© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Zur Dynamik der Sexualproportion bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas)

(Aus der Biologischen Zentralanstalt Berlin, Abteilung Angewandte Zoologie)

Von H. Reichstein (Berlin-Kleinmachnow)

Periodische Änderungen der Bestandsdichte bei Kleinsäugern, insbesondere bei Nagetieren, sind eine hinreichend bekannte Erscheinung (Hiltner, 1916; Hamilton, 1937b; Elton, 1942; Kalela, 1949; Claus, 1950; Stein, 1952 und 1955; Wagner, 1953; Frank, 1954; Zimmermann, 1955). Um so mehr nimmt es Wunder, daß erst in jüngster Vergangenheit durch Frank, Stein (beide 1953) und Becker (1954) auf Vorgänge hingewiesen wurde, die mit dem Massenwechsel der Feldmaus in engem Zusammenhange stehen:

1. auf die Schwankungen im Zahlenverhältnis der Geschlechter,
2. auf die Abhängigkeit dieser Schwankungen von Änderungen der Siedlungsdichte.

Stein hat als erster das Problem der Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses einer eingehenden Analyse unterzogen und kommt zu folgendem Schluß: „Augenscheinlich verläuft die Dynamik so, daß bei niedrigster Dichte — also nach einem Zusammenbruche — im allgemeinen die Abstände im Zahlenverhältnis der Geschlechter geringer sind... und erst auf dem Höhepunkte der Übervermehrung finden sich gleichmäßig so hohe Werte wie 198 und 228.“ (Gemeint sind die Weibchen bezogen auf 100 Männchen.)

Während Stein den Vorgang der Bestandsdichteveränderung an zwei zeitlich getrennten Punkten fixierte — auf dem Gipfel einer Massenvermehrung und nach dem Zusammenbruch im Frühjahr — und so die Schwankungen im Zahlenverhältnis der Geschlechter nachweisen konnte, sind folgende Ausführungen das Ergebnis von Untersuchungen, die sich über einen längeren Zeitraum erstreckten.

Material und Methode seien kurz charakterisiert. Die Versuche wurden in Brandenburg und Mecklenburg durchgeführt. Sie erstreckten sich über einen Zeitraum von zwei Jahren. Das Gesamtmaterial umfaßt mehr als 1900 Feldmäuse, die in über 12 000 gestellten Fallen (Lebend- und Schlagfallen) gefangen wurden.

Das Fanggebiet in Brandenburg war ein nicht mehr benutzter und daher völlig vergraster, 250 m langer und 8 m breiter Feldweg, der zu beiden Seiten in seiner ganzen Länge stets von gleichen Kulturen begrenzt wurde: 1954 und 1956 von Roggen, 1955 von Serradella.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Die geschlossene Pflanzendecke — eine ausgesprochene Trockenassoziation — bestand im wesentlichen aus rotem Straußgras *(Agrostis tenuis)*, Silbergras *(Corynephorus canescens)*, Ruchgras *(Anthoxanthum odoratum)*, weißem Straußgras *(A. stolonifera)* und gemeiner Quecke *(Agropyrum repens)*. Als Charakterpflanzen dieses Standortes traten auf: die Sandstrohblume *(Helichrysum arenarium)*, silbergraues Fingerkraut *(Potentilla argentea)*, der kleine Sauerampfer *(Rumex acetosella)*, Grasnelke *(Armeria vulgaris)*, Schafskabiose *(Jasione montana)* und das Johanniskraut *(Hypericum perforatum)*.

In Brandenburg wurde mit Lebendfallen gearbeitet, da diese Untersuchungen auch Fragen des Territorialverhaltens (home range, domaine vital) gewidmet waren. In der Zeit von Juli 1954 bis August 1956 konnten hier 559 Feldmäuse (238 ♂♂, 321 ♀♀) gefangen, markiert, freigelassen und zum Teil wiedergefangen werden. (Die im selben Zeitraum erbeuteten 350 Waldmäuse, *Apodemus sylvaticus*, bleiben hier unberücksichtigt.) Jeder Feldmausbau wurde entsprechend seiner Lochzahl mit einer bis mehreren Fallen bestellt. Als Köder dienten Walnüsse und Brot. Die Kontrollen erfolgten morgens und abends. An sehr heißen Tagen wurden die Fallen tagsüber geschlossen, um Verluste durch Hitzetod zu vermeiden.

Die Untersuchungen in Mecklenburg dienten anderen Fragestellungen (Feldmausvernichtung innerhalb eines bestimmten Areals und Wiederbesiedlung desselben), unterschieden sich daher in Anlage und Durchführung wesentlich von denen in Brandenburg. In der Zeit von November 1954 bis Oktober 1956 konnten hier auf einer Fläche von etwa 1 qkm über 1400 Feldmäuse (660 ♂♂, 748 ♀♀) mit Schlagfallen erbeutet werden. Die Fallen kamen auf Klee-, Luzerne- und Serradellakulturen, auf Stoppeläckern und auch in Hackfruchtkulturen zur Aufstellung, und zwar stets vor Schlupflöcher und auf Wechsel. Sie blieben nachts auf dem Felde, wurden am Morgen kontrolliert und anschließend auf einem anderen Feldschlage aufgestellt.

Die Untersuchungen in Brandenburg und Mecklenburg führten zu übereinstimmenden Ergebnissen, die es rechtfertigen, an eine allgemeinere Gültigkeit derselben zu denken.

Ergebnisse.

Brandenburg. Wird das Gesamtmaterial nach Zeiteinheiten und Geschlecht aufgeteilt, ergibt sich folgendes Bild (Tabelle 1): Maß für die Sexualproportion ist der Weibchenanteil, angegeben in % der Männchen. 200 heißt: auf 100 Männchen kommen 200 Weibchen; 50: auf 100 Männchen kommen 50 Weibchen. 100 bedeutet ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis. Werden die für die einzelnen Zeitpunkte ermittelten Werte der Sexualproportion graphisch dargestellt, erhält man nachstehende Kurve (Abb. 1). Auffallend ist der ständige Wechsel von Gipfel- und Tiefpunkten, wobei also ein Maximum hohen Weibchenanteil, ein Minimum aber ausgeglichenes Geschlechtsverhält-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

nis bzw. leichten Männchenüberschuß bedeuten. Die Gipfel der Kurve, d. h. der Weibchenüberschuß, liegen stets im Spätsommer bis Herbst, also am Ende

Tabelle 1: Brandenburger Feldmausmaterial (n = 559, ♂♂ 238, ♀♀ 321), aufgeteilt nach Monaten und Geschlecht.

Jahr	1954			1955						1956			
Monat	VII VIII	IX X	XI XII	I II	III IV	V VI	VII VIII	IX X	XI XII	I II	III IV	V VI	VII VIII
♂♂	19	15	10	—	7	11	19	34	46	12	20	14	21
♀♀	19	24	25	—	16	15	24	64	56	13	8	22	35
♀♀ Anteil in % der ♂♂	100	160	250	—	230	136	126	220	122	108	40	157	167
Dichte (qm/1 arvalis)	161	168	143	—	221	198	214	48	51	100	180	151	100

einer Fortpflanzungsperiode, die Tiefpunkte, d. h. ± ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis, stets im Frühjahr bis Frühsommer, zu einer Zeit des Fortpflanzungsbeginns.

Abb. 1. Schwankungen der Sexualproportion und der Siedlungsdichte bei 559 Feldmäusen (238 ♂♂, 321 ♀♀) in Brandenburg.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Mecklenburg. Ähnliche Ergebnisse liefert das mecklenburger Material. Stellt man die Werte für das Sexualverhältnis (Tab. 2) in einer Kurve dar (Abb. 2), ergibt sich im Prinzip ein gleicher Verlauf mit fallender Tendenz — Rückgang des Weibchenüberschusses — zwischen Herbst und Frühjahr und steigender Tendenz — relative Weibchenzunahme — zwischen Frühjahr und Herbst. Also auch hier ein jahreszeitliches Schwanken der Sexualproportion!

Tabelle 2: Mecklenburger Feldmausmaterial (n = 1408, ♂♂ 660, ♀♀ 748) aufgeteilt nach Monaten und Geschlecht.

Jahr	1954	1955						1956				
Monat	XI XII	I II	III IV	V VI	VII VIII	IX X	XI XII	I II	III IV	V VI	VII VIII	IX X
♂♂	75	12	8	1	11	47	251	29	11	24	67	124
♀♀	94	9	7	2	11	107	241	24	14	24	83	132
♀♀ Anteil in % der ♂♂	125	75	88	—	100	218	96	83	127	100	124	106
Dichte (% besetzter Fallen)	27	14	10	sehr gering	17	35	20	25	8	12	30	44

Das Auf und Ab des Geschlechtsverhältnisses — von Stein als charakteristische Begleiterscheinung für Massenvermehrung und Zusammenbruch herausgestellt — zeichnet sich hier als ein sich in jedem Jahr wiederholender Vorgang ab. Die jahreszeitlichen Änderungen im Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus dürften damit wohl — bei aller notwendigen Zurückhaltung — als real angesehen werden.

Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß es an kritischen Stimmen nicht gefehlt hat, die der Ermittlung des Geschlechtsverhältnisses freilebender Kleinsäuger mit Hilfe der hier genannten Methode (Fallenfang) kein besonderes Vertrauen schenken, da nach ihnen der Fangselektion eine nicht zu unterschätzende Bedeutung zukommt. Diese Fangselektion bewirkt, daß die durch Jungenaufzucht stärker an die unterirdische Lebensweise gebundenen Weibchen nicht so häufig in den Fallen auftreten, als die ohnehin aktiveren Männchen, so daß die auf diese Weise gefundenen Werte der Sexual-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

proportion den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechen: im Verhältnis zu den Weibchen werden zuviel Männchen gefangen.

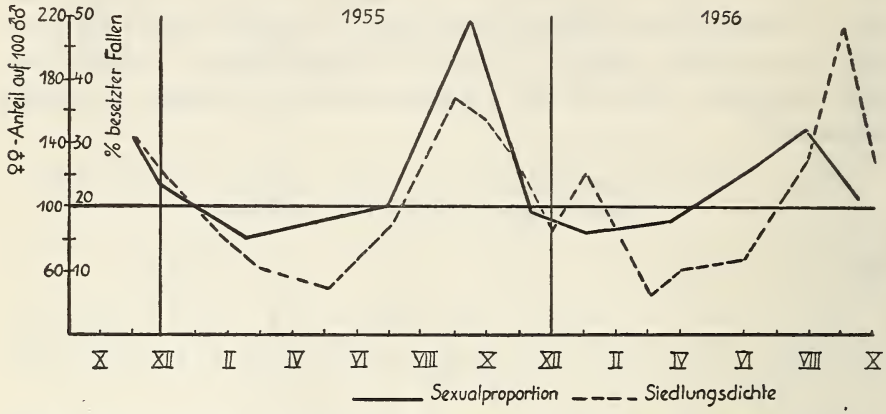

Abb. 2. Schwankungen der Sexualproportion und der Siedlungsdichte bei 1408 Feldmäusen (660 ♂♂, 748 ♀♀) in Mecklenburg.

Stellt man dieses Zuviel an Männchen in Rechnung, dürften noch stärkere Unterschiede im Zahlenverhältnis der Geschlechter zu erwarten sein. Der aus der Fangselektion resultierende Fehler wird daher die hier aufgezeigten Befunde — Tendenz der Schwankungen im Geschlechtsverhältnis — wesentlich nicht beeinflussen können, auf keinen Fall in Richtung Nivellierung, hat doch auch Becker (1954) an Hand eines umfangreichen Gewöllmaterials „einen leichten Anstieg des Weibchenanteils von Oktober bis Dezember 1952 und einen ebenso leichten Abfall bis März 1953" nachweisen können.

Es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, daß zahlenmäßig geringes Material, z. B. im Frühjahr, in jedem Falle einer kritischen Stellungnahme bedarf, da unter solchen Umständen die Fangselektion störend in Erscheinung treten kann, ganz abgesehen auch vom zufallsmäßigen Erfassen zu vieler Weibchen.

Ist nun die Verschiebung der Sexualproportion ein dichteabhängiger Vorgang (Stein, 1953), müßten sich neben den jahreszeitlichen Änderungen des Geschlechtsverhältnisses annähernd gleichlaufende Änderungen der Siedlungsdichte nachweisen lassen. Und das ist in der Tat der Fall!

Dichtebestimmungen an Kleinsäugern stellen noch heute ein nahezu ungelöstes Problem dar. Eine bereits in der Literatur vorgeschlagene Methode ist das Fangen mit Schlagfallen (Pelikan, 1955; Reichstein u. Stein, 1956), wobei der Prozentsatz der von Feldmäusen besetzten Fallen als Maß für die jeweilige Dichte anzusehen ist. Sind 40 % der Fallen und mehr besetzt, kann von einer hohen bis sehr hohen Dichte gesprochen werden, bei 10 % und weniger liegt eine geringe bis sehr geringe Siedlungsdichte vor.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Diese Methode der Bestandsdichteermittlung wurde in Mecklenburg angewandt. In Brandenburg mußte ein anderer Weg beschritten werden. Als Maß der Dichte gilt hier die Anzahl der Quadratmeter pro Feldmaus. Man erhält die Dichtezahl (qm/1 *arvalis),* indem man die Quadratmeterzahl des Versuchsstückes — in unserem Fall des Feldweges — durch die Anzahl der in jedem Monat gefangenen Feldmäuse teilt. 170 heißt also: auf 170 qm kommt eine Feldmaus, 80: auf 80 qm kommt eine Feldmaus usw. Je kleiner die Zahl, um so größer also die Dichte.

Trägt man nun die Dichtewerte für Brandenburg und Mecklenburg in die bereits vorliegende Darstellung der Sexualproportion ein, ergeben sich folgende Kurven:

Brandenburg (Abb. 1): Anstieg der Populationsdichte von Sommer bis Spätherbst 1954, dann Abfall bis März/April 1955, wieder Anstieg mit Maximum im September/Oktober und erneutes Zurückgehen mit Tiefstand im Frühjahr 1956. Dann nimmt die Siedlungsdichte wieder zu.

Mecklenburg (Abb. 2): Diese Darstellung überzeugt durch den fast parallelen Verlauf. Die Bestandsdichte kulminiert in beiden Jahren in den Monaten September/Oktober, dann hat die Kurve fallende Tendenz, um im Frühjahr erneut anzusteigen und auf den Beginn einer Fortpflanzungswelle hinzuweisen. Die Abnahme der Populationsdichte erfolgt (wie in Brandenburg) allmählich, beginnt etwa im letzten Jahresdrittel und erstreckt sich bis zur Fortpflanzungsperiode im folgenden Jahr. Das plötzliche und sprunghafte Abfallen der Bestandsdichte, wie es von Frank für Nordwestdeutschland beschrieben und von uns auch im Winter 1955/56 in Gebieten nördlich des Harzes beobachtet wurde, ist wohl nur als eine besondere Form der Bestandsverminderung anzusehen, die dann wirksam wird, wenn es sich um sehr hohe Feldmausdichten handelt.

Diskussion.

Zunahme der Siedlungsdichte. Über die Ursache des Anwachsens von Kleinsäugerpopulationen während des Sommerhalbjahres dürften Meinungsverschiedenheiten kaum bestehen, ist doch der Zusammenhang zwischen Dichteanstieg und Beginn einer Fortpflanzungsperiode offensichtlich.

Bestandsverminderung. Verschiedene Erklärungen hat dagegen das Absinken der Bestandsdichte gefunden. Amerikanische Autoren, unter ihnen Blair (1948), glauben die Verringerung der Siedlungsdichte im Winterhalbjahr lediglich als eine Folge der Einstellung jeglicher Fortpflanzung ansehen zu können. Ihren Angaben zufolge ist die Sterblichkeit während der Wintermonate nicht größer als zu jeder anderen Jahreszeit (!).

Diese Ansicht kann nicht geteilt werden. Soweit unsere Untersuchungen bereits ein Urteil zulassen, steht außer Zweifel, daß die nasse, kalte und vor

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

allem nahrungsarme Jahreszeit „Winter bis Frühjahr" eine belastende Periode darstellt, die wohl von allen vorjährigen, d. h. über 12 Monate alten Tieren und vielen jüngeren, im Frühjahr und Sommer geborenen Feldmäusen eben nicht überstanden wird. Eine geringe Siedlungsdichte im Frühjahr ist die Folge.

Weibchenüberschuß. Der besonders in Übervermehrungsperioden aufgefallene Weibchenüberschuß hat durch Frank und Stein folgende Deutung erfahren: gegenseitiges Vernichten der Männchen (überwiegend der schwächeren durch die stärkeren) bei hohen Siedlungsdichten im Kampf um die Fortpflanzung mit dem Geschlechtspartner. Es scheint mir erwähnenswert — und dafür sprechen Befunde aus Brandenburg, daß auch innerhalb zahlenmäßig schwächerer Populationen während der Fortpflanzungsperiode ein merkliches Weibchenplus auftritt, das sicher ebenfalls durch eine über die Fortpflanzungskämpfe führende Männchendezimierung hervorgerufen wird. Daß dieser Vorgang auch bei durchweg geringerer Siedlungsdichte vonstatten geht, ist wohl nicht zuletzt dem großen Aktionsradius der Männchen zuzuschreiben, der es ihnen erlaubt, stets miteinander Kontakt zu bekommen. Dazu beitragen dürften auch die Weibchenbaue, die während der Fortpflanzungszeit in gewisser Hinsicht Konzentrationspunkte für Männchen darstellen.

Freigehegeversuche und Beobachtungen bei Markierungsexperimenten in Brandenburg lassen noch folgende ergänzende Deutung der Männcheneliminatio auch innerhalb zahlenmäßig schwächerer Populationen zu. Jedes sich in Fortpflanzungsbereitschaft befindliche Männchen ist bemüht, unter allen Umständen zu einem Weibchen zu gelangen. Der Versuch, zur Fortpflanzung zu kommen, wird auch dann nicht eingestellt, wenn wiederholtes Vertreiben durch das stärkere Männchen stattgefunden hat. So werden Weggebissenwerden und erneuter Versuch heranzukommen, solange miteinander abwechseln, bis dem schwächeren Tier der Garaus gemacht ist.

Ausgleich des Geschlechtsverhältnisses. Haben im Herbst die Feldmauspopulationen die größtmögliche Dichte erreicht, beginnt mit ihrem Abfall auch der Ausgleich des Geschlechtsverhältnisses. Dieser Vorgang hat bisher nur eine Erklärung gefunden (Frank, 1953). Die bereits im Nestlingsalter anfälligeren Weibchen werden auch durch die belastenden Winterperioden stärker in Mitleidenschaft gezogen; dadurch kommt Angleichung im Zahlenverhältnis der Geschlechter zustande. Eine Stütze findet diese Ansicht durch Freilandbeobachtungen in Brandenburg: von 18 im Dezember 1955 gefangenen Männchen konnten im März/April 1956 39 % wiedergefangen werden, von 22 Weibchen dagegen nur 9 %.

Ob die aus allen Befunden abgeleiteten Vorstellungen zu Recht bestehen, müssen weitere Untersuchungen erweisen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/

Zusammenfassung.

1. Das Geschlechtsverhältnis bei der Feldmaus ist nicht konstant.
2. Die Sexualproportion ist jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen, wobei zu Beginn einer Fortpflanzungsperiode ± Ausgleich des Geschlechtsverhältnisses vorliegt, am Ende derselben aber ein deutlicher Weibchenüberschuß.
3. Den Änderungen im Zahlenverhältnis der Geschlechter laufen jahreszeitliche Schwankungen der Siedlungsdichte parallel.
4. Der Weibchenüberschuß kann durch Fortpflanzungskämpfe der Männchen erklärt werden.

Literatur.

Becker, K., (1953). — Beiträge zur Geschlechtsbestimmung von Mäusen nach Skelettresten aus Eulengewöllen. — Zool. Jb. (Syst.), **82**, 463—472.

Blair, F. W., (1948). — Population density, life span and mortality rates of small mammals in the bluegrass meadow and bluegrass field associations of Southern Michigan. — Americ. Midl. Nat. **40**, 395—419.

Claus, A., (1950). — Periodizität im Massenwechsel der Nagetiere? — Nachrbl. d. Dtsch. Pflanzenschtzdst. **2**, 37.

Elton, Ch., (1942). — Voles, mice and lemmings. — Oxford.

Frank, F., (1953). — Untersuchungen über den Zusammenbruch von Feldmausplagen. — Zool. Jb. (Syst.), **82**, 95—136.

—, (1954). — Die Kausalität der Nagetierzyklen im Lichte neuer populationsdynamischer Untersuchungen an deutschen Microtinen. — Z. Morph. u. Ökol. Tiere, **43**, 321—356.

Hamilton, W. J., (1937). — The biology of microtine cycles. — Jour. Agr.: Reserch. **54**, 779—790.

Hiltner, L., (1916). — Über eine neue auffallende Tatsache bezügliche der Gesetzmäßigkeit des Fortschreitens von Feldmausplagen. — Prakt. Bl. Pflanzenkunde **14**.

Kalela, O., (1949). — Über Feldlemminginvasionen und andere irreguläre Tierwanderungen. — Ann. Zoo. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo **13**.

Pelikán, J., (1955). — Studie über die Standorte von *Microtus arvalis* (tschech.). — Acta academiae scientarium Cechoslovenicae Basis Brunensis, **27**.

Reichstein, H. u. G. H. W. Stein, (1956). — Über eine Großbekämpfung der Feldmaus, *Microtus arvalis*. II. Ergebnisse und Probleme. — Nachrbl. f. d. Dtsch. Pfl. N. F. **10**, 41—48.

Stein, G. H. W., (1952). — Massenvermehrung und Massenzusammenbruch bei der Feldmaus *(Microtus arvalis)*. — Zool. Jb. (Syst.) **81**, 1—26.

—, (1953). — Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus, *Microtus arvalis*. — Zool. Jb., (Syst.) **82**, 137—156.

Wagner, H. O., (1953). — Zur Populationsdynamik der Kleinnager in den Tropen und ihre Ursachen. — Bonn. Zool. Beitr. **4**, Heft 1—2.

Zimmermann, K., (1955). — Körpergröße und Bestandsdichte bei Feldmäusen *(Microtus arvalis)*. — Ztschr. f. Sgtkd. **20**, 114—118.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mammalian Biology (früher Zeitschrift für Säugetierkunde)

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: 21

Autor(en)/Author(s): Reichenstein H.

Artikel/Article: Zur Dynamik der Sexualproportion bei der Feldmaus, Microtus arvalis (Pallas) 184-191