

**Zum Sozialverhalten rudellebender
Wildcaniden in Gefangenschaft. Vergleichende
Untersuchungen an *Canis lupus*, *Cuon alpinus*,
Lycaon pictus und *Speothos venaticus***

Dissertation

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

**dem
Fachbereich Biologie
der Philipps-Universität Marburg
vorgelegt von**

**Corinna Bogusch
aus Osnabrück**

Marburg / Lahn 2002

Vom Fachbereich Biologie der Philipps-Universität Marburg
als Dissertation am 24.01.2003 angenommen.

Erstgutachter: Herr PD Dr. L. Beck
Zweitgutachter: Herr Prof. Dr. H.-W. Bohle

Tag der mündlichen Prüfung am 12.02.2003

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1. Allgemeine Einführung und Fragestellung	1
1.2. Heterochronie als Evolutionsmechanismus	2
1.3. Vorstellung der beobachteten Caniden	4
1.3.1. Die Familie Canidae	4
1.3.2. Der Wolf <i>Canis lupus</i> Linnaeus, 1758.....	4
1.3.3. Der Rothund <i>Cuon alpinus</i> (Pallas, 1811).....	6
1.3.4. Der Afrikanische Wildhund <i>Lycaon pictus</i> (Temminck, 1820)	8
1.3.5. Der Waldhund <i>Speothos venaticus</i> (Lund, 1842)	10
2. Methode	12
2.1. Zoobeobachtung versus Freilandbeobachtung	12
2.2. Zoologische Gärten und technische Hilfsmittel	13
2.2.1. Zoologische Gärten, in denen Beobachtungen durchgeführt wurden	13
2.2.2. Technische Hilfsmittel	13
2.3. Verhaltenskatalog.....	15
2.3.1. Zur Definition der Verhaltenskategorien	15
2.3.2. Ausdrucksgesten	15
2.3.3. Soziale Verhaltensweisen	16
2.3.4. Harn- und Kothaltungen	19
2.4. Verhaltensmessung	21
2.4.1. Zur Theorie der Beobachtungsmethoden	21
2.4.1.1. Zur Auswahl der Beobachtungsmethoden	21
2.4.1.2. Die Fokustier-Methode	21
2.4.1.3. Die All-Occurance-Methode	21
2.4.1.4. Punktmessungen	22
2.4.1.5. Die Ad-Libitum-Methode	22
2.4.2. Zur Praxis der angewendeten Beobachtungsmethoden.....	23
2.4.2.1. Allgemeine Regeln zu den Beobachtungen	23
2.4.2.2. Beobachtungsdurchführung und Verfahrenanpassung.....	24
2.5. Statistik.....	29
3. Ergebnisse	30
3.1. Inventarisierung von Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen.....	30
3.1.1. Vorbemerkungen.....	30
3.1.2. Zum Verfahren.....	31
3.1.3. Ergebnisse zu den beobachteten Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen.....	32
3.1.4. Diskussion zu den Ausdrucksgesten	35
3.1.4.1. Schwanzhaltung	35
3.1.4.2. Schnauzenhaltung	40
3.1.4.3. Ohrenhaltung	44

3.1.5. Diskussion zu den sozialen Verhaltensweisen.....	47
3.1.5.1. Kontakte mit dem Kopf	47
3.1.5.2. Körperkontakte	53
3.1.5.3. Einfache Verhaltensweisen ohne Kontakt	59
3.1.5.4. Komplexe Verhaltensweisen	63
3.1.6. Gemeinsamkeiten und Unterschiede in den Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen.....	69
3.2. Rangordnung	71
3.2.1. Vorbemerkungen.....	71
3.2.2. Zur Methode und Auswertung	71
3.2.2.1. Methodische Vorbemerkungen.....	71
3.2.2.2. Liste rangrelevanter Verhaltensweisen	72
3.2.2.3. Auswertung.....	73
3.2.3. Ergebnisse	76
3.2.3.1. Rangordnung.....	76
3.2.3.2. Rangunterschiede.....	79
3.2.3.3. Linearität.....	79
3.2.3.4. Häufigkeit rangrelevanter Interaktionen	79
3.2.3.5. Initiativen zu rangrelevanten Auseinandersetzungen	81
3.2.4. Kapiteldiskussion.....	82
3.3. Kontaktaufnahme und Annäherung	84
3.3.1. Vorbemerkungen.....	84
3.3.2. Zur Methode und Auswertung	84
3.3.3. Ergebnisse	87
3.3.3.1. Häufigkeitsrate von Kontaktaufnahme und Annäherung	87
3.3.3.1.1. Rudelvergleich.....	87
3.3.3.1.2. Häufigkeit von Kontaktaufnahme und Annäherung in Abhängigkeit von der Alpha-Position.....	89
3.3.3.1.3. Häufigkeit von Kontaktaufnahme und Annäherung in Abhängigkeit vom Geschlecht	90
3.3.3.2. Art der Kontaktaufnahme und Annäherung.....	92
3.3.3.2.1. Rudelvergleich.....	92
3.3.3.2.2. Art der Kontaktaufnahme in Abhängigkeit von Rangposition, Dominanzverhältnis und Geschlecht	95
3.3.3.3. Kontaktaufnahmen innerhalb eines Individuenpaares	96
3.3.3.3.1. Rudelvergleich.....	96
3.3.3.3.2. Kontaktaufnahmen innerhalb eines Individuenpaares in Abhängigkeit von Rangposition, Dominanzverhältnis und Geschlecht.....	97
3.3.3.4. Verhältnis von Kontaktaufnahme und Kontaktabbruch bzw. Annäherung und Sich-Entfernen	99
3.3.4. Kapiteldiskussion.....	100
3.3.4.1. Artspezifische Diskussion	101
3.3.4.2. Zur Individualdistanz der untersuchten Arten	102
3.3.4.3. Artunabhängige Geschlechtsmerkmale	103

3.4. Distanzen	104
3.4.1. Vorbemerkungen.....	104
3.4.2. Zur Methode und Auswertung	104
3.4.3. Ergebnisse	107
3.4.3.1. Mittlere Distanz der verschiedenen Rudel.....	107
3.4.3.2. Entfernung zum Nächsten.....	107
3.4.3.3. Häufigkeit eines bestimmten Nächsten	109
3.4.3.4. Vorkommen als Nächster in Abhängigkeit von der Alpha-Position .	112
3.4.3.5. Vorkommen als Nächster in Abhängigkeit vom Geschlecht.....	113
3.4.4. Kapiteldiskussion.....	114
3.4.4.1. Die Arten im Einzelnen	114
3.4.4.2. Kontakttiere und Distanztiere	118
3.4.4.3. Die besondere räumliche Position der Alpha-Tiere.....	119
3.5. Harnen und Koten.....	121
3.5.1. Vorbemerkungen.....	121
3.5.2. Zur Methode und Auswertung	121
3.5.3. Ergebnisse	122
3.5.3.1. Harnhaltungen.....	122
3.5.3.2. Harnorte	128
3.5.3.3. Häufigkeit des Harnens.....	134
3.5.3.4. Markieren mit Harn	136
3.5.3.5. Koten	138
3.5.3.6. Folgen, Wiederholungen und Sequenzen	141
3.5.3.7. Vierfüßiges Scharren	147
3.5.3.8. Wälzen	150
3.5.3.9. Harnen in sozialen Interaktionen	152
3.5.4. Kapiteldiskussion.....	154
4. Abschlussdiskussion.....	157
4.1. Rudelführung.....	157
4.1.1. Das Problem variabler Sozialstrukturen	157
4.1.2. Gemeinsamkeiten und Unterschiede der untersuchten Rudel.....	157
4.1.3. Strategien der Rudelführung	160
4.1.3.1. Reziprozität in der Aufrechterhaltung des Dominanzverhältnisses...	160
4.1.3.2. Despotische und tolerante Rudelführung	162
4.1.4. Die Typen der Rudelführung als wichtige Merkmale zur Beschreibung von Sozialstrukturen.....	162

4.2. Rudelleben.....	164
4.2.1. Zur Rekonstruktion der Evolution des Rudellebens	164
4.2.2. Das Leben in Gruppen innerhalb eines Wohngebiets	165
4.2.2.1. Rudellebende und nicht-rudellebende Arten	165
4.2.2.2. Modelle zur Evolution des Lebens in Gruppen	166
4.2.3. Das Fortpflanzungsmonopol der Alpha-Tiere und die gemeinsame Jungenaufzucht mit Helfern.....	168
4.2.3.1. Rudellebende und nicht-rudellebende Arten	168
4.2.3.2. Modelle zur Evolution des Fortpflanzungsmonopols der Alpha- Tiere.....	170
4.2.3.3. Modelle zur Evolution der gemeinsamen Jungenaufzucht mit Helfern.....	171
4.2.4. Die gemeinsame Jagd und das Teilen von Nahrung	173
4.2.4.1. Rudellebende und nicht-rudellebende Arten	173
4.2.4.2. Modelle zur Evolution der gemeinsamen Jagd.....	175
4.2.5. Weitere Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen den vier rudellebenden Arten	177
4.2.6. Potenzielle Nachteile des Rudellebens	179
4.2.7. Abschlussbemerkungen zum Rudelleben	181
4.3. Zur Phylogenese der vier rudellebenden Arten.....	182
4.3.1. Die umstrittene Verwandtschaft von <i>Cuon</i> , <i>Lycaon</i> und <i>Speothos</i>	182
4.3.2. Die Verwandtschaft der wichtigsten Gattungen bzw. Gattungsgruppen innerhalb der Canidae	183
4.3.3. Die Radiation der Canidae in Südamerika und die Entstehung von <i>Speothos</i> ...	184
4.3.4. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse von <i>Canis</i> , <i>Cuon</i> und <i>Lycaon</i>	185
4.4 Pädomorphose als proximativer Anpassungsmechanismus zum Rudelleben	188
4.4.1. Das Problem der mosaikartigen Heterochronie	188
4.4.2. Pädomorphose als richtungsweisender Trend für die rudellebenden Caniden ..	188
5. Zusammenfassung.....	191
6. Literaturverzeichnis.....	193
7. Danksagung.....	209
8. Anhang	210
Lebenslauf	

Abkürzungsverzeichnis

AZ	Beobachtete Aktivitätszeit
StdAZ	Stunde beobachtete Aktivitätszeit

Bezeichnung der untersuchten Rudel:

C-do1	Cuon in Dortmund 1996
C-do2	Cuon in Dortmund 1997
C-dui	Cuon in Duisburg 1997
L-do1	Lycaon in Dortmund 1996
L-do2	Lycaon in Dortmund 1997 im Juli
L-do3	Lycaon in Dortmund 1997 im August
L-mü	Lycaon in München 1997
L-os	Lycaon in Osnabrück 1997
S-mu	Speothos in Mulhouse 1998
W-ka	C. lupus in Klein-Auheim 1998
W-os1	C. lupus in Osnabrück 1997 im April
W-os2	C. lupus in Osnabrück 1997 im Oktober

1. Einleitung

1.1. Allgemeine Einführung und Fragestellung

Der Wolf ist eine der bekanntesten Tierarten überhaupt und ging in eine Vielzahl von Geschichten, Märchen und Mythen als Freund, Feind oder Gott ein (z. B. ZIMEN 1993:12, 347ff). Aber auch seine tatsächliche Lebensweise im Rudel und Aspekte seines Sozialverhaltens sind vielen Menschen, z. B. aus dem Schulunterricht, bekannt. Weit weniger verbreitet ist dagegen das Wissen darüber, dass es noch drei andere Canidenformen gibt, die wie Wölfe zusammen jagen und gemeinsame Jungenfürsorge betreiben. Es handelt sich dabei nicht etwa um verwilderte Haushunde oder Dingos, sondern um drei verschiedene monotypische Gattungen von Wildcaniden. Die drei gemeinten Arten, der südamerikanische Waldhund, der asiatische Rothund und der Afrikanische Wildhund, sind im Vergleich zum Wolf bisher nur wenig erforscht (z. B. FOX 1984, PERES 1991) und vergleichende Untersuchungen an allen vier sozialen Canidenarten werden noch dringend benötigt (ROBBINS 2000).

Nimmt man gemeinsame Jagd und gemeinsame Jungenfürsorge als Rudel-Definition, so gibt es außer den vier Caniden nur wenige weitere Säugetierarten, die ebenfalls in Rudeln leben. Zu diesen Arten zählen Löwen, Tüpfelhyänen, einige Delphinarten, Schimpansen und auch der Mensch. Wenn aber Rudelleben eine Seltenheit ist, stellt sich die Frage, warum es innerhalb der Canidae gleich viermal vorkommt. Tatsächlich gibt es zwischen einigen der Arten morphologische Ähnlichkeiten, die eine engere Verwandtschaft andeuten könnten (z. B. SIMPSON 1945). Andererseits machen eine Reihe anderer morphologischer Merkmale sowie molekularbiologische Unterschiede die Verwandtschaft aller vier Arten weniger wahrscheinlich (z. B. CLUTTON-BROCK et al. 1976, TEDFORD et al. 1995, WAYNE et al. 1997). Die Verwandtschaftsbeziehungen der vier Arten sind daher als bisher nicht gut geklärt (WAYNE et al. 1997) zu bezeichnen.

Die vorliegende Arbeit soll einen Beitrag zur Klärung der Frage leisten, ob das Rudelleben im Verlauf der Evolution der Caniden nur einmal entstanden ist und die vier Arten eng miteinander verwandt sind oder ob sich das Rudelleben viermal unabhängig (in Konvergenz) als Anpassung an ähnliche ökologische Bedingungen entwickelt hat und welche Prädispositionen innerhalb der Caniden die mehrmalige Entstehung dieser sonst seltenen Lebensweise ermöglichten.

Das Leben im Rudel ist Anzeichen für ein besonders komplexes Sozialverhalten. Da die soziale Umwelt eines Tieres oft sehr stabil im Vergleich zur restlichen Umwelt ist, ist auch das Sozialverhalten allgemein im Verlauf der Evolution konservativ (SCOTT 1967, 1976) und eignet sich deshalb gut für vergleichende Untersuchungen mit phylogenetischer Fragestellung. Der Weg zum Artvergleich führt über die Beschreibung von Verhaltensweisen, morphologischer Strukturen o. ä. der jeweiligen Arten. Die Beschreibung von Verhaltensweisen ist, wenn auch heute manchmal gering geschätzt, eine unentbehrliche Voraussetzung für jede ethologische Untersuchung (FRANCK 1985:2). Erst anhand beschriebener Verhaltensweisen können Arten untereinander verglichen werden, und der Artvergleich ist eine der wichtigsten Methoden zur Analyse von Verhaltensanpassungen und zur Untersuchung der Evolution von Verhaltensweisen (FRANCK 1985:2). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollen daher die sozialen Strukturen in den Rudeln der vier verschiedenen Arten sowohl beschrieben als auch vergleichend untersucht werden.

Beim Vergleich komplexer Sozialstrukturen müssen nach HINDE (1976) drei verschiedene Ebenen voneinander getrennt werden:

1. Interaktionen zwischen zwei Individuen bilden die Basiselemente von Sozialstrukturen. Diese Interaktionen müssen zunächst rein qualitativ beschrieben werden.
2. Auf der Grundlage der beschriebenen Interaktionen lassen sich auf der nächsten Untersuchungsebene sozialer Strukturen die Beziehungen zwischen zwei Individuen beschreiben. Diese Beziehungen bestehen aus einer Reihe von Interaktionen, die nicht nur durch ihre Qualität, sondern auch durch ihre Häufigkeit und durch die Richtung ihres Auftretens zwischen den Individuen bestimmt werden.
3. Auf der letzten Untersuchungsebene sozialer Strukturen werden nach empirischen Daten der ganzen Gruppe die verschiedenen Beziehungen der Individuen zusammengefasst und die Qualität sowie das Muster der Beziehungen beschrieben. Individuelle Eigenschaften der Tiere werden dabei vernachlässigt.

In Ergänzung zu den verschiedenen Untersuchungsebenen von HINDE (1976) ist es außerdem notwendig, Verhaltensweisen mit einzubeziehen, die möglicherweise mit dem Sozialverhalten in Zusammenhang stehen, ohne dass dabei eine direkte Interaktion zwischen zwei Tieren zu erkennen ist, z. B. beim Markieren mit Harn.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollen zunächst einzelne ausgewählte soziale und möglicherweise mit dem Sozialverhalten in Verbindung stehende Verhaltenselemente untersucht werden. Daran anschließend sollen Rangordnung, Kontaktaufnahmen und Distanzen zwischen Individuen sowie Harnen und Koten auf den drei verschiedenen Untersuchungsebenen der sozialen Strukturen untersucht werden. Die Diskussion der Ergebnisse verteilt sich auf die Einzeldiskussionen jeweils am Ende der Kapitel und die zusammenfassende ausführliche Abschlussdiskussion.

1.2. Heterochronie als Evolutionsmechanismus

Auf die Frage, warum Rudelleben und bestimmte mit dem Rudelleben zusammenhängende soziale Verhaltensweisen bei den untersuchten Arten auftreten, gibt es zwei mögliche Erklärungen. Die ultimative Erklärung bezieht sich auf die evolutiv wirksame Bedeutung und damit auf den Selektionsvorteil, den bestimmte Anpassungen bieten (IMMELMANN et al. 1986). Die proximative Erklärung bezieht sich auf die zugrunde liegenden Mechanismen, die diese Merkmale auf organismischer Seite hervorrufen (IMMELMANN et al. 1986).

Die ultimative Begründung für das Rudelleben steht mit einer Vielzahl ökologischer Faktoren in Zusammenhang und soll in der vorliegenden Arbeit anhand von Literaturangaben für alle vier Arten eingehend diskutiert werden. Als proximativer Mechanismus, der vielleicht das Rudelleben ermöglichte, soll in der vorliegenden Arbeit insbesondere die Heterochronie untersucht werden. Dazu vorweg eine kurze Einführung.

HALL & MIYAKE (1995) definieren Heterochronie als einen Wechsel in der relativen Zeit des Erscheinens eines Merkmals bei einem Organismus im Vergleich zum Zeitpunkt, in dem dieses Merkmal bei einem Vorfahren auftrat.

Die Heterochronielehre unterscheidet zwei grundsätzlich verschiedene Ausformungen, deren Verwendung in der vorliegenden Arbeit nach den Definitionen von MCNAMARA (1990) erfolgen soll. Bei der Pädomorphy treten Merkmale bei adulten Individuen auf, die bei den Vorfahren dieser Arten nur im juvenilen Alter vorkamen. Eines der bekanntesten Beispiele für Pädomorphy ist der kleinere Gesichtsschädel erwachsener Menschen, der der Gesichtsschädelform junger fossiler wie rezenter Menschenaffen ähnlich ist. Bei der Peramorphy zeigen die adulten Nachfahren ein noch stärker ausgeprägtes Merkmal als ihre Vorfahren, die bedingt, dass bereits bei Nachfahren im juvenilen Alter ein Merkmal so

ausgeprägt ist wie bei den Vorfahren erst im erwachsenen Alter. Ein Beispiel dafür ist die Beinlänge beim Menschen, die mit etwa 170 % der Rumpflänge deutlich größer ist als bei unseren Vorfahren. Anders ausgedrückt, junge noch nicht ausgewachsene Menschen haben bereits eine so große relative Beinlänge wie unsere Vorfahren erst als Adulte.

Abgesehen von Umwelteinflüssen, gilt die Heterochronie als einer der wichtigsten Faktoren, die phänotypische Veränderungen hervorrufen, an denen wiederum Selektion ansetzen kann (MCKINNEY & MCNAMARA 1990 nach MCNAMARA 1990). Durch Heterochronie können in der Evolution eventuell richtungsweisende Trends entstehen, die dann zur Artbildung führen (MCNAMARA 1990).

In der Regel verlaufen evolutive Trends in Richtung einer zunehmenden Differenzierung, die dadurch zustande kommen kann, dass Merkmale in der Ontogenese zunehmend weiter ausgeprägt werden (GOULD 1977:345). In diesen Fällen handelt es sich um Peramorphosen, die entsprechend häufiger sind als Pädomorphosen (GOULD 1977:345). Peramorphosen und Pädomorphosen umfassen nicht nur morphologische Merkmale, sondern auch Verhaltensweisen und Lebenszyklusstrategien, wie z. B. das Einsetzen der Geschlechtsreife oder das Lebensalter (MCKINNEY & GITTLEMAN 1995). MCKINNEY & GITTLEMAN (1995) vermuten sogar, dass die meisten Verhaltensänderungen auf Heterochronien basieren.

FOX (1975a) vermutet für Caniden allgemein, dass eine ausgeprägtere Sozialität mit einer verstärkten Pädomorphose einhergeht. Und von Haushunden ist bekannt, dass sie sowohl in ihrer Morphologie als auch in ihrem Verhalten pädomorph im Vergleich zu ihrer Stammart, dem Wolf, sind (z. B. WAYNE 1986a, 1986b, COPPINGER et al. 1987, GOODWIN et al. 1997). Dieser Zusammenhang von Morphologie und Verhalten deutet auf einen im Fall des Haushundes durch künstliche Selektion verursachten evolutiven Trend durch Pädomorphose hin.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit soll daher auch geprüft werden, inwieweit bei den rezenten rudellebenden Wildcaniden ein pädomorpher Trend zu finden ist, der das Rudelleben verursachte oder begünstigte¹.

¹Anders als in SOMMER (1990) wird in der vorliegenden Arbeit nicht der Begriff Neotenie angewendet. Nach McNamara (1990) ist Pädomorphose ein Überbegriff, der verschiedene Heterochronien zusammenfasst, die alle eine Verjugendlichung der Gestalt oder des Verhaltens zur Folge haben. Neotenie bedeutet, dass die Entwicklungsgeschwindigkeit des Merkmals verlangsamt ist, wodurch bei gleichbleibendem Entwicklungsbeginn und -ende die vollständige Ausprägung des Merkmals nicht mehr erreicht wird. Andere Formen der Pädomorphose können entstehen, wenn die Entwicklungsgeschwindigkeit gleich bleibt, aber der Entwicklungsbeginn verspätet einsetzt bei gleichbleibendem Entwicklungsende (Postdisplacement) oder der Entwicklungsbeginn zum üblichen Zeitpunkt einsetzt, die Entwicklung aber vorzeitig abbricht (Progenesis), wodurch sich das Merkmal in der zur Verfügung stehenden Zeit nicht vollständig ausprägen kann (McNamara 1990). Da im Rahmen der vorliegenden Arbeit keine Untersuchungen zur Ontogenese der verschiedenen Arten gemacht werden, können auch keine Aussagen über die verschiedenen Formen der Pädomorphosen getroffen werden.

1.3. Vorstellung der beobachteten Canidenarten

1.3.1. Die Familie Canidae

Die einzelnen Arten der Canidae sind in ihrem Körperbau recht einheitlich und primär an schnelles und ausdauerndes Laufen angepasst (KLEIMAN & EISENBERG 1973, STAINS 1975, GRZIMEKS ENZYKLOPÄDIE 1988, Band 4:51). Caniden sind mit Ausnahme der Antarktis auf allen Kontinenten vertreten. Entsprechend besiedeln sie die unterschiedlichsten Habitats, wie Wüsten, tropische Wälder und Savannen, Steppen und Wälder der gemäßigten Zonen, sowie Tundren und ernähren sich von verschiedenen größeren und kleineren Wirbeltieren bis hin zu Insekten, Eiern, Aas und Früchten (KLEIMAN 1967, GINSBERG & MACDONALD 1990). Diese Verschiedenartigkeit der Habitats und der Ernährungsweisen basiert auf einem Mangel an Spezialisierung und der Fähigkeit, sich schnell an Umweltveränderungen anzupassen (KLEIMAN 1967).

Die Welpen aller Arten sind typische Nesthocker und in der Regel werden im Freiland zur Geburt und Welpenaufzucht Wurfhöhlen benutzt. Die Weibchen werden im Allgemeinen bei der Jungenfürsorge durch die Väter oder andere Helfer, z. B. die Jungen des Vorjahres, unterstützt (KLEIMAN & EISENBERG 1973, MACDONALD & MOEHLMAN 1983).

Caniden leben solitär, paarweise oder in Rudeln aus mehreren Individuen (GINSBERG & MACDONALD 1990), ohne dass sich diese drei Kategorien exakt gegeneinander abgrenzen lassen. Da z. B. Rüden der überwiegend solitär lebenden Arten ihren Weibchen bei der Welpenaufzucht helfen, können sie zumindest für einige Zeit des Jahres auch als paarweise lebend eingestuft werden (z. B. *Chrysocyon*: GINSBERG & MACDONALD 1990, BARTMANN & NORDHOFF 1984). Bei normalerweise paarweise lebenden Arten verbleiben gelegentlich die Jungen länger als gewöhnlich bei ihren Eltern, wodurch sie wenigstens zeitweise rudelartige soziale Gruppen bilden (z. B. *Canis aureus*: MOEHLMAN 1986), oder mehrere Adulte leben wenigstens in manchen Habitats in Rudeln zusammen (*Canis simensis*: SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1995).

Rudel sollen in der vorliegenden Arbeit wie folgt definiert werden: Erstens verbringen alle Mitglieder den überwiegenden Teil der Zeit miteinander und ruhen und wandern gemeinsam, zweitens werden die Jungen eines Paares von allen Rudelmitgliedern gemeinsam aufgezogen und drittens jagen die Rudelmitglieder gemeinsam, wodurch sie in der Lage sind, deutlich größere Beutetiere zu reißen, als alleine möglich wäre. Von den insgesamt etwa 34 rezenten Canidenarten (GINSBERG & MACDONALD 1990) sind nur Wolf (*Canis lupus*), Afrikanischer Wildhund (*Lycan pictus*), Rothund (*Cuon alpinus*) und Waldhund (*Speothos venaticus*) typischerweise rudellebend.

1.3.2. Der Wolf *Canis lupus* Linnaeus, 1758

Der Wolf ist die größte Canidenart mit einer Schulterhöhe von 66 bis 81 cm und einem Gewicht von 16 bis 80 kg (MECH 1974, GINSBERG & MACDONALD 1990) (Abb. 1). Die kleineren Individuen leben vor allem im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes, während die größten die nordischen Gebiete bewohnen (ZIMEN 1993:11).

Ursprünglich war der Wolf die am weitesten verbreitete Säugetierart weltweit und kam in ganz Europa, Asien und Nordamerika vor (GINSBERG & MACDONALD 1990, ZIMEN 1993:11, SHELDON 1992) (Abb. 2). Dabei besiedelte er unterschiedliche Habitats, wie baumlose Tundren, die Taiga, Mischwälder, Steppen und Wüsten sowie Sümpfe und Hochgebirge (ZIMEN 1988b).



Abb. 1. Wölfe (*Canis lupus*) sind die größten Caniden und waren früher die Säugetierart mit dem größten Verbreitungsgebiet. In der Fellfarbe variieren Wölfe sehr; gewöhnlich sind sie grau, die Fellfärbungen reichen aber von rein weiß über sandfarben, rötlich und braun bis hin zu schwarz. (Aufgenommen im Wildpark Klein-Auheim).

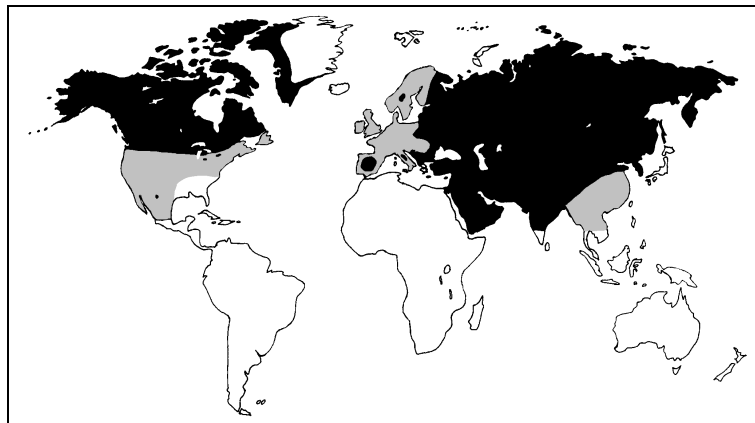


Abb. 2. Gegenwärtige (schwarz) und ursprünglich zusätzliche (grau) Verbreitung von *C. lupus* (nach GINSBERG & MACDONALD 1990).

Das heutige Verbreitungsgebiet ist allerdings erheblich kleiner und beschränkt sich im Wesentlichen auf abgelegene und weniger vom Menschen besiedelte Gebiete (GINSBERG & MACDONALD 1990). Je nach geographischer Region sind die jeweiligen verbliebenen Wolfspopulationen vom Aussterben bedroht (z. B. Mexiko, Schweden, Portugal) bis hin zu nicht gefährdet (z. B. Rußland) und werden sogar in größerem Umfang als Pelzlieferanten genutzt (z. B. Kanada) (GINSBERG & MACDONALD 1990). Der Rückgang der Wölfe ist ausschließlich durch den Menschen bedingt, der nicht nur Habitate zerstörte, sondern den Wolf auch rücksichtslos aus Angst vor Angriffen, als Konkurrenten um jagdbares Wild und als Prädatoren von Haustieren verfolgte (ZIMEN 1988b, SHELDON 1992).

Wölfe leben typischerweise in Rudeln von zwei bis zwölf Individuen (ZIMEN 1976, SHELDON 1992). Einzelne sind selten, aber als Paar sind sie gut überlebensfähig (SCOTT 1967, ZIMEN 1976). Die durchschnittliche Rudelgröße ist je nach Region und Umständen sehr unterschiedlich und hängt auch von der Hauptbeute ab (ZIMEN 1976, SHELDON 1992).

Die wichtigste Beute von *C. lupus* sind große Huftiere, wie z. B. Rothirsch *Cervus elaphus*, Weiß- und Schwarzwedelhirsche *Odocoileus* spp., Elch *Alces alces*, Rentier *Rangifer tarandus*, Moschusochse *Ovibos moschatus*, Schafe *Ovis* spp. und Wildschwein *Sus scrofa* (Übersicht in MECH 1970:175, BIBIKOW 1990:73). Da Wölfe ein wesentlich größeres Verbreitungsgebiet haben als ihre Beutetierarten, nutzen verschiedene Wolfspopulationen auch verschiedene Beutearten. In der Regel sind die Wölfe einer Region auf eine Hauptbeutearart spezialisiert (MECH 1970:173, BIBIKOW 1990:74).

Die gemeinsame Jagd ist bei *C. lupus* nicht immer obligatorisch, denn Wölfe können sich sehr variabel ernähren (MECH 1970:178, GINSBERG & MACDONALD 1990). Je nach Jahreszeit, geographischer Region oder besonderen Umständen, wie z. B. die Nähe menschlicher Siedlungen, ernähren sie sich auch von kleineren Tierarten, wie Hasen, Nagern oder Vögeln, die allein erbeutet werden (MECH 1970:247, BIBIKOW 1990:72). Aus Italien sind Populationen bekannt, die sich omnivor ernähren und deren hauptsächliche Nahrung aus Früchten und Insekten besteht (MERIGGI et al. 1996).

Der Jagderfolg hängt von den Beutetieren ab und variiert damit sehr. Insgesamt ist der Jagderfolg bei den großen Huftieren eher gering (MECH 1970:247). Bei der Jagd auf Elche erlegen Wölfe in nur 5 % der Jagdversuche schließlich auch ihre Beute (MECH 1970:210), bei der Jagd auf Rothirsche in 15 % bis 26 % (MECH et al. 2001) und bei *Odocoileus*-Arten in 25 % bis 63 % (PIMLOTT 1975) der Jagdversuche. Vor allem bei Huftierherden mit Kälbern, die relativ leichte Beute sind, sind nicht alle Rudelmitglieder für die Jagd notwendig oder es können mehrere Beuteindividuen gleichzeitig gerissen werden (MECH 1998:89).

Wegen des zum Teil geringen Jagderfolgs (MECH 1970:247) und der sehr geringen Beutedichte in der Holarktischen Region müssen Wölfe sehr lange fasten können. Es ist bekannt, dass sie bis zu 14 Tage ohne Nahrungsaufnahme auskommen (MECH 1970:182, ZIMEN 1993:265). An einem großen Riss können sie dann aber auch wieder enorme Nahrungsmengen bis zu 9 kg auf einmal zu sich nehmen (MECH 1970:170, 181, 190, ZIMEN 1971:121). Wölfe brauchen daher nicht täglich zu jagen (MECH 1970:190, ZIMEN 1993:264, PIMLOTT 1975).

Da Wölfe fast keine Nahrungskonkurrenten haben, können sie von einem großen Riss mehrere Tage fressen. Die Populationsdichten von Wölfen und anderen größeren potenziellen Nahrungskonkurrenten, wie Vielfraß oder Bären sind so gering, dass sie sich nur selten begegnen (MECH 1970:280). Kojoten und Luchse sind eher Opfer von Wölfen und weichen ihnen daher aus (PULLIAINEN 1975, MECH 1975, JOHNSON et al. 1996).

Mit Ausnahme des Menschen haben Wölfe keine Prädatoren zu fürchten (z. B. MECH 1974, FRITTS & MECH 1981, BALLARD et al. 1987, FULLER 1989). Außerhalb ihrer eigenen Territorien sind aber insbesondere einzelne Wölfe durch fremde Artgenossen gefährdet (FULLER 1989).

1.3.3. Der Rothund *Cuon alpinus* (Pallas, 1811)

Der Name Rothund kommt von der rötlich braunen Fellfärbung dieser Canidenart her (Abb. 3). Manchmal haben die Tiere eine hellere, eventuell sogar weiße Körperunterseite und ähneln daher in der Fellfärbung einem Rotfuchs. Durch ihren langen, buschigen Schwanz und die relativ kurzen Beine wirken sie in ihrem Habitus eher langgestreckt. Ihre Schulterhöhe beträgt etwa 42 bis 55 cm und ihr Gewicht 10 bis 20 kg (GINSBERG & MACDONALD 1990), wobei die im nördlichen Teil des Verbreitungsgebiet lebenden Individuen deutlich größer als die des südlichen Teils sind (COHEN 1977).

Cuon ist im Südosten Asiens verbreitet. Sein Vorkommen erstreckt sich von Rußland über China und Indien bis zur Malaiischen Halbinsel, Sumatra und Java (GINSBERG & MACDONALD 1990) (Abb. 4). Ein einzelner Nachweis liegt aus der östlichen Türkei vor (SEREZ & EROGLU 1994), was vermuten läßt, dass *Cuon* möglicherweise weiter verbreitet ist als bisher angenommen. Entsprechend seiner weiten Verbreitung bewohnt *Cuon* unterschiedliche Habitate, wie tropischen Regenwald, dichte Busch- und Bergwälder bis hin zu offenen Hochgebirgsfluren im Himalaja (GINSBERG & MACDONALD 1990, SHELDON 1992).



Abb. 3. Die asiatischen Rothunde (*Cuon alpinus*) werden von Rudyard Kipling in seinem Buch „The second jungle book“ (1895) als „red peril“ bezeichnet, da sie in Rudeln von über 100 Tieren leben sollen. Ohne Frage handelt es sich dabei um eine Übertreibung, wie es auch aus Europa haltlose Geschichten über die Gefährlichkeit von Wölfen gibt. (Aufgenommen im Zoo Dortmund).

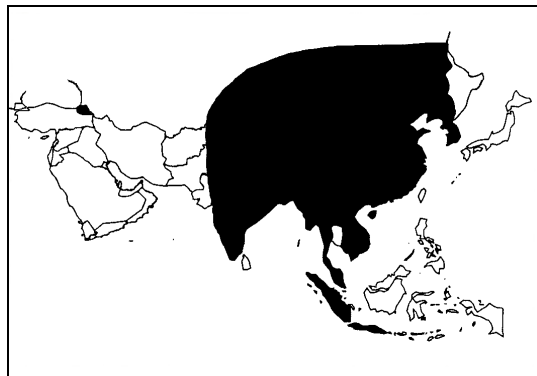


Abb. 4. Verbreitungsgebiet von *Cuon alpinus* (nach GINSBERG & MACDONALD 1990 und SEREZ & EROGLU 1994).

In der englischen Literatur werden Rothunde auch „whistling dogs“ genannt (FOX 1984), da sie insbesondere beim gemeinsamen Jagen wiederholt Pfeiftöne von sich geben. Sie tun dies vermutlich, um auch bei sehr dichter Vegetation den Kontakt zueinander aufrechtzuerhalten und ihre Aktivitäten aufeinander abzustimmen (FOX 1984:93, DURBIN 1998).

Die Rudel von *Cuon* umfassen etwa vier bis elf Tiere (DAVIDAR 1975, JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN et al. 1995, VENKATARAMAN 1999, KARANTH & SUNQUIST 2000), gelegentlich sogar über 20 Tiere (INDRAWAN et al. 1996). Einzelgänger können vorkommen, sind aber selten (COHEN et al. 1978, JOHNSINGH 1982). Die unterschiedlichen Angaben zur Rudelgröße, insbesondere zu tageszeitabhängigen Schwankungen der Rudelgröße (KELLER 1973) resultieren daraus, dass sich die Rudel bei der Jagd trennen können (FOX 1984:83, VENKATARAMAN 1995). Diese Trennungen beruhen aber vermutlich nicht auf einer absichtlichen Strategie des Nahrungserwerbs. Vielmehr handelt es sich um zufällig bei der Jagd versprengte Tiere, die den Kontakt zum Rudel verloren haben. Die Trennungen dauern in der Regel nicht länger als eine Stunde (VENKATARAMAN 1998).

Die wichtigsten Beutetiere sind größere Arten, wie Axishirsch *Axis axis*, Sambar *Cervus unicolor*, Banteng *Bos javanicus*, Hausrinder, Muntjak *Muntiacus muntjac* und Wildschwein *Sus scrofa* (FOX 1984, VENKATARAMAN et al. 1995, INDRAWAN et al. 1996, EVANS et al. 2000). Für die Jagd auf diese großen Beutetiere sind nicht immer alle Rudelmitglieder nötig, es reichen gelegentlich ein bis drei Individuen (VENKATARAMAN et al. 1995, INDRAWAN et al.

1996). Kleinere Tiere, wie z. B. Hasen, werden wohl von einzelnen Rothunden erbeutet (COHEN et al. 1978, VENKATARAMAN et al. 1995).

Der geschätzte Jagderfolg liegt bei etwa 20 % bis 57 % (KELLER 1973, INDRAWAN et al. 1996). Es ist anzunehmen, dass Rothunde auf ihren Wanderungen wegen der hohen Beutedichte (KARANTH & SUNQUIST 2000) regelmäßig auf Beute stoßen und fast täglich töten (VENKATARAMAN 1999).

Eine Nahrungskonkurrenz, die die Verteidigung des Risses von *Cuon* gegenüber Tiger (*Panthera tigris*) und Leopard (*Panthera pardus*) notwendig macht, scheint wegen der guten Versteckmöglichkeiten und den unterschiedlichen Aktivitätszeiten von *Cuon* und den beiden Katzenarten keine besondere Rolle zu spielen (KARANTH & SUNQUIST 2000).

Einzelne Rothunde können, vor allem wenn sie überrascht werden, von den genannten Großkatzen getötet und gefressen werden (KARANTH & SUNQUIST 1995, 2000). Allerdings sind zusammenhaltende Rudel von fünf bis zehn Individuen in der Lage, sowohl Leoparden als auch Tiger zu vertreiben bzw. zumindest von einem Angriff abschrecken (VENKATARAMAN 1995). Das Rudelleben stellt daher auch einen Schutz vor größeren Prädatoren dar. Eine wichtige Verhaltensweise, die mit dem Schutz vor überraschenden Angriffen seitens der Großkatzen in Zusammenhang steht, ist das auffällige Sichern beim Ruhen, Jagen und Fressen (KELLER 1973, FOX 1984:68, VENKATARAMAN 1995). Bei der frühzeitigen Entdeckung eines Feindes bleibt dem Rudel genügend Zeit, sich zu versammeln und eventuelle Angriffe abzuwehren.

1.3.4. Der Afrikanische Wildhund *Lycaon pictus* (Temminck, 1820)

Der Afrikanische Wildhund (früher meist Hyänenhund genannt) ist durch seine weiß, gelb und schwarz gescheckte Fellfärbung unverkennbar und auch der wissenschaftliche Artname *pictus* bezieht sich auf die Färbung und bedeutet „bemalt“ (Abb. 5). Der deutsche Name Hyänenhund rührt von dem breiten, an Hyänen erinnernden Schädel her, es sei aber betont, dass *Lycaon* ein Canide ist und keinerlei nähere Verwandtschaft zu Hyänen hat. *Lycaon* ist im Vergleich zu anderen Caniden relativ langbeinig, seine Schulterhöhe beträgt 61 bis 78 cm und sein Gewicht etwa 17 bis 36 kg (GINSBERG & MACDONALD 1990). Die Ohren sind groß und rund und dienen ähnlich wie bei anderen afrikanischen Caniden wohl auch der Temperaturregulation (GRZIMEKS ENZYKLOPÄDIE 1988, BAND 4:51).



Abb. 5. Afrikanische Wildhunde oder Hyänenhunde sind relativ langbeinig mit individuell verschiedener bunter Fellfärbung. Sie gehören zu den am stärksten vom Aussterben bedrohten Tierarten Afrikas. (Aufgenommen im Zoo Dortmund).

Lycaon war früher weit in Afrika südlich der Sahara mit Ausnahme der Regenwaldgebiete und der Wüsten verbreitet (FANSHAWE et al. 1991). In den letzten 30 Jahren sind die Bestände in ganz Afrika dramatisch zurückgegangen (FANSHAWE et al. 1997) und haben *Lycaon* zu einer der am stärksten von Aussterben bedrohten Säugetierarten Afrikas gemacht (GINSBERG & MACDONALD 1990). Mit Ausnahme von sehr kleinen und isolierten Restpopulationen im Senegal und in Kamerun, beschränkt sich das Verbreitungsgebiet der schätzungsweise noch 3000 bis 5500 Individuen von *Lycaon* heute auf das östliche und südliche Afrika (FANSHAWE et al. 1997) (Abb. 6). Die wichtigsten Gründe für den Bestandsrückgang von *Lycaon* liegen in Habitatverlust, Habitatfragmentierung und direkter Verfolgung durch den Menschen, aber auch in indirekten Einflüssen des Menschen, wie Verkehrsunfällen und Krankheitsübertragungen durch Haushunde (WOODROFFE & GINSBERG 1997).

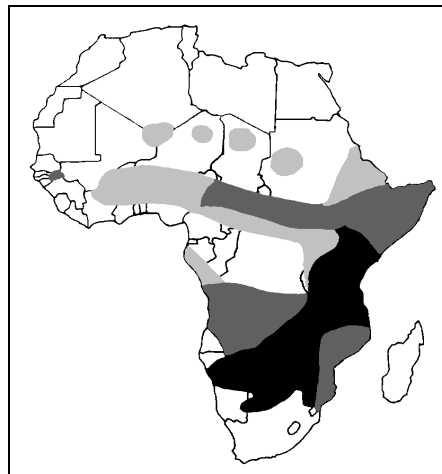


Abb. 6. Verbreitungsgebiet von *Lycaon pictus*: Schwarz - auch langfristig überlebensfähige Populationen, grau - wahrscheinlich langfristig keine überlebensfähigen Populationen, hellgrau - bereits fast oder vollständig ausgerottet (nach GINSBERG & MACDONALD 1990 und FANSHAWE et al. 1997).

Lycaon lebt in Rudeln von etwa vier bis 20 adulten Tieren (PIENAAR 1969, CHILDES 1988, FULLER et al. 1992, FULLER et al. 1995, MADDOCK & MILLS 1994, CREEL & CREEL 1995, GORMAN et al. 1998). Werden auch die Welpen mitgezählt, erreichen manche Rudel eine Anzahl von bis zu 50 Tieren (CREEL & CREEL 1995, FULLER et al. 1995). Einzelne lebende Individuen von *Lycaon* sind extrem selten (FRAME et al. 1979, MADDOCK & MILLS 1994).

Die wichtigsten Beutetiere von *Lycaon* sind relativ große Huftiere, wie Thomson-Gazellen *Gazella thomsoni*, Impala *Aepyceros melampus*, Streifen-Gnu *Connochaetes taurinus*, Kudu *Tragelaphus strepsiceros* und Steppen-Zebra *Equus quagga* (ESTES & GODDARD 1967, CHILDES 1988, FULLER & KAT 1990, FANSHAWE & FITZGIBBON 1993, MILLS & BIGGS 1993, CREEL & CREEL 1995, FULLER et al. 1995).

Der Jagderfolg von *Lycaon* liegt zwischen 39 % und 89 % (Übersicht in FULLER & KAT 1993, CREEL & CREEL 1995, FULLER et al. 1995, KRÜGER et al. 1999). Im Allgemeinen gehen afrikanische Wildhunde zweimal täglich auf die Jagd, und zwar morgens und abends (KÜHME 1964a, 1965b, ESTES & GODDARD 1967, PIENAAR 1969, SCOTT 1980, FULLER & KAT 1990, MILLS & BIGGS 1993, FULLER et al. 1995, GORMAN et al. 1998).

Während der Jagd kann es zu einer Auftrennung des Rudels in kleinere Untereinheiten kommen, wenn ein Teil des Rudels bei der eigentlichen Hetzjagd zurückbleibt (ESTES & GODDARD 1967, KRUUK & TURNER 1967, MALCOLM & MARTEN 1982) oder wenn ein oder mehrere Individuen des Rudels verschiedenen Beuteindividuen nachjagen und so gleichzeitig mehrere Risse gemacht werden (LANG 1963, ESTES & GODDARD 1967, FULLER & KAT 1990, FANSHAWE & FITZGIBBON 1993, CREEL & CREEL 1995). Aus diesen Beobachtungen wird deutlich, dass nicht alle Rudelmitglieder zum Erlegen einer Beute notwendig sind.

Trotz der effizienten Rudeljagd ist der Energieaufwand für die Jagd sehr groß (MALCOLM & MARTEN 1982, GORMAN et al. 1998). Selbst ein geringer Verlust von etwa 25 % der gemachten Beute an Nahrungskonkurrenten durch Kleptoparasitismus kann ein Rudel Wildhunde an seine physiologischen Grenzen bringen (GORMAN et al. 1998). Insbesondere bei guten Sichtverhältnissen, wie in den Serengetieebenen, sammeln sich schnell viele Tüpfelhyänen (*Crocuta crocuta*) um einen Wildhundriss, weshalb sie als die wichtigsten Nahrungskonkurrenten von *Lycaon* gelten (CREEL & CREEL 1996, GORMAN et al. 1998). Beuteverluste an Tüpfelhyänen hängen vom zahlenmäßigen Verhältnis der Wildhunde zu den Hyänen ab. Ist *Lycaon* in der Überzahl gegenüber den Tüpfelhyänen, können sie ihren Riss gut verteidigen, sind dagegen die Hyänen in der Überzahl, müssen sich die Wildhunde zurückziehen (ESTES & GODDARD 1963, FULLER & KAT 1990, 1993, MILLS & BIGGS 1993, FANSHAW & FITZGIBBON 1993, SCHEEPERS & VENZKE 1995, CREEL & CREEL 1995, 1996, CARBONE et al. 1997).

Wie bereits oben dargestellt, sind zum Erjagen der meisten Beutetierarten nicht alle Rudelmitglieder notwendig. In Regionen, in denen viele Hyänen vorkommen, werden eher kleinere Beutetiere gejagt, während in Regionen mit wenigen oder keinen Hyänen bevorzugt größere Beutetiere gerissen werden (vgl. ESTES & GODDARD 1967, REICH 1981, CHILDES 1988, FULLER & KAT 1990, MILLS 1992, FANSHAW & FITZGIBBON 1993, MILLS & BIGGS 1993, CREEL & CREEL 1995, FULLER et al. 1995, KRÜGER et al. 1999). Die Jagd auf kleinere Beutetiere ist nicht so effizient wie die Jagd auf größere, wenn der Jagdaufwand gegen den Nahrungsgewinn aufgerechnet wird (LAMPRECHT 1978). Ein kleines Tier kann aber schneller vollständig vertilgt werden, wodurch ein Verlust der erbeuteten Nahrung an Konkurrenten verhindert wird (LAMPRECHT 1978). Allerdings reicht ein kleines Beutetier eventuell nicht zur Sättigung des Rudels aus. Aufgrund des Risikos des Beuteverlusts an Konkurrenten werden in bestimmten Fällen aber nicht größere Beutetiere gejagt, sondern in manchen Rudeln innerhalb von 15 bis 30 Minuten nach dem Reißen eines kleinen Beutetieres ein zweites erlegt (FULLER & KAT 1990).

Neben den nahrungsökologischen Vorteilen bieten größere Rudel zudem Schutz vor Löwen, die Wildhunde töten können (MILLS & BIGGS 1993, SCHEEPERS & VENZKE 1995, MCNUTT 1996a, GORMAN et al. 1998, VUCETICH & CREEL 1999). In größeren Rudeln sind die Individuen vor diesen Räubern durch erhöhte Wachsamkeit besser geschützt (MCNUTT 1996a).

1.3.5. Der Waldhund *Speothos venaticus* (Lund, 1842)

Der Waldhund ist ein sehr stämmiger, kurzbeiniger Canide mit einem kurzen Schwanz und kleinen, runden Ohren (Abb. 7). Mit einer Schulterhöhe von nur 25 bis 30 cm und einem Gewicht von 5 bis 7 kg ist er ein relativ kleiner Canide (GINSBERG & MACDONALD 1990). Sein Fell ist dunkelbraun und zeigt keine besondere Fellzeichnung, bei manchen Individuen finden sich helle Kehlflecke (GINSBERG & MACDONALD 1990). Das Verbreitungsgebiet der Waldhunde liegt in Südamerika und erstreckt sich von Panama über Brasilien bis nach Paraguay (Abb. 8) (GINSBERG & MACDONALD 1990). Der Lebensraum umfasst neben tropischem Regenwald auch Bergwälder, halboffene Savannengebiete, Flussufer und Randgebiete von Sümpfen (DRÜWA 1982, RÖHRS 1988, GINSBERG & MACDONALD 1990, PERES 1991, BARNETT et al. 2001).

Aus dem Freiland sind Beobachtungen von *Speothos* bisher rein anekdotisch (PERES 1991, STRAHL et al. 1992). Dies könnte am schwer zugänglichen Lebensraum der Tier und ihrer versteckten Lebensweise liegen sowie durch ihre große Seltenheit bedingt sein (DRÜWA 1977, GINSBERG & MACDONALD 1990, PERES 1991, STRAHL et al. 1992, BARNETT et al. 2001).



Abb. 7. Der gedrungene Körperbau der kleinen südamerikanischen Waldhunde (*Speothos venaticus*) könnte eine Anpassung an das Durchschlüpfen dichter Wälder sein (KLEIMAN 1972, RÖHRS 1988), weshalb *Speothos* von DRÜWA (1982) als „Buschbrechertyp“ bezeichnet wurde. (Aufgenommen im Zoo von Mulhouse).

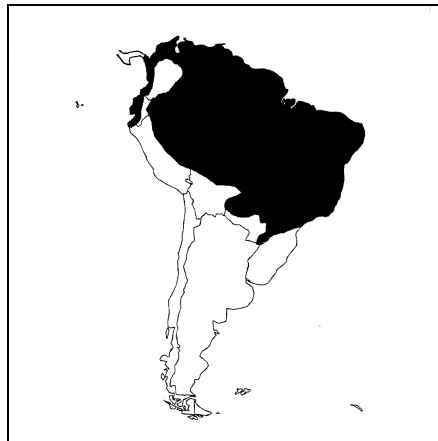


Abb. 8. Verbreitungsgebiet von *Speothos venaticus* (nach GINSBERG & MACDONALD 1990 und GOLDMANN 1912, 1920 nach DRÜWA 1982).

Speothos lebt vermutlich in Rudeln von drei bis zwölf Tieren (DEUTSCH 1983, PERES 1991, STRAHL et al. 1992, SILVEIRA et al. 1998). Es sind mehrfach Einzeltiere beobachtet worden (DEUTSCH 1983, SILVEIRA et al. 1998), wobei es nicht möglich ist zu entscheiden, ob es sich wirklich um solitär lebende Individuen handelte oder ob zufälligerweise nur ein Individuum eines Rudels gesehen werden konnte. Aus Verhaltensbeobachtungen in menschlicher Obhut kann allerdings gefolgert werden, dass *Speothos* ein hochsozialer Canidae ist, der im Rudel lebt und gemeinsame Jagd auf relativ große Beutetiere macht (KLEIMAN 1972, BRADY 1981, BIBEN 1982b, 1983, PORTON 1983, RAO & WHITTAKER 1996, MACDONALD 1996).

Soweit bekannt, ist *Speothos* rein carnivor (LANGGUTH 1975). Die Beutetiere sollen Capybara *Hydrochaeris hydrochaeris* und Nandu *Rhea americana* (SANTOS 1945 nach LANGGUTH 1975), sowie Paca *Agouti paca* (DEUTSCH 1983, PERES 1991) sein. *Speothos* nimmt aber auch kleinere Beutetiere, die vermutlich von einem Einzeltier erbeutet werden können (LANGGUTH 1975, SILVEIRA et al. 1998).

Über Jagderfolg, Jagdhäufigkeit, eventuelle Nahrungskonkurrenten und Prädatoren gibt es keine Informationen aus dem Freiland. Da bei *Speothos* zumindest in Gefangenschaft kein von Jahreszeiten abhängiger Fortpflanzungszyklus beobachtet werden konnte und die Reproduktion überwiegend von sozialen Faktoren abhängt (PORTON et al. 1987), schließen PORTON et al. (1987), dass das Beutevorkommen im natürlichen Lebensraum vermutlich relativ stabil ist.

2. Methode

2.1. Zoobeobachtung versus Freilandbeobachtung

Bei allen vier Rudellebenden Canidenarten sind Beobachtungen im Freiland vor allem durch die versteckte Lebensweise, durch schwer zugängliche Habitats sowie weite nächtliche Wanderungen bei geringen Populationsdichten sehr erschwert. Vom Waldhund gibt es bisher aus dem Freiland nur zufällige Beobachtungen (DEUTSCH 1983, PERES 1991, STRAHL et al. 1992) und bei den anderen drei Arten sind Freilanduntersuchungen nur mit erheblichem logistischen, zeitlichen, personellen und finanziellen Aufwand möglich (z. B. JOHNSINGH 1982, FOX 1984, MADDOCK & MILLS 1994, MECH 1998, CREEL 1998).

Aufgrund der Fragestellungen, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersucht werden sollen, müssen alle Rudelmitglieder individuell bekannt sein und regelmäßig beobachtet werden können. Zur Vergleichbarkeit der Arten ist es außerdem notwendig, die Rudel aller vier Arten gleichermaßen zu beobachten. Diese Untersuchung kann daher nicht an Rudeln stattfinden, die unter natürlichen Bedingungen im Freiland leben.

Die Haltungsbedingungen in menschlicher Obhut müssen bei der Planung einer Untersuchung berücksichtigt werden. Eine wichtige Einschränkung ist, dass die Tiere in zoologischen Gärten gefüttert werden und nicht selber jagen. Verhaltensweisen, die mit der gemeinsamen Jagd und dem gemeinsamen Fressen in Zusammenhang stehen, können deshalb im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht bearbeitet werden und sollen nur anhand von Literaturangaben, vorzugsweise aus Freilandbeobachtungen, diskutiert werden. Eine Untersuchung zur natürlichen Rudelzusammensetzung kann ebenfalls nur anhand von Literaturangaben erfolgen, da die Zusammensetzung der Individuen in einem Gehege durch den Menschen erfolgt, der damit die Rudelbildung beeinflusst. Alle Beobachtungen, die mit der Rudelstruktur in Zusammenhang stehen, müssen daher sorgfältig mit Literaturangaben von Beobachtungen aus dem Freiland verglichen und diskutiert werden.

Vergleichsdaten zum Harnen und Koten von Säugetieren im Freiland und in menschlicher Obhut zeigen weitgehende Übereinstimmung (ALTMANN 1988). Bei den Ausdrucksgesten als Kommunikationsmittel sowie der überwiegenden Anzahl von sozialen Verhaltensweisen handelt es sich um angeborene Erbkoordinationen (SCOTT 1976, GINSBURG 1976), die im Zoo höchstwahrscheinlich in weitgehend ähnlicher Weise auftreten wie im Freiland. Auch soziale Rollen basieren auf einer genetischen Grundlage (GINSBURG 1976) und sind damit im Zoo in ähnlicher Form wie im Freiland zu erwarten.

Tatsächlich waren beim Vergleich von Mähnenwölfen (*Chrysocyon brachyurus*) in zoologischen Gärten und im Freiland sowohl die Anzahl als auch die Form der Verhaltensweisen weitgehend gleich (BESTELMEYER 1998). Einige Unterschiede gab es insbesondere bei Verhaltensweisen, die mit der Jagd in Zusammenhang stehen und im Zoo nicht beobachtet werden konnten, und in der Häufigkeit bestimmter Verhaltensweisen, da die freilebenden Tiere einen größeren Anteil der Zeit umherwanderten (BESTELMEYER 1998).

Verhaltensuntersuchungen in zoologischen Gärten bieten nach ROBINSON (1990) die Vorteile, dass alle Rudelmitglieder im Gehege anwesend sind und somit regelmäßig eine größere Anzahl von Beobachtungen gemacht und auch seltene Verhaltensweisen und Ereignisse bemerkt werden können. Außerdem sind in zoologischen Gärten die physikalischen und sozialen Bedingungen, unter denen die Tiere leben, leichter zu kontrollieren und ermöglichen eine höhere Vergleichbarkeit. Ein weiterer Vorteil ist, dass im Zoo gehaltene Tiere an Menschen gewöhnt sind und nicht erst langwierig an einen Beobachter habituiert werden müssen.

Eine vergleichende Untersuchung des Sozialverhaltens rudellebender Caniden ist daher in zoologischen Gärten möglich und letztlich nur hier praktikabel.

2.2. Zoologische Gärten und technische Hilfsmittel

2.2.1. Zoologische Gärten, in denen Beobachtungen durchgeführt wurden

Die Untersuchungen wurden in sechs zoologischen Gärten durchgeführt. Die dafür besuchten Einrichtungen in alphabetischer Reihenfolge der Städte waren:

Tierpark Dortmund Mergelteichstraße 80 44225 Dortmund	Parc Zoologique et Botanique 51 Rue du Jardin Zoologique 68100 Mulhouse Frankreich
Zoo Duisburg Mühlheimer Straße 273 47058 Duisburg	Münchener Tierpark Hellabrunn Tierparkstraße 30 81543 München
Wildpark „Alte Fasanerie“ Klein-Auheim 63456 Hanau	Waldzoo Osnabrück Am Waldzoo 2/3 49082 Osnabrück

Jede Art wurde möglichst in zwei verschiedenen Zoos beobachtet, um möglicherweise durch Gehegeeigentümlichkeiten bedingte Verhaltensweisen leichter von arttypischen unterscheiden zu können. Einen Überblick, welche Arten in welchen Zoos beobachtet wurden, und welche Haltungsbedingungen jeweils vorlagen, gibt Tab. 1. Die Beobachtungszeiten (Datum des Beobachtungszeitraums und Dauer) der jeweiligen Rudel sind in Tab. 2 (Kap. 2.4.2.2.) angegeben. Die in Tabellen und Abbildungen verwendeten Kürzel zur Bezeichnung der verschiedenen Rudel, bzw. bei mehrmaliger Beobachtung eines Rudels auch die verschiedenen Jahre und Monate, finden sich in Tab. 1 sowie im Abkürzungsverzeichnis.

2.2.2. Technische Hilfsmittel

Die Datenerhebung erfolgte je nach zu erhebenden Daten, Rudelgröße, Aktivität und Gehegebedingungen durch direkte Beobachtungen und anhand von Videofilmaufnahmen. Bei der direkten Beobachtung wurden die zu erhebenden Daten entweder direkt mitgeschrieben oder auf ein Diktiergerät (Grundig GW-R50, Kassetten: TDK IECI Type I) gesprochen und später niedergeschrieben.

Die Videofilmaufnahmen wurden mit einem 8 mm Video Camcorder (Canon UC 10) auf Video 8 Filme (Kodak P5-30) aufgenommen und später auf VHS Videokassetten (TDK HS, Maxell VHS, BASF EQ) überspielt. Für das Abspielen der Videofilme diente ein Videorecorder (Philips VHS HQ VR 422) mit Stand- und Einzelbildschaltung, der an einen Fernseher (Telefunken Palcolor S540C) angeschlossen war.

Eine Armbanduhr (Casio WR 50M) wurde als akustischer Zeitgeber benutzt, da sie so eingestellt werden konnte, dass sie regelmäßig, z. B. minütlich oder 10-minütlich ein akustisches Signal ertönen ließ. Zur Dokumentation wurden Fotos mit einer Kamera der Marke Nikon mit einem Zoomobjektiv von 35 bis 85 mm aufgenommen.

Die Datenverarbeitung erfolgte mit Hilfe der Computerprogramme Microsoft Access 2.0 (1989-1994 Microsoft Corporation) und Statistica 4.0 (1993 Statsoft, Inc.).

Tab. 1. Haltungsbedingungen der untersuchten Rudel. Die erwähnten Jungtiere unter einem Jahr (J) wurden nicht mit in die Beobachtungen einbezogen. (C-do1: *Cuon* in Dortmund 1996, C-do2: *Cuon* in Dortmund 1997, C-dui: *Cuon* in Duisburg, L-do1: *Lycodon* in Dortmund 1996, L-do2/3: *Lycodon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997, L-mü: *Lycodon* in München, L-os: *Lycodon* in Osnabrück, S-mu: *Speothos* in Mulhouse, W-os1: *C. lupus* in Osnabrück 4/1997, W-os2: *C. lupus* in Osnabrück 10/1997, W-ka: *C. lupus* in Klein-Auhain. Gehegeinsicht: ++ sehr gut; + gut, o mäßig, – schlecht). Die Beobachtungszeiten (Datum und Dauer) der verschiedenen Rudel sind in Tab. 2 angegeben.

Ort Code	<i>C. lupus</i>			<i>Cuon</i>			<i>Lycodon</i>			Speothos Mulhouse S-mu	
	Osnabrück W-os1	Osnabrück W-os2	Klein-Auh. W-ka	Dortmund C-do1	Dortmund C-do2	Duisburg C-dui	Dortmund L-do1	Dortmund L-do2/3	München L-mü		Osnabr. L-os
Rudelgröße (Adulte)	4	4	11	4 (+6 J)	4	5 (+3 J)	6	4	5	2	7 (+5 J)
Adulte Männ., adulte Weib.	3,1	3,1	7,4	3,1	3,1	4,1	3,3	2,2	2,3	1,1	4,3
Verwandtschaft der adulten Individuen	2 Brüder + ihre Schwester + einzelner Rüde	2 Brüder + ihre Schwester + einzelner Rüde	unbekannt	Mutter + 3 Söhne	Mutter + 3 Söhne	zwischen dem Weib. und 2 Rüden unbekannt + 2 Söhne aus einem Wurf	Vater, Mutter + 2 Söhne und 2 Töchter aus einem Wurf	Mutter + 2 Söhne + 1 Tochter aus einem Wurf	2 Brüder + 2 Schwest. aus versch. Würfen + ein einzelnes Weibchen	nicht verwandt	Eltern + 1 Rüde (1. Wurf) + 2 Rüden und 2 Weib. (2. Wurf)
Gehegegröße: Breite x Tiefe, ca. m ²	40 x 10 400	40 x 10 400	125 x 80 10.000	25 x 15 375	25 x 15 375	30 x 25 750	40 x 7 280	40 x 7 280	50 x 20 1000	20 x 10 200	12 x 10 120
Gehegeinsicht	+	+	-	o	o	o	o	o	++	++	++
Außen- Fütterung	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	0-1 x tägl.	-	-
tägl. Beob.zeit zwischen	8.30 - 17.00	8.30 - 17.00	7.00 - 10.00 (1x bis 13.00)	7.00 - 18.30	7.00 - 18.30	7.30 - 19.30	7.00 - 18.30	7.00 - 18.30	8.00 - 20.30	8.30 - 17.00	9.00 - 17.00
Besonderes	Weibchen mit Empfängnis- verhütendem Implantat - nie läufig	Weibchen mit Empfängnis- verhütendem Implantat - nie läufig	Weib. läufig, Männ. sterilis. ohne Auswirk. auf Paarung. Omega-Weib. nicht berück.				Weibchen läufig		Weibchen läufig		

2.3. Verhaltenskatalog

2.3.1. Zur Definition der Verhaltenskategorien

Das Sozialverhalten der verschiedenen Canidenarten ist ähnlich und unterscheidet sich eher graduell als nach der Art und Weise (KLEIMAN 1967). Um mögliche Unterschiede im Repertoire der auftretenden Verhaltensweisen bei den vier rudellebenden Arten festzustellen, sollen in dieser Untersuchung relativ eng gefaßte Verhaltenskategorien gebildet werden. Durch die enge Definition der Verhaltensweisen entstehen zwangsläufig zahlreiche Kategorien.

Für eine vergleichende Untersuchung zwischen verschiedenen Arten sollte die Kategorisierung der Verhaltensweisen ausschließlich beschreibend erfolgen und nicht auch schon Funktion oder phylogenetische Herkunft enthalten (MORAN 1987), da bei verschiedenen Arten in gleicher Weise ausgeführte Verhaltensweisen andere Bedeutungen haben könnten oder möglicherweise gleiche Kommunikationsinhalte durch unterschiedliche Gesten ausgedrückt werden.

Es wurde daher bei der Erstellung des Verhaltenskatalogs Wert darauf gelegt, die Verhaltensweisen anhand von äußerlich erkennbaren Merkmalen zu kategorisieren. Die Feststellung der Bedeutung der einzelnen Verhaltensweisen bei den verschiedenen Arten wurde dagegen erst nach Untersuchung der Situationen, in denen diese Verhaltensweisen vorkamen, durchgeführt und ist somit Teil des Ergebnisses (vgl. Kap. 3.1.3. und 3.1.4.).

Die Zusammenstellung der Verhaltenskategorien erfolgte in Anlehnung an die von ZIMEN (1971) erstellte ausführliche Verhaltensinventarisierung von *C. lupus*, unter Berücksichtigung verschiedener weiterer Untersuchungen zum Verhaltensrepertoire von Wölfen und anderen Caniden (z. B. SCHENKEL 1948, EISFELD 1966, KLEIMAN 1966, 1967, FOX 1970, PETERS & MECH 1975, DRÜWA 1976, BUITRON 1977, BIBEN 1983, ALTMANN 1988).

Zur übersichtlicheren Darstellung sind die Verhaltenskategorien erstens in Ausdrucksgesten (Schwanz-, Schnauzen- und Ohrenhaltungen), zweitens in soziale Verhaltensweisen (Kontakte mit dem Kopf, Körperkontakte, einfache Verhaltensweisen ohne Kontakt und komplexe Verhaltensweisen) und drittens in Harn- und Kothaltungen gegliedert.

2.3.2. Ausdrucksgesten

Schwanzhaltung

(Eine Darstellung der verschiedenen Schwanzhaltungen findet sich in Kap. 3.1.4.1., Abb. 10.)

Hängend: Der Schwanz hängt entspannt nach unten, leichte S-Form.

Leicht angehoben: Der Schwanz ist nicht entspannt, sondern wird in mehr oder weniger gestreckter Haltung leicht angehoben.

Waagrecht: Der Schwanz wird waagrecht nach hinten gehalten und entspricht so etwa einer horizontalen Verlängerung des Rückens.

Aufgestellt: Der Schwanz wird bogenförmig steil nach oben getragen. Da die Schwanzwurzel nicht so stark nach oben schwenkbar ist, sieht der Schwanz mit Blick auf die linke Körperseite des Tieres J-förmig aus.

Umgekehrt-U-förmig: Der Schwanz wird in einem nach unten offenen Bogen hoch gehalten.

Verkehrt-S-förmig: Die Schwanzwurzel wird dicht an die Analregion gedrückt, der untere Schwanzteil dagegen nach außen gebogen und eventuell pendelnd bewegt (Wedeln mit

der Schwanzspitze). Mit Blick auf die linke Körperseite des Tieres sieht der Schwanz wie ein spiegelbildlich verkehrtes „S“ aus.

Eingeklemmt: Der Schwanz wird dicht an den Körper gedrückt. Er wird zwischen die Hinterbeine eingeklemmt oder außen an die Oberschenkel angelegt.

Wedelnd: Der ganze Schwanz wird von einer Seite zur anderen bewegt. Sowohl Frequenz als auch Amplitude sind stimmungsabhängig.

Schnauzenhaltung

(Eine Abbildung der verschiedenen Schnauzenhaltungen findet sich in Kap. 3.1.4.2., Abb. 13.)

Aufgerissen: Das Maul wird weit aufgerissen, so dass die Zähne sichtbar sind. Dieser Gesichtsausdruck kann eine Beißdrohung oder ein Spielgesicht sein. Ohne Kennen des Zusammenhangs ist es schwierig, beide auseinander zu halten (POOLE 1978), weshalb sie nicht getrennt aufgelistet werden (vgl. BIBEN 1983).

Zähne gebleckt: Durch Hochziehen der Oberlippe und Herunterziehen der Unterlippe werden vor allem die vorderen Zähne entblößt.

Lippen gekürzt: Durch Vorziehen der Mundwinkel und Verkürzen der Lippen wird das Maul scheinbar kleiner. Das Maul ist geschlossen oder leicht geöffnet.

Lippen langgezogen: Durch Zurückziehen der Mundwinkel werden die Lippen lang gezogen. Das Maul ist geschlossen oder leicht geöffnet.

Mundwinkel geweitet: Übertriebene Form des Lippen-Langziehens, so dass die Molaren sichtbar sind.

Ohrenhaltung

Ohren vorn: Die Ohrmuscheln sind offen nach vorn gerichtet.

Ohren seitlich: Die Ohrmuscheln sind offen zur Seite gerichtet.

Ohren hinten: Die Ohrmuscheln sind offen nach hinten gerichtet.

Ohren angelegt: Die Ohrmuscheln sind in sich gefaltet oder eng angelegt und dabei nach hinten gerichtet.

2.3.3. Soziale Verhaltensweisen

Kontakte mit dem Kopf

Beschnuppern: Millimeterdichte Annäherung oder Berührung des Partners an Kopf, Rumpf, Beinen oder Schwanz mit der Schnauzenspitze/Nase und dort einige Zeit verharrend, eventuell sichtbares Einatmen. (Beschnuppern an der Schnauze oder Ano-Genitalregion sind extra aufgeführte Verhaltenskategorien.)

Fell-Belecken: Das Fell des Partners wird an Kopf, Rumpf, Beinen oder Schwanz mit der Zunge beleckt.

Schnauze-ins-Fell-Stoßen: Die Schnauze wird mit mehreren schnellen Bewegungen ruckartig an einer beliebigen Stelle ins Fell des Partners gestoßen.

Schnauze-an-Schnauze-Stoßen: Die Schnauze wird mit mehreren schnellen Bewegungen ruckartig an die Mundwinkel, Lippen oder Schnauzenseiten oder in Richtung der Schnauze des Partners (in die Luft) gestoßen oder die Schnauze beschnuppert. Ein Kontakt entsteht nicht immer, da die Bewegung nur angedeutet sein kann.

Schnauze-Belecken: Die Schnauze des Partners wird geleckt, manchmal wird dabei die Schnauze nicht ganz berührt, aber die Zunge führt Leckbewegungen aus.

Schnauze-Beißen: Die Schnauze des Partners wird leicht gebissen. Die geschlossene Schnauze des Partners kann ganz von oben oder von unten umfaßt werden, sie kann nur beknabbert werden, oder wenn beide Individuen ihr Maul geöffnet haben, können sie sich ineinander verbeißen.

Ano-Genitalregion-Beschnuppert: Die Ano-Genitalregion des Partners wird beschnuppert, beleckt oder beknabbert bzw. leicht gebissen. Bei weiblichen Tieren liegen Anal- und Genitalbereich so eng zusammen, dass es im Rahmen dieser Untersuchung nicht möglich war, beides zu trennen. Bei Rüden wäre eine Trennung zwar möglich, zur Vereinfachung der Kategorien wurde aber beides zusammengefasst.

Beißen: Mehr oder weniger festes Zufassen mit den Kiefern in einen Körperteil des Partners.

Schnappen in die Luft: Der Kiefer wird vor einem anderen Individuum in der Luft geschlossen. Ob richtiges Zubeißen nicht gewollt ist (Hemmung) oder das andere Tier ausweicht, bleibt unberücksichtigt.

Körperkontakte

Bepföteln: Mit dem Fuß eines Vorderbeins wird der Partner meist an Kopf oder Vorderkörper zart berührt oder angestoßen.

Pfote-Auflegen: Beide Vorderbeine (oder nur eines) werden meist von der Seite aus auf den Rücken des Partners gelegt. Der Rumpf wird nicht umklammert, wie beim Aufreiten.

Kopf-Auflegen: Der Kopf wird von der Seite oder von hinten auf den Rücken des Partners gelegt, beide Tiere stehen. Wenn beide Individuen liegen, fällt diese Art des Kontaktes in die Kategorie Kontaktliegen.

Anschmiegen: Das Tier stellt sich so dicht an den ebenfalls stehenden Partner, dass ein intensiver nicht zufälliger Körperkontakt entsteht, zusätzlich können reibende, drückende oder anlehende Bewegungen auftreten.

Unterkriechen: Ein Tier macht sich sehr klein und kriecht unter den Bauch des Partners.

Stehen vor einem Liegenden: Ein Tier steht dicht, eventuell mit Kontakt, vor einem liegenden Partner, wobei sich alle vier Beine auf einer Körperseite des Rumpfs des Liegenden befinden. Die Orientierung ist auf den Liegenden gerichtet, er wird eventuell beschnuppert, beleckt oder auch bedroht oder gebissen.

Stehen über einem Liegenden: Ein Tier steht über einem liegenden Partner, so dass sich der Rumpf des Liegenden zwischen seinen Beinen befindet oder dass es mindestens mit einem Bein auf dem Liegenden steht. Die Orientierung ist auf den Liegenden gerichtet, er wird eventuell beschnuppert, beleckt oder auch bedroht oder gebissen.

Liegen vor einem Liegenden: Ein Individuum legt sich dicht, eventuell mit Kontakt, vor einen bereits liegenden Partner in Bauch-, Seiten- oder Rückenlage, wobei die Orientierung des Individuums auf den Partner gerichtet ist und andere soziale Verhaltensweisen, wie z. B. Anschmiegen, Schnauze-an-Schnauze-Stoßen oder aktive Unterwerfung gezeigt werden.

Liegen über einem Liegenden: Ein Individuum legt sich über ein anderes, das ebenfalls liegt. Legen sich die Tiere nur zum Ruhen zusammen, ohne dass andere soziale Verhaltensweisen gezeigt werden, wird das Zusammenliegen als Kontaktliegen klassifiziert.

Kontaktliegen: Zwei oder mehrere Tiere liegen, ganz gleich in welcher Ruhehaltung, mit Körperkontakt zueinander.

Aufreiten: Das Tier stellt sich auf die Hinterbeine und umklammert mit den Vorderbeinen den Rumpf des Partner von der Seite oder von hinten aus, wobei Friktionsbewegungen ausgeführt werden können. Der Partner steht oder liegt.

Abdrängen: Mit Körperkontakt wird ein anderes Individuum von einem dritten Tier oder Objekt abgedrängt.

Rempeln: Durch hartes Anstoßen mit dem Hinterkörper, Anspringen oder kraftvolles Drücken mit dem ganzen Körper wird der Partner angerempelt.

Ringen: Auf den Hinterbeinen stehend wird der Partner von vorne am Hals umklammert. Der Partner steht dabei auf allen Vieren oder ebenfalls auf den Hinterbeinen und umklammert auch den Hals des Partners, so dass sich beide aneinander hochrichten.

Einfache Verhaltensweisen ohne Kontakt

Großwerden: Der Körper wird hochgereckt und so groß wie möglich gemacht, Kopf und Schwanz werden hoch gehalten, die Ohren sind nach vorn gerichtet, der Rücken ist gerade und die Beine gestreckt.

Kleinwerden: Durch Einknicken der Beine, Krümmen des Rückens und Einklemmen des Schwanzes wird der Körperumriss verkleinert. Meist einhergehend mit Senken des Kopfes und Anlegen der Ohren. Das Individuum kann dabei auch laufen, wodurch eine kriechende Haltung zustande kommt.

Verjagen: Eine Annäherung, schnelles Hinrennen oder plötzliches Anspringen, und mehr oder weniger schnelles Verfolgen eines sich entfernenden oder weglaufenden Partners, der den Schwanz einklemmt oder klein wird.

Pirschen: Annäherung an ein anderes Tier, oder z. B. auch ein Objekt oder eine Geräuschquelle, in angespannter, etwas verkleinerter Körperhaltung mit gesenktem Kopf, leicht eingeknickten Beinen und niedrig gehaltenem Schwanz. Dabei wird das andere Tier oder Objekt fixiert.

Weichen: Ausweichen oder Weggehen bei Annäherung eines anderen Individuums, das aber nicht folgt.

Nicht-Weichen: Ein Tier weicht auf Drohen, Imponieren usw. eines anderen Individuums nicht aus.

Wälzen: Reiben des Rückens auf dem Boden in Rücken- und eventuell Seitenlage.

Hüpfen vor dem Partner: Kurzes, ruckartiges Abspringen mit beiden Vorderbeinen, wobei die Pfoten nur etwas vom Boden gehoben werden (kein Stehen auf Hinterbeinen).

Anstarren: Kopf und Augen werden auf ein anderes Tier gerichtet und dieses fixiert. Die Ohren sind nach vorn gerichtet.

Komplexe Verhaltensweisen

Aktive Unterwerfung: In kleiner Körperhaltung nähert sich ein rangtieferes Individuum spontan einem Höherrangigen und nimmt Schnauzen-Schnauzen-Kontakt durch Stoßen oder Belecken auf. Der Rücken ist dabei leicht gekrümmt, mit dem Schwanz wird gewedelt, er wird aber niedrig gehalten, die Ohren sind angelegt, und es können verschiedene andere Verhaltensweisen der Kontaktaufnahme, wie z. B. Bepföteln, Anschmiegen oder spielerische Aktivitäten ausgeführt werden.

Passive Unterwerfung: Ein rangtieferes Individuum liegt in Seiten- oder Rückenlage mehr oder weniger bewegungslos vor oder unter einem Höherrangigen, als Reaktion auf die Annäherung des Höherrangigen, dessen Initiative zur Genitalkontrolle, eine Drohung oder einen Angriff. Der Schwanz ist eingeklemmt.

Unterwerfung: Soziale Interaktion zwischen zwei Tieren, die auf einen deutlichen Rangunterschied schließen lässt, ohne dass eine eindeutige Zuordnung zu den Kategorien der aktiven oder passiven Unterwerfung möglich ist.

Imponieren: Unter Wahrung der Individualdistanz stellt sich ein Individuum, eventuell in Breitseite, vor einen Partner, macht sich groß, hebt den Kopf hoch und hält den Schwanz waagrecht, aufgestellt oder verkehrt-U-förmig. Der Partner kann dabei angestarrt werden oder der Blick am Partner vorbei gerichtet sein.

Aggressive Auseinandersetzung: Sammelkategorie für komplexe aggressive Interaktionen zwischen zwei Tieren, die verschiedene Verhaltensweisen, wie z. B. gegenseitiges

Beißen, Verjagen, und unterschiedliche Schwanz- und Schnauzenhaltungen umfassen, die in schnell verlaufenden Auseinandersetzungen nicht detailliert aufgeschlüsselt wurden.

Zeremonie: Alle oder die meisten Rudelmitglieder versammeln sich und stehen eng zusammen oder laufen umeinander herum, wobei es zu mehrfachen, gegenseitigen Körperkontakten kommen kann und eine freundliche, nicht aggressive Stimmung besteht. Die Orientierung aller Tiere ist zueinander ausgerichtet und es werden bestimmte (ritualisierte) Verhaltensweisen, wie z. B. aktive Unterwerfung oder Schnauze-Belecken, ausgeführt.

2.3.4. Harn- und Kothaltungen

Harnhaltungen

Kauerhaltung: Bei der Kauerhaltung sind alle 4 Beine auf dem Boden, Rücken und Hinterbeine werden gekrümmt und die Hinterbeine eventuell leicht gespreizt. Die Abdominalgegend ist dem Boden genähert und der Harn wird auf den Boden abgegeben.

Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein: In mehr oder weniger starker Kauerhaltung wird ein Hinterbein vom Boden abgehoben und dabei nach vorn unter den Körper gezogen. Der Harn wird in der Regel auf den Boden abgegeben.

Stehend: In der stehenden Harnhaltung sind alle vier Beine gestreckt und stehen auf dem Boden, eventuell sind die Hinterbeine leicht gespreizt. Der Harn wird auf den Boden oder auf ein am Boden liegendes Objekt gerichtet.

Spritzharnhaltung: Im Stehen wird ein Hinterbein von der Hüfte aus seitlich etwas nach hinten gerichtet angehoben. Das dabei gehobene Hinterbein wird gekrümmt, der Hinterkörper kann leicht gedreht sein. Der Harn wird im Allgemeinen seitlich an ein vertikales Objekt gespritzt.

Handstand: Beide Hinterbeine werden vom Boden abgehoben, der Hinterkörper mehr oder weniger hoch gehoben und der Rücken mehr oder weniger gekrümmt. Der Harn kann je nach Haltungsintensität auf den Boden oder mehr oder weniger hoch an ein vertikales Objekt gegeben werden.

Kothaltungen

Kauerhaltung: In der Kauerhaltung stehen beide Hinterbeine auf dem Boden, sie sind stark gebeugt und der Rücken ist leicht gekrümmt, so dass die Analregion dem Boden genähert ist. Die Schwanzwurzel wird angehoben und der Kot auf den Boden abgegeben.

Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein: In der Kauerhaltung wird ein Hinterbein von Boden abgehoben und dabei nach vorn unter den Körper gezogen. Der Kot wird in der Regel auf den Boden abgegeben.

Sonstiges

Vierfüßiges Scharren: Im Stehen wird mit allen vier Beinen alternierend über den Boden gekratzt (rechtes Vorderbein und linkes Hinterbein gleichzeitig usw.). Es kann auch nur mit den Hinterbeinen gescharrt werden. Die Pfoten werden weit nach hinten durchgezogen und es kommt nicht zur Gewichtsverlagerung auf die Hinterbeine wie beim Grabscharren, das nur mit den Vorderbeinen ausgeführt wird. Der Blick ist nicht zum Boden hin orientiert, sondern der Kopf wird hochgetragen.

Je nachdem, ob ein Tier mehrfach hintereinander harnte, kotete, vierfüßig scharrte oder sich wälzte, oder ein zweites Tier dazu kam und ebenfalls eine der genannten Verhaltensweisen zeigte, wurden folgende weitere Verhaltenskategorien festgelegt (Abb. 9):

Einzelhandlung: Ein Tier zeigt nur eine der Verhaltensweisen Harnen, Koten, vierfüßiges Scharren oder Wälzen innerhalb einer Minute.

Folge: Ein Tier zeigt zwei oder mehr verschiedene Verhaltensweisen aus dem Markierzusammenhang (Harnen, Koten, Wälzen, vierfüßiges Scharren) an der selben Stelle innerhalb einer Minute oder auch innerhalb eines längeren Zeitraums (wenn es die Stelle ohne Unterbrechung olfaktorisch kontrollierte), z. B. scharrt es nach dem Harnen oder harnt nach dem Koten (nach ALTMANN 1988).

Wiederholung: Ein Tier zeigt eine der Verhaltensweisen aus dem Markierzusammenhang (Harnen, Koten, Wälzen, vierfüßiges Scharren) mindestens zweimal hintereinander an der selben Stelle innerhalb einer Minute oder auch innerhalb eines längeren Zeitraums, wenn es die Stelle ohne Unterbrechung olfaktorisch kontrollierte.

Sequenz: Nachdem ein Tier eine Verhaltensweisen aus dem Markierzusammenhang (Harnen, Koten, Wälzen, vierfüßiges Scharren) zeigte, kommt innerhalb einer Minute ein zweites Tier an die selbe Stelle und zeigt ebenfalls eine Verhaltensweise aus dem Markierzusammenhang. Schnuppert das zweite Tier nur, wird es nicht weiter berücksichtigt (in Anlehnung an PORTON 1983).

Harnzeremonie: An einer Harnzeremonie sind mindestens zwei Individuen beteiligt, die eine beliebige Kombination aus Einzelhandlung, Folge, Wiederholung oder Sequenz zeigen. Eine Harnzeremonie umfasst mindestens drei Elemente, z. B. erstes Tier kotet (Einzelhandlung), zweites Tier harnt darüber (Sequenz) und scharrt anschließend (Folge).

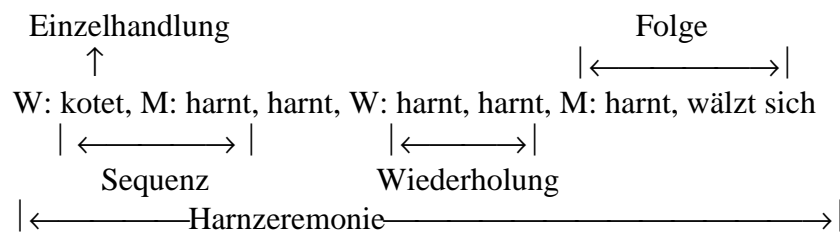


Abb. 9. Graphische Darstellung zur Erläuterung der Begriffe Einzelhandlung, Folge, Wiederholung, Sequenz und Harnzeremonie, am Beispiel einer Harnzeremonie von *Lycaon* im Münchner Zoo (M-Männchen, W-Weibchen).

2.4. Verhaltensmessung

2.4.1. Zur Theorie der Beobachtungsmethoden

2.4.1.1. Zur Auswahl der Beobachtungsmethoden

Caniden haben normalerweise lange Ruhezeiten und nur kurze Bewegungstürme, so dass wesentliche Teile des Sozialverhaltens auf täglich wenigen Minuten zusammengedrängt vorkommen (KÜHME 1965a, CREEL et al. 1997, VENKATARAMAN 1998). Die Beobachtungsmethode muß daher so gewählt werden, dass eine ausreichend große Datenmenge in einem nicht zu langen Beobachtungszeitraum aufgenommen werden kann.

Zur Untersuchung der Sozialstrukturen sollen sowohl Daten zu vorkommenden Ausdrucksgesten und ausgewählten sozialen Verhaltensweisen, als auch zu den Distanzen zwischen den Individuen aufgenommen werden. Diese aufzunehmenden Daten unterscheiden sich grundsätzlich in ihrer Qualität und damit auch in der Methode, mit der sie protokolliert werden können. Interaktionen im Sozialverhalten der Tiere, aber auch Harnen und Koten sowie das Vorkommen bestimmter Ausdrucksgesten sind Ereignisse („events“) (ALTMANN 1974b), die relativ selten auftreten und nur von kurzer Dauer sind. Um diese Art von Ereignissen aufzunehmen, ist eine kontinuierliche Beobachtungsmethode nötig. Notierte Beobachtungen von unterschiedlichen Ereignissen sind nominale Daten, die gezählt und deren Häufigkeiten verglichen werden können (LEHNER 1996). Im Gegensatz dazu stehen die Distanzmessungen zwischen den Tieren. Unabhängig vom jeweiligen Verhalten und der jeweiligen Situation haben alle Tiere immer eine bestimmte (oder bei Kontakt auch gar keine) Distanz zueinander. Auch wenn sich die Distanz mehr oder weniger schnell ändert, ist sie zu jedem beliebigen Zeitpunkt meßbar. Die Entfernungen der Tiere untereinander können daher als Zustände („states“) behandelt werden (ALTMANN 1974b). Sie werden nach einer punktuellen Beobachtungsmethode aufgenommen. In Metern gemessen und notiert sind sie rationale Daten, die parametrisch miteinander verrechnet werden können (LEHNER 1996).

2.4.1.2. Die Fokustier-Methode

Eine kontinuierliche Beobachtungsmethode ist die Fokustier-Methode („focus-animal-sampling“, ALTMANN 1974b). Sie bietet relativ unvoreingenommene Daten für eine große Anzahl an Fragen, vor allem für spontan auftretendes Sozialverhalten (ALTMANN 1974b). Bei der Fokustier-Methode wird die Aufmerksamkeit für eine bestimmte Zeitspanne auf ein Tier konzentriert und es werden alle auftretenden Verhaltensweisen aus dem vorher festgelegten Verhaltenskatalog protokolliert. Die Beobachtungszeit ist bei dieser Beobachtungsmethode genau festgelegt. Dadurch kann die Häufigkeit des Vorkommens bestimmter Verhaltensweisen pro Stunde in der Auswertung berechnet und die Häufigkeit bestimmter Verhaltensweisen von verschiedenen Individuen, Rudeln oder Arten miteinander verglichen werden.

Mit dieser Methode können beim Fokustier Daten zu sozialen Verhaltensweisen und Rangauseinandersetzungen, zum Harnen und Koten sowie zu den Kontaktaufnahmen und Annäherungen protokolliert werden.

2.4.1.3. Die All-Occurrence-Methode

Eine weitere kontinuierliche Beobachtungsmethode ist das „sampling all occurrence of some behavior“ (ALTMANN 1974b), im Folgenden kurz „All-Occurrence-Methode“ genannt. Bei

dieser Methode wird jedes Vorkommen bestimmter Verhaltensweisen innerhalb einer Gruppe von Tieren protokolliert.

Voraussetzung zur Anwendung dieser Beobachtungsmethode ist, dass die Beobachtungsbedingungen sehr gut sind und wirklich alle Rudelmitglieder gleichermaßen beobachtet werden können. Desweiteren dürfen die zu protokollierenden Verhaltensweisen nicht zu häufig auftreten und sie müssen auffällig genug sein, damit sie tatsächlich alle erkannt und notiert werden können. Auch bei dieser Methode wird die Beobachtungszeit festgehalten, so dass in der Auswertung die Häufigkeiten jeder Verhaltensweise pro Stunde angegeben werden können.

Werden alle Individuen eines Rudels individuell erkannt, entspricht diese Methode der Fokustier-Methode an einer ganzen Gruppe (ALTMANN 1974b). Bei gleicher Beobachtungszeit kann man so größere Datenmengen erhalten, was besonders bei selten auftretenden Verhaltensweisen von Vorteil ist.

2.4.1.4. Punktmessungen

Eine punktuelle Beobachtungsmethode ist das „Instantaneous-sampling“ (ALTMANN 1974b). Dabei wird das momentan auftretende Verhalten eines Individuums zu einem vorher festgelegten Zeitpunkt notiert, z. B. einmal pro Minute zur vollen Minute (ALTMANN 1974b). Diese Methode eignet sich primär zur Berechnung der Zeit, die ein Tier mit bestimmten Verhaltensweisen verbringt. Der Zeitanteil wird anhand des prozentualen Anteils der Verhaltensweisen an den Stichproben berechnet (ALTMANN 1974b, LEHNER 1996). Diese Beobachtungsmethode eignet sich allerdings nur für Zustände („states“) und nicht für Verhaltensereignisse („events“), da die Wahrscheinlichkeit gering ist, dass kurzzeitig auftretende Verhaltensereignisse genau zum Zeitpunkt der Datenaufnahme stattfinden (LEHNER 1996).

Voraussetzung zur Anwendung dieser Methode ist, dass die aufgenommenen Verhaltensweisen leicht und schnell zu unterscheiden sind und so die Datenaufnahme tatsächlich punktgenau erfolgen kann. Nach dieser Methode können Verhaltenskategorien zur Aktivität (z. B. Laufen, Stehen, Ruhen) und die Distanzen zwischen Individuen aufgenommen werden.

2.4.1.5. Die Ad-Libitum-Methode

Bei der „Ad-Libitum-Methode“ werden wichtig erscheinende Vorkommnisse ohne feste Regeln und unabhängig davon, ob es sich um Ereignisse oder Zustände handelt, notiert (ALTMANN 1974b). Diese Art der Datenerhebung ist wichtig für die systematische Versuchsplanung, das Suchen von Problemen und das Entdecken seltener Ereignisse (ALTMANN 1974b). Anhand der Ad-Libitum-Methode kann ein Überblick über den Aktivitätsrhythmus, das Gehege und die einzelnen Individuen gewonnen werden. Außerdem kann die Ad-Libitum-Methode zur Erstellung eines Ethogramms, d. h. einer umfassenden Liste mit charakteristischen Verhaltensweisen einer Art, dienen (ALTMANN 1974b, LEHNER 1996). Diese Beobachtungsmethode kann daher genutzt werden, um im Verhaltenskatalog die Verhaltensdefinitionen so abzustimmen, dass die Kategorien auf alle zu untersuchenden Arten gleichermaßen passen.

Daten, die durch die Ad-Libitum-Methode gewonnen werden, können grundsätzlich nicht in die quantitative Auswertung eingehen, da eine unterschiedliche Protokollierung die tatsächlichen Sachverhalte verzerren könnte. Nicht-quantitativ auszuwertende Daten, bei denen es z. B. nur um Vorkommen oder Nichtvorkommen geht, können allerdings mit dieser Methode protokolliert werden.

2.4.2. Zur Praxis der angewendeten Beobachtungsmethoden

2.4.2.1. Allgemeine Regeln zu den Beobachtungen

Off-Zeiten

Zeiten, in denen das Fokustier innerhalb der Fokuszeit nicht gesehen werden konnte, sind sogenannte off-Zeiten. Kurze off-Zeiten wurden nicht weiter berücksichtigt, wenn das Fokustier sich vorübergehend hinter einem Objekt befand oder kurz in ein Haus hineinlief und wieder herauskam. War das Fokustier allerdings mehr als 3 Minuten nicht zu sehen, wurde die off-Zeit von der Fokustierzeit abgezogen.

Beobachtungsreihenfolge der Individuen

Bei der Fokustier-Methode wird jeweils ein Tier ausgewählt und für eine gewisse Zeit kontinuierlich beobachtet. Um für alle Tiere eines Rudels die Zufälligkeit der Auswahl zu gewährleisten und um alle Fokustiere gleich häufig zu beobachten, wurde täglich neu eine Reihenfolge ausgelost, in der die einzelnen Tiere des Rudels hintereinander protokolliert wurden. Die Reihenfolge wurde dann den ganzen Tag sowohl für die Fokustierbeobachtungen als auch für die Punktmessungen beibehalten.

War ein Individuum zum festgelegten Beobachtungsbeginn nicht auffindbar, wurde es zunächst ausgelassen und die übrigen Individuen entsprechend der festgelegten Reihenfolge beobachtet. War das ausgelassene Individuum am Ende aufzufinden, wurde es beobachtet. War es immer noch nicht auffindbar, wurde nicht länger gewartet und seine vorgesehene Beobachtungszeit als off-Zeit gewertet. Eine Ausnahme machten hier *C. lupus* in Klein-Auheim. War ein Fokustier zum festgelegten Beobachtungsbeginn nicht sichtbar, wurde nicht zum Nächsten gewechselt, da meist das ganze Rudel beim Durchlaufen des waldreichen Geheges vollzählig verschwand. Es wurde deshalb auch bei Nichtauffinden mit der Protokollierung begonnen und jede Punktmessung, bei der das Fokustier nicht sichtbar war, als off-Zeit notiert. Aus der Anzahl der off-Zeitpunkte wurde der prozentuale Anteil der off-Zeit eines Individuums an seiner Gesamtfokustier-Beobachtungszeit berechnet.

Punktmessungen

Bei den Punktmessungen kommt es vor allem auf die Augenblicklichkeit des Zeitpunkts an, zu dem Aktivität und Distanz festgestellt werden. Bei umherlaufenden Tieren kann sich die Distanz zwischen ihnen schnell ändern. Um die Punktmessungen so genau wie möglich durchzuführen, wurde nach folgendem Schema vorgegangen:

Entsprechend der Beobachtungsreihenfolge wurde die Punktmessung zunächst am ersten Tier (A) vorgenommen und die Distanz von ihm zu allen Rudelmitgliedern wieder entsprechend der Beobachtungsreihenfolge gemessen (A-B, A-C, A-D...). Bereits vor den Zeitpunkt der Messung wurden die Individuen gesucht und im Auge behalten. Zum Messzeitpunkt (akustisches Signal) konnte dann das momentane Verhalten von Individuum A sowie die jeweiligen Distanzen zu den anderen Rudelmitgliedern festgestellt werden. Die nächste Punktmessung erfolgte an Individuum B und die Entfernungen wurden in der Reihenfolge B-A, B-C, B-D usw. festgestellt.

In großen Rudeln war es in Zeiten lebhafter Aktivität nicht immer möglich, alle Tiere im Auge zu behalten. Es war dann nicht möglich, die Entfernungen zu allen anderen Individuen zum selben Zeitpunkt festzustellen. Um die Augenblicklichkeit der Entfernungsmessungen zu wahren, wurden die Distanzen zum vorgesehenen Zeitpunkt nur an einem Teil des Rudels festgestellt und erst beim nächsten akustischen Signal die Entfernungen zwischen dem Individuum und den restlichen Rudelmitgliedern aufgenommen.

Die einzelnen Punktmessungen erfolgten je nach Rudelgröße im Abstand von 15 Sekunden (*Lycaon* in Dortmund 1997, *Lycaon* in München, *Cuon* in Dortmund 1997), 30 Sekunden (*Cuon* in Duisburg, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997) oder 60 Sekunden (*C. lupus* in Osnabrück 4/1997, *Speothos* in Mulhouse).

2.4.2.2. Beobachtungsdurchführung und Verfahrens Anpassung

Anpassung der Datenerhebung an die jeweiligen Rudel

Nach den ersten Beobachtungen im August 1996 und April 1997 wurde die Fragestellung jeweils erweitert, so dass erst ab Juli 1997 soweit möglich Daten zu allen Untersuchungspunkten aufgenommen wurden. In Tab. 2 ist für die einzelnen Rudel dargestellt, zu welchen Fragestellungen Daten erhoben wurden, und wie lange die Beobachtungszeiten waren.

Die Beobachtungsbedingungen in den Zoos variierten zum Teil stark, insbesondere durch die unterschiedlichen Rudelgrößen und die unterschiedliche Gehegeeinsicht. Um Daten zur Klärung aller Fragestellungen sammeln zu können und um die Zeit vor Ort im Zoo optimal zu nutzen, wurden die verschiedenen Beobachtungsmethoden dem jeweiligen Rudel angepasst. So konnten z. B. in kleinen Rudeln (z. B. *Lycaon* in Osnabrück) alle Tiere gleichzeitig nach der Fokustier-Methode beobachtet werden, während dies in großen Rudeln (z. B. *C. lupus* in Klein-Auheim) nicht möglich war.

Da es sich bei der vorliegenden Arbeit vorrangig um eine Untersuchung von sozialen Verhaltensweisen zwischen adulten Tieren handelt, blieben Verhaltensweisen, die gegenüber oder von im Rudel vorhandenen Jungtieren ausgeführt wurden, bei der Datenerhebung unberücksichtigt.

Im Klein-Auheimer Wolfsrudel gab es ein aus dem Rudel ausgestoßenes Omegatier. Da sich dieses Tier in auffälliger Weise allein aufhielt, nie mit den Rudeln lief und auch nie an Zeremonien teilnahm, wurde es nicht mit in die Untersuchung einbezogen.

Datenaufnahme nach der Fokustier-Methode

Bei allen Rudeln wurden das Auftreten sozialer Verhaltensweisen aus dem Verhaltenskatalog, Harnen und Koten sowie Kontaktaufnahmen und Annäherungen nach der Fokustier-Methode protokolliert. Ausnahmen bildeten dabei nur die Rudel von *C. lupus* in Osnabrück 4/1997, *Cuon* in Dortmund 1996, *Lycaon* in Dortmund 1996 und *Lycaon* in Osnabrück, bei denen noch keine Daten zu Kontaktaufnahmen und Annäherungen aufgenommen wurden (vgl. Tab. 2).

Alle adulten Rudelmitglieder wurden für die Fokustierbeobachtung gleich häufig, aber in zufälliger Reihenfolge als Fokustiere ausgewählt und möglichst mehrmals täglich für jeweils 10 Minuten beobachtet. Nur bei *Lycaon* in Osnabrück konnten wegen der Haltung von lediglich zwei Individuen beide Tiere gleichzeitig nach der Fokustier-Methode und dann für jeweils längere Zeiträume von ca. einer halben Stunde mehrmals täglich beobachtet werden.

Datenaufnahme durch Punktmessungen

Die Datenaufnahme zu den Distanzen zwischen den Individuen und zur Aktivität der Tiere erfolgte über Punktmessungen. Dabei wurden zwei verschiedene Verfahrensweisen angewendet. Im ersten Verfahren wurden die Distanzen zwischen allen Rudelmitgliedern untereinander festgehalten, während im zweiten nur die Entfernung von einem Individuum aus zu seinem jeweiligen Nächsten, also nur die geringste Entfernung, protokolliert wurde.

In der ersten Verfahrensweise lagen die Punktmessungen außerhalb der Zeiträume, in denen ein Individuum nach der Fokustier-Methode beobachtet wurde. Bei dieser Vorgehensweise wurde zunächst die Aktivität eines Individuums notiert und dann die Distanzen von diesem

Tab. 2. Beobachtungszeiten und Untersuchungshematik („Datenaufnahme“) in den untersuchten Rudeln. Detaillierte Erläuterungen im Text. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

Ort Rudel	<i>C. lupus</i>			<i>Canis</i>			<i>Lycan</i>			<i>Speothos</i> Mulhouse S-mu	
	Osnabr. W-os1	Osnabr. W-os2	Klein-Au. W-ka	Dortmund C-do1	Dortmund C-do2	Duisburg C-dui	Dortmund L-do1	Dortmund L-do2/3	München L-mü		Osnabr. L-os
Beobachtungs- zeitraum	3.4.- 16.4.97	7.10.- 10.10.97	14.2.- 13.3.98	5.8.- 30.8.96	22.7.- 8.8.97	22.9.- 1.10.97	5.8.- 30.8.96	22.7.- 8.8.97	18.8.- 26.8.97	3.4.- 16.4.97	16.3.-18.3.98 + 31.3.-7.4.98
Zeitraum der Datenaufnahme	4.4.- 16.4.97	7.10.- 10.10.97	18.2.- 13.3.98	12.8.- 30.8.96	24.7.- 8.8.97	24.9.- 1.10.97	15.8.- 30.8.96	24.7.- 7.8.97	19.8.- 26.8.97	4.4.- 16.4.97	1.4.-7.4.98
Beobachtungs- dauer (Std.)	29,35	24,5	31,52	31,74	34,61	33,95	25,0	37,1	39,22	14,48	30,84
Fokustier- beobachtung (Std.)	21,72	13,00	31,52 davon on- Zeit: 17,8	31,74	32,33	27,48	24,17	34,55	34,13	14,48	16,01
Aktivitätszeit innerhalb der Fokustierbeob.	6,24	6,32	9,49	9,14	8,97	11,34	8,17	14,73	7,73	4,15	23,73 (Fokusz. und Punktness. zusammen)
Mittlere beob. Aktivitätszeit des Rudels in %	28,7 %	48,6 %	53,3 %	28,8 %	27,7 %	41,3 %	33,8 %	42,6 %	22,6 %	28,6 %	76,95 %
Datenaufnahme:											
Ausdrucksgesten	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+
soziale Verhaltensweisen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rangordnung	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Kontaktaufnahme und Annäherung	-	+	+	-	+	+	-	+	+	-	+
Distanz zum Näch.	+	+	+	-	+	+	-	+	+	+	+
Distanz zu allen	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	+
Harnen und Koten	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+

Individuum zu allen anderen Rudelmitgliedern protokolliert. Die Punktmessungen erfolgten zu bestimmten Zeitpunkten mehrmals täglich und wie bei der Fokustier-Methode für alle adulten Individuen eines Rudels gleich häufig, aber in zufälliger Reihenfolge. Der zeitliche Abstand zwischen einer Reihe von Punktmessungen, die alle Rudelmitglieder umfasste, bis zur nächsten Punktmessreihe betrug 10 Minuten (*Speothos*), 12 Minuten (*Lycaon* Dortmund 1997, *Lycaon* in München und *Cuon* in Dortmund 1997) oder 20 Minuten (*Cuon* in Duisburg, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997).

Wegen der Größe und Unübersichtlichkeit des Geheges von *C. lupus* in Klein-Auheim war diese Verfahrensweise zur Distanzmessung zwischen allen Rudelmitgliedern allerdings nicht geeignet. Es war nur schwer möglich, ein Individuum im Auge zu behalten und gleichzeitig ein anderes bestimmtes Tier zu suchen, oder aber ein Tier von zweien, zwischen denen die Distanzmessung erfolgen sollte, war zum festgesetzten Messzeitpunkt überhaupt nicht zu sehen. Von *C. lupus* in Klein-Auheim wurden daher keine Daten zur Entfernung von einem Individuum zu allen anderen Rudelmitgliedern aufgenommen.

In der zweiten Verfahrensweise wurden die Punktmessungen jeweils am Fokustier in kurzen Zeitabständen von 10 Sekunden bzw. 1 Minute innerhalb der Fokustierbeobachtungszeit durchgeführt. Diese Verfahrensweise war allerdings mit Einschränkungen verbunden. Da die Aufmerksamkeit auf das Fokustier und sein gesamtes Verhalten gerichtet bleiben sollte, und nicht nur wie im ersten Verfahren der Aufenthaltsort eines Individuums im Auge behalten zu werden brauchte, war es in der Regel nur möglich, die Entfernung zum nächsten Tier festzustellen. Die Daten zu den Distanzen zum Nächsten lassen andere Schlussfolgerungen zu als die Entfernungen zu allen anderen Rudelmitgliedern. Die unterschiedlichen Distanzmessungen sind daher in der Auswertung getrennt zu berücksichtigen. Während der 10-sekündigen Punktmessungen (*Cuon* in Dortmund 1996, *Lycaon* in Dortmund 1996) wurden nur Daten zur Aktivität bzw. Ruhe des jeweiligen Fokustieres notiert. Distanzen zu anderen Rudelmitgliedern konnten innerhalb so kurzer Zeiträume weder festgestellt noch notiert werden und wurden daher nicht erhoben.

Wurden die Punktmessungen einmal je Minute durchgeführt, erwies sich dieses zweite Verfahren als sehr zufriedenstellend durchführbar, z. B. auch in dem unübersichtlichen Gehege von *C. lupus* in Klein-Auheim. Dieses Verfahren der Distanzmessungen zum Nächsten wurde bei *Speothos* in Mulhouse zusätzlich zur Distanzmessung zwischen allen Individuen zur Vergrößerung der Distanzdaten angewendet. Beim Osnabrücker *Lycaon*-Paar wurden Aktivität und Distanz ebenfalls nach dieser Verfahrensweise innerhalb der Fokustierbeobachtung durchgeführt. Bei *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 konnten sogar wegen der guten Überblickbarkeit dieses Rudels die Distanzen zu allen anderen Rudelmitgliedern und nicht nur die Entfernung zum Nächsten innerhalb der Fokuszeit eines Tiere aufgenommen werden.

Datenaufnahme nach der All-Occurrence-Methode und der Ad-Libitum-Methode

Daten zum Sozialverhalten, Harnen und Koten sowie Kontaktaufnahmen und Annäherungen von anderen Individuen als dem jeweiligen Fokustier wurden fortwährend, z. B. parallel zu einer Fokustierbeobachtung oder zwischen verschiedenen Punktmessungen, nach der All-Occurrence-Methode protokolliert (*Lycaon* in Dortmund 1997, *Lycaon* in München 1997, *Cuon* in Dortmund 1997, *Cuon* in Duisburg 1997, *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 und 10/1997).

Wegen der unterschiedlichen Übersichtlichkeit der Gehege und den verschiedenen Rudelgrößen ist eine Auswertung der nach der All-Occurrence-Methode gewonnenen Daten nur unter Vorbehalt möglich. Die Qualität der Daten, die mit dieser Methode gewonnen werden, hängt wesentlich davon ab, dass keine Ereignisse übersehen werden. Da nicht ausgeschlossen werden kann, dass sich die Wahrscheinlichkeit, mit der bestimmte

Verhaltensweisen übersehen wurden, von Rudel zu Rudel unterscheidet, wurden die Daten dieser Methode nicht zum Vergleich zwischen den Rudeln, sondern nur zum Vergleich von Individuen innerhalb eines Rudels, herangezogen.

Bei *Speothos* in Mulhouse konnten in dem gut einsehbaren Gehege Daten zum Sozialverhalten sowie zum Harnen und Koten nach der All-Occurance Methode sicher protokolliert werden. Da die Waldhunde aber häufig mit geringer Individualdistanz umeinander herum und durcheinander liefen, war eine Protokollierung der Kontaktaufnahmen und Annäherungen nach der All-Occurance Methode nicht möglich. Die Kontaktaufnahmen und Annäherungen von anderen Individuen als dem jeweiligen Fokustier wurden daher so vollständig wie möglich nach der Ad-Libitum-Methode protokolliert, z. B. durch die Protokollierung aller Kontaktaufnahmen und Annäherungen bei allen Tieren, die auf Videofilmen zu erkennen waren.

Wegen der Unübersichtlichkeit des Geheges von *C. lupus* in Klein-Auheim konnten nicht alle Rudelmitglieder gleichzeitig beobachtet werden. Obwohl eine möglichst vollständige Erfassung aller auftretenden Ereignisse zum Sozialverhalten, Harnen und Koten sowie Kontaktaufnahmen und Annäherungen von anderen Individuen als dem jeweiligen Fokustier versucht wurde, kann es sich bedingt durch den unterschiedlichen Anteil von on- und off-Zeiten der verschiedenen Individuen und der damit fehlenden exakten Zeitbasis für Vergleiche quantitativ nur um eine Beobachtung nach der Ad-Libitum-Methode handeln.

Die Schwanz-, Schnauzen- und Ohrenhaltung wurden nach der Ad-Libitum-Methode protokolliert (*Speothos*, *Lycaon* in Dortmund 1997, *Lycaon* im München, *Cuon* in Dortmund 1997, *Cuon* in Duisburg 1997, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997 und *C. lupus* in Klein-Auheim 1998). Es wurde dabei kein Wert darauf gelegt, wie oft bei Individuen einer Art eine bestimmte Schwanz-, Schnauzen- oder Ohrenhaltung vorkommt, sondern es wurden möglichst viele verschiedene Situationen gesucht, in denen die Haltung anders als normal war. Dazu wurde zunächst die normale Schwanz-, Schnauzen- oder Ohrenhaltung in neutralen Situationen beschrieben. Anschließend wurde in Situationen, in denen der Schwanz anders als normal gehalten wurde, erstens seine Höhe mit Zahlen, die sich an einem Uhrenzifferblatt orientierten, notiert (z. B. 3 waagrecht, 1 hoch, 6 hängend, 8 eingeklemmt), zweitens seitliche Bewegungen des Schwanzes, drittens besondere Haltungsformen, sowie viertens der Situationszusammenhang, Datum und Uhrzeit notiert. Außerdem wurde in Situationen, in denen die Schnauzen- oder Ohrenhaltung vom normalen Gesichtsausdruck abwich, die jeweilige Schnauzen- bzw. Ohrenhaltung sowie der Situationszusammenhang, Datum und Uhrzeit notiert.

Einsatz der Videokamera

Der Einsatz der Videokamera erfolgte im Wesentlichen unterstützend und war von Rudel zu Rudel unterschiedlich häufig. Wo immer möglich, wurden die Beobachtungen mitgeschrieben oder diktiert und die Kamera nur in Zeiten größerer Aktivität zum Filmen benutzt oder wenigstens bereit gehalten. Bei den individuell gut zu unterscheidenden Afrikanischen Wildhunden konnten z. B. Daten zu Kontaktaufnahmen und Annäherungen direkt mitgeschrieben bzw. mit Hilfe des Diktiergerätes aufgenommen werden. Bei den schnell umeinander laufenden, leicht zu verwechselnden Waldhunden dagegen wurden diese Daten nur anhand von Videofilmen aufgenommen.

Anhand von Videostandbildern wurden Skizzen der wichtigsten vorkommenden Schwanz-, Schnauzen- und Ohrhaltungen einer Art angefertigt. Es sei angemerkt, dass die Videofilme vor allem zur sicheren Protokollierung wichtiger sozialer Interaktionen, wie rangrelevante Auseinandersetzungen sowie der Kontaktaufnahmen und Annäherungen, aufgenommen wurden. Dazu war es nötig, möglichst mehrere Individuen gleichzeitig im Bildausschnitt zu

haben. Die einzelnen Individuen sind daher oft zu klein für eine fortlaufende detaillierte Analyse der Schnauzen- oder Ohrhaltung.

Unterschiedliche Aktivitätszeiten der verschiedenen Rudel

Die Anteile der Aktivitäts- und Ruheperioden der untersuchten Rudel innerhalb der Gesamtbeobachtungszeit unterschieden sich erheblich. Zur Vergleichbarkeit der Rudel untereinander wurde daher anhand der Punktmessungen berechnet, zu wieviel Prozent der Beobachtungszeit die Tiere eines Rudels aktiv waren und diese Zeit als die beobachtete Aktivitätszeit (AZ) bezeichnet (der Anteil der Aktivitätszeit der verschiedenen Rudel lag zwischen 22 % und 77 %, vgl. Tab. 2). Alle relativen Häufigkeiten, wie z. B. der rangrelevanten Auseinandersetzungen oder des Harnens, wurden, sofern nicht ausdrücklich anders erwähnt, als Anzahl je Stunde Aktivitätszeit berechnet, wodurch die unterschiedlichen Aktivitätszeiten der Rudel berücksichtigt werden konnten.

Besondere methodische Schwierigkeiten

Da sich die Caniden in ihrem Sozialverhalten ähneln (KLEIMAN 1967), war die große Anzahl der verschiedenen Verhaltenskategorien zur Untersuchung von Unterschieden zwischen den vier rudellebenden Arten unumgänglich. Die große Anzahl von Verhaltenskategorien hat den Nachteil, dass während der direkten Beobachtung im Zoo, sei es durch Mitschrift oder Diktieren, der Verhaltenskatalog stark vereinfacht werden mußte. Während einer sozialen Interaktion kann es gleichzeitig oder nacheinander zu einer Vielzahl verschiedener Verhaltensweisen kommen, die sich kaum nebeneinander erfassen lassen. Beispielsweise werden bei einer aktiven Unterwerfung gleichzeitig andere Verhaltensweisen gezeigt, wie z. B. Kleinerwerden, Schnauze-Belecken, Ohren-nach-hinten-Halten, Schwanz-niedrig-Halten und Wedeln. Es wurde daher eine Hierarchie der verschiedenen Verhaltenskategorien gebildet, die es erlaubte, Verhaltensweisen, die als in anderen eingeschlossen definiert wurden, nicht extra zu protokollieren. Beispielsweise wird beim Kleinerwerden immer auch der Schwanz eingeklemmt, was dann nicht gesondert aufgeschrieben wurde. Umgekehrt wurden bei nicht eindeutigen Erkennen einer Situation nur die Einzelkomponenten notiert. Wurde z. B. die Komponente der Annäherung nicht beobachtet, wurde nicht die Kategorie der aktiven Unterwerfung sondern nur Kleinerwerden und Schnauze-Belecken protokolliert.

Da die Hierarchie der Verhaltensweisen erst im Verlauf der Untersuchungen ausgearbeitet wurde, sind die einzelnen Verhaltenskategorien nicht gleichmäßig protokolliert worden. Außerdem sind die verschiedenen Verhaltenskategorien nach der All-Occurrence-Methode nicht gleichermaßen beobachtbar, da unauffällige Verhaltensweisen, wie z. B. Beschnuppern, leichter zu übersehen sind als lautstarke Beißereien. Wegen der daraus resultierenden Ungenauigkeit in der Häufigkeit des Auftretens bestimmter Verhaltensweisen können die Kategorien nicht quantitativ ausgewertet und verglichen werden.

Durch die unterschiedlichen Beobachtungsbedingungen in den verschiedenen Zoos könnten die relativen Häufigkeiten (Anzahl je Stunde Aktivitätszeit), mit denen das Auftreten bestimmter Verhaltensweisen protokolliert wurde, beeinflusst worden sein. Ein direkter Häufigkeitsvergleich zwischen verschiedenen Rudeln ist daher nur bedingt möglich. Für einen Vergleich der Rudel und Arten werden daher in erster Linie relative Verhältnisse der Vorkommenshäufigkeit herangezogen, wie z. B. das Verhältnis von aktiver zu passiver Unterwerfung oder das Häufigkeitsverhältnis, mit dem dominante und unterlegene Tiere Kontakte zueinander aufnehmen.

2.5. Statistik

Wegen der geringen Größe der Rudel wurde vor allem beim Vergleich von Individuen innerhalb eines Rudels, z. B. zwischen Männchen und Weibchen oder Alpha-Tieren und Nicht-Alpha-Tieren, soweit nicht anders angegeben auf eine statistische Auswertung verzichtet. In den graphischen Darstellungen der numerischen Ergebnisse wurden in der Regel Median, Minimum und Maximum dargestellt, so dass eine einfache Übersicht über die Daten ermöglicht wird.

Die in der vorliegenden Arbeit angewendeten statistischen Tests (Binominal-Test, Mann-Whitney-U-Test, Sign-Test, Spearmans Korrelationskoeffizient, Wilcoxon-matched-pairs-Test) wurden nach den Angaben in LEHNER (1996) durchgeführt.

3. Ergebnisse

3.1. Inventarisierung von Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen

3.1.1. Vorbemerkungen

KLEIMAN (1967) stellte fest, dass das Sozialverhalten der Canidae bei allen Arten sehr ähnlich ist. Es wird aber vermutet, dass Canidenarten mit einer komplexeren sozialen Organisation ein etwas anderes Repertoire an sozialen Verhaltensweisen zeigen als Arten mit einfacheren sozialen Strukturen (KLEIMAN & EISENBERG 1973).

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung soll geprüft werden, ob und inwieweit sich die Rudellebenden Arten voneinander in ihrem Repertoire sozialer Verhaltensweisen und der Ausdrucksgesten unterscheiden. Gemeinsamkeiten könnten Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft der Rudellebenden Arten geben, während Unterschiede im Verhalten möglicherweise auf eine unabhängige Entstehung des Rudellebens hindeuten. Untersuchungsschwerpunkte der vorliegenden Arbeit sollen im Bereich der Ausdrucksgesten, der Rangordnung sowie der Individualdistanz liegen, weshalb die ausgewählten Verhaltenskategorien aus diesen Bereichen stammen.

Mit Ausdruck bezeichnet SCHENKEL (1948:82) Merkmale, „...deren biologischer Sinn es ist, durch Stimmungsbeeinflussung bzw. Reaktionsauslösung an der Steuerung des Zusammenlebens mitzuwirken.“ Ausdrucksstrukturen reichen von der Farbe des Fells über ungerichtete Ausdrucksvorgänge, wie Fellsträuben oder Sekretion von Hautdrüsen, bis hin zu den gerichteten Ausdruckshandlungen, wie z. B. der Drohhaltung, Unterwerfung oder Spielaufforderung (SCHENKEL 1948).

Der Gesichtsausdruck und die verschiedenen Möglichkeiten der Schwanzhaltungen gehören neben der allgemeinen Körperhaltung zu den wichtigsten Ausdrucksgesten der Caniden (SCHENKEL 1948). Für diese Art der optischen Kommunikation hat bereits DARWIN (1872:51ff) das Prinzip der Antithesis entwickelt, wonach für entgegengesetzte Stimmungen entsprechend auch entgegengesetzte Ausdrucksgesten angewendet werden. So macht sich z. B. ein aggressiver Hund groß, streckt seine Beine, sträubt seine Haare und hebt den Schwanz, während ein freundlich-unterwürfiger Hund sich klein macht, seine Beine beugt und seinen Schwanz niedrig hält.

In diesem Kapitel soll für die vier Rudellebenden Arten eine Inventarisierung von wichtigen Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen erfolgen. Anhand der rein qualitativ erfassten Ausdrucksgesten und Verhaltensweisen kann dann ein erster Vergleich der Arten erfolgen.

In Hinblick auf eine detaillierte Untersuchung der Rangordnungen (Kap. 3.2.) soll bei den vier Rudellebenden Arten außerdem festgestellt werden, mit welchen Verhaltensweisen Rangauseinandersetzungen geführt werden und mit welchen Ausdrucksgesten und Verhaltensweisen ein Individuum seine Rangposition ausdrücken kann. In einem weiteren Schritt sollen die beobachteten Verhaltensweisen der vier Arten daraufhin überprüft werden, ob und inwieweit sie zur Bestimmung von Rangordnungen innerhalb einer wissenschaftlichen Untersuchung geeignet sind.

In einer Untersuchung zum Ruheverhalten von Caniden stellte SOMMER (1990) fest, dass sich die vier Rudellebenden Arten auffällig in ihrer Individualdistanz unterscheiden. Die Untersuchung von SOMMER (1990) orientierte sich nur am Kontaktliegen während des Ruhens

und ergab, dass *C. lupus* eine ausgeprägte Individualdistanz, *Cuon* eine weniger deutliche und *Lycaon* nur eine geringe Individualdistanz aufweist, während sie bei *Speothos* vollständig fehlt. Um zu überprüfen, ob sich diese Ergebnisse auch in anderen Verhaltensweisen widerspiegeln, sollen in der vorliegenden Arbeit mehr Verhaltensweisen einbezogen werden, die im Zusammenhang mit der Individualdistanz oder ihrem Fehlen stehen könnten. Es sollen vor allem solche Verhaltensweisen verglichen werden, die einerseits Körperkontakt herbeiführen oder unter Körperkontakt stattfinden, wie z. B. Beschnuppern eines Partners, Anspringen oder Beißen, und andererseits die Individualdistanz wahren, wie z. B. Imponieren oder in-die-Luft-Schnappen. Außer der Inventarisierung von sozialen Verhaltensweisen in diesem Kapitel sollen dann in zwei weiteren Kapiteln detailliertere Untersuchungen zu den Kontaktaufnahmen und Annäherungen (Kap. 3.3.) und den Distanzen zwischen den Individuen (Kap. 3.4.) dargestellt werden.

3.1.2. Zum Verfahren

Eine Beschreibung und Definition der Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen findet sich im Verhaltenskatalog des Methodenteils (Kap. 2.3.2. und 2.3.3.). Dazu noch einige Anmerkungen.

Vor allem beim *C. lupus* ist bereits ein ausgeprägtes Mienenspiel beschrieben worden, das neben der Ohrenhaltung auch den Augenausdruck, die Schnauzenhaltung sowie gerunzelte Haut auf Stirn oder Nasenrücken in verschiedensten Variationen umfasst (SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:39ff). Im Zoo, wo sich die Tiere vorübergehend in größerer Entfernung von Publikum und damit auch von der Beobachterin aufhalten können oder die Gehegeeinsicht durch Zäune und Bepflanzungen je nach Aufenthaltsort der Tiere zeitweilig beeinträchtigt sein kann, ist ein Erfassen der Einzelheiten dieses Mienenspiels nicht überall gleichermaßen möglich. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung sollen daher im Kopfbereich nur die relativ gut zu erkennende Schnauzen- und Ohrenhaltung untersucht werden.

Eine Vielzahl von Variationen gibt es auch in der Schwanzhaltung. Der Schwanz kann nicht nur stufenlos in jeder beliebigen Höhe getragen werden, sondern auch jeweils mit mehr oder weniger großer Amplitude mehr oder weniger schnell seitlich bewegt werden (vgl. SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:43ff). Zur Vergleichbarkeit der Arten untereinander wurden nur sieben Kategorien gebildet, die die wichtigsten Schwanzhaltungen umfassen (vgl. Kap. 2.3.2.).

Wegen der Vielzahl der berücksichtigten Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen sind die Beobachtungsergebnisse der vorliegenden Untersuchung in Kap. 3.1.3. nur tabellarisch dargestellt. Die detaillierte Diskussion der Ergebnisse wird aus Gründen der Übersichtlichkeit in verschiedene Unterkapitel gegliedert, die einzelnen Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen sind aber alle nach dem gleichen Schema dargestellt. Für jede einzelne Ausdrucksgeste und Verhaltensweise werden zunächst die Beobachtungsergebnisse zum Vorkommen bei den vier untersuchten Arten aufgegriffen und mit Literaturangaben verglichen. Desweiteren soll für jede Ausdrucksgeste und Verhaltensweise eine Zuordnung erfolgen, in welchen Situationen sie typischerweise vorkommt. Die möglichen Situationskategorien der Ausdrucksgesten sind Angst/Unsicherheit, Drohen/Angriff, Freundlich-Selbstsicher, Imponieren, Jagd/Zoofütterung, Neutral, Pirschen, Harnen und Unterwerfung/Beschwichtigung. Die Situationskategorien der sozialen Verhaltensweisen sind neutral, freundlich, aggressiv, rangrelevant von dominanten Tier ausgeführt oder rangrelevant vom unterlegenen Tier ausgeführt und verschiedene Situationen. Unterscheiden sich die einzelnen Arten bezüglich der Situationen, in denen eine Verhaltensweise ausgeführt wird, wird dies ebenfalls beschrieben. Die Schlussfolgerungen aus dem Vergleich der

Beobachtungsergebnisse mit den Literaturangaben sind sowohl für die Ausdrucksgesten als auch für die sozialen Verhaltensweisen in Übersichtstabellen (Kap. 3.1.4., Tab. 5 bis 8) dargestellt. Anhand dieser Tabellen sollen die vier Arten jeweils miteinander und anhand von Literaturangaben auch mit anderen Canidenarten verglichen werden.

3.1.3. Ergebnisse zu den beobachteten Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen

Welche Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen im Rahmen der vorliegenden Untersuchung bei den verschiedenen Rudeln beobachtet werden konnten, zeigen Tab. 3 und Tab. 4. Eine ausführliche Beschreibung der Situationen, in denen die einzelnen Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen vorkommen, ist in den sich anschließenden Kapiteln der Diskussion zu finden.

Tab. 3. Bei den eigenen Untersuchungen beobachtete Schwanzhaltungen (a), Schnauzenhaltungen (b) und Ohrenhaltungen (c) (Definitionen siehe Verhaltenskatalog im Methodenteil, Kap. 2.3.2.) von *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* in verschiedenen Rudeln. (+ vorkommend, - nicht beobachtet. A - Angst/ Unsicherheit, C - (Chor-)heulen, D - Drohen/Angriff, Da - aggressives Drohen, Dv - Verteidigungsdrohen, F - Freundlich-Selbstsicher, H - Harnen, I - Imponieren, J - Jagd/Zoofütterung, N - Neutral, P - Pirschen, U - Unterwerfung, Beschwichtigung. Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

a)	<i>C. lupus</i>		<i>Cuon</i>		<i>Lycaon</i>		<i>Speothos</i> S-mu
	W-os2	W-ka	C-do2	C-dui	L-do2/3	L-mü	
hängend	+N	+N	-	-	+N	+N	+N
leicht angehoben	-	-	+N	+N	+P	+P	-
waagrecht	+D	+C,H	+D,H	+	+J,H	+D,H,P	+D
aufgestellt	+I	+D	+F,H	+D,I,H,P	+J,F	+D	+D
umgekehrt-U-förmig	-	-	+D,I	+D,I	-	-	-
eingeklemmt	+A,U	+U	+A,U	+A	-	-	+U
verkehrt-S-förmig	-	+U	-	-	-	-	-
wedelnd	+I	+D,C,U	+U	+U	+N,U	+N,U	+U

b)	<i>C. lupus</i>		<i>Cuon</i>		<i>Lycaon</i>		<i>Speothos</i> S-mu
	W-os2	W-ka	C-do2	C-dui	L-do2/3	L-mü	
Maul aufgerissen		+Dv	+D	+D	+Dv	+Dv	+U,D
Zähne gebleckt		+D					
Lippen gekürzt	+D	+D					
Lippen langgezogen	+U,I	+Dv,U	+U	+D	+U	+F	+U
Mundwinkel geweitet							+U

c)	<i>C. lupus</i>		<i>Cuon</i>		<i>Lycaon</i>		<i>Speothos</i> S-mu
	W-os2	W-ka	C-do2	C-dui	L-do2/3	L-mü	
Ohren vorn	+D,N,I	+N	+N	+N,D,I	+N	+N,D,U,P	+N,D
Ohren seitlich	+N	+N	+N	+N	+N	+N	+N,D
Ohren hinten	+I,U,A,H	+U,N,D	+A,N,D	+N,U	+N,H,U	+N,A	
Ohren angelegt	+Dv	+U	+U	+Da,U	+U,P	+Dv,P	+U

Tab. 4. Beobachtete soziale Verhaltensweisen (Definitionen der Verhaltenskategorien siehe Kap. 2.3.3.) in den verschiedenen Rudeln von *C. lupus*, *Cuon*, *Lycan* und *Speothos*. (+ beobachtet, - nicht beobachtet. Situationen: a: aggressiv, f: freundlich, n: neutral, rr/d: rangrelevant und Zeichen für Dominanz, rr/u: rangrelevant und Zeichen für Unterlegenheit, v: verschieden, z: Zeremonie. () : nicht bei allen Arten typischerweise in dieser Situation vorkommend.)

Verhaltensweisen	Situation	<i>C. lupus</i>		<i>Cuon</i>		<i>Lycan</i>			<i>Speothos</i> S-mu			
		W-os1	W-os2	W-ka	C-do1	C-do2	C-dui	L-do1		L-do2/3	L-mü	L-os
Kontakte mit dem Kopf												
Beschnuppern	n	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fell-Belecken	n	+	+	+	+	-	-	+	+	+	-	-
Schnauze-ins-Fell-Stoßen	n	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Schnauze-an-Schnauze-Stoßen	v	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Schnauze-Belecken	rr/u	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Schnauze-Beißen	v	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	-
Ano-Genitalreg.-Beschnuppern	n	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Beißen	a, (f)	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
Schnappen in die Luft	a	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	+
Körperkontakte												
Bepföfeln	f	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+
Pfote-Auflegen	v	-	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+
Kopf-Auflegen	f	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-	-
Anschmiegen	f	+	-	+	+	+	-	+	+	+	-	+
Unterkriechen	rr/u	-	-	-	+	-	-	+	+	+	-	+
Stehen vor einem Liegenden	v	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Stehen über einem Liegenden	rr/d	+	-	+	+	+	+	-	+	+	-	+
Liegen vor einem Liegenden	rr/u, f, (z)	-	-	+	+	+	+	-	-	+	-	+
Liegen über einem Liegenden	f	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-
Kontaktliegen	n	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Auftreten	v	-	-	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Abdrängen	v	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
Rempeln	a	+	+	-	-	+	+	-	+	+	-	-
Ringeln	v	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-	-

Fortsetzung Tab. 4.

Verhaltensweisen	Situation	<i>C. lupus</i>			<i>Cuon</i>			<i>Lycaxon</i>			<i>Speothos</i> S-mu	
		W-os1	W-os2	W-ka	C-do1	C-do2	C-dui	L-do1	L-do2/3	L-mü		L-os
<u>Einfache Verhaltensweisen ohne Kontakt</u>												
Großwerden	rr/d	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	+
Kleinwerden	rr/u	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Verjagen	rr/d	+	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+
Pirschen	v	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-	-
Weichen	rr/u	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
Nicht-Weichen	v	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
Wälzen	v	+	-	+	-	+	-	+	+	+	+	-
Hüpfen vor dem Partner	rr/d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Anstarren	rr/d	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<u>Komplexe Verhaltensweisen</u>												
Aktive Unterwerfung	rr/u	+	+	+	+	+	-	+	+	+	-	+
Passive Unterwerfung	rr/u	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	+
Unterwerfung	rr/u	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-	+
Imponieren	rr/d	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-
Aggressives Verhalten	a	+	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-
Zeremonie	z	-	-	+	+	+	-	+	+	+	-	-

3.1.4. Diskussion zu den Ausdrucksgesten

3.1.4.1. Schwanzhaltung

Eine schematische Übersicht über das Aussehen der verschiedenen Schwanzhaltungen bietet Abb. 10. Die nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben bei den vier untersuchten Canidenarten und den übrigen Caniden typischerweise vorkommenden Schwanzhaltungen sind in der Übersichtstabelle Tab. 5 dargestellt.

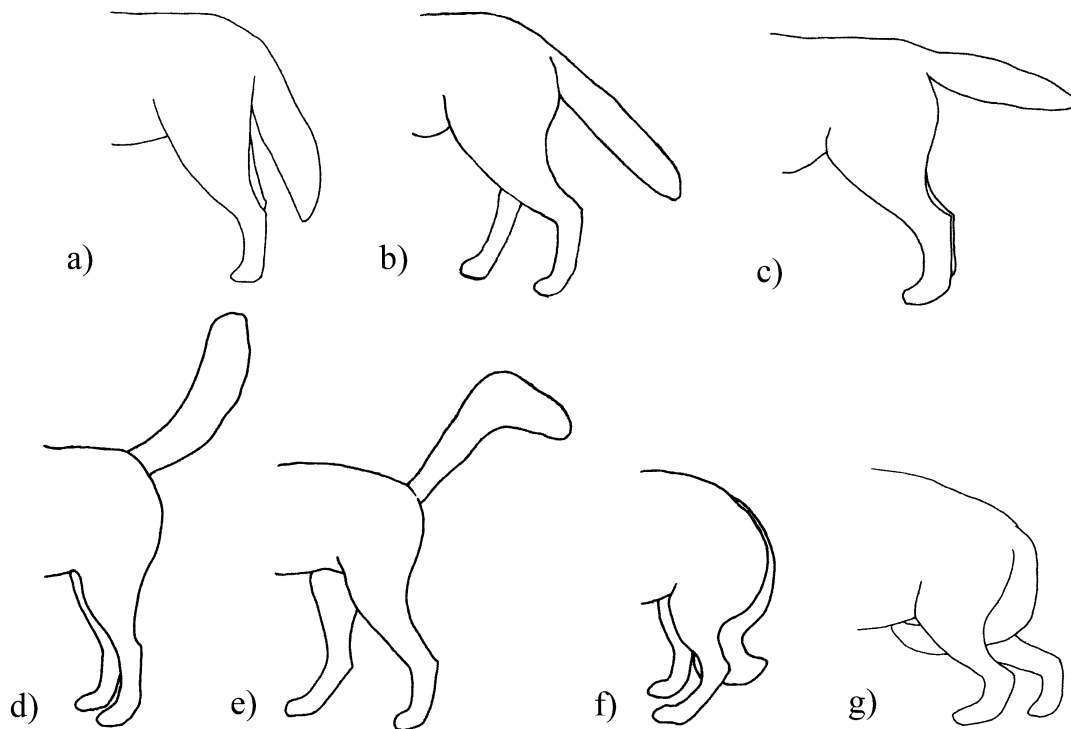


Abb. 10. Verschiedene Schwanzhaltungen bei Caniden, a) hängend, b) leicht angehoben, c) waagerecht, d) aufgestellt, e) umgekehrt-U-förmig, f) verkehrt-S-förmig und g) eingeklemmt (nach Beobachtungsskizzen und Videoaufnahmen).

Tab. 5. Die nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben typischerweise vorkommenden Schwanzhaltungen bei *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon*, *Speothos* und anderen Caniden. (+ vorkommend, – nicht vorkommend, A: Angst/Unsicherheit, D: Drohen/Angriff, F: Freundlich-Selbstsicher, I: Imponieren, J: Jagd/ Zoofütterung, N: Neutral, P: Pirschen, H: Harnen, U: Unterwerfung/Beschwichtigung.)

Schwanzhaltung	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>	andere Caniden
hängend	+N	–	+N,P	+N	-/+N
leicht angehoben	–	+N	+P	–	-/+N
waagerecht	+D,F,H	+D,H	+D,J,H,P	+D	+D
aufgestellt	+D,F,I	+D,F,H,I,P	+D,F,J	+D	+D,F
umgekehrt-U-förmig	–	+D,I,J	–	–	-/+D
verkehrt-S-förmig	+U	+U	–	–	–
eingeklemmt	+A,U	+A,U	+A,U	+A,U	+A,U
wedelnd	+F,U,I	+U	+N,U	+U	-/+U,F

Hängende und leicht angehobene Schwanzhaltung

Bei der Untersuchung der Schwanzhaltungen muss die Länge des Schwanzes im Vergleich zur Körperhöhe mit berücksichtigt werden. Die normale, entspannt hängende Haltung in neutralen Situationen ist bei den vier Canidenarten zwar ähnlich, aber nicht gleich. Bei *C. lupus* hängt der Schwanz normalerweise entweder fast senkrecht nach unten (6h²) (Abb. 10a) oder ganz leicht verkehrt-S-förmig (was wegen der entspannten Haltung als hängend eingestuft wird). Beim Trablaufen wird der Schwanz gerade oder in leichter verkehrter S-Form geringfügig höher getragen. Die Beine von *Cuon* sind relativ kurz und der Schwanz verhältnismäßig lang. Obwohl der Schwanz nicht auf dem Boden schleifen würde, wird er beim Stehen in neutralen Situationen etwa auf einer Höhe von 5h, im Laufen auf einer Höhe von 4h gehalten (Abb. 10b). Der Schwanz ist dabei gerade. Bei *Lycaon* hängt der Schwanz in neutralen Situationen entspannt senkrecht nach unten (6h). Beim Laufen wird er gerade gehalten und etwas (5h) angehoben. Bei *Speothos* ist der Schwanz so kurz, dass er in einer Höhe von etwa 5h auf dem Analbereich aufliegt. Dabei ist der Schwanz entspannt und wippt beim schnelleren Laufen (Trab) passiv auf und ab.

Genau wie in der vorliegenden Untersuchung festgestellt, beschreibt auch ZIMEN (1971:43) die normale Schwanzhaltung bei *C. lupus* als locker hängend. Von *Cuon* finden sich verschiedene Abbildungen, auf denen im Stehen der Schwanz leicht angehoben ist (FOX 1984: Abb. 6.7., Trumler 1988:141), während der Schwanz im Laufen leicht gehoben bis waagrecht gehalten wird (FOX 1984: Abb. 6.6). KÜHME (1965a) zeigt das Foto eines entspannt stehenden *Lycaon* mit hängendem Schwanz. Obwohl aus den besagten Abbildungen von FOX und KÜHME der genaue Situationszusammenhang nicht deutlich wird, tragen die Abbildungen keinen besonderen Untertitel, weshalb es sich vermutlich um weitgehend normale Situationen handelte. Dies würde die im Rahmen der vorliegenden Beobachtung festgestellten Ergebnisse bestätigen.

Die leicht angehobene Haltung (4h bis 5h) kommt nur bei *Cuon* in normalen neutralen Situationen vor, und wurde bei *Lycaon* während des Pirschens beobachtet. Bei *Speothos* war die leicht angehobene Haltung nicht von der hängenden zu unterscheiden. Da der Schwanz bei *Speothos* in neutralen Situationen aus anatomischen Gründen nicht senkrecht hängt, sondern entspannt aufliegt, jedoch nicht angehoben getragen wird, wird die normale Haltung als hängend eingestuft.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden ist die normale Schwanzhaltung bei Arten mit relativ langen Beinen entspannt hängend (z. B. *Chrysocyon*: DIETZ 1984: Abb. 1, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983) und bei Arten mit relativ kurzen Beinen leicht angehoben, wodurch verhindert wird, dass der Schwanz auf dem Boden schleift (z. B. *Alopex*: SHELDON 1992: Abb. S. 8, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957).

Da der Unterschied zwischen den Canidenarten, die ihren Schwanz in neutralen Situationen entspannt hängend tragen und denen, die ihren Schwanz leicht angehoben tragen, morphologisch bedingt ist, bietet die neutrale Schwanzhaltung keine Hinweise auf artabhängige Verhaltensunterschiede und ist zu vernachlässigen.

Waagerechte und aufgestellte Schwanzhaltung

Die waagerechte sowie die aufgestellte Haltung wurde bei allen vier Arten zum Drohen beobachtet (Abb. 10c und 10d), wobei aufgestellt im Vergleich zu waagrecht die intensivere Form des Drohens darstellen kann.

Einige Besonderheiten sind, dass ein Imponieren mit aufgestelltem Schwanz nur bei Rüden von *C. lupus* und *Cuon* beobachtet werden konnte. Eine waagerechte Schwanzhaltung wurde

² Die Zahlen zur Angaben der Höhe der Schwanzhaltungen richten sich nach einem Uhrenziffernblatt, z. B. 6: Schwanz hängt nach unten, und sind mit dem Buchstaben h gekennzeichnet (vgl. Kap. 2.4.2.2.).

bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* beim Urinieren im Stehen (vgl. Kap. 3.5., Abb. 33) und eine aufgestellte bei *Cuon* während des Urinierens mit gehobenem Hinterbein beobachtet. Eine waagerechte Haltung konnte auch bei *C. lupus* während einer Zeremonie mit Chorheulen bei Individuen verschiedenster Ränge festgestellt werden und bei *Lycaon* wurde beobachtet, wie Tiere verschiedenen Ranges ihre Schwänze während einer Zeremonie und während der Fütterung durch die Tierpfleger aufstellten oder waagerecht hielten. Sowohl bei den heulenden Wölfen als auch bei *Lycaon* wurden die Situationen als aufgeregt, aber freundlich eingestuft. Beim Pirschen trägt *Cuon* seinen Schwanz aufgestellt, während *Lycaon* seinen Schwanz hängend, leicht angehoben oder waagerecht halten kann.

Dass die waagerechte Schwanzhaltung bei den untersuchten vier Canidenarten vorkommt, ist jeweils von verschiedenen Autoren beschrieben worden. Bei *C. lupus*, *Cuon* und *Speothos* dient sie typischerweise zum Drohen oder zeigt Selbstsicherheit an (*C. lupus*: EISFELD 1966, ZIMEN 1971:43,53,61, KLEIMAN 1967, *Cuon*: FOX 1984:97, VENKATARAMAN 1998, *Speothos*: KLEIMAN 1967, 1972).

Im Gegensatz dazu hat KÜHME (1965a) die waagerechte Schwanzhaltung bei *Lycaon* nur bei Begrüßungen mit Wedeln erwähnt. Da im Rahmen dieser Untersuchung bei *Lycaon* eine waagerechte Haltung aber auch beim Drohen bzw. Verjagen von Individuen beobachtet wurde, und andererseits auch *C. lupus* mit waagerechtem Schwanz freundlich-selbstsicher wedeln kann, scheint es hier keinen wesentlichen Unterschied zwischen *C. lupus* und *Lycaon* zu geben.

Die waagerechte Schwanzhaltung kann auch bei den nicht-rudellebenden Caniden als Zeichen von Dominanz (*Pseudalopex*: KLEIMAN 1967) und in mäßig aggressiven Situationen (*Otocyon*: NEL & BESTER 1983) vorkommen.

Das Schwanz-Aufstellen bei *C. lupus* und *Cuon* dient ebenfalls dem Drohen (*C. lupus*: EISFELD 1966, ZIMEN 1971:43, *Cuon*: COHEN 1977, FOX 1984:97, VENKATARAMAN 1998). Darüber hinaus dient es bei *C. lupus* dem Imponieren (ZIMEN 1971:43, EISFELD 1966) und bei *Cuon* wurde es als Zeichen allgemeiner Aufregung gedeutet (FOX 1984:99).

Interessanterweise wird das Schwanz-Aufstellen bei *Lycaon* von KÜHME (1965a) und BUTRON (1977) nur im Zusammenhang mit Begrüßungszeremonien erwähnt, nicht aber mit aggressiven Situationen. Dass die aufgestellte Schwanzhaltung bei *Lycaon* auch in aggressiven Situationen zum Drohen vorkommen kann, konnte im Rahmen dieser Untersuchung festgestellt werden. Ein weiterer wichtiger Unterschied ist auch, dass bei *Lycaon* die aufgestellte Schwanzhaltung bei allen Rudelmitgliedern in bestimmten Situationen vorzukommen scheint, während bei *C. lupus* und *Cuon* im Allgemeinen nur die ranghöchsten Individuen eines Rudels Schwanz-Aufstellen zeigen. An dieser Stelle sei bereits auf einen wichtigen Unterschied zwischen *C. lupus* und *Lycaon* hingewiesen, der sich aus einer Kombination von Schwanz-, Schnauzen- und Ohrenhaltung ergibt: Während bei *C. lupus* Schwanz-Aufstellen typischerweise mit normaler Schnauzenhaltung oder Zähne-Blecken und nach vorn gestellten Ohren einhergeht, kommt bei *Lycaon* zumindest bei Zeremonien auch die Kombination aus aufgestelltem Schwanz, langgezogenen Lippen und nach hinten angelegten Ohren vor.

Ein steil aufgestellter Schwanz kann bei *Speothos* neben einem Drohsignal auch Teil des Ernstkampfes sein (DRÜWA 1976). Pirschen mit waagerechtem (*Lycaon*) oder aufgestelltem (*Cuon*) Schwanz ist vermutlich ebenfalls eine Drohung, wie in der vorliegenden Arbeit beobachtet werden konnte. Ein beim Pirschen („Schleichhaltung“) abgebildeter *Lycaon* (KÜHME 1965a) lässt dagegen seinen Schwanz hängen. *Lycaon* nimmt folglich beim Pirschen keine bestimmte Schwanzhaltung ein, sondern hebt den Schwanz je nach Stimmung (Interesse bis Drohen) mehr oder weniger an.

Für einige nicht-rudellebende Arten ist das Schwanz-Aufstellen als Dominanzgeste oder zum Imponieren beschrieben worden (*Chrysocyon*: KLEIMAN 1967, 1972, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954). Bei *Cerdocyon* kommt das

Aufstellen des Schwanzes aber auch bei Begrüßungen zwischen Paarpartnern vor, die visuellen Kontakt verloren haben und sich dann wieder treffen (BRADY 1979). Dabei hat der aufgestellte Schwanz sicherlich keine aggressive oder dominanzanzeigende Funktion, sondern könnte ein Zeichen freundlicher Aufregung sein.

Das Aufstellen des Schwanzes scheint bei allen Caniden ein weit verbreiteter Ausdruck von Dominanz, aggressiver Stimmung, Drohen oder Angriff zu sein. Dagegen scheint das Schwanz-Aufstellen nur bei wenigen Arten, darunter auch *Lycaon*, *Cuon* und *C. lupus*, zusätzlich freundlichen Charakter zu haben. Bei *Speothos* fehlt die freundlich-selbstsichere Komponente. Inwieweit Schwanz-Aufstellen in freundlichen Situationen ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft zwischen *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* ist, muss bis zur Untersuchung weiterer Canidenarten offen bleiben.

Umgekehrt-U-förmige Schwanzhaltung

Eine umgekehrt-U-förmige Haltung wurde nur bei *Cuon* zum Drohen und Imponieren beobachtet (Abb. 10e und 11). Der umgekehrt-U-förmig gehaltene Schwanz bei *Cuon* kann beim Imponieren (LUDWIG & LUDWIG 2000) sowie beim Angriff auf Beute vorkommen (JOHNSINGH 1979 in FOX 1984:96), oder, wie in der vorliegenden Untersuchung beobachtet, beim Drohen.

Nur bei *Cerdocyon* (BRADY 1979), *Nyctereutes* (KLEIMAN 1967) und *Otocyon* (KLEIMAN 1967, NEL & BESTER 1983) wird der Schwanz zum Drohen, bei aggressiver Stimmung oder bei Aufregung ebenfalls umgekehrt-U-förmig gehalten.

Dieses Merkmal unterscheidet *Cuon* deutlich von den anderen rudellebenden Canidenarten. Ob dieses Merkmal aber ein Hinweis auf Verwandtschaft von *Cuon* zu anderen nicht-rudellebenden Caniden sein könnte, muss bis zum Vergleich weiterer Merkmale und anderer Canidenarten offen bleiben.



Abb. 11. Die umgekehrt-U-förmige Schwanzhaltung dient bei *Cuon* zum Imponieren und Drohen (aufgenommen im Dortmunder Zoo).

Verkehrt-S-förmige Schwanzhaltung

Eine stark verkehrt-S-förmige Schwanzhaltung konnte nur bei Individuen von *C. lupus* beobachtet werden, die einerseits gehemmt (proximal angelegt), aber nicht stark verängstigt waren (distal nicht eingeklemmt) (Abb. 10f).

Der verkehrt-S-förmig gehaltene Schwanz ist auch von *Cuon* bekannt (FOX 1984:97). Sowohl bei *C. lupus* als auch bei *Cuon* ist er ein Zeichen der aktiven Unterwerfung (ZIMEN 1971:43, FOX 1984:97). *Lycaon* und *Speothos* fehlt dagegen die verkehrt-S-förmige Schwanzhaltung. Und auch in zahlreichen Veröffentlichungen über die nicht-rudellebenden Caniden finden sich keine Hinweise auf das Vorkommen der verkehrt-S-förmigen Schwanzhaltung (z. B. KLEIMAN 1967, EISFELD 1966, NEL & BESTER 1983). Diese Schwanzhaltung könnte daher auf eine nähere Verwandtschaft zwischen *Cuon* und *C. lupus* hinweisen.

Schwanz-Einklemmen

Das Einklemmen des Schwanzes wurde bei *C. lupus* und *Cuon* bei Unsicherheit und Unterwerfung festgestellt (Abb. 10g). Bei *Lycaon* wurde Schwanz-Einklemmen nicht festgestellt und bei *Speothos* nur andeutungsweise beobachtet, da der kurze Schwanz bei *Speothos* nicht zwischen die Beine reicht. Bei einem auf dem Rücken liegenden Waldhund konnte aber während dessen Unterwerfung festgestellt werden, dass er den Schwanz aktiv an die Analregion anlegt (passiv entspannt hätte der Schwanz auf dem Boden liegen müssen).

Bei *C. lupus* und *Cuon* ist die eingeklemmte Schwanzhaltung bei Unterwerfung und Angst vielfach beschrieben worden (*Cuon*: FOX 1984:97, *C. lupus*: EISFELD 1966, ALTMANN 1974a, SCHENKEL 1967, ZIMEN 1971:43). Aber auch bei *Lycaon* wird das Einklemmen des Schwanzes bei Flucht und Unterwerfung beschrieben (KLEIMAN 1967, BUITRON 1977). Es scheint allerdings nicht regelmäßig vorzukommen, da es im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet werden konnte und auch nicht von KÜHME (1965a) erwähnt wird.

Inwieweit *Speothos* seinen Schwanz einklemmen kann, ist umstritten. Nach KLEIMAN (1967) kommt diese Verhaltensweise bei Flucht und Unterwerfung vor, während DRÜWA (1976, 1982) Schwanz-Einklemmen nicht feststellte. Vermutlich handelt es sich hier um ein Definitionsproblem, da wie oben beschrieben, der Schwanz zwar angelegt, aber nicht wirklich eingeklemmt werden kann. Da das Anlegen des kurzen Schwanzes in seiner Funktion dem Einklemmen entspricht, wird in der vorliegenden Untersuchung die angelegte Schwanzhaltung bei *Speothos* als Einklemmen eingestuft.

Das Einklemmen des Schwanzes scheint eine sehr alte canidentypische Verhaltensweise zu sein, da es bei den meisten Arten bei Angst, zur Verteidigung und bei der Unterwerfung vorkommt (KLEIMAN 1967, 1972, EISFELD 1966). Nur bei *Otocyon* (NEL & BESTER 1983) und *V. vulpes* (TEMBROCK 1954) kommt es nicht vor.

Wedeln

Wedeln kommt bei allen vier Arten vor. Die intensivste Form des Wedelns, mit größter Amplitude und Schnelligkeit, eventuell sogar Mitbewegen des gesamten Hinterkörpers, ist bei allen vier Arten typischer Bestandteil der aktiven Unterwerfung.

Auch in der Literatur finden sich zahlreiche Angaben, dass Wedeln bei allen vier untersuchten rudellebenden Arten ein wichtiger Bestandteil der aktiven Unterwerfung ist (*C. lupus*: SCHENKEL 1948, 1967, EISFELD 1966, ZIMEN 1971:44, *Cuon*: KLEIMAN 1967, DAVIDAR 1973, JOHNSINGH 1979 nach FOX 1984:96, *Lycaon*: KÜHME 1965a, BUITRON 1977, *Speothos*: KLEIMAN 1967, 1972, DRÜWA 1976, MACDONALD 1996).

Bei *C. lupus* wurde mit erhobenem Schwanz beim Imponieren leicht gewedelt. Mit waagrecht erhobenem Schwanz wedelten Wölfe während des Heulens, was als freundlich-aufgeregte Situation eingestuft wurde. Mit steifem Schwanz und langsamen Bewegungen wurde Wedeln bei *Cuon* während des Fressens beobachtet, sobald andere Individuen in die Nähe kamen. Da dieses Verhalten von Tieren verschiedener Ränge gezeigt wurde, kann es sich sowohl um eine Beschwichtigungsgeste, aber auch um Unsicherheit gehandelt haben.

Lycaon ist die einzige Art, die auch in neutralen Situationen wedelt, z. B. wenn ein Tier alleine steht, sich hinlegt oder frisst, ohne dass ein Bezug zu anderen Tieren erkennbar ist. Bei *Lycaon* ist Wedeln auch beim Dazulegen beschrieben worden (KÜHME 1965a, BUITRON 1977). Während KÜHME (1965a) keine Angaben zum Rangverhältnis der Tiere macht, ist es nach BUITRON (1977) das unterlegene Tier, das wedelt, auch wenn es schon liegt und sich ein Ranghohes dazu legt. Nach Beobachtungen im Rahmen der vorliegenden Untersuchung scheint das sich dazulegende Tier zu wedeln, unabhängig davon, in welchem Dominanzverhältnis es zu dem bereits daliegenden steht. Das Wedeln könnte daher eine rangneutrale Beschwichtigungsfunktion des sich dazulegenden Tieres haben.

Auffallend ist, dass die von *Lycaon* ausgeführte Bewegung beim Wedeln eher dem Fliegenvertreiben eines Pferdes als einem wedelnden Hund ähnelt (Abb. 12). Auch KÜHME (1965a) erwähnt die peitschende Form des Wedelns, die *Lycaon* von allen anderen Arten unterscheidet. Inwieweit es sich hier wirklich um ein Vertreiben von Fliegen handelt, ist fraglich. Der Einsatz des Schwanzes zum Vertreiben von Fliegen oder bei Hautirritationen ist von anderen Caniden nicht bekannt (KILEY-WORTHINGTON 1976). Warum aber eine wichtige Kommunikationsgeste ständig, auch alleine, sozusagen als Leerlaufhandlung ausgeführt wird, kann ohne weitere detaillierte Untersuchungen nicht geklärt werden.

Bei *Speothos* wird das Wedeln sehr übertrieben ausgeführt und wenig differenziert (KLEIMAN 1967). Das Wedeln in freundlichen Situationen oder während einer aktiven Unterwerfung ist auch bei vielen nicht-rudellebenden Caniden beschrieben worden (KLEIMAN 1967, 1972, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954). Nur bei *Otocyon* (LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983) und *Nyctereutes* (SEITZ 1955, KLEIMAN 1967) tritt Wedeln nie auf, wodurch sich diese beiden Arten von allen anderen unterscheiden.

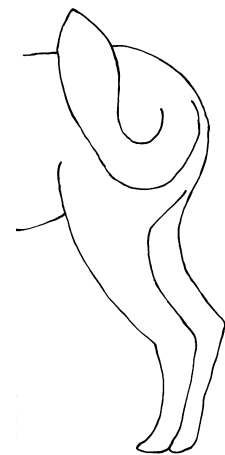


Abb. 12. Das Wedeln bei *Lycaon* ähnelt dem Schweifschlag eines Pferdes, da die Schwanzspitze passiv bewegt scheint (nach einer Videoaufnahme).

3.1.4.2. Schnauzenhaltung

Bei *C. lupus* und *Cuon* sind die Lippen dunkel gefärbt und heben sich zumindest bei Individuen mit hell gefärbter Schnauze gut ab, wodurch Veränderungen der Lippenhaltung deutlich werden. Bei *Speothos* ist die Schnauze einheitlich braun und bei *Lycaon* einheitlich schwarz gefärbt. Veränderungen der Lippen bei geschlossener Schnauze sind daher kaum erkennbar. Bei diesen beiden Arten fällt aber das Öffnen der Schnauze durch die kontrastreich leuchtend weißen Zähne sehr auf und bei *Speothos* werden durch Weiten der Mundwinkel die rosa gefärbten inneren Mundhäute sichtbar und sind dann gut zu erkennen.

Abb. 13 zeigt die normale und die davon abweichenden verschiedenen Schnauzenhaltungen. Nur zwei der fünf verschiedenen Schnauzenhaltungen wurden bei allen vier untersuchten Arten beobachtet (Tab. 6).

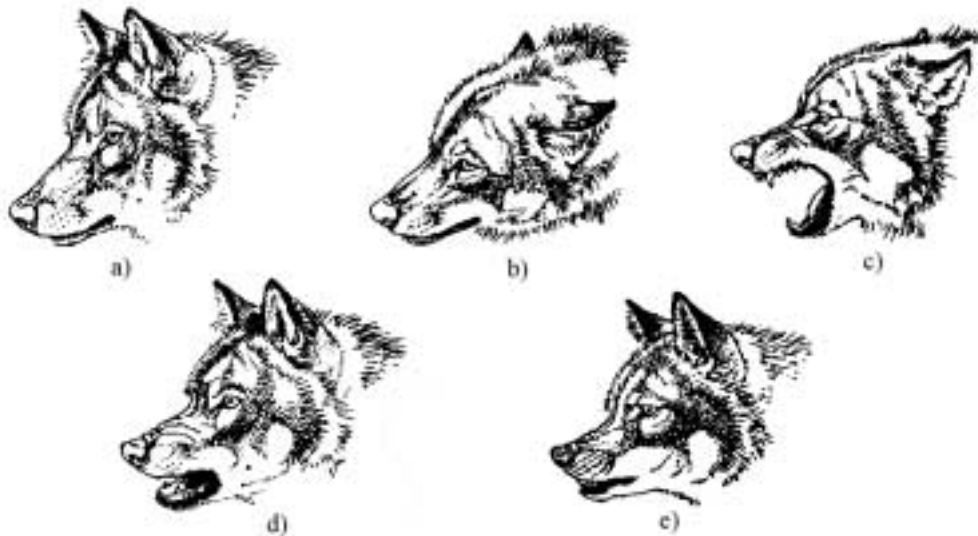


Abb. 13. Verschiedene Schnauzenhaltungen bei Caniden am Beispiel von *Canis lupus*: a) normale, entspannte Schnauzenhaltung, b) Lippen langgezogen, c) Maul aufgerissen, d) Lippen gekürzt und e) Zähne gebleckt (aus ZIMEN 1993).

Tab. 6. Die nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben typischerweise vorkommenden Schnauzenhaltungen bei *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon*, *Speothos* und anderen Canidenarten. (+ vorkommend, – nicht vorkommend. D: Drohen/Angriff, Dv: Verteidigungsdrohen, F: Freundlich-Selbstsicher, U: Unterwerfung/Beschwichtigung. ?: Situationszusammenhang unsicher, (): selten vorkommend, bzw. nicht bei allen Arten vorkommen.)

Schnauzenhaltung	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>	andere Caniden
Lippen langgezogen	+U,D	+U,D	+U, F?	+U	+U
Mundwinkel geweitet	-	-	-	+U	-
Maul aufgerissen	(+Dv)	+D	+D	+U,D	+D
Lippen gekürzt	+D	+D	-	-	+D
Zähne gebleckt	+D	-	-	-	-/(+D)

Lippen-Langziehen

Das Langziehen der Lippen (Abb. 13b) ist im Gegensatz zum Maul-Aufreißen eher eine Unterwerfungsgeste. Das Langziehen der Lippen wurde bei *C. lupus* in Klein-Auheim bei Unterwerfungen an Unterlegenen und in Osnabrück bei einem Unsicherheit zeigenden Tier beobachtet. Es wurde aber auch einmal mit leicht geöffneter Schnauze in Klein-Auheim bei einem dominanten Tier festgestellt, das über einem anderen Tier stand und versuchte, das unten liegende Tier zu beißen. In Osnabrück kam es einmal beim ranghöchsten Rüden während des Scharrens nach dem Markieren, also beim Imponieren, vor. Bei *Cuon* in Dortmund war Lippen-Langziehen des unterlegenen Tieres bei der aktiven Unterwerfung zu beobachten. Bei *Cuon* in Duisburg dagegen konnte es beim Weibchen beobachtet werden, bevor es aufsprang, um den vor ihr imponierenden Alpha-Rüden zu vertreiben. Da sie in der Gesamtheit der Situation dominierte (der Rüde wich), handelt es sich also eher um ein Angriffsdrohen als um eine Unterwerfungsgeste. Bei *Lycaon* in Dortmund kam Lippen-Langziehen beim unterlegenen Tier während des Ausweichens oder bei einer passiven Unterwerfung vor, also als eine Art Unterwerfungsgeste. Bei *Lycaon* in München konnte es nur in zwei Situationen sicher festgestellt werden. Einmal beim Alpha-Rüden, während er

dem Alpha-Weibchen beim gemeinsamen Liegen die Schnauze leckte und einmal bei dem Alpha-Weibchen während des Hängens³ mit dem Alpha-Rüden. Inwieweit es sich im ersten Fall um eine Unterwerfungsgeste bzw. im zweiten Fall um allgemeine Unsicherheit oder gar Angst handelte oder um freundlich-selbstsicheres Verhalten, kann nicht mit Sicherheit beurteilt werden. Bei *Speothos* wurde Lippen-Langziehen ausschließlich bei unterlegenen Tieren während einer Unterwerfung (aktiv oder passiv) beobachtet. Die Schnauze konnte dabei geschlossen oder leicht geöffnet sein.

Sowohl die Beobachtungen der vorliegenden Untersuchung als auch Literaturangaben zeigen, dass bei allen untersuchten Arten Lippen-Langziehen als Teil der Unterwerfung vorkommt (*C. lupus*: EISFELD 1966, KLEIMAN 1967, FOX 1970, ZIMEN 1971:41, *Cuon*: FOX 1984:74,97, *Lycaon*: KÜHME 1965a, KLEIMAN 1967, BUITRON 1977, *Speothos*: KLEIMAN 1967, FOX 1975b:20). Bei *Lycaon* ist es nicht besonders stark ausgeprägt (KLEIMAN 1967). KÜHME (1965a) stellte Lippen-Langziehen auch in Begrüßungssituationen fest. Eine Besonderheit von *Lycaon* ist, dass während der Begrüßung der Schwanz steil aufgestellt und gleichzeitig die Lippen langgezogen sind. Diese Kombination von Ausdrucksgesten ist so nicht von anderen Caniden bekannt.

Bei *C. lupus* und *Cuon* wurde Lippen-Langziehen auch beim Verteidigungsdrohen beschrieben (*C. lupus*: KLEIMAN 1967, *Cuon*: FOX 1984:77, 98). Da es bei *Cuon* in dieser Arbeit auch beim Angriffsdrohen beobachtet wurde und auch bei ranghohen Individuen von *C. lupus* in aggressiven Situationen vorkommen kann, scheint es allgemeiner als Drohgeste des Angriffs und der Verteidigung einzustufen zu sein.

Lippen-Langziehen ist sonst nicht Bestandteil des Imponierens. Inwieweit der Alpha-Rüde in Osnabrück möglicherweise durch etwas anderes verunsichert war, konnte nicht beurteilt werden.

Bei allen nicht-rudellebenden Arten ist das Langziehen der Lippen ein Zeichen der Unterwerfung (KLEIMAN 1967, FOX 1970, 1975b:30, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962: Abb. 16, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954). Dass Lippen-Langziehen auch als Drohgeste vorkommen kann, scheint daher eine Besonderheit von *C. lupus* und *Cuon* zu sein.

Mundwinkel-Weiten

Ein Weiten der Mundwinkel wurde nur bei *Speothos* als Unterwerfungsgeste beobachtet. Auch DRÜWA (1976:74, 224) stellt Mundwinkel-Weiten nur für *Speothos* fest. KLEIMAN (1967, 1972) beschreibt bei *Speothos* übertriebenes Lippen-Langziehen, so dass die Molaren sichtbar werden, was dem Mundwinkel-Weiten entspricht. Nach beiden Autoren handelt es sich um eine Unterwerfungsgeste, wie es auch in der vorliegenden Arbeit beobachtet wurde.

Bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* scheint Mundwinkel-Weiten zu fehlen, da es auch in detaillierten Beschreibungen nicht erwähnt wird (*C. lupus*: ZIMEN 1971, *Cuon*: FOX 1984, *Lycaon*: KLEIMAN 1967). Auch in der Literatur zu den nicht-rudellebenden Arten findet es keine Erwähnung.

³ Hängen ist eine besondere Verhaltensweise bei der Paarung von Caniden. Bei den Rüden schwillt der Penis nach der Ejakulation an und kann für etwa 10 bis 20 Minuten nicht aus der Vulva des Weibchens herausgezogen werden (Trumler 1989:281).

Maul-Aufreißen

Maul-Aufreißen konnte vor allem beim Drohen beobachtet werden, wobei zu unterscheiden ist, ob das dominante (Angriffsdrohen) oder das unterlegene (Verteidigungsdrohen) Tier droht (Abb. 13c).

Maul-Aufreißen bei *C. lupus* konnte nur in Klein-Auheim einmal beobachtet werden, als sich ein unter einem anderen liegendes Individuum gegen dessen Schnappversuche wehrte (Verteidigung). Bei *Cuon* wurde Maul-Aufreißen beim Angriffsdrohen beobachtet, und zwar sowohl vor als auch während des Vertreibens eines anderen Tieres und beim Verteidigen eines Nahrungsstücks gegenüber einem gleichrangigen Tier. Das Aufreißen des Mauls konnte bei *Lycaon* nur bei Unterlegenen während des Verteidigungsdrohens beobachtet werden. Bei *Speothos* konnte Maul-Aufreißen sowohl bei den dominanten Tieren beobachtet werden, die ein anderes bedrohten und unterwarfen, als auch bei den Unterlegenen, die sich bei einer Bedrohung versuchten zu verteidigen. Bei *Speothos* kam Maul-Aufreißen aber auch bei Unterlegenen während der aktiven Unterwerfung vor. Maul-Aufreißen wurde entweder nur von einem der beiden Waldhundindividuen gezeigt oder auch von beiden gleichzeitig, dabei machte sich ein Tier kleiner als das andere.

Literaturangaben zum Maul-Aufreißen bei *C. lupus* sind widersprüchlich. Nach FOX (1970, 1975b:30) soll es gar nicht vorkommen, nach EISFELD (1966) und ZIMEN (1971:42) ist es sehr selten und eine Abwehrgeste bei extremer Bedrängnis. Dass es auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung einmal in einer Verteidigungssituation beobachtet wurde, spricht dafür, dass Maul-Aufreißen bei *C. lupus* zumindest gelegentlich vorkommen kann.

Dass dem Drohen dienendes Maul-Aufreißen bei *Cuon* vorkommt, wie es in der vorliegenden Arbeit beobachtet wurde, zeigt auch FOX (1975b: Abb. 21) in einer Abbildung. Bei *Lycaon* konnten KLEIMAN (1967) und BUITRON (1977) Maul-Aufreißen nicht beobachten. KÜHME (1965a: Abb. 9) zeigt die Abbildung eines Tieres mit „Beißintention“. Nach den oben genannten Verhaltenskategorien handelt es sich dabei um Maul-Aufreißen und auch der Situationszusammenhang, die Abwehr bettelnder Jungtiere, passt zu den Beobachtungen der vorliegenden Arbeit, im Zuge derer Maul-Aufreißen beim Verteidigungsdrohen festgestellt wurde. Maul-Aufreißen dient bei *Speothos* dem Drohen (KLEIMAN 1972, BIBEN 1983, PORTON 1983) und ist, wie im Rahmen der vorliegenden Arbeit beobachtet werden konnte, auch Bestandteil der Unterwerfung. FOX (1975b:21) zeigt das Foto eines Waldhundes beim „Drohgähnen“. Obwohl der Situationszusammenhang anhand eines einzelnen Fotos nicht deutlich wird, entspricht das Aussehen des „Drohgähnens“ gut dem Maul-Aufreißen. Ob es sich dabei um eine Unterwerfungsgeste oder tatsächlich um Drohen handelt, kann nicht mit Sicherheit festgelegt werden.

Interessanterweise kommt Maul-Aufreißen bei allen nicht-rudellebenden Canidenarten, darunter auch die übrigen *Canis*-Arten, als typische Drohgeste vor (KLEIMAN 1967, 1972, EISFELD 1966, BIBEN 1983, FOX 1970, 1975b:30, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954). Dass das Aufreißen des Mauls bei *C. lupus* nicht bzw. nur sehr selten auftritt, bei allen anderen Arten aber eine typische Verhaltensweise ist, deutet auf einen Verlust dieses Merkmals bei *C. lupus* hin und wäre eine Autapomorphie von *C. lupus*.

Lippen-Kürzen

Lippen-Kürzen konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nur bei *C. lupus* beobachtet werden (Abb. 13d).

Außer für *C. lupus* ist Lippen-Kürzen auch von *Cuon* zum Drohen beschrieben worden (*Cuon*: FOX 1984:74,97, *C. lupus*: FOX 1970, ZIMEN 1971:41). KLEIMAN (1967) schreibt, dass es bei allen von ihr beobachteten Arten (darunter *Speothos*, *Lycaon* und *C. lupus*) vorkommt. In einer detaillierteren Untersuchung über *Speothos* erwähnt sie es allerdings nicht mehr als vorkommend (KLEIMAN 1972) und auch DRÜWA (1976) erwähnt es nicht. Für *Lycaon* finden

sich weder bei KÜHME (1965a) und BUITRON (1977) Vermerke über das Kürzen der Lippen. Da es bei diesen Arten auch während der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet werden konnte, wird es als nicht vorkommend eingestuft.

Bei den nicht-rudellebenden Arten ist das Kürzen der Lippen ein Zeichen des selbstsicheren Drohens und wurde bei einer Vielzahl von Arten beschrieben (KLEIMAN 1967, FOX 1970, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962: Abb. 17, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983). *Speothos* und *Lycaon* scheinen die einzigen Arten zu sein, bei denen Lippen-Kürzen nicht vorkommt. Bedingt durch die einheitlich dunkle Färbung der Schnauzen beider Arten ist das Kürzen der Lippen unauffällig und hat möglicherweise an Bedeutung verloren. Sollte der Verlust dieser Verhaltensweise tatsächlich mit der Färbung der Schnauzen einhergegangen sein, wäre es kein Zeichen für nähere Verwandtschaft beider Arten, da *Speothos* und *Lycaon* außer der dunklen Schnauze gänzlich andere Fellfärbungen haben.

Zähne-Blecken

Zähne-Blecken wurde nur bei *C. lupus* beim Drohen beobachtet (Abb. 13e), und zwar sowohl bei unterlegenen als auch bei dominanten Individuen, sowie bei beiden gleichzeitig.

Für kaum einen anderen Gesichtsausdruck finden sich in der Literatur so viele verschiedene Namen wie für das Zähne-Blecken. Es findet sich z. B. Zähne-Zeigen (DRÜWA 1976, 1982), Zähne-Fletschen (KÜHME 1965a) oder im englischen Sprachgebrauch der Begriff „teeth-baring“, was etwa Entblößen der Zähne bedeutet (MACDONALD 1996). Aber auch beim Maul-Aufreißen werden die Zähne entblößt oder gezeigt, so dass hier keine genaue Zuordnung der Literaturangaben zu den Verhaltenskategorien der vorliegenden Untersuchung erfolgen kann. Nur Literaturangaben, die ausdrücklich das vertikale Zusammenziehen der Lippen erwähnen, können daher im Rahmen dieser Untersuchung berücksichtigt werden. Danach kommt das Blecken der Zähne bei *Cuon* (FOX 1975b:21), *Lycaon* (KLEIMAN 1967) und *Speothos* (KLEIMAN 1967, 1972, FOX 1975b:21) nicht vor, sondern nur bei *C. lupus*, wo es sowohl dem Angriffs- als auch dem Verteidigungsdrohen dient (KLEIMAN 1967, FOX 1975b:30, ZIMEN 1971:41), wie es auch hier beobachtet wurde.

Das Zähne-Blecken kommt bei anderen Canidenarten mit Ausnahme der *Canis*-Arten nicht vor (KLEIMAN 1967, FOX 1970, FEDDERSEN-PETERSEN 1986). Da das Blecken der Zähne somit nur bei *Canis* auftritt, kann es als Autapomorphie dieser Gattung eingestuft werden.

3.1.4.3. Ohrenhaltung

Normale Ohrenhaltung

Im Gegensatz zur Schwanz- und Schnauzenhaltung lässt sich bei der Ohrenstellung kaum eine normale Haltung definieren, da die Ohren fast ununterbrochen in Bewegung sind. In neutralen Situationen werden die Ohren bei allen vier Arten der akustischen Orientierung dienend in offener Haltung einzeln oder beide gleichzeitig nach vorn, seitlich oder nach hinten gedreht (Abb. 13 a und c). Nur bei *Speothos* wurde keine Haltung nach hinten beobachtet (Tab. 7).

Die normale Ohrenstellung in neutralen Situationen wird in der Literatur selten beschrieben. Eine detaillierte Darstellung findet sich für *C. lupus* bei ZIMEN (1971:39-40). KÜHME (1965a) beschreibt, dass die Ohren von *Lycaon* meistens nach vorn geöffnet sind. Die meisten anderen Autoren beschränken sich auf die Ohrenstellungen in besonderen Situationen (z. B. KLEIMAN 1967, 1972, DRÜWA 1976, 1982).

Da die Ohrenstellungen so variabel sind und ähnliche Ohrenstellungen in den verschiedensten Situationen auftreten, können anhand der Ohrenstellungen im Rahmen der vorliegenden, qualitativen Untersuchung kaum Hinweise auf Ähnlichkeiten zwischen bestimmten Arten herausgearbeitet werden.

Tab. 7. Die nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben typischerweise vorkommenden Ohrhaltungen bei *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon*, *Speothos* und anderen Canidenarten. (+ vorkommend, – nicht vorkommend. A: Angst/Flucht, D: Drohen/Angriff, F: Freundlich-Selbstsicher, I: Imponieren, J: Jagd/Zoofütterung, N: Neutral, P: Pirschen, H: Harnen, U: Unterwerfung/Beschwichtigung. ?: Situationszusammenhang nicht eindeutig)

Ohrenhaltung	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>	andere Caniden
Ohren vorn	+N,D,I,	+N,D,I	+N,D,U,J,P	+N,D	+N,D
seitlich	+N,D	+N	+N,D,P	+N,D	+D,U
hinten	+N,A,H,D?	+N,D,U,A,H	+N,A,H,U	-?	+D,U
angelegt	+U,D,A,N	+U,D,P	+U,D,P,N?	+U,D	+A,U,H,D,N

Nach vorn gerichtete Ohrhaltung

Bei allen untersuchten Arten kamen nach vorn gerichtete Ohren beim Drohen oder während eines Angriffs vor. Auch beim Pirschen von *Lycaon* und beim Imponieren von *C. lupus* und *Cuon* sind die Ohren nach vorn gerichtet. Im Gegensatz zu den anderen Arten konnte bei der aktiven Unterwerfung von *Lycaon* beobachtet werden, dass die Ohren ebenfalls nach vorn gerichtet sein können. Bei den anderen Arten sind die Ohren bei der aktiven Unterwerfung typischerweise nach hinten gerichtet oder angelegt.

Bei *C. lupus* werden die Ohren bei Interesse, ohne Angst (EISFELD 1966), bei Selbstsicherheit und Dominanz (KLEIMAN 1967), bei der Orientierung, beim Fixieren und Imponieren (ZIMEN 1971:39-40) nach vorn gestellt. Bei *Lycaon* sind nach vorn gestellte Ohren ebenfalls ein Zeichen für Selbstsicherheit und Dominanz (KLEIMAN 1967), sie werden aber auch bei der Verfolgungsjagd auf Beute (KÜHME 1965a), bei der Pirsch (BUITRON 1977) und bei der Annäherung von Adulten an Junge zum Vorwürgen von Futter nach vorn gestellt (BUITRON 1977). Dass auch das unterlegene Tier bei der Annäherung zur aktiven Unterwerfung und während der aktiven Unterwerfung die Ohren nach vorn stellt, wie in der vorliegenden Untersuchung beobachtet, wird von diesen Autoren nicht erwähnt. Den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung entspricht, dass auch KLEIMAN (1967, 1972) bei *Speothos* nach vorn gestellte Ohren bei Selbstsicherheit und zum Zeigen der Dominanz beschreibt.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden sind die nach vorn gerichteten Ohren ebenfalls ein Zeichen für Selbstsicherheit, Dominanz und Drohen, sowie neutrales Interesse (KLEIMAN 1967, FOX 1970, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954).

Seitlich gerichtete Ohrhaltung

In der vorliegenden Untersuchung wurde nur bei *Speothos* beobachtet, dass die seitliche Ohrstellung außer in neutralen Situationen auch beim Drohen vorkommt.

Bei den von ihr untersuchten Arten, darunter *C. lupus*, *Lycaon* und *Speothos*, beobachtete KLEIMAN (1967) seitlich gestellte Ohren bei Tieren im Zuge des selbstsicheren Angreifens. ZIMEN (1971:39-40) beschreibt bei *C. lupus* seitlich gestellte Ohren bei der Orientierung, bei leichter sozialer Unsicherheit in nicht aggressiven Situationen, sowie beim aktiven Verteidigungsdrohen rangtieferer Tiere. BUITRON (1977) erwähnt seitlich gestellte Ohren bei *Lycaon* während der Pirsch auf ein unterlegenes Rudelmitglied, was der Dominanzbehauptung diene.

Seitlich gerichtete Ohren bei den nicht-rudellebenden Caniden können entweder im Zusammenhang mit Unterwerfungen oder bei selbstsicheren Angriffen auftreten (KLEIMAN 1967, FOX 1975b:31, *Cerdocyon*: BRADY 1979, GAUTHIER-PILTERS 1962). Da es sich bei diesen beiden Situationen um sich ausschließende Stimmungen handelt, kann von der Ohrhaltung allein nicht auf den Situationszusammenhang geschlossen werden.

Nach hinten gerichtete Ohrenhaltung

Eine Stellung der Ohren nach hinten konnte bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* während Unterwerfungen und bei Angst oder Unsicherheit der Tiere beobachtet werden. Bei *C. lupus* wurde es dreimal beim Imponieren (Harnen und Scharren) und bei *Lycaon* einmal beim Urinieren eines Rüden im Stehen beobachtet. Bei *C. lupus* in Klein-Auheim wurde die ranghöchste Wölfin einmal beobachtet, wie sie während der aktiven Unterwerfung zweier unterlegener Tiere die Ohren nach hinten stellte. Ob es sich dabei um ein Abwehdrohen handelte, war nicht festzustellen.

Nach hinten gestellte Ohren sind für *C. lupus* bei der Unterwerfung (EISFELD 1966) und der Orientierung (ZIMEN 1971:39-40) beschrieben worden. Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung beobachteten nach hinten gestellten Ohren beim Verteidigungsdrohen passen zu der Beschreibung KLEIMANS (1967), die angibt, dass die Ohren der Caniden beim Verteidigungsdrohen typischerweise nach hinten gestellt werden.

Dass die Ohren bei *C. lupus* zum Imponieren nach hinten gestellt werden, ist nicht typisch (ZIMEN 1971:40). Sowohl KÜHME (1965a: Abb. 3) für *Lycaon*, als auch FOX (1984: Abb. 6.1) für *Cuon* bilden einen markierenden Rüden ab, der die Ohren nach hinten stellt, wie es auch in der vorliegenden Untersuchung an *Cuon* festgestellt werden konnte. Nach hinten gerichtete Ohren werden von KLEIMAN (1967) als Zeichen des Verteidigungsdrohens erwähnt. Da KLEIMAN (1967) nicht explizit beschreibt, bei welchen Arten nach hinten gerichtete Ohren vorkommen und nach hinten gerichtet Ohren bei *Speothos* in der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet und auch von DRÜWA (1976) nicht beschrieben wurden, kommen nach hinten gerichtete Ohren möglicherweise bei *Speothos* nicht vor.

Bei den anderen drei rudellebenden Arten sind nach hinten gerichtete Ohren in einer Vielzahl von Situationen festgestellt worden. Bei *Lycaon* kommen sie bei der aktiven Unterwerfung, bei Unsicherheit und während der Flucht vor (BUITRON 1977). Ob nach hinten gestellte Ohren, wie KLEIMAN (1967) schreibt, tatsächlich auch beim Verteidigungsdrohen vorkommen, erwähnen weder KÜHME (1965a) noch BUITRON (1977). Es ist daher fraglich, inwieweit nach hinten gestellte Ohren bei *Lycaon* einen typischen Bestandteil des Drohens darstellen.

Für die nicht-rudellebenden Canidenarten hat KLEIMAN (1967) allgemein die nach hinten gerichteten Ohren als ein Zeichen des defensiven Drohens beschrieben. Nach hinten gerichtete Ohren kommen aber auch bei der aktiven oder passiven Unterwerfung vor (EISFELD 1966, FOX 1970, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983).

Angelegte Ohrenhaltung

Angelegte, mehr oder weniger zusammengefaltete Ohren wurden bei allen Arten in Unterwerfungssituationen beobachtet. Desweiteren wurden sie bei *Lycaon* und *C. lupus* beim Verteidigungsdrohen, bei *Cuon* beim Angriffsdrohen und bei *Lycaon* beim Pirschen festgestellt.

Angelegte Ohren kommen bei allen vier Arten während Unterwerfungen vor (*Speothos*: DRÜWA 1976, KLEIMAN 1972, *Lycaon*: KÜHME 1965a, *Cuon*: FOX 1984:74,97, *C. lupus*: EISFELD 1966, SCHENKEL 1967, ZIMEN 1971:40). MACDONALD (1996) erwähnt bei *Speothos* ein Zurückziehen der Ohren bei Unterwerfungen, wobei aber nicht mit Sicherheit zwischen den Verhaltenskategorien der nach hinten gestellten Ohren und angelegten Ohren unterschieden werden kann. Bei *Speothos* werden die Ohren auch beim Drohen angelegt (DRÜWA 1982).

Wie auch in der vorliegenden Untersuchung festgestellt, werden die Ohren bei *Lycaon* während des Verteidigungsdrohens angelegt, sowie bei der Pirsch, beim Dazulegen, beim Futtervorwürgen (was in den neutralen Bereich fällt) und beim Betteln (KÜHME 1964a,

1965a), wobei letzteres in den Bereich der Unterwerfung fällt. *Cuon* legt die Ohren ebenfalls bei der Pirsch an (JOHNSINGH 1982) und beim Drohen (HOOD 1895), wie es auch während der vorliegenden Untersuchung beobachtet wurde. Bei *C. lupus* schließlich sind eine ganze Reihe von Situationen beschrieben worden, in denen die Ohren angelegt werden: beim Angriffs- und Verteidigungsdrohen, bei Flucht, bei Unsicherheit (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:40), aber auch beim Fressen, Harnen und Wälzen (FOX 1970), wobei die drei zuletzt genannten Situationen auch als sozial neutral eingestuft werden können.

DRÜWA (1976) beschreibt, wie es auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung beobachtet werden konnte, dass *Speothos* in Unterwerfungssituationen die angelegten Ohren rhythmisch auf und ab bewegt und dazu ebenfalls rhythmische Beschwichtigungslaute von sich gibt. Da die Ohren auch beim Laufen schneller bewegt werden als z. B. der passiv auf und ab wippende Schwanz, kann davon ausgegangen werden, dass die Ohren aktiv bewegt werden. Es wäre möglich, dass es sich dabei bei *Speothos* um eine gerichtete Ausdrucksgeste handelt, die die Signale der aktiven Unterwerfung noch verstärkt.

Auch *Lycaon* kann seine geöffneten Ohren einzeln, alternierend oder gleichzeitig auf und ab klappen (KÜHME 1965a). Nach KÜHME (1965a) handelt es sich dabei bei *Lycaon* aber um kein bestimmtes Signal, da diese Ohrenbewegungen eher in neutralen Situationen vorkamen.

Bei Angst und Unterwerfung werden die Ohren von nicht-rudellebenden Caniden angelegt gehalten (z. B. *Alopex*, *Urocyon*, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954, FOX 1970, *Chrysocyon*: KLEIMAN 1972). *Chrysocyon* und *V. vulpes* scheinen gewissen Ausnahmen zu sein, da sie auch beim Drohen und als Zeichen der Dominanz ihre Ohren anlegen (TEMBROCK 1954, KLEIMAN 1972). FOX (1970) beobachtete, dass auch beim Fressen, Harnen oder Wälzen die Ohren einiger nicht-rudellebender Arten angelegt sind.

3.1.5. Diskussion zu den sozialen Verhaltensweisen

Die bei den vier untersuchten Arten nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben vorkommenden sozialen Verhaltensweisen sind in einer Übersichtstabelle (Tab. 8) zusammengefasst dargestellt.

3.1.5.1. Kontakte mit dem Kopf

Beschnuppern (neutral)

Bei allen vier Arten wurde Beschnuppern am Kopf (Abb. 14) und Rumpf beobachtet, während Beschnuppern am Schwanz nur bei *C. lupus*, *Cuon* und *Speothos* und nicht bei *Lycaon* festgestellt wurde.

Beschnuppern ist eine neutrale Verhaltensweise (EISFELD 1966, ZIMEN 1982) und dient der Aufnahme olfaktorischer Informationen, z. B. in Bezug auf Identität, Geschlecht, sexuelle Empfänglichkeit, letzte Nahrung oder letzten Aufenthaltsort (z. B. ZIMEN 1971:46, MACDONALD 1985).

Beschnuppern am Schwanz scheint relativ selten zu sein, da es bei *C. lupus* und *Cuon* nicht in allen Rudeln beobachtet werden konnte. Während einer längeren Beobachtungszeit würde es vielleicht auch bei *Lycaon* festgestellt werden können. Es ist umstritten, ob *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos*, genau wie *C. lupus*, eine Violdrüse im oberen Drittel der Schwanzoberseite besitzen. Für *Cuon* wurde sie postuliert (FOX 1984:98). Bei *Lycaon* wurde sie von SCHAFFER (1940 nach EWER 1998) nicht gefunden. Für *Speothos* gibt es widersprüchliche Angaben darüber, ob sie vorkommt (LANGGUTH 1969) oder nicht (DRÜWA 1976:222, 1982, KLEIMAN 1972).

Allerdings zogen LANGGUTH, DRÜWA und KLEIMAN ihre Schlussfolgerungen über das Vorhandensein der Violdrüse nur nach äußeren optischen Merkmalen und führten keine histologische Untersuchungen durch. Es ist daher anhand der genannten Literatur keine endgültige Aussage über das Vorhandensein der Violdrüse bei *Speothos* möglich. Sollte *Lycaon* die Violdrüse tatsächlich als einziger Wildcanide nicht besitzen, wie es SCHAFFER (1940 nach EWER 1998) beschreibt, läge hier eine wichtige Autapomorphie von *Lycaon* vor. Allgemein tritt Beschnuppeln auch bei den nicht-rudellebenden Arten in neutralen Situationen auf (TEMBROCK 1954, EISFELD 1966, KLEIMAN 1972, ALTMANN 1972, BIBEN 1983).



Abb. 14. Beschnuppeln dient der olfaktorischen Informationsaufnahme. Hier beschnuppert ein Wolf (grau) einen vor ihm stehenden Partner (schwarz) im Schnauzenbereich. Zum Beschnuppeln kann, muss aber nicht immer, Kontakt aufgenommen werden (*C. lupus* im Tierpark Klein-Auheim)

Fell-Belecken (neutral)

Bei *C. lupus*, *Cuon*, und *Lycaon* konnte Fell-Belecken in neutralen Situationen beobachtet werden, z. B. beim Belecken offener Wunden bei anderen Individuen. Bei *Speothos* dagegen wurde Fell-Belecken nicht festgestellt.

Bei *C. lupus* (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:46), *Cuon* (DAVIDAR 1973) und *Lycaon* (KÜHME 1964b, 1965a) kommt Fell-Belecken in verschiedensten Situationen vor. Es ist eine freundliche Geste, die Zuneigung ausdrückt (KÜHME 1965a, EISFELD 1966), und auch andere Autoren (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:46, KÜHME 1965a) stellten Fell-Belecken als neutrale Verhaltensweise, z. B. zum Lecken offener Wunden, fest. DRÜWA (1976:222, 232) konnte, genau wie in der vorliegenden Untersuchung, kein Belecken des Körpers bei *Speothos* beobachten und auch MACDONALD (1996) listet es nicht als Kontaktverhalten auf. Ob Fell-Belecken bei *Speothos* wirklich fehlt, oder warum es fehlen könnte, kann nach den bisherigen Untersuchungsergebnissen nicht geklärt werden. Gerade in der Pflege von Wunden, die ein Individuum selber nicht durch Belecken säubern kann, könnte Belecken durch andere Individuen äußerst wichtig sein. Es ist daher kaum vorstellbar, dass Fell-Belecken bei *Speothos* überhaupt nicht vorkommt.

Auch bei nicht-rudellebenden Caniden kommt Fell-Belecken in freundlichen oder neutralen Situationen vor, wie bei einer Begrüßung zwischen Paarpartnern oder in der Ranz (*Cerdocyon*: BRADY 1979, *Chrysocyon*: ALTMANN 1972, KLEIMAN 1972, BARTMANN & NORDHOFF 1984, *Otocyon*: LAMPRECHT: 1979, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957, *Urocyon*: FOX 1970).

Tab. 8. Soziale Verhaltensweisen von *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon*, *Speothos* und den übrigen Canidenarten nach eigenen Beobachtungen und Literaturangaben. (+ vorkommend, – nicht vorkommend, Situationen: a: aggressive, f: freundlich, n: neutral, rr/d: rangrelevant und Zeichen für Dominanz, rr/u: rangrelevant und Zeichen für Unterlegenheit, v: verschieden, z: Zeremonie, (): Situation nicht bei allen Arten vorkommend, ?: unbekannt bzw. Zuordnung und Kategorisierung nicht gesichert.)

Verhaltensweisen	Situation	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>	andere Caniden
Kontakte mit dem Kopf						
Beschnupern	n	+	+	+	+	+
Fell-Belecken	n	+	+	+	–	+
Schnauze-ins-Fell-Stoßen	n	+	+	+	+	+
Schnauze-an-Schnauze-Stoßen	v	+	+	+	+	+
Schnauze-Belecken	rr/u	+	+	+	–	+
Schnauze-Beißen	v	+	+	+	+	+
Ano-Genitalreg.- Beschnupern	n	+	+	+	+	+
Beißern	a, (f)	+	+	+	+	+
Schnappen in die Luft	a	+	+	+	+	+
Körperkontakte						
Bepföteln	f	+	+	+	+	+
Pfote-Auflegen	v	+	+	+	+	?
Kopf-Auflegen	f	+	+	+	+	?
Anschmiegen	f	+	+	+	+	+/-
Unterkriechen	rr/u	–	+	+	+	+
Stehen vor einem Liegenden	v	+	+	+	+	?
Stehen über einem Liegenden	rr/d, (n)	+	+	+	+	+
Liegen vor einem Liegenden	rr/u, f, (z)	+	+	+	+	?
Liegen über einem Liegenden	f	–	–	+	–	?
Kontaktliegen	n	–	–	+	+	+/-
Aufreiten	v	+	+	+	–	+
Abdrängen	v	+(?)	–	+	–	?
Rempeln	a	+	+	+	+	+
Ringen	v	+	+	+	–	+
Einfache Verhaltensweisen ohne Kontakt						
Großwerden	rr/d	+	+	–	+	+
Kleinwerden	rr/u	+	+	+	+	+
Verjagen	rr/d	+	+	+	+	+
Pirschen	v	+	+	+	+	?
Weichen	rr/u	+	+	+	+	?
Nicht-Weichen	v	–	+	–	–	?
Wälzen	v	+	+	+	–	+/-
Hüpfen vor dem Partner	rr/d	–	+	–	–	–
Anstarren	rr/d	+	+	+	+	+
Komplexe Verhaltensweisen						
Aktive Unterwerfung	rr/u	+	+	+	+	+
Passive Unterwerfung	rr/u	+	+	+	+	+
Unterwerfung	rr/u		+	+	+	
Imponieren	rr/d	+	+	–	–	+/- ?
Aggressives Verhalten	a	+		+		
Zeremonie	z	+	+	+	+	–

Schnauze-ins-Fell-Stoßen (neutral)

Diese Verhaltensweise wurde nur in einem Rudel von *Lycaon* beobachtet.

Bei den anderen drei Arten wurde Schnauze-ins-Fell-Stoßen im Rahmen der vorliegenden Beobachtungen nicht festgestellt, soll aber bei allen Arten vorkommen (*C. lupus*: EISFELD 1966, *Cuon*: PAULRAJ et al. 1992, JOHNSINGH 1979 in FOX 1984:101, *Lycaon*: KÜHME 1965a, *Speothos*: MACDONALD 1996). Schnauze-ins-Fell-Stoßen kann neutral sein und wie Beschnuppern der Orientierung dienen (ZIMEN 1971:46). Es kann aber auch eine freundliche Aufforderungsgeste sein, z. B. vom Rüden gegenüber dem Weibchen, um es für eine Paarung in den Stand zu bringen (EISFELD 1966, PAULRAJ et al. 1992). Auch bei anderen Canidenarten, wie z. B. *Alopex* (EISFELD 1966, FOX 1970), *Chrysocyon* (BARTMANN & NORDHOFF 1984), *Nyctereutes* (SEITZ 1955) und *V. vulpes* (FOX 1970) kommt es in freundlichen Situationen mit Aufforderungscharakter vor.

Schnauze-an-Schnauze-Stoßen (verschieden)

Schnauze-an-Schnauze-Stoßen wurde bei allen vier untersuchten Arten beobachtet.

Ein Anstoßen mit der eigenen Schnauze an die Schnauze des Partners dient bei neutraler Stimmung der sozialen Kontaktaufnahme (*C. lupus*: ZIMEN 1971:46) und als Begrüßungsgeste (*Cuon*, *Lycaon*, *Speothos*: DRÜWA 1976:235). Nach DRÜWA (1976:179) hat die Schnauzenbegrüßung bei *Speothos* darüber hinaus beschwichtigende Funktion. Desweiteren wird Schnauze-an-Schnauze-Stoßen insbesondere von Jungtieren, aber auch von Adulten, beim Betteln um Futter ausgeführt (*Cuon*: DAVIDAR 1974, *Lycaon*: KÜHME 1964b, 1965a, *Speothos*: DRÜWA 1976:187). Als ein Verhaltenselement von Zeremonien oder bei der aktiven oder passiven Unterwerfung kommt Schnauze-an-Schnauze-Stoßen ebenfalls bei allen vier Arten vor (*C. lupus*: SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:50, *Cuon*: KELLER 1973, *Lycaon*: KÜHME 1965a, *Speothos*: KLEIMAN 1967, MACDONALD 1996). Da Schnauze-an-Schnauze-Stoßen sowohl in neutralen Situationen als auch bei der aktiven Unterwerfung vorkommt und in Zeremonien sowohl von dominanten als auch unterlegenen Tieren ausgeführt werden kann, werden die Situationen, in denen es typischerweise vorkommt, als verschieden eingestuft.

Auch bei den nicht-rudellebenden Canidenarten kommt diese Verhaltensweise sowohl bei der aktiven Unterwerfung (KLEIMAN 1967) als auch bei freundlichen Begrüßungen vor (*Otocyon*: LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983).

Schnauze-Belecken (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Diese Verhaltensweise wurde bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* in jeweils allen untersuchten Rudeln beobachtet (Abb. 15), nicht aber bei *Speothos* festgestellt.

Schnauze-Belecken ist sowohl bei Jungtieren als auch bei Adulten ein Bestandteil des Bettelns um Futter (*C. lupus*: ZIMEN 1971:81, MECH 1998:76,127, *Cuon*: OSMANN 1997, *Lycaon*: KÜHME 1965a). Auch als Unterwerfungsgeste, als Teil der aktiven Unterwerfung oder einer Zeremonie kommt es vor (*C. lupus*: SCHENKEL 1967, FOX 1970, ZIMEN 1971:49, *Cuon*: DAVIDAR 1973, VENKATARAMAN 1998, *Lycaon*: KÜHME 1964b, 1965a). Für *Speothos* sind die Literaturangaben zum Belecken der Schnauze widersprüchlich. Nach DRÜWA (1976:224) kommt es nicht vor, aber KLEIMAN (1967) beschreibt es als Bestandteil der aktiven Unterwerfung aller von ihr beobachteten Caniden, was *Speothos* einschließen würde. In einer späteren, detaillierteren Studie über *Speothos* erwähnt es KLEIMAN (1972) allerdings nicht. Da Schnauze-Belecken auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung bei *Speothos* weder als einzelne Verhaltensweise noch im Zusammenhang mit der aktiven Unterwerfung beobachtet wurde, scheint es bei *Speothos* nicht vorzukommen.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden ist es Bestandteil der aktiven Unterwerfung (KLEIMAN 1967).

Schnauze-Beißen (verschieden)

Schnauze-Beißen wurde bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* sowohl in freundlichen als auch aggressiven Situationen beobachtet, nicht aber bei *Speothos*. Bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* konnte dabei auch die Variante festgestellt werden, bei der die Schnauze des Partners ganz umfasst wird.

Von DRÜWA (1976:124ff, 227) und MACDONALD (1996) wird Schnauze-Beißen für *Speothos* beschrieben und daher als vorkommend eingestuft.

Ein Umfassen der Schnauze ist von *C. lupus* bekannt (ZIMEN 1971:57). Für *Lycaon* ist Beißen in die Mundwinkel beim Betteln, nicht aber das Umfassen der Schnauze beschrieben worden (KÜHME 1965a), obwohl es vorkommen kann, wie in der vorliegenden Untersuchung festgestellt werden konnte.

Von oben über die Schnauze beißen und dabei die Schnauze des Partners umfassen, kommt sowohl in aggressiven wie freundlichen Situationen nach eigenen Beobachtungen wie Literaturangaben bei *C. lupus*, *Cuon* und *Speothos* vor (*C. lupus*: EISFELD 1966, ZIMEN 1971:57, *Speothos*: DRÜWA 1976:222, 1982). Bei *Lycaon* wurde es dagegen in der vorliegenden Arbeit nur in freundlichen Situationen beobachtet.

Beim aggressiven Beißen über die Schnauze kommt es nie zu Verletzungen, da eine deutliche Beißhemmung besteht (ZIMEN 1971:52,57). In freundlichen Situationen kommt Schnauze-Beißen bei Begrüßungen (*C. lupus*, *Speothos*: DRÜWA 1976:222) und als Bestandteil von Zeremonien sowie als Teil der aktiven Unterwerfung vor (SCHENKEL 1967, ZIMEN 1971:57, eigene Beobachtungen). MACDONALD (1996) beobachtete bei *Speothos*, dass das Alpha-Paar häufiger über die Schnauze gebissen wurde, als dass die Alpha-Tiere andere Individuen über die Schnauze bissen. Demnach wäre das Schnauze-Beißen bei *Speothos* eher eine Unterwerfungsgeste. ZIMEN (1971:171) dagegen erwähnt es bei *C. lupus* als typische Verhaltensweise der Rangdemonstration, also einer dominanten Geste, obwohl es auch als Unterwerfungsgeste vorkommen kann (ZIMEN 1971:57). Da das Schnauze-Beißen sowohl von dominanten als auch von unterlegenen Tieren ausgeführt werden kann, lässt sich aus dem Vorkommen dieser Verhaltensweise zwischen zwei Individuen kein Hinweis auf das Dominanzverhältnis dieser beiden Tiere ableiten (vgl. VAN HOOFF & WENSING 1987).

Von *Cerdocyon* und *V. vulpes* ist freundliches gegenseitiges Schnauze-Beißen zwischen Paarpartnern bekannt (BRADY 1979, TEMBROCK 1954). Bei anderen Caniden ist Schnauze-Beißen auch in aggressiven Situationen beschrieben worden (*Alopex*: EISFELD 1966, *Cerdocyon*: BRADY 1979) oder kommt beim Abwehren von Jungtieren vor, wenn diese zu aufdringlich werden (*Cerdocyon*: BRADY 1978, 1979, *Chrysocyon*: BARTMANN & NORDHOFF 1984). Im Vergleich zu den anderen Canidenarten ist es besonders bemerkenswert, dass nur bei *Lycaon* Schnauze-Beißen nicht in aggressiven Situationen vorkommt.

Ano-Genitalregion-Beschnupern (neutral)

Beschnupern der Ano-Genitalregion konnte bei allen Rudeln beobachtet werden (Abb. 16). Belecken der Ano-Genitalregion wurde bei allen Arten, nicht aber bei allen Rudeln einer Art festgestellt. Ein Beknabbern der Ano-Genitalregion wurde nur bei *Speothos* und bei *Lycaon* in Dortmund 1996 beobachtet. Beschnupern, Belecken und Beknabbern der Ano-Genitalregion trat in neutralen Situationen auf.

Für *C. lupus* ist Beschnupern und Belecken am Genitale als neutrale Verhaltensweise bekannt und wird von allen Tieren gegenseitig ausgeführt (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:47). Das Vorkommen in neutralen Situationen bei den anderen drei Arten deutet ebenfalls auf eine neutrale Verhaltensweise hin. Nur rangtiefe unsichere Tiere entziehen ihre Analregion durch Einklemmen des Schwanzes (SCHENKEL 1948, BUITRON 1977:19). Während der Ranz wird besonders häufig am Genitale des Weibchens geschnuppert und geleckt (*C. lupus*: EISFELD 1966, ZIMEN 1971:241, *Cuon*: DAVIDAR 1973, PAULRAJ et al. 1992, *Speothos*: DRÜWA

1976:226). Belecken und Beknabbern der Ano-Genitalregion ist als Verhaltensweisen höherer Intensität vermutlich seltener als Beschnuppern und tritt eher während besonderer Situationen auf, wie z. B. in der Paarungszeit. Es ist vermutlich nur durch die relativ kurze Beobachtungszeit bedingt, dass Belecken und Beknabbern nicht in allen Rudeln beobachtet wurden.

Beschnuppern der Ano-Genitalregion kommt auch bei nicht-rudellebenden Caniden vor und wird während der Ranz oder um die Geburt herum besonders intensiv durchgeführt (EISFELD 1966, *Cerdocyon*: BRADY 1979, BIBEN 1983, *Chrysocyon*: KLEIMAN 1972, BARTMANN & NORDHOFF 1984, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957).



Abb. 15. Schnauze-Belecken ist bei *Cuon*, wie auch bei *C. lupus* und *Lycaon*, typischer Bestandteil der aktiven Unterwerfung. Hier unterwirft sich das rechte Individuum vor dem sitzenden linken Individuum (vgl. auch Abb. 22) (*Cuon* im Zoo Duisburg)



Abb. 16. Beschnuppern der Ano-Genitalregion wird während der Paarungszeit besonders intensiv von hinter dem Weibchen stehenden Rüden ausgeführt (*Lycaon* im Zoo Dortmund).

Beißen (aggressiv, freundlich)

Beißen wurde in allen Rudeln aller Arten beobachtet und kommt in aggressiven Situationen vor. Bei *Lycaon* wurde in allen beobachteten Rudeln auch zärtliches Beißen (Beknabbern) des Kopfes insbesondere hinter dem Ohr festgestellt, das bei anderen Arten nicht festgestellt werden konnte.

Die Stärke, mit der Caniden zubeißen können, reicht von zärtlichem Umfassen über gehemmte kurze Bisse bis zu ernstem, schadenzufügendem Zupacken. Entsprechend groß ist auch das Situationspektrum, in dem Beißen auftritt: von zärtlich-freundlich bis zum eventuell tödlichen Ernstkampf (*C. lupus*: EISFELD 1966, ZIMEN 1971, *Cuon*: LUDWIG & LUDWIG 2000, *Lycaon*: KÜHME 1965a, BUITRON 1977, *Speothos*: DRÜWA 1976:118ff, MACDONALD 1996). Bei *C. lupus* ist Beißen neben Drohen und Imponieren das wichtigste Element aggressiver Auseinandersetzungen (ZIMEN 1971:52) und auch bei *Speothos* ist es die häufigste aggressive Aktivität (MACDONALD 1996).

Beißen ist auch von nicht-rudellebenden Caniden aus aggressiven Situationen bekannt (*Alopex*: EISFELD 1966, *Cerdocyon*: BIBEN 1983, BRADY 1979, *Chrysocyon*: KLEIMAN 1972, BIBEN 1983, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983).

Schnappen in die Luft (aggressiv)

Schnappen wurde bei allen untersuchten Arten und jeweils allen Rudeln (mit Ausnahme von *Lycaon* in Dortmund 1996) in aggressiven Auseinandersetzungen beobachtet.

In aggressiven Situationen dient Schnappen der Abwehr und Verteidigung sowie zum Drohen (KLEIMAN 1967, *C. lupus*: EISFELD 1966, FOX 1970, ZIMEN 1971:52,68, ALTMANN 1974a, *Cuon*: DAVIDAR 1975, FOX 1984:77, *Lycaon*: KÜHME 1965a, BUITRON 1977, *Speothos*: DRÜWA 1976:68). Dass Schnappen bei *Lycaon* in Dortmund 1996 nicht beobachtet wurde, beruht vermutlich auf der zufälligen Verteilung der Beobachtungszeiten und wäre somit kein besonderer Unterschied zwischen den Rudeln. Auch bei den anderen Canidenarten ist Schnappen eine typische Verteidigungsgeste (KLEIMAN 1967, DRÜWA 1976:238).

3.1.5.2. KörperkontakteBepföteln (freundlich)

Diese Verhaltensweise wurde bei allen vier Arten in freundlichen Situationen beobachtet.

Beim Bepföteln handelt es sich um eine freundliche Kontaktaufnahme. Es kann Bestandteil der aktiven Unterwerfung sein, kann aber eventuell bei freundlicher Stimmung auch während einer passiven Unterwerfung vom unterlegenen Tier ausgeführt werden (*C. lupus*: SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:49, *Speothos*: MACDONALD 1996, DRÜWA 1977).

Auch bei anderen nicht-rudellebenden Caniden kommt Bepföteln zwischen miteinander vertrauten Tieren in freundlichen Situationen vor (EISFELD 1966, *Cerdocyon*: BIBEN 1983, *Chrysocyon*: BIBEN 1983, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957, *Urocyon*: FOX 1970).

Pfote-Auflegen (verschieden)

Das Auflegen der Pfote auf den Rücken des Partners wurde bei allen vier Arten beobachtet. Die Situationen waren dabei unterschiedlich. Bei allen vier untersuchten Arten kam es in Situationen mit freundlichem Charakter vor, z. B. als Andeutung des Aufreitens vom Rüden auf das Weibchen. Bei *C. lupus* wurde es außerdem in neutralen Situationen, z. B. beim Aufrichten zum Heulen, und in rangrelevanten Interaktionen beim dominanten Tier beobachtet.

Zumindest bei *C. lupus* ist Pfote-Auflegen eine Überlegenheitsdemonstration des ranghöheren Individuums und damit Bestandteil rangrelevanter Situationen und des Imponierens

(SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:65). Es kann aber auch in neutralen Situationen vorkommen und ist damit nicht streng an rangrelevante Situationen gebunden. Als angedeutetes Aufreiten zwischen Männchen und Weibchen hat es ebenfalls keine rangrelevante Bedeutung, sondern ist eine neutrale oder freundliche Aufforderungsgeste.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden wurde Pfote-Auflegen, soweit der Autorin der vorliegenden Arbeit bekannt, nicht beschrieben.

Kopf-Auflegen (freundlich)

Das Auflegen des Kopfes auf den Rücken des Partners wurde bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* in freundlichen Situationen, bei *C. lupus* und *Lycaon* auch als Paarungsaufforderung, und bei *Lycaon* und *Speothos* beim Kontaktliegen beobachtet.

Kopf-Auflegen kommt bei *Speothos* außer beim Kontaktliegen auch als Aufforderung zur Paarung vor (DRÜWA 1976:146, 1982). Außer bei *Lycaon* und *Speothos* kann Kopf-Auflegen auch bei *C. lupus* und *Cuon* während des nur selten vorkommenden Ruhens in Kontakt beobachtet werden (SOMMER 1990). Beim Ruhen in Kontakt kann es auch bei anderen Canidenarten vorkommen (*V. vulpes*: TEMBROCK 1957). Inwieweit Kopf-Auflegen bei den nicht-rudellebenden Canidenarten auch in freundlichen und neutralen Situationen vorkommt, wird in der der Autorin der vorliegenden Arbeit bekannten Literatur nicht erwähnt.

Anschmiegen (freundlich)

Anschmiegen wurde bei allen vier untersuchten Arten in freundlichen Situationen beobachtet. Dass Anschmiegen bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* im Verlauf von Zeremonien und in anderen freundlichen Situationen vorkommt, findet sich auch in der Literatur (KÜHME 1964b, 1965a, JOHNSINGH 1979 in FOX 1984:101, EISFELD 1966, ZIMEN 1971:48). Nach DRÜWA (1976:222) soll „Sich-aneinander-Reiben“ nur bei *C. lupus* als Kontaktgeste vorkommen und weder bei *Speothos* noch den anderen Arten auftreten. Vermutlich handelt es sich hier um einen definitionsbedingten Widerspruch, da Anschmiegen im Rahmen der vorliegenden Arbeit bei allen vier Arten beobachtet und auch für *Cuon* und *Lycaon* in der Literatur beschrieben wurde.

Bei *Chrysocyon* (KLEIMAN 1972) und anderen *Canis*-Arten (EISFELD 1966) wurde ebenfalls Anschmiegen in freundlichen Situationen beobachtet. Bei *Otocyon* wurde ausdrücklich kein sogenanntes „contact-circling“ beobachtet (NEL & BESTER 1983), was dem Anschmiegen entsprechen könnte. Damit scheint Anschmiegen nicht bei allen anderen Canidenarten vorzukommen.

Unterkriechen (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Unterkriechen wurde bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* beobachtet, nicht aber bei *C. lupus*.

Die Situationen, in denen Unterkriechen auftrat, waren rangrelevante Interaktionen, bei denen das ausführende Tier sich deutlich kleiner machte und vor dem Unterkriechen andere Elemente der aktiven Unterwerfung, wie z. B. Schnauze-Belecken, zeigte. Es wird vermutlich nur während besonders intensiv ausgeführten aktiven Unterwerfungen gezeigt.

Aus der Literatur ist Unterkriechen von *Cuon* und *Lycaon* auch im Rahmen von Begrüßungen und beim Futterbetteln zwischen Adulten bekannt (KÜHME 1964b, DAVIDAR 1974), was einer ähnlichen Situation wie der aktiven Unterwerfung entspricht. Beachtenswert ist, dass Unterkriechen weder von SCHENKEL (1948) noch von ZIMEN (1971) als Bestandteil der aktiven Unterwerfung von *C. lupus* erwähnt wird und auch in der vorliegenden Untersuchung nicht festgestellt werden konnte.

Bei *Cerdocyon* als nicht-rudellebendem Caniden tritt Unterkriechen ebenfalls bei aktiven Unterwerfungen auf (BRADY 1979). Ob das Fehlen des Unterkriechens bei *C. lupus* ein sekundärer Verlust und damit eine Autapomorphie von *C. lupus* ist, muss bis zum Vergleich weiterer Canidenarten in Hinblick auf dieses Merkmal offen bleiben.

Stehen vor einem Liegenden (verschieden)

Das Stehen vor einem liegenden Partner wurde bei allen vier Arten beobachtet. Dabei gab es verschiedene Varianten, in denen das liegende Tier entweder auf dem Bauch, auf dem Rücken oder der Seite lag. Während bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* alle drei Varianten beobachtet werden konnten, wurden bei *Speothos* nur liegende Partner in Rücken- und Seitenlage, nicht aber in Bauchlage, festgestellt. Stehen vor einem Liegenden kommt entweder dadurch zustande, dass sich ein Individuum vor ein bereits liegendes Tier stellt oder aber, indem sich ein Tier vor ein stehendes Individuum legt. Stellt sich ein Tier vor ein liegendes, kann das Bestandteil einer rangrelevanten Interaktion sein, es kommt jedoch auch in neutralen Situationen vor. Der Situationszusammenhang lässt sich nur aus weiteren Verhaltensweisen erschließen, z. B. Beschnuppern in neutralen Situationen oder Schwanzzeinklemmen des Liegenden in rangrelevanten Situationen. Legt sich ein Tier dagegen vor ein Stehendes, handelt es sich im Allgemeinen um eine Element der aktiven Unterwerfung, da das dazukommende und sich niederlegende Tier dabei Kontakt zur Schnauze des Stehenden sucht, z. B. zum Schnauze-Belecken oder Schnauze-an-Schnauze-Stoßen. Für *C. lupus* beschreibt ZIMEN (1971:51), dass sich auch ranghohe Tiere in der Nähe eines Partners auf den Rücken legen können, und den Partner so zum Beschnuppern der Ano-Genitalregion auffordern. Dieses Verhalten wurde im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet, zeigt aber, dass Stehen vor einem Liegenden nur im Zusammenhang mit anderen Verhaltensweisen als rangrelevant gedeutet werden kann. Bei den nicht-rudellebenden Caniden wird Stehen vor einem Liegenden als soziale Verhaltensweise in der der Autorin dieser Arbeit bekannten Literatur nicht erwähnt.

Stehen über einem Liegenden (rangrelevant, Verhaltensweise des dominanten Tieres oder neutral)

Das Stehen über einem liegenden Tier wurde bei allen vier Arten beobachtet. Bei *C. lupus*, *Lycaon* und *Speothos* lag das liegende Tier dabei in Bauch-, Rücken- oder Seitenlage (Abb. 17), bei *Cuon* wurde dabei vom liegenden Tier nur Rückenlage festgestellt.

Zeigt das liegende Tier Rückenlage oder Seitenlage, handelt es sich um ein typisches Element der passiven Unterwerfung oder anderer rangrelevanter Interaktionen mit eindeutiger Rangzuordnung, wobei das dominante Tier über dem unterlegenen steht (KLEIMAN 1967, *C. lupus*: SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:51, *Speothos*: KLEIMAN 1972, DRÜWA 1976:119ff, BIBEN 1983, MACDONALD 1996). Eine besondere und seltene Variante, die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet werden konnte, beschreiben ZIMEN (1971:47) und MECH (2001) für *C. lupus*: Dabei stellt sich ein Individuum über ein liegendes, ruhendes Tier und fordert so das liegende Tier zum Beschnuppern der Genitalien auf. Stehen über einem Liegenden kommt daher in seltenen Fällen auch in neutralen Situationen vor (ZIMEN 1971:47). Nach MECH (2001) kommt diese Variante vor allem zwischen den fortpflanzungsaktiven Tieren vor und dient dazu, den liegenden Wolf über den Reproduktionsstatus des Stehenden zu informieren.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden ist das Stehen über einem liegenden Partner ein Zeichen für Dominanz (KLEIMAN 1967).

Liegen vor einem Liegenden (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres; auch freundlich oder als Zeremonie)

Dass sich ein Tier vor ein bereits liegendes anderes Individuum legt, wurde bei allen vier Arten im Rahmen von sozialen Verhaltensweisen und damit nicht als Kontaktliegen beobachtet. Bei allen vier Arten konnte beobachtet werden, wie sich ein unterlegenes Tier während der aktiven Unterwerfung vor ein liegendes dominantes Tier legte. Der Situationszusammenhang war durch die Annäherung, das Kleinerwerden und Verhaltensweisen wie Schnauze-an-Schnauze-Stoßen oder Schnauze-Belecken eindeutig einzuordnen.

Sowohl bei *Lycaon* als auch bei *Cuon* konnte Liegen vor einem Liegenden auch in freundlichen Situationen beobachtet werden. Bei *Lycaon* wurde es nur in München und nur zwischen den Alpha-Tieren beobachtet, wobei es sich hier um eine zärtliche Verhaltensweise im Rahmen der Paarungszeit handelte. Bei *Cuon* in Dortmund konnte beobachtet werden, dass sich verschiedene Individuen, auch mehrere gleichzeitig, für ein bis zwei Minuten zärtlich im Liegen aneinander schmiegen. (Aneidungsweise wurde dieses Verhalten auch beim Duisburger Alpha-Rüden beobachtet, der sich mehrmals in Kontakt (2x) oder unmittelbare Nähe (7x) neben das stehende Weibchen legte. Das Weibchen legte sich allerdings nie dazu, wodurch es nicht zu dem in Dortmund beobachteten gegenseitigen Anschmiegen kam.) Bei *Cuon* in Dortmund schien Liegen vor einem Liegenden eine große Anziehungskraft auf weitere Individuen auszuüben, da andere Tiere schnell dazu kamen und sich in einigen Fällen auch dazulegte. Liegen vor einem Liegendem hätte damit auch den Charakter einer Zeremonie (Abb. 18). Auch JOHNSINGH (1979 in FOX 1984:101) beschreibt für *Cuon* gemeinsames Liegen als Bestandteil sozialer Rituale, was den Beobachtungen der vorliegenden Arbeit entspricht. Das Liegen vor einem Liegendem scheint eine für *Cuon* besonders typische Verhaltensweise zu sein.

Soweit der Autorin der vorliegenden Arbeit bekannt, ist Liegen vor einem Liegenden als soziale Verhaltensweise bei nicht-rudellebenden Canidenarten nicht beschrieben.

Liegen über einem Liegenden (freundlich)

Diese Verhaltensweise wurde nur bei *C. lupus* und *Lycaon* beobachtet. Bei *C. lupus* in Klein-Auheim wurde es einmal in rangrelevantem Zusammenhang beobachtet, da bei einer passiven Unterwerfung der Ranghöhere den Rangtieferen niederdrückte. Hierbei handelt es sich vermutlich nicht um eine typischerweise vorkommende Situation, sondern eher um eine Haltung, die zufällig im Kampf zustande kam. Bei *Lycaon* in München kam es zwischen Paarungen vor, wenn das Weibchen nicht aufstand und das Männchen im Liegen aufzureiten versuchte. Diese Situation wäre als freundlich-sexuelle einzustufen.

In der der Autorin der vorliegenden Untersuchung bekannten Literatur wurde Liegen über einem Liegendem für die nicht-rudellebenden Caniden als soziale Verhaltensweise nicht erwähnt.

Kontaktliegen (neutral)

Kontaktliegen wurde bei *Lycaon* und *Speothos* beim Ruhen festgestellt (Abb. 19). Bei *C. lupus* und *Cuon* konnte es während des Ruhens nicht beobachtet werden. Dass *Cuon* in kurzen sozialen Interaktionen mit Körperkontakt zusammenliegen kann, wird hier nicht berücksichtigt, sondern wird unter der Kategorie Liegen vor einem Liegenden diskutiert.

Speothos und *Lycaon* ruhen typischerweise in engem Körperkontakt zueinander (KLEIMAN 1967, 1972, DRÜWA 1976:127ff, BUITRON 1977, KÜHME 1965a, SOMMER 1990), *C. lupus* dagegen als Adulter nicht (EISFELD 1966, KLEIMAN 1967, ZIMEN 1971:144ff, SOMMER 1990). Eine gewisse Zwischenstellung nimmt *Cuon* ein, da Individuen dieser Art gelegentlich zum Ruhen zusammenliegen, z. B. bei Kälte (SOSNOVSKI 1967), aber in der Regel nicht in Kontakt zueinander liegen (vgl. Kap. 3.4.3.).

Bei den nicht-rudellebenden Caniden zeigen *Nyctereutes*, *Otocyon* und *Urocyon* regelmäßig Kontaktliegen beim Ruhen (SEITZ 1955, KLEIMAN 1967, FOX 1975b:19, LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983). In besonderen Situationen kann es aber auch bei anderen Canidenarten auftreten, z. B. während der Ranz bei *V. vulpes* (TEMBROCK 1957) oder *Chrysocyon* (BARTMANN & NORDHOFF 1984) oder bei besonderer Kälte bei *Fennecus* (GAUTHIER-PILTERS 1962). Da Kontaktliegen zum Ruhen innerhalb der Caniden bei Adulten eher selten vorkommt, andererseits aber für Welpen aller Canidenarten typisch ist, kann das Kontaktliegen von *Speothos* und *Lycaon* als Pädomorphose eingestuft werden (SOMMER 1990).



Abb. 17. Das Stehen über einem im Seitenlage liegenden Individuum ist ein sicherer Hinweis auf eine rangrelevante Interaktion. Das unterlegene, liegende Tier hat seine Lippen langgezogen und seinen Schwanz eingeklemmt. Das stehende, dominante Tier hält seinen Schwanz waagrecht (*C. lupus* im Tierpark Klein-Auheim).



Abb. 18. Kurzfristiges, gemeinsames Liegen bei *Cuon*. Die Tiere schmiegen sich aneinander und zeigen gegenseitiges Schnauze-Belecken. Das rechte Tier kommt gerade erst dazu. (Aufgenommen im Zoo Dortmund).



Abb. 19. Kontaktliegen bei *Lycaon* im Zoo Dortmund.

Aufreiten (verschieden)

Bei allen vier untersuchten Arten kam Aufreiten vor, das entweder zu einer Paarung führte oder einer sozialen Interaktion entsprach. Dabei gab es die verschiedensten Möglichkeiten, wer auf wen auftritt, z. B. Rüde auf Weibchen und umgekehrt, rangtiefes Tier auf ranghohes

und umgekehrt, sowie Weibchen auf Weibchen, oder Rüde auf Rüde. Bei *C. lupus*, *Lycaon* und *Speothos* wurde Aufreiten im Rahmen der vorliegenden Untersuchung von Rüden auf Weibchen beobachtet und führte bei *C. lupus* und *Lycaon* zu Paarungen. Ob auch bei *Speothos* eine Paarung stattfand, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Aufreiten mit dem Zweck der Paarung kommt bei allen Caniden vor (EWER 1998:317). In einer vergleichenden Untersuchung ist es daher wichtiger, ob bei allen Arten Aufreiten als soziale Verhaltensweise auch von Weibchen während der Paarungszeit ausgeführt wird, ob Aufreiten auch außerhalb der Paarungszeit vorkommt und wenn ja, in welchen Situationen.

Da die drei Rudel von *Lycaon* zur Paarungszeit beobachtet wurden, ist keine Aussage darüber möglich, inwieweit Aufreiten außerhalb der Paarungszeit bei *Lycaon* auftritt. Von BUITRON (1977) und KÜHME (1965a) wird es nicht als Verhaltensweise der Adulten erwähnt, wohl aber als bei den Jungen vorkommend. Dass Weibchen von *Cuon* und *Lycaon* zur Paarungszeit auf den Rüden aufreiten (PAULRAJ et al. 1992), könnte, wie bei Wölfen, der Paarungsaufforderung dienen (SCHENKEL 1948, EISFELD 1966).

Bei *Speothos* wird Aufreiten außerhalb der Paarungszeit weder von DRÜWA (1976) noch von MACDONALD (1996) beschrieben, und bei den Weibchen von *Speothos* ist es auch nicht während der Paarungszeit beobachtet worden (DRÜWA 1976:219). Aufreiten scheint daher nur zur Paarung vorzukommen. Vor diesem Hintergrund ist es nun interessant, dass in Mulhouse beobachtet werden konnte, wie der Alpha-Rüde auf das Alpha-Weibchen auftritt. Ob es sich dabei um eine Paarung gehandelt hat, obwohl keine anderen typischen Verhaltensweisen der Ranz, wie z. B. Präsentieren beim Alpha-Weibchen (KLEIMAN 1968, DRÜWA 1976:226), festgestellt werden konnten, oder ob Aufreiten bei *Speothos* auch außerhalb der Paarungszeit vorkommen kann, bleibt ungeklärt. Da Aufreiten zwischen anderen Individuen von *Speothos* nicht beobachtet werden konnte, scheint es zumindest keine typische Verhaltensweise von *Speothos* zu sein.

Inwieweit Aufreiten der Rangdemonstration dient, ist umstritten. SCHENKEL (1948) beobachtete Aufreiten bei *C. lupus* auch zwischen gleichgeschlechtlichen Tieren und vermutete eine Rangdemonstration. Nach ZIMEN (1971:56) können bei *C. lupus* sowohl ranghöhere auf rangtiefere als auch umgekehrt rangtiefere auf höherrangige aufreiten. Eine genaue Zuordnung zum Rangverhältnis ist daher anhand dieser Verhaltensweise nicht möglich. Ähnlich wie bei *C. lupus* ließe sich auch das Aufreiten ranghoher Individuen auf rangtiefere bei *Cuon* als Rangdemonstration erklären. Bei *Cuon* und nur bei dieser Art wurde Aufreiten im Rahmen der vorliegenden Arbeit aber auch während einer aktiven Unterwerfung beobachtet, wobei das rangtiefere Tier nach Schnauze-Belecken und Kleinwerden auch auf das ranghöhere auftritt. Obwohl es im Vergleich zu *C. lupus* und *Lycaon* nur wenige Freilandbeobachtungen von *Cuon* gibt, ist Aufreiten bei *Cuon* während sozialer Zeremonien vor dem Aufbruch zur Jagd aus dem Freiland beschrieben worden (KELLER 1973, JOHNSINGH 1979 in FOX 1984:101). Es sei angemerkt, dass beide Autoren die Tiere nicht individuell unterschieden und daher keine Aussage über die Beziehung zur Rangordnung gemacht werden kann. Aus dem Textzusammenhang geht aber hervor, dass es sich nicht um Paarungen handelte.

Aufreiten kommt auch bei anderen Caniden außerhalb der Paarungszeit vor, z. B. bei *Urocyon* im Spiel (FOX 1969), oder dient bei Rüden von *V. vulpes* als Geste der Überlegenheit (TEMBROCK 1954).

Abdrängen (verschieden)

Ein gezieltes Abdrängen, um ein anderes Tier von einem Dritten oder einem interessanten Objekt abzuschneiden, konnte nur in den *Lycaon*-Rudeln beobachtet werden. In diesen Rudeln versuchte der jeweils ranghöchste Rüde, die anderen Rüden vom läufigen Weibchen abzudrängen. Eventuell kann auch das enge Umeinanderlaufen während der Zeremonien bei

C. lupus in diese Kategorie gefasst werden. Es konnte bei den Zeremonien aber nicht festgestellt werden, ob es sich dabei wirklich um Abdrängen handelte, z. B. um einen Platz in der Nähe der Alpha-Tiere zu bekommen. Das Drängeln von *Speothos*, wenn mehrere Tiere gleichzeitig nebeneinander z. B. an einem Objekt ziehen, fällt nicht in diese Kategorie, da dabei im Allgemeinen kein Tier vom Objekt abgedrängt wurde.

Die Bedeutung des Abdrängens ist schwer zu beurteilen. Da es bei *Lycaon* z. B. in Dortmund 1996 der Alpha-Rüde war, der die rangtieferen Männchen abdrängte, könnte dieses Verhalten als eine Rangdemonstration eingestuft werden. Andererseits stellt sich aber die Frage, warum der ranghohe Rüde seine Nebenbuhler nicht durch andere Ausdrucksgesten oder Verhaltensweisen zurückdrängte, wie es bei einer gefestigten Rangposition möglich gewesen sein sollte. Da zur sicheren Einschätzung dieser Verhaltensweise noch weitere Untersuchungen nötig sind, wird sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht als rangrelevant, sondern in der Situationskategorie „verschieden“ eingestuft.

Rempeln (aggressiv)

Rempeln wurde bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* in aggressiven Situationen beobachtet.

Anrempeeln ist von *C. lupus* (EISFELD 1966, ALTMANN 1974a, ZIMEN 1971:56) und *Speothos* (DRÜWA 1976:119) aus aggressiven Situationen bekannt und wurde bei *Cuon* in Kampfspielen beobachtet (FOX 1984:100). Auch bei den nicht-rudellebenden Caniden wurde Anrempeeln in aggressiven Situationen beschrieben (*Fennecus*: FOX 1975b:23, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983).

Ringen (verschieden)

Bei *C. lupus* wurde Ringen in rangrelevanten Interaktionen sowie in spielerischen und neutralen Situationen, bei *Lycaon* in freundlich-spielerischen Situationen festgestellt. Bei *Speothos* und *Cuon* wurde Ringen im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet.

Sowohl von *C. lupus* als auch von *Lycaon* ist Ringen aus aggressiven Situationen bis hin zum Ernstkampf bekannt (DRÜWA 1976:228+236, EISFELD 1966, ZIMEN 1971:56). Das Auftreten in einer rangrelevanten Interaktion und in freundlichen Situationen scheint nicht so typisch zu sein. Bei *Cuon* ist Ringen in Kampfspielen von FOX (1984:100) beobachtet worden.

Bei *Speothos* wurde Ringen beachtenswerterweise auch von anderen Autoren nicht beobachtet (DRÜWA 1976:91, 1982, BIBEN 1983), obwohl bipedes Stehen, z. B. um an Bäumen zu schnuppern, möglich ist (BIBEN 1983). Bei anderen Canidenarten ist Ringen als Element von Kämpfen beschrieben worden (*Alopex*: FOX 1970:, *Cerdocyon*: BIBEN 1983, *Chrysocyon*: BIBEN 1983, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Urocyon*: FOX 1970, *V. vulpes*: TEMBROCK 1954, 1957, FOX 1970). Warum Ringen bei *Speothos* nicht vorkommt, ist ungeklärt.

3.1.5.3. Einfache Verhaltensweisen ohne Kontakt

Großwerden (rangrelevant, Verhaltensweise des dominanten Tieres)

Großwerden wurde nur bei *C. lupus*, *Cuon* und *Speothos* als einzelne Verhaltensweise in rangrelevanten Interaktionen beobachtet. Bei *Speothos* liegt dabei eine besondere Variante vor, da das dominante Tier in rangrelevanten Interaktionen manchmal einen Buckel macht, was zu einer Vergrößerung des Körperumrisses führt (Abb. 20).

Im Vergleich zum Kleinwerden ist Großwerden isoliert betrachtet keine auffällige Verhaltensweise, weshalb beim Auftreten von übergeordneten Verhaltensweisen, wie z. B. dem Imponieren, eher diese Verhaltensweisen protokolliert wurden. Nach VAN HOOFF & WENSING (1987) ist Großwerden bei *C. lupus* ein eindeutiges Zeichen der Dominanz in einer

rangrelevanten Interaktion. Dass Großwerden bei *Lycaon* nicht festgestellt werden konnte, ist wahrscheinlich kein Unterschied zwischen den vier untersuchten Arten, sondern liegt an der geringeren Auffälligkeit des Großwerdens bei *Lycaon*.

Auch bei anderen Canidenarten geht der Ausdruck der Dominanz mit einer Vergrößerung des Körperrumrisses einher (KLEIMAN 1967). Das Buckelmachen kommt ebenfalls bei mehreren anderen Canidenarten vor (KLEIMAN 1967, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983).

Kleinwerden (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Bei allen vier Arten wurde Kleinwerden beobachtet. Es wurde vom unterlegenen Tier in rangrelevanten Situationen gezeigt.

Kleinwerden ist bereits bei allen vier untersuchten Arten in einer Vielzahl von Situationen, z. B. der Unterwerfung, bei Angst oder zur Verteidigung beschrieben worden (z. B. KLEIMAN 1967, *C. lupus*: EISFELD 1966, ALTMANN 1974a, ZIMEN 1971:38,51, *Cuon*: DAVIDAR 1973, FOX 1984:74, *Lycaon*: BUITRON 1977, *Speothos*: KLEIMAN 1972, DRÜWA 1976:74ff, 223). Kleinwerden ist damit ein elementarer Bestandteil der aktiven und passiven Unterwerfung sowie anderer rangrelevanter Interaktionen. Nach VAN HOOFF & WENSING (1987) ist Kleinerwerden bei *C. lupus* die wichtigste Verhaltensweise mit dem höchsten Wert an Linearität und Unidirektionalität zur Rangordnungsbestimmung. Kleinwerden kann auch bei Angst z. B. vor einem lauten Geräusch auftreten und ist damit nicht nur eine soziale Verhaltensweise, sondern gehört auch zum allgemeinen Schutzverhalten.

Auch bei den nicht-rudellebenden Caniden kommt Kleinwerden bei unterlegenen Tieren in rangrelevanten Situationen, bei der aktiven Unterwerfung, bei der Verteidigung oder bei Angst vor (KLEIMAN 1967, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS: 1962, *Alopex*, *Urocyon*, *V. vulpes*: FOX 1970).

Verjagen (rangrelevant, Verhaltensweise des dominanten Tieres)

Diese Verhaltensweise wurde bei allen vier Arten beobachtet und wurde in rangrelevanten Interaktionen vom dominanten Individuum ausgeführt.

Nach ZIMEN (1971:55,65,171) kommt Verjagen bei *C. lupus* in verschiedenen Situationen vom Spiel bis zum Ernstkampf vor und entspricht einer Rangdemonstration gegenüber dem unterlegenen Tier. Bei *Lycaon* und *Speothos* ist Verjagen eine häufige aggressive Interaktion, bei der das dominante Tier das unterlegene verjagt (*Lycaon*: BUITRON 1977, *Speothos*: MACDONALD 1996).

Auch bei den nicht-rudellebenden Canidenarten stellt Verjagen eine Demonstration des Ranges bzw. eines Sieges nach einer Auseinandersetzung dar (z. B. *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983).

Pirschen (verschieden)

Beobachtet werden konnte Pirschen nur bei *Cuon* und *Lycaon*. Dabei handelte es sich bei beiden Arten um den Beginn einer rangrelevanten Interaktion, da auf das Pirschen z. B. die Flucht des Partners folgte. Nur bei *Lycaon* trat Pirschen auch als neutrale, interessierte Annäherungen auf.

Für *C. lupus* und *Speothos* ist Pirschen im Rahmen von Drohverhalten in der Literatur beschrieben worden (*C. lupus*: ZIMEN 1971:62, *Speothos*: DRÜWA 1977). Bei *Cuon* wurde einmal beobachtet, dass Pirschen in Imponieren resultierte.

Nach KÜHME (1964b, 1965a) kommt Pirschen bei *Lycaon* bei der Annäherung zwischen Rudelmitgliedern vor, die dann in eine Begrüßung oder in Betteln übergehen kann oder bei der Annäherung an die Wurfhöhle. In der gleichen Haltung kann Pirschen aber auch vor dem Vertreiben von Artgenossen oder bei der Jagd auftreten (KÜHME 1965a). Nach BUITRON



Abb. 20. Beim Großwerden kann das dominante Tier bei *Speothos* nicht nur seinen Schwanz aufstellen und seine Beine durchdrücken, sondern auch einen auffallenden Buckel machen (aufgenommen im Zoo Mulhouse).

(1977) ist Pirschen eine Dominanzdemonstration. Das Pirschen kann daher zumindest bei *Lycaon* in verschiedenen Situationenszusammenhängen vorkommen.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden wird Pirschen als soziale Verhaltensweise in der der Autorin dieser Arbeit vorliegenden Literatur nicht erwähnt.

Weichen (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Weichen wurde bei allen vier untersuchten Arten beobachtet und kam ausschließlich bei unterlegenen Tieren als Reaktion auf Annäherung, Drohen, Imponieren o.ä. eines dominanten Tieres vor. Das weichende Tier zeigt dabei auch Kleinerwerden und Einklemmen des Schwanzes (Abb. 21).

Ein Ausweichen kommt gelegentlich auch in anderen Situationen vor, wenn sich z. B. ein gewöhnlich dominantes Tiere vor der intensiv ausgeführten aktiven Unterwerfung eines unterlegenen Tieres zurückzieht. Durch die Körper- und Schwanzhaltung ist aber eindeutig zu erkennen, dass es sich dabei nicht um unterwürfiges Weichen, das Kleinerwerden und Schwanz-Einklemmen beinhaltet, handelt.



Abb. 21. Ausweichen des linken Tieres auf eine Annäherung des rechten dominanten Tieres. Das ausweichende, unterlegene Tier hat seinen Schwanz eng angelegt, fast eingeklemmt und macht sich klein. Das dominante Tier hält seinen Schwanz aufgestellt. (*C. lupus* im Osnabrücker Zoo)

Auch nach VAN HOOFF & WENSING (1987) kommt bei *C. lupus* ein Ausweichen sowohl mit kleiner, großer oder normaler Körperhaltung vor, weshalb es nur im Zusammenhang mit der Körperhaltung gedeutet werden kann. Bei den nicht-rudellebenden Caniden wird Weichen als besondere soziale Verhaltensweise in der der Autorin dieser Arbeit vorliegenden Literatur nicht erwähnt.

Nicht-Weichen (verschieden)

Nicht-Weichen wurde nur zweimal bei *Cuon* in Duisburg 1997 beobachtet, wobei ein rangtieferes Tier nicht vor dem Alpha-Tier wich, obwohl dieses drohte und imponierte.

Inwieweit Nicht-Weichen einen Hinweis auf die Rangverhältnisse geben kann, hängt von der Gesamtsituation ab. Ob das nicht-weichende Tier aus eventuell momentaner Rangüberlegenheit keinen Anlass zum Weichen hatte, oder ob es in seiner Rangunterlegenheit das Imponieren und Drohen reaktionslos duldet, kann nicht unterschieden werden. Möglicherweise hatte das nicht-weichende Tier einen gut zu verteidigenden Platz, so dass das Alpha-Tier keinen Angriff wagte. Da Nicht-Weichen sonst in keiner anderen Situation und bei keiner der drei anderen Arten festgestellt werden konnte, scheint es sich eher um eine ungewöhnliche Verhaltensweise zu handeln, die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht weiter untersucht werden soll.

Wälzen (verschieden)

Bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* kam Wälzen im Rahmen von Komfortverhalten vor. Bei *Speothos* konnte es nicht beobachtet werden. *Lycaon* wälzte sich im Vergleich zu *Cuon* und *C. lupus* auffallend lange und intensiv.

Es ist bekannt, dass Wälzen bei *C. lupus* (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:35) und *Lycaon* (KÜHME 1965a, BUITRON 1977) als Komfortverhalten vorkommt. Bei *Speothos* wurde es auch in anderen Untersuchungen nicht beobachtet (KLEIMAN 1972, DRÜWA 1976:213).

Wälzen kommt auch bei nicht-rudellebenden Canidenarten als Körperpflegehandlung vor (*Alopex*, *Canis* spp.: EISFELD 1966). Interessanterweise wird es aber auch für *Chrysocyon* nicht erwähnt (KLEIMAN 1972, DIETZ 1984). Inwieweit es sich dabei eventuell um eine Gemeinsamkeit der südamerikanischen Caniden handelt, könnte in einer vergleichenden Untersuchung zum Komfortverhalten bei Caniden geprüft werden.

Hüpfen vor dem Partner (rangrelevant, Verhaltensweise des dominanten Tieres)

Diese Verhaltensweise ist nur bei dem Alpha-Rüden von *Cuon* in Duisburg während des Imponierens vor dem Alpha-Weibchen beobachtet worden.

Hüpfen vor dem Partner wurde bereits von *Cuon* unter Imponieren beschrieben (LUDWIG & LUDWIG 2000). Von anderen rudellebenden und nicht-rudellebenden Canidarten ist es nicht bekannt, so dass es sich möglicherweise um eine nur bei *Cuon* vorkommende Verhaltensweise handelt, die dann eine Autapomorphie wäre.

Anstarren (rangrelevant, Verhaltensweise des dominanten Tieres)

Anstarren wurde sowohl bei *Cuon* als auch bei *Lycaon* beobachtet. Bei beiden Arten handelte es sich um Situationen, in denen Anstarren als Drohung oder vor einem Angriff vorkam.

Drohen durch Anstarren ist sowohl für *Cuon* als auch für *Lycaon* beschrieben worden (*Cuon*: FOX 1984:74, *Lycaon*: BUITRON 1977).

Bei *C. lupus* und *Speothos* ist Anstarren zwar im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet worden, aber aus der Literatur als Geste des Drohens bekannt (*C. lupus*: EISFELD 1966, FOX 1970, 1975b:30, ZIMEN 1971:61, *Speothos*: DRÜWA 1976:65, 1982). Bei einer Vielzahl nicht-rudellebender Caniden tritt es ebenfalls als Drohgeste auf (*Alopex*: FOX 1970, 1975b:30, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *V. vulpes*: FOX 1970, TEMBROCK 1957, *Urocyon*: FOX 1970, 1975b:30).

3.1.5.4. Komplexe Verhaltensweisen

Aktive Unterwerfung (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Die aktive Unterwerfung konnte bei allen vier untersuchten Arten beobachtet werden, wobei es sich immer um eine vom unterlegenen Tier ausgeführte rangrelevante Verhaltensweise handelte (Abb. 22 und 23).

Der Begriff der aktiven Unterwerfung wurde von SCHENKEL (1948, 1967) nach Beobachtungen an *C. lupus* eingeführt. Seitdem wurde die aktive Unterwerfung von einer Vielzahl von Autoren für *C. lupus* bestätigt (EISFELD 1966, KLEIMAN 1967, ZIMEN 1971:50), sowie bei den anderen drei rudellebenden Arten festgestellt (*Cuon*: DAVIDAR 1973, JOHNSINGH 1982, *Lycaon*: KLEIMAN 1967, BUITRON 1977, *Speothos*: KLEIMAN 1967, 1972, MACDONALD 1996). Die typische Kombination der Verhaltensweisen Annäherung, Kleinwerden, Ohren-Anlegen und Orientierung zur Schnauze des Höherrangigen mit Stoßen oder Belecken sowie die Spontaneität sind bei allen vier Arten gleichermaßen enthalten. Allerdings kann die Intensität der aktiven Unterwerfung von Mal zu Mal variieren. So kann z. B. bei *C. lupus* das sich aktiv unterwerfende Tier nur etwas kleiner werden, oder es kann den Nacken auf den Boden legen, oder sich vor dem Dominanten ganz auf den Rücken legen, was der höchsten Intensität entspräche (vgl. auch ZIMEN 1971:50-51). Bei *Speothos* nimmt das sich unterwerfende Tier regelmäßig Rücken- oder Seitenlage ein (vgl. auch KLEIMAN 1972, MACDONALD 1996), wodurch die aktive Unterwerfung für den Beobachter besonders deutlich und im Vergleich zu den anderen Arten eher stereotyp ausgeführt wird, wie es auch KLEIMAN (1972) feststellte.

BUITRON (1977) beschreibt, dass in dem von ihr untersuchten Rudel von *Lycaon* die aktive Unterwerfung als Reaktion auf Angestarrt-Werden auftrat. Hierbei handelt es sich aber vermutlich um eine Eigenart der von BUITRON untersuchten Individuen, da aktive Unterwerfung nach Beobachtungen in der vorliegenden Untersuchung auch bei *Lycaon* wie bei den anderen Arten typischerweise spontan auftritt.

Auch bei den nicht-rudellebenden Canidenarten kommt die aktive Unterwerfung vor und enthält ebenfalls die Elemente der Annäherung, des Kleinwerdens sowie des Schnauzenkontaktes (EISFELD 1966, KLEIMAN 1967, 1972, FOX 1970, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983). Da die aktive Unterwerfung soweit bekannt bei allen Canidenarten vorkommt und weitgehend gleich ausgeführt wird, kann es als eine alte canidentypische Verhaltensweise gewertet werden.

Bei der aktiven Unterwerfung handelt es sich um eine ritualisierte Signalhandlung. Ritualisierte Signalhandlungen sind abgeleitete Verhaltensweisen, die im Verlauf der Phylogenese einen besonderen Signalcharakter bekommen haben (FRANCK 1985:195ff), was am Beispiel des Schnauze-Beleckens und der aktiven Unterwerfung verdeutlicht werden soll. Ursprünglich diente einem Jungtier das Belecken der mütterlichen oder väterlichen Schnauze wohl der Aufnahme oder Übernahme von Nahrung aus dem Maul der Eltern (FOX 1971). Es wäre vorstellbar, dass diese Bewegung dann auch als Bettelbewegung vorkam, wenn die Eltern keine Nahrung im Maul trugen, wodurch sie eventuell zum Vorwürgen von bereits verschluckter Nahrung animiert wurden. Das Schnauze-Belecken und das vermutlich einer geringeren Intensität entsprechende Schnauze-an-Schnauze-Stoßen bekam so einem Signalcharakter und wurde ritualisiert. In einem nächsten Schritt erfuhren diese ritualisierten Bettelbewegungen einen Funktionswechsel, da sie losgelöst von der Nahrungsaufnahme ein Zeichen der Unterwerfung wurden (vgl. SCHENKEL 1948). Eine ähnlich ritualisierte Verhaltensweisen ist das Bepföteln, dass sich möglicherweise vom Milchtritt der Welpen ableiten lässt (SCHENKEL 1948). Ein wichtiger Trend im Ritualisierungsprozess ist es, die



Abb. 22. Zur aktiven Unterwerfung gehören Annäherung, Kleinwerden und Suchen des Schnauzenkontakts vom unterlegenen Tier gegenüber dem dominanten. Bei den hier abgebildeten Rothunden nähert sich das rechte Tier, kriecht fast auf den Boden und beleckt die Schnauze des sitzenden dominanten Tieres. Das sich unterwerfende Individuum hat die Ohren nach hinten gerichtet und wedelt. (*Cuon* im Zoo Dortmund)

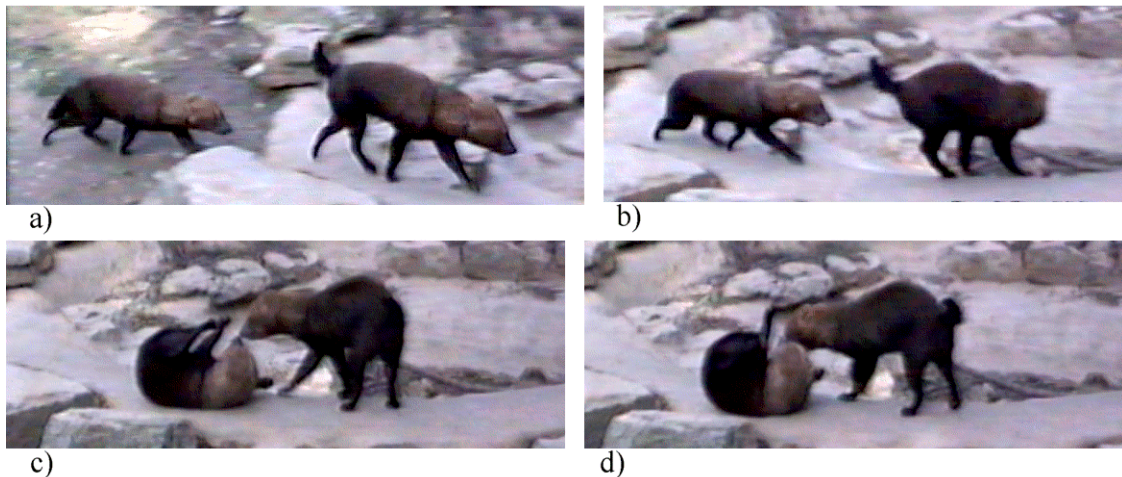


Abb. 23. Zur aktiven Unterwerfung kann bei *Speothos* das sich unterwerfende Tier in geduckter Haltung hinter dem dominanten Tier herlaufen (a). Das vorn laufende Tier stellt seinen Schwanz auf und macht sich groß. Sobald sich das vordere Tier umdreht (b), legt sich das unterlegene, folgende Tier auf die Seite oder den Rücken (c). Das dominante Tier kann den liegenden Partner beschnuppern oder sich über ihn stellen. (Aufgenommen im Zoo Mulhouse).

Signalhandlung auffälliger zu machen (FRANCK 1985:198). In diesem Sinne ist zu verstehen, dass das Schnauze-Belecken im Allgemeinen in die aktive Unterwerfung eingebunden ist und die unterwerfende Bedeutung zusätzlich durch Kleinwerden, Schwanz-Einklemmen und nach hinten gehaltene oder angelegte Ohren kenntlich gemacht wird.

Passive Unterwerfung (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Auch die passive Unterwerfung konnte bei allen vier untersuchten Arten beobachtet werden und war typisches Anzeichen der Unterlegenheit. Bei allen vier Arten wurden regelmäßig die Elemente der Seiten- oder Rückenlage, der Immobilität und des Schwanz-Einklemmens als Reaktion auf eine Annäherung, Drohung oder eine Initiative zur Genitalkontrolle des dominanten Tieres festgestellt (Abb. 24).

Zusammen mit dem Begriff der aktiven Unterwerfung führte SCHENKEL (1948, 1967) auch den Begriff der passiven Unterwerfung ein. Außer für *C. lupus* (SCHENKEL 1948, 1967, ZIMEN 1971:51), wurde die passive Unterwerfung auch bei *Lycaon* (BUITRON 1977) und *Speothos* (KLEIMAN 1972, DRÜWA 1976:88, 188ff, 1982) beschrieben. Da die passive Unterwerfung in der vorliegenden Untersuchung auch für *Cuon* festgestellt werden konnte sowie bei mehreren anderen nicht-rudellebenden Canidenarten beschrieben wird (KLEIMAN 1972, FOX 1970), kann auch die passive Unterwerfung als eine canidentypische alte Verhaltensweise eingestuft werden.

Auch die passive Unterwerfung ist eine ritualisierte Verhaltensweise (FOX 1971). Sie leitet sich von der bewegungslosen Rückenlage der Welpen bei der Ano-Genitalmassage durch die Eltern ab, die der Stimulierung der Kot- und Harnabgabe dient (FOX 1971). Daraus entwickelte sich das bewegungslose Verharren beim Beschnupern der Ano-Genitalregion durch ein ranghöheres Tier (FOX 1971).



Abb. 24. Bei der passiven Unterwerfung verhält sich das unterlegene, liegende Tier passiv und immobil. Es duldet das Beschnupern der Ano-Genitalregion. (*Speothos* im Zoo Mulhouse)

Unterwerfung (rangrelevant, Verhaltensweise des unterlegenen Tieres)

Da nicht in allen Interaktionen zwischen aktiver und passiver Unterwerfung unterschieden werden konnte, weil z. B. die Sichtverhältnisse beschränkt waren, der Beginn der Unterwerfung nicht beobachtet oder nicht alle Elemente festgestellt wurden, wurde die Verhaltenskategorie der „Unterwerfung“ eingeführt. Sie kam bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* vor.

Dass bei *C. lupus* diese Kategorie nicht protokolliert wurde, ist sicher kein Hinweis auf einen Artunterschied, sondern ist auf die unterschiedlichen Beobachtungsbedingungen zurückzuführen. Auf eine genauere Analyse und einen Vergleich mit anderen Caniden kann daher hier verzichtet werden.

Imponieren (rangrelevant, Verhaltensweise des dominanten Tieres)

Imponieren wurde bei *C. lupus* und *Cuon* beobachtet und hatte deutlich dominierenden Charakter (Abb. 25).

Für *C. lupus* ist Imponieren bereits sehr gut beschrieben (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:62ff). Außer den Elementen Großwerden, Schwanz-Aufstellen und Sich-vor-einen-Partner-Stellen sind bei *C. lupus* erstens auch das sogenannte Halsdarbieten durch leicht abgewendeten und gleichzeitig gedrehten Kopf während des Stehens in unmittelbarer Nähe des Partners und

zweitens vierfüßiges Scharren in Verbindung mit Harnen typisch (ZIMEN 1971:64). Letzteres wird in Kap. 3.5.3.7. detailliert diskutiert.

FOX (1984:86) schreibt über *Cuon*, dass es kein Imponieren („dominance display“) gibt. Da es aber während der Beobachtungen zu der vorliegenden Arbeit festgestellt werden konnte, kann es sich bei FOX nur um eine zufällige Nichtbeobachtung handeln. Auffällig war bei *Cuon*, dass der Schwanz beim Imponieren aufgestellt oder umgekehrt-U-förmig gehalten wurde (vgl. Abb. 11).



Abb. 25. Beim Imponieren wird die Individualdistanz gewahrt. Das dominante Tier zeigt Großwerden und Schwanz-Aufstellen. (*Cuon* im Zoo Dortmund)

Für *Speothos* beschreibt KLEIMAN (1972) Imponieren, wobei die Tiere stolzieren und sich ruckartig bewegen. Sie erwähnt aber auch, dass Imponieren bei *Speothos* durch das geringe Heben des kleinen Schwanzes nicht sehr effektiv ist. Dass Imponieren in der vorliegenden Untersuchung nicht festgestellt wurde, ist ein Definitionsproblem. Eventuell dient bei *Speothos* der in Abb. 20 gezeigte Buckel dem Imponieren, der mehrfach beobachtet werden konnte. Buckelmachen wurde aber auch während verschiedener anderer Verhaltensweisen, z. B. beim „Stehen über einem Liegenden“ beobachtet, wobei die Tiere Körperkontakt hatten, und somit das nach der Definition notwendige Einhalten der Individualdistanz nicht gegeben war.

Durch das Fehlen der Individualdistanz (vgl. Kap. 3.3.4.2. und 3.4.4.2.) kann Imponieren bei *Speothos* nicht in der für *C. lupus* und *Cuon* typischen Art und Weise auftreten. Eine dem Imponieren vergleichbare Verhaltensweisen könnte bei *Speothos* jedoch das Großwerden sein. Auch bei *Lycaon* wurde Imponieren im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht beobachtet, noch wurde es in den umfangreichen Untersuchungen von BUITRON (1977) und KÜHME (1965a) erwähnt. Da *Lycaon* eine Individualdistanz hat, wenn auch in etwas anderer Ausprägung als *C. lupus* und *Cuon* (vgl. Kap. 3.3.4.2.), kann die Nichtbeobachtung von Imponieren nicht wie bei *Speothos* durch die fehlende Individualdistanz erklärt werden. Bei *Lycaon* scheint es kein Imponieren zu geben.

Für die nicht-rudellebenden Caniden ist schwer zu beurteilen, inwieweit Imponieren vorkommt, da es nur für wenige Arten detailliert beschrieben worden ist. *Chrysocyon* imponiert in der typischen Form, die Großwerden und Schwanzaufstellen unter Wahrung der Individualdistanz umfasst (KLEIMAN 1972). *Otocyon* zeigt ein äußerlich ähnliches Verhalten, bei dem ein Buckel gemacht, der Schwanz verkehrt-U-förmig gehalten und steifbeinig gegangen wird (NEL & BESTER 1983). Allerdings wurde diese Verhaltensweise nur im Spiel beobachtet (NEL & BESTER 1983). TEMBROCK (1954) beschreibt bei *V. vulpes* ein Imponieren

mit Buckel und mimisch übertriebenem vierfüßigen Scharren, das dann aber zum Angriff führen kann. Dabei wird somit ähnlich wie bei *Lycaon* und *Speothos* die Individualdistanz nicht eingehalten.

Das sehr ähnlich ausgeführte Imponieren von *C. lupus* und *Cuon* könnte auf eine nähere Verwandtschaft beider Gattungen hinweisen, da aber auch *Chrysocyon* in entsprechender Weise imponiert, könnte es sich bei *C. lupus* und *Cuon* auch um eine Plesiomorphie handeln.

Aggressives Verhalten (aggressiv)

Diese Sammelkategorie für verschiedenste aggressive Verhaltensweisen, die nicht genau aufgeschlüsselt wurden oder werden konnten, wurde nur bei *C. lupus* und *Lycaon* protokolliert.

Dass diese Kategorie nicht bei *Cuon* und *Speothos* festgestellt worden ist, ist kein Artunterschied, sondern beruht auf der etwas unterschiedlichen Beobachtungsmethode, da z. B. bei *Speothos* anhand der Videofilmaufnahmen auch komplexere Interaktionen in ihren Bestandteilen besser aufgeschlüsselt werden konnten, als dies z. B. bei Beißereien in den sehr weitläufigen Gehegen von *C. lupus* in Klein-Auheim oder *Lycaon* in München möglich war.

Auf eine Auswertung dieser Sammelkategorie wird verzichtet.

Zeremonie

Zeremonien wurden in Rudeln von *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* beobachtet. Die Zeremonien erfolgten anscheinend spontan in freundlichen Situationen (Abb. 26 und 27).

Das Vorkommen von Zeremonien bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* ist bereits beschrieben worden (z. B. *C. lupus*: EISFELD 1966, SCHENKEL 1967, ZIMEN 1971:51,240, *Cuon*: KELLER 1973, JOHNSINGH 1979 in FOX 1984:100, *Lycaon*: KÜHME 1965a, BUITRON 1977). Obwohl im Rahmen der vorliegenden Untersuchung keine Zeremonie bei *Speothos* beobachtet werden konnte, ist sie aus der Literatur bekannt (DRÜWA 1976:129ff, MACDONALD 1996). Nach MACDONALD (1996) finden die Zeremonien vor allem morgens nach dem Aufwachen statt. Die Nichtbeobachtung bei *Speothos* in Mulhouse lag daher vermutlich an den Haltungsbedingungen. Die Tiere schliefen nachts in einem Haus und waren dort wahrscheinlich schon längere Zeit wach, bevor sie in das Außengehege gelassen wurden, wo sie beobachtet werden konnten.

Anhand von Literaturangaben sind die Zeremonien der verschiedenen Arten nicht einfach miteinander zu vergleichen, da verschiedene Autoren unterschiedliche Bezeichnungen für Zeremonien verwenden. Bei *C. lupus* wird im Allgemeinen vom „Chorheulen“ (z. B. EISFELD 1966, KLEIMAN 1967), aber auch von „Rudelzeremonie“ (SCHENKEL 1967) geschrieben, KÜHME (1965a) benutzt für *Lycaon* den Begriff „Begrüßungszeremonie“, bei *Cuon* schreibt KELLER (1973) einfach vom „Sammeln“ und JOHNSINGH (1979 nach FOX 1984) von „sozialem Ritual“. Bei *Speothos* schließlich werden die Begriffe „Begrüßungszeremonie“ und „Unterwerfungszeremonie“ nebeneinander benutzt (DRÜWA 1976:118ff,129ff, MACDONALD 1996).

In der vorliegenden Arbeit wird Zeremonie als ein Zusammenkommen aller (oder der meisten) Rudelmitglieder definiert, deren Aufmerksamkeit zueinander ausgerichtet ist, die bestimmte ritualisierte Verhaltensweisen ausführen und dabei gegenseitigen Körperkontakt haben können. Bei allen vier untersuchten Arten ist die aktive Unterwerfung ein elementarer Bestandteil der Zeremonie: Die Rudelmitglieder unterwerfen sich den Alpha-Tieren und zeigen gegenseitiges Schnauze-an-Schnauze-Stoßen oder Schnauze-Belecken (Abb. 26).



Abb. 26. *Lycaon* zeigt bei einer Zeremonie enges Umeinanderlaufen und gegenseitigs Schnauze-an-Schnauze-Stößen bzw. Schnauze-Belecken. Eine Verhaltensbesonderheit von *Lycaon* ist die Kombination von eng nach hinten angelegten Ohren und gleichzeitig waagrecht gehaltenem (oder auch aufgestelltem) Schwanz. (aufgenommen im Zoo Dortmund).



Abb. 27. Bei *C. lupus* kann es während der Zeremonie zum Chorheulen des Rudels kommen. (Aufgenommen im Tierpark Klein-Auheim).

Die für *C. lupus* beschriebene Rudelzeremonie (SCHENKEL 1967) entspricht der Zeremoniedefinition in der vorliegenden Arbeit. Chorheulen ist dagegen ein besonderer Bestandteil der Zeremonie, da es während einer Zeremonie außer zu den typischen Verhaltensweisen auch zum gemeinsamen Heulen kommen kann (Abb. 27). Chorheulen kommt bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* nicht vor. Da es auch von anderen *Canis*-Arten bekannt ist (*C. latrans* und *C. aureus*: EISFELD 1966, *C. simensis*: SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1994), aber nicht bei den übrigen nicht-rudellebenden Caniden vorkommt, scheint Chorheulen eine Autapomorphie von *Canis* zu sein.

Es wurde bereits beschrieben, dass bei *Cuon* Liegen vor einem Liegenden den Charakter einer Zeremonie haben kann, da sich mehrere Tiere zusammen legen können und gegenseitig an der Schnauze belecken. Das Sammeln (KELLER 1973) und das soziale Ritual (JOHNSINGH 1979 nach FOX 1984:100) von *Cuon*, sowie die Begrüßungszeremonie von *Lycaon* (KÜHME 1965a) und *Speothos* (DRÜWA 1976:129ff, 1983) entsprechen ebenfalls, soweit ihre Elemente beschrieben sind, der Zeremoniedefinition. Die von DRÜWA (1976:118ff, 1983) beschriebene „Unterwerfungszeremonie“ von *Speothos* scheint dagegen keine Zeremonie zu sein, sondern eine starr ablaufende passive Unterwerfung. DRÜWA (1976:118ff, 1983) beobachtete dieses Verhalten immer nur zwischen zwei Tieren, wobei das Männchen das Weibchen ansprang, auf den Rücken warf, sich über sie stellte und in dieser Position die Ano-Genitalregion des Weibchen beroh, das weitgehend bewegungslos dalag.

Obwohl die passive Unterwerfung auch eine ritualisierte Verhaltensweise ist und sie eventuell auch innerhalb einer Zeremonie vorkommen kann, ist sie kein typischer Bestandteil. Bei der passiven Unterwerfung sind in der Regel nur zwei Individuen beteiligt und nicht alle Rudelmitglieder. Sie erfolgt durch die Initiative des ranghöheren Tieres, das seine Aufmerksamkeit auf ein unterlegenes richtet, so dass nicht wie in der Zeremonie die Aufmerksamkeit gegenseitig aufeinander gerichtet ist.

Eine auffallende Gemeinsamkeit der vier untersuchten Arten ist, dass die Zeremonien typischerweise die aktive Unterwerfung enthalten (KÜHME 1965a, EISFELD 1966, SCHENKEL 1967, ZIMEN 1971:51, KELLER 1973, DRÜWA 1976:129ff, BUITRON 1977, JOHNSINGH in FOX 1984:100). Wichtige Unterschiede bestehen darin, dass nur bei *C. lupus* Heulen vorkommt und dass bei *Speothos* die aktive Unterwerfung besonders stereotyp und übertrieben abläuft. Es stellt sich die Frage, ob die Zeremonie eine Synapomorphie der rudellebenden Arten im Vergleich zu den nicht-rudellebenden Arten ist, oder ob Zeremonien im Verlauf der Evolution bis zu vier mal unabhängig voneinander bei den rudellebenden Arten entstanden sind. Es kann davon ausgegangen werden, dass erstens die aktive Unterwerfung ein altes canidentypisches Verhalten ist, dass zweitens ein Wurf Welpen seine Eltern typischerweise gemeinsam anbettelt, und dass drittens Rudel ursprünglich wahrscheinlich aus bei den Eltern verbleibenden Jungtieren entstanden sind (vgl. Kap. 4.2.2.2.). Es wäre daher durchaus möglich, dass sich bei den vier Arten unabhängig voneinander Zeremonien herausgebildet haben.

Welche Funktion eine Zeremonie für das Rudel hat, ist schwer zu beurteilen. Das Chorheulen von *C. lupus* hat als Kommunikationsmittel über große Distanzen territoriale Funktion (HARRINGTON & MECH 1978, ZIMEN 1993:94). Allerdings heult *C. lupus* nicht immer während einer Zeremonie und andere Arten nie, so dass die territoriale Funktion des Heulens gegenüber fremden Artgenossen nur eine zusätzliche Funktion der Zeremonie sein kann. Wie der Name Begrüßungzeremonie impliziert, dienen Zeremonien der Begrüßung, doch scheint es sich hierbei nur um eine proximative Funktion zu handeln. Die ultimative Funktion von Zeremonien könnte die Synchronisation der Tiere vor dem gemeinsamen Aufbruch zur Jagd sein. Allerdings lassen beide Erklärungen offen, warum die aktive Unterwerfung als typisches Element vorkommt. Bei Tieren sind Zeremonien und Rituale wenig untersucht. Begrüßungzeremonien bei Menschen sind eine Kombination aus Selbstdarstellung und Beschwichtigung (EIBL-EIBESFELD 1986:612ff). Es wäre vorstellbar, dass auch bei den rudellebenden Caniden die wichtigste Funktion von Zeremonien in der Beschwichtigung liegt und so Aggressionen abgebaut werden, die gemeinsame Aktivitäten stören würden.

3.1.6. Gemeinsamkeiten und Unterschiede in den Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen

Im Folgenden werden die Gemeinsamkeiten und Unterschiede in den Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen der vier untersuchten Arten zusammengefasst diskutiert. Die Tabellen 5, 6, 7 und 8 bieten eine Übersicht über das Vorkommen bzw. Fehlen der verschiedenen Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen, wobei eigene Beobachtungen und Literaturangaben der einzelnen Arten zusammengefasst sind.

C. lupus und *Cuon* zeigen die größte Übereinstimmung im Vorkommen von sozialen Verhaltensweisen und haben darüberhinaus die verkehrt-S-förmige Schwanzhaltung als Ausdruck der freundlich demütigen Unterwerfung sowie das Lippen-Langziehen in Verteidigungssituationen gemeinsam. Die große Ähnlichkeit im Repertoire der sozialen Verhaltensweisen deutet auf eine engere Beziehung von *C. lupus* und *Cuon* hin. Allerdings

unterscheiden sich beide Arten auch deutlich. *C. lupus* ist die einzige der untersuchten Arten, die zum Drohen die Zähne bleckt, eine Verhaltensweise, die eine Autapomorphie von *C. lupus* (und einzelnen anderen *Canis*-Arten) ist. Maul-Aufreißen zum Drohen und Unterkriechen als Demutsgeste kommen dagegen bei *C. lupus* nicht vor. Da Maul-Aufreißen bei allen Caniden eine weitverbreitete Drohgeste ist, kann bei *C. lupus* vom Verlust des Maul-Aufreißens gesprochen werden, was ebenfalls eine Autapomorphie wäre.

Eine Verhaltensweise, die von den untersuchten Arten nur *Cuon* zeigt, ist das Hüpfen vor dem Partner zum Imponieren, was als Autapomorphie eingestuft werden kann. Im Vergleich zu den anderen rudellebenden Arten kann sich *Cuon* im Rahmen von Zeremonien kurzfristig eng zusammenlegen und außerdem seinen Schwanz zum Drohen und Imponieren verkehrt-U-förmig halten. Die verkehrt-U-förmige Haltung kommt sonst nur noch bei *Cerdocyon*, *Otocyon* und *Nyctereutes* vor. Inwieweit es sich hier um einen Hinweis auf nähere Verwandtschaft zwischen *Cuon* und diesen nicht-rudellebenden Arten handelt, ist fraglich, da gerade zwischen diesen Arten und *Cuon* auch wichtige Unterschiede, wie z. B. im Auftreten von Kontaktliegen oder der S-förmigen Schwanzhaltung bestehen.

Lycaon und *Speothos* zeigen Gemeinsamkeiten, wie das regelmäßige Kontaktliegen, das Fehlen des Imponierens und das Fehlen des Lippen-Kürzens, wodurch sie sich von *C. lupus* und *Cuon* unterscheiden. Diese Gemeinsamkeiten könnten auf eine engere Verwandtschaft von *Lycaon* und *Speothos* hinweisen, doch kommen bei beiden zahlreiche eigene Verhaltensmerkmale vor, die eine nähere Verwandtschaft sowohl zwischen *Lycaon* und *Speothos*, als auch zwischen diesen beiden und *C. lupus* und *Cuon* unwahrscheinlich machen.

Lycaon unterscheidet sich in mehreren wichtigen Punkten von *C. lupus*, *Cuon* und *Speothos*. So fehlt bei *Lycaon* das Großwerden und das Schnauze-Beißen in aggressiven Situationen, andererseits kann Pirschen bei *Lycaon* im Gegensatz zu den anderen drei Arten auch eine freundliche oder neutrale Annäherung sein. Eine Besonderheit von *Lycaon* scheint das Wedeln mit dem Schwanz in neutralen Situationen und die Kombination von Schwanz-Aufstellen und Lippen-Langziehen während Unterwerfungen im Rahmen von Zeremonien zu sein.

Am stärksten unterscheidet sich *Speothos* von den anderen drei Arten. *Speothos* ist durch morphologische Besonderheiten, insbesondere durch seinen kurzen Schwanz, seine kleinen Ohren und die einheitlich dunkel gefärbte Schnauzenregion in seinen Ausdrucksgesten sehr eingeschränkt, so dass nur wenige differenzierte Ausdrucksgesten mit dem Schwanz, der Schnauze und den Ohren unterschieden werden können. So fehlt *Speothos* die freundliche Komponente des aufgestellten oder waagerechten Schwanzes, da beide Haltungen nur zum Drohen vorkommen.

Es wäre durchaus möglich, dass die eingeschränkten Ausdrucksgesten bei *Speothos* zu einer übertriebeneren Ausführung bestimmter Verhaltensweisen führen. CLUTTON-BROCK et al. (1976) vermuten, dass das nur bei *Speothos* vorkommende Mundwinkel-Weiten einem übertriebenem Lippen-Langziehen entspricht, da *Speothos* keine kontrastreiche Gesichtszeichnung besitzt. Andere auffälliger gemachte Verhaltensweisen könnten z. B. die rhythmischen Ohrbewegungen beim Anlegen der Ohren oder das regelmäßige Auf-den-Rücken-Legen während einer aktiven Unterwerfung sein. Außerdem hebt *Speothos* nicht nur seinen Schwanz zum Großwerden, sondern kann im Gegensatz zu den anderen rudellebenden Arten auch einen Buckel machen.

Darüber hinaus fehlen *Speothos* weitere Verhaltensweisen, wie Ringen und Aufreiten. Möglicherweise steht das Fehlen dieser Verhaltensweisen mit der fehlenden Individualdistanz zusammen. Es wäre möglich, dass bei *Speothos* ein besonderer Selektionsdruck auf der verminderten Individualdistanz liegt und dass Körperberührungen mit aggressivem Charakter verloren gegangen sind. Warum aber auch Verhaltensweisen wie Wälzen, Schnauze-Belecken und Fell-Belecken fehlen, muß bis zu detaillierten Untersuchungen über das Leben der Waldhunde offen bleiben.

3.2. Rangordnung

3.2.1. Vorbemerkungen

Innerhalb einer Gruppe zusammenlebender Tiere gibt es häufig ein Ordnungssystem, das die Verteilung von Rechten, aber auch von Pflichten regelt und als Rangordnung bezeichnet wird (IMMELMANN & BEER 1989). In der Rangordnung höherstehende Individuen haben Vortritt an Ressourcen, wie Nahrung, Wasser oder Schlafplätzen und haben bestimmte Privilegien, wie z. B. das Paarungsmonopol, ohne dass diese jedesmal neu ausgekämpft werden müssen (IMMELMANN & BEER 1989).

Dass Wölfe hochsoziale Tiere sind, deren Zusammenleben durch eine soziale Rangordnung strukturiert wird, ist allgemein bekannt. Untersuchungen dazu stammen von SCHENKEL (1948), RABB et al. (1967), WOOLPY (1968), MECH (1970:68ff), ZIMEN (1971), LOCKWOOD (1979), VAN HOOFF & WENSING (1987) und vielen anderen. Um so erstaunlicher war es, dass bei ersten Untersuchungen an *Cuon*, *Lycaon*, und *Speothos* keine Rangordnung festgestellt werden konnte (*Cuon*: JOHNSINGH 1982, FOX 1984:41,85, *Lycaon*: KÜHME 1964b, 1965a, *Speothos*: DRÜWA 1976:200). Erst spätere genauere Untersuchungen an diesen drei Arten in Gefangenschaft und für *Lycaon* auch im Freiland zeigten, dass auch sie eine Rangordnung besitzen (*Cuon*: LUDWIG & LUDWIG 2000, *Lycaon*: BUITRON 1977, FRAME et al. 1979, *Speothos*: MACDONALD 1996). Die Vermutung liegt nahe, dass die Rangordnungen bei diesen drei Arten zunächst übersehen wurden, weil sie sich von der Rangordnung der Wölfe unterscheiden oder weil zumindest die Verhaltensweisen, mit denen Rangordnungsauseinandersetzungen ausgetragen werden, so anders sind, dass sie nicht auf Anhieb als solche erkannt wurden.

Die Rangordnungen und ihre Strukturen sollen daher bei *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* vergleichend untersucht werden. Wie bereits in der Einleitung erwähnt, müssen nach HINDE (1976) zur Untersuchung komplexer Sozialstrukturen verschiedene Untersuchungsebenen unterschieden werden. Auf der untersten Ebene müssen zunächst die einzelnen auftretenden Verhaltensweisen qualitativ beschrieben werden, wie es im vorangegangenen Kapitel durchgeführt wurde. Erst anhand der definierten Verhaltensweisen ist es anschließend möglich, die Interaktionen zwischen zwei Individuen auch durch die Häufigkeit und Richtung bestimmter Verhaltensweisen zu bestimmen, was der zweiten Untersuchungsebene von HINDE (1976) entspricht. In der vorliegenden Arbeit sollen daher für alle Individuenpaare aus allen Rudeln die Dominanzverhältnisse bestimmt werden. Anhand dieser Zweierbeziehungen kann dann für jedes Rudel eine Rangordnung erstellt werden. Ein Vergleich der Rangordnungsstrukturen der Rudel untereinander findet auf der dritten Untersuchungsebene von HINDE (1976) statt, da hier die individuellen Paare zusammengefasst und anhand von empirischen Daten, wie z. B. der durchschnittlichen Häufigkeit von Rangauseinandersetzungen, verglichen werden.

3.2.2. Zur Methode und Auswertung

3.2.2.1. Methodische Vorbemerkungen

Rangauseinandersetzungen sind relativ selten. Gerade das Prinzip der Rangordnung dient ja dazu, kräftezehrende Auseinandersetzungen zu vermeiden, wenn die Rangordnung erst einmal aufgestellt ist. Protokolliert wurden daher nach der All-Occurrence-Methode alle beobachteten Rangauseinandersetzungen mit den unten aufgelisteten Verhaltensweisen. Dazu wurden der

Sender, die Verhaltensweise und der Empfänger notiert. Führten zwei Individuen eine oder mehrere rangrelevante Verhaltensweisen direkt hintereinander und aufeinander bezogen aus, wurde die gesamte Verhaltenssequenz als eine rangrelevante Interaktion bezeichnet. Für jede rangrelevante Interaktion wurde notiert, welches Individuum die Auseinandersetzung initiierte. Unabhängig von der Dauer der Interaktion und der Anzahl der vorkommenden Verhaltensweisen wurde ein Dominanzpunkt an das in der Gesamtheit der Situation dominierende Tier vergeben. Diese Vorgehensweise sei an zwei Beispielen erläutert.

1. Beispiel: Individuum A nähert sich bis auf 1 m Individuum B und imponiert vor ihm, indem es sich groß macht und den Schwanz aufstellt. B wird daraufhin klein, klemmt seinen Schwanz ein und weicht einige Meter aus. Individuum A rennt dann einige Meter auf B zu und verjagt Individuum B, während B ebenfalls rennend in einen weit entfernten Gehegeteil flüchtet. Individuum A war in dieser rangrelevanten Interaktion der Initiierende, außerdem war A sowohl in seinem Verhalten als auch vom Verhalten des Individuums B aus gesehen das dominante Tier und bekommt daher für die ganze Interaktion einen Dominanzpunkt.

2. Beispiel: Individuum A nähert sich dem normal dastehenden Individuum B zur aktiven Unterwerfung, wobei Individuum A klein ist, den Schwanz niedrig hält sowie wedelt und Schnauzenkontakt zu Individuum B sucht. B entzieht seine Schnauze dem Kontaktversuch durch Heben des Kopfes und tritt in normaler Körperhaltung einige Schritte zurück, worauf sich Individuum A auch wieder in normaler Körperhaltung entfernt. Initiator der Interaktion war Individuum A, der Dominanzpunkt geht dagegen an Individuum B, da sich A vor B unterworfen hat. Das Zurücktreten von Individuum B könnte mit Weichen verwechselt werden, ist aber durch die beibehaltene normale Körperhaltung als Abwehrhaltung gegenüber der aktiven Unterwerfung zu erkennen und kein Zeichen von Unterwürfigkeit.

Nicht als rangrelevante Situationen wurden Begegnungen von zwei Individuen in normaler Körperhaltung gewertet, bei denen es zu keinen erkennbaren Änderungen im Ausdrucksverhalten kam, und Situationen, bei denen die Orientierung nicht auf einen Partner gerichtet war. Ebenfalls nicht gewertet wurden alle spielerischen Situationen. Es sei hier angemerkt, dass eine sichere Entscheidung zwischen Spiel und Kampf nicht immer möglich ist und somit teilweise im Ermessen des Beobachters liegt (vgl. BIBEN 1983). Auseinandersetzungen im Zusammenhang mit der Fütterung sind situationsspezifisch und hängen nicht nur vom jeweiligen Rang ab, sondern z. B. auch vom Hunger der jeweiligen Individuen. Auch sie wurden daher nicht zur Berechnung der sozialen Rangordnung herangezogen.

3.2.2.2. Liste rangrelevanter Verhaltensweisen

Die Verhaltensweisen, die in rangrelevanten Interaktionen vorkommen und eine eindeutige Zuordnung erlauben, wer in der Interaktion das dominante und wer das unterlegene Tier ist, sind in Tab. 9 aufgelistet. Für die Beschreibung und das Vorkommen der verschiedenen Verhaltensweisen sei auf Kapitel 3.1. verwiesen.

Die Begriffe unterlegen und dominant sind Adjektive, die das Dominanzverhältnis zweier Tiere in einer dyadischen Interaktion beschreiben (FRANCIS 1988). Es ist wichtig zu betonen, dass ein Individuum nicht die Eigenschaft „dominant“ besitzt, sondern dass es über einen Partner dominant sein kann und gleichzeitig einem anderen Partner unterlegen ist.

Tab. 9. Übersicht über die in rangrelevanten Interaktionen vorkommenden Verhaltensweisen, die eine eindeutige Zuordnung bezüglich des Dominanzverhältnisses der beiden an der Interaktion beteiligten Individuen ermöglichen.

Verhaltensweise	ausführendes Individuum ist...
Schnauze-Belecken	unterlegen
Unterkriechen	unterlegen
Liegen vor einem Liegenden	unterlegen
Kleinwerden	unterlegen
Weichen	unterlegen
Aktive Unterwerfung	unterlegen
Passive Unterwerfung	unterlegen
Unterwerfung	unterlegen
Stehen über einem Liegenden	dominant
Großwerden	dominant
Verjagen	dominant
Hüpfen-vor-dem-Partner	dominant
Anstarren	dominant
Imponieren	dominant

Als Alpha-Tiere werden im Rahmen der vorliegenden Arbeit jeweils das ranghöchste Männchen und das ranghöchste Weibchen eines Rudels bezeichnet, als Nicht-Alpha-Tiere die übrigen Rudelmitglieder. Zur Unterscheidung von Alpha- und Nicht-Alpha-Tieren wird im Rahmen der vorliegenden Untersuchung der Begriff Alpha-Position verwendet. Auch dann, wenn nur ein einzelnes Tier eines Geschlechts im Rudel vorhanden war, und zwischen diesem Tier und den anderen keine rangrelevanten Interaktionen beobachtet wurden, wurde es als Alpha-Tier eingestuft (z. B. das einzige Weibchen bei *Cuon* in Duisburg oder *C. lupus* in Osnabrück). Diese Einstufung wurde vorgenommen, da davon ausgegangen werden kann, dass ein einzelnes Tier eines Geschlechts zur Fortpflanzung innerhalb des Rudels eine besondere Rolle spielt und damit möglicherweise auch eine besondere soziale Position innehat.

3.2.2.3. Auswertung

Rangordnung

Die Erstellung der Rangordnung erfolgt nach LEHNER (1996:330ff), wonach folgende Arbeitsschritte durchlaufen werden müssen:

1. Alle Individuen eines Rudels werden zunächst in beliebiger Reihenfolge in eine Matrix-Tabelle aufgenommen.
2. Durch Auszählen der Dominanzpunkte wird ermittelt, wieviele Siege ein Individuum jedem anderen gegenüber erzielte, und diese Werte in die Matrix eingetragen (Primärmatrix).
3. Für jedes Individuenpaar wird geprüft, wer die größere Anzahl an Dominanzpunkten hat. Die Reihenfolge der Individuen wird so umsortiert, dass jeweils die größere Anzahl der Dominanzpunkte über der Diagonalen steht. Dabei können Schwierigkeiten auftreten, mit denen, wie unter Punkte 4 und 5 dargestellt, verfahren wird.
4. Der Sieg eines Tieres über ein anderes, das die Mehrzahl der Interaktionen dieser beiden Individuen gewinnt, wird Umkehrung genannt. Die Primärmatrix soll soweit möglich umsortiert werden, dass Umkehrungen nur unter der Diagonalen vorkommen.

5. Durch zirkuläre Dominanzverhältnisse zwischen drei oder mehreren Individuen (vgl. Abschnitt Linearität) und unentschiedene Dominanzverhältnisse, z. B. durch fehlende Beobachtungen von Rangauseinandersetzungen zwischen zwei Individuen, entstehen zweideutige Sortiermöglichkeiten der Primärmatrix. Durch das Umsortieren der Primärmatrix sollte angestrebt werden, dass die Individuen mit klaren Dominanzverhältnissen in linearer Anordnung stehen und die Zahl der Dominanzpunkte unterhalb der Diagonalen möglichst klein ist.
6. Die Reihenfolge der Individuen in der entstandenen sogenannten Dominanzmatrix gibt die Rangordnung innerhalb des Rudels wieder.

Rangunterschied

Der Begriff Rangunterschied wird in der vorliegenden Untersuchung nach VAN HOOFF & WENSING (1987) für die Eindeutigkeit der Unterscheidung zweier Ränge gebraucht. Hat Individuum A eine hohe Anzahl an Dominanzpunkten über B und B keine oder nur eine geringe über A, ist der Rangunterschied groß, und somit das Dominanzverhältnis eindeutig.

Die Rangunterschiede können statistisch überprüft werden. Haben zwei Individuen genau den gleichen Rang, müssten sie genau gleichhäufig übereinander siegen bzw. die gleiche Anzahl an Dominanzpunkten übereinander haben (H_0). Die Wahrscheinlichkeit einer Abweichung von der Nullhypothese lässt sich mit dem Binominal-Test berechnen (LEHNER 1996:393ff). Für jedes Individuenpaar wurde berechnet, ob der Rangunterschied eindeutig, also groß und statistisch signifikant ist oder ob der Rangunterschied einfach, d.h. gering und nicht statistisch signifikant ist. Wurden überhaupt keine Auseinandersetzungen beobachtet oder hatten beide Individuen die gleiche Anzahl an Dominanzpunkten, ist der Rangunterschied unbekannt.

Für jedes Rudel wurde ausgezählt, wieviele gleichgeschlechtliche und wieviele verschiedengeschlechtliche Individuenpaare eindeutige und wieviele einfache, unentschiedene oder unbekannte Rangunterschiede haben. Spielt das Geschlecht keine Rolle für die Eindeutigkeit des Rangunterschieds, müssten gleichhäufig eindeutige und unentschiedene Rangunterschiede bei gleichgeschlechtlichen und verschiedengeschlechtlichen Individuenpaaren vorkommen (H_0). Zur Überprüfung der Nullhypothese wurde der Sign-Test angewendet (LEHNER 1996:421ff).

Linearität

In einer linearen Rangordnung ist A über B dominant, B über C und A auch über C (Abb. 28). In einer zirkulären Rangordnung dominiert A über B, B über C und C wieder über A (VAN Hooft & WENSING 1987, IMMELMANN & BEER 1989).



Abb. 28. Schematische Darstellung einer linearen und einer zirkulären Rangbeziehung zwischen drei Individuen. Erläuterungen im Text.

In größeren Rudeln kann es zu einer Mischung aus linearen und zirkulären Beziehungen kommen. Als Maß für die Linearität der Rangordnung eines ganzen Rudels dient Landaus Linearitäts-Index (LOCKWOOD 1979, LEHNER 1996:333), der folgendermaßen ermittelt wird:

1. Alle Individuen einer Gruppe (Anzahl N) werden in beliebiger Reihenfolge in eine Matrix eintragen. Dominiert das am Zeilenanfang stehende Individuum a das im Spaltenkopf stehende, wird eine 1 eingetragen, unterliegt das am Zeilenanfang stehende Tier, wird 0

eingetragen, bei unentschiedenen oder unbekanntem Verhältnissen 0,5 für beide. (Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurde zur Bestimmung der Linearität die Größe des Rangunterschieds vernachlässigt, so dass ein einfacher Rangunterschied ausreichte.)

2. Für jedes am Zeilenanfang stehende Individuum ($a = 1$ bis N) wird die Summe der Zeile berechnet (V_a), d. h. die Anzahl der Tiere, die a dominiert.

3. Landaus Linearitäts-Index berechnet sich dann nach folgender Formel:

$$h = \left(12/(n^3 - n)\right) \sum_{a=1}^n \left[v_a - (n-1)/2 \right]^2$$

wobei n = Anzahl der Individuen in der Gruppe und

v_a = Anzahl der Individuen, die Individuum „ a “ dominiert. (Bei unentschiedenen Dominanzverhältnissen bekommen beide Tiere den Wert 0,5)

Die Formel $(12/n^3 - n)$ normalisiert den Index, so dass er von 0 (nicht linear) bis 1 (perfekt linear) reicht. Wenn auch willkürlich festgelegt, so herrscht Übereinkommen, dass bei einem Wert von $h \geq 0,9$ eine lineare Hierarchie vorliegt (CHASE 1974, BEKOFF 1977 beide nach LEHNER 1996:333).

Eine statistisch signifikante Linearität liegt dann vor, wenn die Wahrscheinlichkeit, mit der zirkuläre Beziehungen innerhalb der Rangordnung auftreten, geringer ist, als zufällig zu erwarten wäre. Die Berechnung der Anzahl der zirkulären Beziehungen eines Rudels erfolgt nach APPLEBY (1983), wobei die ersten beiden nötigen Arbeitsschritte identisch mit Punkt 1 und 2 aus der Berechnung von Landaus Linearitäts-Index sind. Als dritter Schritt erfolgt die Berechnung der Anzahl der zirkulären Beziehungen (d) nach folgender Formel:

$$d = \frac{N(N-1)(2N-1)}{12} - \frac{1}{2} \sum (v_a)^2$$

wobei N = Anzahl der Individuen in der Gruppe und

v_a = Anzahl der Individuen, die Individuum „ a “ dominiert. (Bei unentschiedenen Dominanzverhältnissen bekommen beide Tiere den Wert 0,5)

Für Gruppengrößen bis zu 10 Individuen ist die Wahrscheinlichkeit von d in einer von APPLEBY (1983:603) veröffentlichten Tabelle nachzusehen (Tab. A1 im Anhang). Nach APPLEBY (1983) nähert sich für Gruppengrößen über 10 Individuen die Verteilung von d dem Wert χ^2 und wird wie folgt berechnet:

$$df = \frac{N(N-1)(2N-1)}{(N-4)^2}$$

$$\chi^2 = \frac{8}{N-4} \left[\frac{N(N-1)(N-2)}{24} - d + 1/2 \right] + df$$

Der Signifikanzgrad kann in einer χ^2 -Tabelle nachgesehen werden, z. B. LEHNER (1996) (Tab. A2 im Anhang).

Die statistische Wahrscheinlichkeit, mit der sich eine Gruppe von Tieren linear anordnen lässt, ist abhängig von der Gruppengröße. So gibt es z. B. insgesamt acht Möglichkeiten, drei Individuen in einer Hierarchie zu ordnen, wobei zwei Möglichkeiten zirkulär und sechs linear sind. Die Wahrscheinlichkeit, rein zufällig eine lineare Rangordnung zu erhalten, liegt daher

bei $6/8 = 75\%$ (APPLEBY 1983). Eine statistisch signifikante Anordnung ($p < 0,05$) kann erst ab mindestens sechs Individuen erfolgen (APPLEBY 1983). Bei der Auswertung der Linearität ist daher zu beachten, dass in kleineren Rudeln oder Untergruppen zwar eine lineare Rangordnung vorliegen kann, diese aber statistisch nicht zu sichern ist.

Häufigkeit der rangrelevanten Interaktionen

Die Häufigkeit der rangrelevanten Interaktionen berechnet sich aus der Anzahl der rangrelevanten Auseinandersetzungen während der beobachteten Aktivitätszeit (AZ) der beiden jeweiligen Individuen. Hier werden nicht die auftretenden Verhaltensweisen, sondern die vergebenen Dominanzpunkte als Maß für die Interaktionen gezählt. Da es unbedeutend ist, ob eine Auseinandersetzung zweier Individuen innerhalb der Fokuszeit des einen oder des anderen vorkommt, wird die Summe der Interaktionen beider Tiere durch die Summe der Fokustierzeiten beider geteilt. Während Ruhezeiten finden grundsätzlich weniger Auseinandersetzungen statt. Da der Anteil der Aktivitätszeit zwischen den Rudeln zwischen 22 % und 76 % schwankte (vgl. Tab. 2, Kap. 2.4.2.), wurde zur Vergleichbarkeit der Rudel untereinander die beobachtete Aktivitätszeit (AZ) herangezogen, wodurch berücksichtigt wird, wieviel Prozent der Zeit die Tiere eines Rudels aktiv waren bzw. ruhten.

Initiative für rangrelevante Interaktionen

Je nachdem, wer von zwei Individuen eine rangrelevante Interaktion initiiert und wer von beiden aus der Interaktion als dominanter Partner hervorgeht, können vier Typen von Interaktionen unterschieden werden:

1. Manifestierende Dominanz (MD): Das gewöhnlich dominante Individuum beginnt eine Auseinandersetzung und gewinnt.
2. Selbstinitiierte Unterwerfung (SU): Das gewöhnlich unterlegene Individuum initiiert eine Unterwerfung und bringt damit seine Anerkennung für den Rang des Dominanten zum Ausdruck.
3. Herausforderung (HF): Das gewöhnlich unterlegene Individuum beginnt eine Auseinandersetzung und geht ausnahmsweise als Sieger hervor.
4. Freundlichkeit/Schwäche (FS): Das gewöhnlich dominante Individuum beginnt eine Auseinandersetzung und verliert ausnahmsweise, oder es zeigt eine (wenn auch abgeschwächte Form) der aktiven Unterwerfung dem eigentlich unterlegenen Partner gegenüber, so dass der letztere den Dominanzpunkt bekommt.

Die Typen 3 und 4 treten per Definition als Umkehrungen weniger häufig auf als die gewöhnlichen Typen 1 und 2. Abhängig davon, in welchem relativen Verhältnis manifestierende Dominanz (Typ 1) und selbstinitiierte Unterwerfung (Typ 2) zueinander stehen, lässt sich das Dominanzverhältnis zweier Individuen eher als aggressiv-unterdrückend oder als freundlich-anerkend charakterisieren.

3.2.3. Ergebnisse

3.2.3.1. Rangordnung

Bei allen beobachteten Rudeln konnte eine Rangordnung festgestellt werden (Tab. 10 a bis l), außer bei *Lycaon* in Osnabrück 1997, da in diesem Rudel keine rangrelevanten Interaktionen beobachtet wurden. Die Reihenfolge der Individuen in der ersten Spalte der Rangordnungsmatrizen entspricht im Allgemeinen der hierarchischen Ordnung im Rudel, wobei das oberste Tier in der Spalte das ranghöchste ist, das unterste das rangtiefste.

Bei *Lycaon* in Dortmund 1996 konnte nur für die Weibchen des Rudels eine Rangordnung festgelegt werden, während bei den Rüden eine besondere Situation vorlag. Die drei Rüden waren ein Vater mit seinen beiden zweijährigen Söhnen. Den typischen rangrelevanten Verhaltensweisen zufolge müssten die Söhne über den Vater dominieren, da Letzterer z. B. zweimal vor seinen Söhnen auf dem Rücken lag. Als ranghohe Rüden hätten sich dann die Jungen oder einer von ihnen mit dem ranghöchsten Weibchen (Mutter der beiden Söhne) paaren müssen. Tatsächlich paarten sich beide Jungrüden an einem Tag mit dem ranghöchsten Weibchen, doch in den folgenden Tagen nur noch der Vater. Dem Vater gelang es auch, seine beiden Söhne fortan von dem Weibchen abzudrängen. Da sich der alte Rüde erfolgreich paarte und die Paarung der anderen verhinderte, ist er über seine Söhne dominant. Der Vater wurde daher als Alpha-Tier eingestuft. Warum und in welchem Situationszusammenhang der alte Rüde vor seinen Söhnen auf dem Rücken lag, konnte nicht geklärt werden. Dass es einen Rangordnungswechsel innerhalb der Beobachtungszeit gab, ist unwahrscheinlich, da der alte Rüde sowohl vor als auch nach den Tagen der Paarung Rückenlage zeigte.

Tab. 10. Dominanzmatrizen der beobachteten Rudel (a bis l). Erläuterungen finden sich im Text (Kap. 3.2.3.1. und Kap. 3.2.2.3., Abschnitt Rangordnung und Rangunterschied). Am Zeilenanfang steht das dominante Individuum, in den Spalten die Individuen, über die es dominiert. Eingetragen ist die Anzahl der Dominanzpunkte. Für jedes Individuenpaar ist außerdem der Rangunterschied (*: eindeutig oder statistisch signifikant, ns: einfach, aber nicht statistisch signifikant, -: unbekannt) angegeben. (Männchen in Großbuchstaben, Weibchen in Kleinbuchstaben, Alphiere in Fettdruck.)

a) *Canis lupus* in Osnabrück 4/1997

	GE	w	KA	DI
GE		4 (ns)	17 (*)	46 (*)
w			1 (ns)	-
KA				1 (ns)
DI				

b) *Canis lupus* in Osnabrück 10/1997

	GE	w	KA	DI
GE		7 (*)	57 (*)	-
w			1 (ns)	-
KA	2			-
DI				

c) *Canis lupus* in Klein-Auheim 1998

	SH	si	UP	AL	JO	ef	qu	he	KA	DI	TR
SH		1 (ns)	24 (*)	20 (*)	19 (*)	8 (*)	3 (ns)	3 (ns)	20 (*)	6 (*)	23(*)
si			17 (*)	6 (*)	14 (*)	19 (*)	6 (*)	18 (*)	5 (*)	2 (ns)	2 (ns)
UP				29 (*)	4 (ns)	4 (ns)	6 (ns)	1 (ns)	5 (*)	3 (ns)	4 (ns)
AL				2	18 (*)	6 (*)	3 (ns)	5 (*)	19 (*)	17(*)	16(*)
JO						1 (ns)	-		5 (*)	1 (ns)	2 (ns)
ef			1				11 (*)	26 (*)	-	1 (ns)	-
qu			1	2				25 (*)	1 (ns)	-	-
he			1		1 (ns)				1 (ns)	-	-
KA							1			1 (ns)	75(*)
DI					1						-
TR									1		

d) *Cuon alpinus* in Dortmund 1996

	M2	we	M3	M1
M2		4 (ns)	18 (*)	14 (*)
we	1		5 (ns)	9 (*)
M3	3	3		54 (*)
M1	2		2	

e) *Cuon alpinus* in Dortmund 1997

	M2	we	M3	M1
M2		2 (ns)	13 (*)	28 (*)
we	2		6 (ns)	22 (*)
M3		2		31 (*)
M1	1			

f) *Cuon alpinus* in Duisburg 1997

	AL	fr	PO	WF	NA
AL		31 (ns)	24 (*)	64 (*)	105 (*)
fr	23		1 (ns)	-	3 (ns)
PO				1 (ns)	1 (ns)
WF					-
NA					

g) *Lycaon pictus* in Dortmund 1996

	AR	GE	PA	ma	ni	he
AR		-	5 (*)	4 (ns)	-	1 (ns)
GE			5 (*)	4 (ns)		1 (ns)
PA				-	-	1 (ns)
ma					4 (ns)	4 (ns)
ni		1 (ns)				6 (*)
he						

h) *Lycaon pictus* in Dortmund 7/1997

	ma	AR	ni	GE
ma		5 (ns)	9 (*)	-
AR	1		-	8 (*)
ni				-
GE				

i) *Lycaon pictus* in Dortmund 8/1997

	GE	ni	ma	AR
GE		-	3 (ns)	4 (ns)
ni			10 (*)	-
ma				-
AR	1			

k) *Lycaon pictus* in München 1997

	MA	wa	wb	wc	MB
MA		4 (ns)	79 (*)	57 (*)	86 (*)
wa	1		100 (*)	53 (*)	51 (*)
wb		1		14 (*)	-
wc			4		1 (ns)
MB				1	

l) *Speothos venaticus* in Mulhouse 1999

	el	HU	an	NA	PE	BE	ka
el		4 (ns)	38 (*)	-		-	9 (*)
HU	2		1 -	3 (ns)	1 (ns)		3 (ns)
an	3	1		3 (ns)	8 (ns)		14 (*)
NA			2		7 (*)	4 (ns)	2 (ns)
PE	1 (ns)		2			10(*)	2 (ns)
BE		1 (ns)	1 (ns)				3 (ns)
ka	1	2			1	1	

3.2.3.2. Rangunterschiede

Für alle Rudel gemeinsam betrachtet, findet sich bei den gleichgeschlechtlichen Individuenpaaren statistisch signifikant häufiger (oder gleich häufig) ein deutlicher Rangunterschied als ein einfacher oder unentschiedener (Sign-Test: $p = 0,04$) (Tab. 11). Bei verschiedengeschlechtlichen Paaren dagegen ist der Rangunterschied für alle Rudel gemeinsam statistisch signifikant häufiger einfach oder unbekannt als deutlich (Sign-Test: $p = 0,04$).

Tab. 11. Anzahl der gleich- und verschiedengeschlechtlichen Individuenpaare mit deutlichem oder einfachem/unbekanntem Rangunterschied, sowie gesamte Anzahl der Individuenpaare je Rudel. (Rudel, die mehrfach beobachtet wurden, ohne dass eine Veränderung der Rangunterschied festgestellt wurde, sind zusammengefasst.) (Kürzel der Rudel siehe Abkürzungsverzeichnis).

Rudel	gleichgeschlechtlich		verschiedengeschlechtlich		Paaranzahl
	deutlich	einfach/unb.	deutlich	einfach/unb.	
C-do1 = C-do2	3	0	1	2	6
C-dui	3	3	0	4	10
L-do1	3	3	0	9	15
L-do2	2	0	0	4	6
L-do3	1	1	0	4	6
L-mü	4	0	3	3	10
S-mu	5	4	1	11	21
W-os1 = W-os2	2	1	0	3	6
W-ka	21	10	7	28	66

3.2.3.3. Linearität

Die Rudelrangordnungen waren außer bei *Cuon* in Dortmund 1996 und 1997 nicht linear (Tab. 12). Bei *Cuon* in Dortmund 1996 und 1997 war die Rangordnung des Rudels zwar linear, aber wegen der geringen Individuenanzahl ließ sie sich nicht statistisch absichern (Test nach APPLEBY 1983). Die Rangordnungen innerhalb der Männchen bzw. der Weibchen eines Rudels sind häufiger linear (10 mal) als nicht linear (2 mal). Beachtenswert ist, dass die Rangordnungen der Weibchen immer linear sind (4 mal), die Rangordnungen der Rüden dagegen linear (6 mal) oder nicht linear (2 mal). Da, außer bei den Klein-Auheimer Wolfsrüden, in allen Rudeln nie mehr als fünf Tiere eines Geschlechts lebten, ist die lineare Anordnung in keinem Rudel statistisch abzusichern, sie könnte in allen Fällen zufällig bedingt sein. Die Rangordnung der Rüden von *C. lupus* in Klein-Auheim ist nicht nur linear, sondern auch statistisch signifikant (Test nach APPLEBY (1983), $p < 0,017$).

3.2.3.4. Häufigkeit rangrelevanter Interaktionen

Die durchschnittliche Häufigkeit rangrelevanter Interaktionen je Stunde beobachteter Aktivitätszeit (vgl. Kap. 2.4.2.2.) schwankt zwischen den Rudeln sehr (0,34/StdAZ bis 4,9/StdAZ) (Tab. 13). In allen Rudeln traten bei gleichgeschlechtlichen Individuenpaaren häufiger rangrelevante Interaktionen auf als bei verschiedengeschlechtlichen Paaren. Für alle Rudel gemeinsam betrachtet, ist der Unterschied zwischen gleich- und verschiedengeschlechtlichen Individuenpaaren statistisch signifikant (Sign-Test, $p < 0,001$).

Innerhalb der verschiedenen Rudel ist der Unterschied zwischen gleich- und verschiedengeschlechtlichen Individuenpaaren jedoch nur bei *Cuon* in Dortmund 1996 und *C. lupus* in Klein-Auheim statistisch signifikant (Mann-Whitney-U-Test, C-do1: $p < 0,05$, W-ka: $p < 0,001$).

Bei den sechs Rudeln mit mehr als einem Weibchen wurde innerhalb der gleichgeschlechtlichen Paare noch einmal nach Männchen und Weibchen getrennt. Bei *Lycaon* in Dortmund 1996 und 7/1997, *Speothos* und *C. lupus* in Klein-Auheim gab es häufiger Auseinandersetzungen zwischen den Weibchen, bei *Lycaon* in Dortmund 8/1997 und *Lycaon* in München bei den Männchen. Die Häufigkeitsunterschiede waren jedoch z. T. sehr gering.

Tab. 12. Vorhandensein einer Rangordnung und deren Linearität (h) im ganzen Rudel, und jeweils für Männchen und Weibchen getrennt. + vorhanden, - nicht vorhanden, / nur ein oder zwei Individuen (kein Zirkel möglich) (Kürzel der Rudel siehe Abkürzungsverzeichnis).

Rudel	Rangordnung	Rudel	Linearität (h)		Anzahl der	
			Männchen	Weibchen	Männchen	Weibchen
C-do1	+	+ (1)	+ (1)	/	3	1
C-do2	+	+ (0,9)	+ (1)	/	3	1
C-dui	+	- (0,75)	+ (0,9)	/	4	1
L-do1	+	- (0,57)	- (0,75)	+ (1)	3	3
L-do2	+	- (0,3)	/	/	2	2
L-do3	+	- (0,5)	/	/	2	2
L-mü	+	- (0,85)	/	+ (1)	2	3
L-os	-				1	1
S-mu	+	- 0,45	- (0,65)	+ (1)	4	3
W-os1	+	- (0,7)	+ (1)	/	3	1
W-os2	+	- (0,4)	+ (1)	/	3	1
W-ka	+	- (0,86)	+ (0,91)*	+ (1)	7	4

Tab. 13. Durchschnittliche relative Häufigkeit rangrelevanter Interaktionen (Anzahl/Stunde Aktivitätszeit) der gesamten Rudel, sowie innerhalb der Rudel nach gleich- und verschiedengeschlechtlichen Individuenpaaren, sowie nach reinen Männchen- bzw. Weibchenpaaren getrennt. (Angegeben sind Mittelwert und Standardabweichung, in Rudeln mit nur einem Männchen- bzw. Weibchenpaar nur die rel. Häufigkeit dieses Paares). (Kürzel der Rudel siehe Abkürzungsverzeichnis).

Rudel	alle Rudelmitgl.	gleichgeschlechtl.	verschiedengeschl.	Männchen	Weibchen
C-do1	3,13 ±2,97	4,91 ±3,51	1,34 ±0,35		
C-do2	2,08 ±1,36	2,49 ±1,61	1,67 ±1,22		
C-dui	2,07 ±2,90	2,59 ±3,43	1,30 ±2,08		
L-do1	0,93 ±0,82	1,49 ±0,81	0,56 ±0,62	1,44 ±1,25	1,54 ±0,22
L-do2	0,34 ±0,39	0,78 ±0,06	0,12 ±0,25	0,74	0,82
L-do3	0,63 ±0,78	1,59 ±0,01	0,15 ±0,30	1,59	1,58
L-mü	4,90 ±3,84	7,06 ±2,93	3,47 ±3,90	10,19	6,02 ±2,52
S-mu	0,64 ±0,97	0,90 ±1,38	0,45 ±0,48	0,26 ±0,32	2,20 ±1,90
W-os1	2,94 ±4,13	5,24 ±5,13	0,65 ±0,71		
W-os2	0,70 ±1,44	1,40 ±1,92	0,00 ±0,00		
W-ka	1,26 ±1,66	2,11 ±1,96	0,51 ±0,81	2,06 ±2,17	2,22 ±1,51

3.2.3.5. Initiativen zu rangrelevanten Auseinandersetzungen

Bei den Initiativen zu den rangrelevanten Interaktionen überwiegt in den meisten Rudeln der Anteil an manifestierender Dominanz (Tab. 14). Nur bei *Cuon* in Dortmund 1996 und 1997, sowie bei *Lycaon* in Dortmund 1996 ist der Anteil an selbstinitiiertes Unterwerfung größer. Das Verhältnis von manifestierender Dominanz und selbstinitiiertes Unterwerfung schwankt extrem zwischen den einzelnen Rudeln. Für alle Rudel zusammengefasst gibt es keinen statistisch signifikanten Unterschied zwischen dem Anteil von manifestierender Dominanz und selbstinitiiertes Unterwerfung (Wilcoxon-matched-pairs-Test, $p = 0,85$).

Tab. 14. Mittelwert der prozentualen Häufigkeit (und Standardabweichung) des Auftretens von manifestierender Dominanz, selbstinitiiertes Unterwerfung, Herausforderung und Freundlichkeit/Schwäche. Die eingehende Anzahl rangrelevanter Interaktionen des jeweiligen Rudels mit bekanntem Initiator ist unter „Summe“ aufgeführt, unter „Unbekannt“ (Unb.) die Summe der Interaktionen mit unbekanntem Initiator. Paaranzahl ist die Anzahl der in diese Auswertung einbezogenen Individuenpaare mit bekanntem Rangunterschied des Rudels. (Kürzel der Rudel siehe Abkürzungsverzeichnis).

Rudel	manifestierende Dominanz	selbstinitiiertes Unterwerfung	Herausforderung	Freundlichkeit/Schwäche	Summe	Unb.	Paaranzahl
C-do1	33,8 ±34,6	52,1 ±43,0	1,5 ±3,7	12,5 ±20,9	49	65	6
C-do2	29,4 ±29,6	64,9 ±32,1	2,9 ±6,4	2,9 ±6,4	89	13	5
C-dui	91,9 ±16,5	1,1 ±1,8	0,3 ±0,9	6,6 ±16,2	146	106	6
L-do1	21,1 ±32,8	78,9 ±32,8	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	13	4	6
L-do2	76,7 ±25,2	15,0 ±13,2	8,3 ±14,4	0,0 ±0,0	14	9	3
L-do3	76,7 ±25,2	23,3 ±25,2	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	10	8	3
L-mü	86,4 ±18,5	9,3 ±8,8	4,3 ±11,7	0,0 ±0,0	365	84	8
S-mu	48,9 ±37,7	37,6 ±35,1	10,8 ±18,5	2,6 ±8,4	105	36	18
W-os1	66,7 ±57,7	33,3 ±57,7	0,0 ±0,0	0,0 ±0,0	39	28	3
W-os2	71,0 ±29,7	27,0 ±32,5	2,0 ±2,8	0,0 ±0,0	52	14	2
W-ka	62,8 ±38,7	35,2 ±38,7	2,0 ±8,4	0,0 ±0,0	339	190	48

Erklärtermaßen ist der prozentuale Anteil an manifestierender Dominanz und selbstinitiiertes Unterwerfung wesentlich höher als der Anteil der Umkehrungen (Herausforderungen und Freundlichkeit/Schwäche). Bei den Umkehrungen sind Herausforderungen gewöhnlich häufiger als Freundlichkeit/Schwäche. Nur in den Rudeln von *Cuon* überwog Freundlichkeit gegenüber Herausforderungen. Eine genaue Betrachtung der Ursprungsdaten von *Cuon* zeigt aber, dass dieses Verhältnis bei den Rudeln von *Cuon* in Dortmund 1996 und in Duisburg verschiedenen Ursprung hat. Bei *Cuon* in Dortmund 1996 beruht der Wert von 12,6 % auf einer einzelnen Interaktion, in der das Weibchen einem unterlegenen Rüden gegenüber kleiner wurde. Der unterlegene Rüde stand neben dem Alpha-Männchen und es wäre möglich, dass das Weibchen vor dem Alpha-Männchen und somit nur zufällig neben dem unterlegenen Rüden kleiner wurde. Es konnte allerdings nicht geklärt werden, inwieweit hier eine besondere Situation vorlag. Bei *Cuon* in Duisburg imponierte der Alpha-Rüde 19 mal vor dem Weibchen, das dann jedesmal aufsprang und den Rüden vertrieb. Obwohl der Rüde in den meisten anderen Auseinandersetzungen dominierte, zeigte er durch dieses Weibchen vor dem Weibchen Schwäche.

3.2.4. Kapiteldiskussion

Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden Rangordnungen außer in den Rudeln von *C. lupus* auch bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* festgestellt, was auch anderen Untersuchungen entspricht (*Cuon*: LUDWIG & LUDWIG 2000, *Lycaon*: BUITRON 1977, FRAME et al. 1979, *Speothos*: MACDONALD 1996).

Bei *Lycaon* in Dortmund 1996 konnte keine klare Rangordnung zwischen den Rüden festgestellt werden, da dieses Rudel als eines der ersten beobachtet wurde und es vielleicht noch Unsicherheiten der Beobachterin in der Deutung verschiedener Verhaltensweisen gab (vgl. KÜHME 1964b, 1965a). Leider konnten in Dortmund im folgenden Jahr keine weiteren Beobachtungen zum Dominanzverhältnis der drei Männchen gemacht werden, da der alte Rüde im Sommer 1997 verstorben war.

Die Rangordnungen der meisten Rudel waren nicht linear. Dieser Befund bedeutet jedoch nicht, dass zirkuläre Beziehungen der Individuen vorlagen. Vielmehr hatten innerhalb der meisten Rudel jeweils einige Individuenpaare ein unbekanntes Dominanzverhältnis, wodurch verschiedene hierarchische Anordnungen der Individuen möglich waren. Die unbekanntes Dominanzverhältnisse zwischen einigen Individuen beruhten auf der Nicht-Beobachtung von rangrelevanten Auseinandersetzungen. Ob es eine wesentlich längere Beobachtungszeit ermöglicht hätte, zwischen allen Individuenpaaren rangrelevante Interaktionen zu beobachten, ist nicht sicher. Einzelne Individuen scheinen extrem selten miteinander zu interagieren. Auch MCLEOD et al. (1996) stellten bei *C. lupus* fest, dass die einzelnen Individuen sehr unterschiedlich häufig in aggressive Auseinandersetzungen einbezogen waren. VAN HOOFF & WENSING (1987) zeigen eine Matrix über das Vorkommen von Kleinwerden in einem 16-köpfigen Wolfsrudel (120 Paare). Kleinwerden ist nach VAN HOOFF & WENSING (1987) eines der wichtigsten Elemente von Rangauseinandersetzungen. Nach 235 Beobachtungsstunden gab es immer noch einige Paare, bei denen Kleinwerden nicht oder nur vereinzelt zu beobachten war (kein-, ein- oder zweimal bei sechs Paaren), während es bei den 26 anderen Paaren jeweils über 100 mal (max. 998 mal) auftrat.

Zwischen gleichgeschlechtlichen Individuen gab es häufiger deutliche Rangunterschiede als zwischen verschiedengeschlechtlichen. Dies steht mit den durchschnittlich häufigeren Interaktionen gleichgeschlechtlicher Paare im Zusammenhang, denn je häufiger die Paare miteinander interagieren, um so eher kristallisiert sich ein klares Dominanzverhältnis heraus. Dieser Zusammenhang verdeutlicht nochmals, dass ein unentschiedenes Dominanzverhältnis zwischen Individuen eines Rudels nicht durch eine Vielzahl von Auseinandersetzungen entstand, aus denen beide Tiere gleich häufig als Sieger hervorgingen, sondern durch seltenes Interagieren.

Auch andere Autoren beobachteten, dass bei *C. lupus* die meisten aggressiven Auseinandersetzungen innerhalb eines Geschlechts stattfinden (FENTRESS et al. 1987, MCLEOD et al. 1996). In den meisten Rudeln von *C. lupus* bildet sich daher für jedes Geschlecht eine Rangordnung aus (*C. lupus*: SCHENKEL 1948, ZIMEN 1982, FENTRESS et al. 1987) und nur in seltenen Fällen besteht eine Rangordnung für das ganze Rudel (VAN HOOFF & WENSING 1987). Die vorliegende Arbeit zeigt, dass auch bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* Rangordnungen vor allem innerhalb eines Geschlechts offensichtlich hervortreten.

Die Rangunterschiede zwischen gleichgeschlechtlichen Tieren sind deutlicher als zwischen verschiedengeschlechtlichen. Dieses Ergebnis steht im Zusammenhang mit der Konkurrenz um das Fortpflanzungsmonopol zwischen gleichgeschlechtlichen Tieren. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnten dabei keine Unterschiede in der Häufigkeit der rangrelevanten Auseinandersetzungen zwischen Männchen und Weibchen festgestellt werden. Weibchen sollen zwar nicht häufiger, dafür aber aggressivere Auseinandersetzungen haben als

Männchen (*C. lupus*: DERIX et al. 1993, ZIMEN 1982, FENTRESS et al. 1987, *Lycaon*: BUITRON 1977).

Rangrelevante Interaktionen vom Typ der Herausforderung waren bei allen vier beobachteten Arten selten. Auch andere Autoren beobachteten bei *C. lupus*, dass unterlegene Individuen fast nie aggressive Auseinandersetzungen gegenüber dominanten Partnern beginnen (FENTRESS et al. 1987, MCLEOD et al. 1996). Interessant ist aber, dass Herausforderungen, wenn auch selten, in den meisten der im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchten Rudeln vorkommen. Dies lässt sich durch eine gewisse Expansionsbereitschaft der jeweils unterlegenen Individuen erklären, die vermutlich immer mal wieder versuchen im Rang aufzusteigen (vgl. *C. lupus*: ZIMEN 1971:214,232ff, 1976). Freundlichkeit bzw. Schwäche kommt dagegen in den meisten Rudeln überhaupt nicht vor. Das Prinzip der Rangordnung beruht darauf, dass jedes Tier seinen Rang kennt und dadurch wahrscheinlich den Ausgang von Rangauseinandersetzungen vorhersehen kann. Es ist nicht erstaunlich, dass dominante Tiere keine Rangauseinandersetzung anfangen, die ihren Rang gefährden könnten.

Die im Rahmen der vorliegenden Untersuchung zur Rangbestimmung ausgesuchten Verhaltensweisen sind eindeutige Verhaltensweisen und zur Rangbestimmung gut geeignet. Dass die Rangordnungen in ersten Untersuchungen an *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* (JOHNSINGH 1982, KÜHME 1964b, 1965a, DRÜWA 1976:200) zunächst übersehen wurden, könnte an einer Fehleinschätzung bestimmter Verhaltensweisen und damit der Erhebung weniger eindeutiger Verhaltensweisen gelegen haben.

Aus diesen Ergebnissen lässt sich zusammenfassen, dass die Rudel aller vier untersuchten Arten Rangordnungen zeigen, die gleichermaßen dadurch charakterisiert sind, dass es innerhalb des gleichen Geschlechts meist häufiger zu rangrelevanten Interaktionen kommt, die Rangunterschiede entsprechend eindeutiger sind und die Rangordnung linear ist. Aufgrund der großen Unterschiede in der Häufigkeit rangrelevanter Interaktionen zwischen den Rudeln auch innerhalb einer Art kann anhand der Häufigkeiten rangrelevanter Auseinandersetzungen kein Artunterschied festgestellt werden. Dass die verschiedenen Rudel z. T. extrem unterschiedliche Anteile an manifestierender Dominanz und selbstinitiiertem Unterwerfung haben, könnte mit einer unterschiedlichen Strategie der Rudelführung zusammenhängen und soll ausführlich in Kapitel 4.1. diskutiert werden.

In der Struktur der Rangordnungen konnten keine Merkmale festgestellt werden, die einen Hinweis auf nähere Verwandtschaft zwischen einzelnen der untersuchten Arten geben könnten.

Caniden, die gewöhnlich solitär oder paarweise leben, bilden ebenfalls Rangordnungen aus, wenn sie ausnahmsweise in Gruppen zusammen leben oder in menschlicher Obhut zusammen gehalten werden (*Alopex*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *Vulpes*: FOX 1975b:23, HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *Fennecus*: FOX 1975b:23, *Nyctereutes*, *Otocyon*: KLEIMAN 1967). Da die bloße Ausbildung einer Rangordnung auch bei typischerweise nicht-rudellebenden Caniden vorkommt, ist dies kein besonderes Merkmal der rudellebenden Arten.

3.3. Kontaktaufnahme und Annäherung

3.3.1. Vorbemerkungen

Bei Kontaktaufnahmen oder Annäherungen muß eine eventuell vorhandene Individualdistanz unterschritten werden. Die Individualdistanz ist „...diejenige artspezifische Entfernung, auf die sich Artgenossen untereinander im Maximum annähern“ (HEDIGER 1941 nach RIEGER 1983:11). Wird die Individualdistanz eines Individuums durch ein anderes Tier verletzt, kommt es je nach Beziehung der beiden Tiere zueinander zu Protestverhalten, zum Ausweichen oder Zulassen (ZIMEN 1971:144ff, IMMELMANN & BEER 1989). Sowohl die Größe der Individualdistanz als auch die Bedingungen, bei denen sie unterschritten werden darf, sind artcharakteristisch. Sie hängen aber auch von einer Vielzahl weiterer Faktoren ab (FRANCK 1985:163-164, IMMELMANN & BEER 1989). Als Beispiele seien hier genannt, dass die Jungen einiger Tierarten, wie z. B. Canidenwelpen, keine oder nur eine geringere Individualdistanz als die Adulten haben. Die Individualdistanz kann auch zwischen Adulten, z. B. in spielerischen Situationen, bei der unterwürfigen Annäherung, bei sexuellen Kontakten während der Paarungszeit oder bei kühlen Temperaturen zum gegenseitigen Wärmen, unterschritten werden (HEDIGER 1942, FRANCK 1985:163,164, ZIMEN 1971:145, SOMMER 1990).

Es ist bekannt, dass *C. lupus* zum Ruhen fast immer eine Individualdistanz einhält, dass *Lycaon* oft und *Speothos* immer in Kontakt liegend ruhen (SOMMER 1990). Es soll daher im folgenden Kapitel untersucht werden, ob sich während der Aktivitätszeit ebenfalls eine der Ruhezeit entsprechende Individualdistanz feststellen läßt, in welchen Situationen die Tiere untereinander Kontakt aufnehmen bzw. sich nähern und ob es dabei Unterschiede zwischen den vier untersuchten Canidenarten gibt.

Ein wichtiger Aspekt in der Beziehung zweier Tiere ist, wer von beiden eine Interaktion beginnt und damit Verantwortung für die Interaktion trägt (HINDE & ATKINSON 1970). Im Rahmen dieses Kapitels soll daher auch untersucht werden, ob alle Tiere eines Rudels gleichermaßen Kontakt aufnehmen bzw. sich nähern, oder ob es dabei Unterschiede in Abhängigkeit von Alpha-Position, Dominanzverhältnis oder Geschlecht der Tiere gibt.

3.3.2. Zur Methode und Auswertung

Die in diesem Kapitel angewendeten Begriffe von Kontakt und Nähe, bzw. Kontaktaufnahme und Annäherung sind folgendermaßen definiert:

Kontakt: Unter Kontakt ist jede beliebige Körperberührung zu verstehen, unabhängig davon, ob die Tiere den Kontakt gezielt herbeiführten oder ob er zufällig entstand. Eine Ausnahme wurde nur bei den Schlafhaufen von *Speothos* gemacht, da sich alle Tiere zum Schlafen so eng an- und übereinander drängten, dass einzelne Individuen nicht mehr sichtbar und individuelle Unterscheidungen nicht mehr möglich waren. Es wurde daher das Zusammenliegen im Haufen als Kontakt zu allen anderen im Haufen gewertet, auch wenn einzelne Tiere möglicherweise zueinander keinen Kontakt hatten.

Nähe: Als Nähe wird eine Distanz definiert, die einer Körperlänge der jeweiligen Art entspricht. Bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* ist dies etwa 1 m, bei *Speothos* 50 cm. Eine Annäherung ist das Unterschreiten dieser Distanz zu einem Partner. Eine Ausnahme wurde nur bei den Rudelzeremonien von *C. lupus* in Klein-Auheim gemacht, da sich alle

Beteiligten schnell und eng umeinander drängten. In diesem Fall wurde das Teilnehmen an der Zeremonie als Nähe zu den anderen gewertet, auch wenn während der Zeremonie der tatsächliche Abstand zeitweilig oder durchgehend größer war.

Insgesamt wurden sechs verschiedene Möglichkeiten oder Arten der Kontaktaufnahme bzw. Annäherung unterschieden:

Neutral - Einfaches Vorbeilaufen oder Hinzukommen, ohne erkennbare Absicht und ohne erkennbare Reaktion.

Rangrelevant - Im Rahmen einer rangrelevanten Interaktion, unabhängig davon, ob das unterlegene oder dominante Individuum den Kontakt aufnahm bzw. sich annäherte.

Zum Ruhen - Das kontaktaufnehmende bzw. sich annähernde Individuum legt sich in Ruhestellung neben einen Partner.

Beschnuppern - Die Kontaktaufnahme bzw. die Annäherung erfolgt durch Beschnuppern (auch Belecken oder Beknabbern) des Partners und scheint in erster Linie der olfaktorischen Informationsaufnahme zu dienen.

Zeremonie - Die Kontaktaufnahme bzw. Annäherung zweier Individuen erfolgt während einer Zeremonie, unabhängig davon, durch welche Verhaltensweise der Kontakt bzw. die Nähe tatsächlich zustande kommt.

Sonstiges - Verschiedene andere Möglichkeiten der Kontaktaufnahme bzw. Annäherung, z. B. beim gemeinsamen Fressen an einem größeren Nahrungsstück.

Alle Kontaktaufnahmen, Annäherungen, das Brechen von Kontakten und das Sich-Entfernen eines Individuums wurden nach der Fokustier-Methode protokolliert. In größeren Rudeln wurden parallel dazu nach der Ad-Libitum-Methode diese Verhaltensweisen bei anderen Individuen notiert. In kleineren Rudeln erfolgte die Beobachtung nach der All-Occurrence-Methode (vgl. Kap. 2.4.2.2.).

Zum Rudelvergleich wurden nur die Kontaktaufnahmen und Annäherungen mit in die Auswertung einbezogen, die nach der Fokustier- und der All-Occurrence-Methode aufgenommen wurden. Nur bei diesen Methoden ist die Beobachtungsdauer genau bekannt, wodurch nur so die Häufigkeiten der Kontaktaufnahmen und Annäherungen als relative Häufigkeiten je Zeiteinheit ausgedrückt werden können. Da sich die Aktivitätszeiten der untersuchten Rudel erheblich unterschieden, wurde die relative Häufigkeit je Stunde beobachteter Aktivitätszeit (StdAZ) berechnet (vgl. Kap. 2.4.2.2., Tab. 2). Für einen Vergleich der verschiedenen Rudel muss aber auch die Rudelgröße mit berücksichtigt werden, da die Möglichkeit, zu anderen Tieren Kontakt aufzunehmen oder sich zu nähern, auch von der Anzahl der möglichen Partner im Rudel abhängt. Die Häufigkeitsrate der Kontaktaufnahmen und Annäherungen wurde deshalb für den direkten Rudelvergleich durch die Anzahl der möglichen Partner im Rudel (Anzahl der Rudeltiere - 1) geteilt.

Innerhalb eines Individuenpaares kommt es vor allem auf das Verhältnis der beiden Individuen zueinander an, also auf die Häufigkeit, mit der ein Individuen im Vergleich zum jeweiligen Partner Kontakt eingeht bzw. sich annähert. Der Anteil der Aktivitätszeiten während der Beobachtungszeit kann hier vernachlässigt werden. Da während der jeweiligen Fokuszeiten nicht in allen Individuenpaaren Kontaktaufnahmen und Annäherungen beobachtet werden konnten, wurden zum Vergleich der Individuenpaare innerhalb eines Rudels auch die Kontaktaufnahmen und Annäherungen mit in die Auswertung einbezogen, die anhand der Ad-Libitum-Methode aufgenommen wurden. Aus den gleichen Gründen kombiniert auch DATTA (1983) die nach Fokustier- und Ad-Libitum-Methode erhobenen Daten.

Für jedes einzelne Individuum eines Paares wurde der prozentuale Anteil Q an den gesamten Kontaktaufnahmen des Paares sowie den Annäherungen berechnet:

$$Q_A = A/(A+B) \cdot 100$$

wobei A = Aufnahmen von Kontakt bzw. Annäherung von Individuum A

B = Aufnahmen von Kontakt bzw. Annäherung von Individuum B.

Die resultierenden Werte wurden für jedes Rudel getrennt in eine Matrix eingetragen, in der in der ersten Spalte die Individuen, in der obersten Zeile die jeweiligen Partner aufgeführt waren. In die jeweiligen Zellen wurde der prozentuale Anteil der Kontaktaufnahmen bzw. der Annäherungen eingetragen. In einem nächsten Schritt wurde dann für jedes Individuum der durchschnittliche Prozentsatz von Q berechnet, mit dem es zu allen anderen Tieren des Rudels Kontakt aufnahm bzw. sich annäherte.

Nicht nur über die Kontaktaufnahme und Annäherung, sondern auch über das Beenden und Sich-Entfernen lassen sich Beziehungen von Individuenpaaren beschreiben. So ist z. B. möglich, dass Tier A häufiger Kontakt zu Tier B aufnimmt, aber B den Kontakt häufiger beendet. Eine Formel, die das Verhältnis der aufgenommenen Kontakte (Nähe) zwischen zwei Individuen abzüglich des Verhältnisses des Beendens zeigt, stammt aus der Primatenforschung (HINDE & ATKINSON 1970):

$$\text{Index} = (A_a/(A_a+B_a)) - (A_e/(A_e+B_e))$$

A_a = Aufnahmen von Kontakt bzw. Annäherung von Individuum A

B_a = Aufnahmen von Kontakt bzw. Annäherung von Individuum B

A_e = Beenden des Kontakts bzw. sich Entfernen von Individuum A

B_e = Beenden des Kontakts bzw. sich Entfernen von Individuum B

Der Index reicht von +1 bis -1. Bei einem positiven Index geht A einen größeren Anteil der Kontakte ein und beendet weniger, während ein negativer Index umgekehrt bedeutet, dass A nur einen kleineren Anteil der Kontakte selber eingeht und einen größeren Teil beendet. Daraus folgt, dass bei einem positiven Index die Verantwortung für Kontakte eher bei A liegt, bei einem negativen Index eher bei B. Ein Index von Null bedeutet, dass A einen genauso großen Anteil an Kontakten eingeht wie es selber auch beendet. Da der Index mit dem jeweiligen Anteil eines Individuums an den Kontaktaufnahmen bzw. des Beendens rechnet, ist er unabhängig von der Aktivität der Tiere. Wenn beispielsweise A im Gegensatz zu B sehr aktiv ist und den Kontakt häufig eingeht, ihn aber genauso oft auch wieder bricht, wird der Index Null. Daraus folgt, dass der Index nur ein Maß dafür ist, wer innerhalb eines Individuenpaares die Hauptverantwortung für Kontakte hat.

Der Index wurde für alle Individuenpaare berechnet, zwischen denen mindestens eine Aufnahme und eine Beendigung beobachtet werden konnte. Der Grund der Kontaktaufnahme, der Annäherung und der Beendigung wurde dabei nicht berücksichtigt.

3.3.3. Ergebnisse

3.3.3.1. Häufigkeitsrate von Kontaktaufnahme und Annäherung

3.3.3.1.1. Rudelvergleich

Ein Vergleich der Rudel zeigt, dass sich die Häufigkeitsrate der Kontaktaufnahme und Annäherung zwischen den einzelnen Arten, aber auch den verschiedenen Rudeln einer Art deutlich unterscheidet (Abb. 29). In Abb. 29a erkennt man die relative Häufigkeit, mit der die Individuen innerhalb der Rudel Kontakt zueinander aufnehmen. Die meisten Kontakte ging *Speothos* mit einem Median von 7,5 mal je Stunde beobachteter Aktivitätszeit (StdAZ) ein. Am seltensten nahmen die Individuen von *Cuon* in Duisburg 1997 und Dortmund 1997 sowie von *C. lupus* in Osnabrück 10/1997 mit einem Median unter 1 mal/StdAZ Kontakt zueinander auf. Der extreme Unterschied des Minimum- und Maximumwertes bei *Lycaon* in München beruht darauf, dass der Alpha-Rüde sehr oft (11,4 mal/StdAZ) Kontakt zum Alpha-Weibchen aufnahm und damit einen „Ausreißerwert“ im Vergleich zu den anderen Rudelmitgliedern verursachte (1,8 - 3,1 mal/StdAZ) (Die Häufigkeit, mit der die einzelnen Individuen Kontakt eingingen, ist in Tab. A3 im Anhang dargestellt). Bei *Lycaon* in Dortmund gingen die Individuen im Juli (2,8 mal/StdAZ) seltener Kontakte ein als in August (5,7 mal/StdAZ). Dieser Unterschied steht wahrscheinlich mit dem Rangordnungswechsel zu Beginn der Paarungszeit Anfang August in Zusammenhang. Obwohl keine Paarungen beobachtet werden konnten, war das Interesse der Tiere aneinander ähnlich wie in München deutlich gesteigert. Bei *Lycaon* in Dortmund 8/1997 nahmen die Individuen sehr unterschiedlich häufig Kontakt zueinander auf, wodurch sich eine große Streubreite der Werte ergibt (3,2 - 11,0 mal/StdAZ) Dieser Streubreite liegt ebenso wie in München zugrunde, dass insbesondere der neue Alpha-Rüde häufig Kontakte zu dem neuen Alpha-Weibchen einging (11,0 mal/StdAZ).

Abgesehen von den *Lycaon*-Rudeln, die zur Paarungszeit (München) oder eventuell zur Paarungszeit (Dortmund August) beobachtet wurden, zeigte *Speothos* eine wesentlich höhere Kontakthäufigkeit als die anderen drei Arten.

Auch bei der Betrachtung der Annäherungshäufigkeit (Abb. 29b), zeigte *Speothos* auffallend höhere Werte (21,5 mal/StdAZ) als die anderen drei Arten (2,6 - 11,3 mal/StdAZ). In fast allen Rudeln näherten sich die Tiere deutlich häufiger an (2,6 - 21,6 mal/StdAZ), als sie Kontakt aufnahmen (0,1 - 7,5 mal/StdAZ) (man beachte den Ordinatenmaßstab). Nur *Lycaon* in München bildete eine Ausnahme. Bei diesem Rudel nahmen die Individuen etwa 2 bis 11 mal/StdAZ Kontakt zueinander auf, während Nähe nur etwa 1 bis 8 mal/StdAZ gesucht wurde. Diesen Werten liegt zugrunde, dass das Alpha-Paar und zeitweilig auch das zweitrangige Paar die Nähe zueinander gar nicht aufgaben und immer wieder neu Kontakt zueinander aufnahmen. (Die Häufigkeit, mit der sich die einzelnen Individuen annäherten, ist in Tab. A3 im Anhang dargestellt.)

Abschnittsdiskussion

Die Häufigkeit, mit der Individuen Kontakt zueinander aufnehmen und sich annähern, kann sich zwischen einzelnen Rudeln einer Art, z. B. bei *C. lupus*, aber auch innerhalb eines Rudels zu bestimmten Jahreszeiten (Paarungszeit) oder nach besonderen Ereignissen (Rangordnungswechsel bei *Lycaon* Dortmund) stark unterscheiden. Im Artvergleich nimmt *Speothos* häufiger Kontakt auf und nähert sich häufiger seinen Artgenossen als die anderen drei Arten.

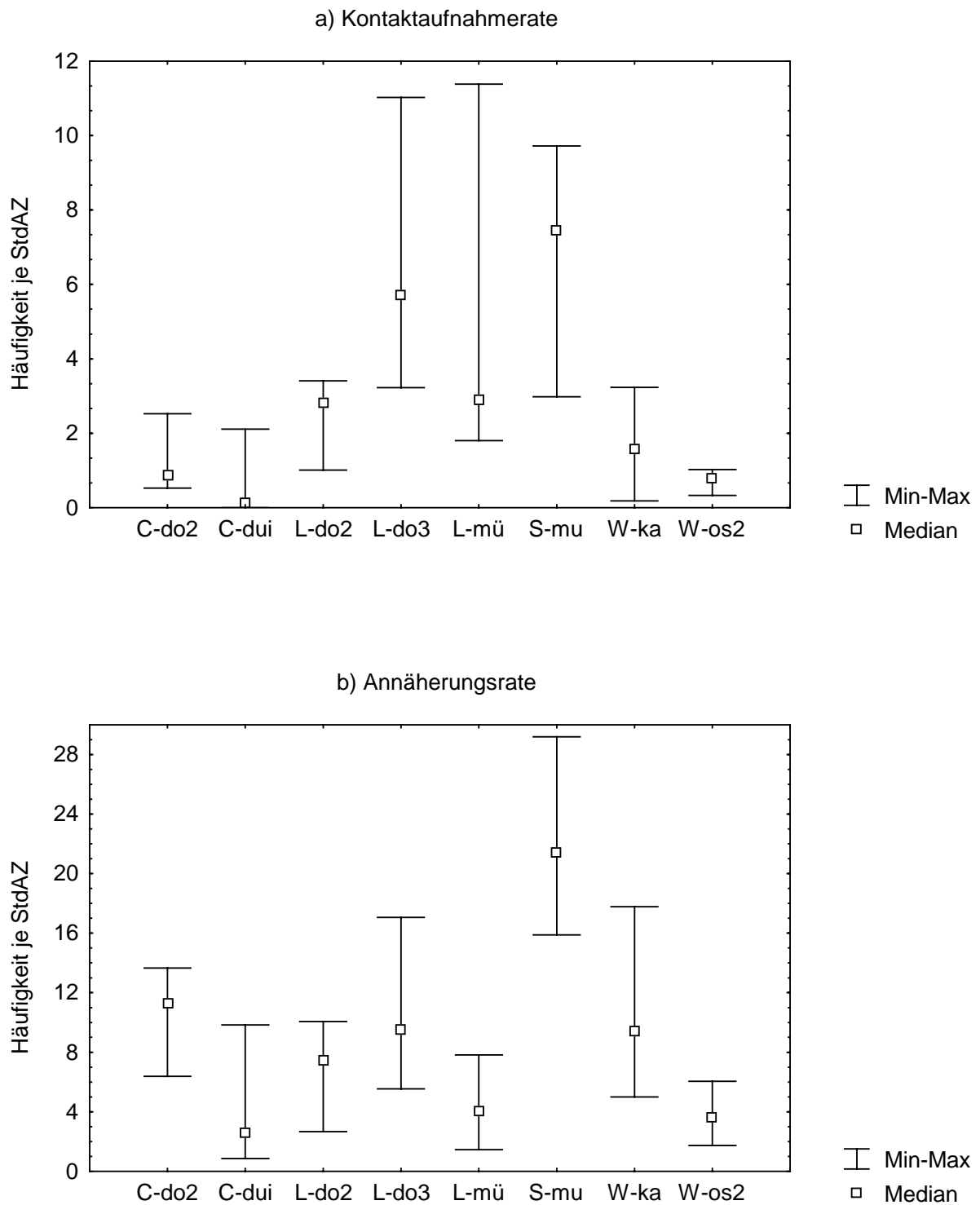


Abb. 29. Median, Minimum und Maximum der Häufigkeit je Stunde beobachteter Aktivitätszeit (StdAZ), mit der die Individuen der verschiedenen Rudel a) Kontakt zueinander aufnahmen und b) sich annähernten. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

3.3.3.1.2. Häufigkeit von Kontaktaufnahme und Annäherung in Abhängigkeit von der Alpha-Position

Die Häufigkeit, mit der Individuen verschiedener Rudel in Abhängigkeit von ihrer Rangposition zueinander Kontakt aufnehmen und sich annähern, ist in Abb. 30 dargestellt. Bei *Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in Dortmund 8/1997 und *Lycaon* in München nahmen die Alpha-Tiere häufiger Kontakt zu anderen auf (C-dui: 1,2, L-do3: 8,3, L-mü: 6,8 mal/StdAZ) als die Nicht-Alpha-Tiere (C-dui: 0,1, L-do3: 4,5, L-mü: 2,9 mal/StdAZ). Der Unterschied bei *Cuon* in Duisburg sieht zwar in der graphischen Abbildung gering aus, doch liegt das Minimum der Alpha-Tiere (0,2 mal/StdAZ) über dem Maximum der Nicht-Alpha-Tiere (0,1 mal/StdAZ). Die Alpha-Tiere von *Speothos* hatten zwar im Vergleich zu den Nicht-Alpha-Tieren eine hohe Häufigkeitsrate (8,2 mal/StdAZ), doch ist die Streubreite der Nicht-Alpha-Tiere so groß (3,0 - 9,7 mal/StdAZ), dass die Alpha-Tiere noch innerhalb dieser Streubreite liegen. Bei den übrigen Rudeln waren die Mediane der Alpha-Tiere und Nicht-Alpha-Tiere nahezu gleich. Das extrem hohe Maximum bei *Lycaon* in München (11,4 mal/StdAZ) basiert auf der häufigen Kontaktaufnahme des Alpha-Rüdens gegenüber dem Alpha-Weibchen. Auch bei *Lycaon* in Dortmund 8/1997 war die Kontaktaufnahmerate nach dem Rangordnungswechsel besonders hoch, da beide neuen Alpha-Tiere, besonders aber der neue Alpha-Rüde, häufig Kontakte aufnahmen (11,0 mal/StdAZ).

Annäherungen von den Alpha-Tieren kamen bei *Cuon* in Duisburg und *Lycaon* in Dortmund im August häufiger vor (C-dui: 7,3, L-do3: 14,4 mal/StdAZ) als bei den Nicht-Alpha-Tieren (C-dui: 1,2, L-do3: 6,4 mal/StdAZ). Dagegen hatten die Nicht-Alpha-Tiere bei *Lycaon* in Dortmund im Juli und bei *Speothos* eine größere Annäherungsrate (L-do2: 9,1, S-mu: 23,9 mal/StdAZ) als die Alpha-Tiere (L-do2: 4,7, S-mu: 18,6 mal/StdAZ). In den übrigen vier Rudeln waren die Häufigkeiten der Annäherungen bei Alpha- und Nicht-Alpha-Tieren etwa gleich.

Abschnittsdiskussion

Die hohen Kontaktaufnahmeraten in zwei Rudeln von *Lycaon* stehen im Zusammenhang mit der Paarungszeit bzw. mit einem Rangordnungswechsel. Sie sind wahrscheinlich nicht arttypisch, da in normalen Situationen wie im dritten *Lycaon*-Rudel die Rate deutlich geringer war. Obwohl auch *C. lupus* in Klein-Auheim zur Paarungszeit beobachtet wurde, ist die Kontaktaufnahmerate der Alpha-Tiere nicht höher als die der Nicht-Alpha-Tiere und die Annäherungsrate sogar geringer. Wie im nächsten Abschnitt dargelegt wird, stehen diese Werte im Zusammenhang damit, dass sich während der Paarungszeit mehrere rangtiefe Rüden öfter als der Alpha-Rüde dem Alpha-Weibchen annäherten.

Die Häufigkeit, mit der Individuen durchschnittlich Kontakt zu den anderen Rudelmitgliedern aufnehmen oder sich annähern, scheint daher nicht direkt von der Rangposition der Individuen abzuhängen. Es ist keine eindeutige Aussage darüber möglich, ob sich eher die Alpha-Tiere trauen, Kontakte aufzunehmen oder ob eher die Nicht-Alpha-Tiere möglichst viele Kontakte zu den Alpha-Tieren suchen.

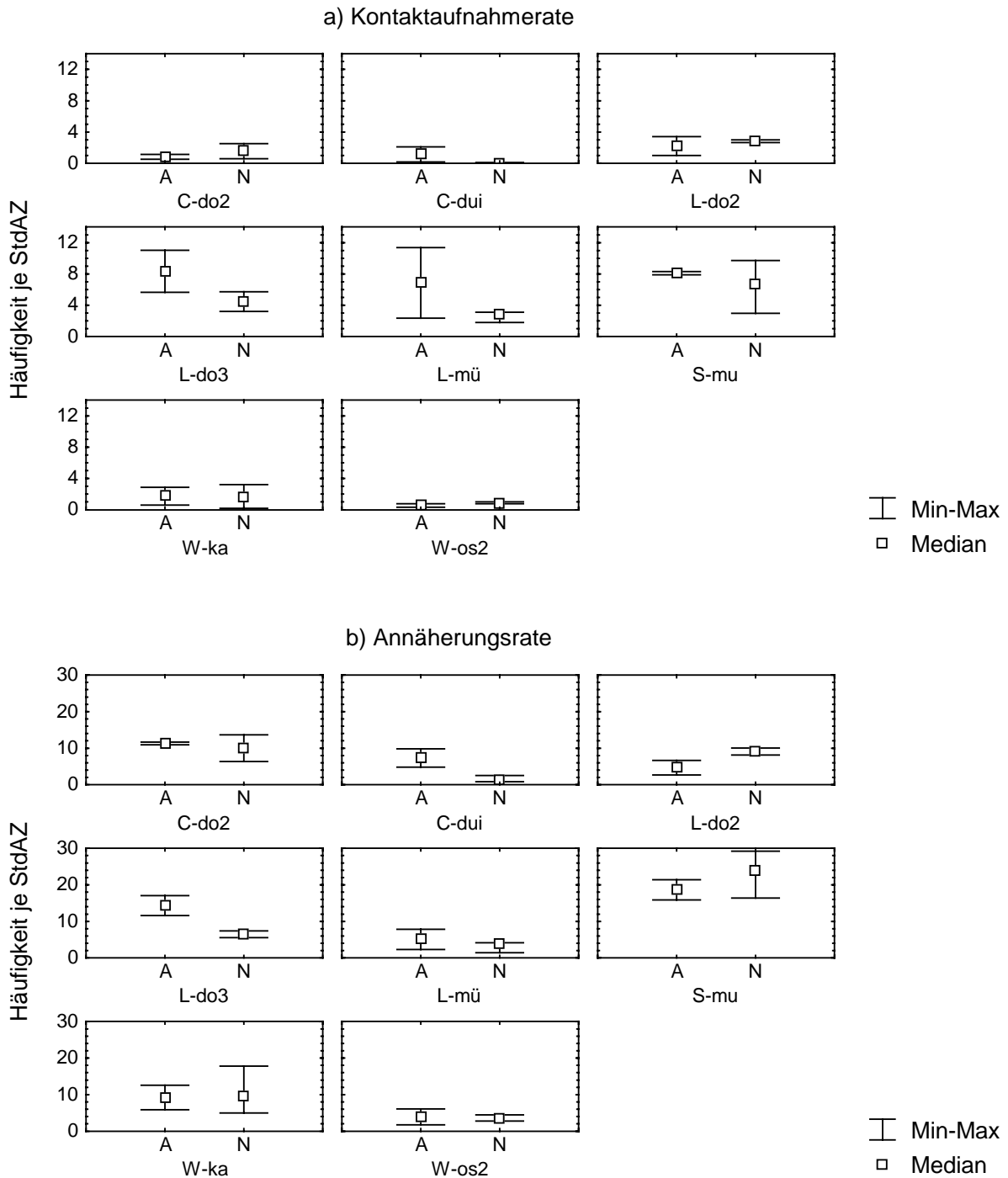


Abb. 30. Median, Minimum und Maximum der Häufigkeit je StdAZ, mit der Alpha-Tiere (A) und Nicht-Alpha-Tiere (N) in den verschiedenen Rudeln a) Kontakt zu anderen aufnehmen und b) sich annäherten. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis.)

3.3.3.1.3. Häufigkeit von Kontaktaufnahme und Annäherung in Abhängigkeit vom Geschlecht

In Abb. 31 ist für jedes Rudel getrennt die Häufigkeit dargestellt, mit der Männchen und Weibchen Kontakt zu anderen Individuen aufnehmen bzw. sich annähern. Bei *Speothos* gingen die Weibchen etwas häufiger Kontakte zu anderen ein (8,3 mal/StdAZ) als die Männchen (5,8 mal/StdAZ). In allen drei *Lycaon*-Rudeln war es umgekehrt: Die Männchen

gingen häufiger Kontakte ein (L-do2: 3,0, L-do3: 8,4, L-mü: 7,2 mal/StdAZ) als die Weibchen (L-do2: 2,0, L-do3: 4,4, L-mü: 2,3 mal/StdAZ). Bei *Cuon* und *C. lupus* ist der Median der Kontaktaufnahmerate bei Männchen und Weibchen nahezu gleich.

Die Häufigkeitsrate der Annäherungen unterscheidet sich bei Männchen und Weibchen in der Mehrzahl der Rudel nicht. Nur bei *C. lupus* in Osnabrück näherten sich die Männchen deutlich häufiger: Das Minimum der Männchen (2,8 mal/StdAZ) liegt über dem Wert des Weibchens (1,7 mal/StdAZ). In allen anderen Rudeln liegt der Median der Weibchen im Streubereich der Männchen.

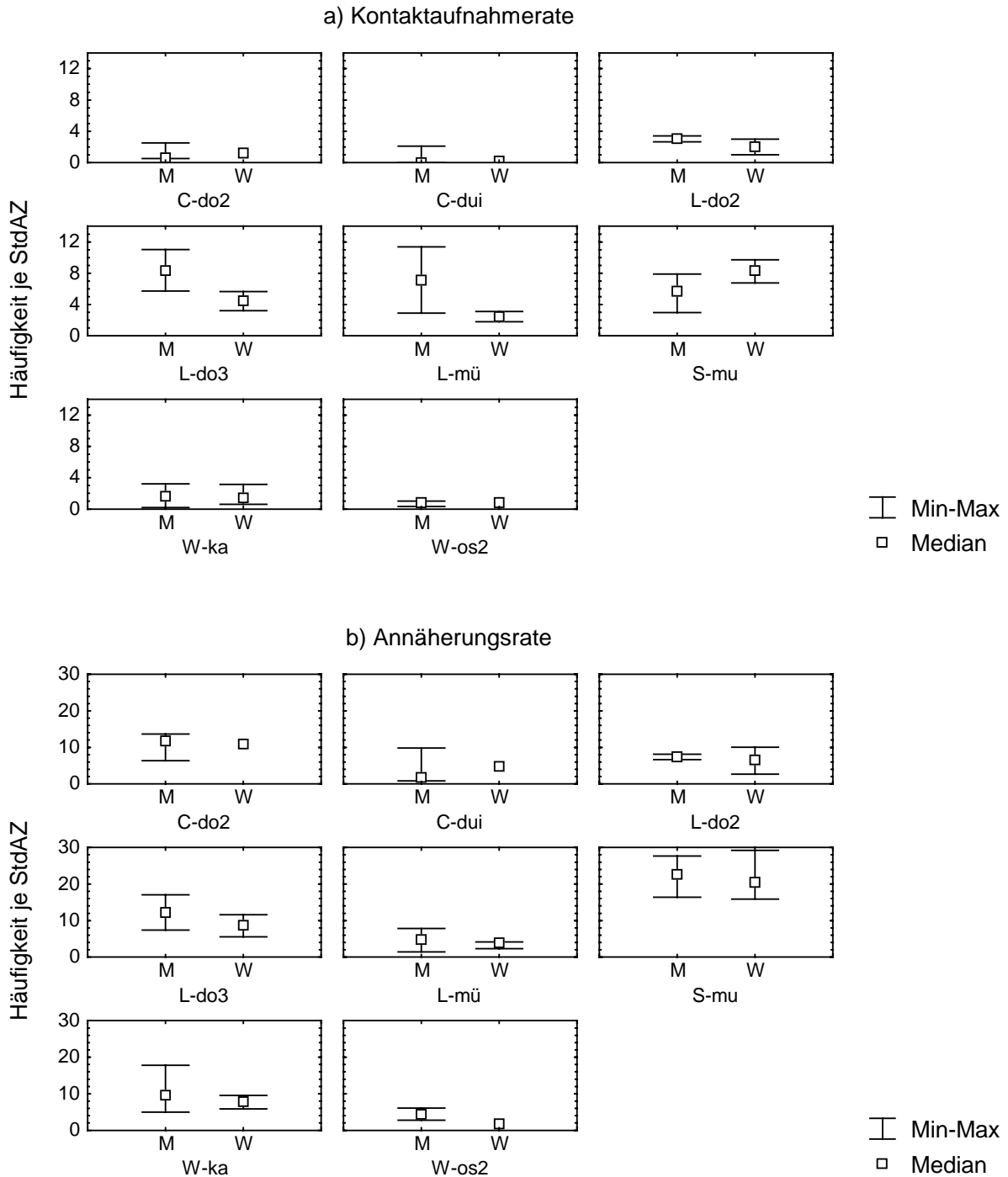


Abb. 31. Median, Minimum und Maximum der Häufigkeit je StdAZ, mit der Männchen und Weibchen in den verschiedenen Rudeln a) Kontakt zueinander aufnehmen und b) sich annäherten. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

Abschnittsdiskussion

Dass die Rüden von *Lycaon* deutlich häufiger Kontakt eingingen als Weibchen, hängt im München sicher und in Dortmund möglicherweise mit der Paarungszeit zusammen. Von Haushunden ist bekannt, dass läufige Hündinnen eine unwiderstehliche Anziehungskraft auf Hunderüden ausüben (z. B. LORENZ 1965:58, ZIMEN 1988a:166, TRUMLER 1989:245). Während der Ranzzeit enthält der Harn der Weibchen vermutlich Pheromone, die eine anziehende Wirkung auf Rüden haben (FOX 1975b:159).

Im Gegensatz dazu stehen die ebenfalls zur Paarungszeit beobachteten Wölfe in Klein-Auheim. Bei ihnen nahmen die Rüden zwar nicht häufiger Kontakte auf als die Weibchen, näherten sich aber deutlich öfter an. Es wäre denkbar, dass die Rüden ähnlich wie bei Haushunden und bei *Lycaon* zwar Nähe zum Weibchen suchten, dass es aber gewisse Hemmmechanismen gibt, die im Durchschnitt seltenere Kontakte bedingen. Dazu passt ZIMENS (1988a:166) Beobachtung, dass die Paarungszeit von Wölfen im Vergleich zu Haushunden eher unauffällig verläuft.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass das Geschlecht außerhalb der Paarungszeit wohl keinen Einfluß auf die durchschnittliche Häufigkeit der Kontaktaufnahme und Annäherung zu allen anderen Rudelmitgliedern hat. Während der Paarungszeit kann die Häufigkeitsrate der Kontaktaufnahme und Annäherung der Rüden aber deutlich erhöht sein.

3.3.3.2. Art der Kontaktaufnahme und Annäherung

3.3.3.2.1. Rudelvergleich

Die Art der Kontaktaufnahme war bei den einzelnen Rudeln sehr unterschiedlich (Abb. 32). Eine bei allen Rudeln vorkommende und in einigen Rudeln auch relativ häufige Art der Kontaktaufnahme war Beschnuppern (inkl. Beleckern, Beknabbern etc.). Vor allem die drei *Lycaon*-Rudel und *C. lupus* in Osnabrück hatten hier einen großen Anteil ihrer Kontaktaufnahmen (36,4 - 63,9 %). Die Häufigkeit des Beschnupperns scheint aber nicht von der Paarungszeit abzuhängen. *Lycaon* in Dortmund im Juli und *C. lupus* in Osnabrück hatten auch einen relativ hohen Anteil an Beschnuppern und wurden nicht während der Ranz beobachtet. Umgekehrt ist der Anteil an Beschnuppern bei *C. lupus* in Klein-Auheim relativ gering (14,6 %).

Es sei daran erinnert, dass es bei *Lycaon* in Dortmund 1997 Anfang August zu einem Rangordnungswechsel kam. Interessant ist nun, dass bei diesem Rudel der Anteil der rangrelevanten Kontaktaufnahmen und des Dazulegens zum Ruhen im Juli und im August etwa gleich ist. Im August war allerdings der Anteil an neutralem Vorbeigehen niedriger, während der Anteil an Beschnuppern deutlich höher lag. In Verbindung mit den insgesamt häufigeren Kontaktaufnahmen im August könnte dies wieder ein Hinweis auf den Beginn der Paarungszeit sein, da die Tiere ein größeres Interesse aneinander hatten.

Bei der Art der Kontaktaufnahme hat mit Ausnahme von *Cuon* in Duisburg nur *Speothos* einen fast 50%igen Anteil am neutralen Vorbeigehen. Bei den anderen Rudeln hat neutrales Vorbeigehen nur etwa einen 10%igen Anteil an allen Kontaktaufnahmen. Der bei *Cuon* in Duisburg festgestellte hohe Wert für neutrale Kontaktaufnahmen von 54 % ist ein Ausreißerwert und kann vernachlässigt werden. Bei diesem Rudel wurden insgesamt nur sehr wenige Kontaktaufnahmen beobachtet und in mehreren Individuenpaaren gar keine. Der sehr hohe Wert für neutrale Kontaktaufnahmen in diesem Rudel kam dadurch zustande, dass zwei Individuen nur je einmal bei der Kontaktaufnahme und in beiden Fällen beim Vorbeigehen beobachtet werden konnten. Für sie ist der prozentuale Anteil am Vorbeigehen daher 100 %,

wodurch der Rudeldurchschnitt verzerrt wird. Die Befunde dieses Rudels sind aufgrund der sehr seltenen Kontaktaufnahmen nur bedingt zu verallgemeinern.

Bei *C. lupus* konnte in keinem Rudel beobachtet werden, wie Individuen zum Ruhen Kontakt aufnehmen. Wie in Kap. 3.4. (Distanzen) dargestellt, schliefen *Speothos* und *Lycaon* oft eng aneinander gedrängt längere Zeiten. Sie hatten daher eine relativ geringe durchschnittliche Distanz beim Ruhen. Gleichzeitig haben sie aber auch einen verhältnismäßig geringen Anteil an Kontaktaufnahmen zum Ruhen (16,2 - 27,4 %), denn lagen sie einmal, blieben sie meist längere Zeit so liegen. Anders war es bei *Cuon* in Dortmund und zu einem geringen Teil auch in Duisburg. Wie in Kap. 3.4. (Distanzen) dargestellt, schliefen die Rothunde in großem Abstand zueinander. Einen relativ großen Anteil ihrer Kontakte (18,4 %) gingen die Dortmunder Tiere aber dadurch ein, dass sie sich vor einen bereits liegenden Partner legten („Liegen vor einem Liegendem“). Bei *C. lupus* in Klein-Auheim fand ein großer Teil der Kontaktaufnahmen (42,7 %) während der Zeremonien statt.

Bei Annäherungen war in fast allen Rudeln neutrales Vorbeigehen, Folgen oder Dazustellen mit ca. 60 % bis fast 100 % am häufigsten (Abb. 33). Nur bei *Cuon* in Dortmund war der Anteil an sonstigen Annäherungen noch etwas höher (49,4 %) als der Anteil des neutralen Vorbegehens (43,9 %). Dieser höhere Wert basiert darauf, dass sich die Tiere sehr häufig bei der Nahrungsaufnahme nahe kamen, da sie sich dafür in einen engen, dicht von Büschen umstandenen und kaum einsehbaren Gehegewinkel zurückzogen und dort nebeneinander fraßen. Bei *C. lupus* in Klein-Auheim näherten sich die Individuen außer beim neutralen Vorbeigehen (62,9 %) auch häufig während der Zeremonien (33,4 %) an.

Abschnittsdiskussion

Beim Vergleich der vier Canidenarten fällt *Speothos* besonders durch die überwiegend neutralen Kontaktaufnahmen auf. Kontaktaufnahmen zum Ruhen wurden zwar bei *Lycaon*, *Speothos* und *Cuon* beobachtet, doch unterscheiden sie sich grundlegend in ihrer Bedeutung. Während *Lycaon* und *Speothos* tatsächlich in Kontakt mit anderen Tieren ruhen, legen sich *Cuon*-Individuen im Rahmen von sozialen Interaktionen kurzfristig zueinander, wobei sie sich für ein bis zwei Minuten aneinanderschmiegen und dann wieder aufstehen und sich trennen. Bei diesem Verhalten handelt es sich wegen der Kürze des Liegens und des sonst nicht beobachteten Anschmiegens nicht um echtes Ruhen, sondern um scheinbares Ruhen (HABENBERG 1965). Dem kurzfristigen Zusammenliegen kommt daher soziale Funktion zu und es könnte sich um eine Art Zeremonie handeln.

Dass Kontaktaufnahmen im Rahmen von Zeremonien nur bei *C. lupus* vorkamen, ist durch die Methode der Datenerhebung bedingt. Bei *C. lupus* waren Zeremonien durch plötzliches Zusammenkommen vieler Tiere und das meistens dabei vorkommende Heulen klar zu definieren. Alle Kontaktaufnahmen während der Zeremonien wurden daher zusammengefasst. Bei den anderen Arten gibt es auch Zeremonien, wie in Kap. 3.1.3. (soziale Verhaltensweisen) bereits ausführlich dargestellt, doch waren sie weniger genau abzugrenzen. Die Arten der Kontaktaufnahmen wurden deshalb nicht unter dem Begriff Zeremonie zusammengefasst.

Da die beobachteten Annäherungen aller Rudel überwiegend neutralen Charakter hatten, wurde anhand der Annäherungen keine weitere differenzierte Auswertung durchgeführt.

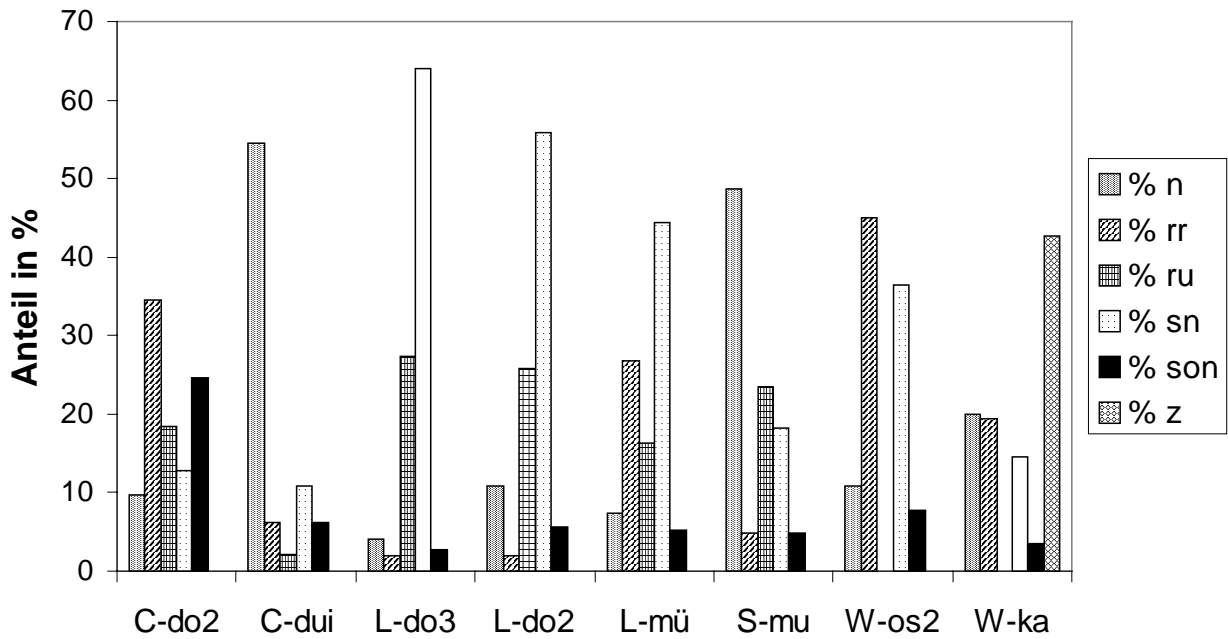


Abb. 32. Prozentualer Anteil der unterschiedlichen Kontaktaufnahmekategorien bei verschiedenen Rudeln. (n - neutral, rr - range relevant, ru - Ruhen, sn - Beschnuppern, son - Sonstiges, z - Zeremonie.) (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

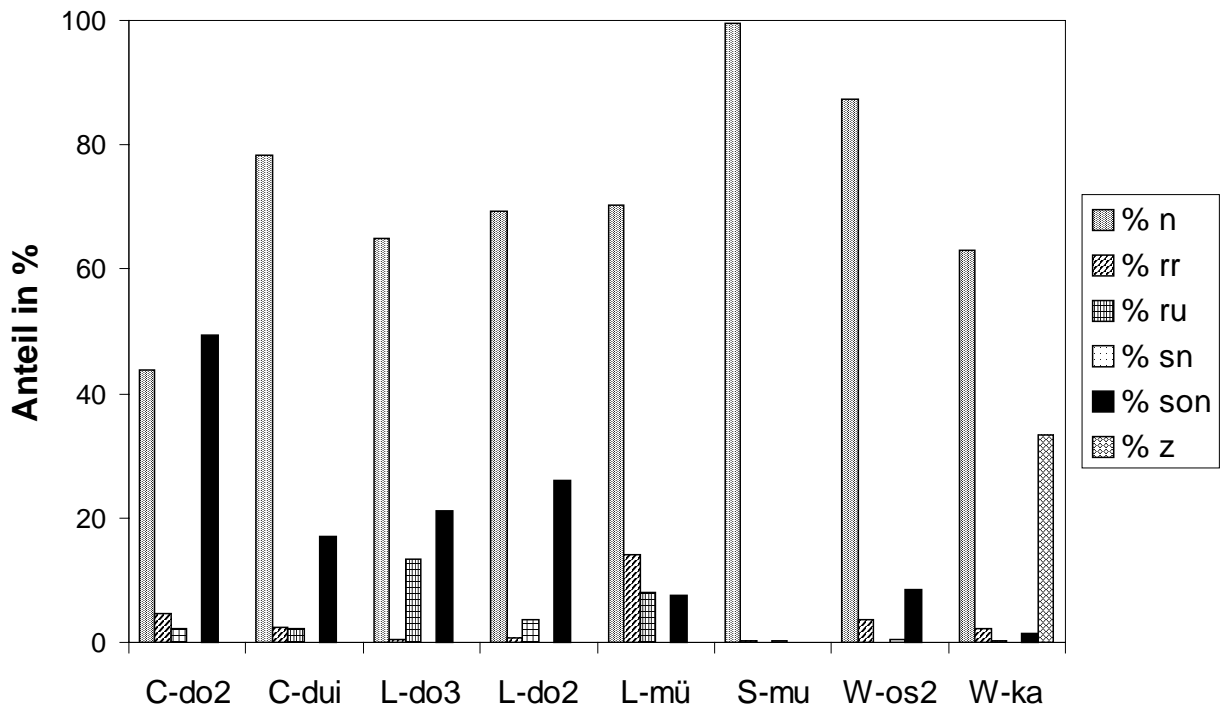


Abb. 33. Prozentualer Anteil der unterschiedlichen Annäherungsarten bei verschiedenen Rudeln. (n - neutral, rr - range relevant, ru - Ruhen, sn - Beschnuppern, son - Sonstiges, z - Zeremonie.) (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

3.3.3.2.2. Art der Kontaktaufnahme in Abhängigkeit von Rangposition, Dominanzverhältnis und Geschlecht

Eine Untersuchung der Art der Kontaktaufnahmen für alle Rudel zusammengefasst ergab, dass weder Rangposition noch Dominanzverhältnis einen Einfluß auf die Art der Kontaktaufnahme haben. Das Geschlecht dagegen hat einen Einfluß, wie im Folgenden dargestellt wird.

In gleichgeschlechtlichen und gemischtgeschlechtlichen Individuenpaaren ist das Verhältnis der einzelnen Kontaktaufnahmearten nicht gleich groß (Abb. 34). Von Rüden zu Rüden (MM) kommen Kontaktaufnahmen, die im Zusammenhang mit rangrelevanten Situationen stehen, am häufigsten vor (Median ca. 30 %). Von Weibchen zu Weibchen (WW) hat Beschnuppert den größten Anteil (40 %). Auch von Rüden zu Weibchen (MW) liegt der größte Anteil der Kontaktaufnahmen beim Beschnuppert (50 %), während der Anteil rangrelevanter Kontaktaufnahmen einen sehr geringen Median hat (7 %). Bei den Kontaktaufnahmen der Weibchen zu den Männchen (WM) kommen neutrale Kontaktaufnahmen, Kontaktaufnahmen zum Ruhen und Beschnuppert etwa gleich häufig vor (20 - 25 %), während rangrelevante Kontaktaufnahmen wieder deutlich selten sind (8 %).

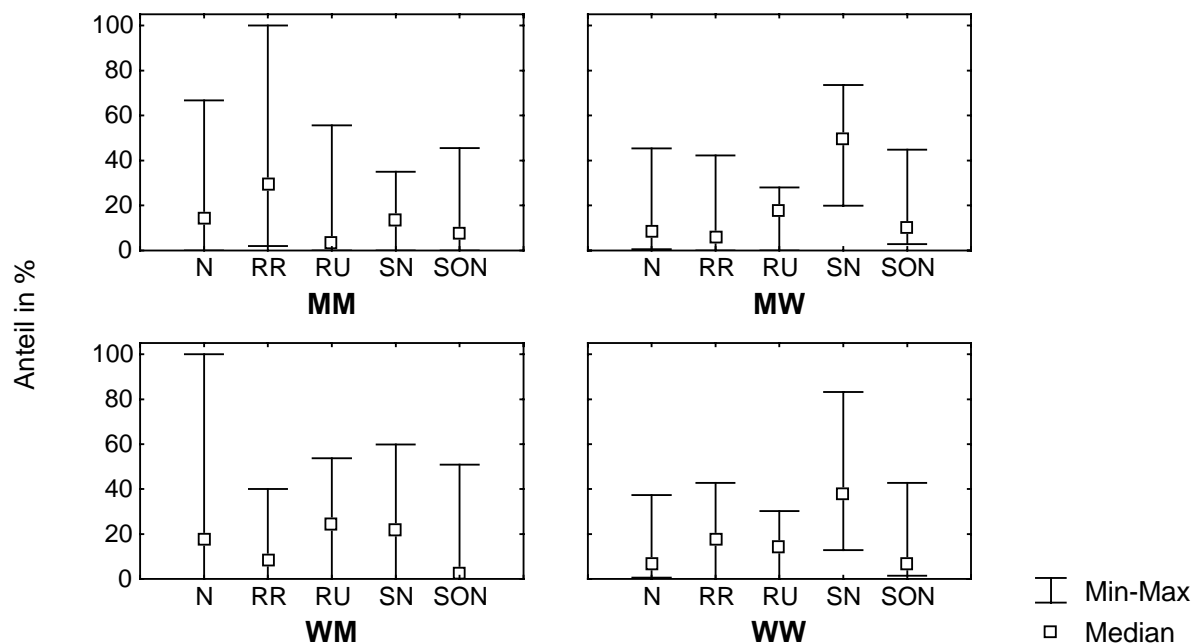


Abb. 34. Median, Minimum und Maximum des relativen Anteils der Kontaktaufnahmearten in Prozent für alle Rudel zusammengefasst zwischen Männchen (MM), von Männchen zu Weibchen (MW), von Weibchen zu Männchen (WM) sowie zwischen Weibchen (WW). (N - neutral, RR - rangrelevant, RU - Ruhen, SN - Beschnuppert, SON - Sonstiges, Z - Zeremonie.) (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

Beachtenswert ist, dass die Minima des Anteils an Beschnuppert sowohl von Männchen zu Weibchen (19,8 %) als auch von Weibchen zu Weibchen (12,8 %) als einzige Minima deutlich über Null liegen. Dies bedeutet, dass das Beschnuppert von Weibchen in allen Rudeln zu einem nicht zu vernachlässigendem Anteil vorkam, und zwar sowohl in als auch außerhalb der Paarungszeit.

Dass in gleichgeschlechtlichen Individuenpaaren die rangrelevanten Kontaktaufnahmen einen größeren Anteil als in den verschiedengeschlechtlichen Paaren haben, passt zu den Ergebnissen aus Kap. 3.2. (Rangordnung). Dort wurde bereits festgestellt, dass es zwischen gleichgeschlechtlichen Individuenpaaren insgesamt häufiger zu rangrelevanten Interaktionen kommt als zwischen verschiedengeschlechtlichen.

3.3.3.3. Kontaktaufnahmen innerhalb eines Individuenpaares

3.3.3.3.1. Rudelvergleich

Während in Abschnitt 3.3.3.1. untersucht wurde, wie häufig die Tiere Kontakt durchschnittlich zu allen anderen Individuen des Rudels aufnahmen, soll in diesem Abschnitt untersucht werden, ob die Häufigkeit der Kontaktaufnahmen davon abhängt, wer der Partner ist. (Für alle Individuenpaare ist in Tab. A4 im Anhang aufgelistet, wer jeweils für wieviel Prozent der beobachteten Kontaktaufnahmen verantwortlich ist.) Annäherungen wurden in diesem Abschnitt nicht weiter ausgewertet und dargestellt, da sich erstens mit Ausnahme des beschriebenen Falls von *C. lupus* in Klein-Auheim keine besonderen Unterschiede zwischen Kontaktaufnahmen und Annäherungen zeigten (Kap. 3.3.3.1) und da zweitens der größte Anteil der Annäherungen neutraler Art war (Kap. 3.3.3.2.).

In Tab. 15 ist dargestellt, inwieweit die Alpha-Tiere der verschiedenen Rudel durchschnittlich den geringsten und den höchsten Anteil an den Kontaktaufnahmen hatten. In fast allen Rudeln hatte das Alpha-Weibchen durchschnittlich den geringsten Anteil an den Kontaktaufnahmen. Bei *Cuon* in Duisburg nahm das Alpha-Weibchen zwar nur extrem wenige (durchschnittlich 2,4 %) Kontakte auf, es gab aber noch ein Männchen PO, von dem überhaupt keine Kontaktaufnahmen beobachtet werden konnten und das deshalb einen noch geringeren Anteil an den Kontaktaufnahmen hatte (0 %) (vgl. Tab. A4 im Anhang). Dieses Männchen PO lief während seiner Aktivitätszeit überwiegend stereotyp in einem Gehegeteil herum und sein Verhalten ist nur unter Vorbehalt zu verallgemeinern. Vermutlich handelt es sich daher bei dem geringen Anteil dieses Männchens um eine Ausnahme (vgl. Kap. 3.4.3.3.). Bei *Lycaon* in Dortmund im August hatte ebenfalls nicht das derzeitige Alpha-Weibchen den geringsten Anteil, sondern das andere, vorherige Alpha-Weibchen. Möglicherweise liegt auch hier eine besondere Situation vor, da das Alpha-Weibchen nicht noch im Zuge des Rangordnungswechsels besonders aktiv war.

Bei den Rüden bietet sich dagegen ein weniger einheitliches Bild. In drei Rudeln (*Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* und *C. lupus* in Klein-Auheim) hatte der Alpha-Rüde nach dem Alpha-Weibchen den zweitgeringsten Anteil an den Kontaktaufnahmen, so dass beide zusammen die wenigsten Kontakte aufnahmen. In vier Rudeln hatte der Alpha-Rüde den höchsten Anteil an den Kontaktaufnahmen (*Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997).

Tab. 15. Vorkommen (+) und Nichtvorkommen (-) des Merkmals, dass die Alpha-Tiere durchschnittlich den geringsten bzw. den höchsten Anteil an den Kontaktaufnahmen zu ihren Partnern haben. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

Rudel	<u>Alpha-Paar</u> hat durchschnittlich den <u>geringsten</u> Anteil an den Kontaktaufnahmen	<u>Alpha-Weibchen</u> hat durchschnittlich den <u>geringsten</u> Anteil an den Kontaktaufnahmen	<u>Alpha-Rüde</u> hat durchschnittlich den <u>höchsten</u> Anteil an den Kontaktaufnahmen
C-dui	-	(-) +	+
C-do2	+	+	-
L-do2	-	+	+
L-do3	-	-	+
L-mü	-	+	-
S-mu	+	+	-
W-os2	-	+	+
W-ka	+	+	-

Abschnittsdiskussion

Vermutlich überlagern sich bei der Häufigkeit, mit der die Alpha-Weibchen und die Alpha-Rüden Kontakte aufnehmen, zwei verschiedene Verhaltensmuster. Da sich fast alle Alpha-Weibchen am passivsten bei den Kontaktaufnahmen verhielten, könnte es sich bei ihnen um ein generelles Geschlechtsmerkmal handeln. Das in den verschiedenen Rudeln gegensätzliche Verhalten der Rüden könnte dagegen auf Strategien in der Rudelführung hinweisen und damit ein Anzeichen für übergeordnete Rudelstrukturen sein. Da sich die drei Rudel (*Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* und *C. lupus* in Klein-Auheim) auch in anderen Merkmalen von den übrigen Rudeln unterschieden, sollen alle Unterschiede zwischen den Rudeln zusammenfassend in Kap. 4.1. diskutiert werden.

Da zumindest Alpha-Weibchen und Alpha-Rüden einen unterschiedlich großen Anteil an den Kontaktaufnahmen haben, soll im folgenden Abschnitt vertiefend untersucht werden, welche Auswirkungen ein Unterschied in Rangposition, Dominanzverhältnis oder Geschlecht der Individuen eines Paares auf die Kontaktaufnahmen zueinander haben kann.

3.3.3.3.2. Kontaktaufnahmen innerhalb eines Individuenpaares in Abhängigkeit von Rangposition, Dominanzverhältnis und Geschlecht

Der Median des prozentualen Anteils an den Kontaktaufnahmen der Alpha-Tiere war im Vergleich zu den Nicht-Alpha-Tieren in den verschiedenen Rudeln extrem unterschiedlich. Der Median lag zwischen 83 % bei *Cuon* in Duisburg und 15 % bei *Cuon* in Dortmund (Abb. 35). Da sich der Anteil der Alpha-Tiere an den Kontaktaufnahmen zwischen verschiedenen Rudeln deutlich unterscheidet, scheint die Alphaposition keinen direkten Einfluss auf den Anteil der Kontaktaufnahmen innerhalb eines Individuenpaares zu haben. Da sich auch die Rudel der einzelnen Arten z. T. extrem unterscheiden, lassen sich keine Artcharakteristika feststellen.

In Abb. 36 ist zu erkennen, dass der relative Anteil der Kontaktaufnahmen der dominanten Tiere in einigen Fällen kleiner und in anderen größer als der Anteil der unterlegenen Individuen ist. Das Dominanzverhältnis innerhalb eines Individuenpaares scheint daher keinen direkten Einfluss auf die Häufigkeit zu haben, mit der Kontakte zwischen den Individuen des Paares eingegangen werden.

Es sei noch einmal betont, dass in diese Untersuchung alle Individuenpaare eingehen, die sich in ihrem Rang unterscheiden, unabhängig davon, ob sie Alpha-Tiere oder nicht sind. Die individuellen Beziehungen der Tiere werden so differenzierter berücksichtigt, als wenn die Tiere nach ihrer Alpha-Position gruppiert werden. Es ist daher interessant festzustellen, dass in den drei Rudeln *Cuon* in Dortmund, *Speothos* und *C. lupus* in Klein-Auheim die dominanten Tiere einen geringeren Anteil an den Kontaktaufnahmen hatten als die unterlegenen. Gerade in diesen drei Rudeln hatten, wie bereits oben dargestellt, nicht nur die Alpha-Weibchen, sondern auch die Alpha-Rüden einen besonders geringen Anteil an den Kontaktaufnahmen. Es wurde bereits angedeutet, dass es sich dabei möglicherweise um unterschiedliche Rudelführungsstrategien handelt. Diese Strategien würden dann möglicherweise auch zwischen anderen Individuenpaaren eine Rolle spielen, nicht nur bei den jeweiligen Alpha-Rüden. Eine ausführliche Diskussion der Zusammenhänge soll in Kap. 4.1. (Rudelführung) zusammen mit den Ergebnissen aus Kap. 3.2. (Rangordnung) und Kap. 3.5. (Harnen und Koten) erfolgen.

Bei einer Aufgliederung nach Geschlechtern zeigt sich, dass in gemischtgeschlechtlichen Paaren beim Eingehen von Kontakt die Männchen (mit 57,6 - 97,6 %) einen höheren medianen Anteil haben als die Weibchen (Abb. 37). Dies gilt für alle Rudel. Für alle Rudel

zusammengefasst, liegt ein statistisch signifikanter Unterschied zwischen dem Anteil der Männchen und dem der Weibchen vor (Sign-Test, $p < 0,01$). Es kann daher gefolgert werden, dass das Geschlecht einen Einfluss auf die Kontaktaufnahmen in verschiedengeschlechtlichen Individuenpaaren hat: Die Männchen aller untersuchten Rudel und damit aller untersuchten Arten nehmen gegenüber den Weibchen häufiger Kontakt auf als umgekehrt.

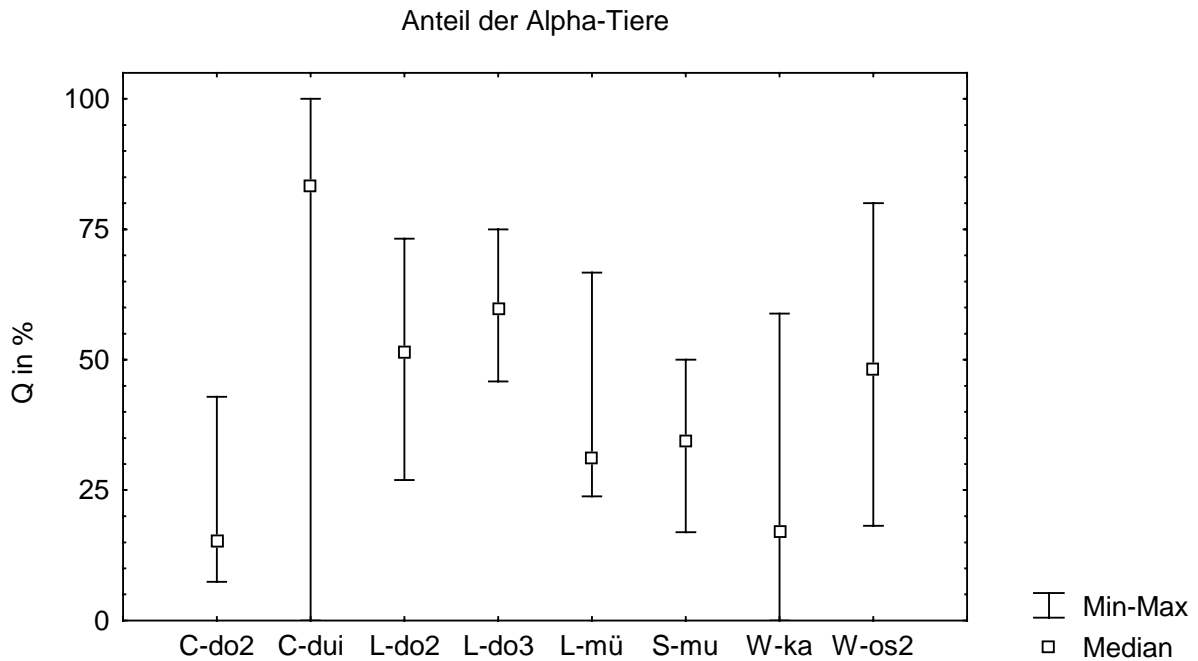


Abb. 35. Median, Minimum und Maximum des prozentualen Anteils der Kontaktaufnahmen der Alpha-Tiere in den aus Alpha-Tieren und Nicht-Alpha-Tieren gemischten Individuenpaaren (Q), für alle Rudel getrennt dargestellt. (Rudelbezeichnung siehe Abkürzungsverzeichnis).

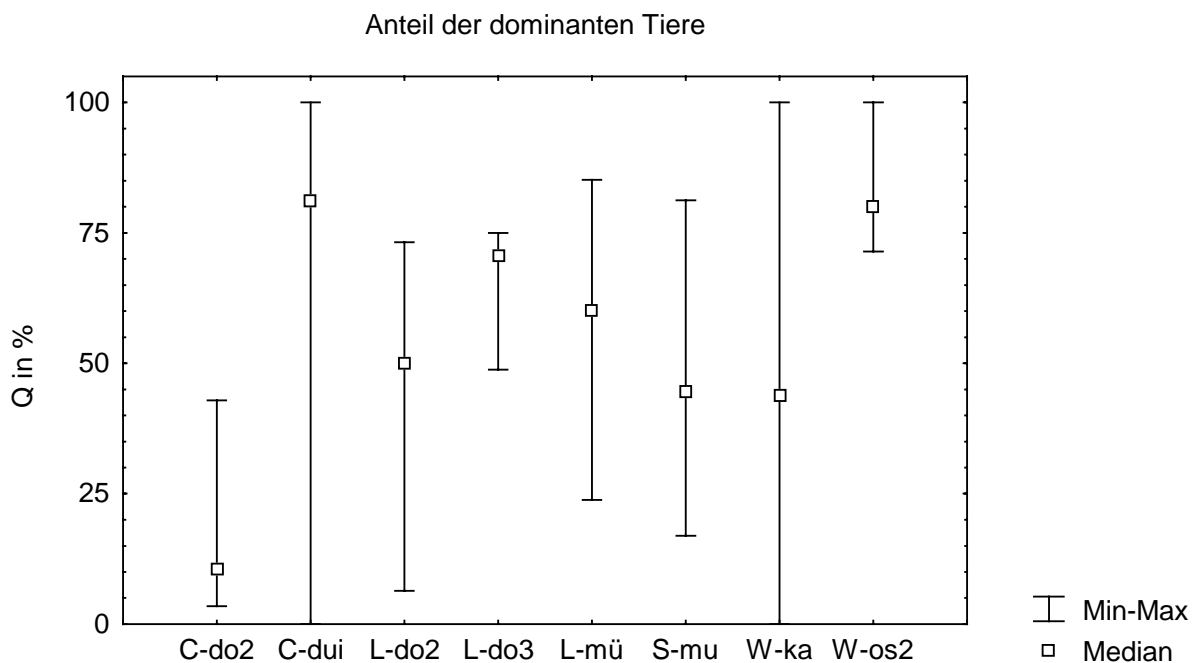


Abb. 36. Median, Minimum und Maximum des prozentualen Anteils der Kontaktaufnahmen der dominanten Tiere innerhalb der Individuenpaare mit bekanntem Dominanzverhältnis (Q), für alle Rudel getrennt dargestellt. (Rudelbezeichnung siehe Abkürzungsverzeichnis).

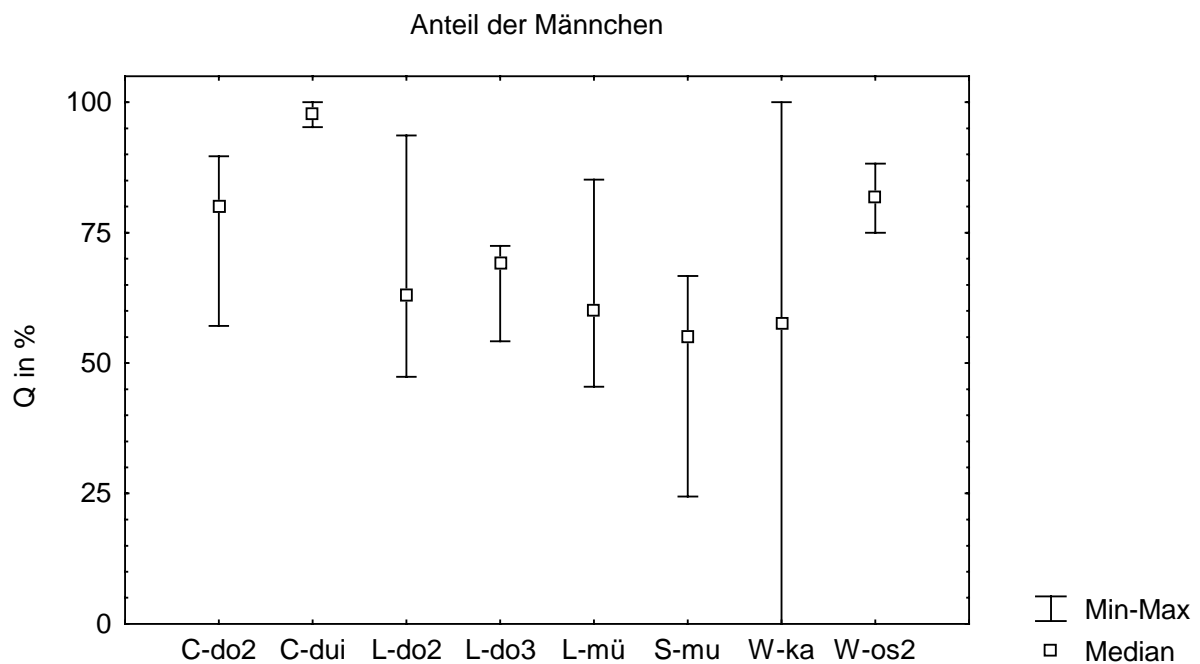


Abb. 37. Median, Minimum und Maximum des prozentualen Anteils der Kontaktaufnahmen der Männchen innerhalb der verschiedengeschlechtlichen Individuenpaare (Q), für alle Rudel getrennt dargestellt. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

3.3.3.4. Verhältnis von Kontaktaufnahme und Kontaktabbruch bzw. Annäherung und Sich-Entfernen

Im diesem Abschnitt sollen zusätzlich zu Kontaktaufnahme und Annäherung auch Brechen von Kontakten und Sich-Entfernen mit zur Beschreibung von individuellen Beziehungen herangezogen werden. Insbesondere soll geprüft werden, inwieweit sich der in der Primatenforschung entwickelte „HINDE-Index“ (HINDE & ATKINSON 1970, PALOMBIT et al. 1997) auch in der Canidenforschung anwenden läßt.

In Tab. A5 (im Anhang) ist für alle Individuenpaare, bei denen mindestens eine Aufnahme und eine Beendigung beobachtet werden konnte, der Index für Kontakte und Nähe aufgelistet. In dieser Tabelle ging es zunächst nur um die Größenordnung der Indizes. Die Anordnung der Individuen je Paar und damit das Vorzeichen des Indexes wurden nicht berücksichtigt.

Fast alle Indizes sowohl bei Kontakt (94,7 %) als auch bei Nähe (95,8 %) liegen zwischen -0,5 und +0,5 (Tab. 16). Selbst in einem engeren Rahmen von -0,2 und +0,2 liegen noch weit über die Hälfte aller Indizes (Kontakt: 59,6 %, Nähe: 75,0 %).

Abschnittsdiskussion

Die Mehrzahl der Indizes lag in einem Bereich um Null, da die meisten Individuen Kontakte bzw. Nähe genauso häufig aufnahmen wie beendeten. Tatsächlich schien es so zu sein, dass das kontaktaufnehmende bzw. sich annähernde Tier den Kontakt bzw. die Nähe selber schnell wieder beendete. So reckte z. B. eines von zwei nebeneinander stehenden Tieren seinen Kopf, um das andere am Fell zu beschnuppern, ging so Kontakt ein, wendete dann den Kopf wieder ab und beendete den Kontakt. Oder ein Tier näherte sich einem anderen, lief vorbei und entfernte sich dann wieder.

Tab. 16. Anzahl (und relative Häufigkeit in Prozent) der Größenordnungen der unter Anwendung des „Hinde-Index“ für Kontaktaufnahmen und Annäherungen berechneten Indizes aller Individuenpaare, bei denen mindestens eine Aufnahme und eine Beendigung beobachtet wurde, für alle Rudel zusammengefasst (Kontakt: n = 114, Nähe: n = 120).

Anzahl der Indizes zwischen	Kontakt		Nähe	
	Anzahl	in %	Anzahl	in %
- 0,2 und + 0,2	68	59,6 %	90	75,0 %
- 0,5 und + 0,5	108	94,7 %	115	95,8 %

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde bei der Protokollierung der Beendigungen nicht berücksichtigt, wie lange der Kontakt (Nähe) bestand und nicht unterschieden, ob ein selbst eingegangener Kontakt (Nähe) oder von anderen eingegangener Kontakt (Nähe) beendet wurde. Es kann daher anhand der aufgenommenen Daten nicht belegt werden, wie lange die Kontakte währten, und ob wie vermutet wirklich in den meisten Fällen das aufnehmende Tier auch das beendende war.

In der Primatenforschung wird der Index vor allem zur Beschreibung von Mutter-Kind-Beziehungen oder zur Beschreibung von Freundschaften herangezogen (z. B. HINDE & ATKINSON 1970, HINDE & WHITE 1974, PALOMBIT et al. 1997). In beiden Fällen verbringen die Tiere einen großen Teil der Zeit in Kontakt oder Nähe zueinander und der Index dient als Maß, wer von beiden verantwortlich für die gemeinsam verbrachte Zeit ist. Bei Caniden dagegen werden Kontakte außer beim Ruhen nur kurzfristig aufgenommen, z. B. beim Beschnuppern oder Vorbeigehen. Nach den Ergebnissen der vorliegenden Untersuchung scheint das aufnehmende Tier den Kontakt auch wieder zu beenden. Der Index als Maß der Verantwortung bietet daher nicht mehr Informationen als die Häufigkeit der Kontaktaufnahme bzw. der Annäherung allein.

Da die Indizes der meisten Individuenpaare um Null herum liegen, wird auf eine weitere Auswertung und einen Artvergleich anhand des Index im Rahmen der vorliegenden Arbeit verzichtet. Für zukünftige Untersuchungen zum gemeinsamen Ruhen von *Lycaon* oder *Speothos* könnte der Index aber nutzbringend herangezogen werden. Anders als in der vorliegenden Arbeit müßte dazu Aktivität bzw. Ruhe sowohl des Individuums als auch des Partners berücksichtigt werden und auch bei den Beendigungen protokolliert werden, welcher Art der Kontakt oder die Nähe war, die aufgegeben wurde. An *Lycaon* konnte bereits im Freiland gezeigt werden, dass Männchen und Weibchen in sich neu und dauerhaft formierenden Rudeln häufiger in Kontakt liegen als in instabilen Rudeln (MCCREERY 2000). Der Index könnte hier eventuell aufzeigen, ob eher Weibchen oder Männchen verantwortlich für den Rudelzusammenhalt sind.

3.3.4. Kapiteldiskussion

Eine Übersicht über die Ergebnisse zu Kontaktaufnahmen und Annäherungen gibt Tab. 17. Anhand dieser Tabelle sollen die vier untersuchten Arten miteinander verglichen und die Ergebnisse diskutiert werden.

Tab. 17. Übersicht über die Ergebnisse zu den Kontaktaufnahmen und Annäherungen der untersuchten Arten. Erklärungen siehe Text. (o: keine Abhängigkeit; +: positive Abhängigkeit (Alpha-Tiere bzw. dominante Tiere bzw. Männchen haben den größeren Anteil an den Kontaktaufnahmen und Annäherungen), -: negative Abhängigkeit (Nicht-Alpha-Tiere bzw. unterlegene Tiere bzw. Weibchen haben den größeren Anteil).

	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>
Kontakt- und Näheaufnahmen	mittel/wenig	mittel/wenig	mittel	viele
Art der Kontaktaufnahmen überwiegend ...	bes. Situationen Zeremonien, nicht Nahrungsaufnahme	bes. Situationen rangrelevante Interaktionen, Nahrungsaufnahme	bes. Situationen, Beschnuppern	neutral
Individualdistanz während der Aktivität	vorhanden	vorhanden	vorhanden	keine
Häufigkeit der Aufnahmen abhängig von ...				
Rangposition	o	o	o	o
Geschlecht	o	o	o	o
Verhältnis der Aufnahmen je Individuenpaar abhängig von ...				
Rangposition	o/-	+/-	+/-	-
Dominanzverhältnis	+/-	+/-	+/o	o
Geschlecht	+	+	+	+

3.3.4.1. Artspezifische Diskussion

C. lupus

C. lupus nimmt im Vergleich zu den anderen Arten nur relativ wenig Kontakte auf und zwar meist nur in besonderen Situationen, wie während der Zeremonien oder zu rangrelevanten Interaktionen. Folglich hat *C. lupus* während der Aktivitätszeit eine Individualdistanz.

Cuon

Auch *Cuon* nimmt im Vergleich zu den anderen Arten nur wenig Kontakte auf. Die aufgenommenen Kontakte finden fast ausschließlich in besonderen Situationen statt, z. B. in rangrelevanten Interaktionen. Es kann festgestellt werden, dass auch *Cuon* eine Individualdistanz hat.

Lycaon

Lycaon nimmt zumindest außerhalb der Paarungszeit nur geringfügig mehr Kontakte und Nähe auf als *Cuon* oder *C. lupus*. Die Kontaktarten sind überwiegend Beschnuppern, während neutrale Kontaktaufnahmen selten sind. Da bei *Lycaon* während der Aktivitätszeit nur relativ wenige Kontakte vorkommen und diese nicht zufällig sondern gezielt waren, kann angenommen werden, dass *Lycaon* eine Individualdistanz hat. Diese Individualdistanz wird nur unter bestimmten Bedingungen gebrochen und während der Aktivitätszeit weitgehend aufrecht erhalten.

Speothos

Die sehr hohe Frequenz der Kontakt- und Näheaufnahmen unterscheidet *Speothos* von den drei anderen Arten deutlich. Es fällt auf, dass bei *Speothos* die Art der Kontaktaufnahme überwiegend neutral ist: einfaches Vorbeilaufen, Nebeneinander-Stehen oder sogar Auflaufen, wenn ein sich bewegendes Tier plötzlich stehenbleibt und das dahinter laufende nicht rechtzeitig abbremst und auf den Vorderen aufläuft (vgl. SOMMER 1990). Bei *Speothos* kommt es daher zu ständigen Berührungen, ohne dass dabei eine bestimmte Absicht zu erkennen wäre.

Nach DRÜWA (1976:62,65) soll Beschnuppern eine Geste zur Kontaktaufnahme sein und damit eine Verhaltensweise, die der Paar- und Familienbindung dient. Er schreibt: „Wie auch bei anderen Caniden *dienen* dem Waldhund bestimmte Gesten *zur* Kontaktaufnahme untereinander (Beschnuppern von Ohren, Anogenitale, Nacken und Rücken);...“ (DRÜWA 1982:84, Hervorhebung durch Autorin der vorliegenden Arbeit).

In Rahmen der vorliegenden Arbeit wurde festgestellt, dass Beschnuppern mit 20 % nur einen geringen Anteil an den Kontaktaufnahmen hat und dass Beschnuppern im Vergleich zu dem 50%igen Anteil neutraler Kontaktaufnahmen bei *Speothos* weniger bedeutend ist. DRÜWA scheint übersehen zu haben, dass sich die Tiere nicht beschnuppern, *um* Kontakt aufzunehmen, sondern weil sie an einem bestimmten Geruch interessiert sind, der möglicherweise wichtige Informationen über die letzte Nahrung, den Hormonstatus oder ähnliches trägt. Sie *müssen* deshalb die Individualdistanz unterschreiten und Kontakt aufnehmen. Inwieweit für das Unterschreiten der Individualdistanz bestimmte Beschwichtigungsgesten, eine besondere Mimik oder Laute nötig oder vorhanden sind, damit es nicht auf aggressive Gegenwehr stößt, ist eine andere Frage und wurde weder im Rahmen der vorliegenden Arbeit noch bei DRÜWA untersucht. Es ist aber wahrscheinlich, dass gerade bei *Speothos* wegen des hohen Anteils an neutralen Kontaktaufnahmen überhaupt keine besonderen Gesten oder eine besondere Beschwichtigungsmimik zur Kontaktaufnahme notwendig sind.

Anhand der Ergebnisse dieses Kapitels (3.3.) ist zu erkennen, dass *Speothos* auch bei Aktivität häufige und regelmäßige Kontakte überwiegend neutraler Art hat. Auch MACDONALD (1996) beobachtete beim Hintereinanderlaufen und der gemeinsamen Nahrungsaufnahme oft enge physische Kontakte zwischen den Tieren. Aus diesen Beobachtungen folgt, dass *Speothos* während der Aktivität keine Individualdistanz hat.

3.3.4.2. Zur Individualdistanz der untersuchten Arten

Speothos unterscheidet sich durch das Fehlen einer Individualdistanz von den anderen drei untersuchten Arten, bei denen eine Individualdistanz festgestellt werden konnte. Die Individualdistanz fehlt typischerweise allen Canidenwelpen und bildet sich erst mit zunehmendem Alter bei fast allen Canidenarten aus (ZIMEN 1971:147ff, SOMMER 1990). Das Fehlen der Individualdistanz bei *Speothos* kann folglich als pädomorphes Merkmal gedeutet werden. Warum die fehlende Individualdistanz bei *Speothos* ultimativ eine Anpassung sein könnte, muß offen bleiben, da es kaum Informationen zum Leben unter natürlichen Bedingungen gibt.

Bei jungen Wölfen im Alter von weniger als vier Monaten kommt es häufig zu aggressiven, kämpferischen Auseinandersetzungen (ZIMEN 1971:198ff). Mit vier bis fünf Monaten werden diese aggressiven Auseinandersetzungen seltener und etwa ab dieser Zeit ist auch die Individualdistanz zwischen den Tieren immer deutlicher zu beobachten (ZIMEN 1971:198ff). Möglicherweise verhindert die Individualdistanz, die nicht einfach unterschritten wird, dass es schon bei geringen aggressiven Stimmungen zu kämpferischen Auseinandersetzungen kommt (ZIMEN 1971:199).

Bei *Speothos* kommen aber trotz der fehlenden Individualdistanz nicht mehr aggressive Auseinandersetzungen vor als bei anderen Canidenarten (vgl. Kap. 3.2.3.4., sowie BIBEN 1982a, 1982b). Es muß daher noch andere Mechanismen geben, die körperliche Auseinandersetzungen verhindern, wie z. B. ein geringeres Aggressionsniveau bzw. eine größere Toleranz oder Lernen durch schmerzhaft Erfahrung.

Über die Größe der Individualdistanz bei *Lycaon*, *Cuon* und *C. lupus* kann nur wenig ausgesagt werden. In der vorliegenden Arbeit war Nähe als die einer Körperlänge entsprechende Entfernung definiert. Da die Tiere aller untersuchten Rudel sich am häufigsten auf neutrale Art annähernten, kann zumindest gefolgert werden, dass die Individualdistanz während der Aktivitätszeit bei den drei Arten kleiner war als eine Körperlänge.

Das Verhältnis, mit dem Individuen in Abhängigkeit von ihrem Dominanzverhältnis zueinander Kontakt aufnehmen, war in den einzelnen Rudeln sehr unterschiedlich. Insbesondere die Rudel *Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* und *C. lupus* in Klein-Auheim unterschieden sich von allen anderen Rudeln. Die Ergebnisse sollen daher mit Ergebnissen aus anderen Kapiteln der vorliegenden Arbeit gemeinsam in der Abschlussdiskussion im Kap. 4.1. (Rudelführung) verglichen und diskutiert werden.

3.3.4.3. Artunabhängige Geschlechtsmerkmale

Eine Gemeinsamkeit aller untersuchten Rudel war, dass in verschiedengeschlechtlichen Individuenpaaren die Männchen häufiger Kontakte zu den Weibchen aufnahmen als umgekehrt.

Allerdings sind die Männchen der untersuchten Canidenarten nicht einfach generell aktiver als die Weibchen, denn es konnte kein Unterschied zwischen der durchschnittlichen Häufigkeit der Kontaktaufnahmen bei Männchen und bei Weibchen festgestellt werden. Entscheidend für die Interpretation der Ergebnisse ist daher die Art der Kontaktaufnahme zwischen den Geschlechtern. Während Weibchen Kontakte zu den Männchen etwa gleichhäufig durch Dazulegen, Beschnuppern und neutrale Verhaltensweisen aufnehmen, ist von den Männchen zu den Weibchen Beschnuppern mit Abstand die häufigste Art der Kontaktaufnahme.

Diese Ergebnisse stehen mit unterschiedlichen Reproduktionsstrategien von Männchen und Weibchen im Zusammenhang. Prinzipiell können Männchen ihren Fortpflanzungserfolg durch Paarungen mit mehreren Weibchen steigern (DERIX & VAN HOOFF 1995). Die Männchen stehen daher unter einem starken Selektionsdruck, Weibchen aufzuspüren (DERIX & VAN HOOFF 1995, KREBS & DAVIES 1996:204).

Bei rudellebenden Caniden wirft in der Regel nur ein Weibchen und zwar das Alpha-Weibchen Junge (z. B. *Lycaon*: FRAME et al. 1979, CREEL et al. 1997, *C. lupus*: RABB et al. 1967, *Speothos*: MACDONALD 1996, *Cuon*: VENKATARAMAN 1998). Von den Männchen, der vier hier untersuchten Arten ist bekannt, dass sich auch andere Rüden als der Alpha-Rüde mit dem Alpha-Weibchen paaren können (*Speothos*: MACDONALD 1996, *Lycaon*: VAN LAWICK 1973:26, *Cuon*: VENKATARAMAN 1998, *C. lupus*: SCHOTTÉ & GINSBERG 1987). Es wäre daher gut vorstellbar, dass alle Rüden und nicht nur der Alpha-Rüde unter einem gewissen Selektionsdruck stehen, Weibchen regelmäßig auf ihre Paarungsbereitschaft und ihren Hormonstatus hin zu beschnuppern.

In diesem Zusammenhang ist es interessant, dass auch von Weibchen zu Weibchen Beschnuppern die häufigste Art der Kontaktaufnahmen ist. Auch für Weibchen könnte es wichtig sein, den Hormonstatus der anderen Weibchen zu kennen, z. B. zu wissen, ob das Alpha-Weibchen oder „unerlaubterweise“ auch ein anderes Weibchen paarungsbereit wird. Eine Untersuchung über die Häufigkeit des Beschnupperns, eventuell resultierende aggressive Auseinandersetzungen und dem tatsächlich vorliegenden Hormonstatus (z. B. anhand von Kotproben, vgl. CREEL et al. 1997) könnten hier weitere Kenntnisse über die Bedeutung des Beschnuppern ermöglichen.

3.4. Distanzen

3.4.1. Vorbemerkungen

Die Distanzen zwischen verschiedenen Individuen einer Gruppe sind Ausdruck der räumlichen Struktur dieser Gruppe. Die räumliche Struktur ist neben anderen Verhaltensweisen, wie z. B. direkten Interaktionen zwischen Individuen, ein weiteres Merkmal, anhand dessen individuelle Beziehungen beschrieben werden können, und ermöglicht so eine andere Herangehensweise an Untersuchungen zur sozialen Struktur von Tiergruppen (z. B. IBANEZ 1986, PEREIRA 1988, PALOMBIT et al. 1997).

Caniden ruhen sehr viel und auch während ihrer Aktivitätszeit zeigen sie in stabilen Rudeln nur wenige kurze soziale Interaktionen, wie z. B. Rangstreitigkeiten oder Zeremonien (KÜHME 1965a, BUTRON 1977, CREEL et al. 1997, VENKATARAMAN 1999). Für Untersuchungen zum Sozialverhalten von Caniden kann die Einbeziehung der räumlichen Struktur ein hilfreicher Ansatz sein. Distanzen zwischen Individuen sind zu jedem beliebigen Zeitpunkt unabhängig von Aktivitäts- und Ruhezuständen der Tiere messbar und entsprechend können zu jedem Zeitpunkt Daten gewonnen werden, die Hinweise auf die sozialen Strukturen geben können.

Die räumlichen und sozialen Strukturen sind von einer Vielzahl von Faktoren abhängig, die von ökologischen Faktoren, wie z. B. Nahrungserwerb und Feindvermeidung, über biologische Faktoren, wie z. B. Aktivität und Ruhe, Alter und Geschlecht, bis hin zu sozialen Faktoren, wie z. B. Rang und soziale Bindungen, reichen (IBANEZ 1986). Die an verschiedenen Primatenarten gefundenen räumlichen und sozialen Strukturen lassen sich aber nicht alle durch diese Faktoren erklären. Es wird daher davon ausgegangen, dass für die räumlichen und sozialen Strukturen der verschiedenen Arten in stärkerem Maße taxonomische Gründe verantwortlich sind als ökologische (IBANEZ 1986).

In der vorliegenden Arbeit soll daher geprüft werden, ob die räumlichen Strukturen Hinweise auf mögliche Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den vier untersuchten Canidenarten geben können.

Dass eine enge räumliche Nähe ein Zeichen für eine enge soziale Bindung zwischen Individuen ist, ist von verschiedenen Primatenarten bekannt (z. B. SEYFARTH 1980, SMUTS 1983, IBANEZ 1986, PEREIRA 1988, PALOMBIT et al. 1997) und konnte in Gefangenschaft an *C. lupus* (ZIMEN 1976) sowie im Freiland an *Lycaon* (MCCREERY 2000) dokumentiert werden. Ob Nähe auch bei *Cuon* und *Speothos* ein Zeichen für eine enge soziale Bindung zwischen bestimmten Individuen sein kann, soll ebenfalls in diesem Kapitel überprüft werden.

3.4.2. Zur Methode und Auswertung

Wegen der Schwierigkeit, Distanzen in räumlicher Tiefe genau abzuschätzen, sind Entfernungsschätzungen zwischen Tieren oft problematisch und unakkurat (LEHNER 1996:503). Um die Distanzen zwischen den Tieren eines Rudeln möglichst genau festzuhalten, wurden alle Gehege vor Beginn der Datenaufnahme skizziert und die Entfernungen zwischen markanten Punkten, z. B. einem Baum oder großen Stein, im Gehege sorgfältig abgeschätzt und notiert. Diese markanten Punkte dienten dann bei der schnellen Entfernungsabschätzung zwischen den Tieren als Orientierungspunkte.

Für einen unvoreingenommenen Vergleich der verschiedenen Canidenarten wurde nur die einfache Entfernung zwischen den Individuen gemessen und direkt verrechnet. Es erschien

nicht ratsam, von vornherein bestimmte Entfernungskategorien festzulegen und zu gewichten oder eine bestimmte Entfernung um ein Fokustier herum als bedeutsam zu definieren, wie es in verschiedenen Untersuchungen an Primaten vorgenommen wurde (z. B. SEYFARTH 1980, SMUTS 1983, PEREIRA 1988, PALOMBIT et al. 1997).

Die Entfernungsmessung erfolgte anhand von Punktmessungen von einem Individuum aus zu allen anderen Rudelmitgliedern (*Cuon* in Duisburg, *Cuon* in Dortmund 1997, *Lycaon* in Dortmund 7/1997, *Lycaon* in Dortmund 8/1997, *Lycaon* in München, *Lycaon* in Osnabrück, *Speothos* in Mulhouse, *C. lupus* in Osnabrück 4/1997, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997) oder nur zum Nächsten (*C. lupus* in Klein-Auheim, *Speothos* in Mulhouse).

Bei den meisten Rudeln (*Cuon* in Duisburg, *Cuon* in Dortmund 1997, *Lycaon* in Dortmund 7/1997, *Lycaon* in Dortmund 8/1997, *Lycaon* in München, *Lycaon* in Osnabrück, *C. lupus* in Osnabrück 4/1997, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997) wurden die Daten zum Nächsten in der Auswertungsphase aus den Daten der Entfernungsmessung zu allen herausgezogen. Bei *Speothos* in Mulhouse wurden die Daten zum Nächsten unabhängig von den Entfernungsmessungen zu allen erhoben. Da in Osnabrück nur zwei Afrikanische Wildhunde gehalten wurden, sind die durchschnittliche Entfernung zu den anderen Rudelmitgliedern und die Entfernung zum Nächsten gleich. Da bei nur zwei Tieren die Entfernung von einem zum anderen die gleiche ist wie umgekehrt, wurden diese Tier nicht in der Untersuchung zur Entfernungsabhängigkeit von Alpha-Position und Geschlecht berücksichtigt.

Ruhe und Aktivität wurden nach Haltung und Verhalten des Individuums zum Zeitpunkt der Punktmessung definiert. Aktiv ist ein Tier, wenn es läuft, steht oder in einer scheinbaren Ruhestellung liegt (HABENBERG 1965:78), z. B. beim Lauern, Fressen im Liegen oder bei einer Unterwerfung. Ruhe ist ein „Oberbegriff für alle Zustände der Inaktivität“ (HABENBERG 1965:5), wobei das Tier schlafen oder aber bei körperlicher Ruhe wach sein kann.

Die Distanz zwischen zwei Individuen ist symmetrisch, da die Entfernung gemessen von Tier A zu Tier B genau so groß ist wie die Entfernung von Tier B zu Tier A. Werden diese Entfernungswerte in eine Matrix eingetragen, können sie an der Diagonalen gespiegelt und die beobachteten Entfernungswerte eines jeden Individuenpaares gemittelt werden.

Eine weiterer Untersuchungsaspekt war die Distanz zum Nächsten, sowie die Häufigkeit, mit der ein bestimmter Partner als Nächster vorkommt. Der Nächste eines Individuums ist jeweils das Rudelmitglied, das sich am nächsten, also in geringster Entfernung zu dem Individuum aufhält.

Die Entfernung zum Nächsten wird durch die Individualdistanz beeinflusst. Es sei betont, dass die Entfernung zum Nächsten und die Individualdistanz nicht das Gleiche sind, denn die Individualdistanz ist der Mindestabstand, den zwei Individuen zueinander in der Regel einhalten (FRANCK 1985:163). Die Entfernung zum Nächsten ist daher im allgemeinen bei Arten, die eine Individualdistanz haben, mindestens so groß wie diese. Die Entfernung zum Nächsten kann aber auch wesentlich größer sein, wenn z. B. zwei Tiere in größerem Abstand nebeneinander stehen oder laufen.

Im Falle, dass sich alle anderen Rudelmitglieder eines Individuums in einem weit entfernten Gehegeteil aufhielten, wurde „kein Nächster“ protokolliert und als Entfernung die Strecke zum übrigen Rudel aufgenommen. Die Entfernungen zum Nächsten wurden für alle Rudelmitglieder gemittelt und ergaben die mittlere Entfernung zum Nächsten je Rudel.

Hat ein Individuum A einen Nächsten B, ist es nicht zwangsläufig so, dass B auch A als Nächsten hat, sondern B kann ein anderes Tier C als Nächsten haben (Abb. 38).



Abb. 38. Graphische Darstellung des asymmetrischen Verhältnisses des Nächsten, von verschiedenen Individuen aus gesehen. Nächster von A ist B, Nächster von B ist aber nicht A sondern C.

Das Verhältnis eines Individuums zu seinem Nächsten ist daher nicht umkehrbar, es ist asymmetrisch. Aus dieser Tatsache folgt, dass weder die Häufigkeit, mit der ein Individuum ein anderes Tier als Nächsten hat, noch die Entfernung zum Nächsten die gleichen sind, die dieses nächste Tier im Durchschnitt zum erstgenannten Individuum hat. Werden die durchschnittlichen Distanzen in eine Matrix eingetragen, dürfen sie nicht an der Diagonalen gespiegelt und nicht gemittelt werden.

Zur Analyse der Daten wurde für jedes Individuum berechnet, wie häufig jedes andere Rudelmitglied als Nächster vorkommt und zur Vergleichbarkeit die absoluten Häufigkeiten in Prozent umgerechnet, wobei die Summe der Punktmessungen eines Individuums, jeweils für Ruhe und Aktivität getrennt, mit 100 gleichgesetzt wurde. Da ein Individuum gleichzeitig mehrere Nächste haben kann, z. B. wenn es genau zwischen zwei anderen Tieren steht oder wenn es mit mehreren anderen in Kontakt ruht, kann die Summe der Prozente größer als 100 sein.

Die prozentualen Häufigkeiten, mit der die Individuen bestimmte Partner als Nächste haben, wurden in eine Matrix eingetragen, wobei in der ersten Spalte die Individuen und in der obersten Zeile die jeweiligen Partner vermerkt wurden. Der Mittelwert einer jeden Spalte ergab die relative Häufigkeit, mit der ein Tier als Nächster vorkam.

Anhand der folgenden Merkmale können die Beziehungen zwischen Individuen beschrieben und so ein Überblick über die räumliche Struktur des Rudels gegeben werden (die Benennung dieser Merkmale erfolgt in Anlehnung an MORGAN et al. 1976):

Paarbildung: zwei Tiere haben sich gegenseitig am häufigsten als Nächsten,

Zentralposition: ein Tier kommt bei anderen Rudelmitgliedern am häufigsten als Nächster vor,

Randposition: ein Tier kommt bei anderen besonders selten als Nächster vor,

gleichmäßige Verteilung: alle Tiere des Rudels kommen etwa gleichhäufig als Nächster bei allen Rudelmitgliedern vor.

Das Vorkommen als häufigster Nächster von einem (oder zwei) Tieren, z. B. von einem oder beiden Alpha-Tieren, kam mit der theoretisch erwarteten Wahrscheinlichkeit verglichen werden, mit der dieses oder diese Tiere als Nächster zu erwarten sind. Die theoretische Wahrscheinlichkeit w in Prozent, mit der ein Tier der Eigenschaft x als häufigstes als Nächster vorkommt, wird wie folgt berechnet:

Für ein Tier:

$$w = (A_x \cdot 100) / N$$

Für zwei Tiere:

$$w = (A_x / N) \cdot [(A_x - 1) / (N - 1)] \cdot 100$$

wobei, A_x = Anzahl der Tier mit der Eigenschaft x (z. B. Alpha-Tiere oder Weibchen),
 N = Anzahl der Rudelmitglieder.

3.4.3. Ergebnisse

3.4.3.1. Mittlere Distanzen der verschiedenen Rudel

In fast allen Rudeln bei fast allen Individuen ist die mittlere Distanz, die ein Individuum zu den anderen Rudelmitgliedern hat, bei Aktivität größer als bei Ruhe (Tab. A6 im Anhang zeigt für alle Individuen die mittlere Distanz zu den übrigen Rudelmitgliedern). Der Unterschied zwischen Aktivität und Ruhe ist für alle Individuen eines Rudels gemeinsam berechnet bei *Lycaon* in Dortmund 7/1997 (Aktivität: 3,0 m, Ruhe: 7,8 m) und 8/1997 (Aktivität: 3,1 m, Ruhe: 6,5 m) sowie bei *Speothos* (Aktivität: 3,7 m, Ruhe: 1,6 m) statistisch signifikant (Mann-Whitney-U-Test: *Lycaon* 7/1997 und 8/1997: $p < 0,05$; *Speothos*: $p < 0,01$) (Tab. A7 im Anhang zeigt die mittlere Entfernung je Rudel). Eine besondere Ausnahme ist *Cuon* in Dortmund 1997, da dieses Rudel das einzige ist, bei dem die durchschnittlichen Entfernungen der Individuen während der Ruhe statistisch signifikant größer als während der Aktivität waren (Aktivität: 7,0 m, Ruhe: 12,9 m; Mann-Whitney-U-Test: $p < 0,05$).

In der weiteren Auswertung soll daher immer für Aktivität und Ruhe getrennt untersucht werden.

Die mittleren Distanzen zwischen den Individuen innerhalb eines Rudels unterscheiden sich deutlich in den verschiedenen Rudeln (vgl. Tab. A7 im Anhang), wobei sich aber eine Abhängigkeit von der Gehegegröße (vgl. Tab. 1) feststellen ließ. Je größer das Gehege ist, um so größer ist auch die mittlere Entfernung zwischen den Individuen (Spearman's Korrelationskoeffizient; Aktivität: $\rho = 0,86$, $N = 7$, $p < 0,05$, Ruhe: $\rho = 0,75$, $N = 7$, $p < 0,05$; dabei wurden Rudel aus gleichen Gehegen zusammengefasst: *C. lupus* in Osnabrück: W-os1 und W-os2; *Lycaon* in Dortmund 1997: L-do2 und L-do3). Wegen der Abhängigkeit der mittleren Distanzen von den Haltungsbedingungen soll im Rahmen der vorliegenden Arbeit anhand dieser Daten kein Vergleich der Rudel durchgeführt werden.

3.4.3.2. Entfernung zum Nächsten

Zwischen der durchschnittlichen Entfernung zum Nächsten innerhalb eines Rudels (vgl. Tab. A8 im Anhang) und der Gehegegröße (vgl. Tab. 1) besteht bei den verschiedenen Rudeln weder bei Aktivität noch bei Ruhe eine statistisch signifikante Korrelation (Spearman's Korrelationskoeffizient; Aktivität: $\rho = 0,24$, $N = 8$, ns, Ruhe: $\rho = 0,29$, $N = 8$, ns; Rudel aus gleichen Gehegen wieder zusammengefasst: *C. lupus* in Osnabrück: W-os1 und W-os2; *Lycaon* in Dortmund 1997: L-do2 und L-do3). Die Entfernung zum Nächsten kann daher zum Vergleich der Rudel und somit auch zum Vergleich der Arten herangezogen werden.

Beim Ruhen ist die Entfernung zum Nächsten bei den verschiedenen Rudeln unterschiedlich groß (Abb. 39a, Abb. 40, Abb. 41). Den geringsten Median der Entfernung hat *Speothos* mit fast 0 m. Bei drei *Lycaon*-Rudeln (Dortmund 7/1997, Dortmund 8/1997 und München) ist die Entfernung mit 1 bis 2 m relativ gering, aber bei dem *Lycaon*-Paar in Osnabrück liegt der Median mit 5 m über dem Maximum der anderen *Lycaon*-Rudel. Bei *C. lupus* liegen die Mediane der Entfernung zum Nächsten zwischen 3 und 10 m. In dem Wolfsrudel von Klein-Auheim ruhten die Tiere etwa mit einem Abstand von 3 m zueinander, aber ein einzelnes Tier hatte eine mittlere Distanz von fast 12 m (vgl. Tab. A9 im Anhang) und ist daher verantwortlich für das auffallend hohe Maximum in diesem Rudel. Es sei betont, dass es sich bei diesem Tier nicht um das aus dem Rudel ausgestoßene Weibchen mi handelte, das in der Auswertung nicht berücksichtigt wurde, sondern um ein anderes Weibchen qu.

Bei Aktivität ist der Unterschied zwischen den Arten weniger deutlich ausgeprägt als beim Ruhen, da sich die Mediane der mittleren Entfernungen zum Nächsten bei den verschiedenen Rudeln einer jeden Art stark unterscheiden (Abb. 39b). Auch während der Aktivität hat jedoch *Speothos* mit einem Median von etwa 1 m nur einen geringen Abstand zum Nächsten. *Cuon* in Dortmund 1997, *Lycaon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997, *Lycaon* in München sowie *C. lupus* in Klein-Auheim halten mit etwa 3 bis 4 m einen mittleren Abstand zueinander, während die Tiere der Rudel von *Cuon* in Duisburg, *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 und 10/1997 mit etwa 9 bis 14 m einen großen Abstand zueinander halten.

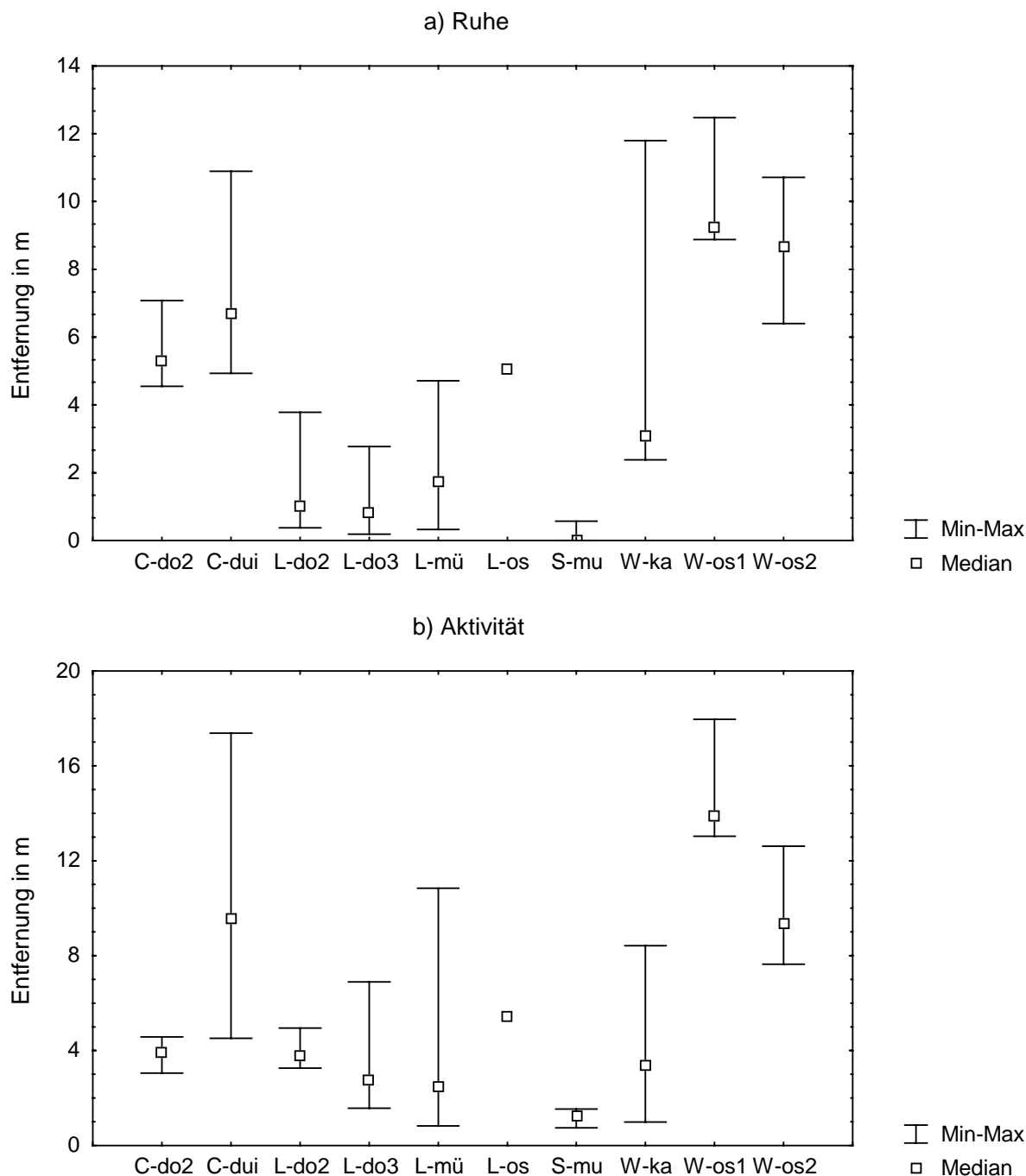


Abb. 39. Median, Minimum und Maximum der mittleren Entfernung in m der Individuen zu ihrem Nächsten für alle Rudel getrennt dargestellt, a) in Ruhe, b) bei Aktivität. Die Osnabrücker *Lycaon*-Gruppe bestand nur aus zwei Individuen, in diesem Fall ist die Entfernung von A zu B ist dieselbe ist wie von B zu A und es entfallen hier Minimum und Maximum. (Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).



Abb. 40. Die Individuen von *Speothos* legen sich zum Ruhen so eng neben- und auch übereinander, dass sie individuell nicht mehr alle zu unterscheiden sind. *Speothos* ist ein obligates Kontakttier. (Aufgenommen im Zoo von Mulhouse).



Abb. 41. Bei *C. lupus* ruhen die Rudelmitglieder in einem mehr oder weniger großen Abstand zueinander. *C. lupus* ist als Distanztier einzustufen. (Aufgenommen im Wildpark Klein-Auheim).

3.4.3.3. Häufigkeit eines bestimmten Nächsten

Die Matrizen mit den relativen Häufigkeiten, mit denen einzelne Individuen einen Partner als Nächsten haben, sollen hier nur exemplarisch an drei ausgewählten Rudeln bei Ruhe dargestellt werden (Tab. 18). Die vollständigen Tabellen für Ruhe und Aktivität aller Rudel finden sich im Anhang (Tab. A10).

Bei *Lycaon* in München sind das Alpha-Männchen MA und das Alpha-Weibchen wa zu fast 100 % der Messungen jeweils zueinander Nächster (Tab. 18a). Diese beiden Alpha-Tiere zeigen eine deutliche Paarbildung.

Innerhalb der anderen drei Rudelmitglieder nahm Weibchen wb eine zentrale Position ein. Diese Weibchen kam sowohl bei Männchen MB mit 72,6 % als auch bei Weibchen wc mit 50,2 % als häufigster Nächster vor. Weibchen wb selber hatte sowohl Männchen MB (57,1 %) als auch Weibchen wc (36,6 %) etwas weniger häufig als Nächste. Diese Dreiecksbeziehung ist ein Beispiel für das asymmetrische Verhältnis, mit dem verschiedene Individuen zueinander

Tab. 18. Relative Häufigkeit, mit der die einzelnen Individuen ein anderes Rudelmitglied als Nächsten haben, jeweils während Ruhe, ausgedrückt in Prozent der Summe der Punktmessungen (Anzahl). Da ein Individuum gleichzeitig mehrere Nächste haben kann, kann die Summe der Prozente größer als 100 sein. In der ersten Spalte ist jeweils das Individuum, in der obersten Zeile sind die Nächsten eingetragen. Die Anordnung der Individuen in der ersten Spalte erfolgte entsprechend ihrer Rangordnung von oben nach unten. Hatte ein Individuum einen Nächsten, dessen Identität nicht festgestellt werden konnte, war der Nächste unbekannt (unb.). Waren alle Rudelmitglieder des Individuums in einem weit entfernten Gehegeteil, hatte das Individuum keinen Nächsten (kei.). Anzahl: Summe der Punktmessungen. (Bezeichnung der Individuen: Männchen Großbuchstaben, Weibchen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere: Fettdruck, Nicht-Alpha-Tier: nicht Fettdruck).

a) *Lycaon pictus* in München

Ind.	zu MA %	zu wa %	zu wb %	zu wc %	zu MB %	Kein. %	unb. %	Summe %	Anzahl
MA		96,0	1,3	4,9	0,4	0,0	2,2	104,9	223
wa	97,0		1,7	3,5	0,0	0,0	1,3	103,5	230
wb	11,2	8,9		36,6	57,1	0,4	2,2	116,5	224
wc	38,1	32,6	50,2		16,7	4,2	4,6	146,4	239
MB	21,8	20,9	72,6	24,4		0,0	0,9	140,6	234
Mittel	42,0	39,6	31,5	17,3	18,6	0,9	2,2	122,4	Summe: 1150

b) *Cuon alpinus* in Dortmund 1997

Ind.	zu MB %	zu we %	zu MC %	zu MA %	unb. + kei. %	Summe %	Anzahl
MB		52,4	42,7	21,3	0,6	117,1	164
we	47,0		33,3	29,0	1,1	110,4	183
MC	38,7	38,7		37,6	1,7	116,8	173
MA	37,0	33,9	47,3		0,6	118,8	165
Mittel	40,9	41,7	41,1	29,3	1,0	115,8	Summe: 685

c) *Speothos venaticus* in Mulhouse

Ind.	zu el%	zu HU%	zu an%	zu NA%	zu PE%	zu BE%	zu ka%	Kein.%	unb.%	Sum.%	Anzahl
el		89,9	53,2	54,4	46,8	43,0	46,8	0,0	1,3	335,4	79
HU	80,8		46,2	50,0	38,5	46,2	37,2	5,1	3,8	307,7	78
an	97,9	100,0		89,6	81,3	79,2	70,8	0,0	0,0	518,8	48
NA	100,0	97,8	84,4		75,6	73,3	73,3	0,0	0,0	504,4	45
PE	100,0	100,0	94,3	88,6		68,6	77,1	0,0	0,0	528,6	35
BE	100,0	96,8	83,9	80,6	90,3		71,0	0,0	0,0	522,6	31
ka	100,0	98,0	88,2	78,4	82,4	80,4		0,0	0,0	527,5	51
Mittel	96,4	97,1	75,0	73,6	69,1	65,1	62,7	0,7	0,7	463,6	Su: 367

Nächster sind. Weibchen wb und Männchen MB zeigten während einiger Tage der Hochranz eine Paarbildung, während Weibchen wc sich zu dieser Zeit weitgehend alleine aufhielt. Mit Abklingen der Paarungszeit lag Weibchen wb zunehmend mehr mit Weibchen wc zusammen und Männchen MB lag alleine. Weibchen wb bildete so im Durchschnitt eine zentrale Position zu Männchen MB und Weibchen wc, die beiden letzteren kamen sich aber selten näher (16,7 % bzw. 24,4 %).

Bei *Cuon* in Dortmund (Tab. 18b) gab es nur eine relativ schwache Paarbildung zwischen dem Alpha-Männchen und dem Alpha-Weibchen, die sich gegenseitig mit 52,4 % bzw. mit 47,0 % der Zeit als Nächste hatten. Vielmehr hatten sich alle Rudelmitglieder gegenseitig etwa gleichhäufig als Nächste: So hatte Männchen MC z. B. Männchen MA zu 37,6 % und Männchen MB und das Weibchen zu je 38,7 % der Zeit als Nächste, während Männchen MC selber im Mittel zu 41,1 % als Nächster vorkam. Da diese Werte alle sehr eng beieinander liegen, ist dies ein Beispiel dafür, dass sich die einzelnen Individuen gleichmäßig verteilt

zueinander aufhalten und keines der Tiere eine besondere zentrale Position innerhalb des Rudels einnimmt.

Bei *Speothos* hatten sich die beiden Alpha-Tiere Männchen HU und Weibchen el gegenseitig am häufigsten als Nächster und bildeten somit ein Paar (Tab. 18c). Die anderen Tieren kamen bei ihnen nur zu einem geringeren Prozentsatz zwischen 37,2 % und 54,4 % als Nächste vor. Im Gegensatz dazu kamen aber beide Alpha-Tiere bei den anderen Rudelmitgliedern zwischen 96,4 % und 100 % beim Ruhen als Nächste vor. Dies bedeutet, dass sich die Nicht-Alpha-Tiere nur dann zum Ruhen niederlegten, wenn sie dabei ein oder beide Alpha-Tiere als Nächsten hatten. Dieses Verhalten ist ein Beispiel für eine extreme zentrale Position, die ein bzw. in diesem Fall zwei Tiere in einem Rudel einnehmen können.

Die wesentlichen Merkmale der Häufigkeitsverteilungen des Nächsten in den übrigen Rudeln sollen nur kurz dargestellt werden.

Bei *Cuon* in Dortmund verteilten sich die Tiere wie für Ruhe oben bereits dargestellt auch bei Aktivität gleichmäßig zueinander.

Im Münchner *Lycan*-Rudel bildeten wie oben für Ruhe dargestellt auch bei Aktivität die beiden Alpha-Tiere ein Paar und Weibchen wb nahm innerhalb der Nicht-Alpha-Tiere eine zentrale Position ein.

Bei *Speothos* kam es während der Aktivität zu drei verschiedenen Paarbildungen, erstens zwischen den Alpha-Tieren, zweitens zwischen Männchen NA und Weibchen an und drittens zwischen den drei übrigen Tieren Männchen PE und BE und Weibchen ka.

Bei *Cuon* in Duisburg kam es während der Aktivität zu einer schwachen Paarbildung zwischen den Alpha-Tieren und zu einer Randposition von Männchen PO. Männchen PO lief oft in einem abgelegenen Gehegeteil stereotyp im Kreis herum (77 % der Punktmessungen seiner Aktivität), wodurch er selten als Nächster bei den anderen Individuen vorkam. Beim Ruhen nahm der Alpha-Rüde alleine eine zentrale Position ein, da das Alpha-Weibchen oft einen festen Ruheplatz in einer äußersten Gehegeecke benutzte (76 % der Punktmessungen ihrer Ruhezeit) und so seltener als Nächster bei den anderen Rudelmitgliedern vorkam.

Bei *Lycan* in Dortmund 7/1997 und 8/1997 waren die Tiere bei Aktivität etwa gleichmäßig verteilt. Beim Ruhen nahm Weibchen ma eine gewisse Randposition ein, da sie etwas seltener als Nächster vorkam, was folgendermaßen verursacht wurde: Lagen alle vier Tiere gemeinsam an einem Ruheplatz, konnte mehrfach beobachtet werden, wie Weibchen ma als erste den gemeinsamen Ruheplatz verließ und einen neuen, je nach den Umständen z. B. sonnigeren oder schattigeren Ruheplatz suchte. Die anderen blieben manchmal liegen, oder es dauerte eine gewisse Zeit, bis sie einer nach dem anderen nachkamen und sich wieder in ihre Nähe legten. Da Weibchen ma auf diese Weise wenigstens zeitweise allein lag, ist es entsprechend seltener Nächster der anderen Tiere.

In Osnabrück verteilten sich die Wölfe sowohl bei Ruhe als auch bei Aktivität etwa gleichmäßig zueinander, und nur beim Ruhen nahm Männchen DI eine schwache Randposition ein.

Bei *C. lupus* in Klein-Auheim waren die meisten Tiere sowohl bei Ruhe als auch Aktivität untereinander etwa gleichmäßig verteilt, und nur das Alpha-Männchen SH und Alpha-Weibchen si bildeten ein Paar. Während der Aktivität kam beiden auch eine schwache zentrale Position zu, da sie bei einzelnen anderen Tieren (Männchen KA, Männchen TR, Männchen UP, Weibchen he) besonders häufig Nächste waren. Während der Ruhe kam allerdings außer dem Alpha-Rüden SH auch dem jüngsten Weibchen qu eine gewisse zentrale Position zu. Einzelne andere Tiere (Männchen AL, Männchen DI, Weibchen ef) ruhten häufig mit diesem Weibchen qu als Nächster. Interessanterweise war es aber Weibchen qu, das als einziges Tier (mit Ausnahme des ausgestoßenen Weibchens mi) auch häufig allein ruhte (16,7 %), während die anderen in einem weit entfernten Gehegeteil umherliefen.

3.4.3.4. Vorkommen als Nächster in Abhängigkeit von der Alpha-Position

Sowohl bei Ruhe als auch bei Aktivität kam in sechs von neun Rudeln eines der Alpha-Tiere am häufigsten als Nächster vor und nahm somit eine Zentralposition ein (Tab. 19). Die theoretisch erwartete Wahrscheinlichkeit, mit der eines von zwei Alpha-Tieren als häufigster Nächster vorkommt, liegt zwischen 18,2 % und 50 % und ist somit in allen Rudeln relativ hoch. Doch sind es gerade die größeren Rudel (*Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in München, *C. lupus* in Klein-Auheim) mit der geringeren erwarteten Wahrscheinlichkeit, in denen sowohl bei Ruhe als auch Aktivität eines der Alpha-Tiere häufigster Nächster ist.

Dass beide Alpha-Tiere auch beide häufigste Nächste sind, kommt bei Ruhe in drei der neun Rudel (und somit für alle Rudel gemeinsam mit 33 %) und bei Aktivität in vier der neun Rudel (und damit für alle Rudel gemeinsam mit 44 %) vor. Die theoretisch erwartete Wahrscheinlichkeit, mit der beide Alpha-Tiere gleichzeitig häufigste Nächste sind, sinkt deutlich mit zunehmender Größe des Rudels von 16,7 % (n = 4) auf 1,8 % (n = 11). Interessanterweise sind es aber wieder die größeren Rudel (*Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in München, *C. lupus* in Klein-Auheim), in denen entweder bei Aktivität, bei Ruhe oder bei beidem die zwei Alpha-Tiere als häufigste Nächste vorkommen, obwohl dieses Ergebnis zufallsbedingt nur mit sehr geringer Wahrscheinlichkeit eintritt.

Zusammengefasst kann gesagt werden, dass ein oder beide Alpha-Tiere etwas öfter als häufigste Nächste vorkommen, als zufällig zu erwarten wäre, wobei das vor allem für große Rudel gilt.

Tab. 19. Vorkommen (+) oder Nichtvorkommen (-) eines Alpha-Tieres als häufigster Nächster oder beider Alpha-Tiere als häufigste Nächste, sowie die theoretisch erwartete Wahrscheinlichkeit, mit der ein bzw. beide Alpha-Tiere als häufigster Nächster vorkommen, und die Anzahl der Rudelmitglieder (N). (Rudelbezeichnungen in dieser und den folgenden Tabellen siehe Abkürzungsverzeichnis).

Rudel	häufigster Nächster ist ein Alpha-Tier		erwartete Wahrscheinlichkeit in %	zwei häufigste Nächste sind beides Alpha-Tiere		erwartete Wahrscheinlichkeit in %	N
	Ruhe	Aktivität		Ruhe	Aktivität		
C-do2	+	-	50	-	-	16,7	4
C-dui	+	+	40	-	+	10	5
L-do2	-	-	50	-	-	16,7	4
L-do3	+	+	50	+	+	16,7	4
L-mü	+	+	40	+	+	10	5
S-mu	+	-	28,6	+	-	4,8	7
W-os1	-	+	50	-	-	16,7	4
W-os2	-	+	50	-	-	16,7	4
W-ka	+	+	18,2	-	+	1,8	11

Im nächsten Schritt soll überprüft werden, ob die Tiere allgemein mit zunehmend höherer Stellung in der Rangordnung auch zunehmend häufiger Nächster sind. Von sechs Rudeln (*Cuon* in Dortmund 1997, *Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in München, *Speothos* in Mulhouse, *C. lupus* in Osnabrück 4/1997, *C. lupus* in Klein-Auheim) konnten die Tiere hierarchisch in einer Rangordnung geordnet werden. In diesen Rudeln wurde daher die Häufigkeit, mit der ein Tier als Nächster vorkommt, mit seiner Stellung in der Rangordnung korreliert. (Aufgrund der zahlreichen unentschiedenen Dominanzverhältnisse, vgl. Kap. 3.2.3.1, konnten die Tiere der Rudel *Lycaon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997 und *C. lupus* in Osnabrück 10/1997 nicht eindeutig hierarchisch geordnet werden und wurden hier nicht berücksichtigt).

Eine positive Korrelation zwischen dem Rang eines Tieres in der Rangordnung und der Häufigkeit, Nächster zu sein, fand sich in allen sechs Rudeln bei Ruhe und in drei der sechs Rudel bei Aktivität (Tab. 20). Eine statistisch signifikante positive Korrelation (Spearman's rho) ergab sich nur bei *Lycaon* in München während Ruhe und Aktivität, bei *Speothos* während der Ruhe und bei *C. lupus* in Klein-Auheim während der Aktivität (Tab. 20). Bei *C. lupus* in Klein-Auheim tendiert die positive Korrelation bei Ruhe zur statistischen Signifikanz.

Tab. 20. Korrelation zwischen dem Rang eines Tieres in der Rangordnung eines Rudels und der Häufigkeit, mit der dieses Tier als Nächster vorkommt. Angegeben ist Spearman's Korrelationskoeffizient rho, die statistische Signifikanz sowie die Zahl der Individuen im Rudel (N) jeweils nach Aktivität und Ruhe getrennt.

Rudel	Aktivität		Ruhe		N
	rho	Signifikanz	rho	Signifikanz	
C-do2	-0,6	ns	0,55	ns	4
C-dui	0,6	ns	0,3	ns	5
L-mü	0,975	p < 0,05	0,975	p < 0,05	5
S-mu	-0,32	ns	0,964	p < 0,005	7
W-os1	-0,2	ns	0,1	ns	4
W-ka	0,698	p < 0,02	0,523	p < 0,1, ns	11

Es kann daher gefolgert werden, dass nicht nur Alpha-Tiere, sondern auch weitere ranghohe Individuen eine gewisse Attraktivität besitzen und sich andere Tiere häufiger in geringerer Entfernung zu ihnen als zu rangtiefen Tieren aufhalten.

3.4.3.5. Vorkommen als Nächster in Abhängigkeit vom Geschlecht

In diesem Abschnitt soll überprüft werden, inwieweit die Häufigkeit, Nächster zu sein, vom Geschlecht abhängt. Dafür soll untersucht werden, wie häufig eins der Geschlechter, hier wurden die Weibchen gewählt, als häufigste Nächste vorkommen, und die Wahrscheinlichkeit berechnet, mit der die Weibchen ihrer Anzahl im Rudel entsprechend rein zufällig als häufigste Nächste vorkommen könnten. Dazu ist in Tab. 21 angegeben, in welchen Rudeln ein oder zwei Weibchen als Nächster vorkommen, und die jeweilige Wahrscheinlichkeit, mit der dies in Abhängigkeit von der Rudelgröße vorkommen kann.

Nur in zwei von neun Rudeln bei Ruhe (für alle Rudel gemeinsam sind das 22 %) und in drei von neun Rudeln bei Aktivität (für alle Rudel gemeinsam sind das 33 %) ist ein Weibchen häufigster Nächster. Die theoretisch erwartete Wahrscheinlichkeit liegt für alle Rudel gemeinsam bei durchschnittlich 37 %. Die Weibchen sind daher etwas seltener Nächster, als es zufällig zu erwarten wäre.

Dass zwei Weibchen als die häufigsten Nächsten vorkommen, konnte in keinem Rudel festgestellt werden, obwohl es gemeinsam für alle Rudeln mit mehr als einem Weibchen zufällig mit einer Wahrscheinlichkeit von 17,7 % hätte vorkommen können. Da die Weibchen etwas seltener als Nächster vorkommen, als zufällig zu erwarten wäre, kann umgekehrt gefolgert werden, dass die Männchen etwas häufiger als Nächster vorkommen, als zufällig zu erwarten wäre.

Das Geschlecht hat demnach möglicherweise eine Auswirkung darauf, wer als häufigster Nächster vorkommt, und zwar kommen Männchen etwas häufiger als Nächste vor als Weibchen.

Tab. 21. Vorkommen (+) oder Nichtvorkommen (-) eines Weibchens oder (in Rudeln mit mehr als einem Weibchen) von zwei Weibchen als häufigste Nächste, sowie die theoretisch erwartete Wahrscheinlichkeit, mit der ein oder zwei Weibchen in einem Rudel als häufigste Nächste vorkommen, und die Anzahl der Rudelmitglieder (N).

Rudel	häufigster Nächster ist ein Weibchen		Wahrscheinlichkeit in %	zwei häufigste Nächste sind beides Weibchen		Wahrscheinlichkeit in %	N
	Ruhe	Aktivität		Ruhe	Aktivität		
C-do2	+	-	25				4
C-dui	-	-	20				5
L-do2	-	-	50	-	-	16,7	4
L-do3	+	-	50	-	-	16,7	4
L-mü	-	-	60	-	-	30	5
S-mu	-	-	42,9	-	-	14,3	7
W-os1	-	+	25				4
W-os2	-	+	25				4
W-ka	-	+	36,4	-	-	10,9	11

Zusammengefasst ist schwierig zu beurteilen, ob Alpha-Position oder Geschlecht eine wichtigere Rolle dabei spielen, welches Tier als häufigster Nächster vorkommt. Da anhand des Geschlechts nur eine geringe Abhängigkeit festgestellt werden konnte, die Alpha-Position und der Rang eines Rudelmitgliedes in der Rangordnung aber zumindest in den größeren Rudeln einen Einfluss ausüben, scheinen die Alpha-Position und der Rang eines Individuums die größere Bedeutung zu haben.

3.4.4. Kapiteldiskussion

Zunächst sollen Besonderheiten der einzelnen Arten zusammengefasst hervorgehoben und die Ergebnisse jeder Art mit Literaturangaben verglichen werden. Anschließend sollen dann die Arten untereinander verglichen und allgemeine Regeln der Sozialstrukturen herausgearbeitet werden. Eine Übersicht über die diskutierten Ergebnisse gibt Tab. 22.

3.4.4.1. Die Arten im Einzelnen

C. lupus

Bei *C. lupus* sind die großen Distanzen zum Nächsten ein Zeichen für eine weitläufige räumliche Struktur. Im Freiland wurde beobachtet, dass die durchschnittliche Distanz zum Nächsten beim Ruhen in verschiedenen Wolfsrudeln zwischen 0,6 und 8,6 m liegt (KNICK & MECH 1980) und ZIMEN (1971:144ff) stellte fest, dass adulte Wölfe in Gefangenschaft in der Regel mindestens 1,5 m Abstand zueinander beim Ruhen einhalten. Wölfe ruhen sehr selten in Kontakt zueinander (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:145, SOMMER 1990), weshalb sie als Distanztiere eingestuft werden können (vgl. Abb. 41).

Tab. 22. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse zur räumlichen und sozialen Rudelstruktur der vier untersuchten Canidenarten. Erläuterungen im Text. (+: ja bzw. vorkommend, -: nein bzw. nicht vorkommend).

	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>
Räumliche Struktur:				
räumliche Beziehung bei Aktivität	nah/weit	nah/weit	nah	eng
räumliche Beziehung bei Ruhe	nah/weit	nah/weit	eng/nah	eng
Kategorie	Distanztiere	Distanztiere	fakultative Kontakttiere	obligate Kontakttiere
Distanz bei Ruhe geringer als bei Aktivität	+	-/+	+	+
räumliche Nähe lässt Rückschlüsse auf die jeweils soziale Bindung zu	+	-/+	+	-/+
Soziale Struktur:				
enge Bindung der Alpha-Tiere zueinander	+	-/+	+	+
Alpha-Paar hat Zentralposition	+	-/+	-/+	+

Bei *C. lupus* ist eine geringe Distanz der Tiere beim Ruhen ein Anzeichen für eine starke soziale Bindung zueinander (ZIMEN 1976, KNICK & MECH 1980) und umgekehrt eine große räumliche Entfernung ein Zeichen für weniger ausgeprägte soziale Bindungen an das Rudel. In einem etwa 6 ha großen Gehege im Bayrischen Wald ruhten die im Rudel integrierten Tiere zu 40 % bis 60 % der Beobachtungszeit näher als 30 m zu einem anderen Rudelmitglied, während die Außenseiter beim Ruhen so gut wie immer mehr als 30 m entfernt von einem der Rudeltiere lagen (ZIMEN 1976).

Soziale enge Bindungen bilden sich zwischen Wölfen im Laufe längerer Zeiträume aus (WOOLPY & GINSBURG 1967). Schon mehrere Jahre zusammenlebende adulte Wölfe haben vermutlich eine stärkere Bindung zueinander als neu hinzugekommene Jungtiere (ZIMEN 1976, KNICK & MECH 1980). In diesem Sinn ist auch zu erklären, dass im Klein-Auheimer Wolfsrudel das jüngste Tier, Weibchen qu, die größte Entfernung zum Nächsten beim Ruhen hatte und dass es als einziges Tier regelmäßig allein ruhte. Warum aber dieses Weibchen qu bei anderen Rudelmitgliedern so häufig als Nächster vorkam, dass es beim Ruhen eine zentrale Position einnahm, ist schwer zu deuten. Eine mögliche Erklärung wäre, dass dieses Weibchen durch seine Läufigkeit Rüden anzog. Allerdings hatte auch ein anderes Weibchen (ef) Weibchen qu als häufigsten Nächsten und die Rüden paarten sich außer mit Weibchen qu auch mit anderen Weibchen, ohne dass zwischen diesen Individuen besondere Beziehungen beobachtet werden konnten.

Die großen Entfernungen zwischen den Osnabrücker Wölfen können nicht durch ihr Alter erklärt werden, da alle vier Individuen im selben Jahr geboren wurden und seit ihrer Jugendzeit vor neun Jahren gemeinsam im Osnabrücker Zoo lebten. Soziale Bindungen zwischen Adulten können durch Paarungen gebildet und verstärkt werden (ZIMEN 1976). In Osnabrück trug das Weibchen ein empfängnisverhütendes Implantat, weshalb es nicht zur

Läufigkeit und damit nicht zu Paarungen kam. Möglicherweise sind aufgrund des fehlenden Sexualverhaltens die sozialen Bindungen weniger entwickelt und entsprechend konnte bei den Alpha-Tieren keine Paarbildung festgestellt werden.

Im Klein-Auheimer Rudel dagegen bildeten die Alpha-Tiere ein Paar und hatten eine zentrale Position innerhalb des Rudels, wie es auch für andere Rudel beschrieben wird (ZIMEN 1976). Aus dem Freiland ist bekannt, dass die Alpha-Tiere auch eine besondere Führungsrolle, z. B. bei der Initiative zum Jagdaufbruch haben (MECH 2000).

Cuon alpinus

Bei *Cuon* ergeben die relativ großen Distanzen zum Nächsten eine weitläufige räumliche Struktur sowohl bei Ruhe als auch bei Aktivität.

Obwohl es in der Literatur Hinweise auf einzelne kontaktliegende Paare gibt (SOSNOVSKII 1967, SOMMER 1990) scheint es sich dabei um Ausnahmen zu handeln, da diese Tiere nicht als Rudel, sondern paarweise und auf engstem Raum (12 m² bzw. ca. 20 m²) zusammen gehalten wurden. Dem zur Verfügung stehenden Raum könnte beim Auslösen von Kontaktliegen eine wichtige Bedeutung zukommen. ZIMEN (1971:144) beobachtete an *C. lupus* nur dann Kontaktliegen, wenn der zur Verfügung stehende Raum klein war, z. B. nur wenige trockenen Stellen im Gehege vorhanden waren.

Aufgrund der im Rahmen der vorliegenden Arbeit festgestellten großen Entfernungen zum Nächsten kann *Cuon* als Distanztier eingestuft werden.

Die im Duisburger *Cuon*-Rudel beobachteten großen Entfernungen zum Nächsten bei Ruhe und Aktivität könnten auf mangelnde soziale Bindung schließen lassen. Allerdings war bei Aktivität zwischen dem Alpha-Männchen und Alpha-Weibchen eine Paarbildung anhand der Häufigkeit, mit der sie gegenseitig als Nächster vorkamen, feststellbar. Bei Distanztieren sollte der Häufigkeit des Nächsten ein größeres Gewicht als der tatsächlichen Entfernung der Tiere zukommen. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass die beiden Alpha-Tiere eine soziale Paarbindung zueinander hatten. Beim Ruhen war diese Paarbindung durch den abgelegenen Ruheplatz des Weibchens allerdings nicht feststellbar.

Die Randposition des Männchens PO während der Aktivität basierte auf dem häufigen stereotypen Kreis-Laufen in einem peripheren Gehegeteil. Da es sich bei diesem Verhalten um eine individuelle Verhaltenseigentümlichkeit handelt, können die an diesem Tier erhobenen Daten nur bedingt verallgemeinert werden. Bei Ruhe kam dieses Männchen nicht auffallend selten als Nächster vor und scheint daher nicht aus dem Rudel ausgeschlossen zu sein.

Eine Besonderheit des *Cuon*-Rudels in Dortmund war, dass nur in diesem Rudel die Tiere während der Ruhe eine größere Distanz zueinander hatten als während der Aktivität. Die relativ großen Entfernungen zum Nächsten scheinen beim Ruhen nicht mit mangelnden sozialen Bindungen im Zusammenhang zu stehen, da die Tiere bei Aktivität enger zusammen hielten. Möglicherweise handelt es sich beim weiten Auseinanderliegen um eine besondere Anpassungsstrategie gegen Prädatoren, denn auch im Freiland wurden einmal „verstreut“ liegende Rothunde etwa 100 m von einer besetzten Wurfhöhle entfernt beobachtet (DAVIDAR 1974).

Nach VENKATARAMAN (1995) haben Rothunde beim Ruhen immer einen Wächter, der das übrige Rudel vor sich anschleichenden Großkatzen (Tiger oder Leopard) warnt. VENKATARAMAN (1995) macht keine Angaben darüber, wo sich der Wächter aufhält. Es wäre denkbar, dass Wächter verstreut in größerer Entfernung von einer Wurfhöhle liegen, wie es DAVIDAR (1974) beobachtete, und so rechtzeitig warnen können, dass sich die Welpen in die schützende Höhle zurückziehen können.

Da bei *Cuon* in Duisburg eine schwache Paarbildung und zentrale Position der Alpha-Tiere festgestellt werden konnte, in Dortmund aber nicht, und auch in der der Autorin dieser Arbeit vorliegenden Literatur keine Hinweise darauf aus dem Freiland zu finden sind, kann nicht geklärt werden, was für *Cuon* arttypisch wäre.

Lycaon pictus

Die durchschnittliche Distanz zum Nächsten von etwa 2 bis 4 m bei Aktivität wird als räumliche nahe Beziehung der Individuen eingestuft. Dass bei *Lycaon* in München und in Dortmund im Juli und im August die durchschnittliche Entfernung zum Nächsten bei Ruhe mit 1 bis 2 m relativ gering war, da die Tiere oft in Kontakt miteinander oder in unmittelbarer Nähe zueinander lagen, deckt sich mit Ergebnissen aus anderen Untersuchungen (KÜHME 1965a, KRUK & TURNER 1967, KLEIMAN 1967, BUITRON 1977, SOMMER 1990, MILLS 1993). KÜHME (1965a) beobachtete ein einzelnes Tier, das oft einige hundert Meter entfernt von den übrigen Tieren ruhte, aber nicht aus dem Rudel ausgeschlossen, sondern an allen Aktivitäten, wie Zeremonien, Jagd und Jungenaufzucht voll beteiligt war. Ebenfalls an im Freiland lebenden Rudeln konnte MCCREERY (2000) feststellen, dass beim Ruhen häufiger Kontakt oder Liegen mit weniger als einer Körperlänge Abstand zueinander Anzeichen für eine feste soziale Bindung innerhalb des Rudels sind. Im Gegensatz dazu hatten die Individuen sich neu formierender Rudel, die bald wieder auseinander brachen, eine größere Distanz zueinander beim Ruhen und lagen seltener in Kontakt. Das von KÜHME (1965a) beobachtete abseits liegende Tier hatte also möglicherweise keine feste Bindung an das Rudel, war aber auch nicht ausgeschlossen. Im Freiland gibt es nur selten Einzelgänger (FRAME et al. 1979, SHELDON 1992:44) und es wäre möglich, dass es für einzelne Individuen günstiger ist, in einer losen Beziehung zu einem Rudel zu leben, als als Einzelgänger das Rudel zu verlassen.

Die Münchner *Lycaon*-Individuen zeigten eine große Streuung der Entfernung zum Nächsten, was vermutlich mit der Beobachtung während der Ranz zusammenhängt. In dieser Zeit waren die beiden Alpha-Tiere (Männchen MA und Weibchen wa) fast ununterbrochen und manchmal auch das zweitrangige Männchen MB und Weibchen wb eng beieinander. Da gleichzeitig die gleichgeschlechtlichen Tiere untereinander häufige Aggressionen zeigten (vgl. Kap. 3.2.3.4.), resultierte zeitweilig eine räumliche Aufteilung des Rudels in die zwei verschiedenen Individuenpaare, während sich das rangtiefste Weibchen wc in größerer Entfernung von den anderen allein aufhielt. Da im Münchner *Lycaon*-Rudel das zweitrangige Weibchen wb sowohl für Männchen MB als auch für das rangtiefste Weibchen wc eine Zentralposition hatte, kann gefolgert werden, dass auch diese Tiere trotz ihrer größeren Entfernung zum Nächsten untereinander gewisse räumliche und somit vermutlich auch soziale Bindungen hatten.

Die große Distanz zwischen den beiden in Osnabrück gehaltenen *Lycaon*-Individuen kann als Anzeichen einer fehlenden Paarbildung gedeutet werden, was dazu passt, dass zwischen diesen beiden Tieren kaum soziale Interaktionen beobachtet wurden (vgl. Tab. 4, in Kap. 3.1.4.).

Da für *Lycaon* das enge Nebeneinanderliegen oder Kontaktliegen Anzeichen sozialer Bindung sein kann, die Individuen aber auch allein ruhen können, lässt sich *Lycaon* als fakultativer Kontaktlieger einstufen.

Die Ergebnisse lassen keine eindeutigen Schlussfolgerungen darauf zu, ob das Alpha-Paar eine zentrale Position einnimmt oder nicht. In München hatte das Alpha-Paar keine Zentralposition, allerdings fielen die Beobachtungen an diesem Rudel in die Paarungszeit, und es ist anzunehmen, dass zu dieser Zeit das Verhalten der Tiere in Bezug auf Aggressionen und damit auf die räumliche wie soziale Nähe anders als im übrigen Jahr ist. Die Ergebnisse des Münchner Rudels sind daher nur bedingt mit denen anderer Rudel vergleichbar.

Aber auch bei *Lycaon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997 konnte beim Alpha-Paar keine zentrale Position festgestellt werden.

Im Freiland liegen die Mitglieder eines Rudels in kleineren Untergruppen zusammen (KÜHME 1965a, MCCREERY 2000), wobei das ranghöchste Männchen und Weibchen eine davon bilden können, an die sich eventuell noch einzelne andere Tiere, aber nicht alle übrigen Rudelmitglieder anschließen (KÜHME 1965a). BUTRON (1977) erwähnt, dass das Alpha-Paar auch während der Aktivitätszeit häufig Kontakt zueinander aufnimmt, z. B. indem sich ein Tier neben den Partner stellt und den eigenen Kopf auf den Rücken des Partners legt. Aus dieser Beschreibung kann gefolgert werden, dass das Alpha-Paar auch zur Aktivitätszeit eine enge räumliche und soziale Bindung hat. Dieser Befund lässt aber keine Schlussfolgerung über eine mögliche zentrale Position innerhalb des Rudels zu.

Es sei daher zusammengefasst, dass die Alpha-Tiere bei *Lycaon* ein eng aneinander gebundenes Paar bilden, dass sie aber wahrscheinlich keine zentrale Position für alle Rudelmitglieder haben.

Speothos venaticus

Da bei *Speothos* die durchschnittliche Entfernung zum Nächsten bei allen Individuen beim Ruhen nahezu 0 m und bei Aktivität etwa 1 m beträgt, kann die räumliche Struktur bei *Speothos* als sehr eng bezeichnet werden (vgl. Abb. 40). Auch aus anderen Untersuchungen ist *Speothos* als Kontaktlieger ohne Individualdistanz bekannt (KLEIMAN 1967, 1972, DRÜWA 1976:127ff, 1982, BIBEN 1983, SOMMER 1990, MACDONALD 1996). Darüber hinaus kann *Speothos* nach den Ergebnissen der vorliegenden Arbeit als obligater Kontaktlieger eingestuft werden, denn erstens ruhen die Nicht-Alpha-Tiere immer mit einem Alpha-Tier als Nächstem zusammen und zweitens haben die einzelnen Individuen beim Ruhen meist mehrere Nächste gleichzeitig.

Anhand der Häufigkeit, mit der die einzelnen Rudelmitglieder als Nächste vorkommen, lässt sich eine Rudelstruktur erkennen, in der die Alpha-Tiere eine enge Bindung zueinander haben und eine Zentralposition innerhalb des Rudels einnehmen. Während der Aktivität gab es neben den Alpha-Tieren noch zwei weitere Paarbildungen aus je einem Männchen und einem Weibchen, bei denen es sich um potenzielle, weitere Fortpflanzungseinheiten handeln könnte. Allerdings hat sich soweit bekannt in Gefangenschaft immer nur das Alpha-Paar größerer Rudel fortgepflanzt (PORTON 1983, MACDONALD 1996). Ob und inwieweit es sich bei den beobachteten Paarbildungen um mögliche Sexualpartner handelt, kann nur nach Untersuchung weiterer Rudel von *Speothos* geklärt werden.

3.4.4.2. Kontakttiere und Distanztiere

Speothos und *Lycaon* unterscheiden sich als Kontakttiere deutlich von den Distanztieren *Cuon* und *C. lupus*. Bei *Lycaon* ist Kontaktliegen von verschiedenen Faktoren abhängig, zu denen neben sozialen Bindungen zwischen den Tieren auch andere Faktoren, wie Temperatur und Wind, zählen (SCOTT 1980, SOMMER 1990). *Speothos* dagegen ist ein obligater Kontaktlieger, bei dem mit wenigen Ausnahmen immer alle Rudelmitglieder zusammen liegen.

Kontaktliegen ist bei adulten Caniden sonst nur von *Nyctereutes* (SEITZ 1955, KLEIMAN 1967), *Otocyon* (KLEIMAN 1967, LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983) und *Urocyon* (FOX 1975b:19) bekannt. Bei den übrigen Canidenarten kommt es im allgemeinen nicht vor (*Alopex*: EISFELD 1966, KLEIMAN 1967, *V. vulpes*: KLEIMAN 1967, TEMBROCK 1957, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, KLEIMAN 1967, *Chrysocyon*: KLEIMAN 1972, BIBEN 1983, *Cerdocyon*: BIBEN 1983, übrige *Canis*-Arten: EISFELD 1966, KLEIMAN 1967). Bei mehreren Arten sind aber auch gelegentliche Ausnahmen beschrieben worden, z. B. bei Kälte

(*Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962), während der Ranz (*V. vulpes*: TEMBROCK 1957) oder bei Eltern vor und nach der Geburt ihrer Jungen (*Chrysocyon*: BARTMANN & NORDHOFF 1984).

Dagegen kommt Kontaktliegen ohne Einschränkungen bei Welpen aller Arten in den ersten Lebensmonaten vor. Die Neugeborenen sind z. T. noch poikilotherm und das enge Zusammendrängen ist ein wichtiger Mechanismus zur Wärmeerhaltung (RHEINGOLD 1963, FOX 1971). Die Welpen ruhen aber auch dann noch in Kontakt zueinander, nachdem sie homoiotherm geworden sind (FOX 1971), so dass auch soziale Faktoren beim Kontaktliegen eine Rolle spielen (HABENBERG 1965:86ff). Bei allen Caniden nimmt die Tendenz zum Kontaktliegen mit zunehmendem Alter ab (FOX 1975a). So halten in der Regel z. B. Jungtiere von *C. lupus* etwa ab ihrem sechsten Lebensmonat mindestens 1,5 m Abstand zum Nächsten beim Ruhen (ZIMEN 1971:144) und Welpen von *Chrysocyon* ruhen bereits ab ihrem dritten Lebensmonat in 1 m Abstand voneinander (BIBEN 1983).

Da Kontaktliegen bei Caniden im Jugendstadium auftritt und bei den Adulten der meisten Canidenarten typischerweise nicht mehr vorkommt, kann es bei *Speothos* und *Lycaon* im Erwachsenenalter als Pädomorphose bezeichnet werden und als mögliche Synapomorphie ein Hinweis auf nähere Verwandtschaft beider Arten sein. Allerdings ist das Kontaktliegen nicht bei beiden gleichermaßen ausgeprägt.

Da sich die Adulten von *Speothos* als obligate Kontaktlieger so verhalten wie sonst nur ganz junge Welpen, ist das Kontaktliegen bei dieser Art eine stark ausgeprägte oder weit fortgeschrittene Pädomorphose. Bei *Lycaon* dagegen, bei dem die Adulten auch einzeln ruhen, wie auch jugendliche Caniden mal in Kontakt und mal einzeln liegen können, ist die Pädomorphose weniger weit entwickelt. Auf dem anagenetischen Niveau hat sich daher *Speothos* weiter von den anderen Caniden entfernt als *Lycaon*.

Es wäre möglich, dass bei *Speothos* und *Lycaon* Kontaktliegen als Anpassung an ähnliche Umweltbedingungen unabhängig voneinander entstanden ist. So ist bekannt, dass *Lycaon* sowohl in menschlicher Obhut wie im Freiland bei kühlen Temperaturen, Regen oder Wind eng zusammen liegt (BUITRON 1977, SCOTT 1980, SOMMER 1990).

Inwieweit das Kontaktliegen bei *Speothos* eine ökologische Anpassung ist, muss zunächst offen bleiben, da es so gut wie keine Informationen zum natürlichen Lebensraum und Verbreitungsgebiet gibt. Es wäre aber sehr gut denkbar, dass das enge Zusammendrängen ähnlich wie bei anderen kleinen bis mittelgroßen Säugetieren in Südamerika, z. B. dem Goldgelben Löwenäffchen (*Leontopithecus rosalia*) (BECK et al. 1991), eine Anpassung an zeitweilig geringe Temperaturen mit häufigem Regen und damit ein lebenswichtiger Schutz vor Unterkühlung ist.

Da die meisten rezenten Canidenarten als Adulte nicht in Kontakt ruhen, ist dies vermutlich das ursprünglichere Verhalten. Dass *Cuon* und *C. lupus* beide beim Ruhen als Distanztier eingestuft werden können, ist folglich kein Anzeichen einer näheren Verwandtschaft, sondern eine Symplesiomorphie.

3.4.4.3. Die besondere räumliche Position der Alpha-Tiere

Die enge Paarbindung zwischen Männchen und Weibchen ist ein typisches und wahrscheinlich phylogenetisch altes Merkmal der Canidae (KLEIMAN & EISENBERG 1973, KLEIMAN 1977).

Bei Caniden ist es selbstverständlich, dass die Eltern eine besondere zentrale Position für ihre Jungen einnehmen. Für die Welpen bedeuten die Eltern nicht nur Schutz, sondern auch Wärme und Nahrungsversorgung. Wie in Kap. 4.2. (Rudelleben) ausführlich dargestellt werden soll, entstehen Rudel im Allgemeinen durch nicht abwandernde Jungtiere (KLEIMAN

& EISENBERG 1973). Bei Freilandbeobachtungen am Schakalen stellte MOEHLMAN (1986) fest, dass diese Jungtiere eine gewisse Jugendlichkeit (z. B. im Markier- oder Fortpflanzungsverhalten) im Vergleich zu gleichaltrigen Artgenossen behalten, die ohne ihre Eltern leben. Dass die Alpha-Tiere eines Rudels als Eltern der Rudelmitglieder eine zentrale Position einnehmen, wäre demnach ein phylogenetisch altes Merkmal der Caniden.

Da das beobachtete *Speothos*-Rudel in Mulhouse aus Eltern mit seinen Nachkommen bestand, ist es nicht verwunderlich, dass die Eltern als Alpha-Tiere eine zentrale Position für ihre Jungtiere beim Ruhen einnahmen.

Auch bei *C. lupus* in Klein-Auheim waren zumindest einige der Nicht-Alpha-Tiere Nachkommen des derzeitigen Alpha-Paares (die genauen Verwandtschaftsverhältnisse des Rudels sind nicht bekannt). Entsprechend nahmen die Alpha-Tiere vor allem bei Aktivität und mit Einschränkungen auch bei Ruhe (s. o.) eine zentrale Position im Rudel ein.

Die Gemeinsamkeit von *Speothos* und *C. lupus* in Bezug auf die zentrale Position der Alpha-Tiere ist nach dem oben Gesagten kein Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft beider Arten, sondern eine Sympleiomorphie.

Bei *Speothos* war bei Aktivität keine zentrale Position der Alpha-Tiere zu beobachten, was den Erwartungen widerspricht. Eine Erklärung dafür könnte ein methodisches Problem sein, da die zentrale Position anhand der Häufigkeit bestimmt wurde, als Nächster vorzukommen. Es ist bekannt, dass *Speothos* während der Aktivitätszeit einen großen Teil der Zeit damit verbringt, in einer Reihe hintereinander herzulaufen („filing“) (MACDONALD 1996). In Mulhouse schien meistens das Alpha-Weibchen die Kette anzuführen, obwohl hierzu keine Daten aufgenommen wurden. Auch MACDONALD (1996) stellte fest, dass es besonders oft das ranghöchste Weibchen war, das eine Kette anführte. Die Wahrscheinlichkeit, mit der ein Tier einen anderen als Nächsten hat, hängt von der Position in der Kette ab. Die ersten und letzten Tiere haben nur einen Nachbarn, nämlich einen hinter bzw. einen vor sich. Entsprechend haben sie auch nur eine halb so große Wahrscheinlichkeit, als Nächster vorzukommen, wie Tiere, die innerhalb der Kette laufen. Tiere, die am häufigsten vorn laufen und das Rudel anführen, sind somit auch am seltensten Nächster. Da alle Rudelmitglieder dem anführenden Tier folgen, hat es ohne Zweifel eine besondere soziale, wenn auch nicht räumliche zentrale Position.

Bei *Lycaon* wurde keine zentrale Position der Alpha-Tiere beobachtet. Es ist bekannt, dass sich neue Rudel bei *Lycaon* nicht aus Einzeltieren, sondern aus gleichgeschlechtlichen Geschwister- oder Verwandtengruppen zusammenschließen (FRAME & FRAME 1976, FRAME et al. 1979). Die Rudel bestehen daher natürlicherweise im Gegensatz zu anderen Caniden von Anfang an aus mehreren Adulten (vgl. Kap. 4.2.2.). Es gibt Hinweise darauf, dass die jeweils gleichgeschlechtlichen Geschwister untereinander enge Beziehungen haben, da sie zumindest in instabilen später wieder auseinanderbrechenden Rudeln deutlich öfter zusammenliegen als mit den Tieren des anderen Geschlechts (MCCREERY 2000). Es wäre vorstellbar, dass die engen sozialen Bindungen der Geschwister untereinander zumindest außerhalb der Paarungszeit die zentrale Position der Alpha-Tiere aufheben.

Davon ausgehend, dass die zentrale Position der Alpha-Tiere ein phylogenetisch altes Merkmal ist, wäre die Aufhebung der zentralen Position der Alpha-Tiere bei *Lycaon* ein apomorphes Merkmal.

Da die Ergebnisse zur zentralen Position bei *Cuon* widersprüchlich sind, kann nicht beurteilt werden, ob sich *Cuon* in diesem Merkmal eher apomorph oder plesiomorph im Vergleich zu den übrigen Caniden und den drei anderen untersuchten Arten verhält.

3.5. Harnen und Koten

3.5.1. Vorbemerkungen

In erster Linie ist die Abgabe von Harn und Kot eine physiologische Notwendigkeit, da die Speicherorgane, Harnblase und Enddarm, in ihrer Kapazität beschränkt sind (RIEGER 1983). In den ersten Lebenswochen werden bei Caniden Harn und Kot nach Reizung der Anogenitalregion durch mütterliche Massage abgegeben. Erst mit zunehmendem Alter erfolgt die Entleerung automatisch. Spätestens im Erwachsenenalter kann sie auch willkürlich vollzogen werden (ALTMANN 1988). Bei fast allen Säugern treten zeitgleich mit Harnen und Koten bestimmte Haltungs- und Bewegungselemente auf, die als Erbkoordinationen verstanden werden und artcharakteristisch sind (ALTMANN 1988). Innerhalb einer Art können aber auch Unterschiede in Abhängigkeit von Alter, Geschlecht oder sozialem Umfeld der Individuen auftreten (ALTMANN 1988).

Harnen und Koten können reine Ausscheidungsprozesse sein. Sie können aber als Markieren zugleich im Zusammenhang mit dem Sozialverhalten stehen. Markieren ist die gezielte Abgabe von Harn (oder Kot) und nach KLEIMAN (1966) und MACDONALD (1985) anhand folgender Merkmale zu erkennen: 1. erfolgt Markieren auf spezifische Objekte, 2. wird es durch bestimmte Landmarken oder neue Reize ausgelöst, 3. wiederholt sich Markieren häufig hintereinander am selben Objekt und 4. werden jeweils nur kleine Mengen an Harn oder Kot abgegeben.

Bei Caniden ist Markieren (KLEIMAN 1966) (wie auch die Rolle von Gerüchen im Sozialverhalten) besser untersucht als bei allen anderen Carnivora (MACDONALD 1985). Insbesondere zu den Haltungen und Häufigkeiten bei Wolf (PETERS & MECH 1975, ZIMEN 1971) und Waldhund (KLEIMAN 1972, MACDONALD 1996) gibt es bereits Untersuchungen. Neben der Territoriumsabgrenzung dient Markieren wohl auch der Paarbildung und Paarungseinleitung, sowie der Rangdemonstration (SCHENKEL 1948).

In diesem Kapitel soll das Verhalten im Bereich Harnen und Koten der vier rudellebenden Canidenarten detailliert gegenübergestellt werden. Die wichtigsten Fragen dabei sind, ob und inwieweit sich die vier Arten in ihren Erbkoordinationen zum Harnen und Koten und in ihrem Markierverhalten unterscheiden. Unterschiede und Gemeinsamkeiten in den Erbkoordinationen und dem Markierverhalten können Aufschluss über mögliche Verwandtschaftsverhältnisse der vier untersuchten Arten geben.

3.5.2. Zur Methode und Auswertung

Eine Beschreibung der Harn- und Kothaltungen sowie anderer mit dem Harnen und Koten in Zusammenhang stehenden Verhaltensweisen findet sich in Kap. 2.3.4. Ohne Frage steht bei Caniden auch die olfaktorische Kontrolle mit Harnen und Koten in Zusammenhang. Da die Intensität des olfaktorischen Eindrucks bei Hunden für einen menschlichen Beobachter aber kaum nachzuvollziehen ist, wurde dieses Verhalten im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht weiter berücksichtigt.

Die Abgabe von Harn und Kot wurde bei allen Rudeln in der Regel nach der All-Occurrence-Methode protokolliert. Nur bei *Lycaon* in Dortmund 1996 wurden keine Daten zum Harnen und Koten aufgenommen. Neben der zum Harnen und Koten eingenommenen Körperhaltung wurden auch Datum, Uhrzeit, Ort und möglicherweise mit dem Markieren im Zusammenhang stehende Verhaltensweisen wie vierfüßiges Scharren und Wälzen notiert. Wegen des in den verschiedenen Rudeln sehr unterschiedlichen Verhältnisses von Ruhe- und Aktivitätszeiten

innerhalb der Beobachtungszeit wurde zur Vergleichbarkeit der Rudel die absolute Häufigkeit des Harnens der Individuen durch die beobachtete Aktivitätszeit (AZ) geteilt (vgl. Kap. 2.4.2.2.).

Bei drei Rudeln traten allerdings methodische Schwierigkeiten auf. Bei *Cuon* in Dortmund 1996 wurde aufgrund der Aufmerksamkeit beanspruchenden 10-sekündigen Punktmessung und bei *Cuon* in Duisburg wegen der Unübersichtlichkeit des Geheges Harnen und Koten bei den Nicht-Fokustieren nach der Ad-Libitum-Methode erfasst. Die relative Häufigkeit des Harnens wurde daher in diesen beiden Rudel anhand des Harnens während der aktiven Fokuszeit eines Individuums berechnet.

Auch bei *C. lupus* in Klein-Auheim konnte wegen der Unübersichtlichkeit des Geheges bei den Nicht-Fokustieren Harnen und Koten nur nach der Ad-Libitum-Methode protokolliert werden. Die Häufigkeit des Harnens eines Individuums hätte deshalb wie bei *Cuon* Duisburg 1997 so berechnet werden müssen, dass die Anzahl des Harnens innerhalb der Fokuszeit durch die Fokuszeit geteilt wird. Allerdings wurde Harnen nur bei drei von zwölf Individuen innerhalb ihrer Fokuszeit beobachtet, wodurch sich so wenig Daten ergeben, dass eine Auswertung kaum sinnvoll erschien. Die Daten zum Harnen und Koten dieses Rudels wurden daher so ausgewertet, als seien sie nach der All-Occurance-Methode aufgenommen wurden. Es muss aber beachtet werden, dass die resultierenden Häufigkeiten z. B. des Harnens sicherlich kleiner sind als die Werte, die durch tatsächliches Protokollieren nach der All-Occurance-Methode erhalten worden wären. Möglicherweise wurde ein Teil des Harnens übersehen. Entsprechende Aufmerksamkeit sollte daher beim Vergleich der Werte mit den Häufigkeiten anderer Rudeln gegeben sein.

3.5.3. Ergebnisse

Im Folgenden sollen die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungspunkte für jede Art einzeln vorgestellt, erläutert und in Kürze diskutiert werden, um die vergleichende Diskussion (jeweils am Schluss) zu entlasten. Eine Übersichtstabelle (Kap. 3.5.4., Tab. 51) fasst die Beobachtungsergebnisse zu allen Untersuchungspunkten unter Einbeziehung von Literaturangaben für jede Art zusammen. Anhand dieser Tabelle sollen die Arten abschließend in der Kapiteldiskussion miteinander verglichen werden.

3.5.3.1. Harnhaltungen

C. lupus

Sowohl bei männlichen als auch bei weiblichen Wölfen kam Kauerhaltung als Harnhaltung vor (Tab. 23). Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein wurde in Osnabrück nicht beobachtet, in Klein-Auheim aber beim ranghöchsten und zweitrangigen Weibchen (Abb. 42). Der jeweilige Alpha-Rüde harnte am häufigsten in Spritzharnhaltung (Abb. 43). Bei Männchen verschiedenen Ranges kam in Klein-Auheim gelegentlich Harnen im Stehen vor. Einmal wurde Harnen im Liegen während einer aktiven Unterwerfung beobachtet.

Nach dieser und anderen Untersuchungen harnen bei *C. lupus* Weibchen und andere als der ranghöchste Rüde in Kauerhaltung (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:35). Weibchen harnen aber auch in Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein (KLEIMAN 1966, EISFELD 1966, PETERS & MECH 1975, ZIMEN 1993:60), wobei die Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein zwar immer vorkommen kann, aber besonders häufig während der Ranzzeit auftritt (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:204). Dass Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein bei dem Osnabrücker Weibchen nicht beobachtet wurde, liegt vermutlich daran, dass es das einzige Weibchen im Rudel war.



Abb. 42. Weibchen von *C. lupus* beim Harnen in Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein. Der Harn wird auf den Boden abgegeben (Aufgenommen im Tierpark Klein-Auheim).



Abb. 43. Rüde von *C. lupus* beim Harnen in Spritzharnhaltung, wobei der Harn an ein vertikales Objekt, hier an einem großen Stein, gespritzt wird (Aufgenommen im Zoo Osnabrück).

Tab. 23. Absolute Häufigkeit der eingenommenen Haltungen beim Harnen der einzelnen Individuen von *Canis lupus* in Osnabrück 4/1997 und 10/1997 sowie in Klein-Auheim 1998. (Hier und in den folgenden Tabellen sind Männchen durch Großbuchstaben, Weibchen durch Kleinbuchstaben und Alpha-Tiere durch Fettdruck gekennzeichnet).

	Osnabr. 4/1997				Osnabr. 10/'97				Klein-Auheim 1998										
	GE	we	KA	DI	GE	we	KA	DI	SH	si	UP	AL	JO	ef	he	qu	KA	DI	TR
Kauer.	4	9	9	7		1	6	2				1		2	1		1	2	1
Hock.										2				1					
Spritz.	37				55				8										
Stehen									1			1					1	1	
Liegen														1					
unbek.	3			1	3		1		1	2									

Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein nehmen nur ranghohe Weibchen zum Markieren ein, möglicherweise um damit rangtieferen Weibchen zu imponieren, was bei dem alleinigen Weibchen nicht nötig war (vgl. Kap. 3.5.3.4.). Wie in allen beiden Zoos bzw. Jahren beobachtet wurde, ist Spritzharnhaltung die typische Markierhaltung des ranghöchsten Rüden (KLEIMAN 1972, PETERS & MECH 1975, ZIMEN 1971:204, 1993:60). Harnen im Stehen dagegen kann, wie auch in dieser Untersuchung beobachtet, bei allen Rüden vorkommen (ZIMEN 1971:35). Einmal wurde Harnen im Liegen während einer aktive Unterwerfung beobachtet, wobei das Harnen als Unterwerfungssignal interpretiert werden kann (FOX 1975b:70) (vgl. Kap. 3.5.3.9.).

Cuon

Bei Rothunden wurde Kauerhaltung mit einer Ausnahme bei allen Individuen in beiden Zoos beobachtet (Tab. 24). Das Dortmunder Weibchen harnte außerdem in Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein. Während in Dortmund jeweils auch ein anderer rangtieferer Rüde Spritzharnhaltung zeigte, war es in Duisburg ausschließlich der Alpha-Rüde. Dieses Tier führte auch einmal Handstand aus, indem es sich beim Markieren an einem Baum mit dem erhobenen Hinterbein am Baum abstützte und dann noch das zweite Hinterbein hob. Vermutlich handelte es sich in diesem Fall nicht um eine spezielle Haltung, sondern um eine zufällig (flüchtig) eingenommene Stellung. Ein rangtieferer Rüde in Duisburg harnte im Liegen, während er vom Alpha-Rüden bedroht wurde.

Tab. 24. Absolute Häufigkeit der verschiedenen Harnhaltungen der einzelnen Individuen von *Cuon alpinus* in Dortmund 1996, Dortmund 1997 und Duisburg 1997.

	Dortmund 1996				Dortmund 1997				Duisburg 1997				
	MB	we	MC	MA	MB	we	MC	MA	AL	fr	PO	WF	NA
Kauerhaltung	2	2		2	4	3	3	8	1	4	2	4	3
Hockh. geh. Hint.		4				17							
Spritzharnhaltung	8		10		15			1	109				
im Stehen			1						2				
im Handstand									1				
im Liegen											1		
unbekannt					4				6				
Harnen oder Koten			2		10	10		1	3	2			

Die Angabe, dass bei *Cuon* keine Spritzharnhaltung vorkommt (ALTMANN 1988), muss sicher korrigiert werden, da es außer in der vorliegenden Arbeit auch von anderen Autoren als Harnhaltung der Männchen beschrieben (JOHNSINGH 1982) und sogar abgebildet wird (FOX 1984:81). JOHNSINGH (1982) beobachtete, dass zwei andere Männchen als der Alpha-Rüde in Spritzharnhaltung harnten. Die Spritzharnhaltung scheint demnach zumindest nicht in allen Rudeln ausschließlich vom Alpha-Männchen ausgeführt zu werden. Im Freiland wurde auch mehrmals Handstand beim Harnen über Partnern und Grasbüscheln beobachtet (KELLER 1973). In einem Rudel, in dem die Geschlechter unterschieden werden konnten, führte ein Rüde Handstand aus. In anderen Rudeln waren die Geschlechter unbekannt, so dass unbekannt ist, ob auch Weibchen in Handstand harnen (KELLER 1973).

Lycaon

Bei *Lycaon* ist Kauerhaltung die einzige Harnhaltung, die sowohl von Weibchen als auch von Männchen eingenommen wurde (Tab. 25). Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein zeigen nur Weibchen, Spritzharnhaltung und Stehen dagegen nur Männchen. Bei den Männchen gab es einen fließenden Übergang zwischen den Haltungen Stehen und Spritzharnhaltung, da das Hinterbein oft nur wenige Zentimeter angehoben wurde (Abb. 44). Im Zoo von München wurde während der direkten Beobachtung nicht zwischen Stehen und Kauerhaltung unterschieden, allerdings konnte Kauerhaltung auf den nachträglich ausgewerteten Videoaufnahmen nicht beobachtet werden: Es handelte sich immer um Stehen. Da aber die Männchen in anderen Zoos Kauerhaltung einnahmen, ist eventuell möglich, dass es auch bei den Münchner Männchen vorkam. Ein Weibchen harnte in München im Liegen, ohne dass unmittelbar eine soziale Interaktion, z. B. eine passive Unterwerfung vorausging. Das Weibchen war möglicherweise durch mehrfache Vertreibungen und Verfolgungen durch das Alpha-Paar an diesem Tag gehemmt und stand deshalb nicht zum Harnen auf.

Die innerhalb eines Geschlechts vorkommenden Harnhaltungen wurden nicht von allen Tieren gleichermaßen eingenommen, sondern wechselten in Abhängigkeit von der Rangordnung.



Abb. 44. Bei *Lycaon* heben die Rüden ihr Hinterbein nur wenige Zentimeter, wodurch eine Zwischenstellung zwischen dem Harnen im Stehen und der Spritzharnhaltung eingenommen wird. Der Harn wird bei *Lycaon* nie an vertikale Objekte abgegeben (Aufgenommen im Münchner Tierpark).

Tab. 25. Absolute Häufigkeit verschiedener Harnhaltungen von *Lycaon* im Zoo von Osnabrück 1997, Dortmund 7/1997 und 8/1997 und München 1997 jeweils nach Individuen getrennt.

	Dortmund 7/1997				Dortmund 8/1997				München					Osna.	
	m a	AR	ni	GE	GE	ni	ma	AR	MA	wa	wb	wc	MB	M	w
Kauerhaltung	4	1	2		7	11	1	2		5		1		2	2
Hock. geh. Hint.	30		1			5				26					
Spritzharnh.		14		1	6				5						
im Stehen					8				23						
Kauerh./Stehen									14						
unbekannt		1			2	3			19	10					
im Liegen										1					

Besonders deutlich wird dies bei der Analyse der Daten aus Dortmund (Tab. 25), wo während des Beobachtungszeitraums ein Rangordnungswechsel stattfand. Im Juli waren Männchen AR und Weibchen ma die ranghöchsten Individuen und in diesem Monat waren sie für den wesentlichen Anteil an Spritzharnhaltung und Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein verantwortlich. Nach dem Rangordnungswechsel Anfang August waren Männchen GE und Weibchen ni an ranghöchste Position aufgerückt und seitdem die einzigen, die Spritzharnhaltung und Stehen bzw. Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein zeigten.

Die Ergebnisse aus München lassen sich in ähnlicher Weise interpretieren. Männchen MB wurde gar nicht beim Harnen beobachtet, so dass alle beobachteten Spritzharnhaltungen und Stehen vom Alpha-Rüden ausgeführt wurden. Wie in Dortmund zeigte auch in München nur das ranghöchste Weibchen Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein (Tab. 25).

Die typische Harnhaltung von *Lycan* scheint Kauerhaltung zu sein (ALTMANN 1988, BUITRON 1977) und nur die Alpha-Tiere nehmen durch Heben eines Hinterbeines die Haltungen Spritzharnhaltung (Männchen) und Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein (Weibchen) ein (BUITRON 1977, VAN LAWICK 1970 in FRAME et al. 1979, WILDEN 1995). KÜHME (1965a) schreibt, dass Männchen breitbeinig harnen (womit er vermutlich Stehen meint), und dass dabei manchmal ein Hinterbein leicht angehoben wird, wie auch im Rahmen der vorliegenden Untersuchung beobachtet wurde. BUITRON (1977), SCHALLER (1972 nach BUITRON 1977) und VAN LAWICK (1970 nach FRAME et al. 1979) erwähnen auch Handstand als mögliche Haltung des Alpha-Paares, doch scheint es sich hier eher um eine seltene Verhaltensweise zu handeln, da sie im Rahmen dieser Arbeit nicht beobachtet werden konnte.

Speothos

Eine Übersicht über die bei *Speothos* beobachteten Haltungen und ihre absolute Häufigkeit ist für jedes Rudelmitglied in Tab. 26 dargestellt. Die typischen Harnhaltungen waren Handstand (182), Spritzharnhaltung (160) und seltener Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein (14). Harnen in Kauerhaltung konnte gar nicht und Stehen nur einmal beobachtet werden. Weibchen harnten überwiegend im Handstand (91,1 %) (Abb. 45), nur manchmal nahmen sie Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein ein (8,9 %). Rüden dagegen harnten überwiegend in Spritzharnhaltung (98,1 %) und nur selten im Handstand (1,5 %).



Abb. 45. Die Weibchen von *Speothos* harnen überwiegend im Handstand, wobei sie wie hier abgebildet auf niedrige Objekte oder aber auch in hoch aufgerichtetem Handstand an vertikale Objekte harnen können. Regelmäßiges Harnen im Handstand kommt nur bei *Speothos* vor. (Aufgenommen im Zoo von Mulhouse).

Tab. 26. Absolute Häufigkeit der beobachteten Harnhaltungen von *Speothos*, Mulhouse 1998. (unbekannt: Haltung konnte nicht genau erkannt werden.)

Haltung	el	HU	an	NA	PE	BE	ka
Kauerhaltung							
Hockh. mit gehob. Hinterbein	9		1				4
Spritzharnhaltung		34		68	29	29	
im Stehen				1			
im Handstand	44		92	2		1	43
unbekannt	2	1	2	1	1		

Die bisherigen Literatúraussagen (KLEIMAN 1966, 1972, DRÜWA 1982, PORTON 1983, MACDONALD 1996) zu den Haltungen beim Harnen besagen alle, dass Weibchen oft im Handstand und Männchen in Spritzharnhaltung harnen. Männchen nehmen gelegentlich auch Handstand (MACDONALD 1996) und Weibchen Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein ein (KLEIMAN 1966, PORTON 1983, DRÜWA 1982). Diese bisherigen Befunde werden durch die Beobachtungen in der vorliegenden Arbeit bestätigt.

Unterschiede finden sich aber in der Häufigkeit des Auftretens bestimmter Haltungen. Während MACDONALD (1996: Tab. VII) beobachtete, dass Männchen etwa gleichhäufig Spritzharnhaltung und Kauerhaltung einnehmen, stellte KLEIMAN (1966) fest, dass Männchen nie in Kauerhaltung harnen. MACDONALD (1996) erwähnt, dass Weibchen Kauerhaltung einnehmen, wobei er aber leider nicht explizit zwischen Kauerhaltung und Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein unterscheidet. Wie in der vorliegenden Arbeit festgestellt, erwähnt auch DRÜWA (1982), dass Kauerhaltung bei Weibchen im Gegensatz zu Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein nicht vorkommt. Selbst Weibchen, die ihren Harn auf am Boden liegende Objekte richten, nehmen Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein ein (KLEIMAN 1966). Kauerhaltung ist demnach weder bei den Männchen noch bei den Weibchen regelmäßige Harnhaltung. Bisher wurde Harnen im Stehen bei Männchen nicht beobachtet (KLEIMAN 1972).

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass Handstand bei Weibchen und Spritzharnhaltung bei Männchen die typischen Haltungen sind, dass aber auch die anderen Haltungen zumindest gelegentlich vorkommen können.

Eine Besonderheit von Waldhundrüden ist, dass sie beim Harnen ihren Penis leicht hervorschieben und gleichzeitig den Harn in Form eines Sprays anstatt eines Strahls abgeben können (KLEIMAN 1972, DRÜWA 1982). Sie können so eine grosse Fläche besprühen (DRÜWA 1982). Inwieweit Rüden ihren Harn immer versprühen, wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht weiter untersucht, da diese Art des Harnens nur dann gut zu erkennen ist, wenn die Rüden in die Luft sprühen, aber nicht immer, wenn sie an ein Objekt harnen.

Vergleich der Arten in Bezug auf die Harnhaltungen

Außer Handstand bei *C. lupus* und Harnen im Liegen bei *Speothos* konnten alle Haltungen bei allen vier Arten im Rahmen der vorliegenden oder anderen Untersuchungen beobachtet werden. Die zum Harnen eingenommenen Haltungen unterscheiden sich vor allem nach ihrer Häufigkeit. Ein wichtiger Unterschied ist, dass *Speothos*-Weibchen bevorzugt im Handstand harnen, während diese Haltung bei den anderen Arten nur ausnahmsweise oder gar nicht auftritt. Umgekehrt harnen Männchen und Weibchen bei *Speothos* nur selten in Kauerhaltung, was bei den anderen Arten regelmäßig, bei manchen Individuen sogar ausschließlich vorkommt.

Die Nichtbeobachtung einer seltenen Verhaltensweise ist vor allem bei den wenig untersuchten Waldhunden nicht unbedingt aussagekräftig. Da Harnen im Liegen bei den anderen Arten auch selten auftritt, könnte es bei *Speothos* möglicherweise auch vorkommen. Harnen im Stehen kommt regelmäßig bei Rüden von *C. lupus* und *Lycaon* vor, selten dagegen bei *Speothos* und *Cuon*, könnte aber auch bei diesen beiden vorkommen. (Zum geringfügigen Anheben eines Hinterbeins bei Spritzharnhaltung von *Lycaon* vgl. auch Kap. 3.5.3.2.).

Das für *Speothos* typische Versprühen von Harn (Rüden) und regelmäßiges Harnen im Handstand (Weibchen) ist trotz detaillierter Beobachtungen für andere Canidengattungen bisher nicht beschrieben worden (ALTMANN 1988, KLEIMAN 1966; *Alopex*: EISFELD 1966, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Chrysocyon*: KLEIMAN 1972, DIETZ 1984, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983). Sowohl das Versprühen von Harn als auch das Harnen im Handstand lassen sich daher als Apomorphien von *Speothos* deuten.

Kauerhaltung ist bei Caniden die typische Harnhaltung von Jungtieren (FOX 1975b:162). Bei den adulten Weibchen wurde Kauerhaltung als regelmäßig oder zeitweilig (z. B. außerhalb der Ranzzeit) auftretende Verhaltensweise bei fast allen Canidengattungen beschrieben (*Alopex*: EISFELD 1966, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983). Bei den Männchen der überwiegend paarweise oder solitär lebenden Canidengattungen kommt Kauerhaltung wohl nicht regelmäßig vor. Beschrieben wird Kauerhaltung der Männchen nur für *Chrysocyon* (DIETZ 1984), *V. vulpes* (TEMBROCK 1957) und *Nyctereutes* (SEITZ 1955). Bei *Fennecus* (GAUTHIER-PILTERS 1962), *Otocyon* (LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983) und *Cerdocyon* (BRADY 1979) findet sich trotz detaillierter Beschreibungen kein Hinweis auf Kauerhaltung der Männchen. Die Rüden dieser Arten harnen überwiegend in Spritzharnhaltung.

Bei den rudellebenden Arten zeichnet sich ein anderes Bild ab. Bei *Cuon* und *C. lupus* harnen die Alpha-Rüden zwar nicht ausschließlich, aber regelmäßig in Spritzharnhaltung, bei *Lycaon* in Spritzharnhaltung oder im Stehen. Bei den rangtieferen Rüden dieser drei Arten ist dagegen Kauerhaltung die überwiegende Haltung. Ganz im Gegensatz dazu steht *Speothos*, bei dem Kauerhaltung nicht vorkommt und alle Rüden eines Rudel in Spritzharnhaltung harnen.

Da Jungtiere nur in Kauerhaltung harnen, kann das Vorkommen von Kauerhaltung bei adulten rangtieferen Rüden als eine infantile Verhaltensweise eingestuft werden. Das überwiegende Einnehmen von Spritzharnhaltung bei allen *Speothos*-Rüden ist nicht einfach zu deuten. Es könnte einerseits eine Apomorphie gegenüber den drei anderen rudellebenden Arten sein, andererseits eine Sympleiomorphie mit den paarweise oder solitär lebenden Arten. Wegen der verschiedenen Deutungsmöglichkeiten wird diese Verhaltensweise im Abschnitt Markieren detailliert diskutiert.

3.5.3.2. Harnorte

C. lupus

Bei *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 wurde insgesamt 68 mal Harnen beobachtet und zwar in 21 von insgesamt 27 Gehegeteilen (Abb. 46 a und b). Deutlich bevorzugte, regelmäßig benutzte Stellen konnten nur vereinzelt festgestellt werden. In Osnabrück 10/1997 wurde Harnen nur selten beobachtet und es ließen sich keine bevorzugten Gehegeteile feststellen.

Sowohl in Osnabrück als auch in Klein-Auheim harnten die meisten Individuen am häufigsten auf den Boden (Tab. 27) (vgl. Abb. 42). An vertikale Objekte markierten nur die ranghöchsten Rüden (vgl. Abb. 43) und in Klein-Auheim das ranghöchste und das zweitrangige Weibchen. Das Weibchen in Osnabrück harnte nicht an vertikale Objekte.

Tab. 27. Absolute Häufigkeit des Harnens nach verschiedenen Ortstypen von *Canis lupus* in Osnabrück 10/1997 und Klein-Auheim 1998.

	Osnabrück 10/1997				Klein-Auheim 1998										
	GE	we	KA	DI	SH	si	UP	AL	JO	ef	he	qu	KA	DI	TR
Boden	1	1	7	2	3	1		2		3			2	3	1
vert. Obj.	46				5	2				1					
Nahrung					1										
unbekannt	11				1	1					1				

Dass Rüden auf den Boden und an vertikale Objekte harnen, ist vielfach beschrieben worden (EISFELD 1966, KLEIMAN 1966, ZIMEN 1971:35, 1993:60, MOWAT 1986:59). Normalerweise harnen nur die beiden Alpha-Tiere eines Rudels an vertikale Objekte (ZIMEN 1971:203). Es wäre damit eine Ausnahme, dass in Klein-Auheim auch das zweitrangige Weibchen an ein vertikales Objekt harnte. Auffallenderweise harnte das Osnabrücker Weibchen nicht an vertikale Objekte, was mit seinem mangelnden Markierverhalten im Zusammenhang steht (siehe unten). Wölfe harnen gelegentlich auf Nahrung (HARRINGTON 1981).

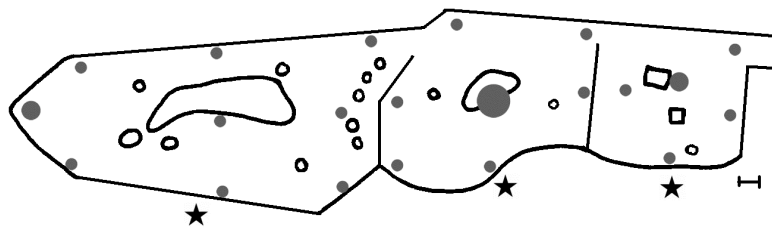
Cuon

Im Dortmunder Gehege ließen sich mehrere Stellen ausmachen, an denen immer wieder geharnt wurde, so fand in fünf von insgesamt 18 Gehegeteilen 90 % (n = 50) des Harnens statt (Abb. 46 c, d). Im Duisburger Gehege gab es einen Gehegeteil, in dem 68 % (n = 95) des Harnens stattfand. Neben dem Harnen scharrte und kotete der Alpha-Rüden dort regelmäßig und auch zwei weitere Tiere harnten und koteten dort. Die Weibchen und die rangniederen Männchen harnten nur auf den Boden (Tab. 28). Die jeweiligen Alpha-Rüden harnten auch in Spritzharnhaltung meistens auf den Boden, seltener aber auch an vertikale Objekte und in Duisburg auch auf Nahrung. Der Duisburger Rüde harnte einmal über dem Weibchen.

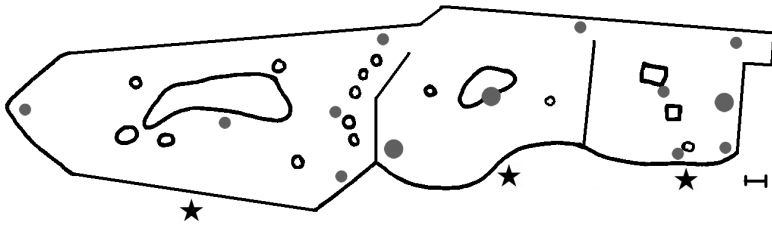
Tab. 28. Absolute Häufigkeit des Harnens von *Cuon* nach verschiedenen Ortstypen in Dortmund 1997 und Duisburg 1997. In zwei gesonderten Spalten ist angegeben, wie häufig der jeweilige Alpha-Rüde in Spritzharnhaltung an den verschiedenen Ortstypen harnte.

	Dortmund 1997				nur Sp.	Duisburg					nur Sp.
	MB	we	MC	MA	MB	AL	fr	PO	WF	NA	AL
Boden	15	20	3	8	10	88	4	3	4	3	80
Nahrung						9					9
Partner						1					1
vert.Obj	6				6	10					9
unbekannt	2			1		11					10

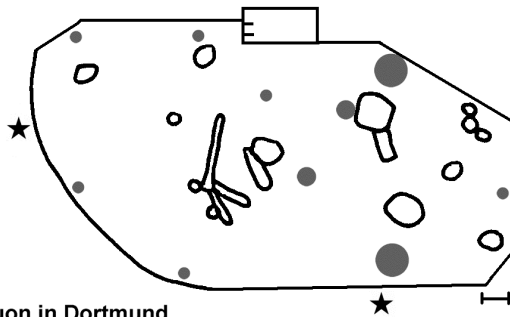
Die bestimmten Gehegeteile bzw. die eine Stelle im Duisburger Gehege könnten immer wieder benutzte Markierstellen sein. Aus dem Freiland gibt es bisher keine Untersuchungen darüber, ob und wieviel an den in Kap. 3.5.3.5. beschriebenen Kotplätzen auch geharnt wird (FOX 1984:97). Nach den Beobachtungen im Duisburger Zoo ist es aber wahrscheinlich, dass die Tiere an den sogenannten Kotplätzen nicht nur koteen, sondern auch harnen. Inwieweit Harnen über einem Partner regelmäßig vorkommt, bleibt fraglich, da es in Dortmund nicht beobachtet, aber zumindest bei einem weiteren Paar in Gefangenschaft festgestellt wurde (FOX 1984:81).



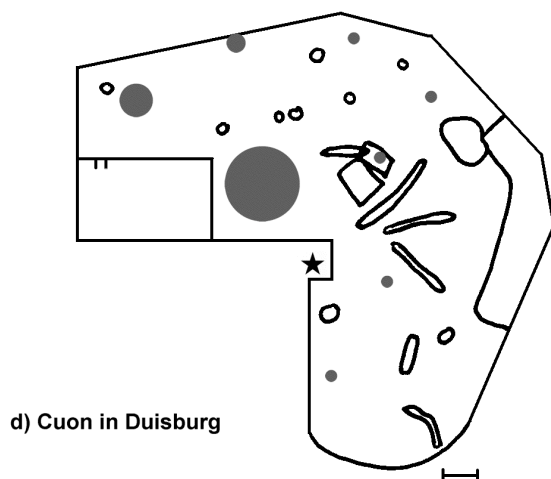
a) *Canis lupus* in Osnabrück im April



b) *Canis lupus* in Osnabrück im Oktober

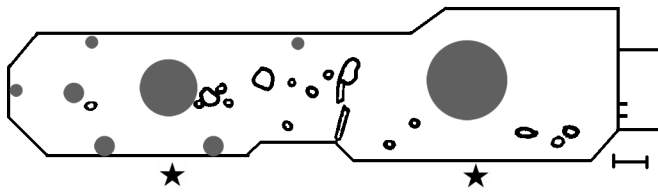


c) *Cuon* in Dortmund

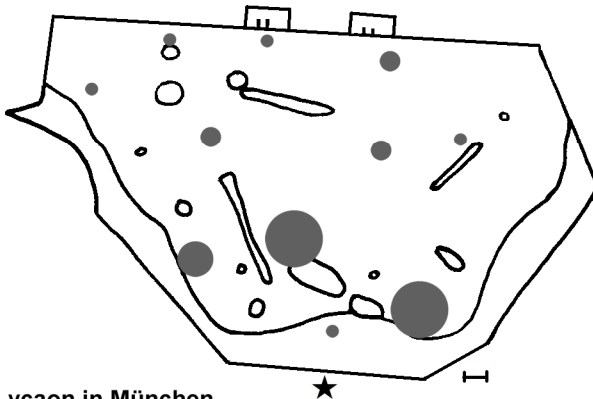


d) *Cuon* in Duisburg

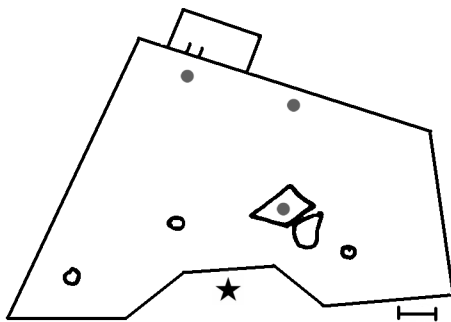
Abb. 46. Absolute Häufigkeit, mit der in bestimmten Gehegeteilen bzw. an bestimmten Stellen geharnt wurde. a) *C. lupus* Osnabrück 4/1997, b) *C. lupus* Osnabrück 10/1997, c) *Cuon* Dortmund 1997, d) *Cuon* Duisburg 1997, e) *Lycaon* Dortmund 7/1997 und 8/1997, f) *Lycaon* München 1997, g) *Lycaon* Osnabrück 1997, h) *Speothos* Mulhouse 1998



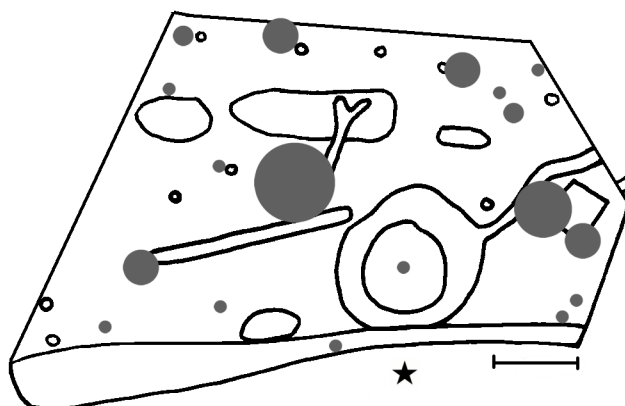
e) Lycaon in Dortmund



f) Lycaon in München

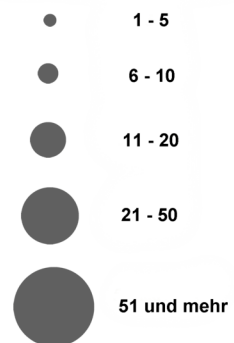


g) Lycaon in Osnabrück



h) Speothos in Mulhouse

**Absolute Häufigkeit
des Harnens je Ort**



**Legende zu den
Gehegeskizzen**



Lycaon

Lycaon nutzt bestimmte Stellen in seinem Gehege zum Harnen und Koten immer wieder (Abb. 46 e, f, g). In Osnabrück konnte wegen des geringen Datenmaterials nur eine häufiger genutzte Stelle vor dem Haus identifiziert werden. In den anderen Gehegen waren es jeweils mehrere Stellen. Sie zeigten für die Beobachterin keine besonderen Merkmale. Geharnt wurde in allen drei Zoos ausschließlich auf den Boden (vgl. Abb. 44). In München wurden zwei Individuen beobachtet, die im Wasser stehend die Kauerhaltung einnahmen, ohne dass festgestellt werden konnte, ob sie koteten oder harnten.

An einer gut einsehbaren Stelle in Dortmund wurde beobachtet, dass an verschiedenen Tagen insgesamt siebenmal auf bereits daliegenden eigenen oder fremden Kot geharnt und zweimal darüber gekotet wurde. Von diesen neun Malen waren vier Wiederholungen, eine Folge, zwei Sequenzen und zwei einzelnes Harnen. Die Stelle wurde also mehrfach direkt hintereinander benutzt, und dabei bereits abgegebener Kot übermarkiert. Da die Stelle auch dann benutzt wurde, wenn kein Kot dalag, z. B. nach der Gehegereinigung, scheint der daliegende Kot wohl nicht direkt der Anziehungspunkt dieser Stelle gewesen zu sein. Über Partner wurde nicht geharnt.

Im Freiland wird über den verschiedensten am Boden liegenden Objekte geharnt, z. B. auf alte Knochen oder Hyänenkot (REICH 1977) oder über höhere Grasbüschel (KÜHME 1965a), was bei den Beobachtungen zu der vorliegenden Arbeit aber nicht festgestellt werden konnte. Auch BUITRON (1977) stellte fest, dass vertikale Flächen nie markiert werden.

Speothos

Speothos hatte mehrere eng umrissene Stellen, an denen immer wieder geharnt wurde (Abb. 46 h). Bevorzugte Markierstellen waren vertikale Objekte (227 mal), wie Bäume und die Hütte sowie ein schräg liegender Stamm, unter dem die Tiere auch durchlaufen konnten (Tab. 29). Aber auch über Partner wurde regelmäßig geharnt (94 mal) (Abb. 47). 15 mal wurde der Harn direkt in die Luft gesprüht, und jeweils 14 mal auf den Boden oder niedrige Objekte (z. B. Wassernapf und liegende Baumstämme) abgegeben (vgl. Abb. 45). Harnen auf Nahrung wurde nicht beobachtet, da die Waldhunde in Mulhouse im Haus gefüttert wurden, in dem sie nachts untergebracht waren. Futterstücke oder Nahrungsreste lagen daher nie im Gehege. Eine genauere Aufschlüsselung der Daten zeigt, dass es mit einer Ausnahme nur Weibchen sind, die einen Partner markieren. Der markierte Partner kann weiblich, männlich, ranghöher oder rangtiefer sein, ohne dass eine eindeutige Tendenz festzustellen wäre (Tab. 30).



Abb. 47. Nur bei *Speothos* konnte beobachtet werden, dass regelmäßig über Partnern geharnt wird. (Videoaufnahme aufgenommen im Zoo Mulhouse).

Tab. 29. Absolute Häufigkeit des Harnens der verschiedenen Individuen an unterschiedlichen Ortstypen von *Speothos*, Mulhouse 1998. (Jungtiere als Partner eingeschlossen).

Ortstyp	el	HU	an	NA	PE	BE	ka
Boden	7		1	1	1		4
nied. Objekte	4		10				
vert. Objekte		35	78	70	26	18	
Luft				1	3	11	
Partner	44		6			1	43

Tab. 30. Absolute Häufigkeit, mit der bei *Speothos* in Mulhouse 1998 die Individuen Weibchen an, Weibchen el, Weibchen ka und Männchen BE über verschiedenen Typen von Partnern harnten, Jungtiere als Partner eingeschlossen, unb: unbekannte Partner oder unbekanntes Rangverhältniss zum Partner (n = 94).

	weibl.	männl.	Jungtier	unb.	ranghöher	rangtiefer	unb.
el	1	42		1		41	3
an		5	1		1	5	
ka	19	13	9	2	32	9	2
BE			1			1	

Auch in anderen Untersuchungen wurde festgestellt, dass Waldhunde zum Harnen vertikale Flächen und niedrige Objekte blankem Boden vorziehen (DRÜWA 1982, MACDONALD 1996). Horizontalmarkieren (DRÜWA 1982), bei dem sich das Tier über ein niedriges Objekt stellt, harnt und dann seinen Bauch auf dem nassen Objekt reibt, wurde während dieser Untersuchung nicht festgestellt (vgl. auch Kap. 3.5.4.).

Das Harnen auf Partnern wurde auch von PORTON (1983) und MACDONALD (1996) beobachtet. Nach PORTON (1983) harnen nur Weibchen über ihre männlichen Partner, nie Männchen über Weibchen und beide nie über ihre Jungen. Sowohl nach Befunden der vorliegenden Arbeit als auch nach PORTON (1983) kann das Harnen über einen Partner als weibliche Verhaltensweise eingestuft werden. PORTONS (1983) Befund, nach dem die Weibchen nur über ihre männlichen Partner harnen, kann nicht bestätigt werden, da die in Mulhouse beobachteten *Speothos*-Weibchen über verschiedenen Rudelmitgliedern harnten.

Vergleich der Arten in Bezug auf die von ihnen benutzten Harnorte

Alle vier Arten weisen wenigstens einige feste Plätze auf, an denen immer wieder geharnt wird. Graduelle Unterschiede finden sich aber im Typ der Orte. Nur Boden kommt als Ort bei allen vier Arten vor. *Lycaon* harnt im Gegensatz zu den anderen Arten nie an vertikale Objekte. Nur *Speothos* und *Lycaon* harnen auf niedrige Objekte. Auf Nahrung wurde nur von *Cuon* und *C. lupus* geharnt. Inwieweit Harnen auf Kot und Nahrung bei *Speothos* vorkommt, ist unbekannt.

Dass Rüden von *Speothos* als einzige der vier Arten in die Luft harnen, steht vermutlich in Zusammenhang damit, dass sie ihren Harn dabei meterweit versprühen. Auch ohne auf ein bestimmtes Objekt zu zielen, wird dabei ein Teil der Umgebung benetzt. *Speothos*-Weibchen harnen regelmäßig über andere Rudelmitglieder, was bei den Weibchen der anderen Arten nicht beobachtet werden konnte. *Cuon*-Rüden können gelegentlich über Weibchen harnen, doch scheint dieses Verhalten eher eine Ausnahme zu sein.

Das regelmäßige Harnen an vertikale Objekte kommt mit Ausnahme von *Otocyon* (NEL & BESTER 1983) und *Cerdocyon* (BRADY 1979) bei fast allen übrigen Canidengattungen vor

(KLEIMAN 1966, *Alopex*: EISFELD 1966, *V. vulpes*: TEMBROCK 1957, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Chrysocyon*: KLEIMAN 1966, 1972) und ist damit wohl ein altes Canidenmerkmal.

Da *Lycaon* nicht an vertikale Objekte, sondern immer auf den Boden harnt, kann dieses Verhalten als Apomorphie gegenüber den meisten anderen Canidenarten eingestuft werden. Das geringe Anheben eines Hinterbeines wäre dann ein Verhaltensrudiment. Es wäre denkbar, dass der Verlust des Harnens an vertikale Objekt im Zusammenhang mit der Phylogenese in den baumlosen Savannen Afrikas steht. In diesem Sinne ist interessant, dass der sicherlich nicht näher mit *Lycaon* verwandte (z. B. CLUTTON-BROCK et al. 1976, TEDFORD et al. 1995), aber ebenfalls in Savannen Afrikas lebende Löffelhund *Otocyon* auch nicht an vertikale Objekte harnt (KLEIMAN 1966, NEL & BESTER 1983).

Harnen auf Nahrung ist nicht, wie vermutet werden könnte, eine Besitzabsicherung, da nach eigenen Beobachtungen dieselben Nahrungsstücke binnen kürzester Zeit von anderen Individuen verschlungen werden können. Entsprechende Beobachtungen machten auch HARRINGTON (1981) und MACDONALD (1985) an *Canis latrans* und MACDONALD (1985) an *V. vulpes*. Überschüssige Nahrung wird zumindest von *C. lupus* vergraben (ZIMEN 1971:133) und Futterverstecke nach dem Leeren mit Harn markiert, um sie als leer zu kennzeichnen (HARRINGTON 1981). Da Caniden im Allgemeinen gerne auf auffällige Objekte harnen (KLEIMAN 1966, MACDONALD 1985), ist wahrscheinlicher, dass die umherliegenden Nahrungsstücke eher als „auffällige Objekte“ und weniger als Nahrung angesehen wurden.

3.5.3.3. Häufigkeit des Harnens

C. lupus

Die einzigen Individuen von *C. lupus*, die auffallend häufiger harnten als die anderen Rudelmitglieder, waren die jeweiligen Alpha-Rüden (Tab. 31).

Tab. 31. Absolute (An) und relative Häufigkeit (Hä) des Harnens je Stunde beobachteter Aktivitätszeit bei den verschiedenen Individuen von *Canis lupus* in Osnabrück 4/1997, Osnabrück 10/1997 und Klein-Auheim 1998.

	Osnabr. 4/1997				Osnabr. 10/'97				Klein-Auheim 1998										
	GE	we	KA	DI	GE	we	KA	DI	SH	si	UP	AL	JO	ef	he	qu	KA	DI	TR
An	44	9	9	8	58	1	7	2	10	4	0	2	0	4	1	0	2	3	1
Hä	5,23	1,07	1,07	0,95	4,87	0,08	0,59	0,17	1,07	0,43	0	0,21	0	0,43	0,11	0	0,21	0,32	0,11

Cuon

Die Häufigkeit des Harnens je Stunde beobachteter Aktivitätszeit (StdAZ) schwankte individuell stark und lag zwischen 0,33 und 7,5 mal je StdAZ (Tab. 32). In Duisburg harnte der Alpha-Rüde mit Abstand häufiger als die anderen Rüden und das Weibchen. In Dortmund 1996 war es der zweitrangige Rüde, der am meisten harnte und in Dortmund 1997 harnten der ranghöchste Rüde und das Weibchen häufiger als die beiden übrigen Rüden. Für beide Zoos und Jahre zusammengefasst ist der Unterschied der durchschnittlichen Harnhäufigkeit zwischen den ranghohen ($3,02 \pm 2,48$) und rangtiefen ($1,15 \pm 1,38$) Individuen statistisch signifikant (Mann-Whitney-U-test, $p < 0,05$). Es kann gefolgert werden, dass die hier untersuchten Alpha-Tiere häufiger harnten als die Nicht-Alpha-Tiere.

Tab. 32. Absolute und relative Häufigkeit des Harnens/StdAZ bei den verschiedenen Individuen von *Cuon*, in Dortmund 1996, Dortmund 1997 und Duisburg 1997.

	Dortmund 1996				Dortmund 1997				Duisburg 1997				
	MB	we	MC	MA	MB	we	MC	MA	AL	fr	PO	WF	NA
Anzahl	4	3	9	2	33	30	3	10	122	6	3	4	3
rel. Häuf.	1,68	1,18	4,21	0,95	3,68	3,34	0,33	1,11	7,5	0,77	0,63	0,38	0,45

Lycaon

Die Häufigkeit des Harnens/StdAZ war individuell sehr unterschiedlich (Tab. 33). Im Dortmunder und Münchner Rudel harnten die jeweiligen Alpha-Tiere deutlich häufiger als die übrigen Rudelmitglieder. Beachtenswert ist, dass sich in Dortmund mit den Rangordnungswechsel Anfang August die Harnhäufigkeit der einzelnen Individuen deutlich verändert. Während im Juli Männchen AR und Weibchen ma häufiger harnten, waren es im August Männchen GE und Weibchen ni. Zwischen dem Weibchen und Männchen in Osnabrück gab es keinen Unterschied in der Anzahl des beobachteten Harnens, die unterschiedliche relative Häufigkeit beruht auf dem größeren Anteil der Aktivitätszeit beim Weibchen. Die Häufigkeit des Harnens ist nach diesen Befunden nicht vom Geschlecht abhängig, sondern von der Rangposition, wobei die Ranghöchsten des jeweiligen Geschlechts deutlich häufiger harnen als die übrigen Tiere.

Tab. 33. Absolute und relative Häufigkeit des Harnens/StdAZ der Individuen von *Lycaon* in Osnabrück 1997, Dortmund 7/1997, Dortmund 8/1997 und München 1997.

	Dortmund 7/1997				Dortmund 8/1997				München					Osnabr.	
	ma	AR	ni	GE	GE	ni	ma	AR	MA	wa	wb	wc	MB	M	w
Anzahl	35	16	3	1	23	21	1	2	62	41	3	2	0	2	2
rel. Häuf.	3,27	1,5	0,29	0,09	4,79	4,37	0,21	0,42	6,98	4,62	0,34	0,22	0	0,61	0,42

Speothos

Die in Mulhouse 1998 beobachteten Waldhunde harnten durchschnittlich 2,19/StdAZ (Tab. 34). Die Weibchen harnten im Mittel häufiger als die Männchen und die beiden Alpha-Tiere etwas seltener als die übrigen Rudelmitglieder. Allerdings ist die Streubreite der einzelnen gemittelten Werte sehr groß. Es scheint wahrscheinlich, dass es sich nur um individuelle Unterschiede und nicht um Unterschiede in Abhängigkeit von Rang und Geschlecht handelt.

Tab. 34. Absolute Häufigkeit des Harnens und relative Häufigkeit/StdAZ a) für jedes Individuum von *Speothos* (Mulhouse 1998); b) Mittelwert und Standardabweichung des ganzen Rudels, der verschiedenen Geschlechter, sowie des Alpha-Paares und der Nicht-Alpha-Tiere.

a)	el	HU	an	NA	PE	BE	ka
Anzahl	55	35	95	72	30	30	47
rel. Häufigkeit	2,32	1,47	4,00	3,03	1,26	1,26	1,98
b)	Mittelwert und Standardabweichung						
	Rudel	Weibchen	Männchen	Alpha-Tiere	Nicht-Alpha-Tiere		
Anzahl	52,0 ± 24,29	65,7 ± 25,72	41,8 ± 20,3	45,0 ± 14,14	54,8 ± 28,3		
rel. Häufigk.	2,19 ± 1,02	2,77 ± 1,08	1,76 ± 0,85	1,90 ± 0,60	2,31 ± 1,19		

Vergleich der Arten in Bezug auf die Harnhäufigkeit

Bei *Speothos* harnten alle Rudelmitglieder etwa gleichhäufig, daher findet sich kein Unterschied zwischen den Geschlechtern bzw. dem Alpha-Paar und dem übrigen Rudel. Bei *Lycaon* harnte nur das Alpha-Paar häufig, es findet sich aber kein Unterschied zwischen den Geschlechtern. Bei *Cuon* scheinen die Alpha-Tiere häufiger zu harnen als die Nicht-Alpha-Tiere, allerdings zeigten die verschiedenen Rudel sehr unterschiedlich Werte der Harnhäufigkeiten. Bei *C. lupus* harnten die Männchen häufiger als die Weibchen.

3.5.3.4. Markieren mit Harn

Die folgende Untersuchung zum Markierverhalten basiert auf den Ergebnissen der vorangegangenen Kapitel. Wie bereits in den Vorbemerkungen zum Kapitel Harnen und Koten dargelegt, ist Markieren die gezielte Abgabe von Harn im Zusammenhang mit dem Sozialverhalten. Bei den untersuchten Caniden lässt sich Markieren durch das Einnehmen bestimmter Harnhaltungen (z. B. Spritzharnhaltung, Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein, Stehen oder Handstand, vgl. Kap. 3.5.3.1.), bestimmten wiederholt benutzten Harnorten (vgl. Kap. 3.5.3.2.) und der Harnhäufigkeit (vgl. Kap. 3.5.3.3.) erkennen.

C. lupus

Nach den Befunden zu Haltungen, Plätzen und Häufigkeiten markieren bei *C. lupus* insbesondere die beiden Alpha-Tiere. Andere ranghohe Tiere können aber auch gelegentlich markieren.

Die Markierhäufigkeit der Alpha-Rüden ist gewöhnlich zur Ranzzeit noch weiter erhöht (EISFELD 1966). Es könnte daher vermutet werden, dass das häufigere Harnen der Osnabrücker Wölfe im April im Vergleich zum Oktober mit der Ranzzeit im April zusammenhängt. Allerdings markierten das Weibchen und die beiden anderen Rüden weder im April noch Oktober, wie anhand der Harnhaltungen zu erkennen ist. Die größere Harnhäufigkeit aller Rudelmitglieder im April hängt daher nicht mit häufigerem Markieren während der Ranzzeit zusammen. Warum im April die Harnhäufigkeit größer war, konnte im Rahmen der vorliegenden Untersuchung nicht festgestellt werden.

Cuon

Sowohl bezüglich der Harnhaltungen, als auch der Plätze und der Häufigkeiten unterscheidet sich das Markierverhalten der beobachteten Rudel von *Cuon* in Dortmund 1996, Dortmund 1997 und Duisburg 1997 deutlich. Dass in Dortmund 1996 aufgrund der Häufigkeiten anscheinend nur das zweitrangige Männchen markierte, ist wohl eine Fehleinschätzung wegen der zufällig geringen Häufigkeit des Markierens innerhalb der Fokustierzeit des Alpha-Rüdens und des Weibchens. Aus der Untersuchung zu den Harnhaltungen wird deutlich, dass auch der Alpha-Rüde und das Weibchen in Dortmund 1996 markierten. In Dortmund 1997 markierte nach Haltungen und Häufigkeiten nur das Alpha-Paar und in Duisburg 1997 war es nur der Alpha-Rüde. Dass mehr als ein Männchen im Rudel markiert, konnte auch im Freiland beobachtet werden (JOHNSINGH 1982).

Warum das Weibchen in Dortmund markierte und das Weibchen in Duisburg nicht, obwohl beide das jeweils einzige adulte Weibchen im Rudel waren, muss bis zur Untersuchung weiterer Rudel offen bleiben. Möglicherweise handelte es sich um individuelle oder jahreszeitlich bedingte Unterschiede. Aus dem Freiland ist bekannt, dass auch Weibchen markieren (JOHNSINGH 1982, KELLER 1973).

In einer Untersuchung von PAULRAJ et al. (1992) markierten Weibchen und Männchen außerhalb der Paarungszeit gleich häufig. Allerdings handelte es sich bei den von PAULRAJ et al. (1992)

beobachteten Individuen nur um ein Weibchen, das täglich für einige Stunden erst mit einem und anschließend mit einem zweiten Männchen in einem Gehege Auslauf hatte. Ob unter diesen Haltungsbedingungen eine natürliche Rudelstruktur vorhanden war, ist fraglich.

Inwieweit bei *Cuon* nur der Alpha-Rüde, nur das Alpha-Paar oder regelmäßig mehrere Individuen markieren, kann anhand der vorliegenden Kenntnisse nicht eindeutig beantwortet werden.

Lycaon

Nach den Ergebnissen zu Haltungen und Häufigkeiten markieren nur die Alpha-Tiere in den Rudeln von *Lycaon*, was auch VAN HEERDEN & KUHN (1985) feststellten. Interessanterweise harnten die beiden Tiere in Osnabrück etwa so häufig wie die rangtiefen Individuen der anderen Rudel. Sie nahmen auch nur Kauerhaltung und keine der anderen Haltungen ein, wie sonst ebenfalls nur die rangtiefen Tiere. Da Markieren im Gegensatz zum bloßen Eliminieren an bestimmten Haltungen und einer größeren Häufigkeit zu erkennen ist, kann davon ausgegangen werden, dass die Osnabrücker Individuen nicht markierten.

Speothos

Aus den Ergebnissen zu Haltung, Plätzen und Häufigkeiten lässt sich zusammenfassen, dass alle adulten Mitglieder des *Speothos*-Rudels in Mulhouse markierten. Da alle Rudelmitglieder etwa gleichhäufig harnten, könnte die Vermutung aufkommen, dass es sich nicht um Markieren handelte, sondern um gleichmäßiges „Eliminieren“, z. B. nach flüssigkeitsreicher Nahrung. Allerdings nehmen die rangtieferen Tiere auch die selben typischen Markierhaltungen ein wie die Alpha-Tiere und harnen auf die gleichen Ortstypen. Es kann daher eindeutig gefolgert werden, dass alle Rudelmitglieder gleichermaßen markieren.

Regelmäßiges Markieren aller Rudelmitglieder, wie es in der vorliegenden Untersuchung festgestellt wurde, scheint für Waldhunde typisch zu sein (KLEIMAN 1972, PORTON 1983, MACDONALD 1996). Dass Weibchen häufiger markieren als Männchen, wurde außer in der vorliegenden Untersuchung auch von MACDONALD (1996) und PORTON (1983) beschrieben, bei ihnen war der Unterschied sogar statistisch signifikant. Auch Jungtiere, die im Alter von 16 bis 46 Wochen beobachtet wurden, markierten schon, allerdings seltener als ihre Eltern (PORTON 1983).

Im Gegensatz zum Befund der vorliegenden Arbeit, dass die zwei Alpha-Tiere etwas seltener markieren als die anderen Rudelmitglieder, steht die Beobachtung von MACDONALD (1996). In dem von MACDONALD (1996) beobachteten Rudel markierten der ranghöchste Rüde etwa genauso häufig wie die anderen Rüden und das ranghöchste Weibchen sogar häufiger als die übrigen Weibchen.

Vergleich der Arten in Bezug auf das Markieren mit Harn

Nur bei *Speothos* markieren alle Rudelmitglieder gleichermaßen mit Harn. Dass in den beobachteten Rudeln von *C. lupus* in Osnabrück, *Cuon* in Dortmund 1996 und Duisburg 1997, sowie von *Lycaon* in Osnabrück das jeweilige, einzige Weibchen im Rudel nicht markierte, ist wahrscheinlich haltungsbedingt.

Obwohl die Funktion des Markierens bei Caniden noch nicht restlos geklärt ist, dient es neben der Territoriumsmarkierung und der Paarbildung auch der Rangdemonstration innerhalb des eigenen Rudels (*C. lupus*: SCHENKEL 1948, ZIMEN 1971:203, 240, MECH 1975, *Lycaon*: MECH 1975). Da es Hinweise darauf gibt, dass es für jedes Geschlecht eine eigene Rangordnung gibt (vgl. Kap. 3.2.), ist eine Rangdemonstration vor allem innerhalb des eigenen Geschlechts von Bedeutung. In Rudeln mit nur einem Weibchen kann Markieren wegen der mangelnden Konkurrenz unter den Weibchen fehlen. Entsprechend stellte BUITRON (1977) bei einem aus einem Rüden und zwei Weibchen bestehenden *Lycaon*-Rudel in Gefangenschaft fest, dass der einzige

Rüde weniger als das ranghöhere der beiden Weibchen markierte (BUITRON 1977). Eine Erklärung dafür ist, dass er der einzige adulte Rüde in dem Rudel war und seine Rangstellung nicht durch andere Rüden in Frage gestellt wurde (BUITRON 1977).

Das Markieren scheint sich weder bei *C. lupus* noch bei *Cuon* und *Lycaon* auf den Alpha-Rüden zu beschränken. Es kann daher zusammengefasst werden, dass bei den drei Arten die beiden Alpha-Tiere regelmäßig markieren, und dass gelegentlich auch andere Individuen markieren können.

3.5.3.5. Koten

Canis lupus

Die beobachteten Wölfe in Osnabrück und Klein-Auheim koteten ausschließlich in Kauerhaltung (Tab. 35). Es wurde immer auf den Boden gekotet. Bestimmte Plätze, an denen regelmäßig gekotet wurde, konnten in Osnabrück (Oktober) nicht festgestellt werden, in Osnabrück (April) und in Klein-Auheim wurden Plätze nicht mitprotokolliert.

Tab. 35. Absolute Häufigkeit der eingenommenen Kauerhaltungen (Ka) beim Koten der einzelnen Individuen von *Canis lupus* in Osnabrück 4/1997, Osnabrück Oktober 10/1997 und Klein-Auheim 1998.

	Osnabr. 4/1997				Osnabr. 10/'97				Klein-Auheim 1998										
	GE	we	KA	DI	GE	we	KA	DI	SH	si	UP	AL	JO	ef	he	qu	KA	DI	TR
Ka	3	2	1	1	1	1	2	1				1					1		

Dass Wölfe in Kauerhaltung koten, findet sich auch in der Literatur (ALTMANN 1988, EISFELD 1966, ZIMEN 1971:35). Feste Kotplätze gibt es bei *C. lupus* unter gewöhnlichen Haltungsbedingungen nicht (ZIMEN 1971:136, EISFELD 1966). Kot wird aber häufig an auffallenden Stellen, z. B. an einem Felsvorsprung oder auf einem Stein abgesetzt (ZIMEN 1993:60, MECH 1998:111-112). In Freiland finden sich manchmal Kotansammlungen in der Nähe des Hauptwohngebiets im Sommer („rendezvous sites“) (PETERS & MECH 1975). Dass dort manchmal mehrere Kothaufen liegen, spricht für eine wiederholte Benutzung dieser Plätze (PETERS & MECH 1975) und MACDONALD (1985) spricht sogar von Latrinen. Trotzdem scheinen diese Stellen eher selten vorzukommen, da wenige Jahre zuvor ZIMEN (1971:136) schreibt, es gibt in der Literatur keinen Hinweis auf eng begrenzte Kotstellen. Trotz der Seltenheit der Kotstellen besitzt auch Kot eine Funktion beim Markieren (MECH 1998:112).

Cuon

Bei *Cuon* wurde in allen beobachteten Rudel Koten immer nur in Kauerhaltung beobachtet (Tab. 36). Gekotet wurde immer auf den Boden. In Dortmund 1997 wurde insgesamt 17 mal in fünf verschiedenen Gehegeteilen gekotet, in Duisburg insgesamt 13 mal in vier verschiedenen Gehegeteilen. Koten wurde in Dortmund 1997 und Duisburg 1997 auch als Teil von Harnzeremonien beobachtet, weshalb die Ergebnisse dazu in Kap. 3.5.3.6. detailliert beschrieben werden sollen. Es kann daher davon ausgegangen werden, dass auch Kot zum Markieren benutzt wird.

Tab. 36. Absolute Häufigkeit des Kotens der einzelnen Individuen von *Cuon* in Dortmund 1996, Dortmund 1997 und Duisburg 1997.

	Dortmund 1996				Dortmund 1997				Duisburg 1997				
	MB	we	MC	MA	MB	we	MC	MA	AL	fr	PO	WF	NA
Kauerhaltung		3			9	4	2	2	7	4	1		1

Im Freiland kommen auffallende Kotplätze, z. B. an Wegkreuzungen vor (COHEN et al. 1978, JOHNSINGH 1982, FOX 1984:97, VENKATARAMAN 1999). An diesen Kotplätzen finden sich Dutzende Kotballen verschiedensten Alters, d. h. verschiedenster Zersetzungsgrade, was die Vermutung erlaubt, dass diese Stellen regelmäßig über längere Zeiträume benutzt werden (FOX 1984:97). JOHNSINGH (1982) beobachtete ein 15- bis 16-köpfiges Rudel, von dem jedesmal beim Passieren eines Kotplatzes ein bis neun Individuen koteten.

Lycaon

Im Zoo von Osnabrück wurde *Lycaon* etwas häufiger beim Koten beobachtet als beim Harnen. In Dortmund und München dagegen wurde wesentlich häufiger geharnt als gekotet (Tab. 37). In allen drei Rudeln wurde Koten nur in der Kauerhaltung beobachtet. In allen drei Zoos konnten wenige eng umrissene Stellen festgestellt werden, die nicht nur zum Harnen benutzt wurden (vgl. Abb. 46 e, f), sondern an denen auch gekotet wurde.

Tab. 37. Absolute Häufigkeit, mit der die Individuen von *Lycaon* in Osnabrück 1997, Dortmund 7/1997, Dortmund 8/1997 und München 1997 harnten und koteten (oder eine Haltung einnahmen, in der nicht genau zwischen Harnen und Koten unterschieden werden konnte).

	Dortmund 7/1997				Dortmund 8/1997				München					Oсна.	
	ma	AR	ni	GE	GE	ni	ma	AR	MA	wa	wb	wc	MB	M	w
Koten in Kauer.	7	3	5	2	1	1			4	5	2	3	1	1	5
Koten in Hockh.															
Harnen (ges.)	34	16	3	1	23	19	1	2	61	41	1	1		2	2
Koten o. Harnen	1					2			1		2	1			

Auch andere Autoren beobachteten bei *Lycaon* nur Kauerhaltung zum Koten (ALTMANN 1988, BUITRON 1977). In der der Autorin der vorliegenden Arbeit bekannten Literatur gibt es keinen Hinweis auf feste Kotplätze von *Lycaon* im Freiland. Es bleibt fraglich, ob es keine gibt, ob sie bisher in den sehr großen Territorien nicht entdeckt oder nur nicht beschrieben wurden. Gekotet wurde immer auf den Boden. Ausnahmen waren, dass in München einmal ein Individuum ins Wasser kotete und zwei Individuen je einmal die Kauerhaltung im Wasser stehend einnahmen, wobei aber nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte, ob sie ins Wasser koteten oder harnten. Nur in Osnabrück wurden die Tiere häufiger beim Koten als beim Harnen beobachtet. Die extrem geringe Harnhäufigkeit beruht darauf, dass sie als einziges Rudel nicht mit Harn markierten, sondern nur gelegentlich „eliminierten“. In Dortmund und München wurde Koten auch im Rahmen von Harnzeremonien beobachtet, weshalb die Ergebnisse dazu in Kap. 3.5.3.6. dargestellt werden sollen.

Speothos

Bei *Speothos* wurde Koten sowohl in Kauerhaltung als auch in Hockhaltung mit gehobenem Hinterbein beobachtet (Tab. 38). Insgesamt wurde Koten (9 mal) im Vergleich zum Harnen (368 mal) nur sehr selten beobachtet. Gekotet wurde immer auf den Boden. Wegen der geringen Anzahl des beobachteten Kotens konnten keine festen Kotplätze bestimmt werden. Möglicherweise koten die Tiere bevorzugt im Haus, in dem sie außerhalb der Zooöffnungszeiten untergebracht waren. Im Haus wurden keine Beobachtungen durchgeführt. Dass Waldhunde zum Koten Kauerhaltung einnehmen, beschreibt DRÜWA (1982) und dass sie keine besondere Haltung, also die canidentypische Kauerhaltung zum Koten einnehmen, wird von KLEIMAN (1972) erwähnt. Das Heben eines Hinterbeines wird von beiden nicht erwähnt.

Tab. 38. Absolute Häufigkeit der beobachteten Haltungen beim Koten von *Speothos*, Mulhouse 1998. (bei einer Beobachtung konnte nicht sicher zwischen el und BE unterschieden werden).

Haltung	el	HU	an	NA	PE	BE	ka	el/BE
Kauerhaltung		1		1	2		2	
Hockhaltung geh.Hinterb.				2				1

Da das Heben eines Hinterbeines bei verschiedenen Individuen beobachtet wurde, ist es wohl keine individuelle Besonderheit. MACDONALD (1996) fand, dass *Speothos* wesentlich seltener kotet (durchschnittlich 0,05/h) als harnt (0,5/h) und seinen Kot zu über 93 % (von 456) auf den Boden abgibt. Da MACDONALD (1996) beobachtete, dass Koten „meist mehr oder weniger simultan“ in Abstand von wenigen Metern erfolgt, vermutet MACDONALD weiter, dass in der Natur eventuell große Kotansammlungen zu finden seien. Inwieweit es feste Kotplätze in Gehegen gibt, ist umstritten: Während DRÜWA (1982) abseits des Baues gelegene feste Kotplätze nennt, schreibt KLEIMAN (1972) ausdrücklich, dass es keine festen Kotplätze gibt. Inwieweit *Speothos* zum Markieren auch Kot benutzt, konnte im Rahmen dieser Arbeit und anhand von Literaturangaben nicht geklärt werden.

Vergleich der Arten in Bezug auf das Koten

Bei allen vier Arten wurde Kauerhaltung gleichermaßen als typische Kothaltung beobachtet und entsprechend koten sie ausnahmslos auf den Boden.

Kauerhaltung kommt bei allen bisher untersuchten Canidenarten vor (KLEIMAN 1966, EISFELD 1966, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979). Das Heben eines Hinterbeines beim Koten scheint bei anderen Canidenarten nicht vorzukommen und ist damit eine Besonderheit von *Speothos*.

Da die Abgabe von Kot vermutlich nicht so gut in kleinsten Mengen erfolgen kann wie beim Harn und auch keine besondere Körperhaltung eingenommen wird, sind Häufigkeit und Haltung keine guten Kriterien, um Markieren mit Kot zu erkennen. Kotmarkierungen können daher nur anhand auffälliger Plätze untersucht werden.

Nur bei *Cuon* gibt es mit Sicherheit feste Kotplätze im Freiland, bei *C. lupus* gibt es sie selten und dann wohl zeitlich auf den Sommer begrenzt. Da es anders als bei *C. lupus* sowohl für *Speothos* als auch für *Lycaon* Hinweise auf feste Kotplätze in Gefangenschaft gibt, wäre zu vermuten, dass es diese auch im Freiland gibt. Dass diese bisher nicht gefunden wurden, liegt bei *Speothos* wohl an der versteckten Lebensweise. Bei den relativ gut untersuchten Afrikanischen Wildhunden dagegen, die wenigstens zur Zeit der Welpenaufzucht ortstreu sind, hätten auffallende Kotstellen wie bei *Cuon* eigentlich schon gefunden werden müssen.

Nach VENKATARAMAN (1999) sollen bei *Cuon*, *Lycaon*, *C. lupus* und Schakalen gleichermaßen feste Kotstellen vorkommen. Diese Aussage ist mehr als fraglich, da die auffälligen Kotplätze von *Cuon* seit langen bekannt sind, von *Lycaon* dagegen wie oben beschrieben nicht und EISFELD (1966) in einen direkten Vergleich von *C. lupus* und Goldschakal (*C. aureus*) feststellte, dass Goldschakale feste Kotstellen im Gehege haben und Wölfe dagegen nicht.

Markieren des Territoriums mit Kot kommt bei einigen Canidenarten mit Sicherheit vor, da diese Arten ihren Kot auf erhöhten Plätzen und/oder entlang regelmäßig von ihnen begangener Pfade abgeben (*V. vulpes*: MACDONALD 1980, *Urocyon*: TRAPP & HALLBERG 1975, *Chrysocyon*: DIETZ 1984). Entfernter Kot wird ersetzt (*Urocyon*: TRAPP & HALLBERG 1975). Bei *Otocyon* dagegen scheint Kot keine Rolle beim Markieren des Territoriums zu spielen, da er im ganzen Gebiet unregelmäßig verteilt abgegeben wird (NEL & BESTER 1983).

Außer *Cuon* zeigt auch *Nyctereutes* (SEITZ 1955, HEIMBURGER 1959) feste, von mehreren Individuen gemeinsam benutzte Kotplätze. Da *Nyctereutes* in menschlicher Obhut fremden Kot nicht wie fremde Harnmarken übermarkiert, dienen die Kotplätze wahrscheinlich nicht der Territoriumsmarkierung (HEIMBURGER 1959). Bei *Cuon* liegen die Kotstellen innerhalb des Territoriums, nicht peripher, so dass sie vermutlich ebenfalls nicht der Territoriumsmarkierung gegenüber fremden Artgenossen dienen (FOX 1984:97). Möglicherweise dienen die Kotplätze für das Rudel selber als Anzeiger, wann sie zuletzt in dem Gebiet waren oder dort gejagt haben (JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN 1999). Obwohl sich die untersuchten Arten möglicherweise in ihrer Benutzung von Kotplätzen in Gefangenschaft und im Freiland sowie zu verschiedenen Jahreszeiten unterscheiden, reichen die bisherigen Befunde aus der vorliegenden Untersuchung und aus Literaturangaben nicht aus, um Unterschiede oder Gemeinsamkeiten der vier untersuchten Arten in Bezug auf die Benutzung von festen Kotplätzen und eine eventuell damit verbundene Territoriumsmarkierung festzustellen.

Da *C. lupus* gelegentlich nach dem Koten vierfüßig scharrt, was vermutlich mit dem Imponieren in Zusammenhang steht (vgl. Kap. 3.5.3.7), und Koten bei *Cuon* und *Lycaon* auch in Harnzeremonien vorkommt, scheint Koten ebenso wie Harnen eine gewisse Rolle im Sozialverhalten innerhalb des eigenen Rudels zu spielen.

3.5.3.6. Folgen, Wiederholungen und Sequenzen

Eine Definition der in diesem Abschnitt verwendeten Begriffe Einzelhandlung, Folge, Wiederholung, Sequenz und Harnzeremonie findet sich in Kap. 2.3.4. (Verhaltenskatalog).

C. lupus

Koten kam bei *C. lupus* immer nur als Einzelhandlung vor. Beim Harnen konnten in Osnabrück und Klein-Auheim Sequenzen vereinzelt beobachtet werden, Folgen und Wiederholungen dagegen nicht (Tab. 39). In Osnabrück war es nur der Alpha-Rüde, der in Sequenz nach einem anderen Individuum harnte, während Harnen in Sequenz in Klein-Auheim neben dem Alpha-Rüden noch bei einem weiteren höherrangigen Männchen beobachtet werden konnte.

Tab. 39. Absolute Häufigkeit, mit der bei *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 und 10/1997 sowie in Klein-Auheim 1998 Harnen und Koten als Einzelhandlung (e) und Sequenz (seq) beobachtet wurde und die relative Harnhäufigkeit als Einzelhandlung.

	Osnab. 4/1997				Osnab. 10/1997				Klein-Auheim 1998										
	GE	we	DI	KA	GE	we	DI	KA	SH	si	UP	AL	JO	ef	qu	he	KA	DI	TR
Kot e	3	2	1	1	1	1	1	2				2					1		
Harn e	35	9	8	9	57	1	2	7	8	4		1		4		1	2	3	1
seq	8				1				2			1							
Harn e %	81	100	100	100	98	100	100	100	80	100		50		100		100	100	100	100

In Osnabrück im April gab es acht Harnzeremonien bzw. Sequenzen, im Oktober nur eine und in Klein-Auheim drei. Es gab in keinem der beobachteten Rudel eine Harnzeremonie, in der zwei Tiere mehrfach abwechselnd hintereinander harnten. In Osnabrück harnte sowohl im April (siebenmal) als auch im Oktober (einmal) der Alpha-Rüde nur nach dem Weibchen. Auch in Klein-Auheim war es nur der Alpha-Rüde, der nach dem Alpha-Weibchen harnte (zweimal), während ein anderer hochrangiger Rüde nach einem tieferrangigen Rüden harnte (einmal, Männchen AL nach Männchen KA). Dass das Osnabrücker Alpha-Paar im Oktober nur einmal in

Sequenz beobachtet wurde, liegt auch daran, dass das Weibchen überhaupt nur einmal im Oktober beim Harnen beobachtet wurde. Im April wurde das Weibchen neunmal beim Harnen beobachtet und siebenmal davon markierte der Alpha-Rüde danach. Obwohl das geringe Datenmaterial kaum allgemeingültige Aussagen zulässt, scheint der Rüde regelmäßig nach dem Weibchen zu markieren.

Es ist bekannt, dass das ranghöchste Weibchen und der ranghöchste Rüde das ganze Jahr hindurch, aber besonders häufig während der Ranz wiederholt in Sequenz harnen (ZIMEN 1993:62), wobei mal das Weibchen, mal der Rüde beginnt (MECH 1999). Gelegentlich sollen sich auch andere ranghohe Rüden an einer Harnzeremonie der Alpha-Tiere beteiligen (ZIMEN 1993:62) oder an auffälligen Objekten mehrere Tiere eines Rudels nacheinander markieren (MECH 1970:107), was aber weder in Osnabrück noch in Klein-Auheim beobachtet werden konnte. Da in Klein-Auheim zwei Rüden hintereinander im Stehen auf den Boden harnten, könnte es sich um ein „interessantes Objekt“ oder um eine ältere Harnmarke der Alpha-Tiere gehandelt haben. Da der höherrangige Rüde nach dem Harnen vierfüßig scharfte (s. u.), handelt es sich möglicherweise aber auch um Imponierverhalten vor dem rangtieferen Rüden.

Cuon

Sowohl Koten als auch Harnen konnte als Folge, Wiederholung, Sequenz sowie Mischformen in beiden Zoos bzw. beiden Jahren beobachtet werden (Tab. 40). Koten und Harnen als Einzelhandlung kam bei fast allen beobachteten Individuen vor. Durchschnittlich für die beobachteten Rudel berechnet, kam Harnen bei den Nicht-Alpha-Tieren zu 93,2 % und bei den Alpha-Tieren zu 71,2 % der gesamten Anzahl des Harnens und Kotens als Einzelhandlung vor. Koten in Folge, Wiederholung oder Sequenz wurde nur vereinzelt beobachtet, und dann nur bei den Alpha-Tieren. Beim Harnen hatten in Dortmund 1996 der Alpha-Rüde und der zweitrangige Rüde den größten Anteil an den Wiederholungen und Sequenzen, in Dortmund 1997 das Alpha-Paar gemeinsam und in Duisburg nur der Alpha-Rüde.

Tab. 40. Absolute Häufigkeit, mit der bei *Cuon* in Dortmund 1996, Dortmund 1997 und Duisburg 1997 Harnen und Koten als Einzelhandlung (e), Folge (f), Wiederholung (w), Sequenz (seq) oder einer Mischform aus den vier Elementen vorkam, sowie die relative Häufigkeit des Harnens als Einzelhandlung. (Beobachtungen, bei denen nicht genau unterschieden werden konnte, ob die Tiere harnten oder koteten, sind unter h/k zusammengefasst).

	Dortmund 1996				Dortmund 1997				Duisburg 1997				
	MB	we	MC	MA	MB	we	MC	MA	AL	fr	PO	WF	NA
Kot e		2			3	3	2	2	3	3		1	1
f		1			5	1			3				
w										1			
seq					1								
f-seq									1				
Harn e	4	5	7	2	17	11	3	8	89	4	3	4	3
f									3				
w					1				11				
seq	5	1	2		2	7		1	8				
w-seq	1		2		3	2			4				
w-f									4				
h/k e			2		4	6		1	3	2			
f					1								
seq					3	3				1			
w-seq					2	1							
Harn e %	40	83,3	63,6	100	73,9	55	100	88,9	74,8	100	100	100	100

In Dortmund 1996 gab es im Verlauf der durchgeführten Beobachtungen insgesamt sechs Harnzeremonien bzw. Sequenzen, in Dortmund 1997 fünfzehn Harnzeremonien und in Duisburg sieben. In Dortmund beteiligten sind auch andere Männchen außer dem Alpha-Paar an den Harnzeremonien, obwohl das Alpha-Paar am häufigsten miteinander in einer Zeremonie oder Sequenz harnte (Tab. 41 a, b). In Dortmund 1996 und in Duisburg harnte der Alpha-Rüde am häufigsten nach dem Weibchen und in Dortmund 1997 der Alpha-Rüde und das Weibchen etwa gleichhäufig nacheinander.

Tab. 41. Absolute Häufigkeit von Sequenzen zwischen den einzelnen Individuen von *Cuon* in a) Dortmund 1996 und 1997, sowie b) Duisburg 1997. (+: Harnen nach zwei anderen Individuen) (Harnen, Koten und Beobachtungen, bei denen nicht zwischen Harnen und Koten unterschieden werden konnte, zusammengefasst)

a)	Dortmund 1996						Dortmund 1997					
	MB	we	MC	MA	nach we+MB	nach we+MC	MB	we	MC	MA	nach we+MA	nach we+MB
MB		4				2		10			1	
we			1				13					
MC	1	1			3							
MA												1

b)	Duisburg				
	AL	fr	PO	WF	NA
AL		12			1
fr	1				

Die beiden Zoos bzw. die beiden Jahre unterscheiden sich auch darin deutlich, wer als erster bzw. letzter in einer Zeremonie harnte. In Dortmund 1996 beendete das Weibchen nie, dafür aber der ranghöchste und der zweitrangige Rüde gleichhäufig (Tab. 42). In Dortmund 1997 waren das Weibchen und der Alpha-Rüde etwa gleichhäufig erster und letzter und in Duisburg war das Weibchen meistens das erste und der Alpha-Rüde das letzte Individuum.

Diese Ergebnisse lassen sich nicht isoliert von Haltung und Häufigkeit auswerten. In Dortmund 1996, wo auch das zweitrangige Männchen häufig markierte, war es auch an den Harnzeremonien und Sequenzen beteiligt. In Dortmund 1997 schien eine besonders enge Paarverbindung zwischen dem Alpha-Rüden und dem Weibchen vorzuliegen, da beide Individuen häufig und in beliebiger Reihenfolge hintereinander markierten. In Duisburg war es wieder anders, da hier das Weibchen gar nicht markierte und auch nicht als letztes Individuum in einer Zeremonie oder Sequenz auftrat.

Im Freiland ist beobachtet worden, wie ein Männchen und ein Weibchen mehrmals abwechselnd hintereinander harnten (KELLER 1973). In einem anderen Rudel im Freiland markierte der Alpha-Rüde direkt nach einem Weibchen und zu einer anderen Zeit zwei Männchen nach dem Alpha-Rüden (JOHNSINGH 1982). Neben Harn werden auch im Freiland kleine Mengen Kot beim Markieren in einer Harnzeremonie abgegeben (JOHNSINGH 1982).

Tab. 42. Erstes und letztes Individuum einer Sequenz oder Harnzeremonie bei *Cuon* in Dortmund 1996, Dortmund 1997 und Duisburg 1997. (Harnen, Koten und Beobachtungen, bei denen nicht zwischen Harnen und Koten unterschieden werden konnte, zusammengefasst).

	Dortmund 1996				Dortmund 1997				Duisburg				
	MB	we	MC	MA	MB	we	MC	MA	AL	fr	PO	WF	NA
als erster	1	3	2		9	6				6			1
als letzter	3		3		7	8			7				

Lycaon

Bei *Lycaon* wurden Folgen, Wiederholungen und Sequenzen sowohl beim Harnen als auch beim Koten beobachtet (Tab. 43) (Abb. 48). Koten kam meistens als Einzelhandlung vor, wurde aber auch als Folge, Wiederholung, Sequenz oder als Folge innerhalb einer Sequenz beobachtet. Harnen als Einzelhandlung kam bei allen Individuen vor (mit der Ausnahme eines Individuums in München, bei dem überhaupt kein Harnen beobachtet werden konnte). Die Nicht-Alpha-Tiere harnten zu 88,9 % als Einzelhandlung, die Alpha-Tiere nur zu 37,6 % der Gesamtanzahl des Harnens (durchschnittlich für Dortmund 7/1997, 8/1997 und München 1997 berechnet). In Dortmund und München kam Harnen als Wiederholung, Sequenz oder als Wiederholung innerhalb einer Sequenz bei allen Alpha-Tieren und nur bei diesen vor. In Osnabrück kam Harnen einmal als Sequenz beim Weibchen vor. Der Osnabrücker Rüde harnte und kotete nicht in Sequenz. Im Juli in Dortmund harnte das zu der Zeit rangtiefe Weibchen ni zweimal als Folge nach dem Koten. Da dieses Verhalten bei den Alpha-Tieren nicht beobachtet wurde, handelte es sich vermutlich nicht um Markieren, sondern um eine mehr oder weniger zufällige Kopplung beider Verhaltensweisen zur Elimination.

In einem weiteren Schritt wurde untersucht, wer nach welchem Partner harnte oder kotete. Im Münchner *Lycaon*-Rudel harnte der Alpha-Rüde etwas häufiger (29 mal) nach dem Weibchen als umgekehrt (20 mal) und beide nie nach anderen Rudelmitgliedern. In Dortmund 7/1997 und 8/1997 harnten bzw. koteten die jeweils Ranghöchsten in Harnzeremonien auch nach anderen Individuen als dem andersgeschlechtlichen ranghöchsten Partner (Tab. 44). Dadurch sind hier auch andere Individuen als die jeweiligen Alpha-Tiere beteiligt.

Ob Männchen oder Weibchen als erstes in einer Harnzeremonie oder Sequenz harnen, scheint keiner Regel unterworfen (Tab. 45). Wichtiger scheint aber zu sein, wer eine Sequenz oder Harnzeremonie als Letzter beendet. Mit der Ausnahme des Rüden im Osnabrücker Zoo, beendeten die jeweiligen Alpha-Rüden häufiger als die Alpha-Weibchen.

Innerhalb der Harnzeremonien kann sowohl geharnt als auch gekotet werden. Nach SCHALLER (1972 in JOHNSINGH 1982) gibt es keine Gruppendifäkation, doch vermutlich ist dies kein

Tab. 43. Absolute Häufigkeit, mit der bei *Lycaon* in Dortmund 7/1997, Dortmund 8/1997, München 1997 und Osnabrück 1997 Harnen oder Koten als Einzelhandlung (e), Folge (f), Wiederholung (w), Sequenz (seq) oder einer Mischform aus den drei Elementen vorkam, sowie die relative Häufigkeit von Harnen als Einzelhandlung. (Beobachtungen, bei denen nicht genau unterschieden werden konnte, ob die Tiere harnten oder koteten, sind unter h/k zusammengefasst).

	Dortmund 7/1997				Dortmund 8/1997				München 1997					Osnab.	
	ma	AR	ni	GE	GE	ni	ma	AR	MA	wa	wb	wc	MB	w	M
Kot e	4	3	4	2	1	1			1	3	2	3	1	4	1
f									1	1					
w	2														
seq			1						1	1				1	
f-seq	1								1						
Harn e	7	7	1	1	8	8	1	2	28	16	1	1		1	2
f			2												
w	13	1			6	1			7	6					
seq	2	4			2	4			10	8				1	
w-seq	12	4			7	6			16	11					
f-seq									1						
h/k e	1					2					2	1			
seq															
Harn e %	20,6	43,7	33,3	100	34,8	42,1	100	100	45,2	39	100	100		50	100



Abb. 48. Während der Harnzeremonie der Alpha-Tieren von *Lycaon* harnen beide Partner mehrfach hintereinander an die selbe Stelle und koten eventuell auch. (Videoaufnahme aufgenommen im Münchner Tierpark).

Tab. 44. Absolute Häufigkeit, mit der die Individuen von *Lycaon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997 innerhalb von je 6 Harnzeremonien (bzw. einzelnen Sequenzen) in Sequenz hintereinander vorkamen. (+: Harnen nach zwei anderen Individuen) (Harnen, Koten und Beobachtungen, bei denen nicht zwischen Harnen und Koten unterschieden werden konnte, zusammengefasst)

	im Juli nach					
	ma	AR	ni	GE	Ar+ma	AR+ni
ma		14				1
AR	5		1	2		
ni					1	
GE						

	im August nach			
	GE	ni	ma	AR
ma				
AR				
ni	10			
GE		9		

Tab. 45. Absolute Häufigkeit, mit der ein Individuum als erstes und letztes an einer Harnzeremonie bei *Lycaon* in Osnabrück 1997, Dortmund 7/1997 und 8/1997, sowie München 1997 vorkam. (Harnen, Koten und Beobachtungen, bei denen nicht zwischen Harnen und Koten unterschieden werden konnte, zusammengefasst)

	Dortmund 7/1997				Dortmund 8/1997				München 1997					Osnab.	
	ma	AR	ni	GE	GE	ni	ma	AR	MA	wa	wb	wc	MB	w	M
als Erstes	2	2	1	1	4	2			9	11					2
als Letztes	2	4			4	2			17	4				2	

grundsätzlicher Widerspruch zu den in der vorliegenden Untersuchung gemachten Beobachtungen, sondern eine Definitionsfrage. SCHALLER meint möglicherweise, dass nicht alle Rudelmitglieder etwa gleichzeitig an dieselbe Stelle koten.

Im Freiland ist die Reihenfolge beliebig, in der ein Paar markiert (KÜHME 1965a). KÜHME (1965a) macht aber keine Angaben darüber, wer als erster bzw. letzter harnet. Obwohl KÜHME (1965a) auch eine Harnzeremonie zwischen drei Rüden beobachtete, scheint normalerweise nur das ranghöchste Paar beteiligt zu sein (BUITRON 1977, FRAME & FRAME 1976, WILDEN 1995, KÜHME 1965a, VAN LAWICK 1970 nach FRAME et al. 1979). Dass in Dortmund 7/1997 auch ein rangtieferes Tier beteiligt war, könnte ein Vorzeichen des nachfolgenden Rangordnungswechsel gewesen sein.

Die fehlenden Sequenzen des Rüden in Osnabrück stehen sehr wahrscheinlich damit in Zusammenhang, dass beide Individuen nicht markierten, was ein Hinweis auf mangelnde Paarbindung sein könnte (vgl. FRAME & FRAME 1976).

Speothos

Harnen kam bei *Speothos* meistens als Einzelhandlung vor (durchschnittlich 91,4 %), es wurden aber auch bei verschiedenen Individuen insgesamt 11 Wiederholungen und 19 Sequenzen beobachtet (Tab. 46). Folgen wurden nicht beobachtet. Gekotet wurde immer als Einzelhandlung und es wurde nie über Kot geharnt. Koten ist demnach kein Bestandteil von Harnzeremonien. Wiederholungen kamen bei Alpha-Tieren wie Nicht-Alpha-Tieren und innerhalb beider Geschlechter vor. Sequenzen wurden zwischen verschiedenen Rudelmitgliedern beobachtet. Die Alpha-Tiere markierten nicht in Sequenz, noch wurde nach ihnen in Sequenz geharnt (Tab. 47). Rüden harnten häufiger nach Weibchen, doch kamen auch andere Kombinationen wie Weibchen nach Rüden und Rüden nach Rüden vor.

Tab. 46. Absolute Häufigkeit, mit der Harnen und Koten als Einzelhandlung, Wiederholung oder Sequenz auftrat, sowie die relative Häufigkeit in %, mit der Harnen als Einzelhandlung vorkommt (*Speothos venaticus*, Mulhouse 1998).

	el	HU	an	NA	PE	BE	ka
Kot Einzelhandlung		1		1	2		2
Harn Einzelhandlung	52	34	90	60	24	27	47
Wiederholung	3	1	3	2		2	
Sequenz			2	10	6	1	
Harn Einzelhandlung in %	94,5	97,1	94,7	83,3	80	90	100

Tab. 47. Absolute Häufigkeit, mit der ein Individuum in Sequenz nach einem oder mehreren anderen harnte (*Speothos venaticus*, Mulhouse 1998). (+: Harnen nach zwei anderen Individuen)

	nach an	nach NA	nach PE	nach BE	nach an+NA	nach NA+PE
an		1		1		
NA	9		1			
PE	4	1			1	
BE						1

Dass die Alpha-Tiere bei *Speothos* in Mulhouse nicht an Sequenzen beteiligt waren, könnte zufallsbedingt sein, da in anderen Untersuchungen Sequenzen zwischen allen Rudelmitgliedern, auch den Alpha-Tieren, beobachtet wurden (MACDONALD 1996, PORTON 1983). Eine bestimmte Reihenfolge, in der nacheinander geharnt wird, stellten auch MACDONALD (1996) und PORTON (1983) nicht fest. Eine Ausnahme war, dass Weibchen während der Paarungs-, Trag-, und Aufzuchtzeit häufiger nach ihrem männlichen Partner harnen als umgekehrt (PORTON 1983). Außerhalb dieser Zeiten scheint die Reihenfolge, in der *Speothos*-Individuen hintereinander in Sequenz harnen, weder von Geschlecht noch Rang abhängig zu sein.

Vergleich der Arten in Bezug auf Folgen, Wiederholungen und Sequenzen

Harnzeremonien konnten bei allen vier Arten beobachtet werden. Bei *Lycaon* und *Cuon* wurde dabei auch gekotet, bei *Speothos* und *C. lupus* nicht. Während es bei *Lycaon* und *Cuon* außer Sequenzen auch Folgen und Wiederholungen gab, wurden bei *Speothos* nur Sequenzen und Wiederholungen und bei *C. lupus* nur Sequenzen beobachtet.

Das Vorkommen von Sequenzen beim Harnen wird auch von verschiedenen anderen Canidenarten beschrieben (*Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *C. latrans*: ALLEN et al. 1999, *C. aureus*: GOLANI & MENDELSSOHN 1971 nach PORTON 1983, MOEHLMAN 1983 nach PORTON 1983, *C. mesomelas*: MOEHLMAN 1983 nach PORTON 1983). Mit

wenigen Ausnahmen sind Sequenzen in den überwiegend solitär oder paarweise lebenden Arten auf das Elternpaar und in Rudeln von *Lycaon* und *C. lupus* auf das Alpha-Paar beschränkt. Das gemeinsame Markieren fördert möglicherweise die Synchronisation der Fortpflanzung und informiert Artgenossen über die bestehende Paarbindung (ROTHMAN & MECH 1979 nach PORTON 1983, FRAME & FRAME 1976, FRAME et al. 1979).

In größeren Rudeln könnte eine Sequenz, ähnlich wie es SCHENKEL (1948) für Spritzharnen beschreibt, nicht nur eine geruchliche sondern auch eine optische Ausdrucksgeste sein, die neben der Paarbindung auch der Rangdemonstration vor anderen Rudelmitgliedern dient. Zur Rangdemonstration kann gelegentlich auch ein ranghohes Tier nach einem rangtieferen harnen. Eine Sequenz, in der sich beide Tiere mehrfach abwechseln, würde bei einer Rangdemonstration nicht vorkommen. Dies entspricht der Beobachtung in Klein-Auheim.

Nach PORTON (1983) soll auch bei *Speothos* das Harnen in Sequenzen der Paarsynchronisation und Paarbindung dienen. Auch bei *Speothos* reproduziert sich nur das Alpha-Paar (MACDONALD 1996, vgl. Kap. 4.2.3.), wobei Harnen in Sequenzen die Bindung des Alpha-Paares stärken könnte. Es bietet aber keine Erklärung dafür, warum auch die anderen Rudelmitglieder in Sequenzen harnen. Da die Reihenfolge in den Harnsequenzen von *Speothos* weder von Geschlecht noch vom Rang abhängig ist, kann es auch nicht der Rangdemonstration dienen. Möglicherweise entsteht durch die Harnsequenzen bei *Speothos* ein allgemeiner Rudelgeruch, der dem Rudelzusammenhalt dient, fremde Artgenossen über die Gruppenidentität informiert und so eine Art der Territoriumsverteidigung ist (PORTON 1983).

Bei *Cuon* und *Lycaon* kann während der Harnzeremonien auch gekotet werden. Die Gemeinsamkeit ist aber möglicherweise kein Hinweis auf eine nähere Verwandtschaft beider Gattungen. Markieren mit Kot kommt bei fast allen nicht-rudellebenden Canidenarten vor und auch Folgen, Wiederholungen und Sequenzen sind von einigen Arten bekannt (*Alopex*: HEIMBURGER 1959, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, ALTMANN 1972, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, HEIMBURGER 1959, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *Urocyon*: TRAPP & HALLBERG 1975, FOX 1975b:154). Koten als Bestandteil von Harnzeremonien ist in der genannten Literatur zwar nicht ausdrücklich beschrieben worden, das Vorkommen kann aber auch nicht ausgeschlossen werden. Ob das Koten im Rahmen von Harnzeremonien bei *Cuon* und *Lycaon* eine besondere Gemeinsamkeit oder eine Plesiomorphie ist, kann nur nach detaillierteren Untersuchungen an einer größeren Anzahl von Canidenarten geklärt werden.

3.5.3.7. Vierfüßiges Scharren

C. lupus

In Osnabrück zeigte nur der ranghöchste Rüde vierfüßiges Scharren und zwar meistens nach dem Harnen (Tab. 48). Nur einmal scharrte er erst und harnte anschließend.

In Klein-Auheim dagegen wurde der ranghöchste Rüde nicht beim Scharren beobachtet, obwohl er derjenige war, der am häufigsten beim Harnen beobachtet werden konnte. Bei einem rangtieferen Rüden (AL) wurde Scharren nach Koten und Harnen beobachtet und beim ranghöchsten Weibchen nach den Harnen (Abb. 49). Harnen in Spritzharnhaltung mit anschließendem vierfüßigem Scharren stand beim Alpha-Rüden in Osnabrück in auffallendem Zusammenhang mit rangrelevanten Interaktionen. Im April 1997 harnte und scharrte der Alpha-Rüde elfmal (von 44) in unmittelbarem Anschluss an eine Auseinandersetzung (Drohung, Verdrängung, Beißerei o.ä.) mit einem der anderen Rüden. Mehrfach wurde beobachtet, dass der Alpha-Rüde die nächstgelegene Markierstelle aufsuchte und dann mit Breitseite zum anderen Rüden harnte und scharrte, quantitative Daten wurden dazu nicht aufgenommen.

Tab. 48. Absolute Häufigkeit des vierfüßigen Scharrens bei *C. lupus* in Osnabrück 4/1997, Osnabrück 10/1997 und Klein-Auheim 1998. (H. o. K: Harnen oder Koten konnte nicht unterschieden werden)

	Osnab. 4/1997				Osnab.10/1997				Klein-Auheim 1998										
	GE	we	DI	KA	GE	we	DI	KA	SH	si	UP	AL	JO	ef	qu	he	KA	DI	TR
nach Harnen	28				50					3		1							
nach Koten												2							
nach H.o. K					2					2									
vor Harnen	1																		

Die Angabe, dass *C. lupus* nur nach dem Harnen, nicht aber nach dem Koten scharrt (ALTMANN 1988), muss sicher korrigiert werden, da vierfüßiges Scharren nach dem Koten in der vorliegenden Untersuchung beobachtet werden konnte und auch von anderen Autoren beschrieben wird (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:203, 1993:60). Dass Scharren einmal vor dem Harnen auftrat, lag vermutlich an großer Aufregung des Tieres. Es war direkt vor dem Scharren an einer sozialen Interaktion beteiligt, wodurch möglicherweise die Koordination von Harnen und Scharren gestört wurde. Selten kann Scharren sogar unabhängig vom Harnen und Koten auftreten (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:203).

Nach ZIMEN (1971:203) haben nur die Ranghöchsten eines Geschlechts ein „Scharrecht“. Dazu passt, dass nur der Alpha-Rüde in Osnabrück vierfüßig scharrte. Vierfüßiges Scharren dient vermutlich dem Imponieren (EISFELD 1966, PETERS & MECH 1975, ZIMEN 1971:203). Der in Klein-Auheim beim vierfüßigen Scharren beobachtet Rüde harnte und scharrte direkt nach einem rangtieferen in Sequenz. Möglicherweise stand das Harnen und anschließende Scharren in Zusammenhang mit Imponierverhalten des ranghöheren Rüden vor dem rangtieferen.

Wenn Scharren aber als Mittel zur Rangdemonstration eingesetzt wird, bleibt die Frage, warum es dann nicht öfter in rangrelevanten Interaktionen rangtieferer Individuen auftritt. EISFELD (1966) beobachtete beim Betreten des Geheges, dass Rüden von *C. lupus*, die ihn als „Nebenbuhler“ betrachteten, in Breitseite vor ihm oder mit ihm zugewandtem Kopf harnten und scharrten. SCHENKEL (1948) beschreibt Spritzharnen als „Gebärde“ mit optischer Ausdruckswirkung. Inwieweit auch Scharren ein auf den Anderen gerichtetes optisches Ausdruckssignal ist, muss bis zur einer Untersuchung zum zeitlichem Abstand zwischen rangrelevanten Interaktion, Harnen und vierfüßigem Scharren, sowie zur Ausrichtung und Entfernung der beiden Tiere zueinander offen bleiben.



Abb. 49. Alpha-Weibchen bei *C. lupus* beim vierfüßigen Scharren nach dem Harnen. Vierfüßiges Scharren wird übertrieben ausgeführt: die Hinterbeine werden weit nach hinten durchgezogen, der Schwanz aufgestellt und die Aufmerksamkeit des Tieres ist nicht auf den Boden, sondern auf andere Individuen gerichtet. (Aufgenommen im Tierpark Klein-Auheim).

Cuon

Während vierfüßiges Scharren in Dortmund in beiden Jahren nicht beobachtet werden konnte, scharrte der Alpha-Rüde in Duisburg sehr häufig (56 mal insgesamt, das entspricht 26,8/StdAZ) und zwar sowohl vor als auch nach dem Harnen oder Koten, aber auch unabhängig vom Koten und Harnen. In Tab. 49 ist ausführlich dargestellt, welche Übergänge bei Folgen zwischen verschiedenen Verhaltensweisen aus dem Bereich Harnen und Koten vorgekommen sind.

Als erste Verhaltensweise oder Starter einer Folge von mehreren Verhaltensweisen aus dem Markierzusammenhang wurden etwa gleich häufig rangrelevante Interaktionen und Harnen selbst beobachtet. Eine rangrelevante Interaktion als erste Verhaltensweise sah in der Regel so aus, dass der Alpha-Rüde ein anderes Tier vertrieb, er anschließend zielstrebig zu seiner bevorzugten Markierstelle lief und dort mehrere Verhaltensweisen aus dem Harnzusammenhang zeigte, die aufeinander folgten. Vierfüßiges Scharren kam als Starter einer Folge nur selten vor. Am Ende einer Folge kamen am häufigsten Scharren und Harnen vor, aber auch durch rangrelevante Interaktionen konnte eine Folge beendet werden, typischerweise indem der Rüde ein anderes Tier verjagte und dazu die Harnstelle verließ.

Innerhalb einer Folge kamen nach dem Harnen am häufigsten vierfüßiges Scharren oder wiederholtes Harnen vor. Auf vierfüßiges Scharren folgte meistens nochmaliges Scharren und etwas seltener Harnen oder eine rangrelevante Interaktion. Auf rangrelevante Interaktionen folgte am häufigsten Harnen, aber auch vierfüßiges Scharren. Harnen, Koten und auch vierfüßiges Scharren wurden auch einzeln außerhalb von Reihen beobachtet. Rangrelevante Interaktionen außerhalb von Reihen wurden in dieser Tabelle nicht gesondert dargestellt. Koten kam insgesamt nur selten vor und scheint keine besondere Rolle bei Folgen zu spielen. Harnen und vierfüßiges Scharren stehen demnach beim Duisburger Alpha-Rüden in engem Zusammenhang mit rangrelevanten Interaktionen.

Tab. 49. Absolute Häufigkeit, mit der beim Alpha-Rüden von *Cuon* in Duisburg 1997 Harnen (har), Koten (kot), vierfüßiges Scharren (scharr) und rangrelevante Interaktionen (rri) am Beginn und am Ende von insgesamt 51 Situationen, in denen dieser Rüde Verhaltensweisen aus dem Markierzusammenhang zeigte, auftraten. Angegeben ist auch, wie häufig die einzelnen Verhaltensweisen als Folge vorkamen und (mit Ausnahme der rangrelevanten Interaktionen) wie häufig sie als Einzelhandlung auftraten. (h/k - unbekannt ob Harnen oder Koten, ?: unbekannter Folgenbeginn).

	Folgen-		Folge					Einzelhandlung
	beginn	ende	harnen	koten	scharren	rri	harn/kot	
harnen	21	17	13	3	24	5		56
koten		3	1					3
scharren	3	21	7	1	19	5		4
rri	26	10	19		6		1	/
har./kot.			1					2
?	1							

Im Freiland fanden sich bisher keine Anzeichen dafür, dass Rothunde nach dem Harnen oder Koten scharren (FOX 1984:97). Da auch in Dortmund kein Scharren beobachtet wurde, könnte es sich beim Scharren des Duisburger Rüden möglicherweise um eine individuelle Ausprägung handeln.

Speothos und Lycaon

Vierfüßiges Scharren wurde bei *Speothos* und *Lycaon* weder in der vorliegenden Untersuchung, noch in anderen Studien beobachtet (*Speothos*: DRÜWA 1982, *Lycaon*: KÜHME 1965a, MALCOLM pers. comm. nach JOHNSINGH 1982).

Vergleich der Arten zum vierfüßigen Scharren

Vierfüßiges Scharren kommt nur bei *Cuon* und *C. lupus* vor, nicht bei *Speothos* und *Lycaon*. Da es bei *Cuon* nur von einem Individuum ausgeführt wurde, kann nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden, dass es sich um eine individuelle Verhaltensweise handelt. Auch wenn das vierfüßige Scharren von *Cuon* sowohl vor als auch nach dem Harnen vorkommen kann und nicht wie bei *C. lupus* fast ausschließlich nach dem Harnen, entspricht es doch in Bewegungen und dem zeitlichen Zusammenhang mit rangrelevanten Interaktionen dem vierfüßigem Scharren von *C. lupus*. Wie bei *C. lupus* könnte es daher dem Imponierverhalten bzw. der Rangdemonstration dienen (EISFELD 1966, ZIMEN 1971:203).

Vierfüßiges Scharren ist nicht nur ein visuelles Signal im Moment seiner Ausführung, denn seine Spuren sind auch noch danach zu sehen. In einer Untersuchung an *C. latrans* (ALLEN et al. 1999) wurde festgestellt, dass vierfüßiges Scharren häufiger in der Peripherie eines Territoriums stattfindet, so dass es bei *C. latrans* zusammen mit Harnmarkierungen höchstwahrscheinlich der Territoriumsmarkierung dient. Interessanterweise konnte bei *C. lupus* im Gegensatz zu Harnmarkierungen keine Anhäufung von Scharrspuren am Rande des Territoriums gefunden werden, so dass Scharren eher als Kommunikationssignal innerhalb des Rudels als der Territoriumsmarkierung dient (PETERS & MECH 1975).

Vierfüßiges Scharren ist vermutlich wie die Harnhaltungen eine angeborene Erbkoordination (KLEIMAN 1966). Es ist daher unwahrscheinlich, dass der Duisburger Rothundrüde vierfüßiges Scharren zufällig erworben hat, z. B. durch Nachahmung eines Wolfs oder Haushunds.

Vierfüßiges Scharren kommt außer bei *C. lupus* auch bei den anderen *Canis*-Arten vor (KLEIMAN 1966, EISFELD 1966, SILLERO-ZUBIRI & MACDONALD 1998) und sehr selten bei *V. vulpes* (TEMBROCK 1957, KLEIMAN & EISENBERG 1973, MACDONALD 1985). Bei anderen Canidengattungen konnte es dagegen bisher nicht beobachtet werden (EISFELD 1966, KLEIMAN 1966, *Alopex*: EISFELD 1966, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1962, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *Nyctereutes*: SEITZ 1955, HEIMBURGER 1959, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *Cerdocyon*: BRADY 1979).

Bei *Canis* und *Cuon* ist das vierfüßige Scharren wahrscheinlich eine Synapomorphie beider Gattungen. Sollte Scharren auch in zukünftigen Untersuchungen an anderen *Cuon*-Individuen nicht festgestellt werden, könnte dies entweder ein Hinweis darauf sein, dass Scharren bei *Cuon* im Laufe der Evolution wieder verloren gegangen ist und der Duisburger Rüde ein Verhaltensrudiment zeigte, oder dass ein ursprünglich sehr seltenes Verhalten im Laufe der Evolution bei den *Canis*-Arten zunehmende Bedeutung erlangt hat.

3.5.3.8. Wälzen

C. lupus

Bei *C. lupus* wurde Wälzen zweimal in Osnabrück 4/1997 beobachtet, beide Male wälzte sich der Alpha-Rüde. In Klein-Auheim wurde Wälzen fünfmal beobachtet. Hier wälzte sich einmal der Alpha-Rüde, und je zweimal der zweitrangige Rüde und ein tieferrangiges Weibchen. Besonderheiten der jeweiligen Wälzstellen und ein Zusammenhang mit dem Markierverhalten konnten im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht festgestellt werden.

Wölfe wälzen sich gerne in Kot (ZIMEN 1993:63), aber da sie sich gerne in jeder Art stark riechender Substanzen (ZIMEN 1993:62) und auch unabhängig davon (EISFELD 1966:238) wälzen, scheint kein besonderer Zusammenhang zwischen Wälzen und Harnen/Koten zu bestehen.

Cuon

Wälzen konnte bei *Cuon* in Dortmund 1996 nicht beobachtet werden. In Dortmund 1997 wurde es viermal beobachtet, und zwar wälzte sich zweimal das Weibchen in unmittelbarer Nähe des Alpha-Rüden und zweimal umgekehrt der Rüde vor dem Weibchen. In Duisburg wurde Wälzen einmal beim Alpha-Rüden beobachtet. Ein Zusammenhang mit Harnstellen oder Harnzeremonien konnte nicht festgestellt werden. Wälzen kommt also bei *Cuon* vor, wenn auch selten.

Lycaon

Wälzen wurde bei fast allen Afrikanischen Wildhunden in Osnabrück, Dortmund und München mehrmals beobachtet (Tab. 50). In München wurde Wälzen der Alpha-Tiere sechsmal innerhalb oder am Ende einer Harnzeremonie beobachtet. Im Juli und August in Dortmund wurde Wälzen zwar nicht im Rahmen einer Harnzeremonie beobachtet, aber je einmal wälzte sich ein Individuum an der frischen Harnstelle (innerhalb einer Minute danach) des derzeit ranghöchsten Weibchens. Inwieweit das übrige Wälzen an Stellen stattfand, die vor längerer Zeit oder außerhalb der Beobachtungszeit markiert wurden, konnte nicht untersucht werden.

Auch nach anderen Autoren kommt Wälzen bei *Lycaon* regelmäßig und dann ausgiebig vor (BUISTRON 1977, KÜHME 1965a).

Tab. 50. Absolute Häufigkeit, mit der Wälzens bei einzelnen Individuen von *Lycaon pictus* in Dortmund 7/1997 und 8/1997, München 1997 sowie Osnabrück 1997 als Einzelhandlung (ohne erkennbaren Zusammenhang zum Harnen) und während oder nach anderen Verhaltensweisen aus dem Harnzusammenhang (*bzw. in einer Harnstelle) beobachtet wurde.

	Dortmund 7/1997				Dortmund 8/1997				München 1997					Osnab.	
	ma	AR	ni	GE	GE	ni	ma	AR	MA	wa	wb	wc	MB	w	m
Einzelhandl.	9	4	2	3	3	4			25	24	12	6		4	1
mit Harnen		1*					1*		2	4					

Speothos

Wälzen wurde bei Waldhunden weder in Rahmen der vorliegenden noch in anderen Untersuchungen beobachtet (KLEIMAN 1972, DRÜWA 1982).

Vergleich der Arten in Bezug auf das Wälzen

Wälzen kommt bei *Speothos* im Gegensatz zu den anderen drei Arten nicht vor. Bei *Cuon* und *C. lupus* konnte kein Zusammenhang zwischen Wälzen und Harnmarkierungsstellen festgestellt werden. Bei *Lycaon* kam wenigstens ein Teil des Wälzens während oder im Anschluss an eine Harnzeremonie oder auf einer Harnmarkierungsstelle vor.

Wälzen auf Harnmarkierungsstellen wurde bei verschiedenen anderen Canidenarten beschrieben (*Nyctereutes*: SEITZ 1955, HEIMBURGER 1959, *Canis aureus*: HEIMBURGER 1959, EISFELD 1966, *Canis latrans*: EISFELD 1966). Bei *Urocyon* wurde bisher überhaupt kein Wälzen (FOX 1975b:154) und bei *Otocyon* kein Wälzen in oder in der Nähe von Harnstellen beobachtet (NEL & BESTER 1983). *Alopex* wälzt sich nur sehr selten in Harnmarkierungen (HEIMBURGER 1959) und gar nicht auf riechenden Substanzen (EISFELD 1966).

Gemeinsames oder wiederholtes Wälzen auf Harnmarkierungen oder auf bestimmten Duftstoffen könnte die geruchliche Ähnlichkeit der Rudelmitglieder stärken und damit den Gruppenzusammenhalt fördern (MACDONALD 1985:694) oder der Paarbindung dienen (FRAME et al. 1979). Es lässt sich daher wegen der mangelnden Einschätzbarkeit des olfaktorischen Anreizes nur vermuten, dass Wälzen zur Annahme des eigenen und fremdem

Harngeruchs bei *Lycaon* eine besondere Rolle spielt. Zur Klärung dieser Vermutung könnte eine gesonderte Untersuchung, z. B. mit speziellen Duftstoffen beitragen, wie sie z. B. SEITZ (1955) oder HEIMBURGER (1959) an Marderhunden und anderen Arten unternahmen. Warum sich *Speothos* überhaupt nicht wälzt, bleibt offen.

3.5.3.9. Harnen in sozialen Interaktionen

C. lupus

Bei *C. lupus* in Klein-Auheim wurde zweimal Harnen des unterwürfigen Tieres bei einer aktiven Unterwerfung beobachtet.

Bei großer Angst, z. B. wenn ein Tier an seiner Flucht gehindert ist, können Wölfe Harn und/oder Kot abgeben (ZIMEN 1971:27).

Cuon

In Dortmund wurde bei *Cuon* in jedem Jahr einmal Harnen bei einer aktiven Unterwerfung beobachtet, in Duisburg einmal während einer passive Unterwerfung. In allen drei Fällen harnte das unterlegene Tier.

Lycaon

Bei *Lycaon* konnte in der vorliegenden Untersuchung kein Harnen oder Koten in einer rangrelevanten Interaktion beobachtet werden.

Im Freiland kann Koten bei unterwürfigen Begrüßungen zwischen adulten Tieren vorkommen (KÜHME 1965a). Es wäre denkbar, dass *Lycaon* in ähnlichen Situationen auch harnt, was aber nicht so eindeutig zu beobachten ist.

In einem im Fernsehen ausgestrahlten Film mit Aufnahmen aus dem Freiland (J.S. Smith, National Geographic Television, Real Film Production, 1977) wurden mehrfach Tiere gezeigt, die nach dem Zurückkehren von der Jagd neben einem anderen Tier harnten. Die Bedeutung dieses „Rituals“ sei angeblich unbekannt. Da sich das Individuum zunächst in geduckter Körperhaltung an ein liegendes Tier annäherte, die Ohren angelegt waren, der Schwanz aufrecht gestellt war und wedelte, und das Individuum dann erst in Kauerhaltung harnte, handelte es sich vermutlich um Harnen eines rangtieferen Individuums während einer aktiven Unterwerfung.

Speothos

Zweimal konnte bei Waldhunden beobachtet werden, dass das dominante Tier während des Stehens-über-einem-Liegenden harnte, also in diesem Fall das dominante Individuum in einer sozialen Interaktion harnte.

Vergleich der Arten zum Harnen in sozialen Interaktionen

Harnen des unterlegenen Individuums in rangrelevanten Interaktionen konnte bei *C. lupus* und *Cuon*, nicht jedoch bei *Speothos* und *Lycaon*, beobachtet werden. Es gibt allerdings deutliche Hinweise darauf, dass es bei *Lycaon* vorkommt. Beim Harnen in rangrelevanten Situationen handelt es sich um eine seltene Verhaltensweise, die möglicherweise während einer längeren Untersuchung auch bei *Speothos* und *Lycaon* beobachtet werden könnte.

Viele Caniden koten oder harnen bei großer Angst (ZIMEN 1971:27). Nach FOX (1975b:70) wird Harnen während einer aktiven Unterwerfung allerdings nicht durch Angst ausgelöst, da das rangtiefe Tier bei großer Angst flüchten und sich nicht aktiv unterwerfen würde. Bei allen Caniden wird Harnen und Koten in den ersten Lebenswochen durch taktilen Kontakt der

Bauch- und Leistengegend, natürlicherweise beim Belegen durch die Mutter, ausgelöst. Bei *C. lupus* und Haushunden kann Harnen aber auch noch später bei unterwürfigen Tieren als Unterwerfungssignal vorkommen. Hierbei handelt es sich daher um eine sogenannte sozio-infantile Verhaltensweise (FOX 1975b:70).

Einzigartigerweise kam bei *Speothos* Harnen des ranghöheren Tieres in einer rangrelevanten Situation vor. Dabei stand jeweils ein Weibchen über einem rangtieferen auf dem Rücken liegenden Rüden und harnte gleichzeitig über ihn. Waldhunde stehen im Rahmen einer aktiven oder passiven Unterwerfung regelmäßig übereinander, wobei es aussieht, als ob der obere den unteren mit mehreren schnellen ruckartigen Bewegungen unter sich zurechtrückt (vgl. Kap. 3.1.4.2.) (Abb. 50). Da das unterlegene Individuum dabei auf dem Rücken oder der Seite liegt, liegt es Bauch an Bauch zum Drüberstehenden. Sofort nach dem Heruntersteigen des oberen steht auch das untere Tier auf. Es kann daher in der Regel nicht gesehen werden, ob in dieser Haltung geharnt wurde. Nasses Fell am Bauch ist nicht erkennbar.

MACDONALD (1996) und DRÜWA (1982) beschreiben zwei ähnliche Situationen, die beide Autoren aber in andere Zusammenhänge stellen. MACDONALD (1996) beschreibt, dass ein Waldhund einen anderen mit seinen Afterdrüsen markiert, indem er in antiparalleler Haltung über dem hingestreckt liegenden Partner steht und seine Analgegend auf ihm reibt. Ganz ähnlich klingt das sogenannte „Horizontalmarkieren“ DRÜWAS (1982): „...die Tiere stiegen mit einem Hinterbein über ein horizontal auf dem Boden liegendes Markierungsobjekt (z. B. liegende Baumstämme, markante Steine), benetzen es mit Harn und verreiben diesen mit der Bauchseite, indem sie auf dem Markierungsobjekt hin und her rutschen.“

Rutschen oder Reiben mit dem Bauch auf einem Objekt oder Partner ist von den anderen drei Canidenarten nicht bekannt. Obwohl nicht ausgeschlossen werden kann, dass es sich bei den drei beschriebenen Fällen um verschiedene Verhaltensweisen handelt, ist doch wegen der großen Ähnlichkeit in Körperhaltungen und Bewegungen zu vermuten, dass es sich um unterschiedliche Ausprägungen einer Verhaltensweise handelt. Da zumindest im Rahmen der vorliegenden Untersuchung und bei MACDONALD (1996) Partner in sozialen Interaktionen markiert wurden, soll diese Verhaltensweise als Markieren eines liegenden Partners bezeichnet werden. Obwohl die genaue Bedeutung dieser Verhaltensweise erst nach weiteren Beobachtungen geklärt werden kann, scheint es sich um ein nur bei *Speothos* vorkommendes Verhalten zu handeln und wäre damit eine Apomorphie.



Abb. 50. Beim Markieren eines liegenden Partners steht *Speothos* über dem Partner, rückt ihn mit mehreren ruckartigen Bewegungen unter sich zurecht und reibt seine Ventralseite auf ihm (Nach einer Videoaufnahme, aufgenommen im Zoo von Mulhouse).

3.5.4. Kapiteldiskussion

In Tab. 51 sind die Untersuchungsergebnisse der vorliegenden Arbeit für jede Art zusammengefasst und mit Literaturdaten ergänzt und abgeglichen. Anhand dieser Übersichtstabelle sollen im Folgenden die Arten miteinander verglichen werden.

Ein besonderes Merkmal der Familie Canidae ist, dass soweit bekannt bei allen Arten Männchen und Weibchen gemeinsam ihr Wohngebiet markieren (vgl. Kap. 3.5.3.4. Markieren mit Harn, und *Alopex*: HEIMBURGER 1959, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *Nyctereutes*: HEIMBURGER 1959, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *V. vulpes*: MACDONALD 1980), während bei den übrigen Säugetieren im Allgemeinen die Männchen häufiger als die Weibchen markieren (RALLS 1971). Das gemeinsame Markieren steht mit der Monogamie der Caniden in Zusammenhang (vgl. Kap. 4.2.2.).

Die vier rudellebenden Arten haben einige wichtige Gemeinsamkeiten, wie das Aussehen der typischen Harn- und Kothaltungen, das Markieren mit Harn und Kot, das regelmäßig wiederholte Markieren bestimmter Stellen und das Harnen in Sequenzen. Bei diesen Gemeinsamkeiten handelt es sich um typische Canidenmerkmale (vgl. KLEIMAN 1966) und sie sind daher als Plesiomorphien einzustufen. Einige Unterschiede zwischen den Arten, wie das Fehlen von Wiederholungen bei *C. lupus*, das Fehlen von Folgen bei *Speothos* und *C. lupus* oder das Vorkommen von Koten in rangrelevanten Interaktionen bei *Lycaon*, sind vermutlich weniger bedeutend, da die genannten Verhaltensweisen selten sind und möglicherweise bei einer längeren Beobachtung bei allen vier Arten festgestellt werden könnten. Das Fehlen von Harnen im Handstand bei *C. lupus* ist vermutlich durch das größere Gewicht von *C. lupus* bedingt und auch kein wesentlicher Unterschied, da diese Verhaltensweise auch bei *Cuon* und *Lycaon* sehr selten ist.

Sehr wichtige Unterschiede betreffen aber das Markierverhalten von *Speothos* im Vergleich zu den anderen drei Arten: *Speothos* nimmt regelmäßig Harnhaltungen ein, die bei den anderen Arten nur selten vorkommen. Außerdem markieren bei *Speothos* alle adulten Rudelmitglieder, also auch die Nicht-Alpha-Tiere, gleichermaßen, die Rüden können ihren Harn auch in die Luft sprühen und dominante Tier können in sozialen Interaktionen unter ihnen liegende unterlegene Partner markieren.

Bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* markiert typischerweise nur das Alpha-Paar. Die übrigen Rudelmitglieder können zwar auch markieren, aber nie mit der gleichen Intensität (Häufigkeit, Teilnahme an Sequenzen usw.) wie die Alpha-Tiere. Harnen in sozialen Interaktionen wird nur bei unterlegenen Tieren als sozio-infantile Verhaltensweise ausgeführt.

Bei den überwiegend paarweise lebenden Canidenarten markieren beide Elterntiere (*Alopex*: HEIMBURGER 1959, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *Nyctereutes*: HEIMBURGER 1959, *Otocyon*: NEL & BESTER 1983, *V. vulpes*: MACDONALD 1980), aber nicht die Jungtiere. Bei Säugetieren erscheint das Markierverhalten in der Ontogenese erst etwa mit Erreichen der sexuellen Reife (JOHNSON 1973). Zu diesem Zeitpunkt verlassen in der Regel die Jungtiere ihre elterliche Familie sowie deren Territorium. In den wenigen Fällen, in denen die jungen Adulten ihre Eltern nicht verlassen und als Helfer noch ein Jahr bei der Aufzucht der nachfolgenden Geschwister helfen, bleiben sie ihren Eltern untergeordnet und markieren nicht (*Canis aureus*: MOEHLMAN 1986) oder seltener (*Canis latrans*: WELLS & BEKOFF 1981). Auch bei den in manchen Regionen gesellig lebenden *C. simensis* markieren die Alpha-Tiere deutlich häufiger als die Nicht-Alpha-Tiere (SILLERO-ZUBIRI & MACDONALD 1998).

Tab. 51. Übersicht über die bei den vier Arten *Canis lupus*, *Cuon alpinus*, *Lycaon pictus* und *Speothos venaticus* vorkommenden Verhaltensweisen im Bereich des Harnens und Kotens nach eigenen Befunden und Literaturangaben. (+ regelmäßig vorkommend, (+) selten vorkommend, – nicht vorkommend, / keine Aussage möglich, da keine Daten erhoben und keine Angaben in Literatur, ? Daten erhoben, lassen aber keine eindeutige Aussage zu, da Daten und/oder Literaturangaben widersprüchlich)

	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>
Harnhaltungen:				
Kauerhaltung	+	+	+	(+)
Hockhaltung m. geh. Hinterb.	+	+	+	+
Spritzharnhaltung	+	+	+	+
im Stehen	+	(+)	+	(+)
im Handstand	–	(+)	(+)	+
im Liegen	(+)	(+)	(+)	–
Sprühen	–	–	–	+
Harnorte:				
feste Harnplätze	+	+	+	+
Boden	+	+	+	+
vertikale Objekte	+	+	–	+
niedrige Objekte	–	–	+	+
Nahrung	+	+	–	/
Luft	–	–	–	+
Partner	–	?	–	+
Harnhäufigkeit:				
Alpha-Paar > übrige Tiere	+	+	+	–
Männchen > Weibchen	+	?	–	–
Markieren:				
Markieren mit Harn/Kot	+	+	+	+
nur Alpha-Paar markiert	+	+	+	–
Koten:				
Kauerhaltung	+	+	+	+
Hockhaltung m. geh. Hinterb.	–	–	–	+
feste Kotplätze	(+)	+	?	?
auf den Boden	+	+	+	+
Sonstiges:				
Harnen als Folgen	–	+	+	–
Harnen als Wiederholungen	–	+	+	+
Harnen in Sequenzen	+	+	+	+
Harnzeremonien	+	+	+	+
Harnzeremonie auch mit Kot	–	+	+	–
Vierfüßiges Scharren	+	+	–	–
nach dem Harnen	+	+	–	–
nach dem Koten	+	–	–	–
Wälzen	+	+	+	–
Harnen in rangrelev. Interakt.	+	+	+	+
Koten in rangrelev. Interakt.	–	–	+	–

Die Rudelbildung von *Speothos*, *Cuon* und *C. lupus* erfolgt im wesentlichen durch nicht abwandernde Jungtiere (vgl. Kap. 4.2.2.2.). Ausgehend von den paarweise lebenden Canidenarten, in denen nur die Eltern markieren und die Jungen mit Erreichen der Geschlechtsreife abwandern und anfangen zu markieren, gibt es zwei verschiedene phylogenetische Szenarien, um die Unterschiede im Markierverhalten innerhalb der rudellebenden Canidenarten zu erklären:

1. Bei *Speothos* wandern die Jungen nicht ab, werden geschlechtsreif und fangen ihrem Alter entsprechend an zu markieren. In diesem Fall wäre nur Abwandern unterdrückt und der Beginn des Markierens bei Geschlechtsreife eine Plesiomorphie wie bei den paarweise lebenden Canidenarten. Bei *C. lupus*, *Cuon*, und *Lycaon* wandern die Jungen ebenfalls nicht ab, aber bei ihnen wird trotz Erreichen der Geschlechtsreife das Markieren unterdrückt. Die Unterdrückung des Markierens könnte dann als eine Synapomorphie der drei Arten eingestuft werden.
2. Bei den Ahnen von *Speothos* markierten nur die Eltern bzw. das Alpha-Paar, während es bei den Jungen bzw. rangtieferen Tieren unterdrückt war, wie es auch bei *Canis*, *Cuon* und *Lycaon* vorkommt. Erst sekundär kam es dann bei *Speothos* zu einem Verlust der Unterdrückung des Markierens und alle Rudelmitglieder begannen, gleichermaßen zu markieren. In diesem Falle wäre das Markieren aller Waldhunde eine Apomorphie gegenüber den drei anderen rudellebenden Arten.

Da es über *Speothos* aus dem Freiland so gut wie keine Informationen gibt (vgl. Kap. 1.3.5.), können auch über die Funktion des Markierens vor allem in Bezug auf eine eventuelle Territorialität nur Vermutungen angestellt werden. Während Markieren bei den anderen drei Arten neben der Territoriumsabgrenzung eine besondere Rolle im Anzeigen und Festigen der Alpha-Position spielt (besonders bei *C. lupus* und *Lycaon*) kommt es bei *Speothos* bei allen Rudelmitgliedern vor und kann daher zwangsläufig keine Funktion zur Rangdemonstration haben.

Es wäre denkbar, dass Markieren bei *Speothos* nur der Territoriumsabgrenzung und -kennzeichnung dient. Vermutlich lebt *Speothos* erstens überwiegend in Habitaten mit dichter Vegetation, in denen die optische Orientierung eingeschränkt ist und zweitens in geographischen Regionen mit häufigem Regen, so dass Harnmarkierungen möglicherweise schnell weggewaschen werden. Unter diesen Umständen könnte es für ein Rudel günstig sein, wenn alle Tiere gemeinsam möglichst zahlreiche und (durch Sprühen in die Luft) großflächige Markierungen vornehmen.

Lycaon unterscheidet sich von den rudellebenden Arten durch den Verlust des Markierens vertikaler Objekte, was eine Apomorphie darstellt (vgl. Kap. 3.5.3.2.). Eine sehr bedeutende Gemeinsamkeit ist das vierfüßige Scharren bei *Cuon* und *Canis*, das als Synapomorphie gedeutet werden kann (vgl. Kap. 3.5.3.7.). Es kann daher anhand der Verhaltensweisen, die mit dem Harnen und Koten in Zusammenhang stehen, gefolgert werden, dass es nur zwischen *Cuon* und *Canis* einen Hinweis auf nähere Verwandtschaft gibt, während *Speothos* und *Lycaon* keine besondere Nähe zueinander oder zu *Cuon* und *Canis* zeigen.

4. Abschlussdiskussion

4.1. Rudelführung

In den verschiedenen Ergebniskapiteln der vorliegenden Arbeit konnten bei Rudeln verschiedener Arten Gemeinsamkeiten festgestellt werden, die sich nicht einfach deuten ließen. Diese artunabhängigen Gemeinsamkeiten sollen in diesem Kapitel in Zusammenhang gebracht und eingehend diskutiert werden.

4.1.1. Das Problem variabler Sozialstrukturen

Wolfsrudel können sehr unterschiedliche Sozialstrukturen oder „Rudelpersönlichkeiten“, wie ALTMANN (1987) es nennt, entwickeln, die von freundlichem Miteinander bis hin zu fortwährenden erbitterten Kämpfen reichen (ALTMANN 1987). MORAN (1987) vermutet, dass diese Variabilität im Sozialverhalten verschiedener Rudel auf einer allgemein gültigen Struktur oder einem System basiert. MORAN (1987) fordert zur Untersuchung dieser Strukturen Beobachtungsmethoden, die eine eindeutige Vergleichbarkeit von Verhaltensweisen verschiedener Rudel zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Beobachtern ermöglichen. Für vergleichende Untersuchungen von derartigen Sozialstrukturen wäre es außerdem nötig, dass sich diese Beobachtungsmethoden bei verschiedenen Arten anwenden lassen und möglichst auch unter verschiedenen Haltungsbedingungen sowie im Freiland vergleichbar sind.

In den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit zur Rangordnung, zur Annäherung und Kontaktaufnahme sowie zum Harnen und Koten wurden Verhaltensmuster in den Rudeln beobachtet, die einerseits verschiedene Rudel einer Art deutlich unterscheiden, andererseits auf eine Gemeinsamkeit zwischen Rudeln verschiedener Arten hindeuten. Die interspezifischen Gemeinsamkeiten stehen möglicherweise mit der Aufrechterhaltung des Dominanzverhältnisses im Zusammenhang und sollen deshalb in der vorliegenden erstmals Arbeit unter dem Begriff Rudelführung zusammengefasst werden. Es sei angemerkt, dass sich der Begriff der Rudelführung nicht nur auf das Verhalten der Alpha-Tiere bezieht, sondern auf das Dominanzverhältnis aller Rudelmitglieder zueinander.

Im folgenden Kapitel soll diskutiert werden, ob es sich bei den artunabhängigen Gemeinsamkeiten möglicherweise um übergeordnete Verhaltensmuster in sozialen Gruppen handelt, die bei den vier untersuchten Canidenarten gleichermaßen vorkommen.

Ein Vergleich von Rudeln, unabhängig davon, ob es sich um die selbe Tierart handelt oder um verschiedene Arten, erfolgt nach HINDE (1976) auf der höchsten Ebene der Untersuchung von Sozialstrukturen. Auf dieser Ebene werden die individuellen Beziehungen der Tiere zusammengefasst und die verschiedenen Beziehungsmuster ihrer Qualität nach beschrieben.

4.1.2. Die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der untersuchten Rudel

Im Folgenden sind noch einmal zusammengefasst die einzelnen Merkmale beschrieben, anhand derer die Rudel verglichen werden sollen. Für eine ausführliche Darstellung dieser Merkmale sowie der Methode der Datenerhebung und der Auswertung sei auf die entsprechenden Kapitel (3.2.2., 3.3.2., 3.5.2.) verwiesen. In Tab. 52 ist für jedes untersuchte Rudel dargestellt, inwieweit die verschiedenen ausgewählten Verhaltensweisen bzw. Merkmale vorkommen, die mit der Rudelführung in Zusammenhang stehen. Der untere Teil

von Tab. 52 zeigt weitere Rudelmerkmale, die für eine Untersuchung möglicher Ursachen der artübergreifenden Gemeinsamkeiten herangezogen werden sollen.

Der überwiegende Teil der rangrelevanten Auseinandersetzungen ließ sich zwei Verhaltenskategorien zuordnen. Bei der manifestierenden Dominanz begann das gewöhnlich dominante Tier die Auseinandersetzung und bestätigte durch einen Sieg seine Dominanz. Bei der selbstinitiierten Unterwerfung dagegen begann das gewöhnlich unterlegene Tier, unterwarf sich und unterstrich dadurch seine Unterordnung. In manchen Rudeln (*Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in Dortmund 7/1997 und 8/1997, *Lycaon* in München, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997) war der für alle Individuenpaare gemittelte Anteil an manifestierender Dominanz höher, bei *Cuon* in Dortmund 1996 und 1997, sowie bei *Lycaon* in Dortmund 1996 war dagegen der Anteil an selbstinitiiertem Unterwerfung größer und bei *Speothos* in Mulhouse, *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 und *C. lupus* in Klein-Auheim gleich⁴ dem Anteil der manifestierenden Dominanz (vgl. Kap. 3.2.3.5.). Dies bedeutet, dass in den sechs zuletzt genannten Rudeln eine größere Bereitschaft bestand, sich in die gegebene Rangordnung aktiv einzufügen und die Rangordnung zu bestätigen.

In der Untersuchung zu den Kontaktaufnahmen wurde festgestellt, dass in manchen Rudeln (*Cuon* in Duisburg, *Lycaon* in Dortmund 8/1997, *Lycaon* in München, *C. lupus* in Osnabrück 10/1997) die dominanten Tiere häufiger Kontakt zu den unterlegenen aufnahmen als die unterlegenen zu den dominanten und bei *Speothos* in Mulhouse, *Cuon* in Dortmund 1997 und *C. lupus* in Klein-Auheim umgekehrt die unterlegenen Tiere häufiger Kontakt zu den dominanten eingingen (vgl. Kap. 3.3.3.3.2.).

Es sei an dieser Stelle noch einmal betont, dass es bei den Initiativen zu rangrelevanten Interaktionen und den Kontaktaufnahmen zwischen dominanten und unterlegenen Tieren eine gewisse Gemeinsamkeit gibt, z. B. wenn ein Tier zum Lecken der Schnauze bei einer aktiven Unterwerfung zum anderen Kontakt aufnimmt. Die Initiativen zu rangrelevanten Interaktionen und die Kontaktaufnahmen allgemein sind aber nicht dasselbe, denn Kontakt und Nähe kann auch in einer Vielzahl von neutralen Situationen eingegangen werden, z. B. beim Beschnuppern oder beim Nebeneinander-Trinken am Wassertrog. Andererseits nehmen Tiere in rangrelevanten Interaktionen nicht immer Kontakt und manchmal nicht einmal Nähe zueinander auf, z. B. wenn ein Tier einem anderen auf größere Entfernung ausweicht. Tatsächlich beträgt für alle Rudel gemeinsam der durchschnittliche Anteil der rangrelevanten Kontaktaufnahmen von den gesamten Kontaktaufnahmen nur 17,6 % (Minimum: 1,9%, Maximum: 45%) (vgl. Kap. 3.3.3.2.). Rangrelevante Kontaktaufnahmen sind daher eher selten. Trotz dieser Einschränkungen ist bei den verschiedenen Rudeln der durchschnittliche prozentuale Anteil an manifestierender Dominanz (vgl. Tab. 14, Kap. 3.2.3.5.) mit dem durchschnittlichen Anteil der Kontaktaufnahmen des dominanten Tieres (vgl. Abb. 36, Kap. 3.3.3.3.2.) positiv korreliert (Spearman's Korrelationskoeffizient: $\rho = 0,79$, $p < 0,05$).

In einem nächsten Untersuchungsschritt wurde der Einfluß der Alpha-Position auf die Kontaktaufnahmen untersucht. In den Rudeln *Speothos* in Mulhouse, *Cuon* in Dortmund 1997 und *C. lupus* in Klein-Auheim hatten beide Alpha-Tiere den geringsten Anteil an den Kontaktaufnahmen, in den anderen Rudeln dagegen nicht (vgl. Tab. 15, Kap. 3.3.3.3.1.). Dieses Ergebnis steht in Zusammenhang mit dem vorherigen: In Rudeln, in denen die dominanten Tiere nur einen geringen Anteil an den Kontaktaufnahmen haben, haben die beiden Alpha-Tiere als die höchstrangigen Individuen auch den geringsten Anteil an den Kontaktaufnahmen. Daraus folgt, dass in bestimmten Rudeln die dominanten Tiere nicht nur zu

⁴ War der durchschnittliche Anteil der selbstinitiierten Unterwerfung (SU) kleiner als der Anteil der manifestierenden Dominanz (MD), und gleichzeitig SU plus Standardabweichung größer als MD, wurden SU und MD als etwa gleichhäufig definiert.

Tab. 52. Gemeinsamkeiten und Unterschiede der untersuchten Rudel im Vorkommen (+ oder o, vgl. jeweils 1. Spalte), Nichtvorkommen (-) oder in der Größenordnung verschiedener ausgewählter Merkmale, die für die Rudelführung relevant oder nicht relevant sind. Erläuterungen dazu im Text. (? : unsicher. Leere Zellen bedeuten, dass keine Daten erhoben wurden. Rudelbezeichnungen siehe Abkürzungsverzeichnis).

	C. lupus			Cuon			Lycyon			Speothos S-mu	siehe Kapitel		
	W-os1	W-os2	W-ka	C-do1	C-do2	C-dui	L-do1	L-do2	L-do3			L-mü	
<u>Relevante Merkmale für die Rudelführung:</u>													
Selbstinitiierte Unterwerfung genauso häufig (o) oder häufiger (+) als manifestierende Dominanz	o	-	o	+	+	-	+	-	-	-	o	Rangordnung	
relativer Anteil der Kontaktaufnahmen der dominanten Tiere ist geringer (+) oder gleich (o)		-	+		+	-		o	-	-	+	Kontaktaufnahme und Annäherung	
beide Alpha-Tiere haben geringsten Anteil an Kontaktaufnahmen		-	+		+	-		-	-	-	+	Kontaktaufnahme und Annäherung	
auch Nicht-Alpha-Tiere markieren	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+	Harnen und Koten	
<u>Nicht relevante Merkmale für die Rudelführung:</u>													
Rudelgröße	4	4	11	4	4	5	6	4	4	4	5	7	Methode
Gehegegröße (ca. m ²)	400	400	10000	375	375	750	280	280	280	280	1000	120	Methode
Weibchenanzahl	1	1	4	1	1	1	3	2	2	2	3	3	Methode
Vorhandensein von Jungtieren < 1 Jahr	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-	+	Methode
Paarungszeit	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	+	-?	Methode
deutliche Rangunterschiede häufiger als einfache	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	Rangordnung
durchschnittliche Häufigkeit rangrel. Interaktionen je Stunde beob. Aktivitätszeit	2,9	0,7	1,3	3,1	2,1	2,1	0,9	0,3	0,6	0,6	4,9	0,6	Rangordnung
Alpha-Paar in Zentralposition (Ruhe oder Aktivität)	-	-	+		-	+		-	+	+	+	+	Distanzen

einem geringeren Anteil rangrelevante Interaktionen initiieren, sondern auch insgesamt einen geringeren Anteil an den Kontaktaufnahmen haben.

Schließlich wurde noch festgestellt, dass nur in wenigen Rudeln (*Speothos* in Mulhouse, *Cuon* in Dortmund 1996 und 1997, sowie *C. lupus* in Klein-Auheim) auch die Nicht-Alpha-Tiere markierten (vgl. Kap. 3.5.3.4.).

Tab. 52 zeigt, dass die Rudel *Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* in Mulhouse und *C. lupus* in Klein-Auheim sich in bestimmten Merkmalen gleichen und sich deutlich von den anderen Rudeln unterscheiden. Da bei *Lycaon* in Dortmund 1996, *Cuon* in Dortmund 1996 und *C. lupus* in Osnabrück 4/1997 nicht alle Daten erhoben wurden, können diese Rudel allerdings nicht in vollem Umfang mit den anderen verglichen werden.

Für die Untersuchung möglicher Ursachen der artübergreifenden Gemeinsamkeiten sind im unteren Teil von Tab. 52 weitere Rudelmerkmale dargestellt. Ein Vergleich der Rudel anhand dieser Merkmale bietet aber keinen Hinweis auf eine Erklärung der oben dargestellten Gemeinsamkeit zwischen den drei Rudeln *Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* in Mulhouse und *C. lupus* in Klein-Auheim. Weder die Rudel- oder Gehegegröße, noch die Anzahl der Weibchen im Rudel, das Vorhandensein von Jungtieren oder die Beobachtung während der Paarungszeit deuten auf eine Gemeinsamkeit der drei Rudel hin, die sie von den anderen Rudeln unterscheiden könnte. Ähnliches gilt für die übrigen Merkmale in Tab. 52 unten: Sowohl die Häufigkeit deutlicher Rangunterschiede im Vergleich zu einfachen Rangunterschieden als auch die durchschnittliche Häufigkeit der rangrelevanten Interaktionen berücksichtigen nicht die Richtung der Interaktionen und passen daher auch nicht in das Verteilungsmuster von manifestierender Dominanz und selbstinitiiertes Unterwerfung. In der Untersuchung zu den Distanzen wurde festgestellt, dass die Alpha-Tiere in einigen Rudeln eine besondere Zentralposition einnahmen, aber auch dieses Merkmal kommt in einer Vielzahl von Rudeln vor und unterscheidet nicht die drei genannten Rudel von den anderen.

Die Gemeinsamkeiten der drei erwähnten Rudel scheinen sich auf den Bereich des Sozialverhaltens zu beschränken, und zwar insbesondere das Verhältnis der Kontaktaufnahmen zueinander sowie die Initiativen zu rangrelevanten Interaktionen zu betreffen. Welche ursächlichen Faktoren dafür von Bedeutung sein könnten, soll im Folgenden diskutiert werden.

4.1.3. Strategien der Rudelführung

4.1.3.1. Reziprozität in der Aufrechterhaltung des Dominanzverhältnisses

Die Verhaltenskategorien der selbstinitiierten Unterwerfung und der manifestierenden Dominanz stehen in gewissem Zusammenhang mit der von SCHENKEL (1948) beschriebenen aktiven und passiven Unterwerfung. Die in der vorliegenden Arbeit beschriebene selbstinitiierte Unterwerfung und die manifestierende Dominanz sind aber weiter gefasste Kategorien, die außer der aktiven bzw. der passiven Unterwerfung noch andere Verhaltensweisen beinhalten. Die aktive Unterwerfung ist die wichtigste Verhaltensweise der selbstinitiierten Unterwerfung. Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden aber auch Einzelelemente der aktiven Unterwerfung, wie z. B. Annäherung in geduckter Körperhaltung, entsprechend gewertet, ohne dass die vollständige aktive Unterwerfung durchlaufen worden ist. Die Kategorie der manifestierenden Dominanz enthält außer der passiven Unterwerfung noch mehrere andere Verhaltensweisen, wie z. B. Imponieren, Vertreiben oder Verjagen.

Selbstinitiierte Unterwerfung und manifestierende Dominanz hängen, ebenso wie es SCHENKEL (1948) für die aktive und passive Unterwerfung beschreibt, vom Verhalten beider Partner ab. Unterwerfung im Gegensatz zu Flucht kann sich nur dann entwickeln, wenn das

dominante Individuum eine gewisse Toleranz gegenüber den unterlegenen zeigt und nicht bei dessen Annäherung sofort aggressiv reagiert. Toleranz muß zumindest so oft vom dominanten Tier gezeigt werden, dass die Erwartung des Unterlegenen darauf nicht zerstört wird (SCHENKEL 1967). Hier wird deutlich, dass die Beziehung eines Individuums zu seinen sozialen Partnern reziprok beeinflusst ist (FRANCIS 1988). Zeigt sich ein unterlegenes Tier unterwürfig, ist das dominante Tier bestätigt und kann auf Aggressionen verzichten, was wiederum die Möglichkeit der Unterwerfung des unterlegenen Tieres begünstigt. (Dass es auch einen gewissen Expansionsdrang untergeordneter Tiere geben kann, sei an dieser Stelle vernachlässigt. Eine ausführliche Diskussion dazu findet sich in Kap. 3.2.4.)

Interessant ist, dass auch das Verhältnis der Kontaktaufnahmen mit dem Verhältnis von selbstinitiiertem Unterwerfung und manifestierender Dominanz in Zusammenhang steht. Bei allen Kontaktaufnahmen, wie z. B. auch beim Beschnupern oder neutraler Kontaktaufnahme, muß die Individualdistanz zum Partner unterschritten werden. Unter neutralen Bedingungen ist es allen Rudelmitgliedern gegenseitig erlaubt, sich zu beschnupern (*C. lupus*: ZIMEN 1971:47) Es ist aber wahrscheinlich, dass sich rangtiefere Tiere nur trauen, die Individualdistanz des Ranghöheren zu unterschreiten, wenn sie dabei nicht angegriffen werden, sondern mit einer Duldung bzw. Toleranz rechnen können.

In allen untersuchten Rudeln, außer bei *Lycaon* in Dortmund 1996, konnte eine Rangordnung festgestellt werden. Die drei Rudel *Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* in Mulhouse und *C. lupus* in Klein-Auheim zeichneten sich daher nicht durch einen gleichberechtigten Status aller Rudelmitglieder aus. Auch handelte es sich sicher nicht um eine schwache Alpha-Position, denn das Besondere dieser Rudel war ja gerade, dass sich die unterlegenen Tiere häufig unterwarfen und damit die Anerkennung des Dominanzverhältnisses signalisierten.

Auch die Stabilität der Rangordnungen scheint nicht mit den beobachteten Gemeinsamkeiten, wie dem geringen Anteil an manifestierender Dominanz und dem geringeren Anteil der Kontaktaufnahmen der dominanten Tiere in Zusammenhang zu stehen. Die Stabilität einer Rangordnung ließe sich an der Häufigkeit des Wechsels von Rangpositionen messen. Dazu müßten Rudel über sehr lange Zeiträume beobachtet werden, was im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht durchführbar war. Als kurzfristiges Maß für Stabilität wurde in der vorliegenden Untersuchung der prozentuale Anteil von Herausforderungen an den rangrelevanten Interaktionen gewählt. Ein hohes Maß an Herausforderungen kann in einem Ernstkampf münden und einen Rangordnungswechsel herbei führen (vgl. ZIMEN 1971:173ff). Wenn nun die Stabilität der Rangordnung einen Einfluß auf die Initiativen zu rangrelevanten Auseinandersetzungen hat, müßte der prozentuale Anteil der Herausforderungen mit dem prozentualen Anteil an manifestierender Dominanz korrelieren. Es wäre einerseits vorstellbar, dass der Anteil der manifestierenden Dominanz um so höher ist, je höher auch der Anteil der Herausforderungen ist, es wäre aber auch vorstellbar, dass bei einem hohen Anteil an manifestierender Dominanz jegliche Herausforderungen im Ansatz unterdrückt werden. Tatsächlich besteht aber zwischen beiden Anteilen weder eine positive noch eine negative Korrelation (Spearman's Korrelationskoeffizient $\rho = -0,05$, Rudelanzahl $N = 11$, nicht statistisch signifikant, Daten aus Tab. 14, Kap. 3.2.3.5.). Es kann daher gefolgert werden, dass die Stabilität der Rangordnungen keine Erklärung für die beobachteten Gemeinsamkeiten der drei Rudel liefert.

Die unterlegenen Tiere der drei Rudel bestätigten von sich aus die Rangordnung häufiger, während in den anderen Rudeln das Dominanzverhältnis eher durch „Druck von oben“ fortwährend gefestigt wurde. Die Gemeinsamkeit der drei Rudel liegt daher in der Art der Aufrechterhaltung der Dominanzverhältnisse.

Davon ausgehend, dass die Rangordnung und die Position der Alpha-Tiere in den drei Rudeln von allen anerkannt waren, ist es besonders interessant, dass in diesen Rudeln auch Nicht-

Alpha-Tiere mit Harn markierten. Bei *Cuon* in Dortmund und *C. lupus* in Klein-Auheim markierten die Alpha-Tiere deutlich häufiger als die Nicht-Alpha-Tiere, weshalb die Rangposition der Alpha-Tiere auch im Markierverhalten erkenntlich war. Bei *Speothos* dagegen markierten alle Rudelmitglieder unabhängig von ihrer Stellung in der Rangordnung gleichermaßen. Dieses Verhalten ist möglicherweise nicht wie bei den anderen Arten ein Zeichen der Rangdemonstration, sondern eine Anpassung zur Wohngebietsmarkierung. Eine ausführliche Diskussion dazu findet sich in Kap. 3.5.4.

4.1.3.2. Despotische und tolerante Rudelführung

Die Art der Aufrechterhaltung der Dominanzverhältnisse innerhalb eines Canidenrudels wird in der vorliegenden Arbeit als Rudelführung bezeichnet. In Anlehnung an DE WAALS (1989) Untersuchung an Primaten werden dabei zwei verschiedene Strategien unterschieden. Bei der „despotischen“ Rudelführung werden durch relativ häufige rangrelevante Interaktionen der dominanten Tiere die Rangverhältnisse aufrecht erhalten. Bei der „toleranten“ Rudelführung sind die unterlegenen Tiere „vertrauensvoll“ und „entspannt“ (DE WAAL 1989) und ordnen sich von sich heraus unter.

Die Rudelführung bei *Cuon* in Dortmund 1997, *Speothos* in Mulhouse und *C. lupus* in Klein-Auheim kann als tolerante Rudelführung bezeichnet werden, die der übrigen Rudel dagegen als despotische Rudelführung. Die Begriffe der toleranten und despotischen Rudelführung kennzeichnen zwei extreme Möglichkeiten von Sozialstrukturen, die sich aber wahrscheinlich nicht exakt gegeneinander abgrenzen lassen, da es auch bei den zugrundeliegenden Merkmalen, wie dem Verhältnis von selbstinitiiertem Unterwerfung und manifestierender Dominanz sowie dem Verhältnis der Kontaktaufnahmen zwischen unterlegenen und dominanten Tieren fließende Übergänge gibt. Es wird daher davon ausgegangen, dass sowohl der despotischen als auch der toleranten Rudelführung stabile Rangordnungen zugrundeliegen und dass es sich, wie bereits beschrieben, vielmehr um verschiedene Strategien handelt, um die bestehende Rangordnung aufrecht zu erhalten. Ob es sich dabei eher um eine aggressionsvermeidende Strategie der rangtieferen Tiere handelt oder um eine Strategie der Toleranz seitens der ranghöchsten Tiere, kann anhand des bisherigen Kenntnisstandes nicht beurteilt werden.

4.1.4. Die Typen der Rudelführung als wichtige Merkmale zur Beschreibung von Sozialstrukturen

Die Typen der Rudelführung sollten bei der Beschreibung des Sozialverhaltens einer Art unbedingt berücksichtigt werden. Durch die Variabilität in der Rudelführung kann bei Beobachtung nur eines Rudels möglicherweise der vorliegende Rudelführungstyp für das normale Verhalten der Art gehalten werden.

Anhand jahrelanger Beobachtungen freilebender Wölfe auf Ellesmere Island beschreibt MECH (1999), dass die sozialen Interaktionen zwischen Wölfen im Freiland viel ruhiger und friedlicher seien, als es für Wölfe in Gefangenschaft beschrieben wurde. Tatsächlich beobachtete er mehr aktive Unterwerfungen als passive. Daraus folgert er, dass es bei Wölfen natürlicherweise keine strenge, erzwungene Dominanzhierarchie gibt, und dass die bisher für Wölfe beschriebenen Rangordnungen sich nur unter den unnatürlichen Haltungsbedingungen in Gefangenschaft ausbilden. Da MECH (1999) aber nur ein Rudel auf Ellesmere Island beobachtete und das auch nur während des Sommers, in dem bekanntermaßen die Rangauseinandersetzungen seltener sind (z. B. ZIMEN 1971:195ff, 1976), bleibt es fraglich,

inwieweit MECHS Folgerungen zu generalisieren sind. Es wäre durchaus möglich, dass es sich bei dem von ihm beobachteten Rudel zufällig um ein Rudel mit besonders „toleranter“ Führung gehandelt hat.

In den von ALTMANN (1987) beobachteten Wolfsrudeln, die sich sehr in ihren sozialen Strukturen unterschieden, wurde das soziale Klima im Rudel in erster Linie durch Verhalten und Temperament des Alpha-Weibchens bestimmt. Zur Klärung der Fragen, inwieweit die Rudelführung eher durch das Alpha-Weibchen oder den Alpha-Rüden bestimmt wird, und ob es noch andere Merkmale gibt, die mit unterschiedlichen Rudelführungstypen in Zusammenhang stehen, müssten noch weitere vergleichende Untersuchungen an mehreren Rudeln einer Art durchgeführt werden.

Bei *Lycaon* in Dortmund 1996 wurden keine Daten zu den Kontaktaufnahmen und zum Harnen erhoben. Das Vorkommen von häufiger selbstinitiiertem Unterwerfung deutet aber darauf hin, dass auch bei *Lycaon* eine tolerante Rudelführung vorkommen kann. Ob es auch bei *Speothos* eine despotische Rudelführung gibt, muß bis zur Untersuchung weiterer Waldhundrudel offen bleiben. Ob es sich bei den Typen der Rudelführung also wirklich um artunabhängige, bei allen rudellebenden Caniden auftretende Sozialstrukturen handelt, kann erst nach Untersuchung einer größeren Anzahl von Rudeln aller vier Arten entschieden werden.

Die in der vorliegenden Arbeit entwickelten Typen der Rudelführung könnten eine der grundlegenden Strukturen sein, die MORAN (1987) vermutet und die im Zusammenhang mit der Flexibilität im Sozialverhalten stehen. Das Verhältnis von manifestierender Dominanz und selbstinitiiertem Unterwerfung ist leicht erfassbar und ermöglicht, wie es MORAN (1987) fordert, eine gute Vergleichbarkeit verschiedener Rudel, Arten oder sogar von Freiland- und Zoo-beobachtungen.

4.2. Rudelleben

Wie bereits im Methodenteil (Kap. 2.1.) dargelegt wurde, können bestimmte Aspekte des Verhaltens rudellebender Arten, wie Rudelbildung und Jagd, anhand von Beobachtungen in zoologischen Gärten kaum untersucht werden. In diesem Kapitel sollen nun die im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht untersuchten Aspekte des Rudellebens anhand von Literaturdaten diskutiert werden. Dabei soll insbesondere ein Bild von der Evolution des Rudellebens entworfen werden, das wiederum Rückschlüsse auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der untersuchten Arten erlaubt.

4.2.1. Zur Rekonstruktion der Evolution des Rudellebens

“Die Rekonstruktion der Evolution hochentwickelter Sozialstrukturen ist eine diffizile Aufgabe. Es kommt einerseits darauf an, alle nur denkbaren Selektionsdrücke aufzuspüren und in ihren gleichgerichteten und entgegengesetzten Wirkungen abzuschätzen und andererseits den stammesgeschichtlichen Hintergrund zu berücksichtigen, vor dem sich die evolutiven Anpassungsprozesse abgespielt haben.” (FRANCK 1985, S. 174)

Zur Klärung der Frage, ob das Rudelleben eine Synapomorphie, also ein gemeinsam weiterentwickeltes Merkmal aller vier untersuchten Canidenarten oder wenigstens zwischen einigen von ihnen ist, muss untersucht werden, ob und inwieweit die Rudelbildung als Anpassung an ähnliche Lebensbedingungen in Konvergenz entstanden sein könnte und welche Prädispositionen innerhalb der Canidae Rudelbildung ermöglichten.

Rudel wurden im Rahmen der vorliegenden Arbeit dadurch definiert, dass nicht nur mehrere Tiere zusammen leben, sondern auch die Jungen eines Paares von allen Mitgliedern gemeinsam aufgezogen werden, und dass die Rudelmitglieder gemeinsam jagen und dadurch größere Beutetiere reißen können, als dies allein möglich wäre.

In diesem Kapitel soll diskutiert werden, inwieweit sich in Bezug auf die Bildung größerer Gruppen, das Fortpflanzungsmonopol der Alpha-Tiere, die gemeinsame Jungenaufzucht mit Helfern und die gemeinsame Jagd Synapomorphien zwischen den vier rudellebenden Arten feststellen lassen. Zu jedem dieser Untersuchungspunkte werden zunächst die Gemeinsamkeiten der rudellebenden Arten beschrieben, diese mit den solitär oder paarweise lebenden Canidenarten (oder anderen Tierarten) verglichen und anschließend Modelle diskutiert, wie und unter welchen Bedingungen in der Evolution der Übergang von der solitären oder paarweisen Lebensweise zur Rudelbildung möglich gewesen sein konnte.

Bei der Diskussion der Evolutionsmodelle ist zu beachten, dass die momentanen Vorteile des Gruppenlebens nicht unbedingt die gleichen sind, die ursprünglich zum Gruppenleben führten (MACDONALD 1983, EMLEN 1994). Arten, die ursprünglich ökologische Nischen besetzten, in denen die Bildung von Gruppen von Vorteil war, konnten möglicherweise schnell ihre Nischen ausweiten und weitere Vorteile des Gruppenlebens nutzen, was wiederum den Selektionsdruck auf ihre soziale Organisation modifizierte (MACDONALD 1983, FRANCK 1985:133, MCNAMARA 1990, EMLEN 1994). Es soll daher im Folgenden zunächst diskutiert werden, unter welchen ökologischen Bedingungen Caniden von der solitären oder paarweisen Lebensweise zum Rudelleben übergegangen sind. Daran anschließend wird in Kap. 4.2.5. diskutiert, welche momentanen Vorteile das Rudelleben den vier untersuchten Arten bietet und welche Unterschiede sich dabei ergeben. Eine zusammenfassende Übersicht über wichtige Gemeinsamkeiten und Unterschiede bietet Tab. 53 in Kap. 4.2.5.

4.2.2. Das Leben in Gruppen innerhalb eines Wohngebiets

4.2.2.1. Rudellebende und nicht-rudellebende Arten

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wird nicht zwischen Territorien, die aktiv verteidigt und exklusiv genutzt werden, und Streifgebieten unterschieden, die nicht verteidigt werden, in denen Begegnungen mit fremden Artgenossen eher passiv vermieden werden und die wesentlich größer sein sowie sich überlappen können (IMMELMANN & BEER 1989). Es soll daher im Folgenden nur „Wohngebiet“ als übergeordneter Begriff verwendet werden.

C. lupus, *Cuon* und *Lycaon* bewohnen im Freiland feste Wohngebiete, die sie durch Markieren mit Harn oder Kot, bei *C. lupus* auch durch Heulen, oder durch sehr seltene direkte aggressive Auseinandersetzungen gegen fremde Artgenossen verteidigen (z. B. *C. lupus*: MECH 1970:103ff, PETERS & MECH 1975, *Cuon*: VENKATARAMAN et al. 1995, *Lycaon*: FRAME et al. 1979) (Tab. 53). Von *Speothos* gibt es dazu keine Informationen aus dem natürlichen Lebensraum. Da die Tiere aber ein sehr ausgeprägtes Markierverhalten zeigen (vgl. Kap. 3.5.3.4. und 3.5.4.), ist anzunehmen, dass auch sie ein festes Wohngebiet besitzen.

Bei den nicht-rudellebenden Caniden muss zwischen überwiegend solitär und überwiegend paarweise lebenden Arten unterschieden werden, wobei es zwischen beiden Lebensweisen Übergänge gibt. Caniden sind im Allgemeinen monogam, was bedeutet, dass sich ein bestimmtes Männchen und ein bestimmtes Weibchen nur jeweils miteinander paaren (KLEIMAN 1977). Der Begriff Monogamie lässt aber keine Aussage über die Häufigkeit sozialer oder sexueller Interaktionen zwischen den Geschlechtern zu (KLEIMAN 1977).

Individuen der solitär lebenden Arten halten sich überwiegend alleine auf, teilen sich aber ihr Wohngebiet mit einem Geschlechtspartner, mit dem sie außerhalb der Paarungszeit und der Zeit der Jungenaufzucht nur selten zusammentreffen (*Alopex*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *V. vulpes*: ZIMEN 1988c, GINSBERG & MACDONALD 1990, *Vulpes rueppelli*: LARIVIÈRE & SEDDON 2001, *Vulpes cana*: GEFFEN 1994, *Urocyon*: TRAPP & HALLBERG 1975, FRITZELL & HAROLDSON 1982). Durch das gemeinsame Bewohnen eines Wohngebietes zeigen sie Toleranz gegenüber ihrem Geschlechtspartner.

Die Individuen der überwiegend paarweise lebenden Arten haben das ganze Jahr hindurch eine enge Beziehung zueinander, indem sie z. B. ihre täglichen Ruhephasen zusammen verbringen, auch wenn sie einzeln auf Nahrungssuche gehen (*Vulpes macrotis*: WHITE et al. 2000, *Vulpes chama*: BESTER 1982 nach GINSBERG & MACDONALD 1990), oder sie ruhen gemeinsam und durchstreifen ihr Wohngebiet gemeinsam auf der Suche nach Nahrung (*Cerdocyon*: BRADY 1979, *Nyctereutes*: KAUFHALA et al. 1993, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, NEL & BESTER 1983).

Von einzelnen Formen ist bekannt, dass in manchen Populationen auch mehrere Adulte zusammenleben, wobei es sich möglicherweise um nicht abgewanderte Jungtiere handelt, die im elterlichen Wohngebiet verblieben sind (*Canis* spp.: MOEHLMAN 1979, 1986, 1989, BEKOFF & WELLS 1982, *V. vulpes*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *Alopex*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982). Besonders ausgeprägt ist dies bei *Canis simensis*, bei dem in günstigen Habitaten Gruppen aus drei bis zwölf adulten Tieren zusammen leben, die ein gemeinsames Wohngebiet verteidigen und zusammen ruhen, aber im Gegensatz zu den echten rudellebenden Arten einzeln auf Nahrungssuche gehen (SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1994).

Da bei vielen Canidenarten das Zusammenleben mehrerer Adulte wenigstens gelegentlich vorkommt, gibt es zwischen rudellebenden und nicht-rudellebenden Arten fließende Übergänge und eine exakte Trennung von Arten in rudellebende und nicht-rudellebende nur anhand der Gruppengröße ist nicht möglich.

4.2.2.2. Modelle zur Evolution des Lebens in Gruppen

Da alle rezenten Canidenarten in der Regel monogam sind und eine mehr oder weniger feste Beziehung zwischen den Geschlechtspartnern besteht, kann vermutet werden, dass auch viele frühere Canidenarten monogam waren. Aber wie kam es im Verlauf der Evolution von der paarweisen Lebensweise zur Gruppenbildung? Um dieser Frage näher zu kommen, soll zunächst dargestellt werden, wie Ressourcen innerhalb eines Wohngebiets verteilt sein können. Daran anschließend wird diskutiert, unter welchen Bedingungen es vorteilhaft für Jungtiere ist, im Wohngebiet ihrer Eltern zu verbleiben.

Innerhalb eines Wohngebiets können lebensnotwendige Ressourcen, wie z. B. Nahrung, Wasser oder Wurfhöhlen räumlich oder zeitlich, beispielweise von Jahr zu Jahr oder Jahreszeit zu Jahreszeit, sehr unterschiedlich verteilt sein (MACDONALD 1983). Beispiele unregelmäßig verteilter Nahrungsressourcen von Säugetieren sind kurzfristig an die Bodenoberfläche kommende Termiten für Insektenfresser (LAMPRECHT 1979), große Säugetierkadaver für Aasfresser (MILLS 1982), schießendes Gras nach Regenschauern in Trockensavannen für Herbivoren (JARMAN 1974) oder fruchttragende Bäume im Tropischen Regenwald für Fruchtfresser (CLUTTON-BROCK 1974). Ein Wohngebiet muss daher mindestens so groß sein, dass es zu jedem beliebigen Zeitpunkt, auch unter zeitweilig schlechten Bedingungen, einen zuverlässigen Lebensunterhalt gewährleistet (BRADBURY & VEHRENCAMP 1976, MACDONALD 1983). Ein solch großes Wohngebiet kann unter Umständen auch mehr als nur zwei Individuen tragen (MACDONALD 1983). LAMPRECHT (1979) beschreibt am termitenfressenden Löffelhund *Otocyon* ein Beispiel, in dem eine Nahrungsquelle nicht durch Konsum von mehreren Konkurrenten erschöpft wird, sondern durch den Faktor Zeit. So flüchten Termiten schneller in ihre unterirdischen Gänge als ein Löffelhund sie auffressen könnte. Weitere, gleichzeitig fressende Löffelhunde sind daher keine Konkurrenten zum ersten Tier, da die von ihnen gefressenen Termiten ohnehin geflüchtet wären (LAMPRECHT 1979). Ein Zusammenleben mehrerer Tiere und das gemeinsame Nutzen einer Nahrungsquelle ist daher in dieser Hinsicht kein Nachteil.

Die von MILLS (1982, 1984, 1989) untersuchten Braunen Hyänen (*Hyaena brunnea*) sind ein Beispiel dafür, dass qualitativ bessere Nahrungsquellen größere Individuengruppen erlauben, wohingegen die Wohngebietsgröße trotz der besseren Nahrungsquellen nicht sinken darf. Braune Hyänen leben in Gruppen von durchschnittlich drei bis vier Individuen, streifen aber einzeln auf der Suche nach kleineren Wirbeltieren, Knochen oder Früchten innerhalb ihres Wohngebiets umher. In Dürregebieten werden öfter sehr große Säugetierkadaver gefunden. An diesen können mehrere Individuen fressen und die Gruppen sind größer (bis neun Individuen). Die Größe des Wohngebietes hängt aber nicht mit der Qualität der Nahrung zusammen, sondern mit der räumlich geklumpten Verteilung möglicher Nahrung, und somit der Wahrscheinlichkeit, diese innerhalb des eigenen Wohngebiets vorzufinden (MILLS 1982). D. h. obwohl häufigere Funde größerer Kadaver für zwei Individuen ein größeres Nahrungsangebot darstellen, darf ihr Wohngebiet nicht kleiner sein, da in einem kleinen Wohngebiet zeitweise zufällig gar keine großen Kadaver zu finden sein könnten. Es ist dagegen kein Nachteil, die überschüssige Nahrung mit anderen Individuen zu teilen, wodurch es zu einer Optimierung der Raumnutzung kommt.

Auch das Verhalten von Beutetieren in Wechselwirkung mit Prädatoren kann unter Umständen zu einer Gruppenbildung von Prädatoren führen. Prädatoren gehen dorthin, wo eine größere Beutedichte vorhanden ist (LIMA 2002). Beispielsweise konnten POSZIG & THEBERGE (2000) in Ontario zeigen, dass Wolfsrudel im Winter zeitweilig ihre

Hauptwohngebiete verlassen und in Gebiete ziehen, in denen sich zu dieser Jahreszeit aufgrund der niedrigeren Schneedecke besonders viele Weißwedelhirsche aufhalten. Von potenziellen Beutetieren ist zu erwarten, dass sie Gebiete mit höherer Prädatordichte meiden oder abwandern (LIMA 2002), sofern dies andere ökologische Faktoren zulassen (was z. B. in dem von POSZIG & THEBERGE (2000) untersuchten Gebiet nicht möglich war) oder aber ihre Wachsamkeit so steigern, dass zukünftige Jagden erschwert würden (VENKATARAMAN et al. 1995, BROWN et al. 1999). Prädatoren sollten daher ihre Jagdzüge über möglichst viele Gebiete verteilen, damit die Beute langanhaltend einfacher zu erbeuten bleibt (LIMA 2002).

Tatsächlich zieht *Lycaon*, außer wenn das Rudel durch Welpen an eine Wurfhöhle ortsgebunden ist, nomadisch durch sein Wohngebiet und jagt und ruht täglich woanders (z. B. KRUK & TURNER 1967, FULLER & Kat 1990, FULLER et al. 1992, BURROWS 1995, ANDREKA et al. 1999). Auch von *C. lupus* ist bekannt, dass die Rudel unregelmäßig durch ihr Wohngebiet wandern und sich nur jeweils einige Tage in einem Teil ihres Wohngebiets aufhalten (MECH 1970:318, 1974, PIMLOTT 1975, PETERS 1979). Und VENKATARAMAN et al. (1995) stellten an einem *Cuon*-Rudel fest, dass es innerhalb seines Wohngebiets mehrere verschiedene kleinere Jagdgebiete hatte, in denen sich das Rudel jeweils für durchschnittlich zwei bis drei Tage aufhielt.

Für eine solche Jagdstrategie braucht ein Jäger ein großes Wohngebiet mit mehreren verschiedenen Jagdgebieten (VENKATARAMAN et al. 1995). Bei einem reichen Nahrungsangebot durch größere Beutetierherden oder größere Beuteindividuen könnte das Nahrungsangebot von mehreren Prädatorenindividuen genutzt werden. Allerdings dürften die Prädatoren nicht das große Wohngebiet unter sich aufteilen, da sonst zu häufig an den selben Stellen gejagt werden würde. Um die Beutetiere seltener aufzuschrecken und ihre Wachsamkeit nicht unnötig zu steigern, ist es daher günstiger, wenn eine Gruppe von Prädatoren gemeinsam im selben Gebiet oder sogar simultan mehrere Beutetiere aus der gleichen Herde jagt und die Gegend dann wieder für einige Zeit verlässt.

Die Bedingungen, unter denen das Wohngebiet eines Paares noch zusätzlichen Individuen Überlebensmöglichkeiten bietet, können je Art, Population oder Zeit sehr unterschiedlich sein. Entsprechend gibt es sehr unterschiedliche Kosten-Nutzen-Rechnungen, die auf die Toleranz des ursprünglich residierenden Paares gegenüber weiteren adulten Artgenossen wirken (MACDONALD 1983). Die Kosten für das residierende Paar liegen vor allem im Teilen der Nahrung (MACDONALD 1983). Ist allerdings genügend Nahrung da oder entsteht durch die zusätzlichen Tiere keine Nahrungskonkurrenz, wie in den oben geschilderten Beispielen, entstehen hier kaum Kosten (MACDONALD 1983).

Für erwachsen gewordene Nachkommen ist Verbleiben im elterlichen Wohngebiete sicherer, da Abwandern mit einem erhöhten Mortalitätsrisiko verbunden ist (WASER 1996). Nachkommen können außerdem zum Verbleiben genötigt werden, wenn keine anderen freien Wohngebiete zu Verfügung stehen, in denen sie sich ansiedeln könnten, um eigenen Nachwuchs großzuziehen (MACDONALD 1983, LINDSTRÖM 1986). Je nach Umständen können sie zunächst abwarten, bis andere Wohngebiete frei werden oder bis sie nach dem Tod des gleichgeschlechtlichen Elternteiles das heimatliche Wohngebiet übernehmen können (EMLEN 1994). Bei bestehender Verwandtschaft, wie es bei nicht abwandernden Jungtieren oder verbleibenden Geschwistern gegeben ist, profitiert auch das residierende Paar, da es seine eigenen Verwandten sind, die einen Nutzen tragen, und somit auch die genetische Gesamtfitness des residierenden Paares erhöht ist (MACDONALD 1983, LINDSTRÖM 1986).

Dieses Verbleiben im elterlichen Wohngebiet hat noch nichts oder nur wenig mit sozialem Verhalten an sich zu tun, sondern resultiert zunächst in mehr oder weniger strukturlosen sogenannten "räumlichen Gruppen" (MACDONALD 1983). Haben sich aber erstmal diese

räumlichen Gruppen gebildet, tut sich eine Vielzahl weiterer Vorteile auf, die sowohl dem residierenden Paar als auch den zusätzlichen Individuen Nutzen bringen können. Diese Vorteile können im Bereich der gemeinsamen Verteidigung des Wohngebiets gegenüber Fremden, im Schutz vor Prädatoren durch erhöhte Wachsamkeit bzw. gemeinsame Verteidigung, in der gemeinsamen Jungenaufzucht oder im sozialen Lernen liegen. Desweiteren wäre die Jagd auf größere Beutetiere oder die Verteidigung des Risses gegenüber fremden Nahrungskonkurrenten möglich (MACDONALD 1983). Hat sich Gruppenleben erst einmal etabliert, scheint es eine evolutionsstabile Strategie zu sein (LINDSTRÖM 1986).

Innerhalb der Caniden scheint es durch ihre breiten ökologischen Nischen eine gute Prädisposition zur Bildung von räumlichen Gruppen zu geben. Bei den verschiedensten typischerweise solitär oder paarweise lebenden Canidenarten finden sich zahlreiche Beispiele von Populationen oder individuellen Gruppen, bei denen die Jungtiere nach Einsetzen der Geschlechtsreife nicht abwandern, sondern noch ein (oder mehrere) Fortpflanzungsperioden bei ihren Eltern verbleiben (MOEHLMAN 1989, *Alopex*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *V. vulpes*: MACDONALD 1979b, *Otocyon*: PAUW 2000, *Canis aureus*: MACDONALD 1979a, MOEHLMAN 1986, 1989, *C. latrans*: BEKOFF & WELLS 1982, *C. mesomelas*: MOEHLMAN 1979, 1986) oder mehrere Adulte zusammenleben (*C. simensis*: SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1994).

Da für das Verbleiben der Jungtiere bei ihren Eltern und für die Gruppenbildung bei Caniden unter bestimmten ökologischen Bedingungen gute Voraussetzungen bestehen, kann die Bildung sozialer Gruppen nicht als Hinweis auf nähere Verwandtschaft zwischen *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* herangezogen werden. Das Verbleiben der Jungtiere könnte mehrfach unabhängig voneinander aufgetreten sein und in Konvergenz zum Leben in Rudeln geführt haben.

4.2.3. Das Fortpflanzungsmonopol der Alpha-Tiere und die gemeinsame Jungenaufzucht mit Helfern

4.2.3.1. Rudellebende und nicht-rudellebende Arten

Innerhalb eines Canidenrudels reproduzieren sich im Allgemeinen nur das ranghöchste Weibchen und der ranghöchste Rüde (*Lycaon*: z. B. FRAME et al. 1979, MALCOLM & MARTEN 1982, FULLER et al. 1992, MILLS 1993, MADDOCK & MILLS 1994, BURROWS 1995, CREEL et al. 1997, *Cuon*: JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN et al. 1995, *Speothos*: PORTON 1983, PORTON et al. 1987, MACDONALD 1996, *C. lupus*: RABB et al. 1967, SHELDON 1992:43, MECH 1999) (Tab. 53). Dass auch ein rangtieferes Weibchen Junge wirft und aufzieht, kommt nur selten und dann wohl nur unter besonders günstigen ökologischen Bedingungen vor (*Lycaon*: FULLER et al. 1992, *Cuon*: SOSNOVSKI 1967, DAVIDAR 1974, *C. lupus*: HARRINGTON et al. 1982, PAQUET et al. 1982, MECH & NELSON 1989). Die Welpen werden in der Regel nur von ihrer Mutter gesäugt (*Lycaon*: FRAME et al. 1979, MILLS 1993, CREEL et al. 1997, *Cuon*: VENKATARAMAN 1998, *Speothos*: MACDONALD 1996, *C. lupus*: RABB et al. 1967). Nur wenn ausnahmsweise zwei Weibchen eines Rudels Junge werfen, werden die Jungen von beiden Müttern gemeinsam gesäugt (*Lycaon*: KÜHME 1965a, *C. lupus*: PAQUET et al. 1982).

Bei der übrigen Jungenfürsorge, die Fellpflege, Ano-Genital-Massage, Tragen, Verteidigung und eventuell Wärmen umfassen kann, helfen alle Rudelmitglieder (*Speothos*: MACDONALD 1996, DRÜWA 1977, *Lycaon*: KÜHME 1965a, WILDEN 1995, *Cuon*: JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN 1998, *C. lupus*: ZIMEN 1993:171, MECH 1970:145, 1998:70). Außerdem

helfen alle bei der Fütterung der Jungen. Sind die Welpen noch zu klein, um der Jagd zu folgen, kehren alle Rudelmitglieder zur Höhle der Welpen zurück und würgen den Welpen sowie eventuell zurückgebliebenen adulten Wächtern noch nicht verdaute Nahrungsbrocken vor (*Lycaon*: KÜHME 1964a, 1965a, 1965b, WILDEN 1995, *Speothos*: DRÜWA 1976:186ff, 1977, 1982, BIBEN 1982a, *Cuon*: DAVIDAR 1974, 1975, JOHNSINGH 1982, VENKATARAMAN 1999, FOX 1984:83, *C. lupus*: SCOTT 1967, MECH 1970:143ff, MECH et al. 1999, ZIMEN 1971:89,132, 1993:127). Sind die Jungen groß genug, um zum Riss geleitet zu werden, haben sie am Riss den Vortritt vor den Adulten (*Lycaon*: MALCOLM & MARTEN 1982, *Cuon*: FOX 1984:85, *Speothos*: BIBEN 1982a, *C. lupus*: ZIMEN 1971:127).

Da sich nicht alle adulten Tiere innerhalb des Rudels reproduzieren, sondern zunächst bei der Aufzucht von jüngeren Rudelmitgliedern helfen, sind Canidenrudel sogenannte "Helfer am Nest"-Gesellschaften (KREBS & DAVIES 1996:345). Diese Helfer sind in ihrer Fortpflanzung unterdrückt, da sie trotz Geschlechtsreife keine eigenen Jungen aufziehen (CREEL & MACDONALD 1995). Wie die Unterdrückung der Fortpflanzung innerhalb der Canidenrudel stattfindet, ist nicht genau geklärt. Es gibt Hinweise darauf, dass es bei einzelnen rangtieferen Weibchen zu einer hormonell bedingten Unterdrückung des Östruszyklus kommt und damit zu einer Verhinderung oder Verzögerung der Ovulation (*Lycaon*: VAN HEERDEN & KUHN 1985, *C. lupus*: PACKARD et al. 1985). Sehr viel häufiger ist dagegen die direkte Verhinderung der Paarung von rangtiefen Individuen durch die Alpha-Tiere (*Lycaon*: REICH 1981 nach CREEL & MACDONALD 1995, MALCOLM 1979 nach CREEL & MACDONALD 1995, *C. lupus*: DERIX et al. 1993, PACKARD et al. 1985). Wenn rangtiefe Weibchen in Ausnahmen doch Junge werfen, haben sie kaum Erfolg bei der Aufzucht, da diese Jungen von anderen Adulten, besonders häufig wohl vom ranghöchsten Weibchen getötet oder von der eigenen Mutter vernachlässigt werden (*Lycaon*: z. B. FRAME et al. 1979, MALCOLM & MARTEN 1982, MILLS 1993, ROBBINS & MCCREERY 2000, *Speothos*: MACDONALD 1996, *C. lupus*: z. B. ALTMANN 1974a, PETERSON et al. 1984).

Auch die nicht-rudellebenden Canidenarten bilden zur Zeit der Jungenaufzucht feste Paare, wobei das Männchen dem Weibchen bei der Pflege, Verteidigung und Fütterung der Jungen hilft (KLEIMAN & EISENBERG 1973, SENGLAUB 1978, *Cerdocyon*: BRADY 1978, *Otocyon*: LAMPRECHT 1979, MALCOLM 1986, PAUW 2000, *Nyctereutes*: SHELDON 1992:113, KAUALA et al. 1998, *Chrysocyon*: BARTMANN & NORDHOFF 1984, *Vulpes*: GINSBERG & MACDONALD 1990, verschiedene Autoren nach MOEHLMAN & HOFER 1996, *Urocyon*: GARCELON et al. 1999, *Alopex*: SENGLAUB 1978:60, verschiedene Autoren nach SHELDON 1992:15, *Fennecus*: GAUTHIER-PILTERS 1967).

Gelegentlich können auch bei den typischerweise nicht-rudellebenden Canidenarten mehrere Individuen in einer Gruppen zusammen leben, z. B. durch Verbleiben adulter Jungtiere bei ihren Eltern. In diesen Fällen helfen auch die sich nicht-reproduzierenden Adulten bei der Versorgung der nur von einem Weibchen geworfenen Welpen (*Alopex*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *V. vulpes*: MACDONALD 1979b, *Canis* spp.: MOEHLMAN 1979, 1986, BEKOFF & WELLS 1982, SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1989 nach GINSBERG & MACDONALD 1990).

Die rudellebenden und nicht-rudellebenden Arten unterscheiden sich daher weniger in dem Merkmal, dass auch andere adulte Tiere als die Eltern Jungenfürsorge betreiben, sondern eher in der Regelmäßigkeit, mit der in allen Populationen der rudelbildenden Arten Helfer anwesend sind.

4.2.3.2. Modelle zur Evolution des Fortpflanzungsmonopols der Alpha-Tiere

Die gemeinsame Jungenfürsorge durch mehrere adulte Tiere in einer Gruppe ist unter Säugetieren nicht ungewöhnlich (DUGATKIN 1997). Es muss aber unterschieden werden, ob mehrere Mütter (oder Eltern) zusammen alle ihre Jungtiere versorgen oder ob sich selber nicht reproduzierende Adulte bei der Aufzucht fremder Jungen helfen (KÖNIG 1997). Zwischen beiden Formen des Helfens gibt es fließende Übergänge. So können sich entweder alle Adulten einer Gruppe fortpflanzen oder nur wenige bis hin zur Monopolisierung der Fortpflanzung durch ein Individuenpaar (KÖNIG 1997).

Die rudellebenden Caniden nehmen durch die starke Monopolisierung der Fortpflanzung eine extreme Position im Kontinuum der Möglichkeiten der gemeinsamen Jungenaufzucht ein. Es ist nicht genau geklärt, warum bei den rudellebenden Caniden die Konkurrenz innerhalb der Geschlechter so groß ist, dass es zur Fortpflanzungsbeschränkung auf die Alpha-Tiere kommt. Als ein Vorteil der Monopolisierung wird die begrenzte Anzahl der durch Trächtigkeit und Welpenfürsorge bei der Jagd ausfallenden Weibchen genannt (MACDONALD 1992:246). Zumindest für *Lycaon* wird erwähnt, dass zu verschiedenen Zeiten erfolgende Würfe mehrerer Weibchen den Nachteil einer ungünstig langen Ortsgebundenheit des Rudels hätten (KLEIMAN & EISENBERG 1973, FRAME et al. 1979).

Tatsächlich sind die Weibchen eines Rudels aber in ihrem Reproduktionszyklus synchronisiert und wenn rangtiefe Weibchen werfen, dann wenige Tage vor oder nach dem Alpha-Weibchen (*Lycaon*: FRAME et al. 1979, KÜHME 1965a, *C. lupus*: PAQUET et al. 1982). Gegen eine Beeinträchtigung der Rudeljagd ließe sich außerdem anführen, dass mehrere Weibchen, die mit jeweils wenigen Embryonen trächtig sind, bei der gemeinsamen Rudeljagd vermutlich effektiver mitarbeiten können als ein Weibchen, das durch die Trächtigkeit mit einem sehr großen Wurf ganz ausfällt.

Gegen einen Zusammenhang von Monopolisierung der Fortpflanzung und Jagd sprechen auch die Beispiele anderer Säugerarten. Löwen jagen gemeinsam, die Weibchen ziehen aber ihre Jungen alle gemeinsam auf (PACKER & PUSEY 1997). Andere Arten mit einem extremen Fortpflanzungsmonopol sind die herbivoren Krallenaffen (Callitrichidae, WOLTERS & IMMELMANN 1988, FAULKES & BENNETT 2001) und Sandgräber (Bathyergidae, JARVIS et al. 1994, FAULKES & BENNETT 2001) sowie die insektivoren Zwergmangusten (Viverridae) (GRZIMEK 1988, FAULKES & BENNETT 2001). Die Effektivität der Jagd scheint demnach nicht der Grund zu sein, der zwangsläufig zu einer Monopolisierung der Fortpflanzung führt.

Ein wichtiger artübergreifender Grund für die Fortpflanzungsbeschränkung auf die Alpha-Tiere könnte Inzestvermeidung sein (FAULKES & BENNETT 2001). Fast alle Tier haben Mechanismen entwickelt, die die Reproduktion mit nahen Verwandten verhindern (FAULKES & BENNETT 2001). Bei sozialen Tieren sind diese Mechanismen vor allem „Selbstbeherrschung“ und Kontrolle durch dominante Tiere, wobei letztere von der Paarungsverhinderung, über Infantizid bis hin zur Unterdrückung der Reproduktionsphysiologie reichen kann (FAULKES & BENNETT 2001).

Wie in Kap. 4.2.2. dargestellt, entstanden Canidenrudel wahrscheinlich durch das Verbleiben von Jungtieren bei ihren Eltern. Für die kleinen neugegründeten Familienrudel wäre die Inzestvermeidung tatsächlich sehr wichtig, damit sich die verbliebenen Jungtiere nicht mit ihren Eltern oder Geschwistern paaren. Der Inzest wird durch die Kontrolle der Alpha-Tiere verhindert.

Interessant ist nun, dass bei *Lycaon* neue Rudel durch gleichgeschlechtliche Geschwistergruppen gebildet werden (FRAME et al. 1979, FULLER et al. 1992, BURROWS 1995, McNUTT 1996b). In einem neu gebildeten *Lycaon*-Rudel bräuchte es keine Paarungsbeschränkungen der untergeordneten Tiere zu geben, da die jeweiligen Weibchen und Männchen nicht miteinander verwandt sind. Das Verhalten von *Lycaon* lässt sich nicht

direkt durch Inzestvermeidung erklären. Wie in den folgenden Kapitel (4.2.3.3., 4.2.6.) ausgeführt wird, ist *Lycaon* eine Ausnahme bezüglich der Rudelneubildung und hat bereits ein hohes anagenetisches Niveau beim Rudelleben erreicht. Die extreme Monopolisierung lässt sich daher nur vor dem phylogenetischen Hintergrund erklären, dass auch die ursprünglichen *Lycaon*-Rudel aus Eltern und ihren verbleibenden Jungtieren entstanden sind.

Da die Inzestvermeidung im Tierreich weit verbreitet ist und sie vermutlich bei den sich neubildenden Rudeln (ursprünglich vermutlich auch bei *Lycaon*) eine wichtige Rolle spielte, kann sie nicht als Hinweis auf nähere Verwandtschaft der vier rudellebenden Arten herangezogen werden.

4.2.3.3. Modelle zur Evolution der gemeinsamen Jungenaufzucht mit Helfern

Es ist ein bedeutendes Familienmerkmal der Canidae, dass bei der Jungenaufzucht auch der Vater oder andere Helfer beteiligt sind (KLEIMAN & EISENBERG 1973, KLEIMAN 1977, MACDONALD & MOEHLMAN 1983), denn über 90% aller Säugetierweibchen versorgen ihre Jungen allein (WOODROFFE & VINCENT 1994). Da sich die rudellebenden und nicht-rudellebenden Canidenarten durch die Regelmäßigkeit des Vorkommens von Helfern bei der Jungenaufzucht unterscheiden, soll im Folgenden insbesondere diskutiert werden, unter welchen Umständen es für Helfer günstiger sein kann, bei der Aufzucht fremder Jungen mitzuwirken.

Caniden haben innerhalb der Carnivora die größte Anzahl von Jungen je Wurf (GITTLEMAN 1989: Tab. 7.1, CREEL & CREEL 1991: Tab. 1). Bei Caniden ist das Gewicht eines Neugeborenen vom Gewicht der Mutter abhängig (GEFFEN et al. 1996). Aus diesem Grund kann ein Weibchen nicht durch ein größeres Geburtsgewicht der einzelnen Welpen, sondern nur durch eine größere Anzahl von Welpen pränatal in seine Jungen investieren (GEFFEN et al. 1996). Die hohe Investition eines Canidenweibchens in seine Nachkommen steht in direktem Zusammenhang damit, dass das Weibchen die große Anzahl der Jungen nicht alleine versorgen muss, sondern die notwendige Hilfe zur Jungenaufzucht bei allen Arten durch die Kooperation des Rüden gewährleistet wird (MOEHLMAN 1989, CREEL & CREEL 1991).

Da sich bei den rudellebenden Canidenarten nur das ranghöchste Paar reproduziert (vgl. Kap. 4.2.3.1., Kap. 4.2.3.2.), geht das Verbleiben bei den Eltern und somit das Leben im Rudel auf Kosten der Fortpflanzungsmöglichkeit und damit auf Kosten der eigenen direkten Fitness der übrigen Rudelmitglieder (EMLEN 1994).

Wenn aber die energetischen Kosten einer Mutter hoch sind und sie allein nicht in der Lage ist, ihre Nachkommen großzuziehen, kann es für jeden beliebigen Verwandten der Nachkommen dieser Mutter günstig sein zu helfen, da die Verwandten dadurch ihre eigene indirekte Fitness steigern (WOODROFFE & VINCENT 1994). Je näher sie mit den Nachkommen verwandt sind, um so besser. Für ältere Geschwister dieser Nachkommen macht es keinen Unterschied in der Gesamtfitness, ob sie eigene Nachkommen oder Vollgeschwister großziehen, da sie theoretisch mit beiden gleichermaßen die Hälfte ihrer Gene teilen (HAMILTON 1964 nach KREBS & DAVIES 1996:314).

Unter Bedingungen, unter denen eine eigene Reproduktion nicht möglich ist, z. B. wegen mangelnder Abwanderungsmöglichkeiten oder hohen, allein nicht zu bewältigenden Reproduktionskosten, lohnt es sich zu helfen und die eigene Fortpflanzung auf einen späteren Zeitpunkt zu verschieben. Unter den gleichen gegebenen Umständen, unter denen eine Mutter ihre Jungen nicht gut alleine aufziehen kann, hätte auch ein anderes Weibchen, z. B. eine Tochter, wenig Erfolgsaussichten bei der Jungenaufzucht. Aus diesem Grund kann es für die Gesamtfitness der Töchter sogar günstiger sein, der Mutter bei der Aufzucht von

Geschwistern zu helfen, als zu versuchen, eigene Junge allein großzuziehen (CREEL & CREEL 1991, CREEL & MACDONALD 1995, KÖNIG 1997).

Welche ursächlichen Umstände dazu geführt haben, dass eine Mutter einen so hohen energetischen Aufwand betreiben kann, sind noch umstritten. Möglicherweise handelt es sich um ökologische oder demographische Bedingungen, die das Verbleiben des Vaters bei der Mutter begünstigen oder die ein Abwandern der Jungtiere verhindern (EMLEN 1982, MOEHLMAN 1989, GITTLEMAN 1989 und siehe oben). Vater oder verbleibende Jungtiere können dann bei der Aufzucht weiterer Nachkommen helfen. Hat sich die gemeinsame Jungenaufzucht einmal etabliert, ist es der Mutter in der Folge möglich, noch mehr in einen Wurf Welpen zu investieren. Auch wenn die Frage nach den ursächlichen Bedingungen nicht geklärt ist, kann davon ausgegangen werden, dass es sich um die selben Umstände handelt, die sowohl die Fürsorge durch den Vater als auch die Mithilfe anderer Verwandten begünstigen (WOODROFFE & VINCENT 1994).

Bei Arten, in denen die Weibchen zunehmend mehr in ihre Jungen investieren, werden die Weibchen zunehmend abhängiger von Helfern, was schließlich zur obligaten gemeinsamen Jungenaufzucht mit Helfern führt (WOODROFFE & VINCENT 1994, JENNIONS & MACDONALD 1994). Wenn nun eine Mutter ihre Jungen nicht allein großziehen kann und es dadurch insbesondere für Weibchen günstiger ist, bei der Aufzucht von Verwandten zu helfen, gibt es insgesamt auch weniger Weibchen, die Junge haben können. Für Männchen gibt es dann weniger potenzielle Partnerinnen. Für diese Männchen ist es folglich auch günstiger, bei der Aufzucht von Verwandten zu helfen, wodurch eine Mutter noch mehr potenzielle Helfer haben kann (WOODROFFE & VINCENT 1994).

Zumindest in einigen Rudeln der vier hochsozialen Arten wurde beobachtet, dass sich gelegentlich auch rangtiefere Männchen mit dem Alpha-Weibchen paarten. Durch diese Paarungen mit anderen Rüden und die damit verbundenen Möglichkeit der Vaterschaft, haben wahrscheinlich rangtiefe Männchen einen weiteren Anreiz, im Rudel zu verbleiben und bei der Jungenaufzucht zu helfen (*C. lupus*: DERIX & VAN HOOFF 1995, *Speothos*: MACDONALD 1996, *Lycaon*: CREEL et al. 1997, *Cuon*: VENKATARAMAN 1998).

Diese Strategie der Fürsorge durch sich reproduzierende und nichtreproduzierende Weibchen und Männchen scheint ein sehr komplexer koevolutiver Prozess zu sein, der zu einer zunehmenden Einbeziehung aller Parteien in die Jungenfürsorge führt (WOODROFFE & VINCENT 1994).

Innerhalb dieses koevolutiven Prozesses sind die einzelnen Canidenarten unterschiedlich weit fortgeschritten. Bei den kleineren nicht-rudellebenden Arten ist es in der Regel nur der Vater, der bei der Aufzucht der Jungen hilft, wenn aber unter bestimmten Umständen auch andere Adulte bei der Aufzucht helfen, dann sind es Weibchen, wie z. B. bei *V. vulpes* oder *Alopex* (HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, MOEHLMAN 1989, MOEHLMAN & HOFER 1996). Elternpaare der größeren Schakale und Kojoten ziehen ihre Jungen je nach ökologischen Bedingungen allein auf oder haben Helfer (BEKOFF & WELLS 1982, MOEHLMAN 1979, 1986, 1989, MACDONALD 1979a, FERGUSON et al. 1983, SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1995), die männlichen oder weiblichen Geschlechts sein können (MOEHLMAN & HOFER 1996).

Innerhalb der rudellebenden Arten ist *C. lupus* möglicherweise noch am wenigsten von Helfern bei der Aufzucht abhängig. In seltenen Fällen können sogar einzelne Individuen ihre Jungen ganz ohne Helfer erfolgreich aufziehen (BOYD & JIMENEZ 1994). In manchen untersuchten Rudeln von *C. lupus* waren Helfer nützlich und führten zu einer höheren Überlebenschance der Welpen (HARRINGTON et al. 1983, MECH et al. 1999). In einer anderen von HARRINGTON et al. (1983) untersuchten Population hatten dagegen die Welpen eine

höhere Überlebenschance, wenn sie von ihren Eltern allein aufgezogen wurden. Vermutlich gab es in der zuletztgenannten Population nur ein sehr geringes Nahrungsangebot, wodurch die Helfer in Nahrungskonkurrenz zu den Welpen traten (HARRINGTON et al. 1983).

Lycaon, *Cuon* und vermutlich *Speothos* haben den koevolutiven Prozess dagegen schon sehr weit durchlaufen und ein hohes anagenetisches Niveau erreicht. Bei *Lycaon* sind zur erfolgreichen Aufzucht der Jungen außer den Eltern in der Regel auch andere Helfer notwendig (MALCOLM & MARTEN 1982, FULLER et al. 1995, BURROWS 1995, McNUTT 1996a, VUCETICH & CREEL 1999), so dass von obligatorisch gemeinsamer Jungenaufzucht mit Helfern gesprochen werden kann (MOEHLMAN & HOFER 1996).

Die Weibchen von *Cuon* und *Lycaon* haben 14 bis 16 Zitzen statt der für Caniden üblichen 4 bis 10 Zitzen (MACDONALD & MOEHLMAN 1983, EWER 1998) und durchschnittlich deutlich größere Würfe als andere Caniden (CREEL & MACDONALD 1995: Tab. 1, MOEHLMAN & HOFER 1996: Tab. 4A.2). Beide Arten zeigen somit auch morphologische Spezialisierungen, die es erlauben, dass nur ein Weibchen Junge wirft und mehrere Tiere bei der Jungenaufzucht helfen. Die Zitzenzahl bei *Speothos* liegt bei acht und ist daher noch im canidentypischen Rahmen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei der Reproduktion der Caniden eine abgestufte Reihe vorliegt: Die überwiegend solitär oder paarweise lebenden Arten ziehen ihre Jungen im Allgemeinen paarweise auf, während bei den rudellebenden Arten meistens auch andere Adulte als die Eltern bei der Versorgung der Jungen helfen oder sogar dafür notwendig sind. Es wäre möglich, dass die vier rudellebenden Arten den koevolutiven Prozess, der zur obligaten gemeinsamen Jungenaufzucht führt, unabhängig voneinander unter ähnlichen ökologischen Bedingungen durchlaufen haben. Diese ökologischen Bedingungen könnten z. B. ein Mangel an freien Wohngebieten gewesen sein, der ein Verbleiben der Jungtiere bei ihren Eltern begünstigte und dadurch Mithilfe bei der Aufzucht jüngerer Geschwister ermöglichte. Die gemeinsame Jungenaufzucht kann demnach nicht als Merkmal herangezogen werden, das eine nähere Verwandtschaft der vier rudellebenden Arten belegt.

4.2.4. Die gemeinsame Jagd und das Teilen von Nahrung

4.2.4.1. Rudellebende und nicht-rudellebende Arten

Die vier rudellebenden Canidenarten wenden keine spezielle Jagdtechnik an, sondern sind durch Geschwindigkeit und Ausdauer charakterisierte Läufer, die ihre Beute hetzen (KLEIMAN & EISENBERG 1973) (Tab. 53). Die Rudel durchstreifen ihr Wohngebiet, bis sie auf eine mögliche Beute stoßen. Durch Anpirschen nähern sie sich so weit wie möglich und erst wenn die Beute flieht, beginnt die eigentliche Hetzjagd, die sehr unterschiedlich lang sein und mehrere Kilometer betragen kann (*Lycaon*: KRUUK & TURNER 1967, CREEL & CREEL 1995, *C. lupus*: MECH 1974). Bei der Hetzjagd haben Rudel die Vorteile, dass einzelne Individuen hakenschlagender Beute den Weg abschneiden können, dass durch die Vielzahl von Hunden eine Herde von Beutetieren eher verwirrt wird, und dass einzelne Tiere eher von der Herde getrennt werden können. Sobald die Beute erreicht ist, wird sie an beliebiger Körperstelle gepackt, festgehalten und durch Zerreißen erlegt. Einen speziellen Tötungsbiss gibt es im Allgemeinen nicht (*Lycaon*: KÜHME 1965a, ESTES & GODDARD 1967, KRUUK & TURNER 1967, SCOTT 1980, FANSHAWE & FITZGIBBON 1993, CREEL & CREEL 1995, *Cuon*: FOX & JOHNSINGH 1975, KARANTH & SUNQUIST 2000, *Speothos*: BIBEN 1982b, MACDONALD 1996, *C. lupus*: MECH 1970:214ff, 239, 1998:86ff, 117ff, SULLIVAN 1979). *C. lupus* kann allerdings

mittelgroße Beutetiere durch einen von unten geführten Biss in den Hals erlegen (ZIMEN 1993:267).

Von *C. lupus* (MECH 1970:218) und *Lycaon* (VAN LAWICK 1973) gibt es Beschreibungen, dass sich ein Rudelmitglied beim Erlegen eines sehr großen Beutetieres (Elch bzw. Zebra) in den Nüstern festbeißt, während das übrige Rudel das unbeweglich stehende Beutetier durch Zerreißen der Bauchdecke ausweidet und tötet (MECH 1975). Allerdings ist diese Verhaltensweise kein Hinweis auf nähere Verwandtschaft beider Arten, wie MECH (1975) spekulierte. Erstens kann das Festbeißen in der Nase eines Beutetieres auch bei *Cuon* vorkommen (FOX 1984:61) und zweitens handelt es sich bei dieser Fangmethode zumindest bei *C. lupus* und *Lycaon* um eine Eigentümlichkeit einzelner Rudel (*Lycaon*: VAN LAWICK 1973, MALCOLM & VAN LAWICK 1975, *C. lupus*: MECH 1970:218) und scheint somit eher eine individuell erlernte Verhaltensweise zu sein.

Der Riss wird bei allen rudellebenden Arten sofort, schnell und gemeinsam ohne besondere Aggressionen aufgefressen (*Speothos*: KLEIMAN 1972, DRÜWA 1976:199, BIBEN 1982b, MACDONALD 1996, *Lycaon*: KÜHME 1964a, 1965a, HARTWIG & RASMUSSEN 1999, *Cuon*: KELLER 1973, FOX 1984:76, Fig. 5.14, *C. lupus*: ZIMEN 1971:127, MECH 1998:89, 120).

Die solitär oder paarweise lebenden Caniden ernähren sich überwiegend omnivor, da sie neben kleineren und größeren Beutetieren z. B. auch Früchte oder Aas zu sich nehmen (*Cerdocyon*: BRADY 1979, *Nyctereutes*: WARD & WURSTER-HILL 1990, KAUALA et al. 1993, 1998, *Chrysocyon*: DIETZ 1984, *Vulpes*: HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, GINSBERG & MACDONALD 1990, LARIVIÈRE & SEDDON 2001, *Urocyon*: FRITZELL & HAROLDSON 1982, *Alopex*: CHESEMORE 1975, HERSTEINSSON & MACDONALD 1982, *Fennecus*: GINSBERG & MACDONALD 1990, SHELDON 1992, *Pseudalopex*: CRESPO 1975, GINSBERG & MACDONALD 1990, NOVARO 1997).

Beim Durchstreifen des Wohngebiets aufgestöberte kleine Beutetiere, wie Mäuse oder Eidechsen, werden durch plötzliches Niederstoßen erbeutet und in der Regel durch einen von oben geführten Genickbiss getötet (SENGLAUB 1978:44). Größere Beutetiere, wie z. B. Hasen, werden sehr selten und dann nur über kurze Strecken gehetzt (*V. vulpes*: SENGLAUB 1978). Soweit bekannt, ist ein großer Teil der einzeln jagenden Caniden zumindest gelegentlich in der Lage, Beutetiere zu fangen, die bis zu zehnmal schwerer sind als sie selbst (VAN VALKENBURGH & KOEPFLI 1993, MOEHLMAN & HOFER 1996). Auch die einzeln jagenden Caniden haben demnach keine spezielle Jagdtechnik. Die Jagd auf kleinere wie auf relativ große Beutetiere erfolgt eher nach dem Motto "Suchen und Packen" (ESTES 1967).

Aggressionen um Nahrungsstücke spielen bei einzeln jagenden Tieren selten eine Rolle, da vermutlich kleine Beutetiere vollständig verschluckt sind, bevor andere Individuen hinzukommen können. Von verschiedenen Arten ist aber bekannt, dass sie sich an Stellen mit reichem Nahrungsangebot, z. B. unter einem Baum mit herabfallenden Früchten, an einem Kadaver oder auf einer Müllhalde, treffen können und dann ohne auffällige Aggressionen zusammen fressen (KLEIMAN & EISENBERG 1973, *Cerdocyon*: BRADY 1979, *Urocyon*: LAUGHRIN 1977 nach SHELDON 1992:160, andere *Canis*-Arten: KINGDON 1977 nach SHELDON 1992:26, FERGUSON et al. 1983). Völlig aggressionsfrei ist auch die Nahrungsaufnahme bei dem termitenfressenden Löffelhund *Otocyon* (LAMPRECHT 1979).

Die geringe Futteraggressivität ist demnach keine besondere Eigenschaft der rudellebenden Arten. *Cerdocyon* ist eine typische paarweise lebende Canidenart. *Cerdocyon*-Welpen zeigen in ihren ersten Lebenswochen noch eine hohe Futteraggressivität, lernen aber wahrscheinlich durch Erfahrung, was sich zu verteidigen lohnt und sich nicht in die Nahrungsaufnahme anderer einzumischen (BIBEN 1982a). Bei *Speothos* ist das Fehlen von Futteraggressivität angeboren (BIBEN 1982a). Ein Unterschied der rudellebenden und nicht-rudellebenden Arten könnte daher sein, dass bei den rudellebenden Arten die Futteraggressivität angeborenermaßen

fehlt, während sie bei den solitär oder paarweise lebenden Arten erworben wird. Zu Klärung dieser Fragen sind gezielte Untersuchungen der Ontogenese bei einer größeren Anzahl von Arten erforderlich.

Zusammenfassend lässt sich daher sagen, dass das Besondere der Rudeljäger darin liegt, dass mehrere Individuen gleichzeitig jagen, dass sie ihre Beute über längere Strecken hetzen, und dass es ihnen dadurch möglich ist, nicht nur gelegentlich, sondern regelmäßig Beutetiere zu erlegen, die erheblich größer als sie selbst sind (FOX 1975a, EARLE 1987, VAN VALKENBURGH & KOEPLI 1993).

4.2.4.2. Modelle zur Evolution der gemeinsamen Jagd

Die Korrelation zwischen gemeinsamer Jagd und dem Erlegen besonders großer Beutetiere lässt erwarten, dass das Gruppenleben primär ein Anpassung ist, um den Fang größerer Beutetiere zu erleichtern (FOX 1975a, EARLE 1987, ALCOCK 1996). Nach PACKER & RUTTAN (1988) ist aber die gemeinsame Jagd auf größere Beutetiere nicht Ursache, sondern Folge des geselligen Lebens im Rudel, was im Folgenden eingehend dargestellt werden soll. PACKER & RUTTAN (1988) unterscheiden vier Modelle, bei denen je nach Größe und Häufigkeit der bevorzugten Beutetiere die Wahrscheinlichkeit von Kooperation bei der Jagd unterschiedlich groß ist:

1. Ein einzelnes kleines Beutetier kann von einem Jäger monopolisiert werden.
2. Mehrere kleine Beutetiere werden von mehreren Jägern gleichzeitig erbeutet, wobei aber jeder Jäger nur ein Beutetier monopolisieren kann,
3. Eine einzelne große Beute ist groß genug, um sie zu teilen.
4. Mehrere große Beutetiere können alle geteilt werden.

Im ersten Fall, der einzelnen kleinen Beute, lohnt sich eine Kooperation bei der Jagd nur dann, wenn der Jagderfolg oder die Jagdeffizienz, z. B. durch schnelleres Aufspüren oder kürzere Hetzstrecken, wesentlich größer als für einen einzelnen Jäger ist, da die kleine Beute zwischen den Jägern geteilt werden muss.

Jagen dagegen mehrere Jäger simultan mehrere kleine Beutetiere (Modell 2), lohnt sich die Kooperation einzelner Tiere eher. Der gesteigerte Jagderfolg sowie Vorteile durch eventuell schnelleres Aufspüren, kürzere Hetzstrecken oder einen synergetischen Effekt z. B. durch Verwirrung der Beutetiere, können genutzt werden, ohne dass das Teilen der Beute als Nachteil ins Gewicht fällt, da jeder seine eigene Nahrungsportion erlegt.

Bei der Jagd auf eine einzelne große Beute, die geteilt werden kann (Modell 3), lohnt sich die Kooperation, wenn mehrere Jäger, im Vergleich zu einem solitären, einen deutlich gesteigerten Jagderfolg oder ein bedeutend geringeres Verletzungsrisiko haben und wenn der Riss groß genug ist, dass alle Jäger gemeinsam davon fressen können. Ist die Beute aber so groß, dass sie nicht von den Jägern bewacht werden kann, können andere Rudelmitglieder betrügen, indem sie hinzukommen und am Riss mitfressen, ohne dass sie sich an der Jagd beteiligt haben, wodurch sie Anstrengung und Verletzungsgefahr vermeiden konnten. Der Nachteil der Jäger besteht darin, dass sie für die Jagd Energie aufgewendet haben, dann aber nicht den vollen Nahrungsgewinn ausnutzen können. Wann Individuen eines Rudels eher zur Kooperation oder zum Betrug neigen, hängt wahrscheinlich von vielen Faktoren ab, zu denen die Beutetierart, der durchschnittliche Jagderfolg oder andere ökologische Bedingungen gehören. Beispiele für Tiere, die ein kompliziertes Wechselspiel aus Kooperation und Betrug zeigen, sind neben *Lycaon* auch Löwe, Tüpfelhyäne und Gepard. Von diesen Arten ist bekannt, dass nicht immer alle Gruppenmitglieder an der Jagd beteiligt sind, aber später zum Fressen dazukommen (vgl. *Lycaon*: ESTES & GODDARD 1967, MALCOLM & MARTEN 1982).

Beim vierten Modell, der simultanen Jagd mehrerer Jäger auf eine gleiche Anzahl großer Beutetiere, die geteilt werden könnten, ist die Versuchung zu betrügen noch größer, da ein Betrüger an verschiedenen Rissen mitfressen könnte. Je leichter es ist, irgendwo mitzufressen, desto wahrscheinlicher ist es auch, dass ein Individuum nicht mitjagt, sondern betrügt. Wie in Modell 3 würde dies zu einem Wechselspiel aus Kooperation und Betrug führen.

Aus diesen Überlegungen folgern PACKER & RUTTAN (1988), dass kooperative Jagd vor allem dann eine evolutionsstabile Strategie sein kann, wenn eine Gruppe von Prädatoren zusammen mehrere kleine Beutetiere erlegt. Den nur in diesem Fall fängt jeder Jäger seine eigene Beute, ist Betrügen nicht möglich und werden die Vorteile des größeren Jagderfolges nicht durch den Nachteil des Teilens gemindert. Diese Form des Jagens könnte daher ein Grund sein, warum einzeln jagende Tiere zur gemeinsamen Jagd übergehen.

Bei allen anderen Formen der gemeinsamen Jagd müssen die Gewinne zwischen den Gruppenmitgliedern, und zwar den Jägern wie eventuellen Betrügern, geteilt werden, was ein deutlicher Nachteil in Bezug auf die Evolutionsstabilität dieser Strategie ist. Die gemeinsame Jagd lohnt sich daher nur dann, wenn solitäre Jäger einen extrem geringen Jagderfolg oder ein sehr viel höheres Verletzungsrisiko haben. Bei den Individuen der rudellebenden Arten ist der Jagderfolg aber auch einzeln nicht besonders schlecht (*Lycaon*: FANSHAWE & FITZGIBBON 1993, *Cuon*: VENKATARAMAN et al. 1995).

Interessant ist nun, dass Betrügen besonders bei nichtverwandten Tieren Nachteile bringt, da ein Jäger seine Energie einsetzt oder ein Verletzungsrisiko eingeht, ohne davon einen Nutzen zu haben. Es kann keine evolutionsstabile Strategie sein, wenn ein Jäger seine eigene direkte Fitness gefährdet, ohne dafür entschädigt zu werden. Wird ein Jäger dagegen von nahen Verwandten betrogen, könnte es zwar ebenso zu einer Einschränkung seiner direkten Fitness kommen, gleichzeitig haben aber seine Verwandten den Nutzen, wodurch sich die indirekte Fitness des Jägers erhöht. Je nach Verwandtschaftsgrad wird daher durch den Betrug die Gesamtfitness des Jägers nur gering beeinträchtigt, wodurch die gemeinsame Jagd trotz des Risikos des Betruges eine evolutionsstabile Strategie sein kann. PACKER & RUTTAN (1988) gehen daher davon aus, dass die gemeinsame Jagd auf ein größeres Beutetier nur dann als evolutionsstabile Strategie auftreten kann, wenn die Tiere ohnehin in Gruppen aus eng verwandten Individuen leben. Bei vielen Prädatorenarten wäre die gemeinsame Jagd daher nicht die Ursache, sondern eine Folge des Zusammenlebens.

Davon ausgehend, dass die gemeinsame Jagd eine Folge des Zusammenlebens in größeren Gruppen ist, könnte sie sich bei den vier rudellebenden Arten mehrfach in Konvergenz entwickelt haben, nachdem die Vorfahren dieser Arten zum Gruppenleben übergegangen waren. Die gemeinsame Jagd kann daher nicht als Synapomorphie der rudellebenen Caniden zur Klärung von Verwandtschaftsverhältnissen herangezogen werden.

4.2.5. Weitere Gemeinsamkeiten und Unterschiede zwischen den vier rudellebenden Arten

Da das Leben in sozialen Gruppen, das Fortpflanzungsmonopol der Alpha-Tiere, die gemeinsame Jungenaufzucht mit Helfern und die gemeinsame Jagd keine Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft der vier rudellebenden Arten bieten, sollen noch weitere Aspekte des Rudellebens der vier Arten untersucht werden.

Wichtigste Unterschiede der vier rudellebenden Arten ergeben sich aus den verschiedenen ökologischen Bedingungen, unter denen sie im Freiland leben. Die Lebensbedingungen und weitere Charakteristika der untersuchten Arten sind bereits im Kap. 1.3. ausführlich beschrieben worden und sollen an dieser Stelle nur zusammengefasst dargestellt werden (Tab. 53).

Nur *C. lupus* ernährt sich zeitweilig oder in manchen Populationen auch regelmäßig omnivor und zeichnet sich durch die Fähigkeit aus, lange fasten zu können. *C. lupus* scheint besonders an extrem geringe Beutedichten und sich selten ergebende Jagdmöglichkeiten angepasst zu sein. *Lycaon* und *Cuon* dagegen leben in Regionen mit relativ großen Beutedichten. Sie ernähren sich rein carnivor und jagen ein- bis zweimal am Tag. Ihr im Vergleich zu *C. lupus* größerer Jagderfolg ist aber kein Zeichen einer weitergehenden Spezialisierung, sondern basiert auf den größeren Beutetierherden: Die Wahrscheinlichkeit, innerhalb einer großen Herde auf ein schwaches, leicht zu erbeutendes Tier zu treffen, ist wesentlich höher als z. B. bei der Jagd auf in kleinen Gruppen lebende Moschusochsen oder gar bei solitär lebenden Elchen (MECH 1975).

Bei *Cuon* bietet das Leben im Rudel neben der Möglichkeit zur Jagd auf große Beutetiere zusätzlich Schutz vor Prädatoren, wie Tiger oder Leopard.

Bei *Lycaon* ist das Rudelleben auch ein Schutz vor Prädatoren (Löwen) sowie eine Anpassung an die Nahrungskonkurrenz von Tüpfelhyänen. Da die Konkurrenz an einem Riss zwischen *Lycaon* und Tüpfelhyänen vom zahlenmäßigen Verhältnis der Individuen beider Arten abhängt, scheint es für *Lycaon* wichtig zu sein, in besonders großen Rudeln zu leben.

Ob bei *Speothos* das Jagen großer Beutetiere ein Grund für das Leben im Rudel ist und ob auch Schutz vor Prädatoren oder Nahrungskonkurrenten eine Rolle spielen, kann weder bestätigt noch widerlegt werden, solange es keine näheren Informationen über die Lebensweise dieser Art aus dem Freiland gibt.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Gemeinsamkeiten der vier untersuchten Arten, wie das gesellige Leben in Gruppen, die gemeinsame Jungenaufzucht und die gemeinsame Jagd auf Prädispositionen innerhalb der Familie Canidae beruhen. Unterschiede finden sich dagegen vor allem im Jagderfolg, der Jagdhäufigkeit, dem Beutevorkommen, sowie dem Vorkommen von Nahrungskonkurrenten und Prädatoren. Diese Unterschiede der Arten stehen im Zusammenhang mit verschiedenen ökologischen Bedingungen, unter denen die Arten leben. Aufgrund dieser verschiedenen ökologischen Bedingungen sind auch die ultimativen Vorteile des Rudellebens zum gegenwärtigen Zeitpunkt verschieden und es lassen sich keine Hinweise ableiten, die auf eine nähere Verwandtschaft zwischen allen oder einzelnen der rudellebenden Arten hindeuten.

Tab. 53. Übersicht über wichtige Gemeinsamkeiten und Unterschiede der vier rudellebenden Arten in Bezug auf Rudelleben, Jungenaufzucht sowie Ernährung und Jagd nach Literaturangaben. Erläuterungen und Literaturquellen im Text in Kap. 4.2.5. und Kap. 1.3. (+: vorkommend, —: nicht vorkommend, ?: unbekannt).

	<i>C. lupus</i>	<i>Cuon</i>	<i>Lycaon</i>	<i>Speothos</i>
Anzahl der Rudelmitglieder	3-12	4-11	4-20	3-12
auch solitär lebend	+	—	—	+?
feste Wohngebiete	+	+	+	?
Ernährung	carnivor (selten omnivor)	carnivor	carnivor	carnivor
Gemeinsame Jagd	+	+	+	+?
Hetzjagd	+	+	+	+?
Jagderfolg	5%-63%	20%-57%	ca. 50%	?
immer alle Rudelmitglieder zur Jagd notwendig	—	—	—	?
Jagdhäufigkeit	alle 2-3 Tage	täglich	2x täglich	?
Nahrungskonkurrenz am Riss	—	—	+	?
Beutevorkommen	variabel, z. T. extrem gering	regelmäßig, hohe Dichte	unregelmäßig, z. T. hohe Dichte	stabil?
Nur Alpha-Paar reproduziert sich	+	+	+	+
Jungenaufzucht mit Helfern	+	+	+	+
Jungtiere haben in größeren Rudeln bessere Überlebenschancen	+/-	?	+	?
Prädatoren	—	+	+	?

4.2.6. Potenzielle Nachteile des Rudellebens

Außer den vielen bisher beschriebenen Vorteilen ist das Gruppenleben für die Individuen aber auch mit Kosten verbunden. Die wichtigsten Nachteile innerhalb eines Canidenrudels sind die Konkurrenz um Nahrung und das Fortpflanzungsmonopol

Die Konkurrenz innerhalb der Gruppe um das Fortpflanzungsmonopol sowie die damit verbundene Aggression zwischen gleichgeschlechtlichen Individuen und das Risiko möglicher Verletzungen bei Auseinandersetzungen sind ein schwerwiegender Nachteil des Rudellebens (GITTLEMAN 1989, CREEL & CREEL 1995). Als Anpassung an mögliche Aggressionen und zur Vermeidung von Verletzungen durch körperliche Auseinandersetzungen haben Rudel ein komplexes Sozialverhalten entwickelt (ZIMEN 1982). Dieses komplexe Sozialsystem umfasst nicht nur umfangreiche Ausdrucksgesten, sondern auch ritualisierte Verhaltensweisen wie aktive und passive Unterwerfung und besondere Rudelzeremonien, wie im Kapitel Verhaltensweisen (Kap. 3.1.) ausführlich dargestellt ist. Trotz dieser regelnden Verhaltensweisen und eines ausreichenden Nahrungsangebots scheinen Konkurrenz und Aggression innerhalb der Gruppe die Rudelgröße nach oben hin zu beschränken (ZIMEN 1976, CREEL & CREEL 1995). Ein geringeres Nahrungsangebot, z. B. zu bestimmten Jahreszeiten oder durch neu hinzukommende Welpen, führt zu einer verschärften Konkurrenz und durch Abwandern von rangtieferen adulten Rudelmitgliedern zu einer Verringerung der Rudelgröße (ZIMEN 1976, McNUTT 1996b).

Obwohl eine Gruppe von Tieren durch ihre erhöhte Wachsamkeit sowie die Möglichkeit der gemeinsamen Verteidigung vor Prädatoren besser geschützt ist, haben Gruppen gleichzeitig den Nachteil, dass sie von potenziellen Prädatoren leichter aufgefunden werden können (JARMAN 1974, CLUTTON-BROCK & HARVEY 1977). Dieser Nachteil könnte dazu geführt haben, dass innerhalb der Canidae mit Ausnahme von *Speothos* nur die größten Arten zum Rudelleben übergegangen sind, da sie so gut wie keine (*C. lupus*: MECH 1974) oder nur sehr wenige größere Prädatoren zu fürchten haben (*Cuon*: Leopard, Tiger: VENKATARAMAN 1995, *Lycaon*: Löwe: MILLS & BIGGS 1993).

Ein weiterer wichtiger Nachteil des Rudellebens ist die leichtere Übertragung von Krankheiten oder Parasiten (GASCOYNE et al. 1993, CREEL & CREEL 1995, 1998). Wie MILLS (1993) für die Übertragung von Tollwut bei *Lycaon* vermutet, ist die Ansteckung von Rudel zu Rudel sehr selten, da sie so gut wie nie Kontakt zueinander haben. Innerhalb eines Rudels aber erfolgt die Ansteckung durch den ständigen engen Kontakt und insbesondere durch das gegenseitige Belecken der Schnauze sehr schnell. Bei hochspezialisierten Arten ist die natürliche Selektion auf Resistenz gegen bestimmte Krankheitsepidemien, wie z. B. Tollwut, nur sehr schwach (WOODROFFE & GINSBERG 1997). Überleben einzelne Tiere eines Rudels eine Epidemie, haben sie allein oder in sehr kleinen verbleibenden Rudeln trotz der überstandenen Krankheit nur eine geringe Überlebenschance (WOODROFFE & GINSBERG 1997).

Typische Hundekrankheiten, wie Staupe oder Tollwut, sind vermutlich mitverantwortlich für das Aussterben lokaler Populationen, wie von *Lycaon* in der Serengeti während der 80iger Jahre (DE VILLIERS et al. 1995, GINSBERG et al. 1995a, KAT et al. 1995, ALEXANDER et al. 1996). *Lycaon* scheint aber nicht ungewöhnlich gefährdet durch diese Krankheiten zu sein, da in anderen Gebieten Afrikas, wie im Selous-Nationalpark (südliches Tansania) oder im Krüger-Nationalpark (Südafrika) die Auswirkungen dieser Krankheiten gering sind (CREEL & CREEL 1998). Das Aussterben von *Lycaon* in der Serengeti war daher wahrscheinlich auch durch die ohnehin extrem geringe Populationsdichte bedingt (CREEL 1992, GASCOYNE et al. 1993, GINSBERG et al. 1995b). Vermutungen, dass das Aussterben von *Lycaon* in der Serengeti

durch eingreifende Forschungsmethoden, wie das Anlegen von Halsbändern mit Radiotransmittern unter Narkose oder Impfungen verursacht wurde (BURROWS 1992, BURROWS et al. 1994, 1995), werden von einer Anzahl verschiedener Autoren bezweifelt (GASCOYNE et al. 1993, GINSBERG et al. 1995a, 1995b, KAT et al. 1995, DE VILLIERS et al. 1995).

Rudellebende Arten sind aber tatsächlich besonders empfindlich gegenüber Eingriffen des Menschen. Am besten dokumentiert ist dies wiederum an *Lycaon*. In den letzten Jahrzehnten war der Rückgang von *Lycaon* vor allem durch Vernichtung und Fragmentierung des Habitats, sowie durch direkte Bejagung verursacht (FANSHAWE et al. 1991). Aber auch heute noch ist der Mensch trotz offizieller Unterschutzstellung für über 60% der bekannten Todesursachen bei Adulten durch Wilderei und Verkehrsunfälle verantwortlich (WOODROFFE & GINSBERG 1997).

Normalerweise ist eine soziale Tierart durch eine direkte negative Rückkoppelung zwischen Gruppenanzahl und intraspezifischer Konkurrenz vor dem Aussterben geschützt (COURCHAMP et al. 2000b). Eine Verringerung der Gruppengröße führt zu einer verminderten intraspezifischen Konkurrenz und damit zu einer erhöhten Überlebensrate und einem größeren Fortpflanzungserfolg (CLUTTON-BROCK et al. 1982 nach COURCHAMP et al. 2000b). Bei rudellebenden Arten liegen aber etwas andere Verhältnisse vor.

Von *Lycaon* ist bekannt, dass neue Rudel aus abgewanderten gleichgeschlechtlichen Geschwistergruppen gebildet werden (FRAME et al. 1979, FULLER et al. 1992, BURROWS 1995, MCNUTT 1996b). In kleineren Rudeln gibt es auch nur kleinere gleichgeschlechtliche Geschwistergruppen. Folglich sind auch die neugebildeten Rudel kleiner und trotz ausreichend unbesetzter Wohngebiete schlägt die Rudelneugründung zunehmend häufiger fehl (COURCHAMP et al. 2000a, *Lycaon*: BURROWS 1995). Eine solche umgekehrte Dichteabhängigkeit in der Populationsdynamik wird als Allee-Effekt bezeichnet (COURCHAMP et al. 1999).

Obwohl nicht nur hochsoziale sondern auch solitär lebende Organismen vom Allee-Effekt in ausgedünnten Populationen durch genetische Inzucht und durch demographische Zufallsereignisse betroffen sein können, sind nur soziale Tiere durch einen weiteren Faktor betroffen, der die kooperativen Interaktionen betrifft (COURCHAMP et al. 1999). So sind bei den rudellebenden Arten zur erfolgreichen Jagd und Jungenaufzucht mehrere Adulte notwendig und eine geringe Anzahl von Gruppenmitgliedern kann zu einer geringeren Überlebenschance und einem geringeren Fortpflanzungserfolg führen, wodurch sich die Zahl der Rudelmitglieder noch weiter verringert und das Risiko des Aussterbens des Rudels zunehmend erhöht (COURCHAMP et al. 2000b, *Lycaon*: FULLER et al. 1995, VUCETICH & CREEL 1999, COURCHAMP et al. 2002). Gibt es dann zunehmend weniger Rudel mit weniger Nachkommen bei gleichzeitig mehr unbesetzten Wohngebieten, steigt die Wahrscheinlichkeit des Aussterbens der ganzen Population (COURCHAMP et al. 2000a).

Obwohl es bisher nur für *Lycaon* zwingende Hinweise auf den bedrohlichen Allee-Effekt gibt, ist anzunehmen, dass auch andere rudellebende Arten davon betroffen sind oder sein können, wenn ihre Populationsdichte unter einen kritischen Schwellenwert sinkt (COURCHAMP & MACDONALD 2001). Der "dramatische" Populationsrückgang von *Cuon* in der ehemaligen Sowjetunion und der "ungeklärte" Rückgang in einem nepalesischen Nationalpark (GINSBERG & MACDONALD 1990) könnten mit dem Allee-Effekt zusammenhängen. Leider gibt es zum Vorkommen von *Speothos* und damit zu seiner Gefährdung kaum Informationen. Da *Speothos* aber in seinem gesamten Verbreitungsgebiet sehr selten ist, könnte auch diese Art bei einem von Menschen induzierten Populationsrückgang leicht durch den Allee-Effekt vollständig aussterben. *C. lupus* dagegen ist vermutlich nicht durch den Allee-Effekt betroffen. Obwohl Wölfe in den letzten Jahrhunderten in Europa hemmungslos verfolgt und weitgehend

ausgerottet wurden, sind sie auch in Westeuropa nie ganz ausgestorben (GINSBERG & MACDONALD 1990, MERIGGI et al. 1991). Nach der Unterschützstellung dehnen sich die Wolfspopulationen trotz ihrer extrem geringen Dichte in einigen Ländern, wie Italien oder Spanien, sogar wieder aus (MERIGGI et al. 1996). Dass der Allee-Effekt bei Wölfen weniger wirksam ist, steht wahrscheinlich mit ihrer größeren Flexibilität im Sozialsystem und mit ihrer größeren ökologischen Plastizität im Zusammenhang.

Die Nachteile des Gruppenlebens haben wahrscheinlich bewirkt, dass es trotz der Prädisposition innerhalb der Caniden nicht häufiger zur Rudelbildung gekommen ist.

4.2.7. Abschlussbemerkungen zum Rudelleben

Innerhalb der Canidae scheint es eine deutliche Prädisposition für die Rudelbildung zu geben: erstens das Bewohnen von begrenzten Wohngebieten, zweitens die auch bei überwiegend solitär oder paarweise lebenden Arten vorkommende Toleranz zwischen den Geschlechtspartnern und teilweise auch zwischen anderen adulten Tieren und drittens die hohen energetischen Reproduktionskosten des Weibchens, in deren Folge eine gemeinsame Jungenaufzucht begünstigt ist. Das Fortpflanzungsmonopol basiert auf der allgemein gültigen Inzestvermeidung. Die gemeinsame Jagd auf große Beutetiere, die allein nicht erlegt werden könnten, ist nicht Ursache, sondern Folge des Lebens in Rudeln aus engen Verwandten. Die gemeinsamen Merkmale der rudellebenden Arten, nämlich das Leben in Gruppen, das Fortpflanzungsmonopol, die Jungenaufzucht mit Helfern sowie die gemeinsame Jagd können aufgrund der möglicherweise konvergenten Entstehung nicht als Beleg einer näheren Verwandtschaft von *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* herangezogen werden.

C. lupus hat in Bezug auf die Rudelbildung im Vergleich zu *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* noch ein geringes anagenetisches Niveau, da Wölfe bei der Jungenaufzucht nicht immer auf Helfer angewiesen sind. Außerdem kann sich *C. lupus* zeitweise oder in manchen Populationen auch ausschließlich omnivor ernähren und hängt somit weniger von der Jagd auf große Beutetiere ab. Diese etwas geringere Spezialisierung der Wölfe ist als eine besondere Anpassungsstrategie an extrem geringe Beutedichten, aber auch geringe Populationsdichten der Wölfe selber zu sehen.

Cuon, *Lycaon* und *Speothos* haben ein hohes anagenetisches Niveau in Bezug auf die Rudelbildung, da sie über die Anpassungen im Sozialverhalten hinaus bereits verschiedene morphologische Spezialisierungen haben, wie die erhöhte Zitzenanzahl (vgl. Kap. 4.2.3.2.) und das auf ausschließlich fleischliche Ernährung angepasste Gebiss (vgl. Kap. 4.3.1.), die mit dem Rudelleben in Zusammenhang stehen.

Der Unterschied in der Höhe des anagenetischen Niveaus in der Rudelbildung zwischen *C. lupus* und den anderen drei rudellebenden Arten basiert wie in den vorangegangenen Kapiteln dargestellt (vgl. Kap. 4.2.5. und 4.2.6.) auf einer besonderen ökologischen Spezialisierung von *C. lupus*. Aufgrund der anpassungsbedingt verschieden stark ausgeprägten Höhe des anagenetischen Niveaus kann dieser Unterschied nicht herangezogen werden, um eine nähere Verwandtschaft zwischen *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* wahrscheinlicher zu machen.

4.3. Zur Phylogenie der vier rudellebenden Arten

Wie im vorangegangenen Kapitel dargestellt, könnte das Rudelleben und damit die Jungenaufzucht mit Helfern sowie die gemeinsame Jagd bei *C. lupus*, *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* in Konvergenz entstanden sein. Um einen Beitrag zu Beantwortung der Frage zu leisten, wie die vier untersuchten rudellebenden Canidenarten untereinander und mit anderen Canidenarten verwandt sind, sollen im folgenden Kapitel diejenigen Ergebnisse aus der vorliegenden Arbeit, die auf mögliche Verwandtschaftsverhältnisse hinweisen, im Zusammenhang und mit weiteren Literaturangaben diskutiert werden.

4.3.1. Die umstrittene Verwandtschaft von *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos*

Aufgrund von Gemeinsamkeiten im Gebiss wurden *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* von SIMPSON (1945) in der Unterfamilie Simocyoninae zusammengefasst und allen anderen Canidenarten gegenübergestellt. Allerdings konnten bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* im Rahmen der vorliegenden Untersuchung keine Synapomorphien festgestellt werden, die eine nähere Verwandtschaft dieser drei Arten wahrscheinlich machen (vgl. Kap. 3.1., 3.3., 3.4., 3.5., 4.2.7.).

SIMPSONS (1945) Klassifizierung beruht auf morphologischen Vergleichen. Bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* ist der hintere Teil (Talonid) des unteren ersten Molaren (M_1) nur mit einem schneidenden kantenartigen Höcker ausgestattet ("trenchant heel"), anstatt mit den für Caniden typischen zwei Höckern und einem dazwischen liegenden tiefen Becken zum Mahlen (z. B. EWER 1998). Der einzelne Höcker des M_1 dient, mit entsprechenden Veränderungen am oberen vierten Prämolaren, der Verlängerung der effektiven schneidenden Kante der Brechschere (VAN VALKENBURGH 1991) (Abb. 51).



Abb. 51. Abbildung eines unteren ersten Molaren (okklusal); a) Talonid mit einzelнем kantenartigen Höcker, wie er bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* vorkommt, b) für Caniden typisches zweihöckeriges Talonid (beide nach HUXLEY 1880: a) *Speothos*, b) *C. lupus*).

VAN VALKENBURGH (1991) konnte überzeugend zeigen, dass die verlängerte schneidende Kante am M_1 sowohl innerhalb der Ordnung der Carnivora und den ausgestorbenen Creodonta, als auch innerhalb der Canidae mehrfach unabhängig voneinander als Spezialisierung auf die ausschließliche Ernährung durch Wirbeltierfleisch, die sogenannte Hypercarnivorie, entstanden ist. Vermutlich hat sich dieses Merkmal auch bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* in Konvergenz entwickelt (VAN VALKENBURGH 1991).

C. lupus nimmt zwischen *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* und den nicht-rudellebenden Caniden eine Zwischenstellung ein. *C. lupus* hat wie die anderen drei rudellebenden Arten eine relativ lange Brechschere und eine verringerte Mahlfläche der Molaren, was als ein Trend zur Hypercarnivorie gedeutet werden kann. Allerdings ist der M_1 bei *C. lupus* noch ursprünglich gestaltet und *C. lupus* hat zumindest im Unterschied zu *Cuon* und *Speothos* noch die für Caniden typische ursprüngliche Zahnanzahl (VAN VALKENBURGH & KOEPFLI 1993). *C. lupus* hat sich dadurch eine größere Flexibilität in der Ernährungsweise erhalten.

Cuon, *Lycaon* und *Speothos* haben aber nicht nur die verlängerte schneidende Kante am M_1 , sondern auch eine Reihe anderer morphologischer Merkmale gemeinsam, die sie nicht mit anderen Canidenarten teilen (HUXLEY 1880, HILDEBRAND 1954, CLUTTON-BROCK et al. 1976, VAN VALKENBURGH & KOEPFLI 1993, TEDFORD et al. 1995):

1. Die Schnauze ist bei allen drei Arten im Vergleich zum Schädel sehr kurz.
2. Die Schnauze ist im Vergleich zu ihrer Länge sehr breit.
3. Das Profil des Gesichtsschädels ist konvex und nicht konkav wie bei anderen Caniden.
4. Das postcraniale Skelett ist bei den drei Arten am massivsten von allen Caniden.
5. Die hinteren Molaren sind reduziert oder ganz verloren gegangen.

Trotz dieser Ähnlichkeiten bezweifeln viele Autoren die nähere Verwandtschaft der drei Arten (z. B. HUXLEY 1880, POCOCK 1936, HILDEBRAND 1954, THENIUS 1954, CLUTTON-BROCK et al. 1976, BERTA 1987, 1988, EWER 1998). Zwischen *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* gibt es auch bedeutende morphologische Unterschiede, wie die extremen Abweichungen in den Körperproportionen, eine Reihe von verschiedenen Merkmalsausprägungen an Skelett und Schädel (z. B. CLUTTON-BROCK et al. 1976, TEDFORD et al. 1995) oder den für Caniden ungewöhnlich kurzen Blinddarm, den *Speothos* im Gegensatz zu den anderen beiden Gattungen mit südamerikanischen Gattungen wie *Chrysocyon* und *Cerdocyon* gemeinsam hat (LANGGUTH 1969, CLUTTON-BROCK et al. 1976).

Wie im Rahmen der vorliegenden Arbeit festgestellt wurde, zeigen die drei Gattungen *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* keine Synapomorphien im Sozialverhalten. Außerdem weisen sie keine besondere morphologische Ähnlichkeit zu anderen Caniden auf, weshalb sie als abgeleitete, hochspezialisierte Formen eingestuft werden können (HUXLEY 1880, HILDEBRAND 1954, CLUTTON-BROCK et al. 1976). Mit wem diese drei Gattungen aber jeweils am nächsten innerhalb der Caniden verwandt sind, ist bisher nicht endgültig geklärt (WAYNE et al. 1997).

4.3.2. Die Verwandtschaft der wichtigsten Gattungen bzw. Gattungsgruppen innerhalb der Canidae

Aufgrund morphologischer Untersuchungen halten sowohl HILDEBRAND (1954) als auch TEDFORD et al. (1995) eine nähere Verwandtschaft zwischen den südamerikanischen Caniden, darunter auch *Speothos*, und ursprünglichen *Canis*-Arten aus Nordamerika für wahrscheinlich. Die südamerikanischen Caniden *Speothos*, *Chrysocyon* und *Cerdocyon* haben untereinander eine fast identische Chromosomenmorphologie und zeigen in diesem Merkmal gemeinsam eine große Ähnlichkeit zu *Canis* (WAYNE et al. 1987a). In einer anderen Untersuchung zum Vergleich mitochondrialer DNA-Sequenzen ergab sich ebenfalls eine nähere Verwandtschaft zwischen südamerikanischen Caniden, *Canis*-Arten, sowie *Lycaon* und *Cuon* (WAYNE et al. 1997).

Die südamerikanischen Caniden und die Gattungen *Canis*, *Lycaon* und *Cuon* würden demnach der gut umgrenzten Gruppe der Füchse (*Vulpes*, *Alopex* und *Fennecus*) (HILDEBRAND 1954, TEDFORD et al. 1995, WAYNE et al. 1987b, 1997) sowie den monotypischen und sehr früh abgezweigten Gattungen *Otocyon*, *Urocyon* und *Nyctereutes* (CLUTTON-BROCK et al. 1976, BERTA 1987, TEDFORD et al. 1995, WAYNE et al. 1987b, 1997) gegenüberstehen. Eine eingehende Diskussion zur Verwandtschaft der zuletzt genannten Gattungen soll im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht erfolgen. Es sei aber darauf hingewiesen, dass *Otocyon* und *Urocyon* je nach Untersuchungsmethode eine mehr oder weniger große Ähnlichkeit mit *Vulpes* haben (morphologisch: BERTA 1987, CLUTTON-BROCK et al. 1976, TEDFORD et al. 1995, karyologisch: WAYNE et al. 1987a, 1987b). *Nyctereutes* stellt wohl einen der primitivsten Caniden dar (HUXLEY 1880, WAYNE et al. 1987b). Da

Nyctereutes Ähnlichkeiten mit den meisten südamerikanischen Caniden (HUXLEY 1880, CLUTTON-BROCK et al. 1976) und insbesondere mit *Cerdocyon* (BERTA 1987) hat, stellen auch die meisten südamerikanischen Caniden wohl relativ ursprüngliche Typen dar.

4.3.3. Die Radiation der Canidae in Südamerika und die Entstehung von *Speothos*

In den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit wurden bei *Speothos* zahlreiche Merkmale, wie die fehlende Individualdistanz (vgl. Kap. 3.3.4.2.), das obligate Kontaktliegen (vgl. Kap. 3.4.4.2.), das Markierverhalten aller Rudelmitglieder, die Handstandhaltung beim Harnen, das Versprühen von Urin in die Luft (vgl. Kap. 3.5.), das Buckeln beim Drohen (vgl. Kap. 3.1.4.), die übertriebene Ausführung bestimmter Verhaltensweisen, z. B. der aktiven Unterwerfung (vgl. Kap. 3.1.5.4.) und die wesentlich eingeschränkteren Ausdrucksgesten (vgl. Kap. 3.1.4.), festgestellt, die *Speothos* von den anderen drei untersuchten Arten unterscheiden. Synapomorphien, die auf eine nähere Verwandtschaft zwischen *Speothos* und einer der anderen untersuchten Arten *C. lupus*, *Cuon* oder *Lycaon* hinweisen, wurden nicht gefunden. *Speothos* scheint daher nicht näher mit den anderen rudellebenden Canidenarten verwandt zu sein. Diese Ergebnisse werden durch die Kenntnisse über die Entstehung der südamerikanischen Canidenarten gestützt.

Im ausgehenden Pliozän vor sieben bis vier Millionen Jahren war die Gattung *Canis* bereits holarktisch vertreten und verkörperte einen recht ursprünglichen Canidentyp mit langer Schnauze und einem Gebiss mit schneidender wie mahlender Funktion (BERTA 1988). Von *Chrysocyon* und *Cerdocyon*, als Vertretern der südamerikanischen Caniden, sind Fossilien aus dem älteren Pliozän aus Nordamerika (*Chrysocyon*) bzw. dem älteren Miozän aus Mittelamerika (*Cerdocyon*) bekannt (BERTA 1987, 1988). Da es keine Fossilien von Caniden in Südamerika gibt, die älter als das älteste Pliozän sind (BERTA 1987), kann angenommen werden, dass *Canis*, *Cerdocyon* und *Chrysocyon* erst nach Entstehung der Landbrücke von Nord- und Mittelamerika aus nach Südamerika eingewandert sind (BERTA 1987, 1988). Diese einwandernden Caniden waren im Vergleich zu ihren heutigen Vertretern vermutlich sehr ursprünglich (LANGGUTH 1975).

In Südamerika kam es im Pleistozän, beginnend vor etwa zwei Millionen Jahren, zu einer bedeutenden Radiation plazentaler terrestrischer Prädatoren, die nicht nur die Canidae umfasste, sondern z. B. auch die Felidae (BERTA 1987, WAYNE et al. 1997, VAN VALKENBURGH 1991). Während aus der Zeit des Übergangs vom Pliozän zum Pleistozän nur zwei fossile Canidengattungen aus Südamerika bekannt sind, sind es im ausgehenden Pleistozän acht Gattungen mit einer Vielzahl von Arten (BERTA 1987). Von *Speothos* sind Fossilien erst ab dem späten Pleistozän aus Südamerika bekannt (BERTA 1987). Da *Speothos* verschiedene morphologische Gemeinsamkeiten mit *Cerdocyon* besitzt (BERTA 1984, 1987, TEDFORD et al. 1995), kann *Speothos* als abgeleitete Gattung der *Cerdocyon*-Gruppe betrachtet werden (BERTA 1984, 1987) und wäre folglich im Verlauf der südamerikanischen Prädatorenradiation entstanden.

Die südamerikanischen Caniden unterteilten sich in zwei ökologisch verschieden angepasste Gruppen. Die erste Gruppe umfasst die sich eher omnivor ernährenden kleineren „fuchsartigen“ Gattungen, wie *Cerdocyon*, *Pseudalopex* und *Chrysocyon*, die zweite die sich carnivor ernährenden größeren „wolfsartigen“ Gattungen *Canis*, und die nur fossil bekannten *Theriodictus* und *Protocyon* (BERTA 1988). *Theriodictus* und *Protocyon* hatten eine leicht bis stark ausgeprägte verlängerte schneidende Kante am M₁ und waren damit auf ausschließliche Ernährung durch Wirbeltierfleisch spezialisiert (VAN VALKENBURGH 1991).

Am Ende des Pleistozäns kam es zu einem weitumfassenden Aussterben der herbivoren Megafauna in Südamerika (BERTA 1988). Mit dem Aussterben dieser großen potenziellen Beutetiere starben auch die meisten der großen Prädatoren aus, wie die großen Feliden, darunter z. B. der Säbelzahniger *Smilodon*, und die großen Caniden, wie *Canis*, *Theriodictus* und *Protocyon* (BERTA 1987, 1988). Kleinere, weniger spezialisierte und sich eher omnivor ernährende Caniden waren dagegen nicht vom Aussterben der großen Beutetiere betroffen (BERTA 1988). Ihr an Omnivorie angepasstes Gebiss und damit ihre größere Flexibilität in der Ernährungsweise erlaubten eine leichtere Anpassung an die veränderten ökologischen Bedingungen (BERTA 1988).

Interessanterweise gab es im späten Pleistozän noch eine weitere *Speothos*-Art, *S. pacivorus*, die größer als die heutige Art *S. venaticus* war und sich ebenfalls hypercarnivor ernährte (BERTA 1984, VAN VALKENBURGH 1991). Ob *S. pacivorus* mit den anderen großen Prädatoren am Ende des Pleistozäns ausstarb oder bis ins Holozän überlebte, ist unbekannt (BERTA 1984). *S. venaticus* aber als die kleinere Art und damit als Jäger auf kleinere Beutetiere konnte als einziger Hypercarnivore in Südamerika überleben.

Es wurde bereits beschrieben (vgl. Kap. 4.2.6.), dass ein Nachteil des Rudellebens das leichte Entdecktwerden durch größere Prädatoren ist und dass die anderen Rudeljäger *Lycaon*, *Cuon* und *C. lupus* wesentlich größer als *Speothos* sind und keine oder nur wenige Feinde zu fürchten haben. Die geringe Größe von *Speothos venaticus* war wegen des Aussterbens der meisten größeren Prädatoren am Ende des Pleistozäns kein Nachteil und beschränkte nicht den ernährungsökologischen Vorteil.

Es kann daher zusammengefaßt werden, dass *Speothos* wohl von sehr ursprünglichen *Cerdocyon*-Arten und die wiederum von alten *Canis*-Arten abstammen. Da sich sowohl die ursprünglichen *Canis*-Arten als auch die ursprünglichen südamerikanischen Caniden, wie *Cerdocyon* oder *Chrysocyon*, mehr oder weniger omnivor ernährten und als ursprüngliche Caniden vermutlich auch nicht hoch sozial waren, hat *Speothos* sein Rudelleben, die Jungenaufzucht mit Helfern sowie die gemeinsame Jagd unabhängig von *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* entwickelt.

4.3.4. Die verwandtschaftlichen Verhältnisse von *Canis*, *Cuon* und *Lycaon*

Wenn sich auch durch die unabhängige Entstehung von *Speothos* die Unterfamilie der Simocyoninae nicht aufrecht erhalten lässt, wäre es immer noch möglich, dass *Lycaon* und *Cuon* miteinander näher verwandt sind (z. B. MAJOR 1900) oder dass eine oder beide Formen der Gattung *Canis* und insbesondere *C. lupus* nahestehen. Morphologische Ähnlichkeiten der drei Gattungen finden sich vor allem in Gebissmerkmalen, wie der relativ langen Brechschere und der reduzierten Mahlfläche der Molaren (VAN VALKENBURGH & KOEPFLI 1993, TEDFORD et al. 1995). Diese morphologischen Ähnlichkeiten könnten aber auch durch konvergente Anpassungen an die Hypercarnivorie bedingt sein.

Vergleichende Untersuchungen von mitochondrialen DNA-Sequenzen lassen keine engere Verbindung zwischen *Cuon* und *Lycaon* erkennen (WAYNE et al. 1997). *Cuon* weist eine größere Ähnlichkeit mit den rezenten monophyletischen *Canis*-Arten auf, während *Lycaon* außerhalb der *Canis/Cuon*-Gruppe liegt und einen früheren Abzweig darstellt (WAYNE et al. 1997).

Lycaon unterscheidet sich, wie in den Untersuchungen der vorliegenden Arbeit festgestellt wurde, durch eine Reihe von Verhaltens-Autapomorphien von *C. lupus* und *Cuon*. Besonderheiten von *Lycaon* sind das Wedeln mit dem Schwanz in neutralen Situationen (vgl. Kap. 3.1.4.1.), die Kombination von Schwanz-Aufstellen und Lippen-Langziehen bei

Unterwerfungen im Rahmen von Zeremonien (vgl. Kap. 3.1.4.), das fehlende Markieren vertikaler Objekte (vgl. Kap. 3.5.3.2.), das fehlende Großwerden zum Drohen (vgl. Kap. 3.1.5.3.), das fakultative Kontaktliegen (vgl. Kap. 3.4.4.2.) und die Aufhebung der zentralen Position der Alpha-Tiere im Rudel (vgl. Kap. 3.4.4.3.). Da im Rahmen der vorliegenden Arbeit keine Synapomorphien in Verhaltensmerkmalen zwischen *Lycaon* und *Cuon* bzw. zwischen *Lycaon* und *C. lupus* gefunden wurden, ist nach den Befunden aus der vorliegenden Arbeit eine frühe Auftrennung zwischen *Lycaon* und der *Canis/Cuon*-Gruppe wahrscheinlich.

Davon ausgehend, dass zwischen *Canis* und *Cuon* zumindest aufgrund von mitochondrialen DNA-Sequenzuntersuchungen eine nähere Verwandtschaft besteht, ist es sehr interessant, dass im Rahmen der vorliegenden Arbeit verschiedene möglicherweise als Synapomorphien zu deutende Merkmale beobachtet werden konnten, wie die verkehrt-S-förmige Schwanzhaltung bei der freundlich/demütigen Unterwerfung (vgl. Kap. 3.1.4.1.), das Lippen-Langziehen bei Unsicherheit (vgl. Kap. 3.1.4.2.), die ausgeprägte Individualdistanz (vgl. Kap. 3.3.4.), das Distanzliegen (vgl. Kap. 3.4.4.2.) und als besonders wichtiges Merkmal das vierfüßige Scharren beim Imponieren (vgl. Kap. 3.5.3.7.). Es kann davon ausgegangen werden, dass *Canis* und *Cuon* enger miteinander verwandt sind als mit anderen Canidenarten. *Cuon* hat aber neben morphologischen Merkmalen (z. B. im Gebiss, vgl. Kap. 4.3.1.) auch wichtige Autapomorphien im Sozialverhalten entwickelt, die ihn deutlich von *Canis* trennen, wie das Hüpfen vor dem Partner beim Imponieren (vgl. Kap. 3.1.5.3.), das Zusammenliegen während der Zeremonien (vgl. Kap. 3.1.5.4.) und die umgekehrt-U-förmige Schwanzhaltung (vgl. Kap. 3.1.4.1.). Diese Merkmale von *Cuon* machen eine relativ frühe Abtrennung von *Canis* wahrscheinlich.

Ob und inwieweit sich *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* von ursprünglichen, aber bereits rudellebenden *Canis*-Arten ableiten, kann im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht eingehend untersucht werden. VAN VALKENBURGH (1991) geht davon aus, dass sich einige der ursprünglichen, in ihrem Gebiss wenig spezialisierten *Canis*-Arten von kleineren Beutetieren ernährten und vermutlich wie die heutigen Schakale und Kojoten mehr oder weniger paarweise lebten. Andere frühe *Canis*-Arten zeigten dagegen Merkmale eines hypercarnivoren Gebisses und lebten und jagten möglicherweise im Rudel (VAN VALKENBURGH 1991). Allerdings ist auch der rezente *Canis simensis* in seinem Gebiss nicht spezialisiert, ernährt sich von kleinen Nagern und lebt zumindest in manchen Habitaten in größeren Rudeln (SILLERO-ZUBIRI & GOTTELLI 1994, 1995a, 1995b). Von Gebiss und Ernährungsweise kann daher nur bedingt auf solitäre oder paarweise Lebensweise bzw. auf das Leben in Rudeln geschlossen werden.

Die Gattung *Lycaon* ist aus dem Pleistozän Europas bekannt und hat sich vermutlich zu dieser Zeit von *Canis* abgespalten (THENIUS 1954, 1979). Es wäre denkbar, dass sich *Lycaon* von bereits rudellebenden *Canis*-Arten in Europa ableiten lässt. Da aber anhand von mitochondrialen DNA-Sequenzvergleichen und der vorliegenden Untersuchung gezeigt werden konnte, dass *Lycaon* nicht enger mit *Cuon* verwandt ist, kann davon ausgegangen werden, dass sich *Lycaon* zu einem früheren Zeitpunkt als *Cuon* und somit unabhängig von diesem von *Canis*-Arten abgetrennt hat.

Auch *Cuon* war im Jungpleistozän sowohl in Asien als auch Europa verbreitet (THENIUS 1954) und hatte vermutlich ein größeres Überschneidungsgebiet mit anderen *Canis*-Arten. Die ursprünglichsten *Cuon*-Arten hatten noch einen längeren Gesichtsschädel, drei untere Molare und zwei Höcker am Talonid des M₁ (THENIUS 1954, KURTÉN 1968). Sie waren daher noch als wenig spezialisierte Gattung gekennzeichnet. Anhand einer zeitlichen Reihung verschiedener *Cuon*-Fossilien konnte THENIUS (1954) zeigen, dass innerhalb der Gattung

Cuon im Verlauf der Evolution der Schädel kürzer wurde, der dritte untere Molar verloren ging und die schneidende Kante am M_1 entstand. Nach diesen Befunden ist es wahrscheinlich, dass *Cuon* von nicht spezialisierten *Canis*-Arten abstammt und erst mit einer zunehmenden Spezialisierung auf das Rudelleben und die gemeinsame Jagd die Verkürzung der Schnauze und der Zahnverlust erfolgten.

Die meisten rezenten *Canis*-Arten leben überwiegend paarweise und nicht in Rudeln (GINSBERG & MACDONALD 1990, SHELDON 1992) und es ist eher unwahrscheinlich, dass sie das Rudelleben sekundär wieder aufgegeben haben. Folglich lebte möglicherweise auch die überwiegende Anzahl der früheren *Canis*-Arten weitgehend paarweise. Aufgrund der Prädisposition innerhalb der Canidae scheint es wahrscheinlich, dass je nach gegebenen Umständen Jungtiere immer wieder bei ihren Eltern verblieben, wie es auch bei verschiedenen anderen rezenten Gattungen vorkommt (z. B. *Alopex*, *Vulpes*, vgl. Kap. 4.2.2.) und dass sich *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* unabhängig voneinander im Sozialverhalten, der gemeinsamen Jungenaufzucht und der gemeinsamen Jagd weiter spezialisiert haben.

4.4. Pädomorphyse als proximativer Anpassungsmechanismus zum Rudelleben

Eine der Schlüsselfragen der vorliegenden Arbeit war, ob und inwieweit Pädomorphyse als proximativer Mechanismus einen Einfluss auf die Evolution der Rudelbildung bei Caniden hat. Diese Frage soll nun im folgenden Kapitel diskutiert werden.

4.4.1. Das Problem der mosaikartigen Heterochronie

Nach JANIS & DAMMUTH (1990) deutet die konvergente Entstehung von ähnlichen Ökotypen auf weitverbreitete Anpassungen an ähnliche ökologische Bedingungen hin und weniger darauf, dass innere Faktoren, wie Heterochronie, die Richtung in Evolutionslinien steuern. JANIS & DAMMUTH (1990) halten es bestenfalls für möglich, dass in kleinerem Maßstab, zwischen wenigen nahverwandten Arten durch einfache Heterochronie, z. B. nur in der Morphologie oder nur im Verhalten, evolutive Trends in eine Richtung entstehen können.

Eines der Hauptargumente von JANIS & DAMMUTH (1990) gegen eine wichtige Rolle der Heterochronie als richtungsweisender Trend in der Phylogenie ist die mosaikartige Evolution. Durch ein Mosaik aus verschiedenen Heterochronien können unterschiedliche Effekte bei verschiedenen Merkmalen gleichzeitig vorliegen, was gegen einen richtungsweisenden Trend einer bestimmten Heterochronie, z. B. Pädomorphyse, spricht. Eines der bekanntesten Beispiele für ein Mosaik aus verschiedenen Heterochronien ist der Mensch: eine Vielzahl von Merkmalen, wie z. B. die bleibende Neugier, der Gesichtsschädel oder das Gebiss sind pädomorph, andere Merkmale, wie die Form der Wirbelsäule, die Beinlänge sowie Fuß- und Beckenbau sind dagegen peramorph verändert (PIONTKOWSKI 1995).

4.4.2. Pädomorphyse als richtungsweisender Trend für die rudellebenden Caniden

Entgegen den Vermutungen von JANIS & DAMMUTH (1990) scheint innerhalb der Canidae Pädomorphyse ein richtungsweisender Trend in der Evolution zu sein, der mit der Rudelbildung in Zusammenhang steht. Wie bereits in Kap. 4.2. dargestellt, ist das Verbleiben der Jungtiere bei ihren Eltern die wichtigste Grundvoraussetzung für die Entstehung von Rudeln. Der proximative Mechanismus könnte eine Hemmung oder verspätete Reifung des Abwanderungstriebes sein und ist damit eine Pädomorphyse. Auch die Fähigkeit, sich in eine Rangordnung einzufügen und diese durch bestimmte Verhaltensweisen, wie die sich von Welpenverhalten ableitende aktive Unterwerfung, zu untermauern, deutet auf eine Pädomorphyse hin (vgl. Kap. 3.1.5.4.). Der Rudelbildung läge dann bei allen vier untersuchten Arten gleichermaßen Pädomorphyse zugrunde.

Das völlige Fehlen der Individualdistanz und das obligate Kontaktliegen bei *Speothos* sowie das fakultative Kontaktliegen bei *Lycan* sind ebenfalls als Pädomorphosen einzustufen (vgl. Kap. 3.4.4.2.). Inwieweit die deutlich eingeschränkten Ausdrucksgesten bei *Speothos* eine Pädomorphyse sind, kann ohne weitere detaillierte Untersuchungen von anderen Caniden nicht beurteilt werden.

Während *C. lupus* in verschiedenen Merkmalen des Rudellebens noch wenig spezialisiert ist und eine Zwischenform zwischen den nicht-rudellebenden Arten und den anderen drei rudellebenden Formen bildet (vgl. Kap. 4.2.7.), haben sich *Speothos*, *Lycan* und *Cuon*

unabhängig voneinander hoch auf die hypercarnivore Lebensweise spezialisiert. Auch wenn *Lycaon* und *Cuon* vielleicht auf gemeinsame, bereits rudellebende Vorfahren zurückgehen, so waren diese Vorfahren wenig spezialisiert und *Lycaon* wie *Cuon* haben sich unabhängig voneinander sehr weit in die gleiche Richtung weiter entwickelt.

Bei der Höferspezialisierung haben *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* außer der schneidenden Kante am unteren ersten Molaren auch viele andere morphologische Merkmale in Konvergenz entwickelt, wie die kurze und breite Schnauze, die Reduktion oder den Verlust der hintersten Molaren und das sehr massive postcraniale Skelett.

Die kurze, breite Schnauze bietet einen mechanisch günstigeren Hebelansatz der Kaumuskeln beim Schließen der Schnauze, da die zum Packen und Festhalten von Beutetieren dienenden Canini und die insbesondere zum Zerschneiden von Fleisch dienende Brechschere näher an das Kiefergelenk heranrücken (VAN VALKENBURGH & KOEPFLI 1993). Die Verkürzung des Kiefers steht im Zusammenhang mit der Reduktion bzw. dem Verlust der hinteren Molaren (LANGGUTH 1969), die zum Zermahlen von kleineren Knochen oder anderer Nahrung als Wirbeltierfleisch im Zuge der Höferspezialisierung zunehmend weniger gebraucht werden (VAN VALKENBURGH 1989, 1996). Die ursprünglichen Caniden hatten eine längere Schnauze, wie es für rezente sich omnivor ernährenden Arten typisch ist. Außerdem haben Welpen aller Arten eine sehr kurze und breite Schnauze, die erst mit zunehmendem Alter im Vergleich zur Schädelbreite stark in die Länge wächst (WAYNE 1986a). Da bei *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* die Schnauze im Verlauf der Ontogenese kürzer und breiter und somit welpenhafter bleibt, und das Endstadium der längeren Schnauze nicht erreicht wird, kann die Verkürzung der Schnauze als eine Pädomorphy eingestuft werden. Dazu passt auch der Verlust der hintersten Molaren bei *Cuon* und *Speothos*. Diese Zähne entwickeln sich als letzte in der Ontogenese. Eine Unterdrückung dieser hinteren Molaren ist ebenfalls eine Beibehaltung jugendlicher Merkmale und damit eine Pädomorphy.

Eine weitere Gemeinsamkeit von *Cuon*, *Lycaon* und *Speothos* ist das sehr massive postcraniale Skelett (HILDEBRAND 1954). Für LANGGUTH (1969) schien bei *Speothos* die Robustizität des Skelettes über dem funktionell Notwendigen zu liegen. Aus kostenenergetischen Gründen ist kaum vorstellbar, dass ein Skelett unnötig schwer und massiv ist. Ein Grund für die Robustizität des Skelettes könnte allerdings ein Schutz vor Knochenbrüchen bei Stürzen während der Jagd oder vor Tritten durch wehrhafte Beutetiere sein, und demnach doch eine wichtige Anpassung an die gemeinsame Jagd auf größere Beutetiere. Bereits SCOTT (1957 nach LANGGUTH 1969) vermutete, dass Längen- und Dickenwachstum bei Knochen von unterschiedlichen Faktoren reguliert werden. Es wäre möglich, dass, wie es LANGGUTH (1969) bereits für *Speothos* vermutet, die Robustizität des Skelettes durch verringertes Längenwachstum bei gleichbleibendem Dickenwachstum hervorgerufen wird. Da alle Canidenwelpen relativ kurzbeinig sind und sich die Extremitäten erst im Verlauf der Ontogenese strecken, führt das verringerte Längenwachstum bei *Cuon* und *Speothos* zur Beibehaltung von Körperproportionen, wie sie sonst nur für Jungtiere anderer Canidenarten typisch sind. Auch in diesem Merkmal wären *Cuon* und *Speothos* pädomorph.

Eine verringerte Längenwachstumsrate liegt bei *Lycaon* als langbeinigem Caniden nicht vor. Bei *Lycaon* bestand vermutlich ein größerer Selektionsdruck auf schnellem Laufen in offenen Savannen, wodurch längere Beine von großer Wichtigkeit waren. Das massive Skelett müsste durch andere Faktoren, z. B. durch eine erhöhte Dickenwachstumsrate entstanden sein.

Pädomorphy ist aber auch bei den Caniden kein grundsätzlicher Trend, der auf eine größere Anzahl von Merkmalen bei allen Arten gleichermaßen wirkt. Vielmehr liegt auch bei den rudellebenden Caniden eine mosaikartige Evolution von verschiedenen Heterochronien vor.

Ohne Frage ist *Speothos* der in seinem ganzen Erscheinungsbild am stärksten pädomorphe Canidae. Auch einige Verhaltensweisen, wie das völlige Fehlen der Individualdistanz (vgl.

Kap. 3.3.4.) und das verzögerte Einsetzen der Geschlechtsreife (PORTON 1983) sind Pädomorphosen. Bei den drei anderen Arten *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* sind es jeweils verschiedene Kombinationen von Merkmalen, bei denen sich Pädomorphosen finden. Bei *Lycaon* und *Cuon* finden sich verschiedene morphologische Gemeinsamkeiten vor allem in den Schädelproportionen (wie bei *Speothos*), die Pädomorphosen sind. Aber nur *Lycaon* ist anders als *Cuon* und *C. lupus* ein fakultativer Kontaktlieger (was einer gering ausgeprägten Pädomorphose entspricht). *Lycaon* wirkt durch seine Körperproportionen nicht welpenhaft, sondern hat im Gegenteil seine Extremitäten relativ zu anderen Caniden verlängert, was eine Spezialisierung an das Laufen in offenen Landschaften ist und als Peramorphose gedeutet werden kann.

Am wenigsten pädomorph ist *C. lupus*, bei dem außer dem Leben im Rudel keine Hinweise auf pädomorphe Merkmale gefunden werden konnten. Es wurde bereits beschrieben (vgl. Kap. 4.2.7.), dass *C. lupus* im Vergleich mit den drei anderen untersuchten Arten ein geringeres anagenetischen Niveau in Bezug auf das Rudelleben hat, was möglicherweise in einer geringeren Ausprägung von Pädomorphosen in Habitus und Verhaltensweisen zum Ausdruck kommt.

Abschließend kann zusammengefasst werden, dass die rudellebenden Caniden ein Beispiel dafür sind, dass Pädomorphose als grundlegender Trend bei verschiedenen Arten ähnliche Anpassungen ermöglichen kann. Gleichzeitig sind die rudellebenden Caniden aber auch ein Beispiel dafür, dass bei verschiedenen Arten als Anpassung an bestimmte ökologische Bedingungen, unterschiedliche Merkmale mosaikartig pädomorph ausgeprägt, unverändert oder weiter entwickelt sein können.

5. Zusammenfassung

Innerhalb der Familie Canidae gibt es neben dem Wolf, *Canis lupus*, drei monotypische Gattungen, den südamerikanischen Waldhund *Speothos venaticus*, den asiatischen Rothund *Cuon alpinus* und den Afrikanischen Wildhund *Lycaon pictus*, die nicht nur in Gruppen leben, sondern auch gemeinsam jagen und gemeinsame Jungenfürsorge betreiben. Nur sehr wenige Säugetierarten leben in Rudeln, was gemeinsames Jagen und gemeinsame Jungenfürsorge umfasst. Innerhalb der Caniden liegt eine auffällige Häufung dieser Sozialform vor. Es stellen sich die Fragen, ob das Rudelleben im Laufe der Evolution innerhalb der Caniden mehrfach unabhängig entstanden ist und inwieweit die vier rudellebenden Arten miteinander verwandt sind. Außerdem ist unklar, welche Evolutionsmechanismen die Rudelbildung möglicherweise begünstigt haben. Im Hinblick auf diese Fragen wurde in der vorliegenden Arbeit das Sozialverhalten der vier rudellebenden Canidenarten vergleichend untersucht.

Die Untersuchungen fanden in sechs zoologischen Gärten, in Dortmund, Duisburg, Klein-Auheim, Mulhouse, München und Osnabrück, statt. Die Datenerhebung erfolgte durch direkte Beobachtung unter zeitweiliger Zuhilfenahme von Videoaufnahmen. Die Beobachtungen wurden nach der Fokustier-Methode, der All-Occurance-Methode, Punktmessungen und der Ad-Libitum-Methode durchgeführt (alle nach ALTMANN 1974b und LEHNER 1996).

Hauptuntersuchungspunkte waren das Vorkommen von bestimmten Ausdrucksgesten und von sozialen Verhaltensweisen, die soziale Rangordnung, Kontaktaufnahmen und Distanzen zwischen den Tieren eines Rudels sowie das Harnen und Koten. Es wurde für die jeweiligen Untersuchungspunkte geprüft, ob die gefundenen Ergebnisse Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft der vier untersuchten Arten oder auf Evolutionsmechanismen geben können.

In den Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen zeigen die vier untersuchten Arten große Ähnlichkeit, wobei die größte Übereinstimmung zwischen *C. lupus* und *Cuon* vorliegt. *Speothos* ist in seinen Ausdrucksgesten durch verschiedene morphologische Besonderheiten eingeschränkt. Deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Arten bestehen darin, dass nur *Cuon* seinen Schwanz zum Imponieren umgekehrt-U-förmig halten kann, dass nur *C. lupus* seine Zähne durch vertikales Zusammenziehen der Lippen blecken kann, und dass bei *C. lupus* und *Cuon* im Gegensatz zu *Speothos* und *Lycaon* Imponieren unter Beibehaltung der Individualdistanz vorkommt.

Alle vier untersuchten Arten bilden Rangordnungen innerhalb ihrer Rudel aus, wobei typischerweise für jedes Geschlecht eine Rangordnung vorliegt. Aggressive und rangrelevante Auseinandersetzungen kommen zwischen verschiedengeschlechtlichen Individuen seltener vor als zwischen gleichgeschlechtlichen. Anhand der Rangordnungsstrukturen können keine Hinweise auf das Verwandtschaftsverhältnis der untersuchten Arten abgeleitet werden.

C. lupus und *Cuon* sind Distanztier. *Lycaon* kann als fakultatives, *Speothos* als obligatorisches Kontakttier eingestuft werden. *Speothos* fehlt die Individualdistanz vollständig, was als Pädomorphy gedeutet wird. Beschnuppern ist die häufigste Art der Kontaktaufnahmen von Männchen zu Weibchen.

Die Distanzen zwischen den einzelnen Rudelmitgliedern lassen bei *C. lupus* und *Lycaon* sowie während der Ruhe auch bei *Speothos* Rückschlüsse auf die soziale Bindung der Tiere zueinander zu. Unabhängig von der tatsächlichen Distanz wurde auch die Häufigkeit untersucht, mit der ein Individuum ein anderes als nächsten Nachbar hat. Bei *C. lupus* und

Speothos kommen die Alpha-Tiere eines Rudels besonders häufig als nächster Nachbar vor. Den Alpha-Tieren beider Arten kann daher räumlich wie sozial eine zentrale Position innerhalb des Rudels zugeschrieben werden. Die Bedeutung und Herkunft der zentralen Position von Alpha-Tieren innerhalb eines Rudels wird diskutiert. Die zentrale Position der Alpha-Tiere ist bei *C. lupus* und *Speothos* als Sympleiomorphie zu deuten. Bei *Lycaon* scheint die zentrale Position der Alpha-Tiere durch die enge soziale Bindung zwischen gleichgeschlechtlichen adulten Geschwistern weniger bedeutend zu sein.

Während bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* im Allgemeinen nur die Alpha-Tiere mit Harn und Kot markieren, markieren bei *Speothos* alle Rudelmitglieder gleichermaßen. Phylogenese und Bedeutung dieser Besonderheit von *Speothos* werden diskutiert.

Beim Vergleich der untersuchten Rudel wurde festgestellt, dass manche Rudel artunabhängig Gemeinsamkeiten aufweisen. Für diese interspezifischen Gemeinsamkeiten wird in der vorliegenden Arbeit der Begriff der „Rudelführung“ neu eingeführt. Der despotische Typ der Rudelführung ist im wesentlichen dadurch gekennzeichnet, dass das dominante Tier durch häufigen Beginn von Rangauseinandersetzungen seine Dominanz manifestiert. Bei der toleranten Rudelführung unterwirft sich das unterlegene Tier häufig freiwillig und spontan, wodurch es das Rangverhältnis und damit die Dominanz des Partners bestätigt. Es wird diskutiert, warum die in der vorliegenden Untersuchung festgestellten Typen der Rudelführung wichtige Merkmale zur Beschreibung von sozialen Strukturen bei Caniden sind.

Für die Canidae werden anhand von Literaturangaben die Prädispositionen zum Leben im größeren Gruppen, zum Fortpflanzungsmonopol, zur gemeinsamen Jungenaufzucht und zur gemeinsamen Jagd diskutiert. Für die Rudelbildung gibt es innerhalb der Caniden eine ausgeprägte Prädisposition. Eine mehrfache konvergente Entwicklung des Rudellebens ist daher wahrscheinlich. Zur Klärung der näheren Verwandtschaft der rudellebenden Caniden müssen weitere Merkmale herangezogen werden.

Speothos unterscheidet sich von *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* durch zahlreiche im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchte Merkmale, wie die fehlende Individualdistanz, das obligate Kontaktliegen, das Markieren aller Rudelmitglieder, die Handstandhaltung beim Harnen, das Versprühen von Urin in die Luft, das Buckeln bei Drohen, die übertriebene Ausführung bestimmter Verhaltensweisen und die wesentlich eingeschränkteren Ausdrucksgesten. Zusammen mit Befunden aus morphologischen und paläontologischen Untersuchungen kann daher gefolgert werden, dass *Speothos* unabhängig von den drei anderen Arten zum Rudelleben übergegangen ist.

Da *Lycaon* nach Befunden der vorliegenden Arbeit zahlreiche Autapomorphien, aber keine Synapomorphien mit *Canis* oder *Cuon* besitzt, scheint auch *Lycaon* unabhängig von *Canis* und *Cuon* Rudel gebildet zu haben. Die Verwandtschaft von *C. lupus* und *Cuon* wird diskutiert und es ist wahrscheinlich, dass das Rudelleben bei *C. lupus* und *Cuon* ebenfalls unabhängig voneinander entstanden ist.

Der Rudelbildung bei Caniden liegt vermutlich Pädomorphyse als proximativer Anpassungsmechanismus zugrunde. Allerdings ist Pädomorphyse kein grundsätzlicher Trend, der auf eine größere Anzahl von Merkmalen wirkt. Vielmehr liegt bei den rudellebenden Caniden eine mosaikartige Evolution von verschiedenen Heterochronien vor.

6. Literaturverzeichnis

- Alcock, J. 1996. *Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht*. Fischer, Stuttgart.
- Alexander, K.A., P.W. Kat, L.A. Munson, A. Kalake & M.J.A. Appel. 1996. Canine distemper-related mortality among wild dogs (*Lycaon pictus*) in Chobe National Park, Botswana. *J. Zoo Wildl. Med.* 27: 426-427.
- Allen, J.J., M. Bekoff & R.L. Crabtree. 1999. An observational study of coyote (*Canis latrans*) scent-marking and territoriality in Yellowstone National Park. *Ethology* 105: 289-302.
- Altmann, D. 1972. Verhaltensstudien an Mähnenwölfen, *Chrysocyon brachyurus*. *Zool. Garten, N.F., Leipzig* 41: 278-298.
- Altmann, D. 1974a. Beziehungen zwischen sozialer Rangordnung und Jungenaufzucht bei *Canis lupus* L. *Zool. Garten, N.F., Jena* 44: 235-236.
- Altmann, D. 1987. Social behavior patterns in three wolf packs at Tierpark Berlin, S. 415-424. In: Frank, H. (ed.), *Man and wolf, advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Altmann, D. 1988. *Harnen und Koten bei Säugetieren*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg. 2. neu bearb. Auflage.
- Altmann, J. 1974b. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Andreka, G., I.J. Linn, M.R. Perrin & A.H. Maddock. 1999. Range use by the wild dog in the Hluhluwe-Umfolozi Park, South Africa. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 29: 1-9.
- Appleby, M.C. 1983. The probability of linearity in hierarchies. *Anim. Behav.* 31: 600-608.
- Ballard, W.B., J.S. Whitman & C.L. Gardner. 1987. Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildl. Monogr.* 98: 1-53.
- Barnett, A., R. Shapley & M. Engstrom. 2001. Records of the bush dog, *Speothos venaticus* (Lund, 1842), from Guyana. *Mammalia* 65: 232-237.
- Bartmann, W. & L. Nordhoff. 1984. Paarbindung und Elternfamilie beim Mähnenwolf (*Chrysocyon brachyurus*, Illiger, 1811). *Z. Kölner Zoo* 27: 63-71.
- Beck, B.B., D. Kleiman, J.M. Dietz, I. Castro, C. Carvalho, A. Martins & B. Rettberg-Beck. 1991. Losses and reproduction in reintroduced golden lion tamarins *Leontopithecus rosalia*. *Dodo J. Jersey Wildl. Preserv. Trusts* 27: 50-61.
- Bekoff, M. & M.C. Wells. 1982. Behavioral ecology of coyotes: social organization, rearing patterns, space use, and resource defense. *Z. Tierpsychol.* 60: 281-305.
- Berta, A. 1984. The Pleistocene bush dog *Speothos pacivorus* (Canidae) from the Lagoa Santa Caves, Brazil. *J. Mammal.* 65: 549-559.
- Berta, A. 1987. Origin, diversification, and zoogeography of the South American Canidae. *Fieldiana, Zoology, New Series* 39: 455-470.
- Berta, A. 1988. *Quaternary evolution and biogeography of the large South American Canidae (Mammalia: Carnivora)*. University of California Press, Berkeley.
- Bestelmeyer, S.V. 1998. Is behavior in captivity a good model of behavior in the wild? Comparing the behavior of captive and free-ranging maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*). *AZA Annual Conference Proceedings* 1998: 29-33.

- Biben, M. 1982a. 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. 1982b. Object play and social treatment of prey in bush dogs and crab-eating foxes. *Behaviour* 79: 201-211.
- 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. *Anim. Behav.* 31: 814-826.
- Bibikow, D.I. 1990. *Der Wolf*. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg.
- Boyd, D.K. & M.D. Jimenez. 1994. Successful rearing of young by wild wolves without mates. *J. Mammal.* 75: 14-17.
- Bradbury, J.W. & S.L. Vehrencamp. 1976. Social organization and foraging in Emballonurid bats. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 1: 383-404.
- Brady, C.A. 1978. Reproduction, growth and parental care in crab-eating foxes *Cerdocyon thous* at the National Zoological Park, Washington. *Int. Zoo Yearb.* 18: 130-134.
- Brady, C.A. 1979. Observations on the behavior and ecology of the crab-eating fox (*Cerdocyon thous*), S. 161-171. In: Eisenberg, J.F. (ed.), *Vertebrate ecology in the northern neotropics*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Brady, C.A. 1981. The vocal repertoires of the bush dog (*Speothos venaticus*), crab-eating-fox (*Cerdocyon thous*) and maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Anim. Behav.* 29: 649-669.
- Brown, J.S., J.W. Laundré & M. Gurung. 1999. The ecology of fear: optimal foraging, game theory, and trophic interactions. *J. Mammal.* 80: 385-399.
- Buitron, D. 1977. *Social structure of a captive group of African wild dogs (Lycaon pictus)*. M.S. Thesis, University of Minnesota, Minneapolis.
- Burrows, R. 1992. Rabies in wild dogs. *Nature* 359: 277.
- Burrows, R. 1995. Demographic changes and social consequences in wild dogs, 1964-1992, S. 400-420. In: Sinclair, A. & P. Arcese (eds.). *Serengeti II: Research, management and conservation of an ecosystem*. University of Chicago Press, Chicago.
- Burrows, R., H. Hofer & M.L. East. 1994. Demography, extinction and intervention in a small population: the case of the Serengeti wild dogs. *Proc. R. Soc. Lond. B* 256: 281-292.
- Burrows, R., H. Hofer & M.L. East. 1995. Population dynamics, intervention and survival in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 235-245.
- Carbone, C., J.T. du Toit & I.J. Gordon. 1997. Feeding success in African wild dogs: does kleptoparasitism by spotted hyenas influence hunting group size?. *J. Anim. Ecol.* 66: 318-326.
- Chesemore, D.L. 1975. Ecology of the Arctic fox (*Alopex lagopus*) in North America: a review, S. 143-163. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Childes, S.L. 1988. The past history, present status and distribution of the hunting dog *Lycaon pictus* in Zimbabwe. *Biol. Cons.* 44: 301-316.
- Clutton-Brock, J., G.B. Corbet and M. Hills. 1976. A review of the family Canidae, with a classification by numerical methods. *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Zool.*, 29: 119-139.
- Clutton-Brock, T.H. 1974. Primate social organization and ecology. *Nature* 250: 539-542.

- Clutton-Brock, T.H & P.H. Harvey. 1977. Primate ecology and social organization. *J. Zool., Lond.* 183: 1-39.
- Cohen, J.A. 1977. A review of the biology of the Dhole or Asiatic wild dog (*Cuon alpinus* Pallas). *Anim. Regul. Stud.* 1: 141-158.
- Cohen, J.A., M.W. Fox, A.J.T. Johnsingh & B.D. Barnett. 1978. Food habits of the dhole in South India. *J. Wildl. Manage.* 42: 933-936.
- Coppinger, R., J. Glendinning, E. Torop, C. Matthay, M. Sutherland & C. Smith. 1987. Degree of behavioral neoteny differentiates canid polymorphs. *Ethology* 75: 89-108.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock & B. Grenfell. 1999. Inverse density dependence and the Allee effect. *TREE* 14: 405-410.
- Courchamp, F., T. Clutton-Brock & B. Grenfell. 2000a. Multipack dynamics and the Allee effect in the African wild dog, *Lycaon pictus*. *Anim. Conserv.* 3: 277-285.
- Courchamp, F., B.T. Grenfell & T.H. Clutton-Brock. 2000b. Impact of natural enemies on obligately cooperative breeders. *OIKOS* 91: 311-322.
- Courchamp, F. & D.W. Macdonald. 2001. Crucial importance of pack size in the African wild dog *Lycaon pictus*. *Anim. Conserv.* 4: 169-174.
- Courchamp, F., G.S.A. Rasmussen & D.W. Macdonald. 2002. Small pack size imposes a trade-off between hunting and pup-guarding in the painted hunting dog *Lycaon pictus*. *Behav. Ecol.* 13: 20-27.
- Creel, S. 1992. Cause of wild dog deaths. *Nature* 360: 633.
- Creel, S. 1998. Sizing up the competition. *Natural History* 9: 34-43.
- Creel, S.R. & N.M. Creel. 1991. Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 28: 263-270.
- Creel, S. & N.M. Creel. 1995. Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Behav.* 50: 1325-1339.
- Creel, S. & N.M. Creel. 1996. Limitation of African wild dogs by competition with larger carnivores. *Cons. Biol.* 10: 526-538.
- Creel, S. & N.M. Creel. 1998. Six ecological factors that may limit African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Conserv.* 1: 1-9.
- Creel, S., N.M. Creel, M.G.L. Mills & S.L. Monfort. 1997. Rank and reproduction in cooperatively breeding African wild dogs: behavioral and endocrine correlates. *Behav. Ecol.* 8: 298-306.
- Creel, S. & D. Macdonald. 1995. Sociality, group size and reproductive suppression among carnivores. *Adv. Study Behav.* 24: 203-257.
- Crespo, J.A. 1975. Ecology of the pampas gray fox and the large fox (culpeo), S. 179-191. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Darwin, C. 1872. *Der Ausdruck der Gemüthsbewegungen bei dem Menschen und den Thieren*. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Datta, S.B. 1983. Relative power and the acquisition of rank, S. 93-103. In: Hinde, R.A. (ed.), *Primate social relationships, an integrated approach*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
- Davidar, E.R.C. 1973. Dhole or Indian wild dog (*Cuon alpinus*) mating. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 70: 373-374.

- Davidar, E.R.C. 1974. Observations at the dens of the dhole or Indian wild dog. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 71: 183-187.
- Davidar, E.R.C. 1975. Ecology and behavior of the dhole or Indian wild dog *Cuon alpinus* (Pallas), S. 109-119. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Derix, R.R.W.M. & 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. *Behaviour* 132: 127-149.
- Derix, R., J. van Hooff, H. de Vries & J. Wensing. 1993. Male and female mating competition in wolves: female suppression vs. male intervention. *Behaviour* 127: 141-174.
- Deutsch, L.A. 1983. An encounter between bush dog (*Speothos venaticus*) and paca (*Agouti paca*). *J. Mammal.* 64: 532-533.
- Dietz, J.M. 1984. Ecology and social organization of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*). *Smithsonian Contrib. Zool.* 392: 1-51.
- Drüwa, P. 1976. *Beobachtungen zum Verhalten des Waldhundes (Speothos venaticus, Lund 1842) in der Gefangenschaft*. Dissertation, Bonn.
- Drüwa, P. 1977. Beobachtungen zur Geburt und natürlichen Aufzucht von Waldhunden (*Speothos venaticus*) in der Gefangenschaft. *Zool. Garten N.F., Jena* 47: 109-137.
- Drüwa, P. 1982. Perro de grulleiro, der Südamerikanische Waldhund - ein Rätsel für die Hundeforschung. *Z. Kölner Zoo* 25: 71-90.
- Drüwa, P. 1983. The social behaviour of the bush-dog (*Speothos*). *Carnivore* 6: 46-71.
- Dugatkin, L.A. 1997. Cooperation in mammals 1: nonprimates, S. 90-115. In: Dugatkin, L.A. (ed.), *Cooperation among animals: an evolutionary perspective*. Oxford University Press, Oxford.
- Durbin, L.S. 1998. Individuality in the whistle call of the Asiatic wild dog *Cuon alpinus*. *Bioacoustics* 9: 197-206.
- Earle, M. 1987. A flexible body mass in social carnivores. *Am. Nat.* 129: 755-760.
- Eibl-Eibesfeld, I. 1986. *Die Biologie des menschlichen Verhaltens. Grundriß der Humanethologie*. Piper, München.
- Eisfeld, D. 1966. Verhaltensbeobachtungen an einigen Wildcaniden. *Z. wiss. Zool.* 174: 226-289.
- Emlen, S.T. 1982. The evolution of helping. I. An ecological constraints model. *Am. Nat.* 119: 29-39.
- Emlen, S.T. 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family. *TREE* 9: 282-285.
- Estes, R.D. 1967. Predators and scavengers, part I and II. *Nat. Hist.* 76: 20-29, 38-47.
- Estes, R.D. & J. Goddard. 1967. Prey selection and hunting behavior of the African wild dog. *J. Wildl. Manage.* 31: 52-70.
- Evans, T.P., J.W. Duckworth & R.J. Timmins. 2000. Field observations of larger mammals in Laos, 1994-1995. *Mammalia* 64: 55-100.
- Ewer, R.F. 1998. *The carnivores*. Comstock, Ithaca, NY.
- Fanshawe, J.H. & C.P. Fitzgibbon. 1993. Factors influencing the hunting success of an African wild dog pack. *Anim. Behav.* 45: 479-490.

- Fanshawe, J.H., L.H. Frame & J.R. Ginsberg. 1991. The wild dog - Africa's vanishing carnivore. *Oryx* 25: 137-146.
- Fanshawe, J.H., J.R. Ginsberg, C. Sillero-Zubiri & R. Woodroffe. 1997. The status and distribution of remaining wild dog populations, S. 11-57. In: Woodroffe, R., J.R. Ginsberg & D.W. Macdonald and the IUCN/SSC Canid Specialist Group (eds.), *The African wild dog - status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland.
- Faulkes, C.G. & N.C. Bennett. 2001. Family values: group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. *TREE* 16: 184-190.
- Feddersen-Petersen, D. 1986. *Hunde psychologie: Wesen und Sozialverhalten*. Kosmos, Franckh'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- Fentress, J.C., J. Ryon, P.J. McLeod & G.Z. Havkin. 1987. A multidimensional approach to agonistic behavior in wolves, S. 253-274. In: Frank, H. (ed.), *Man and wolf, advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Ferguson, J.W.H., J.A.J. Nel & M.J. de Wet. 1983. Social organization and movement patterns of black-backed jackals *Canis mesomelas* in South Africa. *J. Zool., Lond.* 199: 487-502.
- 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. 1970. A comparative study of the development of facial expressions in canids; wolf, coyote and foxes. *Behaviour* 36: 49-73.
- Fox, M.W. 1971. Socio-infantile and socio-sexual signals in canids: a comparative and ontogenetic study. *Z. Tierpsychol.* 28: 185-210.
- Fox, M.W. 1975a. Evolution of social behavior in canids, S. 429-460. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Fox, M.W. 1975b. *Vom Wolf zum Hund*. BLV, Verlagsgesellschaft, München.
- 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. & A.J.T. Johnsingh. 1975. Hunting and feeding in wild dog. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 72: 321-326.
- Frame, L.H. & G.W. Frame. 1976 Female African wild dogs emigrate. *Nature* 263: 227-229.
- Frame, L.H., J.R. Malcolm, G.W. Frame & H. van Lawick. 1979. Social organization of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengeti Plains, Tanzania 1967-1978. *Z. Tierpsychol.* 50: 225-249.
- Francis, R.C. 1988. On the relationship between aggression and social dominance. *Ethology* 78: 223-237.
- Franck, D. 1985. *Verhaltensbiologie*. Thieme, Stuttgart.
- Fritts, S.H. & L.D. Mech. 1981. Dynamics, movements, and feeding ecology of a newly protected wolf population in Northwestern Minnesota. *Wildl. Monogr.* 80: 1-79.
- Fritzell, E.K. & K.J. Haroldson. 1982. *Urocyon cinereoargenteus*. *Mamm. Species* 189: 1-8.
- Fuller, T.K. 1989. Population dynamics of wolves in north-central Minnesota. *Wildl. Monogr.* 105: 1-41.
- Fuller, T.K. & P.W. Kat. 1990. Movements, activity, and prey relationship of African wild dogs (*Lycaon pictus*) near Aitong, southwestern Kenya. *Afr. J. Ecol.* 28: 330-350.

- Fuller, T.K. & P.W. Kat. 1993. Hunting success of African wild dogs in southwestern Kenya. *J. Mammal.* 74: 464-467.
- Fuller, T.K., P.W. Kat, J.B. Bulger, A.H. Maddock, J.R. Ginsberg, R. Burrows, J.W. McNutt & M.G.L. Mills. 1992. Population dynamics of African wild dogs, S. 1125-1139. In: McCullough, D.R. & R.H. Barrett (eds.), *Wildlife 2001: populations*. Elsevier, London.
- Fuller, T.K., T.H. Nicholls & P.W. Kat. 1995. Prey and estimated food consumption of African wild dogs in Kenya. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 25: 106-110.
- Garcelon, D.K., G.W. Roemer, R.B. Philips & T.J. Coonan. 1999. Food provisioning by island foxes, *Urocyon littoralis*, to conspecifics caught in traps. *Southwestern Naturalist* 44: 83-86.
- Gasgoyne, S.C., M.K. Laurenson, S. Lelo & M. Borner. 1993. Rabies in African wild dogs (*Lycaon pictus*) in the Serengeti region, Tanzania. *J. Wildl. Diseases* 29: 396-402.
- Gauthier-Pilters, H. 1962. Beobachtungen an Fenneks (*Fennecus zerda* Zimm.). *Z. Tierpsychol.* 19: 440-464.
- Gauthier-Pilters, H. 1967. The fennec. *Afr. Wildl.* 21: 117-125.
- Geffen, E. 1994. *Vulpes cana*. *Mamm. Species* 462: 1-4.
- Geffen, E., M.E. Gompper, J.L. Gittleman, H.K. Luh, D.W. Macdonald & R.K. Wayne. 1996. Size, life-history traits, and social organization in the Canidae: a reevaluation. *Am. Nat.* 147: 140-160.
- Ginsberg, J.R., K.A. Alexander, S. Creel, P.W. Kat, J.W. McNutt & M.G.L. Mills. 1995a. Handling and survivorship of African wild dogs (*Lycaon pictus*) in five ecosystems. *Cons. Biol.* 9: 665-674.
- Ginsberg, J.R., G.M. Mace & S. Albon. 1995b. Local extinction in a small and declining population: wild dogs in the Serengeti. *Proc. R. Soc. Lond. B* 262: 221-228.
- Ginsberg, J.R. & D.M. Macdonald. 1990. Foxes, wolves, jackals, and dogs: an action plan for the conservation of canids. IUCN, Gland.
- Ginsburg, B.E. 1976. Evolution of communication patterns in animals, S. 59-79. In: Hahn, M.E. & E.C. Simmel (eds.), *Communicative behaviour and evolution*. Academic Press, N.Y.
- Gittleman, J.L. 1989. Carnivore group living: comparative trends, S. 183-207. In: Gittleman, J.L. (ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Goodwin, D., J.W.S. Bradshaw & S.M. Wickens. 1997. Paedomorphosis affects agonistic visual signals of domestic dogs. *Anim. Behav.* 53: 297-304.
- Gorman, M.L., M.G. Mills, J.P. Raath & J.R. Speakman. 1998. High hunting costs make African wild dogs vulnerable to kleptoparasitism by hyaenas. *Nature* 391: 479-481.
- Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Grzimeks Enzyklopädie, Säugetiere. 1988. Kindler, München.
- Grzimek, B. 1988. Das Gemeinschaftsleben der Zwergmangusten, S. 557-560. In: *Grzimeks Enzyklopädie der Säugetiere*, Band 3. Kindler, München.
- Hall, B.K. & T. Miyake. 1995. How do embryos measure time?, S. 3-20. In: McNamara, K.J. (ed.), *Evolutionary changes and heterochrony*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Harrington, F.H. 1981. Urine-marking and caching behavior in the wolf. *Behaviour* 76: 280-288.

- Harrington, F. H. & L.D. Mech. 1978. Vocalization, S. 109-132. In: Hall, R.L. & H.S. Sharp (eds.), *Wolf and man, evolution in parallel*. Academic Press, New York.
- Harrington, F.H., L.D. Mech & S.H. Fritts. 1983. Pack size and wolf pup survival: their relationship under varying ecological conditions. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 13: 19-26.
- Harrington, F.H., P.C. Paquet, J. Ryon & J.C. Fentress. 1982. Monogamy in wolves: a review of the evidence, S. 209-222. In: Harrington, F.H. & P.C. Paquet (eds.), *Wolves of the world, perspectives of behavior, ecology and conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, N.J.
- Hartwig, S. & G.S.A. Rasmussen. 1999. Beobachtungen zur Integration eines Afrikanischen Wildhundes (*Lycaon pictus*) aus Zoonhaltung in eine Wildfang-Gruppe und deren gemeinsame Auswilderung. *Zool. Garten N.F.* 69: 324-334.
- Haßenberg, L. 1965. *Ruhe und Schlaf bei Säugetieren*. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart.
- Hediger, H. 1942. Wildtiere in Gefangenschaft. Benno Schwabe & Co-Verlag, Basel.
- van Heerden, J. & F. Kuhn. 1985. Reproduction in captive hunting dogs *Lycaon pictus*. *S. Afr. Wildl. Res.* 15: 80-84.
- Heimbürger, N. 1959. Das Markierverhalten einiger Caniden. *Z. Tierpsychol.* 16: 104-113.
- Hersteinsson, P. & D.W. Macdonald. 1982. Some comparisons between red and arctic foxes, *Vulpes vulpes* and *Alopex lagopus*, as revealed by radio tracking. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 49: 259-289.
- Hildebrand, M. 1954. Comparative morphology of the body skeleton in recent Canidae. *Univ. California Publ. Zool.* 52: 399-469.
- Hinde, R.A. 1976. Interactions, relationships and social structure. *Man* 11: 1-17.
- Hinde, R.A. & S. Atkinson. 1970. Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in rhesus monkeys. *Anim. Behav.* 18: 169-176.
- Hinde, R.A. & L.E. White. 1974. Dynamics of a relationship: rhesus mother-infant ventro-ventral contact. *J. Comp. Phys. Psychol.* 86: 8-23.
- Hood, R. 1895. Wild dogs. *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* 10: 127-132.
- Hooff van, J.A.R.A.M. & J.A.B. Wensing. 1987. Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack, S. 219-252. In: Frank, H. (ed.), *Man and wolf, advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Huxley, T.H. 1880. On the cranial and dental characters of the Canidae. *Proc. Zool. Soc.* 16: 238-288.
- Ibáñez, A.E. 1986. Interanimal distance: spacing and social structure, S. 169-194. In: Mitchell, G. & J. Erwin (eds.), *Comparative primate biology, vol. 2a: behavior, conservation, and ecology*. Alan R. Liss, Inc. New York.
- Immelmann, K. & C. Beer. 1989. *A dictionary of ethology*. Harvard University Press, Cambridge.
- Immelmann, K., K.R. Scherer & C. Vogel. 1986. Was ist Verhalten? In: *Funkkolleg Psychobiologie*, Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen. Belz, Weinheim.

- Indrawan, M., S. Hedges, Tatang, M. Tyson, Wawan, Pramudji, Siswanto & Komaruddin. 1996. Observations on ajag (*Cuon alpinus*) hunting in Baluran and Alas Purwo, east Java. *Tropical Biodiversity* 3: 127-130.
- Janis, C.M. & J. Damuth. 1990. Mammals, S. 301-345. In: McNamara, K.J. (ed.), *Evolutionary trends*. Belhaven Press, London.
- Jarman, P.J. 1974. The social organization of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 48: 215-267.
- Jarvis, J.U.M., M.J. O'Riain, N.C. Bennett & P.W. Sherman. 1994. Mammalian eusociality: a family affair. *TREE* 9: 47-51.
- Jennions, M.D. & D.W. Macdonald. 1994. Cooperative breeding in mammals. *TREE* 9: 89-93.
- Johnsingh, A.J.T. 1982. Reproductive and social behaviour of the dhole, *Cuon alpinus* (Canidae). *J. Zool., Lond.* 198: 443-463.
- Johnson, R.P. 1973. Scent marking in Mammals. *Anim. Behav.* 21: 521-535.
- Johnson, W.E., T.K. Fuller & W.L. Franklin. 1996. Sympatry in Canids: a review and assessment, S. 189-218. In: Gittleman, J.L. (ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*, Volume 2. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Karanth, K.U. & M.E. Sunquist. 1995. Prey selection by tiger, leopard, and dhole in tropical forests. *J. Anim. Ecol.* 64: 439-450.
- Karanth, K.U. & M.E. Sunquist. 2000. Behavioural correlates of predation by tiger (*Panthera tigris*), leopard (*Panthera pardus*) and dhole (*Cuon alpinus*) in Nagarahole, India. *J. Zool., Lond.* 250: 255-265.
- Kat, P.W., K.A. Alexander, J.S. Smith & L. Munson. 1995. Rabies and African wild dogs in Kenya. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 262: 229-233.
- Kauhala, K., E. Helle & H. Pietilä. 1998. Time allocation of male and female raccoon dogs to pup rearing at the den. *Acta Theriol.* 43: 301-310.
- Kauhala, K., E. Helle & K. Taskinen. 1993. Home range of the raccoon dog (*Nyctereutes procyonoides*) in southern Finland. *J. Zool., Lond.* 231: 95-106.
- Keller, R. 1973. Einige Beobachtungen zum Verhalten des Dekkan-Rothundes (*Cuon alpinus dukhunensis* Sykes) im Kanha-Nationalpark. *Vierteljahresschrift. Naturf. Ges. Zürich* 118: 129-135.
- Kiley-Worthington, M. 1976. The tail movements of ungulates, canids and felids with particular reference to their causation and function as displays. *Behaviour* 56: 69-115.
- Kleiman, D. 1966. Scent marking in the Canidae. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 18: 167-177.
- Kleiman, D. 1967. Some aspects of social behavior in the Canidae. *Am. Zool.* 7: 365-372.
- Kleiman, D. 1972. Social behavior of the maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*) and bush-dog (*Speothos venaticus*): a study in contrast. *J. Mammal.* 53: 791-806.
- Kleiman, D.G. 1977. Monogamy in mammals. *Q. Rev. Biol.* 52: 39-69.
- Kleiman, D.G. & J.F. Eisenberg. 1973. Comparison of canid and felid social systems from an evolutionary perspective. *Anim. Behav.* 21: 637-659.
- Knick, S.T. & L.D. Mech. 1980. Sleeping distance in wild wolf packs. *Behav. Neural. Biol.* 28: 507-511.
- König, B. 1997. Cooperative care of young in mammals. *Naturwissenschaften* 84: 95-104.

- Krebs, J.R. & N.B. Davies. 1996. *Einführung in die Verhaltensökologie*. Blackwell Wissenschaftsverlag, Berlin.
- Krüger, S.C., M.J. Lawes, A.H. Maddoch. 1999. Diet choice and capture success of wild dog (*Lycaon pictus*) in Hluhluwe-Umfolozi Park, South Africa. *J. Zool., Lond.* 248: 543-551.
- Kruuk, H. & M. Turner. 1967. Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa. *Mammalia* 31: 1-27.
- Kühme, W. 1964a. Die Ernährungsgemeinschaft der Hyänenhunde (*Lycaon pictus lupinus* Thomas, 1902). *Naturwissenschaften* 51: 495.
- Kühme, W. 1964b. Über die soziale Bindung innerhalb eines Hyänenhund-Rudels. *Naturwissenschaften* 51: 567-568.
- Kühme, W. 1965a. Freilandstudien zur Soziologie des Hyänenhundes (*Lycaon pictus lupinus* Thomas, 1902). *Z. Tierpsychol.* 22: 495-541.
- Kühme, W. 1965b. Communal food distribution and division of labour in African hunting dogs. *Nature* 205: 443-444.
- Kurtén, B. 1968. *Pleistocene mammals of Europe*. Aldine, Chicago.
- Lamprecht, J. 1978. The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores. *Z. Tierpsychol.* 46: 337-343.
- Lamprecht, J. 1979. Field observations on the behaviour and social system of the bat-eared fox *Otocyon megalotis* Desmarest. *Z. Tierpsychol.* 49: 260-284.
- Lang, E.M. 1963. Wie jagt der Hyänenhund (*Lycaon pictus*)?. *Z. Säugetierk.* 28: 314-315.
- Langguth, A. 1969. Die südamerikanischen Canidae unter besonderer Berücksichtigung des Mähnenwolfes *Chrysocyon brachyurus* Illiger. *Z. wiss. Zool.* 179: 1-188.
- Langguth, A. 1975. Ecology and evolution in the South American canids, S. 192-206. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Larivière, S. & P.J. Seddon. 2001. *Vulpes rueppelli*. *Mamm. Species* 678: 1-5.
- van Lawick, H. 1973. *Solo*. Ullstein, Frankfurt. Original: William Collins & Sons Co. Ltd., Glasgow.
- Lehner, P.N. 1996. *Handbook of ethological methods*. 2. Auflage, Cambridge University Press, Cambridge.
- Lima, S.L. 2002. Putting predators back into behavioral predator-prey interactions. *TREE* 17: 70-75.
- Lindström, E. 1986. Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. *Anim. Behav.* 34: 1825-1835.
- Lockwood, R. 1979. Dominance in wolves: useful construct or bad habit, S. 225-244. In: Klinghammer, E. (ed.), *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, N.Y.
- Lorenz, K. 1965. *So kam der Mensch auf den Hund*. dtv, München.
- Ludwig, W. & C. Ludwig. 2000. Beobachtungen zur sozialen Organisation eines Rudels Rothunde (*Cuon alpinus*) im Zoo Dresden. *Zool. Garten N.F.* 70: 39-59.
- Macdonald, D.W. 1979a. The flexible social system of the golden jackal, *Canis aureus*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 5: 17-38.
- Macdonald, D.W. 1979b. „Helpers“ in fox society. *Nature* 282: 69-71.

- Macdonald, D.W. 1980. Patterns of scent marking with urine and faeces amongst 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, S. 619-722. In: Brown, R.E. & D.W. Macdonald (eds.), *Social odours in mammals*. Clarendon Press, Oxford.
- Macdonald, D.W. 1992. *The velvet claw, a natural history of the carnivores*. BBC books, London.
- Macdonald, D.W. 1996. Social behaviour of captive bush dogs (*Speothos venaticus*). *J. Zool., Lond.* 239: 525-543.
- Macdonald, D.W. & P.D. Moehlman. 1983. Cooperation, altruism, and restraint in the reproduction of carnivores, S. 433-467. In: Bateson, P.P.G. & P. Klopfer (eds.), *Perspectives in Ethology* 5. Plenum Press, N.Y.
- Maddock, A.H. & M.G.L. Mills. 1994. Population characteristics of African wild dogs *Lycaon pictus* in the eastern Transvaal lowveld, South Africa, as revealed through photographic records. *Biol. Cons.* 67: 57-62.
- Major, F. 1900. Remarks on remains of *Cyon sardous* (Studiati) from a cave in Capo Caccia (N.W. Sardinia). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 55: 833-835.
- Malcolm, J.R. 1986. Socio-ecology of bat-eared foxes (*Otocyon megalotis*). *J. Zool., Lond.* (A) 208: 457-467.
- Malcolm, J.R. & H. van Lawick. 1975. Notes on wild dogs (*Lycaon pictus*) hunting zebras. *Mammalia* 39: 231-240.
- Malcolm, J.R. & K. Marten. 1982. Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 1-13.
- McCreery, E.K. 2000. Spatial relationships as an indicator of successful pack formation in free-ranging African wild dogs. *Behaviour* 137: 579-590.
- McKinney, M.L. & J.L. Gittleman. 1995. Ontogeny and phylogeny: tinkering with covariation in life history, morphology and behaviour, S. 21-47. In: McNamara, K.J. (ed.), *Evolutionary change and heterochrony*. John Wiley & Sons, Chichester.
- McLeod, P.J., W.H. Moger, J. Ryon, S. Gadbois & J.C. Fentress. 1996. The relation between urinary cortisol levels and social behaviour in captive timber wolves. *Can. J. Zool.* 74: 209-216.
- McNamara, K.J. 1990. The role of heterochrony in evolutionary trends, S. 59-74. In: McNamara, K.J. (ed.), *Evolutionary trends*. Belhaven Press, London.
- McNutt, J.W. 1996a. Adoption in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *J. Zool., Lond.* 240: 163-173.
- McNutt, J.W. 1996b. Sex-biased dispersal in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Anim. Behav.* 52: 1067-1077.
- Mech, L.D. 1970. *The wolf: ecology and behavior of an endangered species*. Natural History Press, Garden City, N.Y.
- Mech, L.D. 1974. *Canis lupus*. *Mamm. Species* 37:1-6.
- Mech, L.D. 1975. Hunting behavior in two similar species of social canids, S. 363-368. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.

- Mech, L.D. 1998. *Der weiße Wolf*. 4. erweiterte und überarbeitete Neuauflage. Frederking und Thaler, München.
- Mech, L.D. 1999. Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Can. J. Zool.* 77: 1196-1203.
- Mech, L.D. 2000. Leadership in wolf, *Canis lupus*, packs. *Can. Field-Nat.* 114: 259-263.
- Mech, L.D. 2001. „Standing over“ and „hugging“ in wild wolves, *Canis lupus*. *Can. Field-Nat.* 115: 179-181.
- Mech, L.D. & M.E. Nelson. 1989. Polygyny in a wild wolf pack. *J. Mammal.* 70: 675-676.
- Mech, L.D., D.W. Smith, K.M. Murphy & D.R. MacNulty. 2001. Winter severity and wolf predation on a formerly wolf-free elk herd. *J. Wildl. Manage.* 65: 998-1003.
- Mech, L.D., P.C. Wolf & J.M. Packard. 1999. Regurgitative food transfer among wild wolves. *Can. J. Zool.* 77: 1192-1195.
- Meriggi, A., A. Brangi, C. Matteucci & O. Sacchi. 1996. The feeding habits of wolves in relation to large prey availability in northern Italy. *Ecography* 19: 287-295.
- Meriggi, A., P. Rosa, A. Brangi & C. Matteucci. 1991. Habitat use and diet of the wolf in northern Italy. *Acta Theriologica* 36: 141-151.
- Mills, M.G.L. 1982. Factors affecting group size and territory size of the brown hyaena, *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. *J. Zool., Lond.* 198: 39-51.
- Mills, M.G.L. 1984. Prey selection and feeding habitat of the large carnivores in the southern Kalahari. *Koedoe* 27 (suppl.): 237-247.
- Mills, M.G.L. 1989. The comparative behavioral ecology of hyenas: the importance of diet and food dispersion, S. 125-142. In: Gittleman, J.L. (ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Mills, M.G.L. 1992. A comparison of methods used to study food habits of large African carnivores, S. 1112-1124. In: McCullough, D.R. & R.H. Barrett (eds.), *Wildlife 2001: populations*. Elsevier, London.
- Mills, M.G.L. 1993. Social systems and behaviour of the African wild dog *Lycaon pictus* and the spotted hyena (*Crocuta crocuta*) with special reference to rabies. *Onderstepoort J. vet. Res.* 60: 405-409.
- Mills, M.G.L. & H.C. Biggs. 1993. Prey apportionment and related ecological relationships between large carnivores in Kruger National Park. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 253-268.
- Moehlman, P.D. 1979. Jackal helpers and pup survival. *Nature* 277: 382-383.
- Moehlman, P.D. 1986. Ecology of cooperation in canids, S. 64-86. In: Rubenstein, D.I. & R.W. Wrangham (eds.), *Ecological aspects of social evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Moehlman, P.D. 1989. Intraspecific variation in canid social systems, S. 143-163. In: Gittleman, J.L. (ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Moehlman, P.D. & H. Hofer. 1996. Cooperative breeding, reproductive suppression, and body mass in canids, S. 76-128. In: Solomon, N.G. & J.A. French (eds.), *Cooperative breeding in mammals*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Moran, G. 1987. Dispensing with „the fashionable fallacy of dispensing with description“ in the study of wolf social behavior, S. 205-218. In: Frank, H. (ed.), *Man and wolf, advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Morgan, B.J.T., M.J.A. Simpson, J.P. Hanby & J. Hall-Craggs. 1976. Visualizing interaction and sequential data in animal behaviour: theory and application of cluster-analysis methods. *Behaviour* 56: 1-43.
- Mowat, F. 1986. *Ein Sommer mit Wölfen*. Rowohlt, Reinbeck. Original: 1963. Never cry wolf. McClelland & Stewart United, Toronto.
- Nel, J.A.J. & M.H. Bester. 1983. Communication in the southern bat-eared fox *Otocyon m. megalotis* (Desmarest, 1822). *Z. Säugetierk.* 48: 277-290.
- Novaro, A.J. 1997. *Pseudalopex culpaeus*. *Mamm. Species* 558: 1-8.
- Osmann, C. 1997. Ein gelungener Wurf. *Zoomagazin Zoo Duisburg* 1: 57-58.
- Packard, J.M., U.S. Seal, L.D. Mech & E.D. Plotka. 1985. Causes of reproductive failure in two family groups of wolves (*Canis lupus*). *Z. Tierpsychol.* 68: 24-40.
- Packer, C. & L. Ruttan. 1988. The evolution of cooperative hunting. *Am. Nat.* 132: 159-198.
- Packer, C. & A. Pusey. 1997. Scheinfriede im Löwenrudel. *Spektrum Wissenschaft* 7: 78-86.
- Palombit, R.A., R.M. Seyfarth & D.L. Cheney. 1997. The adaptive value of „friendships“ to female baboons: experimental and observational evidence. *Anim. Behav.* 54: 599-614.
- Paquet, P.C., S. Bragdon & S. McCusker. 1982. Cooperative rearing of simultaneous litters in captive wolves, S. 223-237. In: Harrington, F.H. & P.C. Paquet (eds.). *Wolves of the world, perspectives of behavior, ecology and conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, N.J.
- Paulraj, S., N. Sundararajan, A. Manimozhi & S. Walker. 1992. Reproduction of the Indian wild dog (*Cuon alpinus*) in captivity. *Zoo Biology* 11: 235-241.
- Pauw, A. 2000. Parental care in a polygynous group of bat-eared foxes, *Otocyon megalotis* (Carnivora: Canidae). *Afr. Zool.* 35: 139-145.
- Pereira, M.E. 1988. Effects of age and sex on intra-group spacing behaviour in juvenile savannah baboons, *Papio cynocephalus cynocephalus*. *Anim. Behav.* 36: 184-204.
- Peres, C.A. 1991. Observations on hunting by small-eared (*Atelocynus microtis*) and bush dogs (*Speothos venaticus*) in central-western Amazonia. *Mammalia* 55: 635-639.
- Peters, R. 1979. Mental maps in wolf territoriality, S. 119-152. In: Klinghammer, E. (ed.), *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, N.Y.
- Peters, R.P. & L.D. Mech. 1975. Scent-marking in wolves. *Am. Scient.* 63: 628-637.
- Peterson, R.O., J.D. Woolington & T.N. Bailey. 1984. Wolves of the Kenai peninsula, Alaska. *Wildl. Monogr.* 88:1-52.
- Pienaar, U. de V. 1969. Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Kruger National Park. *Koedoe* 12: 108-176.
- Pimlott, D.H. 1975. Ecology of the wolf in North America, S. 280-285. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Piontkowski, C. 1995. Verjüngdlichung als Faktor in der Evolution des Menschen. Wissenschaftliche Hausarbeit Fachbereich Biologie, Philipps-Universität Marburg (Staatsexamensarbeit).

- Pocock, R.I. 1936. The Asiatic wild dog or dhole (*Cuon javanicus*). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1936: 33-55.
- Poole, T.B. 1978. An analysis of social play in polecats (Mustelidae) with comments on the form and evolutionary history of the open mouth play face. *Anim. Behav.* 26: 36-49.
- Porton, I. 1983. Bush dog urine-marking: its role in pair formation and maintenance. *Anim. Behav.* 31: 1061-1069.
- Porton, I.J., D.G. Kleiman & M. Rodden. 1987. Aseasonality of bush dog reproduction and the influence of social factors on the estrous cycle. *J. Mammal.* 68: 867-871.
- Poszig, D. & J.B. Theberge. 2000. Gray wolf, *Canis lupus lycaon*, responses to shifts of white-tailed deer, *Odocoileus virginianus*, adjacent to Algonquin provincial park, Ontario. *Can. Field-Nat.* 114: 62-71.
- Pulliainen, E. 1975. Wolf ecology in northern Europe, S. 292-299. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Rabb, G.B., J.H. Woolpy & B.E. Ginsburg. 1967. Social relationships in a group of captive wolves. *Am. Zool.* 7: 305-311.
- Ralls, K. 1971. Mammalian scent marking. *Science* 171: 443-449.
- Rao, S.J. & T. Whittaker. 1996. Problems in hand-rearing a single bushdog. *Int. Zoo News* 43: 222-227.
- Reich, A. 1977. The wild dogs at Kruger Park. *Afr. Wildl.* 31: 12-15.
- Reich, A. 1981. Sequential mobilization of marrow fat in the Impala (*Aepyceros melampus*) and analysis of condition of wild dog (*Lycaon pictus*) prey. *J. Zool., Lond.* 194: 409-419.
- Rheingold, H.L. 1963. Maternal behavior in the dog, S. 169-202. In: Rheingold, H.L. (ed.), *Maternal behavior in mammals*. John Wiley & Sons, New York.
- Rieger, I. 1983. *Verhaltensbeobachtungen im Zoo*. Verlag Oberschul- und Realschulkonferenz, Kanton Zürich.
- Robbins, R.L. 2000. Vocal communication in free-ranging African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Behaviour* 137: 1271-1298.
- Robbins, R.L. & E.K. McCreery. 2000. Dominant female cannibalism in the African wild dog. *Afr. J. Ecol.* 38: 91-92.
- Robinson, M.H. 1990. Ethology: field studies versus zoo studies, S. 119-164. In: *45th Annual international Union of Directores of Zoological Gardens*, Copenhagen, Denmark.
- Röhrs, M. 1988. Südamerikanische Wildhunde, S. 147-156. In: *Grzimeks Enzyklopädie der Säugetiere*, Band 4. Kindler, München.
- Scheepers, J.L. & K.A.E. Venzke. 1995. Attempts to reintroduce African wild dogs *Lycaon pictus* into Etosha National Park, Namibia. *S. Afr. J. Wildl. Res.* 25: 138-140.
- Schenkel, R. 1948. Ausdrucks-Studien an Wölfen. *Behaviour* 1: 81-129.
- Schenkel, R. 1967. Submission: its features and functions in the wolf and dog. *Am. Zool.* 7: 319-329.
- Schotté, C.S. & B.E. Ginsburg. 1987. Development of social organization and mating in a captive wolf pack, S. 349-374. In: Frank, H. (ed.), *Man and wolf, advances, issues, and problems in captive wolf research*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht.

- Scott, J.P. 1967. The evolution of social behavior in dogs and wolves. *Am. Zool.* 7: 373-381.
- Scott, J.P. 1976. Genetic variation and the evolution of communication, S. 39-58. In: Hahn, M.E. & E.C. Simmel (eds.), *Communicative behaviour and evolution*. Academic Press, New York.
- Scott, J.P. 1980. Wild dogs: the sociable predators. *Swara* 3: 8-11.
- Seitz, A. 1955. Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Caniden. Teil III. Beobachtungen an Marderhunden (*Nyctereutes procyonoides* Gray). *Z. Tierpsychol.* 12: 463-489.
- Senglaub, K. 1978. *Wildhunde - Haushunde*. Urania Verlag Leipzig.
- Serez, M. & M. Erođlu. 1994. A new threatened wolf species, *Cuon alpinus hesperius* Afanasiev and Zolatarev, 1935 in Turkey. *Council of Europe Enviromental Encounters series* 17: 103-106.
- Seyfarth, R.M. 1980. The distribution of grooming and related behaviours among adult female vervet monkeys. *Anim. Behav.* 28: 798-813.
- Sheldon, J.W. 1992. *Wild dogs, the natural history of the nondomestic Canidae*. Academic Press, San Diego.
- Sillero-Zubiri, C. & D. Gottelli. 1994. *Canis simensis*. *Mamm. Species* 485: 1-6.
- Sillero-Zubiri, C. & D. Gottelli. 1995a. Spatial organization in the Ethiopian wolf *Canis simensis*: large packs and small stable home ranges. *J. Zool., Lond.* 237: 65-81.
- Sillero-Zubiri, C. & D. Gottelli. 1995b. Diet and feeding behavior of Ethiopian wolves (*Canis simensis*). *J. Mammal.* 76: 531-541.
- Sillero-Zubiri, C. & D.W. Macdonald. 1998. Scent-marking and territorial behavior of Ethiopian wolves *Canis simensis*. *J. Zool., Lond.* 245: 351-361.
- Silveira, L., A.T.A. Jácomo, F.H.G. Rodrigues & J.A.F. Diniz-Filho. 1998. Bush dogs (*Speothos venaticus*), in Emas National Park, Central Brazil. *Mammalia* 62: 446-449.
- Simpson, G.G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85: 1-350.
- Smuts, B.B. 1983. Dynamics of „special relationships“ between adult male and female olive baboons, S. 112-116. In: Hinde, R.A. (ed.), *Primate social relationships, an integrated approach*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland.
- Sommer, C. 1990. *Zum Ruheverhalten hundertiger Raubtiere*. Diplomarbeit, Fachbereich Biologie, Philipps-Universität, Marburg.
- Sosnovskii, I.P. 1967. Breeding the red dog or dhole *Cuon alpinus* at Moscow Zoo. *Int. Zoo Yearb.* 7: 120-122.
- Strahl, S.D., J.L. Silva & I.R. Goldstein. 1992. The bush dog (*Speothos venaticus*) in Venezuela. *Mammalia* 56: 9-13.
- Sullivan, J.O. 1979. Individual variability in hunting behavior of wolves, S. 284-306. In: Klinghammer, E. (ed.), *The behavior and ecology of wolves*. Garland STPM Press, N.Y.
- Tedford, R.H., B.E. Taylor & X. Wang. 1995. Phylogeny of the Caninae (Carnivora: Canidae): the living taxa. *Am. Mus. Novitates* 3146: 1-37.
- Tembrock, G. 1954. Rotfuchs und Wolf, ein Verhaltensvergleich. *Z. Säugetierk.* 19: 152-159.
- Tembrock, G. 1957. Zur Ethologie des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.) unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. *Zool. Garten N.F.* 23: 289-532.

- Thenius, E. 1954. Zur Abstammung der Rotwölfe. *Öster. Zool. Z.* 5: 377-387.
- Thenius, E. 1979. *Die Evolution der Säugetiere*. Fischer, Stuttgart.
- Trapp, G.R. & D.L. Hallberg. 1975. Ecology of the gray fox (*Urocyon cinereoargenteus*): a review, S. 164-178. In: Fox, M.W. (ed.), *The wild canids, their systematics, behavioral ecology and evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York.
- Trumler, E. 1988. Rothund, S. 140-141. In: *Grzimeks Enzyklopädie*, Säugetiere, Band 4. Kindler, München.
- Trumler, E. 1989. *Mit dem Hund auf Du*. (Neuausgabe) Piper, München.
- van Valkenburgh, B. 1991. Iterative evolution of hypercarnivory in canids (*Mammalia: Carnivora*): evolutionary interactions among sympatric predators. *Paleobiology* 17: 340-362.
- van Valkenburgh, B. & K.P. Koepfli. 1993. Cranial and dental adaptations to predation in canids. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 65: 15-37.
- Venkataraman, A.B. 1995. Do dholes (*Cuon alpinus*) live in packs in response to competition with or predation by large cats?. *Current Science* 69: 934-936.
- Venkataraman, A.B. 1998. Male-biased adult sex ratios and their significance for cooperative breeding in dhole, *Cuon alpinus*, packs. *Ethology* 104: 671-684.
- Venkataraman, A.B. 1999. The dogged dhole. *Nat. Hist.* 11: 32-39.
- Venkataraman, A.B., R. Arumugam & R. Sukumar. 1995. The foraging ecology of dhole (*Cuon alpinus*) in Mudumalai sanctuary, southern India. *J. Zool., Lond.* 237: 543-561.
- de Villiers, M.S., D.G.A. Meltzer, J. van Heerden, M.G.L. Mills, P.R.K. Richardson & A.S. van Jaarsveld. 1995. Handling-induced stress and mortalities in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Proc. R. Soc. Lond. B*: 262: 215-220.
- Vucetich, J.A. & S. Creel. 1999. Ecological interactions, social organization, and extinction risk in African wild dogs. *Cons. Biol.* 13: 1172-1182.
- de Waal, F.B.M. 1989. Dominance „style“ and primate social organization, S. 243-263. In: Standen, V. & R. Koley (ed.), *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Blackwell, Oxford.
- Ward, O.G. & D.H. Wurster-Hill. 1990. *Nyctereutes procyonoides*. *Mamm. Species* 358: 1-5.
- Waser, P.M. 1996. Patterns and consequences of dispersal in gregarious carnivores, S. 267-296. In: Gittleman, J.L. (ed.), *Carnivore behavior, ecology, and evolution, volume 2*. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- Wayne, R.K. 1986a. Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change. *Evolution* 40: 243-261.
- Wayne, R.K. 1986b. Limb morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphologic change. *J. Morphol.* 187: 301-319.
- Wayne, R.K., E. Geffen, D.J. Girman, K.P. Koepfli, L.M. Lau & C.R. Marshall. 1997. Molecular systematics of the Canidae. *Syst. Biol.* 46: 622-653.
- Wayne, R.K., W.G. Nash & S.J. O'Brien. 1987a. Chromosomal evolution of the Canidae, I. Species with high diploid numbers. *Cytogenet. Cell Genet.* 44: 123-133.
- Wayne, R.K., W.G. Nash & S.J. O'Brien. 1987b. Chromosomal evolution of the Canidae, II. Divergence from the primitive carnivore karyotype. *Cytogenet. Cell Genet.* 44: 134-141.

- Wells, M.C. & M. Bekoff. 1981. An observational study of scent-marking in coyotes, *Canis latrans*. *Anim. Behav.* 29: 332-350.
- White, P.J., K. Ralls & D.B. Siniff. 2000. Nocturnal encounters between kitfoxes. *J. Mammal.* 81: 456-461.
- Wilden, J. 1995. Beobachtungen zum Aufzuchtverhalten Afrikanischer Wildhunde, *Lycaon pictus*, in menschlicher Obhut. *Zool. Garten, N.F.* 65: 273-283.
- Wolters, J. & K. Immelmann. 1988. Krallenaffen, S. 183-204. In: *Grzimeks Enzyklopädie der Säugetiere*, Band 2. Kindler, München.
- Woodroffe, R. & J.R. Ginsberg. 1997. Past and future causes of wild dogs' population decline, S. 58-74. In: Woodroffe, R., J.R. Ginsberg & D.W. Macdonald and the IUCN/SSC Canid Specialist Group (eds.), *The African wild dog - Status survey and conservation action plan*. IUCN, Gland.
- Woodroffe, R. & A. Vincent. 1994. Mother's little helpers: patterns of male care in mammals. *TREE* 9: 294-297.
- Woolpy, J.H. 1968. The social organization of wolves. *Nat. Hist.* 77: 46-55.
- Woolpy, J.H. & B.E. Ginsburg. 1967. Wolf socialization: a study of temperament in a wild social species. *Am. Zool.* 7: 357-363.
- Zimen, E. 1971. *Wölfe und Königspudel*. Piper, München.
- Zimen, E. 1976. On the regulation of pack size in wolves. *Z. Tierpsychol.* 40: 300-341.
- Zimen, E. 1982. A wolf pack sociogram, S. 282-322. In: Harrington, F.H. & P.C. Paquet (eds.), *Wolves of the world, perspectives of behavior, ecology and conservation*. Noyes Publications, Park Ridge, N.J.
- Zimen, E. 1988a. *Der Hund, Abstammung, Verhalten, Mensch und Hund*. C. Bertelsmann, München.
- Zimen, E. 1988b. Wolf, S. 68-78. In: *Grzimeks Enzyklopädie der Säugetiere*, Band 4. Kindler, München.
- Zimen, E. 1988c. Echte Füchse, S. 118-130. In: *Grzimeks Enzyklopädie der Säugetiere*, Band 4. Kindler, München.
- Zimen, E. 1993. *Der Wolf, Verhalten, Ökologie und Mythos*. Goldmann, München.

7. Danksagung

Allen voran möchte ich Herrn Prof. Dr. von Hagen für die Themenstellung und sein persönliches Engagement bei der Betreuung meiner Arbeit sehr herzlich danken, ohne das ich eine Dissertation weder beginnen noch zu Ende hätte führen können, sowie für alles was ich von ihm gelernt habe.

Mein sehr herzlicher Dank geht auch an Herrn PD Dr. Beck, der mich besonders in schwierigen Zeiten mit Zuspruch und Rat unterstützt hat und die Betreuung meiner Arbeit fortgeführt hat, nach dem Herr Prof. Dr. von Hagen in den Ruhestand getreten ist.

Frau Dr. Ebel aus Klein-Auheim danke ich sehr für ihre fachlichen Anregungen und ihre Begeisterungsfähigkeit, durch die mir auch bei Frost die Beobachtungen erträglich wurden. Herrn Frese vom Zoo Duisburg danke ich sehr für die Bereitstellung des zoeigenen Gästezimmers, ohne das mir ein längerer Beobachtungsaufenthalt nicht möglich gewesen wäre. Für die Erlaubnis in den Zoologischen Gärten Beobachtungen durchzuführen danke ich Herrn Dr. Bartmann (Dortmund), Herrn Dr. Lernould (Mulhouse), Herrn Prof. Dr. Wiesner (München), sowie Herrn Dr. Everts (Osnabrück).

An dieser Stelle möchte ich auch den wissenschaftlichen Mitarbeitern und Tierpflegern aller von mir besuchten Zoos danken, die mir besonders in den Anfangsphasen der Beobachtungen wertvolle Tipps zur individuellen Erkennung der Tiere gaben, mich auf Besonderheiten der Gehege aufmerksam machten und immer Interesse an meinen Beobachtungen zeigten.

Dr. Angela Sommer, Heike Stahlhut, Kiwi Schuster und Armin Knebel danke ich sehr für die Durchsicht des Manuskripts und ihre konstruktive Kritik. Ich möchte mich aber auch bei der ganzen Arbeitsgruppe „Systematische Zoologie und Evolution der Tiere“ um Herrn Prof. Dr. von Hagen und Herrn PD Dr. Beck für die außergewöhnlich gute Zusammenarbeit, freundschaftliche Atmosphäre und große Hilfsbereitschaft auf allen Ebenen bedanken.

Für die Unterbringung während meiner Zoobesuche danke ich Frau Helga Stein (Osnabrück) und Familie Maier (Freiburg).

Ein besonderes Dankeschön auch an Petra Bußer, Nicole Strasser, meine Schwiegereltern Ingrid und Wolfgang Bogusch, sowie meine Mutter Ehentraut Sommer, bei denen ich unseren Sohn David immer in guten Händen wusste, und ohne die mir ein konzentriertes Arbeiten in den letzten Jahren nicht möglich gewesen wäre.

Meiner Mutter, meinem Vater und Ursula sowie meinen Geschwistern danke ich sehr für ihre Anteilnahme und die vielen Aufmunterungen. Der größte Dank aber gebührt meinen Ehemann André für sein bedingungsloses Verständnis sowie seine Geduld und Ruhe, die mir immer wieder Mut und Kraft gegeben haben.

8. Anhang

Tab. A1. Wahrscheinlichkeit, mit der bestimmte Anzahlen von zirkulären Beziehungen (d) in der Rangordnung einer Individuengruppe mit der Anzahl (N) auftreten können (APPLEBY 1983). Erläuterungen zur Berechnung der Linearität einer Rangordnung finden sich in Kap. 3.2.2.3.

d kleiner als oder gleich ...	N							
	3	4	5	6	7	8	9	10
0	0,750	0,375	0,117	0,022				
1				0,051	0,006			
2				0,120	0,017			
3					0,033			
4					0,069	0,006		
5					0,112	0,011		
6						0,023		
7						0,037		
8						0,063		
9						0,094	0,007	
10						0,153	0,012	
11							0,019	
12							0,030	
13							0,045	
14							0,067	
15							0,095	
16							0,138	0,008
17								0,012
18								0,018
19								0,026
20								0,038
21								0,052
22								0,073
23								0,097
24								0,131

Tab. A2. Kritischer Wert der Chi-Quadrat- (χ^2) Verteilung, one-tailed (aus LEHNER 1996)

df	0.99	0.95	0.10	0.05	0.01	0.001	df	0.99	0.95	0.10	0.05	0.01	0.001
1	0.0 ³ 157	0.00393	2.71	3.84	6.63	10.83	21	8.90	11.59	29.62	32.67	38.93	46.80
2	0.0201	0.103	4.61	5.99	9.21	13.81	22	9.54	12.34	30.81	33.92	40.29	48.27
3	0.115	0.352	6.25	7.81	11.34	16.27	23	10.20	13.09	32.01	35.17	41.64	49.73
4	0.297	0.711	7.78	9.49	13.28	18.47	24	10.86	13.85	33.20	36.42	42.98	51.18
5	0.554	1.15	9.24	11.07	15.09	20.52	25	11.52	14.61	34.38	37.65	44.31	52.62
6	0.872	1.64	10.64	12.59	16.81	22.46	26	12.20	15.38	35.56	38.89	45.64	54.05
7	1.24	2.17	12.02	14.07	18.48	24.32	27	12.88	16.15	36.74	40.11	46.96	55.48
8	1.65	2.73	13.36	15.51	20.09	26.12	28	13.56	16.93	37.92	41.34	48.28	56.89
9	2.09	3.33	14.68	16.92	21.67	27.88	29	14.26	17.71	39.09	42.56	49.59	58.30
10	2.56	3.94	15.99	18.31	23.21	29.59	30	14.95	18.49	40.26	43.77	50.89	59.70
11	3.05	4.57	17.28	19.68	24.73	31.26	40	22.16	26.51	51.81	55.76	63.69	73.40
12	3.57	5.23	18.55	21.03	26.22	32.91	50	29.71	34.76	63.17	67.50	76.15	86.66
13	4.11	5.89	19.81	22.36	27.69	34.53	60	37.48	43.19	74.40	79.08	88.38	99.61
14	4.66	6.57	21.06	23.68	29.14	36.12	70	45.44	51.74	85.53	90.53	100.4	112.3
15	5.23	7.26	22.31	25.00	30.58	37.70	80	53.54	60.39	96.58	101.9	112.3	124.8
16	5.81	7.96	23.54	26.30	32.00	39.25	90	61.75	69.13	107.6	113.1	124.1	137.2
17	6.41	8.67	24.77	27.59	33.41	40.79	100	70.06	77.93	118.5	124.3	135.8	149.4
18	7.01	9.39	25.99	28.87	34.81	42.31							
19	7.63	10.12	27.20	30.14	36.19	43.82							
20	8.26	10.85	28.41	31.41	37.57	45.31							

Tab. A3. Relative Häufigkeit der Kontaktaufnahmen sowie der Annäherungen je Stunde beobachtete Aktivitätszeit, für alle Individuen der untersuchten Rudel getrennt dargestellt. Angegeben sind außerdem Geschlecht (m: Männchen, w: Weibchen) und Rangposition (a: Alpha-Tier, n: Nicht-Alpha-Tier) der Individuen. (Bezeichnung der Individuen: Männchen: Großbuchstaben, Weibchen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere Fettdruck, Nicht-Alpha-Tiere nicht Fettdruck.) (C-do2: *Cuon* in Dortmund 1997, C-dui: *Cuon* in Duisburg, L-do2: *Lycaon* in Dortmund 7/1997, L-do3: *Lycaon* in Dortmund 8/1997, L-mü: *Lycaon* in München, S-mu: *Speothos* in Mulhouse, W-ka: *C. lupus* in Klein-Auheim, W-os2: *C. lupus* in Osnabrück 10/1997.)

Rudel	Individuum	Geschlecht	Rang- position	Häufigkeit der Kontaktaufnahmen	Häufigkeit der Annäherungen
C-do2	MA	m	n	2,5	6,4
C-do2	MB	m	a	0,5	11,6
C-do2	MC	m	n	0,6	13,6
C-do2	we	w	a	1,1	10,9
C-dui	AL	m	a	2,1	9,8
C-dui	fr	w	a	0,2	4,8
C-dui	NA	m	n	0,1	2,6
C-dui	PO	m	n	0,0	1,3
C-dui	WF	m	n	0,1	0,9
L-do2	AR	m	a	3,4	6,7
L-do2	GE	m	n	2,6	8,1
L-do2	ma	w	a	1,0	2,7
L-do2	ni	w	n	3,0	10,1
L-do3	AR	m	n	5,7	7,4
L-do3	GE	m	a	11,0	17,1
L-do3	ma	w	n	3,2	5,5
L-do3	ni	w	a	5,7	11,6
L-mü	MA	m	a	11,4	7,8
L-mü	MB	m	n	2,9	1,4
L-mü	wa	w	a	2,3	2,3
L-mü	wb	w	n	3,1	4,2
L-mü	wc	w	n	1,8	4,1
S-mu	an	w	n	6,7	29,2
S-mu	BE	m	n	4,1	16,4
S-mu	el	w	a	8,3	15,9
S-mu	HU	m	a	7,9	21,4
S-mu	ka	w	n	9,7	20,3
S-mu	NA	m	n	3,0	23,9
S-mu	PE	m	n	7,5	27,6
W-ka	AL	m	n	1,8	10,1
W-ka	DI	m	n	1,6	8,1
W-ka	ef	w	n	1,3	9,5
W-ka	he	w	n	3,1	9,6
W-ka	JO	m	n	0,2	5,0
W-ka	KA	m	n	3,2	9,5
W-ka	qu	w	n	1,5	6,5
W-ka	SH	m	a	2,9	12,5
W-ka	si	w	a	0,6	5,9
W-ka	TR	m	n	1,6	17,8
W-ka	UP	m	n	1,0	7,1
W-os2	DI	m	n	1,0	2,8
W-os2	GE	m	a	0,3	6,1
W-os2	KA	m	n	0,8	4,5
W-os2	we	w	a	0,8	1,7

Tab. A4. Häufigkeit (Anzahl) der Kontaktaufnahmen aller Individuen (Ind.) zu den jeweils anderen Rudelmitgliedern, für die beobachteten Rudel (a - h). Angegeben ist außerdem der prozentuale Anteil der Kontaktaufnahmen innerhalb jeden Individuenpaares (Q), sowie der mittlere prozentuale Anteil, mit dem ein Individuum zu anderen Kontakte eingeht (Mittel). (Bezeichnung der Individuen: Männchen: Großbuchstaben, Weibchen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere: Fettdruck, Nicht-Alpha-Tiere: nicht Fettdruck.)

a) Cuon in Dortmund 1997

Ind.	Anzahl				Q-Anteil je Paar in %				Mittel
	MA	MB	MC	we	MA	MB	MC	we	
MA		17	17	20		92,6	96,6	89,7	92,9
MB	2		2	8	7,4		42,9	57,1	35,8
MC	1	3		8	3,4	57,1		80,0	46,9
we	3	6	2		10,3	42,9	20,0		24,4

b) Cuon in Duisburg 1997

Ind.	Anzahl					Q-Anteil je Paar in %					Mittel
	AL	fr	NA	PO	WF	AL	fr	NA	PO	WF	
AL		40	2	1	2		95,2	66,7	100	100	90,5
fr	2					4,8		0			2,4
NA	1	2		1		33,3	100		100	0	58,3
PO						0		0			0,0
WF			2			0		100			50,0

c) Lycaon in Dortmund 1997 (Juli)

Ind.	Anzahl				Q-Anteil je Paar in %				Mittel
	AR	GE	ma	ni	AR	GE	ma	ni	
AR		41	44	19		73,2	93,6	52,8	73,2
GE	15		19	18	26,8		73,1	47,4	49,1
ma	3	7		31	6,4	26,9		50,0	27,8
ni	17	20	31		47,2	52,6	50,0		50,0

d) Lycaon in Dortmund 1997 (August)

Ind.	Anzahl				Q-Anteil je Paar in %				Mittel
	AR	GE	ma	ni	AR	GE	ma	ni	
AR		21	25	39		51,2	67,6	54,2	57,7
GE	20		36	79	48,8		70,6	72,5	63,9
ma	12	15		13	32,4	29,4		25,0	28,9
ni	33	30	39		45,8	27,5	75,0		49,5

e) Lycaon in München 1997

Ind.	Anzahl					Q-Anteil je Paar in %					Mittel
	MA	MB	wa	wb	wc	MA	MB	wa	wb	wc	
MA		3	224	6	6		25,0	85,2	66,7	60,0	59,2
MB	9			47	5	75,0			57,3	45,5	59,3
wa	39			10	5	14,8			23,8	31,3	23,2
wb	3	35	32		34	33,3	42,7	76,2		73,9	56,5
wc	4	6	11	12		40,0	54,5	68,8	26,1		47,3

f) Speothos in Mulhouse 1998

Ind.	Anzahl							Q-Anteil je Paar in %							Mittel
	an	BE	el	HU	ka	NA	PE	an	BE	el	HU	ka	NA	PE	
an		8	56	31	18	13	12		38,1	64,4	75,6	51,4	41,9	48,0	53,2
BE	13		20	12	25	3	26	61,9		58,8	50,0	38,5	18,8	34,2	43,7
el	31	14		45	10	18	18	35,6	41,2		33,6	16,9	47,4	33,3	34,7
HU	10	12	89		17	3	12	24,4	50,0	66,4			17,6	32,4	39,7
ka	17	40	49	19		12	37	48,6	61,5	83,1	52,8		42,9	59,7	58,1
NA	18	13	20	14	16		7	58,1	81,3	52,6	82,4	57,1		36,8	61,4
PE	13	50	36	25	25	12		52,0	65,8	66,7	67,6	40,3	63,2		59,3

g) C. lupus in Osnabrück Oktober 1997

Ind.	Anzahl				Q-Anteil je Paar in %				Mittel
	DI	GE	KA	we	DI	GE	KA	we	
DI		8		9		20,0	0,0	81,8	33,9
GE	32		10	15	80,0		71,4	88,2	79,9
KA	1	4		3	100,0	28,6		75,0	67,9
we	2	2	1		18,2	11,8	25,0		18,3

h) C. lupus in Klein-Auheim 1998

Ind.	Anzahl										
	AL	DI	ef	he	JO	KA	qu	SH	si	TR	UP
AL		4	11	7	5	8	29	7	18	11	3
DI			8	2	8	8	1	11	14	3	7
ef	5	6		12	6	10	5	12	14		17
he	5	3	6		6	8	4	33	25	5	4
JO	2	1	7	7		11	3	12	17	1	3
KA	9	3	3	8	6			20	17	22	7
qu	21		5	14	2	6		14	26	4	16
SH	10	3	1	10	5	7			53	12	1
si	6	1	2	10		3	3	14		1	5
TR	3	2	3		2	4	4	15	9		2
UP	19	4	9	11	8	11	4	23	21	3	

Ind.	Q-Anteil je Paar in %											Mittel
	AL	DI	ef	he	JO	KA	qu	SH	si	TR	UP	
AL		100,0	68,8	58,3	71,4	47,1	58,0	41,2	75,0	78,6	13,6	61,2
DI	0,0		57,1	40,0	88,9	72,7	100,0	78,6	93,3	60,0	63,6	65,4
ef	31,3	42,9		66,7	46,2	76,9	50,0	92,3	87,5	0,0	65,4	55,9
he	41,7	60,0	33,3		46,2	50,0	22,2	76,7	71,4	100,0	26,7	52,8
JO	28,6	11,1	53,8	53,8		64,7	60,0	70,6	100,0	33,3	27,3	50,3
KA	52,9	27,3	23,1	50,0	35,3		0,0	74,1	85,0	84,6	38,9	47,1
qu	42,0	0,0	50,0	77,8	40,0	100,0		100	89,7	50,0	80,0	62,9
SH	58,8	21,4	7,7	23,3	29,4	25,9	0,0		79,1	44,4	4,2	29,4
si	25,0	6,7	12,5	28,6	0,0	15,0	10,3	20,9		10,0	19,2	14,8
TR	21,4	40,0	100,0	0,0	66,7	15,4	50,0	55,6	90,0		40,0	47,9
UP	86,4	36,4	34,6	73,3	72,7	61,1	20,0	95,8	80,8	60,0		62,1

Tab. A5. Indizes nach dem „Hinde-Index“ für alle Individuenpaare der verschiedenen Rudel. (Bezeichnung der Individuen: Männchen: Großbuchstaben, Weibchen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere: Fettdruck, Nicht-Alpha-Tiere: nicht Fettdruck.)

Rudel	Paar	Kontakt-Index	Nähe-Index
C-do2	MA-MB	0,307	0,039
C-do2	MA-MC	0,442	0,034
C-do2	MA- we	0,132	0,004
C-do2	MB-MC	0,143	0,046
C-do2	MB-we	-0,019	0,004
C-do2	MC- we	-0,057	0,011
C-dui	AL-fr	0,773	0,579
C-dui	AL-NA	0,667	0,636
C-dui	AL-PO		0,356
C-dui	AL-WF	1,000	0,609
C-dui	fr-NA	-1,000	0,208
C-dui	fr-PO		-0,050
C-dui	fr-WF		0,000
C-dui	PO-NA	0,000	0,056
C-dui	WF-NA	0,000	-0,275
C-dui	WF-PO		-0,206
L-do2	AR-GE	0,293	0,030
L-do2	ma-AR	-0,419	-0,215
L-do2	ma-GE	-0,231	-0,330
L-do2	ma-ni	0,143	-0,025
L-do2	ni-AR	-0,210	-0,109
L-do2	ni-GE	-0,019	-0,129
L-do3	AR-GE	0,191	0,019
L-do3	ma-AR	-0,409	-0,201
L-do3	ma- GE	-0,190	-0,122
L-do3	ma- ni	-0,371	-0,155
L-do3	ni-AR	-0,142	-0,125
L-do3	ni-GE	-0,304	-0,200
L-mü	MA-MB	-0,083	-0,158
L-mü	MA-wa	0,453	0,437
L-mü	MA-wb	0,095	0,402
L-mü	MA-wc	0,400	0,177
L-mü	MB-wa		-0,750
L-mü	MB-wb	-0,032	-0,248
L-mü	MB-wc	-0,260	-0,167
L-mü	wa-wb	0,188	0,379
L-mü	wa-wc	-0,099	0,330
L-mü	wb-wc	0,344	0,057
S-mu	an- BE	-0,269	-0,070
S-mu	an-ka	0,029	-0,061
S-mu	an-NA	-0,119	-0,368
S-mu	an-PE	0,000	-0,039
S-mu	BE-ka	-0,046	0,042
S-mu	el-an	-0,072	0,000
S-mu	el-BE	0,057	-0,116
S-mu	el-ka	-0,193	-0,186
S-mu	el-NA	0,312	0,065
S-mu	el-PE	-0,109	-0,144
S-mu	HU-an	-0,089	-0,113
S-mu	HU-BE	0,020	-0,148
S-mu	HU-el	0,354	0,539
S-mu	HU-ka	0,025	0,117
S-mu	HU-NA	-0,176	-0,029
S-mu	HU-PE	-0,137	-0,184
S-mu	NA- BE	-0,045	-0,157
S-mu	NA-ka	0,033	0,042
S-mu	NA-PE	-0,158	-0,196
S-mu	PE- BE	0,216	-0,066

Rudel	Paar	Kontakt-Index	Nähe-Index
S-mu	PE-ka	-0.021	0.068
W-ka	AL-DI	0.500	0.266
W-ka	AL-ef	0.354	0.013
W-ka	AL-he	0.139	0.316
W-ka	AL-JO	0.464	0.233
W-ka	AL-KA	0.137	0.249
W-ka	AL-qu	0.102	0.127
W-ka	AL-TR	0.386	0.235
W-ka	DI-ef	0.042	-0.010
W-ka	DI-he	-0.100	-0.187
W-ka	DI-qu		-0.237
W-ka	ef-he	0.067	0.182
W-ka	ef-qu	-0.167	-0.075
W-ka	JO-DI	-0.317	0.028
W-ka	JO-ef	0.038	-0.021
W-ka	JO-he	0.038	0.050
W-ka	JO-KA	-0.067	0.077
W-ka	JO-qu	0.267	-0.222
W-ka	JO-TR	-0.167	-0.114
W-ka	KA-DI	-0.061	-0.013
W-ka	KA-ef	-0.669	-0.138
W-ka	KA-he	0.167	0.139
W-ka	KA-qu	-0.250	-0.105
W-ka	KA-TR	0.077	-0.051
W-ka	qu-he	0.131	0.300
W-ka	SH-AL	0.160	0.067
W-ka	SH-DI	-0.086	0.096
W-ka	SH-ef	-0.340	0.150
W-ka	SH-he	-0.434	-0.042
W-ka	SH-JO	0.169	0.093
W-ka	SH-KA	-0.041	0.220
W-ka	SH-qu	-0.100	-0.143
W-ka	SH-si	0.362	0.258
W-ka	SH-TR	0.037	0.025
W-ka	SH-UP	-0.278	0.050
W-ka	si-AL	-0.150	-0.102
W-ka	si-DI	-0.024	-0.138
W-ka	si-ef	0.014	-0.032
W-ka	si-he	-0.122	0.094
W-ka	si-JO	-0.078	-0.055
W-ka	si-KA	-0.218	-0.077
W-ka	si-qu	-0.341	-0.172
W-ka	si-TR	-0.355	-0.130
W-ka	si-UP	-0.161	-0.049
W-ka	TR-DI	0.067	0.017
W-ka	TR-ef	0.250	-0.063
W-ka	TR-he	-0.200	0.102
W-ka	TR-qu	0.125	0.013
W-ka	UP-AL	0.419	0.149
W-ka	UP-DI	0.064	0.084
W-ka	UP-ef	-0.128	-0.019
W-ka	UP-he	0.233	0.260
W-ka	UP-JO	0.352	0.144
W-ka	UP-KA	0.348	0.174
W-ka	UP-qu	-0.067	-0.112
W-ka	UP-TR	-0.150	-0.064
W-os2	GE-DI	0.238	0.165
W-os2	GE-KA	-0.119	-0.085
W-os2	GE-we	0.416	0.145
W-os2	KA-DI	1.000	-0.059
W-os2	we-DI	-0.443	-0.083
W-os2	we-ka	-0.417	-0.346

Tab. A6. Mittlere Distanz der Individuen zu den anderen Rudelmitgliedern in m bei Ruhe und Aktivität. Angegeben ist außerdem Rangposition (a: Alpha-Tier, n: Nicht-Alpha-Tier) und Geschlecht (M: Männchen, W: Weibchen). (Bezeichnung der Individuen: Männchen: Großbuchstaben, Weibchen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere: Fettdruck, Nicht-Alpha-Tiere: nicht Fettdruck).

Rudel	Individuum	Rangposition	Geschlecht	Ruhe	Aktivität
C-do2	MA	n	m	14,1	6,8
C-do2	MB	a	m	11,8	7,7
C-do2	MC	n	m	13,0	7,6
C-do2	we	a	w	12,9	5,8
C-dui	AL	a	m	11,9	13,3
C-dui	fr	a	w	16,7	13,3
C-dui	na	n	m	12,9	15,5
C-dui	po	n	m	14,4	22,6
C-dui	wf	n	m	14,3	14,6
L-do2	AR	a	m	2,2	6,8
L-do2	GE	n	m	3,0	6,4
L-do2	ma	a	w	5,0	8,9
L-do2	ni	n	w	1,9	9,0
L-do3	AR	n	m	2,6	6,4
L-do3	GE	a	m	2,9	4,9
L-do3	ma	n	w	4,5	9,3
L-do3	ni	a	w	2,5	5,5
L-mü	MA	a	m	8,7	9,5
L-mü	MB	n	m	9,9	13,9
L-mü	wa	a	w	8,7	9,2
L-mü	wb	n	w	9,7	11,0
L-mü	wv	n	w	10,6	15,1
L-os	x	x	x	5,1	5,4
S-mu	an	n	w	1,4	3,8
S-mu	BE	n	m	0,9	3,9
S-mu	el	a	w	2,3	3,2
S-mu	HU	a	m	3,2	3,5
S-mu	ka	n	w	1,3	3,9
S-mu	NA	n	m	1,5	4,2
S-mu	PE	n	m	0,7	3,7
W-os1	DI	n	m	14,6	14,4
W-os1	GE	a	m	13,8	15,4
W-os1	KA	n	m	13,2	11,3
W-os1	we	a	w	13,4	14,7
W-os2	DI	n	m	14,2	14,9
W-os2	GE	a	m	10,7	12,0
W-os2	KA	n	m	13,4	11,0
W-os2	we	a	w	11,5	15,3

Tab. A7. Mittlere Distanz zwischen allen Rudelmitgliedern in m, für die verschiedenen Rudel nach Ruhe und Aktivität getrennt.

Rudel	Ruhe	Aktivität
C-do2	12,9	7,0
C-dui	14,0	15,9
L-do2	3,0	7,8
L-do3	3,1	6,5
L-mü	9,5	11,7
L-os	5,1	5,4
S-mu	1,6	3,7
W-os1	13,8	13,9
W-os2	12,5	13,3

Tab. A8. Mittlere Distanz zum Nächsten in m, für die verschiedenen Rudel nach Ruhe und Aktivität getrennt.

Rudel	Ruhe	Aktivität
C-do2	5,5	3,9
C-dui	7,7	9,8
L-do2	1,6	3,9
L-do3	1,2	3,5
L-mü	2,1	4,0
L-os	5,1	5,4
S-mu	0,1	1,2
W-ka	3,9	3,9
W-os1	10,0	14,7
W-os2	8,6	9,7

Tab. A9. Mittlere Distanz der Individuen zu ihrem Nächsten in m, bei Ruhe und Aktivität. (Zur Bezeichnung der Individuen: Männchen: Großbuchstaben, Weibchen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere: Fettdruck, Nicht-Alpha-Tiere: nicht Fettdruck).

Rudel	Individuum	Ruhe	Aktivität
C-do2	MA	7,1	3,4
C-do2	MB	4,9	4,6
C-do2	MC	5,6	4,4
C-do2	we	4,5	3,0
C-dui	Al	6,7	4,5
C-dui	fr	10,9	5,8
C-dui	NA	4,9	9,5
C-dui	PO	10,2	17,4
C-dui	WF	6,0	12,0
L-do2	AR	0,4	3,4
L-do2	GE	1,5	3,3
L-do2	ma	3,8	4,9
L-do2	ni	0,6	4,1
L-do3	AR	1,0	3,1
L-do3	GE	0,6	2,4
L-do3	ma	2,8	6,9
L-do3	ni	0,2	1,6
L-mü	MA	0,3	1,4
L-mü	MB	3,2	4,4
L-mü	wa	0,4	0,8
L-mü	wb	1,7	2,5
L-mü	wc	4,7	10,8
L-os		5,1	5,4
S-mu	an	0,0	1,5
S-mu	BE	0,0	1,3
S-mu	el	0,1	0,7
S-mu	HU	0,6	1,0
S-mu	ka	0,0	1,2
S-mu	NA	0,1	1,4
S-mu	PE	0,0	1,0
W-ka	AL	2,8	4,7
W-ka	DI	3,5	3,3
W-ka	ef	2,4	3,1
W-ka	he	3,8	4,4
W-ka	JO	3,0	8,4
W-ka	KA	3,1	2,8
W-ka	qu	11,8	5,2
W-ka	SH	2,7	2,0
W-ka	si	2,4	1,0
W-ka	TR	3,8	2,6
W-ka	UP	3,9	4,8
W-os1	DI	12,5	13,9
W-os1	GE	8,9	18,0
W-os1	KA	8,9	13,0
W-os1	we	9,6	13,8
W-os2	DI	10,7	12,6
W-os2	GE	6,4	8,3
W-os2	KA	9,5	7,6
W-os2	we	7,9	10,5

Tab. A10. Relative Häufigkeit, mit der die einzelnen Individuen (Ind.) ein anderes Rudelmitglied als Nächsten haben, ausgedrückt in Prozent der Summe der Punktmessungen (Anzahl), für alle Rudel (a - i) nach Ruhe (r) und Aktivität (a) getrennt. Da ein Individuum gleichzeitig mehrere Nächste haben kann, kann die Summe der Prozente größer als 100 sein. In der ersten Spalte ist jeweils das Individuum, in der obersten Zeile sind die Nächsten eingetragen. Hatte ein Individuum einen Nächsten, dessen Identität nicht festgestellt werden konnte, war der Nächste unbekannt (unb.). Waren alle Rudelmitglieder des Individuums in einem weit entfernten Gehegeteil, hatte das Individuum keinen Nächsten (kei.). Anzahl: Summe der Punktmessungen. (Bezeichnung der Individuen: Männchen Großbuchstaben, Weichen: Kleinbuchstaben, Alpha-Tiere: Fettdruck, Nicht-Alpha-Tier: nicht Fettdruck).

a) *Cuon alpinus* in Dortmund 1997

A/R	Ind.	zu MA%	zu MB %	zu MC%	zu we%	unb.% und kei.%	Summe%	Anzahl
a	MA		33,3	29,2	26,4	33,3	122,2	72
a	MB	37,0		41,1	38,4	19,2	135,6	73
a	MC	39,1	34,4		39,1	18,8	131,3	64
a	we	29,6	37,0	46,3		18,5	131,5	54
a	Mittel	35,2	34,9	38,9	34,6	22,4	130,1	263

r	MA		37,0	47,3	33,9	0,6	118,8	165
r	MB	21,3		42,7	52,4	0,6	117,1	164
r	MC	37,6	38,7		38,7	1,7	116,8	173
r	we	29,0	47,0	33,3		1,1	110,4	183
r	Mittel	29,3	40,9	41,1	41,7	1,0	115,8	685

b) *Cuon alpinus* in Duisburg

A/R	Ind.	zu AL %	zu fr %	zu NA%	zu PO%	zu WF%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	AL		32,5	15,7	4,8	21,7	0,0	34,9	109,6	83
a	fr	31,1		6,7	2,2	11,1	2,2	51,1	104,4	45
a	NA	18,9	12,2		9,5	17,6	5,4	50,0	113,5	74
a	PO	9,6	4,8	23,1		4,8	17,3	49,0	108,7	104
a	WF	23,9	15,2	15,2	2,2		16,3	35,9	108,7	92
a	Mittel	20,9	16,2	15,2	4,7	13,8	8,2	44,2	109,0	398

r	AL		41,9	37,1	30,5	36,2	0,0	2,9	148,6	105
r	fr	57,3		27,3	31,5	16,8	2,1	3,5	138,5	143
r	NA	36,0	14,0		23,7	54,4	0,0	4,4	132,5	114
r	PO	45,2	44,0	26,2		7,1	4,8	3,6	131,0	84
r	WF	45,8	13,5	64,6	11,5		7,3	2,1	144,8	96
r	Mittel	46,1	28,4	38,8	24,3	28,6	2,8	3,3	139,0	542

c) *Lycaon pictus* in Dortmund 1997 im Juli

A/R	Ind.	zu AR%	zu GE%	zu ma%	zu ni%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	AR		43,4	12,0	27,7	1,2	33,7	118,1	83
a	GE	42,6		26,2	21,3	0,0	26,2	116,4	61
a	ma	28,8	38,5		46,2	1,9	30,8	146,2	52
a	ni	22,9	19,3	27,7		1,2	48,2	119,3	83
a	Mittel	31,5	33,7	22,0	31,7	1,1	34,7	125,0	279

r	AR		84,5	28,6	52,4	0,0	0,0	165,5	84
r	GE	66,0		45,3	39,6	0,0	0,0	150,9	106
r	ma	47,8	54,8		59,1	4,3	3,5	169,6	115
r	ni	69,0	52,4	42,9		0,0	0,0	164,3	84
r	Mittel	61,0	63,9	38,9	50,4	1,1	0,9	162,6	389

d) *Lycaon pictus* in Dortmund 1997 im August

A/R	Ind.	zu AR%	zu GE%	zu ma%	zu ni%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	AR		50,0	26,2	47,6	2,4	14,3	140,5	42
a	GE	29,6		37,0	51,9	0,0	25,9	144,4	27
a	ma	42,9	47,6		38,1	4,8	9,5	142,9	21
a	ni	40,5	45,9	27,0		0,0	18,9	132,4	37
a	Mittel	37,7	47,9	30,1	45,9	1,8	17,2	140,1	127

r	AR		48,5	30,3	68,2	0,0	0,0	147,0	66
r	GE	42,0		34,6	64,2	0,0	0,0	140,7	81
r	ma	42,5	47,1		50,6	2,3	1,1	143,7	87
r	ni	47,9	74,6	29,6		0,0	0,0	152,1	71
r	Mittel	44,1	56,8	31,5	61,0	0,6	0,3	145,9	305

e) *Lycaon pictus* in München

A/R	Ind.	zu MA%	zu MB%	zu wa%	zu wb%	zu wc%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	MA		6,9	75,9	5,2	3,4	0,0	17,2	108,6	58
a	MB	21,3		19,1	61,7	14,9	0,0	17,0	134,0	47
a	wa	78,4	3,9		3,9	2,0	0,0	17,6	105,9	51
a	wb	10,5	45,6	9,0		22,8	0,0	21,1	108,8	57
a	wc	31,0	9,5	26,2	31,0		14,3	23,8	135,7	42
a	Mittel	35,3	16,5	32,6	25,4	10,8	2,9	19,4	118,6	255

r	MA		0,4	96,0	1,3	4,9	0,0	2,2	104,9	223
r	MB	21,8		20,9	72,6	24,4	0,0	0,9	140,6	234
r	wa	97,0	0,0		1,7	3,5	0,0	1,3	103,5	230
r	wb	11,2	57,1	8,9		36,6	0,4	2,2	116,5	224
r	wc	38,1	16,7	32,6	50,2		4,2	4,6	146,4	239
r	Mittel	42,0	18,6	39,6	31,5	17,3	0,9	2,2	122,4	1150

f) *Speothos venaticus* in Mulhouse

A/R	Ind.	zu an%	zu BE%	zu el%	zu HU%	zu ka%	zu NA%	zu PE%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	an		17,1	26,9	23,8	18,1	43,0	22,8	0,5	3,1	155,4	193
a	BE	27,8		18,6	18,0	33,5	23,2	36,1	1,0	13,4	171,6	194
a	el	26,5	27,7		51,0	25,8	20,0	30,3	0,6	4,5	186,5	155
a	HU	17,6	21,1	49,3		21,8	18,3	30,3	2,8	3,5	164,8	142
a	ka	25,1	39,7	23,5	18,4		25,1	41,3	1,7	10,1	184,9	179
a	NA	38,9	25,7	19,4	20,6	27,4		36,0	0,0	2,3	170,3	175
a	PE	25,4	46,6	26,4	28,5	38,9	22,8		0,5	2,6	191,7	193
a	Mittel	26,9	29,7	27,4	26,7	27,6	25,4	32,8	1,0	5,6	175,0	1231

r	an		79,2	97,9	100,0	70,8	89,6	81,3	0,0	0,0	518,8	48
r	BE	83,9		100,0	96,8	71,0	80,6	90,3	0,0	0,0	522,6	31
r	el	53,2	43,0		89,9	46,8	54,4	46,8	0,0	1,3	335,4	79
r	HU	46,2	46,2	80,8		37,2	50,0	38,5	5,1	3,8	307,7	78
r	ka	88,2	80,4	100,0	98,0		78,4	82,4	0,0	0,0	527,5	51
r	NA	84,4	73,3	100,0	97,8	73,3		75,6	0,0	0,0	504,4	45
r	PE	94,3	68,6	100,0	100,0	77,1	88,6		0,0	0,0	528,6	35
r	Mittel	75,0	65,1	96,4	97,1	62,7	73,6	69,1	0,7	0,7	463,6	367

g) *Canis lupus* in Osnabrück 1997 im April

A/R	Ind.	zu DI%	zu GE%	zu KA%	zu we%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	DI		26,6	35,9	39,8	11,7	7,0	121,1	128
a	GE	29,9		24,6	34,3	24,6	5,2	118,7	134
a	KA	34,7	32,0		49,3	10,7	1,3	128,0	75
a	we	18,9	24,3	37,8		35,1	0,0	116,2	37
a	Mittel	27,8	27,6	32,8	41,2	20,5	3,4	121,0	374

r	DI		23,2	23,2	43,4	21,2	0,0	111,1	198
r	GE	19,0		55,0	20,6	13,2	1,1	109,0	189
r	KA	13,0	34,8		49,4	12,3	0,0	109,5	253
r	we	18,0	29,1	54,3		17,0	0,3	118,7	289
r	Mittel	16,7	29,0	44,2	37,8	15,9	0,4	112,1	929

h) *Canis lupus* in Osnabrück 1997 im Oktober

A/R	Ind.	zu DI%	zu GE%	zu KA%	zu we%	Kein.%	unb.%	Summe%	Anzahl
a	DI		21,6	27,0	29,7	16,2	18,9	113,5	37
a	GE	16,4		21,8	23,6	1,8	49,1	112,7	55
a	KA	23,5	23,5		32,4	5,9	26,5	111,8	34
a	we	14,3	12,2	30,6		14,3	32,7	104,1	49
a	Mittel	18,1	19,1	26,5	28,6	9,6	31,8	110,5	175

r	DI		28,3	35,8	43,4	9,4	3,8	120,8	53
r	GE	22,9		54,3	34,3	2,9	0,0	114,3	35
r	KA	17,9	46,4		37,5	8,9	3,6	114,3	56
r	we	26,8	24,4	48,8		4,9	2,4	107,3	41
r	Mittel	22,5	33,0	46,3	38,4	6,5	2,4	114,2	185

i) *Canis lupus* in Klein-Auheim

A/R	Ind.	AL %	DI %	ef %	he %	JO %	KA %	qu %	SH %	si %	TR %	UP %	Kein %	unb. %	Summe %	Anzahl
a	AL		12,8	17,9	10,3	17,9	17,9	28,2	23,1	17,9	17,9	20,5	7,7	0,0	192,3	39
a	DI	22,2		35,6	8,9	20,0	13,3	11,1	15,6	20,0	13,3	24,4	0,0	0,0	184,4	45
a	ef	9,1	34,5		9,1	7,3	9,1	5,5	7,3	5,5	9,1	29,1	1,8	0,0	127,3	55
a	he	11,3	15,1	22,6		15,1	9,4	18,9	26,4	34,0	15,1	22,6	3,8	0,0	194,3	53
a	JO	14,3	22,9	11,4	2,9		11,4	8,6	8,6	14,3	5,7	20,0	5,7	0,0	125,7	35
a	KA	15,2	9,1	9,1	6,1	9,1		9,1	42,4	39,4	24,2	12,1	3,0	0,0	178,8	33
a	qu	31,1	16,2	18,9	8,1	9,5	8,1		13,5	14,9	14,9	12,2	4,1	1,4	152,7	74
a	SH	14,0	8,0	10,0	24,0	14,0	20,0	12,0		48,0	8,0	18,0	0,0	0,0	176,0	50
a	si	20,5	6,8	6,8	9,1	11,4	36,4	18,2	40,9		11,4	18,2	0,0	0,0	179,5	44
a	TR	16,7	19,0	4,8	4,8	11,9	31,0	7,1	35,7	16,7		9,5	2,4	0,0	159,5	42
a	UP	17,8	15,6	17,8	15,6	13,3	17,8	0,0	17,8	24,4	4,4		2,2	0,0	146,7	45
a	Mittel	16,1	15,2	14,3	9,4	12,0	15,9	11,6	21,7	21,4	11,9	17,0	7,5	0,1	160,2	557

r	AL		0,0	33,3	0,0	0,0	29,8	57,9	12,3	8,8	3,5	22,8	0,0	0,0	168,4	57
r	DI	0,0		27,8	5,6	8,3	27,8	38,9	25,0	0,0	5,6	13,9	0,0	0,0	152,8	36
r	ef	6,7	8,9		2,2	0,0	20,0	51,1	44,4	0,0	6,7	0,0	0,0	0,0	140,0	45
r	he	3,8	3,8	13,5		0,0	17,3	28,8	1,9	32,7	5,8	11,5	0,0	0,0	119,2	52
r	JO	3,6	32,1	3,6	0,0		3,6	25,0	0,0	10,7	21,4	39,3	0,0	0,0	139,3	28
r	KA	50,8	0,0	0,0	1,7	18,6		0,0	61,0	23,7	1,7	3,4	0,0	0,0	161,0	59
r	qu	5,6	11,1	16,7	0,0	22,2	0,0		11,1	0,0	33,3	11,1	16,7	0,0	127,8	18
r	SH	0,0	7,1	21,4	7,1	2,4	14,3	2,4		54,8	14,3	0,0	0,0	0,0	123,8	42
r	si	26,2	2,4	2,4	35,7	0,0	0,0	2,4	66,7		2,4	0,0	0,0	0,0	138,1	42
r	TR	0,0	0,0	0,0	2,6	23,1	23,1	2,6	23,1	28,2		0,0	0,0	0,0	102,6	39
r	UP	0,0	3,8	17,0	35,8	18,9	34,0	5,7	11,3	24,5	0,0		0,0	0,0	150,9	53
r	Mittel	9,8	8,0	12,3	8,2	8,5	15,4	20,6	24,0	16,7	9,3	9,6	5,9	0,0	136,6	497

Wissenschaftlicher Werdegang

Name: Corinna Bogusch, geb. Sommer

Geburtsdatum und -ort: 19.9.1963 in Osnabrück

Familienstand: verheiratet, 1 Kind

Hochschulausbildung:

10/1984 - 01/1991 Studium der Biologie (Diplom), Philipps-Universität, Marburg

Praktika und Nebentätigkeiten:

03/1987 - 06/1987 und
04/1988 - 10/1990 Studentische Hilfskraft, Philipps-Universität, Marburg

07/1987 - 09/1987 Praktikum, University of Syracuse, N.Y., USA

Berufserfahrung:

08/1991 - 01/1992 Wissenschaftliche Hilfskraft, Ichthyologie 1, Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt/Main

02/1992 - 08/1994 Beigeordnete Sachverständige, Species Identification and Data Programme, Fisheries Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rom

09/1994 - 06/1995 Freie Mitarbeiterin, Species Identification and Data Programme, Fisheries Department, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rom

07/1995 Beginn der Dissertation

07/1995 - 02/1998 und
05/1999 - 08/2000 Wissenschaftliche Mitarbeiterin, Zoologie, Philipps-Universität, Marburg

05/1998 - 07/1998 Wissenschaftliche Hilfskraft, Zool., Philipps-Universität, Marburg

03/1998 - 08/1999 Freie Mitarbeiterin, Pädagogische Abteilung, Zoo Frankfurt/Main

seit 08/2000 Erziehungstätigkeit und Fortführung der Dissertation

Veröffentlichungen:

Als Autorin:

- Paxton, J.R., R.J. Lavenberg & C. Sommer. 1996. Myctophidae, S. 1315-1321. In: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. FAO, Rom.
- Sommer, C. 1991. Zum Ruheverhalten hundertiger Raubtiere. *Z. Säugetierk.*, Sonderheft zu Bd 56: 46-47.
- Sommer, C. 1996. Bramidae, S. 937-939, Kyphosidae, S. 1195-1199, Pleuronectidae, S. 1381-1385, Scomberesocidae, S. 1519-1520, Sphyraenidae, S. 1618-1621. In: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. FAO, Rom.
- Sommer, C. & N.V. Parin. 1996. Aulopidae, S. 902-903. In: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds), *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. FAO, Rom.
- Sommer, C., W. Schneider & M. Poutiers. 1996. *FAO species identification field guide for fishery purposes. The living marine resources of Somalia*. FAO, Rom.
- Bogusch, A., C. Bogusch & M. Weiser. 2001. Auswilderung - eine Erfolgsstory?! *Unterricht Biologie* 265: 25-26, 31-33.
- Bogusch, A., C. Bogusch & M. Weiser. 2001. Zucht und Auswilderung des Löwenäffchens. *Unterricht Biologie* 265: 27-30 (Beihefter).

Als Herausgeberin:

- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (eds). 1996. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental*. 1813 S., 3 Vol. FAO, Rom.
- Heemstra, P.C. & J.E. Randall. 1993. FAO species catalogue. Vol. 16. Groupers of the world. (Family Serranidae, Subfamily Epinephelinae). An annotated and illustrated catalogue of the grouper, rockcod, hind, coral grouper and lyretail species know to date. *FAO Fisheries Synopsis*. 125 (16). 382 S., 522 Abb., 32 Farbtafeln.
- Jefferson, T.A., S. Leatherwood & M.A. Webber. 1994. *FAO species identification guide, marine mammals of the world*. 320 S., 587 Abb. FAO, Rom.
- McKay, R.J. 1992. FAO species catalogue. Vol. 14. Sillaginid fishes of the world. (Family Sillaginidae). An annotated and illustrated catalogue of the sillago, smelt or Indo-Pacific whiting species know to date. *FAO Fisheries Synopsis*. 125 (14). 87 S., 137 Abb.
- Nakamura, I. & N.V. Parin. 1993. FAO species catalogue. Vol. 15. Snake mackerels and cutlassfishes of the world (Families Gempylidae and Trichiuridae). An annotated and illustrated catalogue of the snake mackerels, snoeks, escolars, gemfishes, sackfishes, domine, oilfish, cutlassfishes, scabberdfishes, hairtails, and frostfishes know to date. *FAO Fisheries Synopsis*. 125 (15). 136 S., 200 Abb.

Abstract

Within the Canidae family there are, besides the wolf *Canis lupus*, three monotypic genera: the bush dog *Speothos venaticus*, the dhole *Cuon alpinus* and the African wild dog *Lycaon pictus* which all live in social groups and show co-operative hunting and alloparental behaviour. Only very few mammalian species live in packs, a social form which includes co-operative hunting and alloparental behaviour. Within the Canidae, however, pack-living occurs frequently. The question arises whether pack-living evolved repeatedly and independently within the Canidae family or to what degree the four pack-living species are related to each other. Besides this, it is unclear, which evolutionary mechanisms might have favoured pack-living. In view of these questions a comparative study of the social behaviour of the four pack-living canid species was conducted.

The investigation took place in six zoological gardens, in Dortmund, Duisburg, Klein-Auheim, Mulhouse, Munic and Osnabrück. Data collection was implemented through direct observation and the analysis of videotapes. Observation methods were focus-animal sampling, all-occurrence sampling, ad-libitum sampling and instantaneous scan sampling (all after ALTMANN 1974b and LEHNER 1996).

Main research aspects were the occurrence of specific visual displays and social behaviour patterns, social rank order, contact behaviour and inter-individual distances between pack members as well as scent marking behaviour. For each research aspect it was tested whether the findings could point to a relationship of the four species or to certain evolutionary trends.

The four studied species show great resemblance in their visual display and social behaviour patterns, with the greatest conformity between *C. lupus* and *Cuon*. Some morphological particularities of *Speothos* restrict the visual display and social behaviour patterns of this species. There are three distinct differences between the four species: 1. only with *Cuon* an arched tail (inverted U shape) is seen during imposing, 2. only *C. lupus* shows teeth-baring through vertical lip contraction, and 3. only *C. lupus* and *Cuon* impose while keeping their individual distance.

All four species show social rank order in their packs with a separate rank order among females and males. Aggressive and rank related interactions occur more often among individuals of the same sex than of the opposite sex. The structure of the social rank order cannot be used to analyse the relationship of the four studied species.

C. lupus and *Cuon* are distance animals. *Lycaon* is an optional contact animal, *Speothos* an obligatory contact animal. *Speothos* lacks individual distance completely, which can be interpreted as pedomorphosis. Fur sniffing is the most common contact behaviour of males towards females.

For *C. lupus* and *Cuon* (and during resting periods also for *Speothos*) the interindividual distance permits conclusions about the social bonding between pack members. This research aspect not only analysed the actual distance but also the frequency of direct neighbourhood between certain individuals. Within the packs of *C. lupus* and *Speothos* the alpha-animals occurred extremely often as nearest neighbour. Therefore it can be concluded, that the alpha-animals of both species hold spatially a central position within their pack as well as socially. Significance and origin of the central position of alpha-animals within a pack are discussed. The central position of the alpha-animals in *C. lupus* and *Speothos* packs can be explained as

symplesiomorphosis. Within *Lycaon* packs the central position of the alpha-animals seems to be less important than the social bonding between same-sex brothers and sisters.

Generally only alpha-animals of *C. lupus*, *Cuon* and *Lycaon* show scent marking with urine or faeces, whereas in *Speothos* packs all adult members show this behaviour equally. Phylogeny and significance of this particularity are discussed.

The comparison of the studied packs revealed species independent similarities between some packs. The term “Rudelführung” (pack dominance style) is newly introduced for these interspecific similarities. The despotic type of pack dominance style is mainly characterised through the behaviour of the dominant animal, which frequently initiates rank related interactions and thus establishes its dominance. In the tolerant type of pack dominance style the subordinate animal shows submissive behaviour frequently and spontaneously to the dominant partner, so that the rank relationship and the dominant position of the partner are confirmed. It is discussed why the two types of pack dominance styles, which were found in the present study, are important characteristics for the description of social structures within canids.

For canids the predispositions to living in larger groups, monopolized reproduction, alloparental behaviour and co-operative hunting are discussed on the basis of information from the literature. There is a marked predisposition to pack formation within the Canidae family. Therefore the repeated and convergent development of pack-living is likely. The relationship of the four pack-living canids can only be clarified with the help of further characteristics.

Speothos differs from *C. lupus*, *Cuon* and *Lycaon* in numerous characteristics as found out in the present study, e.g. lacking individual distance, obligatory lying in contact, scent marking of all pack members, urinating in the raised hindquarter posture, urine spraying into the air, arched back for threatening, exaggerated performance of specific behaviours and significantly less varied visual display patterns. Together with findings from morphological and palaeological studies it can be concluded, that *Speothos* evolved pack-living independently from the other three studied species.

In this study it was found that *Lycaon* shows numerous autapomorphies, but no synapomorphies with *Canis* or *Cuon*. Consequently, *Lycaon* developed pack-living independently from *Canis* and *Cuon*. The relationship of *C. lupus* and *Cuon* is discussed and it seems likely that pack-living in *C. lupus* and *Cuon* evolved also independently from each other.

The formation of packs within canids is presumably based on paedomorphosis as evolutionary trend. Paedomorphosis, however, is not a fundamental trend which affects a larger number of characteristics. Within pack-living canids there is rather a mosaic-like evolution of different heterochronies.

5. Zusammenfassung

Innerhalb der Familie Canidae gibt es neben dem Wolf, *Canis lupus*, drei monotypische Gattungen, den südamerikanischen Waldhund *Speothos venaticus*, den asiatischen Rothund *Cuon alpinus* und den Afrikanischen Wildhund *Lycaon pictus*, die nicht nur in Gruppen leben, sondern auch gemeinsam jagen und gemeinsame Jungenfürsorge betreiben. Nur sehr wenige Säugetierarten leben in Rudeln, was gemeinsames Jagen und gemeinsame Jungenfürsorge umfasst. Innerhalb der Caniden liegt eine auffällige Häufung dieser Sozialform vor. Es stellen sich die Fragen, ob das Rudelleben im Laufe der Evolution innerhalb der Caniden mehrfach unabhängig entstanden ist und inwieweit die vier rudellebenden Arten miteinander verwandt sind. Außerdem ist unklar, welche Evolutionsmechanismen die Rudelbildung möglicherweise begünstigt haben. Im Hinblick auf diese Fragen wurde in der vorliegenden Arbeit das Sozialverhalten der vier rudellebenden Canidenarten vergleichend untersucht.

Die Untersuchungen fanden in sechs zoologischen Gärten, in Dortmund, Duisburg, Klein-Auheim, Mulhouse, München und Osnabrück, statt. Die Datenerhebung erfolgte durch direkte Beobachtung unter zeitweiliger Zuhilfenahme von Videoaufnahmen. Die Beobachtungen wurden nach der Fokustier-Methode, der All-Occurance-Methode, Punktmessungen und der Ad-Libitum-Methode durchgeführt (alle nach ALTMANN 1974b und LEHNER 1996).

Hauptuntersuchungspunkte waren das Vorkommen von bestimmten Ausdrucksgesten und von sozialen Verhaltensweisen, die soziale Rangordnung, Kontaktaufnahmen und Distanzen zwischen den Tieren eines Rudels sowie das Harnen und Koten. Es wurde für die jeweiligen Untersuchungspunkte geprüft, ob die gefundenen Ergebnisse Hinweise auf eine nähere Verwandtschaft der vier untersuchten Arten oder auf Evolutionsmechanismen geben können.

In den Ausdrucksgesten und sozialen Verhaltensweisen zeigen die vier untersuchten Arten große Ähnlichkeit, wobei die größte Übereinstimmung zwischen *C. lupus* und *Cuon* vorliegt. *Speothos* ist in seinen Ausdrucksgesten durch verschiedene morphologische Besonderheiten eingeschränkt. Deutliche Unterschiede zwischen den untersuchten Arten bestehen darin, dass nur *Cuon* seinen Schwanz zum Imponieren umgekehrt-U-förmig halten kann, dass nur *C. lupus* seine Zähne durch vertikales Zusammenziehen der Lippen blecken kann, und dass bei *C. lupus* und *Cuon* im Gegensatz zu *Speothos* und *Lycaon* Imponieren unter Beibehaltung der Individualdistanz vorkommt.

Alle vier untersuchten Arten bilden Rangordnungen innerhalb ihrer Rudel aus, wobei typischerweise für jedes Geschlecht eine Rangordnung vorliegt. Aggressive und rangrelevante Auseinandersetzungen kommen zwischen verschiedengeschlechtlichen Individuen seltener vor als zwischen gleichgeschlechtlichen. Anhand der Rangordnungsstrukturen können keine Hinweise auf das Verwandtschaftsverhältnis der untersuchten Arten abgeleitet werden.

C. lupus und *Cuon* sind Distanztier. *Lycaon* kann als fakultatives, *Speothos* als obligatorisches Kontakttier eingestuft werden. *Speothos* fehlt die Individualdistanz vollständig, was als Pädomorphy gedeutet wird. Beschnuppern ist die häufigste Art der Kontaktaufnahmen von Männchen zu Weibchen.

Die Distanzen zwischen den einzelnen Rudelmitgliedern lassen bei *C. lupus* und *Lycaon* sowie während der Ruhe auch bei *Speothos* Rückschlüsse auf die soziale Bindung der Tiere zueinander zu. Unabhängig von der tatsächlichen Distanz wurde auch die Häufigkeit untersucht, mit der ein Individuum ein anderes als nächsten Nachbar hat. Bei *C. lupus* und

Speothos kommen die Alpha-Tiere eines Rudels besonders häufig als nächster Nachbar vor. Den Alpha-Tieren beider Arten kann daher räumlich wie sozial eine zentrale Position innerhalb des Rudels zugeschrieben werden. Die Bedeutung und Herkunft der zentralen Position von Alpha-Tieren innerhalb eines Rudels wird diskutiert. Die zentrale Position der Alpha-Tiere ist bei *C. lupus* und *Speothos* als Sympleiomorphie zu deuten. Bei *Lycaon* scheint die zentrale Position der Alpha-Tiere durch die enge soziale Bindung zwischen gleichgeschlechtlichen adulten Geschwistern weniger bedeutend zu sein.

Während bei *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* im Allgemeinen nur die Alpha-Tiere mit Harn und Kot markieren, markieren bei *Speothos* alle Rudelmitglieder gleichermaßen. Phylogenese und Bedeutung dieser Besonderheit von *Speothos* werden diskutiert.

Beim Vergleich der untersuchten Rudel wurde festgestellt, dass manche Rudel artunabhängig Gemeinsamkeiten aufweisen. Für diese interspezifischen Gemeinsamkeiten wird in der vorliegenden Arbeit der Begriff der „Rudelführung“ neu eingeführt. Der despotische Typ der Rudelführung ist im wesentlichen dadurch gekennzeichnet, dass das dominante Tier durch häufigen Beginn von Rangauseinandersetzungen seine Dominanz manifestiert. Bei der toleranten Rudelführung unterwirft sich das unterlegene Tier häufig freiwillig und spontan, wodurch es das Rangverhältnis und damit die Dominanz des Partners bestätigt. Es wird diskutiert, warum die in der vorliegenden Untersuchung festgestellten Typen der Rudelführung wichtige Merkmale zur Beschreibung von sozialen Strukturen bei Caniden sind.

Für die Canidae werden anhand von Literaturangaben die Prädispositionen zum Leben im größeren Gruppen, zum Fortpflanzungsmonopol, zur gemeinsamen Jungenaufzucht und zur gemeinsamen Jagd diskutiert. Für die Rudelbildung gibt es innerhalb der Caniden eine ausgeprägte Prädisposition. Eine mehrfache konvergente Entwicklung des Rudellebens ist daher wahrscheinlich. Zur Klärung der näheren Verwandtschaft der rudellebenden Caniden müssen weitere Merkmale herangezogen werden.

Speothos unterscheidet sich von *C. lupus*, *Cuon* und *Lycaon* durch zahlreiche im Rahmen der vorliegenden Arbeit untersuchte Merkmale, wie die fehlende Individualdistanz, das obligate Kontaktliegen, das Markieren aller Rudelmitglieder, die Handstandhaltung beim Harnen, das Versprühen von Urin in die Luft, das Buckeln bei Drohen, die übertriebene Ausführung bestimmter Verhaltensweisen und die wesentlich eingeschränkteren Ausdrucksgesten. Zusammen mit Befunden aus morphologischen und paläontologischen Untersuchungen kann daher gefolgert werden, dass *Speothos* unabhängig von den drei anderen Arten zum Rudelleben übergegangen ist.

Da *Lycaon* nach Befunden der vorliegenden Arbeit zahlreiche Autapomorphien, aber keine Synapomorphien mit *Canis* oder *Cuon* besitzt, scheint auch *Lycaon* unabhängig von *Canis* und *Cuon* Rudel gebildet zu haben. Die Verwandtschaft von *C. lupus* und *Cuon* wird diskutiert und es ist wahrscheinlich, dass das Rudelleben bei *C. lupus* und *Cuon* ebenfalls unabhängig voneinander entstanden ist.

Der Rudelbildung bei Caniden liegt vermutlich Pädomorphyse als proximativer Anpassungsmechanismus zugrunde. Allerdings ist Pädomorphyse kein grundsätzlicher Trend, der auf eine größere Anzahl von Merkmalen wirkt. Vielmehr liegt bei den rudellebenden Caniden eine mosaikartige Evolution von verschiedenen Heterochronien vor.