrans*. *Animal Behaviour* **28**, 814-819.
- BARTMANN, W. und L. NORDHOFF (1984): Paarbindung und Elternfamilie beim Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus* (Illiger 1811). *Zeitschrift des Kölner Zoo* **27**, 63-71.
- BARWIG, J. (2000): Parental care in a newly formed wolf pack (*Canis lupus occidentalis*) in captivity. *Advances in Ethology* **35**, 24.
- BEGBIE, A. (1936): Legendary method of hunting in wild dogs. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **38 (3)**, 814.
- BEKOFF, M. (1974): Social play and Play-Soliciting by Infant Canids. *Am. Zool.* **14**, 323-340.
- BEKOFF, M. (1995): Play signals as punctuation: The Structure of Social Play in Canids. *Behaviour* **132**, 419-429.
- BEKOFF, M. and M. C. WELLS (1982): Behavioral Ecology of Coyotes: Social Organization, Rearing Patterns, Space Use and Resource Defense. *Z. Tierpsychol.* **60**, 281-305.

- BENUS R. F. (1995): Variation in Aggression: Ontogenetic Factors and Individual Differences. In: Research and Captive Propagation. Filander Verlag, Fürth.
- BERNAL, J. F. and J. M. PACKARD (1997): Differences in Winter Activity, Courtship, and Social Behaviour of Two Captive Family Groups of Mexican Wolves (*Canis lupus baileyi*). Zoo Biology **16**, 435-443.
- BESTELMEYER, S. V. (1999): Behavioral Changes Associated with Introduction of Male Maned Wolves *Chrysocyon brachyurus* to Females with Pups. Zoo Biol. **18**, 189-197.
- BIBEN, M. (1982 a): Object Play and Social Treatment of Prey in Bush Dog and Crab-eating Foxes. Behaviour **79**, 201-211.
- BIBEN, M. (1982 b): Ontogeny of social behaviour related to feeding in the Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and the Bush dog (*Speothos venaticus*). J. Zool. Lond. **196**, 207-216.
- BIBEN, M. (1983): Comparative Ontogeny of Social Behaviour in three South American Canids, the Maned Wolf, Crab-eating Fox and Bush Dog: Implications for Sociality. Animal Behaviour **31**, 814-826.
- BLANDFORD, W. T. (1888): The Fauna of British India incl. Ceylon and Burma. Taylor and Francis, London.
- BOGUSCH, C. (2002): Zum Vergleich rudellebender Wildcaniden in Gefangenschaft. Vergleichende Untersuchungen an *Canis lupus*, *Cuon alpinus*, *Lycaon pictus* und *Speothos venaticus*. Dissertation Fachbereich Biologie, Philipps-Universität Marburg.
- BOSWELL, K. (1952): The Burmese wild dog and other matters canine. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **49** (2), 301-303.
- BOWEN, W. D. (1981): Variation in coyote social organization: the influence on prey size. Can. J. of Zool. **59** (4), 639 – 652.
- BRADY, C. A. (1978): Reproduction, growth and parental care in Crab-eating foxes *Cerdocyon thous* at the National Zoological Park, Washington. Int. 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*. Animal Behaviour **29**, 649-669.
- BURTON, R. W. (1925): Panthers and wild dogs. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **30** (4), 910-911.
- BURTON, R. W. (1941): The Indian wild dog. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **41** (4), 690-715.
- BURTON, R. W. (1952): The Burmese wild dog. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **49** (2), 300.

- CARLISLE, T. H. (1932): Wild dogs killing by night.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **36 (1)**, 239.
- CARLSTEAD, K. and D. SHEPERDSON (1994): Effects of Environmental Enrichment on Reproduction. Zoo Biology **13**, 447-458.
- CARLSTEAD, K. (1996): Effects of Captivity on the Behavior of Wild Mammals.
In: Wild mammals in captivity: principles and techniques. Edited by D. G. Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson and S. Lumpkin. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- CATON JONES, F. W. (1908): Some notes on wild dogs and panthers.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **18(1)**, 194-195.
- CHESSER R. K, M. H. SMITH and I. LEHR BRISBIN (1980): Management and maintenance of genetic variability in endangered species. Int. Zoo Yb. **20**, 146-154.
- COHEN, J. A. (1978): *Cuon alpinus* in: Mammalian Species, No. **100**, 1-3.
- CONNELL, W. (1944): Wild dogs attacking a tiger.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **44 (3)**, 468-470.
- CORBETT, L. K. (1988): Social Dynamics of a Captive Dingo Pack: Population Regulation by Dominant Female Infanticide. Ethol. **78**, 177-198.
- CREEL, S. R. and N. M. CREEL (1991): Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. Beh. Ecol. and Sociobiol., 263-269.
- CREEL, S. R. and N. M. CREEL (1995): Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. Anim. Beh. **50**, 1325-1339.
- CROSS, A. (1931): Malay beliefs and legends about tigers and wild dogs.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **34 (1)**, 235-236.
- DAVIDAR, E. R. C. (1956): Dhole or Indian Wild Dog (*Cuon alpinus*) mating.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **70 (2)** 373-374.
- DAVIDAR, E. R. C. (1965): Wild dogs (*Cuon alpinus*) and village dogs.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **62 (1)**, 146-148.
- DAVIDAR, E. R. C. (1974): Observations at the dens of the dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus*) J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **71 (2)** 183-187.
- DAVIDAR, E. R. C. (1975): Ecology and behavior of the dhole or Indian Wild Dog *Cuon alpinus* (Pallas) in: The wild canids. Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution. Edited by M. W. Fox. Van Nostrand Reinhold, New York.
- DERIX, R. R. W. M and J. A. R. A. M van HOOFF (1995): Male and female partner preferences in a captive wolf pack (*Canis lupus*): Specificity versus spread of sexual attention. Behavior, **132 (1-2)**, 127-149.

- DESAI, A. A. (1988): Interaction between dholes (*Cuon alpinus*) and a python (*Python molurus*) in Mudumalai Wildlife Sanctuary, Tamil Nadu, India. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **85** (1) 186-187.
- DIETZ, J. M. (1984): Ecology and social organization of the Maned Wolf *Chrysocyon brachyurus*. Smithsonian Contribution to Zoology No. 392. Smithsonian Press, Washington D. C.
- DRÜWA, P. (1977): Beobachtungen zur Geburt und natürlicher Aufzucht von Waldhunden *Speothos venaticus* in der Gefangenschaft. Der Zool. Garten N.F., **47/2**, 109-137.
- DRÜWA, P. (1982): Perro de gruella: Der Südamerikanische Waldhund – ein Rätsel für die Hundeforschung. Zeitschr. Kölner Zoo, **25** (3), 71-90.
- DUNBAR BRANDER, A. A. (1928): How wild dogs kill their prey. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **32**(1), 591-592.
- DUNBAR, R. I. M. (1975): Some aspects of research design and their implications in the observational study of behaviour. Behaviour, LVIII, **1-2**, 79-98.
- DURBIN L. (1998): Individuality in the whistle call of the Asiatic Wild Dog (*Cuon alpinus*). Bioacoustics, **9**, 197-206.
- EAST M. L. et al. (2000): Analysis of volatile compounds in scent marks of spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). Advances in Ethology **35**, 29.
- EISENBERG, J. F. und D. G. KLEIMAN (1977): The usefulness of behaviour studies in developing captive breeding programmes for mammals, Int. Zoo Yb **17**, 81-89.
- EMLÉN, S. T. und P. H. WREGE (1989): A test of alternate hypotheses for helping behavior in white-fronted bee-eaters of Kenya. Behav. Ecol. Sociobiol. **25**, 303-319.
- ENCKE, W., R. GANDRAS und H.-J. BIENIEK (1970): Beobachtungen am Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus*. Der Zoo. Garten N.F., **38**, 49-67.
- ENCKE, D. (2001) Von Wölfen und anderen Hunden. Zoo Magazin NRW. 7. Jahrgang Herbst/Winter 2001.
- ENGEL, J. (1997): Signifikante Schule der schlichten Statistik. Filander Verlag, Fürth.
- ENGEL, J. (1999): Eine Übersicht über die Vor- und Nachteile von Verhaltensstudien im Zoo, in: Tiergartenbiologie II. U. Ganslöfer (Hrsg.). Filander Verlag, Fürth.
- ESTES, R. D. (1991): The behavior guide to African Mammals. Russel Friedman Books.
- EWER, R.F. (1973): The Carnivores. The World Naturalist, Ed. By R. Carrington, Weidenfelda Nicholson, London.
- FAUST R. und C. SCHWERPNER (1967): A note on the breeding of the Maned Wolf *Chrysocyon brachyurus* at Frankfurt Zoo. Int. Zoo Yb. **7**, 119.

- FEDDERSEN-PETERSEN, D. (2000): Hundespsychologie: Wesen und Sozialverhalten. 3. Auflage, Franckh - Kosmos Verlags - GmbH & Co., Stuttgart.
- FELS C. (2001 – 2004): Unveröffentlichte Aufzichtsberichte über Rothunde im Zoo Münster.
- FLOWERDEW, J. R. (1982): Interaction Between Reproductive Biology and life-history Parameters. In: Mammals: their Reproductive Biology and Population Ecology.
- FOGLE, B. (1993): The dog's mind, Pelham Books.
- FOOSE, T. J. (1980): Demographic management of endangered species in captivity. Int. Zoo Yb. **20**, 154-166.
- FOX, M. W. (1969): The anatomy of aggression and its ritualization in canidae: a developmental and comparative study. Behaviour **35**, 242-258.
- FOX, M. W. (1975): Evolution of social behavior in Canids. In: The Wild Canids. Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution. ed by M.W.,Fox. Van Nostrand Reinold Company, New York.
- FOX, M. W. (1984): The whistling hunters. Field studies of the Asiatic Wild Dog (*Cuon alpinus*). State University of New York Press, Albany.
- FOX, M. W. and A. L. Clark (1971): The Development and Temporal sequencing of Agonistic Behavior in the Coyote (*Canis latrans*). Z. Tierpsychol. **28**, 2362-278.
- Fox, M. W. and A. J. T. Johnsingh (1975): Hunting and feeding in wild dogs. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **72 (2)**, 321-326.
- FOX, M. W. and J. A. COHEN (1977): Canid communication. In: How animals communicate. T. A. Sebeok (ed). Indiana University Press, Bloomington and London. 728-748.
- FOX, J. L., S. P. SINHA and R. S. CHUNDAWAT (1992): Activity patterns and habitat use of the Ibex in the Himalaya Mountains of India. J. Mamm. **73 (3)**, 527-534.
- FRAME, L. H. und G. W. FRAME (1976): Female African wild dogs emigrate. Nature **263** Sept. 16th.
- FRAME, L. H. et al. (1979): Social Organization of African Wild Dogs on the Serengeti Plains. Z. Tierpsychol. **50**, 225-249.
- FRANCK, D. (1985): Verhaltensbiologie Einführung in die Ethologie. 2., neubearb. und erw. Auflage, dtv Wissenschaft, Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York.
- FREUND, W. (1999): Wolf unter Wölfen: Ein Leben als Mensch im Wolfsrudel. Naturbuch-Verlag, Augsburg.
- FROMMOLT, K.-H., M. E. GOLTSMAN und A. JAKUPI (2000): Long distance communication in Arctic fox (*Alopex lagopus*). Advances in Ethology **35**, 31.

- GANSLOBER, U. (1996): Populationsgenetische Aspekte des Zoo- und Zuchtmanagements.
In: Kurs Tiergartenbiologie, Filander Verlag, Fürth.
- GATTERMANN, R. (1993): Verhaltensbiologie. UTB, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- GEFFEN, E. et al. (1996): Size, life-history traits and social organization in the Canidae: a re-evaluation. *The American Naturalist* 147, 140-160.
- GESE, E. M. & R. L. RUFF (1997): Scent-marking by coyotes *Canis latrans*: the influence on social and ecological factors. *Animal Behaviour* **543**, 1155-1166.
- GEWALT, W. (1987): Some remarks on keeping and breeding the Red dog or dhole *Cuon alpinus* at Duisburg Zoo. *Int. Zoo Yb.* **18**, 173-176.
- GITTLEMAN, J. (ed) (1996): *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Vol. 1 + II.
- GLATSTON, A. R. (1986): Studbooks: the basis of breeding programmes.
Int. Zoo. Yb. **24/25**, 162-167.
- GLATSTON, A. R. (1995): Sex Ratios and Breeding Programmes.
In: *Research and Captive Propagation*. Filander Verlag, Fürth.
- GÖLTENBOTH, R. (Hrsg.) und H.-G. KLÖS (Hrsg.) (1995): *Krankheiten der Zoo- und Wildtiere*. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin.
- GOMPPER, M. E. and R. K. Wayne (1996): Genetic Relatedness among Individuals within Carnivore Societies. In: J. Gittleman (ed), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*. Vol 2, 429-452.
- GORMAN, M. L. (1980): Sweaty Mongooses and Other Smelly Carnivores.
Symp. Zool. Soc. of Lond. **45**, 87-105.
- GOULDSBURY, J. C. (1974): An observation on the behaviour of Nilgiri Tahr (*Hemitragus hylocrius*) when threatened by wild dog or dhole (*Cuon alpinus*).
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **71 (3)**, 603-605.
- GREEN, M. J. B. (1981): A check-list and some notes concerning the mammals of the Langtang National Park, Nepal. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **78 (1)**, 77-87.
- HACKLÄNDER, K., E. MÖSTL und W. ARNOLD (2002): Social stress and reproduction in female Alpine marmots (*Marmota marmota*). *Mammalian Biology* 67, Sonderheft.
- HÄMMERLING, G. & W. LIPPERT (1975): Beobachtung des Geburts- und Mutter-Kind-Verhaltens beim Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus* über ein Nachtsichtgerät (Infrarot - Beobachtungsanlage).
Der Zool. Garten N. F., Jena **46**, 393-415.
- HARRINGTON, F. H. (1981): Urine - Marking and Caching Behavior in the Wolf.
Behaviour **76**, 280-288.
- HARRINGTON, F. H. (1982): Urine - Marking at food and caches in captive coyotes.
Canad. J. Zool. **60**, 76-782.

- HARTWIG, S. (2000): Individual specific characteristics in the hoo-call of the African wild dog (*Lycaon pictus*). *Advances in Ethology* **35**, 36.
- HEDIGER H. (1942): *Wildtiere in Gefangenschaft*. Benno Schwabe und Co-Verlag, Basel.
- HIGASHI, M. and N. YAMAMURA (1993): What determines animal group size? Insider - outsider conflict and its resolution. *The Am. Nat.* **142** (3), 553-563.
- HO-GEE, L. and S. HE-LING (1984): Status of the Black muntjac *Muntiacus crinifrons*, in eastern China. *Mammal. Rev.* **14** (1), 29-36.
- HOOD, R. (1897): Wild dogs. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **10** (1), 127-132.
- HUTCHINS, M. (1988): On the design of zoo research programmes. *Int. Zoo Yb.* **27**, 9-19.
- INVERARITY, J. D. (1900): A wild dog's earth. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **13** (3), 528-530.
- ISAEVA, I. V., I.A. VOLODIN & E. V. VOLODINA (2000): Vocalization reflects type of social encounter in the dhole (*Cuon alpinus*). *Advances in Ethology* **35**, 41.
- JOHNSINGH, A. J. T. (1978): A wildboar (*Sus scrofa*) sharing wild dogs scavenging on a tiger's kill. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **76** (2), 360-361.
- JOHNSINGH, A. J. T. (1979): An instance of wild dogs' (*Cuon alpinus*) scavenging on a tiger's kill. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **75** (1), 211-212.
- JOHNSINGH, A. J. T. (1982): Reproductive and social behaviour of the Dhole, *Cuon alpinus* (Canidae). *J. Zool. Lond.* **198**, 443-463.
- JONSINGH, A. J. T. (1992): Prey selection in three large sympatric carnivores in Bandipur. *Mammalia* **56**, 517-526.
- KARANTH, K. U. (1988): Analysis of predator-prey balance in Bandipur Tiger Reserve with reference to census reports. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **85** (1), 1-8.
- KARANTH, K. U. and M. E. SUNQUIST (1995): Prey selection by tiger, leopard and dhole in tropical forests. *Journal of Animal Ecology* **64**, 439-450.
- KARANTH, K. U. and M. E. SUNQUIST (2000): Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarhole, India. *J. Zool., London* **250**, 255-265.
- KIPLING, R. (1994): *Das zweite Dschungelbuch*. Goldmann Verlag.
- KLEIMAN, D. G. (1966): Scent Marking in the Canidae in: *Play, Exploration and Territory in Mammals*. Edited by P.A. Jewell. *Symp. Zool. Soc. of Lond.* **18**, 167-177.
- KLEIMAN, D. G. (1972): Social Behavior of the Maned Wolf *Chrysocyon brachyurus* and Bush Dog *Speothos venaticus*: A Study in Contrast. *J. of Mammal.* **53**, 791-806.

- KLEIMAN, D. G. (1992): Behavior Research in Zoos: Past, Present and Future. *Zoo Biology* **11**, 301-312.
- KLEIMAN, D. G. (1994): Mammalian Sociobiology and Zoo Breeding Programs. *Zoo Biology* **13**, 23-432.
- KLEIMAN, D. G. und J. F. EISENBERG (1973): Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective *Anim. Behav.* **21**, 637-659.
- KLEIMAN, D. G. UND C. A. BRADY (1978): Coyote Behavior in the context of Canid Research. In: *Coyotes: biology, behavior and management*. Ed: M Bekoff, Academic Press, New York.
- KOENE, P. (1995): The Use of Time Budget Studies in Captive Propagation and Zoo Biology. In: *Research and Captive Propagation*. Edited by U. Gansloßer, J.K. Hodges and W. Kaumanns. Filander Verlag, Fürth.
- KÖNIG, B. (1997): Cooperativ Care in Young in Mammals. *Naturwissenschaften* **84**, 95-104.
- KOOPMAN, M. E., B. L. CYPHER and J. H. SCRIVNER (2000): Dispersal patterns of San Joaquin Kit Foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *J. of. Mammalogy* **81** (1), 213-222.
- KRAMER, M. and J. SCHMIDHAMMER (1992): The Chi-squared statistic in ethology: use and misuse. *Animal Behaviour* **44/5**, 833-841.
- KRISHNAN, M. (1965): Wild dogs. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **62** (3), 543-545.
- KRUUK, H. (1972): Functional aspects of social hunting by carnivores. In: G. Baerends, C. Beer and A. Manning (eds). *Function and evolution in behaviour*. Oxford University Press, Oxford.
- KÜHME, W. (1964): Über die soziale Bindung innerhalb eines Hyänenhund-Rudels. *Naturwissenschaften* **23**, 567-568.
- KÜHME, W. (1965 a): Communal food distribution and division of labour in African Hunting dog. *Nature*, January 30th.
- KÜHME, W. (1965 b): Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes (*Lycaon pictus lupinus* [Thomas 1902]). *Z. Tierpsychol.* **22** (5), 495-541.
- KULLBERG, C. and A. ANGERBJÖRN (1992): Social Behaviour and Cooperative Breeding in Arctic Foxes, *Alopex lagopus* (L.), in a Semi-natural Environment. *Ethology* **90**, 321-335.
- LAMP, U. (1993): Entwicklung sozialer Strukturen bei einem Wurf Kojoten (*Canis latrans*) Diplomarbeit an der C. – A. Universität Kiel.
- LAMPRECHT, J. (1978): The Relationship between Food Competition and Foraging Group Size in some Larger Carnivores. *Z. Tierpsychol.* **46**, 337-343.

- LAMPRECHT, J. (1981): The functions of hunting in larger terrestrial carnivores. *Mammal. Rev.* **11** (4), 169-179.
- LA PERSONNE V. S. (1932): Wild dogs hunting and killing by night. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **36** (1), 240-241.
- LEHNER, P. N. (1987): Coyote vocalization: A lexicon and comparisons with other canids. *Anim. Beh.* **26**, 712-722.
- LEHNER, P. N. (1996): Handbook of ethological methods. 2nd edition, Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- LINDBURG, D. G. and H. FITCH-SNYDER (1994): Use of Behavior to Evaluate Reproductive Problems in Captive Mammals. *Zoo Biology* **13**, 433-445.
- LIVERSEY, T. R. (1935): Behaviour of the wild dog (*Cuon dukhunensis* Sykes). *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **38** (2), 388-390.
- LOIZOS, C. (1966): Play in Mammals. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **18**, 1-9.
- LUDWIG, W. und C. LUDWIG (2001): Kooperation und Konkurrenz: Beobachtungen zum Sozialverhalten von Rothunden (*Cuon alpinus*), Schöling Verlag, Münster.
- LUDWIG, W. (2004): Rothunde im Zoo – Überraschungen garantiert. *Arbeitsplatz Zoo* **3**, 35-37.
- MACDONALD, D. W. (1976): Food Caching by Red Foxes and Some Other carnivores. *J. Tierpsych.* **282**, 170-185.
- MACDONALD, D. W. (1979): "Helpers" in fox society. *Nature* **42**, 69-71.
- MACDONALD, D. W. (1980): Patterns of Scent Marking with Urine and Faeces among Carnivore Communities. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **45**, 107-139.
- MACDONALD, D. W. (1983): The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* **301**, 379-384.
- MACDONALD, D. W. (1985): The carnivores: Order Carnivora. In: Social odours in mammals. Edited by Brown R. E. and D. W: Macdonald. Vol. 2, Clarendon Press, Oxford.
- MACDONALD, D. W. (1987): Running with the fox. Hyman Limited.
- MACE, G. M. (1986): Genetic management of small populations. *Int. Zoo. Yb.* **24/25**, 167-174.
- MACHLIS, L. and P. W. D. DODD (1985): The Pooling Fallacy: Problems Arising when Individuals Contribute More than One Observation to the Data Set. *Z. Tierpsychol.* **68**, 201-214.
- MACKENZIE, J. M. D. (1929): How wild dogs kill their prey. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **33** (3), 705-706.

- MAISCH H. (2000): Soziales Verhalten bei Mähnenwölfen *Chrysocyon brachyurus*.
Unveröff. Diplomarbeit an der Universität Osnabrück.
- MALCOLM, J. R. and K. MARTEN (1982): Natural Selection and the Communal Rearing
of Pups in African Wild Dogs (*Lycaon pictus*). Behav. Ecol. Sociobiol. **10**, 1-13.
- MANNERS SMITH, J. (1905): Wild dogs hunting.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **16** (4), 751.
- MARSHALL, T. E. (1904): Sambar killed by wild dogs.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **15** (2), 355-356.
- MARTIN, L. D. (1996): Fossil History of the terrestrial Carnivora. In: J. Gittleman (ed),
Carnivore Behavior, Ecology and Evolution. Vol 1, 536-568.
- MASON, G. J. (1991): Stereotypies: a critical review. Anim. Beh. **41**, 1015-1037.
- MATERN, B. (1993): Haltungsrichtlinien für den Mähnenwolf *Chrysocyon brachyurus*
(Illiger 1811). Zoologischer Garten Frankfurt am Main.
- MCCALL, R. B. (1998): Fundamental Statistics for Behavioral Sciences. 7th edition.
Brooks/Cole Publishing Company, Pacific Grove.
- MCCREERY, E. K. (2000): Spatial relationships as an indicator of successful pack
formation in free-ranging African wild dogs. Behavior **137**, 579-590.
- McFARLAND, D. (1999): Animal Behaviour. 3rd edition. Longman limited.
- MCNUTT, J. W. (1996 a): Sex-biased dispersal in African wild dogs *Lycaon pictus*.
Anim. Beh. **52** (6), 1065- 1072.
- MCNUTT, J. W. (1996 b): Adoption in African wild dogs *Lycaon pictus*.
J. Zool. Lond. **240**, 163-173.
- MECH, L. D (1970): Ecology Behavior of the wolf: an endangered species.
Nat. Hist. Press, New York.
- MECH, L. D (1997): Der Weiße Wolf. Mit einem Wolfsrudel unterwegs in der Arktis.
4. erw. und überarb. Neuauflage, Frederking und Thaler, München.
- MECH, L. D and U. S. SEAL (1987): Premature reproductive activity in wild wolves.
J. Mamm. **68** (4), 871-873.
- MELLEN, J. D. (1994): Survey and Interzoo Studies Used to Address Husbandry Problems
in Some Zoo Vertebrates. Zoo Biology **13**, 459-470.
- MIDDLETON A. (1951): The Indian wild dog.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **50** (1), 162.
- MILNER C. E. (1921): Wild dogs in Burma.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **28** (1), 266-267.

- MOEHLMANN P. D. (1979): Jackal helpers and pup survival.
Nature **277**, 382-383.
- MOEHLMANN P. D. (1986): Ecology of cooperation in canid social systems. In:
Rubenstein D. I. und R. W. Wrangham (eds.) Ecological aspects of social
evolution. Princeton University Press, Princeton.
- MOEHLMANN P. D. (1996): Intraspecific Variation in canid social systems.
In: J. Gittleman (ed), Carnivore Behavior, Ecology and Evolution. Vol 1, 143-163.
- MORRIS, R. C. (1925): Wild dogs and jungle tragedies.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **30 (3)**, 691-693.
- MORRIS, R. C. (1927): Wild dogs attacking cattle.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **32 (1)**, 211.
- MORRIS, R. C. (1928): Sambhar and wild dogs.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **33 (1)**, 198.
- MORRIS, R. C. (1931): The Indian wild dog (*Cuon dukhunensis*).
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **34 (4)**, 1054.
- MORRIS, R. C. (1934): Wild dogs killing a panther.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **36 (3)**, 744.
- MORRIS, R. C. (1934): Wild dogs driving a panther from its kill.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **36 (3)**, 744-746.
- MORRIS, R. C. (1953): Unrecorded sounds made by tiger and wild dog.
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **51 (2)**, 494.
- NEIDENKO, S. V. (2000): Eurasian lynx (*Lynx lynx*) reproduction, growth and siblicide.
Advances in Ethology **35**, 99.
- NICHELMANN M. (1992): Verhaltensbiologische Probleme im perinatalen Zeitraum.
In: Nichelmann M. und G. Tembrock (Hrsg.): Verhaltensentwicklung.
Akademie Verlag, Berlin.
- PACKER, C. und L. RUTTAN (1988): The evolution of cooperative hunting.
The Am. Nat. **132**, No. 2, 159-198.
- PAULRAJ, S., N. SUNDARAJAN, A. MANIMOZHI, & S. WALKER (1992): Reproduction of
the Indian wild dog (*Cuon alpinus*) in captivity. Zoo Biol. **11**, 235-241.
- PEACOCK, E. H. (1928): Note on the Malayan Wild dog (*Cuon rutilans*).
J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **33 (1)**, 200-201.
- PENZLIN, H. (1996): Lehrbuch der Tierphysiologie. 6. Aufl. Gustav Fischer Verlag, Jena,
Stuttgart.

- PERES-NETO, P. R. and J. D. OLDEN (2001): Assessing the robustness of randomizing tests: examples from behavioural studies. *Behavior* **61**, 79-86.
- PFLIEDERER, M. (1990): Zum Verteidigungsschlaf von Carnivora im Zoo. *Der Zool. Garten N. F.* **60**, 228-239.
- PFLUMM, W. (1989): *Biologie der Säugetiere*. Paul Parey Verlag, Berlin und Hamburg
- PHYTHIAN-ADAMS, E. G. (1948): Sportsmanship and Etiquette in Shooting. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **47** (4), 684-689.
- PHYTHIAN-ADAMS, E. G. P. (1949): *Jungle Memories, Part IV. Wild dogs and wolves*. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **48** (4), 643-655.
- PITMAN, C. R. S. (1924): In the haunts of the red indian wild dog (*Cuon dukhunensis*). *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **29** (4), 1046-1048.
- POCOCK, R. I. (1938): The alleged wild dog of Mt. Popa, Burma. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **39** (4), 851-852.
- PÖYSA, H. (1991): Measuring time budgets with instantaneous sampling: a cautionary note. *Anim. Beh.* **42**, 317-318.
- PORTON, I. (1983): Bush Dog urine - marking: Its role in pair formation and maintenance. *Anim. Beh.* **31**, 1061-1069.
- PORTON, I., D. G. KLEIMAN and M. RODDEN (1987): Aseasonality of Bush dog reproduction and the influence of social factors on the estrous cycle. *J. Mamm.* **68** (4), 867-871.
- PRATER, S. H. (1965): *The book of Indian animals*. Bombay Nat. Hist. Soc. Press, Bombay.
- PUSCHMANN, W. (2004): *Zootierhaltung, Tiere in menschlicher Obhut*. Verlag Harri Deutsch.
- RASA, O. A. E. (1972): Marking Behavior and its Social Significance in the African Dwarf Mongoose, *Helogale undulata rufula*. *Z. Tierpsychol.* **32**, 293-318.
- REDFORD K. J and J. F. EISENBERG (1992): *Mammals of the neotropics. Vol 2*. The University of Chicago Press, Chicago, London.
- RIJK, L. A. J. (1929): How wild dogs kill their prey. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **33** (3), 704-705.
- RODDEN M. D., L. G. GUMINSKI SORENSON, A. SHERR and D. G. KLEIMAN (1996): Use of Behavioral Measures to Assess Reproductive Status in Maned Wolfes *Chrysocyon brachyurus*. *Zoo Biology* **15**, 565-585.
- RODMAN, P. S. (1981): Inclusive fitness and group size with a reconsideration of group size in Lions and Wolves. *The Am. Nat.* **118**, No. 2, 275-283.

- ROTHMAN, R. J. and L. D. MECH (1979): Scent-marking in lone wolves and newly formed pairs. *Anim. Beh.* **27**, 750-760.
- RUFF, K. (1997): Verhaltensbeobachtungen bei der Aufzucht von Mähnenwölfen im Nürnberger Tiergarten. Unveröffentlichte Facharbeit am W. – Gluck – Gymnasium Neumarkt.
- RYDER, O. A. (1986): Genetic investigations: tools for supporting breeding programme goals. *Int. Zoo. Yb.* **24/25**, 157-162.
- RYDER O. A. and R. C. FLEISCHER (1996): Genetic Research and Its Application in Zoos. In: *Wild mammals in captivity: principles and techniques*. Edited by D. G. Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson and S. Lumpkin; managing editor H. Harris. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- SAUDARGAS, R. A. und L.C. DRUMMER (1996): Single Subject (Small N) Research Designs and Zoo Research. *Zoo Biology* **15**, 173-181.
- SCHALLER, G. B. (1967): *The deer and the tiger: A study of wildlife in India*. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- SCHALLER, G. B. (1978): *Unter Löwen in der Serengeti*. Fischer Taschenbuchverlag, Frankfurt am Main.
- SCHALLER, G. B. and E. S. VRBA (1996): Description of the Giant Muntjak (*Megamuntiacus vuquanensis*) in Laos. *J. Mamm.* **77 (3)**, 675-683.
- SCHENKEL, R. (1948): Ausdrucks-Studien an Wölfen. *Behaviour* **1**, 81-129.
- SCHENKEL, R. (1967): Submission: Its Features and Function in the Wolf and Dog. *Am. Zoologist* **7**, 319-329.
- SCHILO, R. A et. al (1994): Haltung und Zucht von Rothunden (*Cuon alpinus*) im Zoo Nowosibirsk. *Der Zool. Garten N. F.* **64**, 52-54.
- SCHRÖPFER, R., A. ROHDE, H. NEUBER und C. BALTZ (2002): Die Manipulation der Fortpflanzung im Wolfsrudel *Canis lupus* L. 1758: Die α -Hündin kontrolliert die Fitness. *Mammalian Biol.* **67**, Sonderheft.
- SEAL, U. S. (1986): Goals of captive propagation programmes for the conservation of endangered species. *Int. Zoo. Yb.* **24/25**, 174-179.
- SENGLAUB, K. (1978): *Wildhunde und Haushunde*. 1. Aufl., Urania-Verlag, Leipzig, Jena, Berlin.
- SHAH, S. Z. (1931): A case of hybridization between the wild-dog and the jackal. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **35 (1)**, 198.
- SHARATCHANDRA, H. C. and M. GADGIL (1975): A year of Bandipur. *J. Bomb. Nat. Hist. Soc.* **72 (3)**, 623-646.

- SILLERO-ZUBIRI, C. and D. W. McDONALD (1998): Scent-marking and territorial behaviour of Ethiopian wolves *Canis simensis*. J. Zool., London **245**, 351-361.
- SIMMONS, R. M. (1931): An incident with wild dog in Nimar. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **35** (2), 442-444.
- SINGH DEO, R. S. (1939): Curious behaviour of wild dogs and a panther at a kill. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **40** (1), 115.
- SINHA, N. K. (1975): Some observations on the wild dog in the Kanha National Park. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **72** (1), 198.
- SPERLICH, D. (1988): Populationsgenetik. Zweite Auflage, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- SOSNOVSKII, I. P. (1967): Breeding the Red dog or dhole *Cuon alpinus* at Moscow Zoo. Int. Zoo Yb. 7, **120-122**.
- STAUFFACHER (1998): 15 Thesen zur Haltungsoptimierung im Zoo. Der Zool. Garten **68** (4), 201-218.
- STEIN V. I. (1992): Struktur eines Familienverbandes beim Waldhund (*Speothos venaticus*, Lund 1842) in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung parentaler und alloparentaler Brutpflege. Diplomarbeit an der Universität Bonn.
- STRAND, O. et al. (2000): Social organization and parental behavior in Arctic Fox. J. of Mammalogy **81** (1), 222-223.
- STROGANOV, S. U. (1962): Carnivorous mammals of Siberia. Academy of Science of the USSR. (Übersetzung 1969: Israel Programme of Scientific Translation, Jerusalem).
- SZELENYI, Z. (1992): Ontogenese des thermoregulatorischen Verhaltens bei Kleinsäugetern. In: Nichelmann M. und G. Tembrock (Hrsg.): Verhaltensentwicklung. Akademie Verlag, Berlin.
- TEMBROCK, G. (1957): Bewegungstereotypien beim Rotfuchs. Der Zool. Garten N. F. **22**, 179-196.
- TEMBROCK, G. (1957): Zur Ethologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* [L.]) unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. Zool. Garten N. F. **23**, 289-532.
- TEMBROCK, G. (1976): Die Lautgebung der Caniden. Milu **4**, 1-44.
- TEMBROCK, G. (1978): Verhaltensbiologie, 2. Auflage, UTB Gustav Fischer Verlag.
- TEMBROCK, G. (1992): Verhalten und Evolution. Neue Konzepte und Befunde. In: Verhaltensentwicklung, Akademie Verlag.
- THENIUS, E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Eine historische Tiergeographie. 2. überarb. Auflage, Gustav Fischer Verlag Jena.

- THIEN, H. (1981): Geheimnisvolle Tierwelt Chinas. Leopold Stocker Verlag Graz und Stuttgart.
- THOMPSON, K. (1996): Behavioral Development and Play.
In: Wild mammals in captivity: principles and techniques. Edited by D. G. Kleiman, M. E. Allen, K. V. Thompson and S. Lumpkin; managing editor H. Harris. The University of Chicago Press, Chicago and London.
- TOEPFER, V. (1963): Tierwelt des Eiszeitalters. Akademische Verlagsgesellschaft Geest & Portig K. G., Leipzig.
- TUDGE C. (1991): Letzte Zuflucht Zoo. Die Erhaltung bedrohter Arten in Zoologischen Gärten. Spektrum Akademischer Verlag, Berlin, Heidelberg, Oxford.
- VAN DER WALL, STEPHEN B. (1990): Food Hoarding in Animals.
The University of Chicago Press, Chicago, London.
- VAN LOON, S. (1998): Onderzoek naar de sociale structuur van een groep rode honden. Unveröff. Studienprojekt der Hochschule Tilburg, Holland.
- VEADO, B. V. (1997): Parental Behavior in Maned Wolf *Chrysocyon brachyurus* at Belo Horizonte Zoo. Int. Zoo Yb. **35**, 279-286.
- VENKATARAMAN, A. B., R. ARUMUGAM und R. SUKUMAR (1995): The foraging ecology of dhole (*Cuon alpinus*) in Mudumalai Sanctuary, southern India. J. Zool., London **237**, 543-561.
- VENKATARAMAN, A. B. (1998): Male-biased Adult Sex Ratios and their Significance for Cooperative Breeding in Dhole, *Cuon alpinus*, Packs. Ethology **104**, 671-684.
- VOLAND, E. (1993): Grundriß der Soziobiologie. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena.
- VON BORCKE; K. J. (1998): Untersuchungen bei *Lycaon pictus* zu visuellen Signalen in spezifischen Kontexten und Bewegungsmustern unter Berücksichtigung individualspezifischer und artspezifischer Parameter. Diplomarbeit an der Humboldt Universität Berlin.
- VON FALKENHAUSEN, E. (1981): Verhalten von Tieren und Menschen.
Aulis Verlag Deubner & Co. KG, Köln.
- WASER, P. M. (1996): Patterns and Consequences of Dispersal in Gregarious Carnivores.
In: J. Gittleman (ed), Carnivore Behavior, Ecology and Evolution. Vol 2, 267-295.
- WEBB-PEPLOE, C. G. (1947): Field notes on the mammals of south Tinnevely, South India. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **46** (4), 629ff.
- WELLS, M. C. & M. BEKOFF (1981): An observational study of scent-marking in coyotes *Canis latrans*. Animal Behaviour **29**, 332-350.
- WILDEN J. (1995): Beobachtungen zum Aufzuchtverhalten Afrikanischer Wildhunde, *Lycaon pictus*, in menschlicher Obhut. Zool. Garten N. F, **65**, 273-283.

- WILDEN I. (1997): Phonetische Variabilität in der Lautgebung Afrikanischer Wildhunde und deren frühe Ontogenese. Shaker Verlag GmbH, Aachen.
- WILLIAMS, J. (1935): Wild dog (*Cuon dukhunensis*) killed by domestic dogs. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **37 (4)**, 949-950.
- WINTERBOTTOM, J. C. (1957): A wild dog incident. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **50 (1)**, 163-164.
- WRIGHT, F. (1890): Panthers treed by wild dogs. J. Bomb. Nat. Hist. Soc. **5 (1)**, 191-192.
- WOOD, D. (1994): Wölfe. Könenmann Verlag, Köln.
- ZIMEN, E. (1976): On the Regulation of Pack Size in Wolves. Z. Tierpsychol. **40**, 300-341.
- ZIMEN, E. (2000): Der Wolf, Verhalten, Ökologie und Mythos. Bechtermünz Verlag.

Internetseiten

Die angegebenen Seiten wurden letztmalig am 26. Juni 2005 überprüft.

Artikel von A. Venkataraman: The social life of dholes:
www.thewildones.org/Animals/dhole.html

BBC Wildfacts
www.bbc.co.uk/nature/wildfacts/factfiles/152.shtml

Canid Specialist Group
www.canids.org/SPPACCTS/dhole.htm

Dhole Conservation Projekt – Leon Durbin
www.cuon.net/dholes/

IUCN Canid Action Plan: Dholes, Chapter 8
www.canilds.org/cap/CANID6.pdf

3. Glossar

Die Begriffsbeschreibungen sind folgenden Werken entnommen (Franck 1985, Tembrock 1987, Gattermann 1993, Voland 1993, Alcock 1996).

Adaption: Prozesse der Phylogenese, Ontogenese oder des Verhaltens, die Anpassungen zur Folge haben, welche die Überlebenschance eines Individuums oder einer sozialen Einheit positiv beeinflussen.

Altruismus: Verhalten, das für die Artgenossen innerhalb des sozialen Verbandes von Vorteil ist, für das handelnde Tier zum aktuellen Zeitpunkt jedoch negativ. Eine Form, der reziproke Altruismus, basiert auf der Grundlage, dass das agierende Tier zu einem späteren Zeitpunkt ebenfalls von den altruistischen Verhaltensweisen eines Artgenossen profitieren kann.

Alloparentales Verhalten: Brutpflegeverhalten von Tieren an Jungen, deren Elter sie nicht sind.

Allosäugen: Säugen von fremden Jungen.

Elternaufwand/Elterninvestment: Nach Franck (1985) ist Elternaufwand jeder Aufwand „an Zeit und Energie zugunsten bestimmter Nachkommen und auf Kosten der Fähigkeit, Zeit und Energie für andere Nachkommen aufzuwenden“.

Evolutionstable Strategie ESS (nach Maynard Smith 1974): Mischung verschiedener Verhaltensstrategien, die gewinnbringender sind als eine reine Strategie. Die verschiedenen Strategien stehen in einem bestimmten Gleichgewichtsverhältnis zueinander.

Fitness: In der Evolutionsbiologie wird die individuelle Fitness als Fähigkeit angesehen, die eigenen Gene weiterzugeben und in die Population einzubringen. Direkte Fitness umfasst nur die Weitergabe der Gene durch eigene Vermehrung. Die indirekte Fitness wird dagegen gesteigert, wenn die Gene nicht durch eigene Junge, sondern durch Nachwuchs verwandter Individuen in die Population eingehen. Die inklusive Fitness umfasst sowohl die direkte als auch die indirekte Fitness.

Fortpflanzungssystem: Es beschreibt die Art und Weise, wie sich Populationen bzw. Arten fortpflanzen. Wichtig zur Beschreibung ist die Form der Paarbindung, der Fortpflanzungseinheit (monogam, polygyn, etc.) sowie der Aufzucht (solitär, kommunal).

Helfer: Tiere, die bei der Aufzucht helfen, jedoch nicht die Eltern der Jungen sind. Primäre Helfer sind Verwandte der Jungtiere, sekundäre Helfer sind völlig blutsfremd.

Home range: siehe Streifgebiet.

Infantizid: Tötung der Jungen durch Artgenossen. Infantizid kann Teil einer Fortpflanzungsstrategie sein.

K-Strategen: Durch Selektion entstanden Lebewesen, die relativ wenig Nachkommen zur Welt bringen, dafür mehr in die einzelnen Jungen investieren und damit langes Elterninvestment leisten. Die Geschlechtsreife ist verzögert, zwischengeburtliche Abstände

sind groß, mitunter sind es Jahre. K-Strategen leben tendenziell unter stabilen Umwelteinflüssen und in sozialen Einheiten.

Kommunale Aufzucht: Gemeinschaftliche Aufzucht eines oder mehrerer Würfe durch mehrere Mütter und/oder Rudelmitglieder.

Kooperation: Nach Gattermann (1993) ist Kooperation „Funktionsteilung, bei der zwei oder mehrere Individuen durch Übernahme aufeinander abgestimmter, gleichwertiger oder verschiedener sozialer Rollen zusammenwirken.“

Kosten-Nutzen-Relation: Ethökologischer Ansatz, nach dem jede Verhaltensweise nicht nur Selektionsvorteile, sondern auch Nachteile mit sich bringt. Bei einem adaptiven Merkmal oder Verhalten sollte nach Hamilton der Nutzen langfristig größer als die Kosten für das Individuum sein. Kosten-Nutzen-Relationen werden für den Nahrungserwerb ebenso aufgestellt, wie für Sozial-, Territorial- oder Sexualverhalten. Der Wert einer Verhaltensweise bemisst sich soziobiologisch im Gewinn der Fitness für das Tier, welches das Verhalten zeigt. Zeigt das Individuum das Verhalten an einem ihm verwandten Tier, geht in die Rechnung zusätzlich der Verwandtheitsgrad mit ein.

$$\frac{\text{Verwandtschaftsgrad} \times \text{Nutzen}}{\text{Kosten}} > 1$$

Dies bedeutet für eine Fitnessoptimierung, das adaptive Verhalten bei Verwandten anzuwenden. Ansonsten lohnt es sich bei nicht verwandten Empfängern nur, wenn diese sich reziprok verhalten und bei Gelegenheit die Hilfeleistung erwidert (reziproker Altruismus).

Monogamie: Paarungssystem der Einehe, bei dem das Individuum freiwillig oder gezwungenermaßen nur mit einem Partner eine sexuelle Beziehung eingeht.

Pheromone: Nach außen abgegebene, flüchtige Substanzen, die der innerartlichen Kommunikation dienen.

Polygamie: Paarungssystem, bei dem sich ein Individuum mit mehreren Partnern verpaart.

Bei der Vielehe gibt es die Möglichkeit, dass sich ein Männchen mit mehreren Weibchen (Polygynie) oder ein Weibchen mit mehreren Männchen (Polyandrie) paart oder jedes Geschlecht mehrere Partner hat (Multigamie).

Proximate Fragestellungen: Hintergrund der Frage ist, wie eine vorliegende Verhaltensweise im Individuum erzeugt und intern gesteuert wird. Möglich sind dafür beispielsweise neuronale oder hormonelle Steuerungen, die wiederum von weiteren inneren (beispielsweise genetischen) und äußeren Faktoren (Sinnesreize etc.) getriggert werden. Ursachen dafür können in der Aktualgenese des Individuums jetzt, oder in der Ontogenese, der Entwicklung des Individuums vom Fötusstadium ab, begründet sein.

Rudel: Gruppe aus Familienmitgliedern, die nach Eintritt der Geschlechtsreife weiterhin im Sozialverband leben. Die Tiere eines Rudels kennen sich individuell.

Siblizid: Tötung von Geschwistern/Jungen im selben Bau. Es geschieht durch aktives Beißen und Töten von Wurfgeschwistern/anderen Jungen oder durch Abdrängen von der Nahrungszufuhr, so dass das schwächere Jungtier verhungert.

Soziobiologie: Sie ist ein Teilgebiet der Verhaltensbiologie und befasst sich mit den Wechselwirkungen von natürlicher Selektion und Verhalten. Wichtige Bestandteile dieser populationsbiologischen Betrachtungen sind dabei die Verwandtenselektion, Elternaufwand und spieltheoretische Ansätze. Diese werden als Grundlage für das Studium von Sozialverhalten verwandt.

Spieltheorie (nach Maynard Smith 1984): Die Spieltheorie umfasst die Mathematik, die sich mit Interessenskonflikten innerhalb einer Gruppierung befasst, und sie gibt Einblicke in grundlegende Eigenschaften dieser Konflikte. Mittels Rechenmodellen lassen sich die innerhalb einer Population unter bestimmten Bedingungen auftretenden verschiedenen Strategien simulieren. Dies können Strategien zur Optimierung der Fortpflanzung, Ernährung etc. sein.

Streifgebiet (home range): Gebiet, das beansprucht, aber nicht gegenüber gruppenfremden Artgenossen verteidigt wird.

Taktik: Innerhalb einer Fortpflanzungsstrategie kann ein Individuum verschiedenen Taktiken als Option annehmen, um zum Erfolg zu kommen. Welche Taktik gewählt wird, kann vom Verhalten der Konkurrenten, deren Eigenschaften (Körpergröße, Verteidigungspotential etc.), dem vorherrschenden Geschlechterverhältnis und weiteren Faktoren abhängen.

Territorium/Revier: Gebiet, das vom Inhaber (Einzeltier, Paar, Gruppe) gegen Artgenossen verteidigt wird. Oftmals wird das betreffende Revier markiert.

Thermotaxis: Gerichtete Bewegung, die sich an Temperaturgradienten orientiert.

Ultimate Fragestellung: Hintergrund der Frage ist, warum sich eine vorliegende Verhaltensweise in der Evolution so herausgebildet hat, welchen Zweck oder Vorteil sie gegenüber anderen bietet. Ursachen dafür können in der Phylogenese, der stammesgeschichtlichen Entwicklung, des Verhaltens liegen. Schwerpunkte sind dabei die Angepasstheit des Verhaltens an evolutive oder jetzige Verhältnisse. Auch die Wirkung der natürlichen Selektion auf das Verhalten ist Bestandteil der Fragestellung.

Verwandtenselektion („kin selection“):

Altruistisches Verhalten wird auf verwandte Artgenossen beschränkt. Das sich altruistisch verhaltende Tier gewinnt an indirekter Fitness, wenn durch sein Verhalten die Überlebens- und damit die Reproduktionschancen eines verwandten Individuums gesteigert wurden.

4. Tabellen

Damit die Tabellen, auf denen die Grafiken im Ergebnisteil basieren, leichter zu finden sind, stimmen Abbildungsnummern und Tabellennummern überein. So sind beispielsweise in der Tab. 2 die Ausgangszahlen aufgeführt, aus denen die Abb. 2 erstellt wurde.

Die Tabellennummern sind nicht fortlaufen, da zu Fotoabbildungen keine Tabelle existiert.

Die Stunden geben die Beobachtungszeit je Thema und Beobachtungsblock an. Da an manchen Tagen 24 h Videoaufnahmen im Bau, Videoaufnahmen des Höhleneinganges und direkte Beobachtungen am Gehege stattfanden, summieren sich 2002/2003 in manchen Wochen die Beobachtungsstunden rechnerisch auf über 24 h pro Tag.

4.1 Rudelleben Stationäre Körperkontakte

Tab. 2: Kleingehege Schwerin 2001, 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	Hündin	Alpharüde	
Block I	21	1	7	3	1	0	115
Block II	17	2	8	2	2	0	100
Block III	2	0	5	36	0	0	97

Tab. 3: Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Zw. Hündin	Alphahündin	
Block IV	0	0	8	2	0	3	84,5
Block V	6	47	16	17	4	32	132,5
Block VI	26	79	36	35	4	22	144
Block VII	25	129	43	79	9	41	149

Tab. 5: Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	
Block I	23	22	28	24	84,5
Block II a	19	6	29	4	28,5
Block II b	34	0	76	0	132,5

Tab. 6: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Betahündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zw. Hündin	
Paarungszeit	7	119	20	50	23	2	77
Trächtigkeit	75	297	128	259	70	40	242,5
Aufzucht	39	136	41	128	54	32	189

Tab. 7: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zw. Hündin	
Trächtigkeit	33	248	44	170	139	27	166
Aufzucht I	12	36	18	43	36	27	173,5
Aufzucht II	4	17	7	18	9	10	97

Fanglecken

Tab. 8: Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin	Zw. Hündin	Alpharüde	Zw. Rüde	Stunden
Block IV	1	1	0	0	84,5
Block V	1	3	1	1	132,5
Block VI	10	7	5	0	144
Block VII	11	18	7	1	149

Tab. 9: Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	Hündin	Alpharüde	
Block I	4	5	2	1	7	2	84,5
Block II	5	0	11	0	6	0	161

Tab. 10: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Zw. Hündin	Alphahündin	
Paarungszeit	0	3	2	2	0	0	77
Trächtigkeit	3	28	16	15	0	1	242,5
Aufzucht	1	9	8	14	0	0	189

Tab. 11: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Rüde		Stunden
	Zw. Hündin	Rüde	Alphahündin	Rüde	Zw. Hündin	Alphahündin	
Block I	4	27	31	42	14	3	166
Block II	3	16	9	14	2	0	173,5
Block III	0	9	3	11	1	1	97

Seitenlage

Tab. 13: Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Zweite Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	Alpharüde		
Block IV	0	0	1	1	0	0	3	84,5	
Block V	0	2	1	4	11	1	0	132,5	
Block VI	2	1	6	11	12	7	0	144	
Block VII	0	1	16	33	15	8	0	149	

Tab. 14: Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zw. Rüde	Hündin	Zw. Rüde	Hündin	Alpharüde	
Block I	12	1	4	0	7	4	84,5
Block II a	1	2	8	0	0	1	28,5
Block II b	20	0	16	0	0	0	132,5

Tab. 15: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Rüde		Stunden
	Zweite Hündin	Rüde	Alphahündin	Rüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Paarungszeit	0	7	17	19	8	0	77
Trächtigkeit	51	89	94	79	41	32	242,5
Aufzucht	5	19	49	60	23	4	189

Tab. 16: Kontexte, Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde	
	Zweite Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin
FB	30	65	54	28	11	5
Spiel	4	11	13	12	7	2
Sub	1	3	44	31	5	9
Sonstiges	5	0	6	8	3	1

Tab. 17: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zweite Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Trächtigkeit	25	58	77	45	19	12	166
Aufzucht I	3	9	19	11	1	1	173,5
Aufzucht II	12	12	21	23	6	4	97

Futterbettelverhalten

Tab. 21: Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Zweite Hündin	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Block IV	0	0	1	0	0	0	84,5
Block V	2	1	2	3	1	0	132,5
Block VI	2	0	6	11	11	3	144
Block VII	1	1	11	30	7	3	149

Tab. 22: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Zweite Hündin	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Paarungszeit	2	4	5	5	0	0	77
Trächtigkeit	216	69	76	110	2	3	242,5
Aufzucht	42	12	15	29	1	2	189

Tab. 23: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Kontext des Futterbettelns gegenüber dem Rüden

	Begrüßung	Nahrung	Spiel	Paarung	submissiv	Verteidigung
Alphahündin	73	114	15	7	0	14
Zw. Hündin	34	71	12	2	2	2

Tab. 24: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Zweite Hündin	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Trächtigkeit	187	35	50	82	11	8	166
Aufzucht I	33	10	20	34	1	1	173,5
Aufzucht II	30	9	24	32	3	8	97

Spielverhalten

Tab. 26: Spielaufforderungen; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin initiiert		Alpharüde initiiert		Betahündin initiiert		Stunden
	Alpharüde	Betahündin	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	
Block IV	3	0	0	0	0	0	84,5
Block V	13	5	4	8	6	6	132,5
Block VI	22	25	1	30	12	12	144
Block VII	17	7	7	7	7	3	149

Tab. 27: Spielerische Körperkontakte; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin		Betahündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	
Block IV	0	0	0	0	0	0	84,5
Block V	1	1	0	3	1	1	132,5
Block VI	8	17	29	24	1	1	144
Block VII	3	38	29	23	9	9	149

Tab. 28: Spielaufforderungen; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin initiiert		Alpharüde initiiert		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	
Block I	22	7	10	0	84,5
Block IIa	27	0	9	0	28,5
Block IIb	66	0	13	0	132,5

Tab. 29: Spielerische Körperkontakte; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Hündin	Alpharüde	Alpharüde	
Block I	31	6	12	3	0	0	84,5
Block II	117	5	44	1	2	2	161

Tab. 30: Spielaufforderungen; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin initiiert		Alpharüde initiiert		Zw. Hündin initiiert		Stunden
	Alpharüde	Zw. Hündin	Zw. Hündin	Alphahündin	Alpharüde	Alpharüde	
Paarungszeit	10	4	0	3	1	1	77
Trächtigkeit	15	20	0	141	25	25	242,5
Aufzucht	0	1	1	19	19	19	189

Tab. 31: Spielerische Körperkontakte; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Zw. Hündin	Alphahündin	Alpharüde	Zw. Hündin	Alphahündin	
Paarungszeit	14	4	5	26	4	4	77
Trächtigkeit	126	32	122	231	6	9	242,5
Aufzucht	12	8	18	43	2	0	189

Tab. 32: Spielaufforderungen; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin initiiert		Alpharüde initiiert		Zw. Hündin initiiert		Stunden
	Alpharüde	Zw. Hündin	Alphahündin	Zw. Hündin	Alphahündin	Alpharüde	
Trächtigkeit	5	10	16	26	17	41	166
Aufzucht I	0	0	0	0	16	1	173,5
Aufzucht II	3	13	0	0	26	2	97

Tab. 33: Spielerische Körperkontakte; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Rüde		Stunden
	Zw. Hündin	Rüde	Alphahündin	Rüde	Zw. Hündin	Alphahündin	
Trächtigkeit	10	67	50	98	12	10	166
Aufzucht I	4	2	16	13	0	0	173,5
Aufzucht II	2	12	10	12	4	2	97

Imponier- und Aggressionsverhalten

Tab. 38: Imponierende Körperkontakte; Kleingehege Schwerin 2001, 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	Hündin	Alpharüde	
Block I	0,48	0,03	0,3	0	0,07	0	115
Block II	0,24	0,08	0,08	0	0	0	100
Block III	0	0	0,12	0,29	0	0	97

Tab. 41: Aggressionsverhalten; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin			Alpharüde			Zweite Hündin			Stunden
	Zweite Hündin	Alpharüde	Zweiter Rüde	Alphahündin	Alphahündin	Zweite Hündin	Zweiter Rüde	Alphahündin	Alpharüde	
	dom	dom	dom	dom	def	def	dom	def	def	
Block IV	0	0	0	0	2	0	10	0	0	84,5
Block V	6	0	8	1	0	3	12	0	0	132,5
Block VI	2	2	1	2	0	4	0	0	2	144
Block VII	8	7	0	8	15	2	0	1	4	149

Tab. 43: Imponierende Körperkontakte; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin		Alpharüde			Stunden	
	Zw. Hündin	Alpharüde	Zw. Rüde	Alphahündin	Zw. Hündin		
Block IV	0	9	0	10	5	13	84,5
Block V	0	55	1	35	2	0	132,5
Block VI	24	54	0	13	2	0	144
Block VII	14	135	0	56	1	0	149

Tab. 44: Aggressionsverhalten; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin			Alpharüde				Zweiter Rüde				Stunden
	Alpharüde		Zweiter Rüde	Hündin		Zweiter Rüde		Hündin		Alpharüde		
	def	dom		def	dom	def	dom	def	dom	def	dom	
Block I	2	1	19	72	0	2	11	88	5	6	84,5	
Block II a	3	0	14	13	0	3	7	22	1	1	28,5	
Block II b	8	1	15	37	16	5	12	34	0	0	132,5	

Tab. 45: Imponierende Körperkontakte; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	
Block I	92	10	40	5	84,5
Block II	338	1	88	1	161

Tab. 46: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Alpharüde				Zweite Hündin		Stunden
	Zweite Hündin		Alphahündin		Zweite Hündin		Alphahündin		
	dom	def	dom	def	dom	def	dom	def	
	Aggressiv	Aggressiv	Aggressiv	Aggressiv	Aggressiv	Aggressiv	Aggressiv	Aggressiv	
Paarungszeit	30	0	0	8	8	0	1	0	77
Trächtigkeit	98	6	2	2	2	2	5	0	242,5
Aufzucht	88	20	0	0	0	2	27	1	189

**Tab. 47: Aggression um Nahrung gegen die zweite Hündin
Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde**

	Aufzucht	Trächtigkeit	Paarungszeit
Alphahündin	4	26	4
Alpharüde	1	3	0

Tab. 48: Imponierende Körperkontakte; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zweite Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Paarungszeit	3	112	1	35	25	13	77
Trächtigkeit	54	101	73	142	13	15	242,5
Aufzucht	7	7	12	31	8	7	189

Tab. 49: Imponierende Körperkontakte; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Rüde		Stunden
	Zweite Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	Alphahündin	Zweite Hündin	
Trächtigkeit	18	61	7	86	221	18	166
Aufzucht I	2	4	3	5	5	1	173,5
Aufzucht II	8	5	10	0	0	1	97

Tab. 51: Vorderbeinstemmen gegen Rüden; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Trächtigkeit	Aufzucht I	Aufzucht II
Alphahündin	9	1	1
Zweite Hündin	20	5	3

Markierungsverhalten

Tab. 53: Gesamtmarkierungsrate; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin					Zweite Hündin					Alpharüde					Zweiter Rüde					Stunden
	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	
Block IV	4	0	1	0	2	0	0	4	0	1	25	0	0	0	5	0	0	0	0	1	84,5
Block V	10	0	5	0	15	0		9		6	39	0	4		12			6		3	132,5
Block VI	37	0	10	18	28	0		7		10	83	1	7		36			11		0	144
Block VII	63	0	14	15	41	0		23		9	87	0	6		33			1		2	149

Tab. 54: Gesamtmarkierungsrate; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin					Alpharüde					Zweiter Rüde					Stunden
	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	
Block I	3	0	8	30	7	54	1	2	0	6	0	0	10	0	1	84,5
Block II a	4	0	4	29	7	32	0	1	0	5	1	0	2	0	1	28,5
Block II b	4	0	4	203	42	173	4	8	0	29	0	0	7	0	3	132,5

Tab. 55: Gesamtmarkierungsrate; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin					Zweite Hündin					Alpharüde					Stunden
	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	RLU	FLU	UR	HU	KO	
Paarungszeit	84	0	3	66	25	0	0	14	0	13	131	2	4	0	16	77
Trächtigkeit	56	0	35	15	57	0	0	26	0	10	178	18	14		54	242,5
Aufzucht	2	0	11	0	6	0	0	5	0	3	19	4	11		9	189

Tab. 56: Gesamtmarkierungsrate; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin				Zweite Hündin		Alpharüde				Stunden		
	RLU	UR	HU	KO	UR	KO	RLU	FLU	UR	KO			
Trächtigkeit	24	24	23	41		21		8	185	11	12	24	166
Aufzucht I	0	11	0	3		8		3	21	2	8	5	173,5
Aufzucht II	3	5	3	0		3		1	13	0	10	4	97

Geruchliche Kontrolle, ohne zu Markieren

Tab. 57: Riechen an Urin; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin			Alpharüde			Zweite Hündin			Stunden
	eigenen	Zw. Hündin	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Zw. Hündin	eigenen	Alphahündin	Alpharüde	
Paarungszeit	0	0,06	0	0,01	0	0,01	0	0,04	0,01	77
Trächtigkeit	0,01	0,02	0,02	0,001	0	0,02	0,001	0	0,04	242,5
Aufzucht	0	0,01	0,01	0	0	0	0	0	0,01	189

Tab. 58: Riechen an Urin; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

Urin von	Alphahündin			Zw. Hündin			Alpharüde			Stunden		
	eigenen	Zw. Hündin	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Zw. Hündin			
	1	0	14	7	0	0	18	14	2	1	0	2

Tab. 59: Riechen an Urin auf Kot; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin			Zw. Hündin			Alpharüde			Stunden
	eigenen	Zw. Hündin	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Zw. Hündin	
	0	7	13	1	4	22	6	1	4	

Markierungsverhalten über Urin**Tab. 60: Späteres Markieren; Kleingehege Schwerin 2001, 2,1 Rothunde**

Letzter Urin	Alpharüde			Stunden
	eigenen	Alphahündin	Zw. Rüde	
Block I	18	13	0	91
Block II	26	4	0	95,5
Block III	35	2	3	80,5

Tab. 61: Sofortiges Markieren; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

Letzter Urin	Alphahündin			Alpharüde			Stunden
	eigenen	Zw. Hündin	Alpharüde	Zw. Rüde	eigenen	Alphahündin	
Block IV	0	0	1	0	1	0	84,5
Block V	0		1		4	1	138
Block VI	0		3		0	5	144
Block VII	7		7		2	6	150

Tab. 62: Sofortiges Markieren; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

Letzter Urin	Hündin			Alpharüde			Stunden
	eigenen	Alphar.	Zw. Rüde	eigenen	Alphah.	Zw. Rüde	
Block I	0	1	0	1	11	0	84,5
Block II a	1	1		0	1		28,5
Block II b	1	9			7		132,5

Tab. 63: Späteres Markieren; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

Letzter Urin	Hündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	
Block I	3	3	8	4	84
Block II a	4	1	2	2	28,5
Block II b	29	12	13	13	132,5

Tab. 64: Mediane; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

Letzter Urin	Hündin		Alpharüde	
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin
Block I	19	12	4,5	24
Block II	12	4	11	6

Tab. 65: Sofortiges Markieren; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Letzter Urin	Alphahündin		Alpharüde		Zweite Hündin		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Zw. Hündin	Alpharüde	
Paarungszeit	6	23	1	26	0	0	77
Trächtigkeit	1	10	1	17	2	1	242,5
Aufzucht	0	0	0	1	0	0	189

Tab. 66: Späteres Markieren; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Letzter Urin	Alphahündin			Alpharüde			Stunden
	eigenen	Zw. Hündin	Alphar.	eigenen	Alphahündin	Zw. Hündin	
Paarungszeit	17	0	17	12	16	0	77
Trächtigkeit	0	0	15	19	11	6	242,5
Aufzucht	0	0	0	1	1	0	189

Tab. 67: Sofortiges Markieren; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

Letzter Urin	Alphahündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	Alphahündin	Zw. Hündin		
Trächtigkeit	8	14	3		166
Aufzucht I	0	2	1		173,5
Aufzucht II	0	0	0		97

Tab. 68: Späteres Markieren; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

Letzter Urin	Alphahündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	Zw. Hündin	
Trächtigkeit	18	27	11	5	166
Aufzucht I	1	2	1	0	173,5
Aufzucht II	0		0	0	97

Markierungsverhalten über Kot

Tab. 69: Sofortiges Doppelmarkieren; Kleingehege Schwerin 2001, 2,1 Rothunde

Urin von	Hündin		Alpharüde		Stunden
	Alpharüde	eigenen	Alphahündin		
Block I	1	5	6		91
Block II	0	2	0		95,5
Block III	0	4	0		80,5

Tab. 70: Sofortiges Erstmarkieren; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

Kot von	Alphahündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	
Block IV	0	0	0	0	84,5
Block V	0	2	1	4	138
BlockVI	0	9	0	10	144
BlockVII	0	19	0	15	150

Tab. 71: Sofortiges Doppelmarkieren; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

Urin von	Alphahündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	
Block IV	0	0	0	0	84,5
Block V	0		2	1	138
BlockVI	0	5	6	0	144
BlockVII	0	11	2	12	150

Tab. 72: Median, späteres Markieren; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

Urin von	Alphahündin		Alpharüde	
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin
Block IV	0	0	0	0
Block V	0	3	4	7
Block VI	7	9	7	6
Block VII	9	50	12	9

Tab. 73: Späteres Doppelmarkieren; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin	Alpharüde
Block IV	0	0
Block V	1	4
Block VI	8	19
Block VII	6	9

Tab. 74: Rate, späteres Erstmarkieren; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

Kot von	Hündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Hündin	
Block I	0	2	0	1	84,5
Block II a	2	1	0	0	28,5
Block II b	6	6	0	17	132,5

Tab. 75: Sofortiges Doppelmarkieren; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

Urin von	Hündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Hündin	
Block I	0	0	1	1	84,5
Block II a	0	1	1	2	28,5
Block II b	0	9	1	10	132,5

Tab. 76: Späteres Doppelmarkieren; Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

Urin von	Hündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Hündin	
Block I	4	5	6	4	84,5
Block II a	6	2	8	4	28,5
Block II b	34	30	43	28	132,5

Tab. 77: Sofortiges Erstmarkieren; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Kot von	Alphahündin		Alpharüde		Zw. Hündin	Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin		
Paarungszeit	0	7	0	7	0	77
Trächtigkeit	0	11	1	20	1	242,5
Aufzucht	0	0	0	3	1	189

Tab. 78: Sofortiges Doppelmarkieren; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Urin von	Alphahündin		Alpharüde		Zw. Hündin	Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin		
Paarungszeit	4	13	2	6	0	77
Trächtigkeit	0	9	4	8	1	242,5
Aufzucht	0	0	0	0	0	189

Tab. 79: Späteres Doppelmarkieren; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Urin von	Alphahündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	
Paarungszeit	6	6	1	7	77
Trächtigkeit	2	4	13	5	242,5
Aufzucht	0	1	1	1	189

Tab. 82: Späteres Doppelmarkieren; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

Urin von	Alphahündin		Alpharüde		Stunden
	eigenen	Alpharüde	eigenen	Alphahündin	
Trächtigkeit	1	7	22	5	166
Aufzucht I	0	0	1	0	173,5
Aufzucht II	0	0	0	0	97

Glockenlaute

Tab. 83: Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin	Zw. Hündin	Alpharüde	Zweiter Rüde	Stunden
Block V	0	0	4	0	132,5
Block VI	0	8	4	15	144
Block VII	1	88	3	20	149

Tab. 84: Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin	Alpharüde	Zweiter Rüde	Stunden
	Anzahl GL	Anzahl GL	Anzahl GLW	
Block I	6	1	2	84,5
Block IIa	8	1	18	28,5
Block IIb	81	0	24	132,5

Tab. 85: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin	Alpharüde		Stunden
	Anzahl GL	Anzahl GLW	Anzahl GL	Anzahl GLW	Anzahl GL	
Paarungszeit	0	0	63	0	2	77
Trächtigkeit	2	2	28	1	9	242,5
Aufzucht	2	52	5	2	14	189

Tab. 86: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Muttertier	Zweite Hündin	Rüde
1. Woche	0	20	0
2. Woche	0	0	5
3. Woche	0	2	0
4. Woche	0	0	0
5. Woche	0	0	0
6. Woche	0	0	1
7. Woche	0	2	3
8. Woche	0	2	0
9. Woche	4	3	0

Tab. 87: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Aufzucht II	Aufzucht I	Trächtigkeit
Alpharüde	0	1	3
Zw. Hündin	1	4	23
Alphahündin	0	4	6

4.2 Reproduktion und Aufzucht

Naso-anales Beriechen

Tab. 89: Kleingehege Schwerin 2001, 2,1 Rothunde

bei	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zweiter Rüde	Hündin	Zweiter Rüde	Hündin	Alpharüde	
Block I	64	0	19	0	49	9	115
Block II	6	0	8	1	0	1	100
Block III	6	0	1	2	0	0	97

Tab. 90: Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

bei	Alphahündin			Zw. Hündin		
	Zw. Hündin	Alpharüde	Zw. Rüde	Alphahündin	Alpharüde	Zw. Rüde
Block IV	0	0	0	1	2	10
Block V	1	13	6	2	5	7
Block VI	2	14	0	4	9	0
Block VII	1	18	0	5	2	0

bei	Alpharüde			Zweiter Rüde			Stunden
	Alphahündin	Zw. Hündin	Zw. Rüde	Alphahündin	Zw. Hündin	Alpharüde	
Block IV	3	0	4	0	1	0	84,5
Block V	5	4	5	4	5	1	132,5
Block VI	1	1	0	0	0	0	144
Block VII	1	1	0	0	0	0	149

Tab. 91: Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

bei	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	Alpharüde	Zweitem Rüden	Hündin	Zweitem R	Hündin	Alpharüde	
Block I	6	4	6	0	0	0	84,5
Block II	39	0	21	0	0	0	28,5

Tab. 92: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

bei	Alphahündin		Zw. Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Rüde	Alphahündin	Rüde	Alphahündin	Zw. Hündin	
Paarungszeit	2	19	2	9	4	3	77
Trächtigkeit	6	46	6	34	7	9	242,5
Aufzucht	1	2	2	0	0	2	189

Tab. 93: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

bei	Alphahündin		Zweite Hündin		Alpharüde		Stunden
	Zw. Hündin	Rüde	Alphahündin	Rüde	Alphahündin	Zw. Hündin	
Trächtigkeit	8	31	5	26	6	1	166
Aufzucht I	0	0	0	0	0	1	173,5
Aufzucht II	0	0	0	0	1	0	97

Belecken der Geschlechtsorgane

Tab. 94: Kleingehege Magdeburg 2002 2,1 Rothunde

	Hündin		Alpharüde		Zweiter Rüde		Stunden
	sich selbst	Alpharüde	sich selbst	Hündin	sich selbst		
Block I	0	3	3	0	0		84,5
Block II a	3	4	1	2	1		28,5
Block II b	1	16	0	0	0		132,5

Tab. 95: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin			Alpharüde			Stunden	
	sich selbst	Zweite Hündin	Alpharüde	sich selbst	Alphahündin	Alpharüde	sich selbst	Alphahündin		Zweite Hündin
Paarungszeit	8	13	11	3	14	4	1	19	1	77
Trächtigkeit	23	21	23	11	36	7	8	9	5	242,5
Aufzucht	136	5	5	0	34	3	12	0	0	189

Tab. 97: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin			Zweite Hündin			Alpharüde			Stunden
	sich selbst	Zw. Hündin	Alpharüde	sich selbst	Alphahündin	Alpharüde	sich selbst	Alphahündin	Zw. Hündin	
Trächtigkeit	4	2	24	1	0	3	3	22	2	166
Aufzucht I	1	0	0	1	0	0	2	0	0	173,5
Aufzucht II	1	0	0	0	0	0	0	0	0	97

Paarungsaufforderung und Aufreiten

Tab. 100: Aufreiten auf den Rüden; Freianlage Schwerin 2001, 2,2 Rothunde

	Alphahündin	Zw. Hündin
Block IV	4	2
Block V	8	5
Block VI	9	20
Block VII	39	1

Tab. 101: Paarungsaufforderung; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Stunden
	Zweite Hündin	Alpharüde	Alphahündin	Alpharüde	
Paarungszeit	2	51	0	3	77
Trächtigkeit	1	40	9	286	242,5

Tab. 102: Paarungsauff.orderung an den Rüden; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Stunden
14.-20.01.	1	0	25,5
21.-27.01.	50	3	28,5
28.01-03.02	9	33	20,5
04.-08.02.	16	112	27,5
11.-17.02.	8	116	31,5
20.-2.03.	2	61	29
4.-6.03.	2	10	12,5
12.-17.03.	3	0	22
18.-24.03.	0	9	31,5
25.-31.03.	0	0	28,5
01.-07.04.	0	6	39,5

Tab. 103: Gesamtes Aufreiten; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Rüde	Stunden
	Rüde	Zw. Hündin	Rüde	Zw. Hündin	Alphahündin	
Paarungszeit	76	0	120	1	11	77
Trächtigkeit	59	2	350	0	12	242,5
Aufzucht	0	0	4	0	1	28,5

Tab. 104: Aufreiten auf den Rüden; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Stunden
05.-13.01.	11	19	23
14.-20.01.	36	30	25,5
21.-27.01.	27	71	28,5
28.01-03.02	3	60	20,5
04.-08.02.	19	72	27,5
11.-17.02.	15	107	31,5
20.-2.03.	12	47	29
4.-6.03.	6	9	12,5
12.-17.03.	3	23	22
18.-24.03.	1	7	31,5
25.-31.03.	0	7	28,5
01.-07.04.	0	18	39,5
8.-14.04	0	1	37
15.-21.4.	0	0	31
22.-28.04	0	0	25
29.-03.05.	0	1	31,5
6.-10.05.	0	2	41

Tab. 105: Paarungsaufforderung; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Stunden
4.-9.Feb	10	95	21
11.-16.Feb	1	24	7,5
17.-23.Feb	1	62	25
24.-2.März	17	159	22,5
4.Feb-9.März	40	60	23
10.-15. März	49	58	18
17.-23. März	0	23	24,5
25.-30. März	0	2	24,5

Tab. 106: Auffordern/Aufreiten; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Paarungsaufforderung		Aufreiten		Alphahündin	Zweite Hündin
	Alphahündin	Zweite Hündin	Alphahündin	Zweite Hündin		
Trächtigkeit	Rüde	Rüde	Rüde	Rüde	Alphahündin	Zweite Hündin
	118	483	3	297	111	8

Tab. 107: Aufreiten auf den Rüden; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Stunden
4.-9.Feb	1	48	21
11.-16.Feb	0	13	7,5
17.-23.Feb	1	37	25
24.-2.März	1	53	22,5
4.Feb-9.März	0	29	23
10.-15. März	0	40	18
17.-23. März	0	41	24,5
25.-30. März	0	39	24,5

Säugen

Tab. 112: Säugen; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Betahündin	Stunden
1. Woche	85	0	181
2. Woche	154	9	179
3. Woche	152	25	193
4. Woche	54	7	92
5. Woche	14	0	58,5

Tab. 113: Säugen; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Muttertier	Zweite Hündin	Stunden
3. Woche	30	0	39
4. Woche	5	1	17,5
5. Woche	35	8	80,5
6. Woche	24	11	112,5
7. Woche	22	12	127
8. Woche	14	5	129
9. Woche	0,07	0,03	30
11. Woche	0,06	0	17

Säubern der Welpen

Tab. 116: Gesamter Körper; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Muttertier	Zweite Hündin	Rüde	Stunden
1. Woche	121	4	11	162
2. Woche	86	67	176	179
3. Woche	81	103	115	193
4. Woche	35	29	31	92
5. Woche	17	22	22	58,5
6. Woche	16	21	39	59,5

Tab. 117: Anogenitalregion; Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Alpharüde	Stunden
1. Woche	61	0	1	162
2. Woche	64	40	70	179
3. Woche	47	58	39	193
4. Woche	24	22	12	92
5. Woche	12	13	9	58,5
6. Woche	4	7	6	59,5

Tab. 119: Gesamter Körper; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Muttertier	Zweite Hündin	Rüde	Stunden
2. Woche	8	46	24	71,5
3. Woche	27	66	46	39
4. Woche	2	12	2	17,5
5. Woche	4	34	67	80,5
6. Woche	1	52	86	112,5
7. Woche	3	9	90	127
8. Woche	0	3	45	129
9. Woche	2	3	9	30
10. Woche	4	1	0	17
11. Woche	2	2	1	18
12. Woche	4	0	0	24,5
13. Woche	0	1	0	23,5

Tab. 120: Anogenitalregion; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Alpharüde	Stunden
2. Woche	6	25	4	71,5
3. Woche	23	43	21	39
4. Woche	1	4	0	17,5
5. Woche	3	18	42	80,5
6. Woche	1	40	56	112,5
7. Woche	3	7	62	127
8. Woche	0	2	35	129

Futterzutragen

Tab. 124: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Rüde	Zweite Hündin	Muttertier	Stunden
1. Woche	26	0	0	162
2. Woche	36	4	0	179
3. Woche	20	2	2	193
4. Woche	8	1	0	92
5. Woche	4	0	0	58,5
6. Woche	2	0	0	59,5

Tab. 125: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alpharüde	Alphahündin	Betahündin	Stunden
1. Woche	1	0	0	101,5
2. Woche	3	0	0	71,5
5. Woche	4	0	1	80,5
6. Woche	6	0	0	112,5
7. Woche	8	2	1	127
8. Woche	0	1	1	129

Futtervergrabenen (ohne Vorwürgen)

Tab. 12: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Alpharüde	unbekannt	Summe	Stunden
	normal	normal	normal	normal		
Paarungszeit	10	7	15	19	51	77
Trächtigkeit	61	7	4	33	105	242,5
Aufzucht	50	56	1	20	127	189

Tab. 127: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Zweite Hündin	Alpharüde	unbekannt	Summe	Rate	Stunden
	normal	normal	normal	normal			
Trächtigkeit	19	11	25	26	81	0,48	166
Aufzucht II	30	25	5	12	72	0,41	173,5
Aufzucht II	1	9	0	14	24	0,25	97

Welpentransport

Tab. 134: Prozent und Anzahl falscher Griffe; 2002 und 2003 , 1,2 Rothunde

	2002	Prozent	2003	Prozent
Alphahündin	37	8,1	4	3,6
Zw. Hündin	21	39,6	11	7,1
Rüde	19	4,5	10	2,3

Tab. 136: Prozent und Anzahl richtiger Griffe; 2002 und 2003, 1,2 Rothunde

	Anzahl		Prozent		
	2002	Block III a	Block III b	Block III a	Block III b
Alphahündin		96	363	79,2	95,3
Zweite Hündin		4	49	75	59
Rüde		82	342	96,3	95,3

	Anzahl			Prozent			
	2003	Block II a	Block II b	Block III	Block II a	Block II b	Block III
Alphahündin		32	77	2	90,6	98,7	100
Zweite Hündin		42	111	0	85,7	95,6	0
Rüde		76	356	9	96,1	98	100

Tab. 137: Lautgebung, wenn Muttertier richtig trägt; 2002 und 2003

	2002		Anzahl		2003		Anzahl	
	Prozent		III a	III b	Prozent		II a	II b
Muttertier								
Welpen still	13,2	68,2	10	236	20,7	88,1	6	67
Welpen schreit	84,2	31,8	642	110	79,3	10,5	23	8
keine Angabe	2,6	0			0	1,3	0	1

Tab. 138: Lautgebung, wenn zweite Hündin richtig trägt; 2002 und 2003

	2002		Anzahl		2003		Anzahl	
	Prozent		III a	III b	Prozent		II a	II b
Zw. Hündin								
Welpen still	33,3	65,5	1	19	11,1	89,8	4	97
Welpen schreit	0	34,5	0	10	86,1	6,5	31	7
keine Angabe	66,7	0	2	0	2,8	3,7	1	4

Tab. 139: Lautgebung, wenn Vattertier richtig trägt; 2002 und 2003

	2002		Anzahl		2003		Anzahl	
	Prozent		III a	III b	Prozent		II a	II b
Rüde								
Welpen still	16,5	87,7	13	286	53,4	93,7	39	327
Welpen schreit	82,3	12,3	65	40	45,2	3,2	33	11
keine Angabe	1,3	0	1	0	1,4	3,2	1	1

Locken

Tab. 144: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Muttertier	Zw. Hündin	Rüde	Stunden
5. Woche	10	13	8	80,5
6. Woche	10	12	11	112,5
7. Woche	13	14	28	127
8. Woche	4	3	10	129
9. Woche	1	2	14	30
11. Woche	0	0	5	17
12. Woche	0	1	15	18
13. Woche	0	1	5	24,5
14. Woche	0	0	3	23,5

Imponieren gegen Welpen

Tab. 147: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zweite Hündin		Rüde		Stunden
	passiver Welpen	aktiver Welpen	passiver Welpen	aktiver Welpen	passiver Welpen	aktiver Welpen	
Aufzucht I	6	13	4	53	0	6	173,5
Aufzucht II	25	51	54	12	0	7	97

Imponieren gegen Personen

Tab. 149: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Rüde		Stunden
	bekannte P.	unbekannte P.	bekannte P.	unbekannte P.	bekannte P.	unbekannte P.	
Paarungszeit	1	1	0	0	0	0	77
Trächtigkeit	4	15	0	2	23	2	242,5
Aufzucht	10	46	15	20	61	9	159

Tab. 150: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin		Zw. Hündin		Rüde		Stunden
	bekannte P.	unbekannte P.	bekannte P.	unbekannte P.	bekannte P.	unbekannte P.	
Trächtigkeit	2	6	1	2	247	0	166
Aufzucht I	12	37	7	6	70	2	173,5
Aufzucht II	12	12	3	4	29	5	97

Glockenlaute

Tab. 154: Freianlage Schwerin 2002, 1,2 Rothunde

	GLW	Stunden
1. Woche	19	162
2. Woche	90	179
3. Woche	44	193
4. Woche	11	92
5. Woche	36	58,5
6. Woche	27	59,5

Tab. 155: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	GLW	Stunden
1. Woche	1	101,5
2. Woche	18	71,5
3. Woche	3	39
4. Woche	0	17,5
5. Woche	8	80,5
6. Woche	9	112,5
7. Woche	6	127
8. Woche	7	129
9. Woche	17	30
11. Woche	34	17
12. Woche	25	18
13. Woche	2	24,5

Tab. 156: Prozentualer Anteil; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

Block II	Block III	
alle Welpen	Gesunde Welpen	Kranker Welpen
29	11	33

Futterbettelverhalten

Tab. 157: Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Alphahündin	Alpharüde	Zweite Hündin	Stunden
Aufzucht I	1	32	4	88
Aufzucht II	26	64	36	97

Spielverhalten

Tab. 164: Welpenspiel; Freianlage Schwerin 2003, 1,2 Rothunde

	Objektspiel	Jagdspiel	Sozialspiel
Aufzucht I	45	7	280
Aufzucht II	101	80	389
Stunden	88	48	105,5
Ab	5. Woche	7. Woche	4. Woche

4.3 Haltung in zoologischen Gärten

Tab. 170: Wurfgrößen

Anzahl Welpen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Anzahl Zoos	4	9	7	4	12	10	4	4	3	1	1

Tab. 171: Rudelgrößen

Rudelgröße	Wurfgröße	Anzahl Würfe
1,1	5,3	4
1,2/2,1	5,5	6
≥ 4	6,3	14

Tab. 172: Rudelgrößen: Prozentualer Anteil der Rudeln, die nicht werfen

Rudelgröße	Prozent	Anzahl Würfe
1,1	78	12
1,2/2,1	50	6
≥ 4	0	4

5. Eidesstattliche Erklärung

Ich (Heike Maisch, geboren am 10.06.1974 in Waiblingen) erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe der Quelle gekennzeichnet.

Weitere Personen waren an der inhaltlichen materiellen Erstellung der vorliegenden Arbeit nicht beteiligt. Insbesondere habe ich hierfür nicht die entgeltliche Hilfe von Vermittlungs- bzw. Beratungsdiensten (Promotionsberater oder andere Personen) in Anspruch genommen. Niemand hat von mir unmittelbar oder mittelbar geldwerte Leistungen für Arbeiten erhalten, die im Zusammenhang mit dem Inhalt der vorgelegten Dissertation stehen.

Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Remseck, 07.07.2005

Heike Maisch