

WICKLER, W.; SEIBT, U. (1974): Doppelklick – Orientierungslaute bei einem Epauletten-Flughund. *Naturwissenschaften* 61, 367.

WICKLER, W. (1976): Field Studies on the African Fruit Bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall), with Special References to Male Calling. *Z. Tierpsychol.* 40, 345–376.

Anschrift des Verfassers: HORST HERBERT, Institut für Biologie III (Zoophysiologie) der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Fortpflanzungsperiodik myomorpher Nager eines afrikanischen Tieflandregenwaldes (Ost-Zaire)

Von F. DIETERLEN

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Eingang des Ms. 27. 11. 1984

Abstract

Relations between environmental factors and breeding periodicity of myomorph rodents of an African lowland forest (Eastern Zaire)

Investigated seasonal breeding activity of 1145 adult females of 13 species of myomorph rodents in a Central African lowland forest. Basic studies concerned climate, vegetation and phenology. In most species the annual breeding course is very similar, but intensity and length are different. A clear relation, but not a direct dependence between rainfall and breeding could be shown. Breeding activity was increasing and on a high level during the first six months of the rainy season, but decreasing in the last third. In the drier phase during three months it was relatively low. Studying seasonal availability of food – fruits and seeds of trees – revealed that, inspite of the vicinity to the equator, there are fairly clear flowering and fruiting rhythms, influencing breeding by peaks of fruit production. These relations could be shown in two almost perfectly paralleling curves. Thus it appears that reproduction is directly dependent on this kind of food. This view is supported by a different breeding pattern of three insectivorous rodent species. So conditions are appropriate for certain population dynamics but generally not for abundant breeding and "outbreaks". Although most species can be considered as k-selected, their mean of annual breeding activity is very high, thus a high level of predation and/or mortality from other causes can be concluded.

Einleitung

Der tropische, speziell der äquatornahe Regenwald hat einmalige Eigenschaften, die einen Vergleich von Umweltfaktoren mit Fortpflanzung und Ernährung in der Tierwelt besonders interessant machen: sein Klima ist von ganzjährig ausreichenden Niederschlägen und ausgeglichenen warmen Temperaturen geprägt – einem Klima möglicherweise ganz ohne Jahreszeiten. Da aber selbst äquatornahe Gebiete nicht völlig frei von ständiger oder schwankender Jahreszeitlichkeit sind, ergeben sich viele Fragen. Z. B.: Inwieweit vermögen sich Zeiten nur schwach verminderter Niederschläge auf die Fortpflanzung auszuwirken? Welchen Einfluß kann eine Vegetation ausüben, die größtenteils aus Bäumen besteht und als Ganzes jahreszeitlich nicht umgestaltet wird, die immer denselben Schutz, dieselbe Dichte, die gleichen Lichtverhältnisse bietet? Anders als in laubabwerfenden Wäldern, Savannen und trockeneren Gebieten wird sie ja nicht durch Verdorren, Brände, Abernten, Weidetiere usw. dezimiert.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0152 \$ 02.50/0

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 152–166

© 1985 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Nach meinen Erfahrungen aus anderen Vegetationszonen Zentralafrikas (DIETERLEN 1967a, c) schien es wichtig, alle Fragen des Vorkommens, der Fortpflanzung, Ernährung usw. von Kleinsäugetern mit den (periodischen) Veränderungen in ihrer Umwelt zu vergleichen, also mit Klima und Vegetation.

Dabei sollte besonders auf einen eventuellen Zusammenhang zwischen Fortpflanzungsaktivität und möglicherweise bestehenden Blüh- und Fruchtrhythmen der Bäume des tropischen Regenwaldes geachtet werden. Beide Phänomene wurden in langjährigen Untersuchungen bearbeitet (DIETERLEN 1967b, 1978).

Das Untersuchungsgebiet – Lage, Klima, Vegetation

Alle in dieser Arbeit genannten Untersuchungen wurden im 10-km-Bereich der Urwald-Station Irangi durchgeführt. Sie war eine Außenstelle des ehemaligen I.R.S.A.C. (heute IRS) Lwiro/Bukavu, gelegen im östlichen Zaire (Provinz Kivu) im Tieflandsregenwald des Kongobeckens. Meereshöhe: 850 m, Koordinaten: 01°54' S/28°27' E. Das landschaftliche Relief hat Mittelgebirgscharakter und die um die Station aufragenden, dicht bewaldeten Bergrücken sind stark strukturiert. Die menschliche Besiedelung ist relativ dünn.

Das Klima kann, bezogen auf Tages- und Jahresablauf als gleichmäßig warm bezeichnet werden. Die Niederschläge sind sehr hoch, aber nicht gleichmäßig über das Jahr verteilt. Hoch ist auch die Anzahl der Regentage und der ständige Gehalt an Luftfeuchtigkeit. Die Tageslänge unterliegt hier, knapp südlich des Äquators, nur geringen Schwankungen. Sie betragen im Jahresverlauf nur etwa zwölf Minuten. Die Klimadaten in Tab. 1 stammen aus DIETERLEN (1978).

Tabelle 1

Temperatur und Luftfeuchtigkeit im Primärwald (Bodenzone) von Irangi

Ermittelt in 46 Beobachtungstagen im Abstand von je einer Woche zwischen Dezember 1971 und November 1972. Beobachtungszeiten 24 Stunden (aus DIETERLEN 1978)

	Mittelwerte und Amplitude (°) der täglichen Werte		Mittel	Tagesamplitude		Jahresmittel
	Min.	Max.		Min.	Max.	
Temperatur	18,8 °C (16,5–21)	23,2 °C (20–25)	4,4 °C	0,5 °C (19,5–20)	7,5 °C (17,5–25)	ca. 20,5 °C
relative Luft- feuchtigkeit	79,3 % (58–90)	91,5 % (87–97)	12,2 %	2,0 % (92–94)	32,0 % (58–90)	ca. 90 %

Die beiden regenreichsten Gebiete Afrikas liegen im Bereich des Kamerunberges und in der Küstenzone von Liberia und Sierra Leone. Ein drittes, weit im Kontinent liegendes Niederschlagszentrum, mit Jahreswerten zwischen 2000–3000 mm, ist direkt westlich der zentralafrikanischen Schwelle gelegen. Er umschließt auch die Station Irangi, die einen Jahresniederschlag von 2646 mm und 243 Regentage aufweist (Abb. 1).

Aus Abb. 2 sind die Monatswerte des Niederschlags zu ersehen. Sie wurden während sieben bis zwölf Jahren in der Periode 1958–1974 gesammelt. Die bei weitem regenreichsten Monate sind November und Dezember. Mit 232–250 mm Niederschlag sind Januar, Februar, April, September und Oktober einander sehr ähnlich. Der Mai ist als Übergang zur etwas weniger feuchten Periode Juni bis August anzusehen, Monate, die mit 116–156 mm noch so viel Niederschlag erhalten, daß die Bezeichnung Trockenzeit (internationale Norm: weniger als 50 mm monatlich) für keine Zeitspanne gelten kann. Dennoch hebt sich diese trockene Periode mit ihren beträchtlichen ökologischen Konsequenzen aus der übrigen Zeit des Jahres heraus.

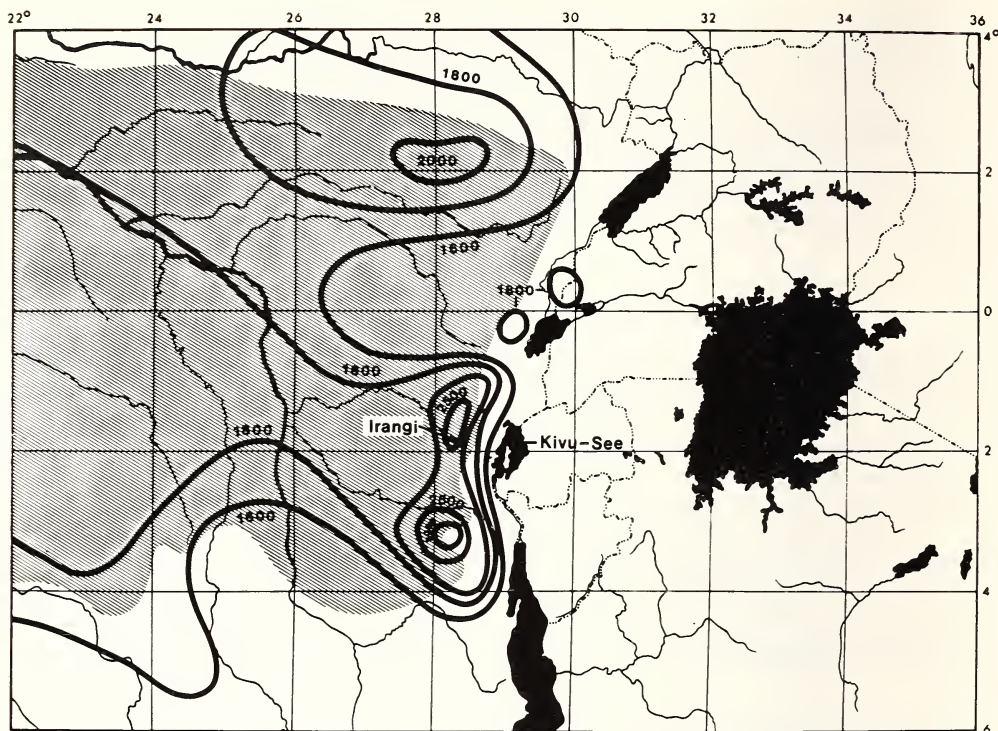


Abb. 1. Das Gebiet von Irangi im östlichen Teil des zentralafrikanischen Regenwaldblocks (schraffiert). Schwarze Linien: Isohyeten mit Niederschlagszentren direkt westlich des zentralafrikanischen Grabens. (Aus: DIETERLEN 1978)

Die Pflanzenwelt der Region von Irangi gehört nach MILD BRAED (1966) zum „Tropischen immergrünen Regenwald des Tieflandes“. Dazu und zur Beschreibung der Fangbiotope mehr bei DIETERLEN (1976, 1978 und 1985).

Material und Methoden

Unsere Methoden Kleinsäuger zu sammeln und die Fortpflanzungsaktivität zu bestimmen, habe ich in der vorangegangenen Arbeit (DIETERLEN 1985) ausführlich geschildert.

Von 1963–1967 wurde gelegentlich oder regelmäßig von Juni 1971 bis November 1973, also 30 Monate lang, ununterbrochen in Irangi gesammelt. Die Fänge wurden präpariert oder in Alkohol konserviert. 1971–1973 wurde in regelmäßigem Turnus in 24 bzw. 36 Fangbiotopen gesammelt. Etwa 60 % der Fänge stammen aus Primärwald, der Rest aus Sekundärwald und Anbauflächen. In der gesamten Zeit wurden ungefähr 3600 Fänge myomorpher Nager aus 18 Arten gemacht, von denen 13 in dieser Untersuchung berücksichtigt sind. Über unsere Sammelmethode und Beobachtungen blühender und fruchtender Pflanzen siehe DIETERLEN (1978) und weiter unten.

Ergebnisse

In der vorangegangenen Arbeit (DIETERLEN 1985) wurden die Fortpflanzungsdaten der myomorphen Nagetierarten in ihrer Gesamtheit dargelegt und besprochen. Die Umwelteinflüsse sollen erst hier mit dem Fortpflanzungsverlauf in Abhängigkeit von der Jahreszeit

verglichen werden. Die Daten stammen aus 3541 Fängen, die sich auf folgende 13 Arten verteilen:

<i>Hybomys lunaris</i>	25 %	<i>Oenomys hypoxanthus</i>	2 %
<i>Praomys jacksoni</i>	22 %	<i>Lemniscomys striatus</i>	1 %
<i>Hylomyscus alleni</i>	14 %	<i>Mus minutoides</i>	1 %
<i>Malacomys longipes</i>	13 %	<i>Lophuromys luteogaster</i>	1 %
<i>Lohuromys flavopunctatus</i>	8 %	<i>Thamnomys rutilans</i>	0,5 %
<i>Deomys ferrugineus</i>	7 %	<i>Colomys goslingi</i>	0,5 %
<i>Stochomys longicaudatus</i>	5 %		

Fortpflanzungsaktivität und Niederschlag

Abb. 2 und Tab. 2 zeigen, daß zwischen beiden Phänomenen ein enger Zusammenhang besteht. In den trockeneren Monaten Juni bis August ist die Fortpflanzung eindeutig eingeschränkt. Nach dieser Periode ist sie mit dem Ansteigen der Niederschläge aktiviert und nimmt zum September hin steil zu. Über Oktober und November wird sie dann trotz weiter steigender Niederschläge (Jahresmaximum im November) ganz schwach rückläufig,

Tabelle 2

Prozentualer Anteil fortpflanzungsaktiver Weibchen aller untersuchten Arten der gesamten Beobachtungszeit 1963–1973

Erste Spalte: Gesamte Anzahlen des gleichen Beobachtungsmonats und Summe der in diesem Monat untersuchten Tiere

Monat	Monate	Zahl der ♀♀	Fortpflanzungsaktivität in %	
			Gesamtmittel	Extremwerte
Januar	3	48	76	60–100
Februar	2	39	90	88– 93
März	2	34	80	61–100
April	4	112	70	39–100
Mai	2	26	62	44– 80
Juni	5	197	41	25– 64
Juli	4	127	49	24– 87
August	4	130	41	15– 62
September	4	123	67	55– 83
Oktober	4	152	67	55– 89
November	4	132	64	29– 82
Dezember	2	30	86	79– 93

steigt dann wieder steil an und erreicht im Dezember einen Gipfel mit 86 %. Zum Januar erfolgt ein 10 % betragender Rückgang und zum Februar ein erneuter Anstieg auf das Fortpflanzungsmaximum von 90 %.

Obleich die insgesamt 9monatige intensive Regenzeit bis Mai anhält (Monatswerte von 200–250 mm zwischen Januar und Mai) und erst zum Juni dann ein klares Nachlassen zum Jahresminimum eintritt, setzt schon im Februar ein unaufhaltsamer Abfall der Fortpflanzungsaktivität ein. Er erreicht ebenfalls im Juni (mit immerhin noch 41 %) seinen ersten Tiefpunkt.

Ob dieses Nachlassen populationsdynamisch zu deuten ist, d. h. ob hier z. B. die älteren Weibchen, die bisher die Fortpflanzung auf hohen Werten hielten, eine Pause einlegen, ist sehr fraglich (vgl. DIETERLEN 1967a); allenfalls könnte der November-Knick so gedeutet werden. Spätestens ab Februar müßten sich aber die ab September geborenen Weibchen, jetzt adult, in der Vermehrung steigend bemerkbar machen. Es tritt aber, im Gegenteil, ein unaufhaltsames Nachlassen ein.

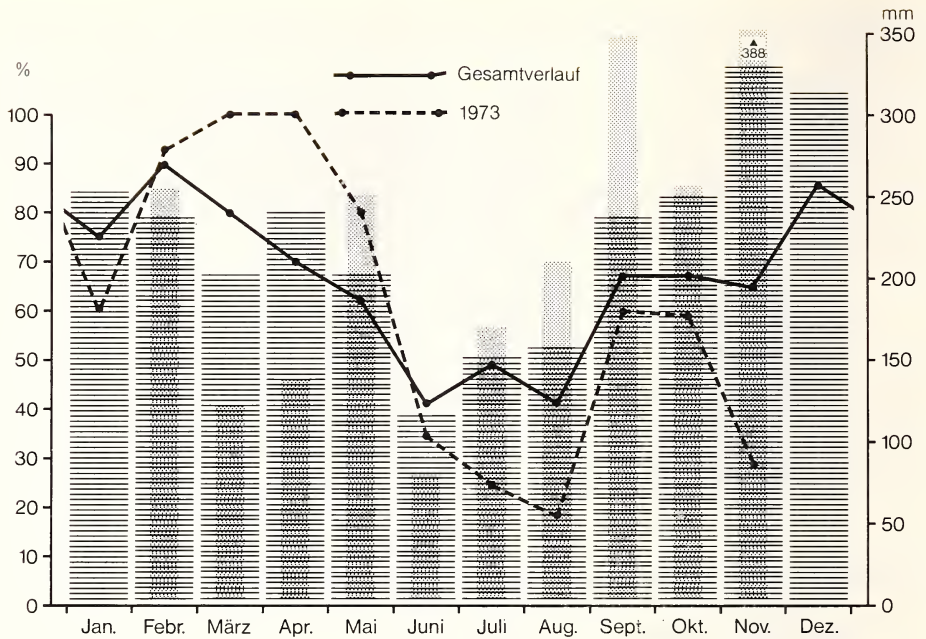


Abb. 2. Vergleich des langjährigen Fortpflanzungsverlaufs von Monat zu Monat (Gesamtverlaufskurve) und der Fortpflanzungskurve auf 100 % an und hält sich zwei Monate auf dem hohen Wert ($n = 26$). Dann läßt die Fortpflanzungsaktivität, mit zweimonatiger Verspätung, sehr stark nach und ist im Juni auf nur 35 %. Auch das Jahresminimum des Niederschlags liegt in diesem Monat. Während die Niederschläge zum September überrnormal, aber gleichmäßig, anwachsen, fällt die Fortpflanzung weiter ab und erreicht im August mit 15 % ein sehr tiefes Jahresminimum. Dann steigt sie normgemäß zum September steil an und hält sich im Oktober auf gleichem Niveau. Während es im November durchschnittlich ein leichtes Abfallen gibt, ist das Nachlassen im November 1973 auf 29 % ganz ungewöhnlich. Der November-Niederschlag lag mit 388 mm weit über dem Mittel.

Wie die Niederschlagsverteilung von Jahr zu Jahr einen unterschiedlichen Verlauf nimmt, das Grundschemata aber stets einhält, so gibt es auch in der Fortpflanzungsaktivität entsprechende Unterschiede. Als etwas extremes Beispiel sei das Jahr 1973 (ohne Dezember) angeführt (Abb. 2).

Bei durchweg hohen Niederschlägen (für die im Januar keine genauen Werte vorlagen), beginnt das Jahr mit dem typischen Januarknick der Fortpflanzung und dem ebenso typisch steilen Anstieg zum Februar. Im ungewöhnlichen, weil regenarmen März und April steigt dann die Fortpflanzungskurve auf 100 % an und hält sich zwei Monate auf dem hohen Wert ($n = 26$). Dann läßt die Fortpflanzungsaktivität, mit zweimonatiger Verspätung, sehr stark nach und ist im Juni auf nur 35 %. Auch das Jahresminimum des Niederschlags liegt in diesem Monat. Während die Niederschläge zum September überrnormal, aber gleichmäßig, anwachsen, fällt die Fortpflanzung weiter ab und erreicht im August mit 15 % ein sehr tiefes Jahresminimum. Dann steigt sie normgemäß zum September steil an und hält sich im Oktober auf gleichem Niveau. Während es im November durchschnittlich ein leichtes Abfallen gibt, ist das Nachlassen im November 1973 auf 29 % ganz ungewöhnlich. Der November-Niederschlag lag mit 388 mm weit über dem Mittel.

Dieser Jahresverlauf bringt (unter Vorbehalt) folgende Erkenntnisse: Trotz zunehmender Niederschläge nach dem trockensten Monat (Juni) hielt das Nachlassen der Fortpflanzung bis August an. Ein direkter Zusammenhang ist also nicht nachzuweisen. Sehr hohe Niederschläge, wie im November, vermögen die ansteigende Fortpflanzungstendenz nicht über das Normalmaß hinauszutreiben. Der im Mittel schwache Novemberknick ist offenbar niederschlagsunabhängig: weder zum normal hohen Oktoberwert noch zum übermäßigen November-Niederschlag ist eine Beziehung erkennbar. In der gleichen Zeit des Jahres 1972 blieb der Novemberknick bei gleichbleibend hohen Niederschlägen aus,

und die Fortpflanzungskurve stieg steil an: von der typischen Verflachung im September–Oktober (1971–1973) auf den Höhepunkt im Dezember. Auch aus den Werten des Frühjahrs 1973 ist eine direkte Beziehung nicht zu erkennen. Im März/April stieg die Fortpflanzung trotz sehr frühen anomalen Nachlassens der Niederschläge überstark an und erreichte den normalerweise für Februar typischen Jahreshöhepunkt erst in dieser Zeit.

Während die indirekte schematische Beziehung zwischen Fortpflanzung und Niederschlag ein ganz klares Grundmuster erkennen läßt (Abb. 2), ist eine direkte Beziehung zwischen beiden Faktoren nicht vorhanden.

Aus der Fortpflanzungskurve konnten wir ersehen, daß die relativ trockene Zeit von Juni bis August einen beträchtlichen Einfluß auf die Fortpflanzung zu haben scheint, denn das Jahresminimum liegt in diesen Monaten. Warum aber wird dieses Tief bei noch hohen Niederschlägen schon ab Februar angesteuert? Ist dieses Tief nicht eine Folge aus Ereignissen, die ab Februar wirksam werden? Es liegt nahe, die Ereignisse in der Vegetation zu suchen, speziell in (Qualität und Quantität) der Nahrung.

Nahrungsangebot und Fortpflanzung

Einleitung

Das pflanzliche Nahrungsangebot im tropischen Regenwald ist für Säugetiere und Vögel zwar sehr reichhaltig, im Jahresablauf jedoch keineswegs gleichmäßig verfügbar. Das kommt daher, daß es hauptsächlich aus Früchten der Bäume und Sträucher besteht – von denen zumindest viele Säugetierarten stark abhängig sind –, diese aber nicht gleichmäßig produziert werden. Zwar sind viele frugivore Arten auch herbi- oder folivor, und auch Insekten und andere Invertebraten und z. T. auch Wirbeltiere spielen in ihrer Nahrung eine Rolle, die Hauptnahrung aber stellen doch alle Arten von Früchten und deren Samen dar.

Im Rahmen meiner Arbeit stellte sich daher die Frage, inwieweit die Früchte der Bäume den kleinen Nagern als Nahrung dienen und wie sehr diese die Fortpflanzungsaktivität beeinflusst und eventuell steuert.

Daß Früchte, Knollen, Blätter von Pflanzen als Nahrung, oft als Hauptnahrung, in Frage kommen, konnte ich an unzähligen angenagten Stücken am Waldboden feststellen, ferner bei Käfigbeobachtungen und vor allem bei Untersuchungen des Mageninhaltes. Diese Ergebnisse sind erst teilweise ausgewertet und sollen später publiziert werden. Jedenfalls zeigt sich, daß von vielen Baumfrüchten sowohl fleischiger Teil als auch Kerne aller Größen als Nahrung dienen. Welche Arten welche Früchte bevorzugen konnte nur teilweise ermittelt werden. Eine ausführliche Untersuchung zu diesen Fragen, mit einer Fülle von Ergebnissen, die zu einem guten Teil auch auf die Irangi-Populationen zutreffen, hat in der Zentralafrikanischen Republik HUGUETTE GENEST-VILLARD † (1980) durchgeführt.

Nachdem eine eindeutige Fortpflanzungsperiodik der kleinen Nager festgestellt war, ergab sich die Frage, ob auch bei den Bäumen und anderen Regenwaldpflanzen eine Blüh- und Fruchtperiodik existiert, und wenn ja, ob sie in Beziehung zur Periodik der Nager zu bringen ist.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur Phänologie der Urwaldpflanzen wurden schon publiziert (DIETERLEN 1978). Einige Dinge, z. B. zur Sammelmethode, müssen daraus kurz zusammengefaßt zitiert werden.

Ab 1966/67 sammelte ich in Irangi botanische Beobachtungen. Bei den oftmaligen Aufenthalten fielen dann die zwar schwachen, aber doch erkennbaren Veränderungen in der Pflanzenwelt zunehmend auf, besonders bei häufigen Arten oder prominenten Baumgestalten an Straße oder Fluß. Durch Mitarbeit des Technikers der botanischen Abteilung des IRSAC, Cit. NDUMBO KILUNDU ab Juni 1971 konnte dann die Aufstellung einer

Pflanzenliste und die Beobachtung der Phänologie durch diesen feldbotanisch hervorragenden Kenner durchgeführt werden. 30 Monate hindurch sammelte NDUMBO KILUNDU Pflanzen an 36 Stellen in den Kleinsäuger-Fangbiotopen, von denen 22 im Primärwald und 14 in Sekundärbeständen lagen.

Es standen schließlich über 900 Phänologiedaten mit Sammelbelegen zur Verfügung. Dabei wurden in einfacher Form Angaben zur Menge der Blüten oder Früchte gemacht, d. h., ob bei der betreffenden Art wenig oder viel Blüten bzw. Früchte im betreffenden Biotop festgestellt wurden. Diese Notizen wurden dann in der Regel an mehr als einem Individuum der kontrollierten Baum- oder Strauchart durchgeführt.

Die Fruchteperiodik der Baum- und Strauchflora und die Fortpflanzungsperiodik der myomorphen Nager

Es konnte gezeigt werden (DIETERLEN 1978), daß die Anzahl der blühenden und fruchtenden Arten nicht gleichmäßig über den Jahresverlauf verteilt ist, sondern, daß mehr als die Hälfte von 59 Arten, nämlich 32, in der niederschlagsarmen Zeit oder im Anfang der Regenzeit (Juni bis Oktober) blüht und einige Zeit später, zwischen Oktober und April, d. h. in der Regenperiode, fruchtet. Im Gegensatz dazu konnten wir nur 7 Gattungen bzw. Arten feststellen, die als periodisch anzusehen sind und deren Fruchtzeit im anderen Halbjahr liegt, d. h. zwischen Mai und Oktober, der Zeit, in der auch die niederschlagsarme Phase liegt.

Diese grobe, auf Halbjahre festgelegte Gegenüberstellung mit 32 gegen 7 Gattungen bzw. Arten, zeigt die Jahreszeitlichkeit der phänologischen Erscheinungen sehr klar. Die restlichen 20 Gattungen/Arten sind entweder aperiodisch, schwachperiodisch oder schwer zu beurteilen.

Es existiert also eine ausgeprägte Periodizität, d. h. die meisten Baum- und Straucharten blühen und fruchten periodisch. Wenn wir die Blühzeiten – die weniger gesichert sind – außer acht lassen und allein das Fruchten, d. h. den Anteil fruchtender Arten, von Monat zu Monat betrachten (Abb. 3), so stellen wir die in Abb. 4 (unten) dargestellte Entwicklung fest.

Am Ende der neun Monate dauernden regenreichen Periode sinkt die Zahl fruchtender Baum- und Straucharten im Mai auf den Jahrestiefpunkt ab. Ein Anteil von nur 8 % kann fast mit einer Ruhezeit gleichgesetzt werden. Auf die Blütezeit bezogen würde das bedeuten, daß die blühenden Arten oder Individuen mit Andauern der Regenzeit etwa ab Dezember/Januar immer weniger werden oder daß sich aus den Blüten keine Früchte mehr entwickeln.

Bis Juli, zwei Monate später, hat sich die Zahl der fruchtenden Arten vervierfacht, und so ist in diesem Monat ein Hochpunkt festzustellen. Bezogen auf die Niederschläge resultiert dieses Hoch jedoch noch aus dem Ende der Regenperiode. Zum September fällt der Anteil wieder auf 19 %, um sich dann zum Oktober sprunghaft zu erhöhen. Das Oktoberhoch wäre zu einem hohen Anteil aus Arten zu erklären, die bevorzugt in der regenarmen Zeit blühen.

Einem Abfallen im November folgt ein Anstieg auf ein relativ hohes 31 %-Niveau für Dezember und Januar und eine Fortsetzung zum Jahresmaximum von 46 % im Februar. Dieses resultiert zu einem großen Teil aus Arten, die noch im Anfang der Regenperiode – etwa September bis November – geblüht haben. Für die Mehrzahl der Arten scheint diese Zeit die günstigste, d. h. erfolgrächtigste zu sein. Auch der März mit 35 % muß noch in diese Zeit miteinbezogen werden. Mit dem Abfallen im April bis zum Tiefstpunkt im Mai schließt sich der Kreis.

Abb. 4 zeigt die schon bekannte Jahreskurve der Fortpflanzungsaktivität der myomorphen Nager im Vergleich mit der Kurve, die den prozentualen Anteil der fruchtenden Baumarten pro Monat wiedergibt.

Familie	Gattung	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni
ACANTHACEAE	Thomandersia												
ANACARDIACEAE	Pseudospondias												
ANNONACEAE	Xylopia Anonidium Polyalthia												
APOCYNACEAE	Alistonia Conopharyngia Rauvolfia Funtumia Landolphia												
BIGNONIACEAE	Kigelia												
BURSERACEAE	Dacryodes												
CAESALPINIACEAE	Gilbertiodendron Cynometra + Julbernardia Anthothona +												
EUPHORBIACEAE	Uapaca + Macaranga + Ricinodendron Alchornea + Phyllanthus												
GUTTIFERAE	Lebrunia Harungana Pentadesma												
IRVINGIACEAE	Irvingia												
LEEACEAE	Leea												
MELIACEAE	Trichilia + Heckeliana Turraeanthus Entandrophragma Carapa												
MIMOSACEAE	Tetrapleura Piptadeniastrium Cathormion Cathormion Pentaclethra Albizia												
MORACEAE	Antiaris Musanga Myrianthus Ficus +												
MYRISTICACEAE	Staudtia Pycnanthus												
MYRSINACEAE	Maesa Afrardisia Embelia												
MYRTACEAE	Syzygium												
OCTOKNEMACEAE	Octoknema												
OLACACEAE	Heisteria Strombosia												
PAPILIONACEAE	Erythrina												
ROSACEAE	Parinari												
RUBIACEAE	Pausynistalia Aidia Mitragyna Pauridiantha Mussaenda												
SAPINDACEAE	Pancovia Allophylus Laccodisxus												
SAPOTACEAE	Chrysophyllum + Omphalocarpum Autranella												
STERCULIACEAE	Sterculia												
TILIACEAE	Grewia												
ULMACEAE	Trema												

Abb. 3. Fruchtzeiten von 65 Gattungen (Arten) von Bäumen und Sträuchern des Gebietes von Irangi. Die Angaben stammen aus mehreren Jahren. Ganz ausgefüllte Monatsabschnitte bedeuten, daß von der betr. Art in diesem Zeitraum allgemein „viel Früchte“ oder mehrfach „wenig Früchte“ gefunden wurden. Halb ausgefüllte Abschnitte bedeuten einen Fund von „wenig Früchten“, leere Abschnitte keine Funde. Ein + hinter dem Gattungsnamen besagt, daß Früchte bei zwei oder mehr Arten dieser Gattung registriert wurden (Aus: DIETERLEN 1978)

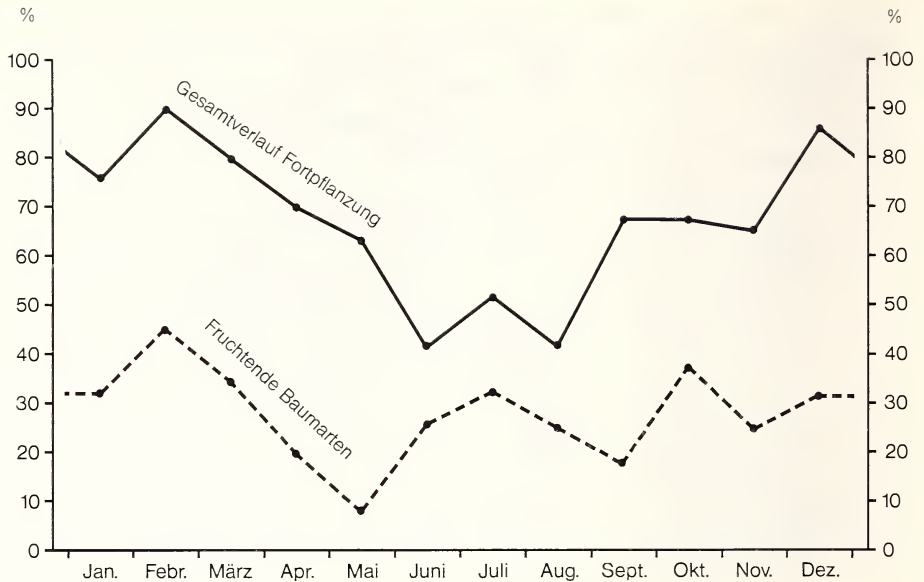


Abb. 4. Vergleich des langjährigen Fortpflanzungsverlaufs von Monat zu Monat (obere Kurve) mit dem monatlichen Anteil fruchtender Baum- und Straucharten, vorwiegend aus der Periode von Mitte 1971 bis Ende 1973 (untere Kurve)

Daß die jährliche Fortpflanzungsaktivität in (direkter) Abhängigkeit zum Baumfrüchteangebot steht, konnte nach den Freilandbefragungen vermutet werden. Trotzdem war es höchst überraschend, als die beiden Kurven eine fast „ideale“ Übereinstimmung erkennen ließen. Dieses Korrespondieren drängt eine direkte Interpretation der Fortpflanzungskurve aus der Baumfrüchtekurve geradezu auf.

Besonders folgenreich wirkt sich die Nahrungsverknappung aus, die sich im Anschluß an das Februarhoch allmählich einstellt und dann im Mai am stärksten ist. In diesen drei Monaten geht die Zahl der fruchtenden Arten um das Sechsfache und die verfügbaren Fruchtmengen (nach einer hier nicht erläuterten Schätzung) um das Neunfache zurück, und gleichzeitig sinkt die Fortpflanzungsaktivität der Nager, deren Tiefpunkt dann in der trockeneren Zeit zwischen Juni und August erreicht ist. Weitere Vergleiche und Folgerungen in der Diskussion.

Fortpflanzungsunterschiede zwischen den Populationen des geschlossenen Waldes und der Felder

Wie schon erwähnt, stammt der größte Teil der in dieser Arbeit verwerteten Fänge adulter Weibchen aus primären und sekundären Regenwaldbiotopen und ein kleinerer Teil aus offeneren Gebieten, d. h. von Feldern, deren Randzonen, von brachliegenden Feldern oder aus Ölpalmenplantagen. Es waren 255 adulte Weibchen, d. h. 22,3 % des Gesamtfanges. Daß sie in das Gesamtergebnis, d. h. unter den Begriff „Regenwald“, einbezogen wurden, ist berechtigt, da 70 % von Arten stammen, die auch im Regenwald vorkommen. Nur der Rest sind typische aus der Savanne stammende Feldbewohner (*Lemniscomys striatus*, *Mus minutoides*).

Angeregt durch Beobachtungen von RAHM (1970), nach denen jahreszeitliche Unterschiede in der Fortpflanzungsaktivität der Biotope „Wald“ und „Feld“ im Gebiet von Irangi bestehen, durchprüfte ich meine Daten. Um zu verlässlichen Aussagen zu gelangen,

Tabelle 3

Prozentsatz der fortpflanzungsaktiven Weibchen (f. akt.) aus sämtlichen Feldbiotopen im Vergleich mit den gleichzeitig in Waldbiotopen gefangenen Tieren sowie Ergebnisse aus allen Waldbiotopen (nach Abzug der Feldbiotop-Fänge) des Gesamtzeitraumes

Monat	aus n Jahren	im gleichen Zeitraum Feldbiotop f. akt. n	Waldbiotop f. akt. n	aus n Jahren	Waldbiotop f. akt. n
Januar	—	—	—	3	76 % 48
Februar	1	84 % 18	100 % 7	2	96 % 21
März	—	—	—	2	80 % 34
April	2	56 % 8	58 % 80	4	70 % 104
Mai	1	40 % 5	45 % 11	2	62 % 21
Juni	3	34 % 64	50 % 88	5	45 % 133
Juli	2	67 % 16	17 % 22	4	36 % 111
August	3	76 % 49	30 % 77	4	26 % 81
September	2	86 % 34	54 % 53	4	60 % 89
Oktober	1	86 % 14	38 % 26	4	62 % 138
November	2	75 % 36	87 % 39	4	68 % 96
Dezember	1	82 % 11	67 % 3	2	80 % 19
Mittel/n		68,6 % 255	54,6 % 406		63,4 % 890

sollten nur Befunde aus Monaten (desselben Jahres) verglichen werden, in denen in beiden Biotopen gefangen wurde. Das Ergebnis ist aus Tab. 3 zu ersehen.

Allerdings zeigte sich, daß zwei Monate mangels Vergleichsfängen überhaupt nicht in Frage kamen, und die Fangzahlen beider Biotope in mehreren Monaten für einen guten Vergleich zu gering waren. So wird versucht, die Ergebnisse des begrenzten Zeitraums der Fänge in den Feldbiotopen mit denen der Waldbiotop des gesamten Zeitraums zu vergleichen, obschon auch dieser Vergleich nicht exakt ist.

Zwei klare Befunde ergeben sich aus dem Vergleich: Erstens beträchtliche Unterschiede in der Fortpflanzungsaktivität und zweitens trotzdem ein erstaunliches Parallellaufen mit Ausnahme der Periode von Juni bis August. Von Februar bis Juni ist die Fortpflanzungsaktivität in den Waldbiotopen durchweg (11–22 %) höher als in den Feldern. In der relativ trockenen Phase ab Juni vollzieht sich ein Umschwung: bei weiter fallender Tendenz bei den Waldpopulationen zum Tiefpunkt im August steigt die Fortpflanzung im Feld steil an und differiert vom Wald im August um 50 %. Dann, mit starkem Ansteigen der Fortpflanzungsaktivität ab September, wird der Verlauf in etwa parallel, wenngleich die Fortpflanzung in den Feldbiotopen noch bis November/Dezember eindeutig höher liegt.

Es ist zunächst schwer, die Unterschiede zu interpretieren, besonders die der wichtigen Phase von Juni bis August. Die Feld- wie die Waldpopulationen haben den Jahrestiefpunkt in dieser Phase, doch steigt die Fortpflanzung im Feld schon ab Juni steil an, während dies im Wald erst ab August, aber dann ebenso steil, der Fall ist. Dadurch dauert das Populationstief bei den waldbewohnenden Arten genau zwei Monate länger. Ich vermute, daß letztlich exogene bzw. anthropogene Faktoren für die Unterschiede und für das rasche Wiederansteigen der Fortpflanzung bei den Feldpopulationen verantwortlich sind. Denn ähnlich wie in Savannengebieten, z. B. im Anbaugebiet am Kivusee, herrscht dort an Feldrändern Vegetation mit kurzfristiger Produktion, wie Gräser und Kräuter, vor, und ferner stehen in den Feldern z. T. hochwertige Nahrungspflanzen. Unter den gedrosselten, aber immer noch ausreichenden, Niederschlägen gedeiht diese Vegetation sehr gut. Da in diesen Biotopen Arten mit entsprechenden ökologischen Ansprüchen dominieren – wie *Lophuromys flavopunctatus*, *Oenomys hypoxanthus*, *Lemniscomys striatus*, *Mus minutoides* – stehen auch die Fortpflanzungsbedingungen nicht schlecht.

Diskussion

Nachdem sich bei vielerlei Untersuchungen zur Fortpflanzungsperiodik von Wirbeltieren in den Tropen erwiesen hat, daß den Faktoren Temperatur, Licht und Tagesdauer zumindest in Äquatornähe nur unbedeutende Funktion zukommt, konzentrierte sich das Interesse auf die Faktoren Niederschlagsverteilung und Nahrungsangebot. Wie bedeutend deren Einfluß ist, zeigten Arbeiten über Kleinsäuger afrikanischer Savannengebiete (z. B. DIETERLEN 1967a; DELANY und NEAL 1969; DELANY 1972; TAYLOR und GREEN 1976).

Danach ist die Fortpflanzung in trockenen Zeiten bei fast allen Arten eingeschränkt und in Regenzeiten aktiviert. Die Niederschläge oder ihr Ausbleiben wirken sich über die Pflanzendecke, die den Tieren als Nahrung und Schutz dient, auf die Fortpflanzung aus, und so haben wir eine direkte Ursachenkette: Niederschläge – Zustand der Vegetation – Fortpflanzung. Anders als die offenen Gebiete der Tropen, bestehen die Regenwälder größtenteils aus immergrünen Bäumen, einer Vegetation also, die als Ganzes keinen jahreszeitlichen Umgestaltungen unterworfen ist und die eine eigene weitgehend typische Tierwelt, also auch Kleinsäugerfauna, beherbergt.

Der Einfluß der Niederschläge und ihrer jahreszeitlichen Verteilung auf die Fortpflanzung konnte auch für den Regenwald klar nachgewiesen werden. Doch zeigte sich – ähnlich wie in der Feuchtsavanne des Kivugebietes (DIETERLEN 1967a) – daß nach etwa fünfmonatiger Dauer der Regenzeit ein stetiger Abfall der Fortpflanzungsaktivität einsetzt, die dann nach weiterem Andauern der Regenperiode mit Beginn der regenarmen Phase ein Tief erreicht, das erst mit Wiederansteigen der Niederschläge, einer höheren Fortpflanzungsaktivität weicht.

Auch DUBOST (1968) stellte bei den Kleinnagern im Regenwald von Makokou/Gabun bei der ganzjährig anhaltenden Fortpflanzungsaktivität drei Maxima und drei Minima fest, die er mit korrespondierenden höheren und niederen Niederschlägen in Beziehung setzte, ohne auf die Ernährungssituation einzugehen. HAPPOLD (1974, 1977, 1978) stellte bei drei Muridenarten im Regenwald von Nigeria ein zweigipfliges Muster jährlicher Fortpflanzungsaktivität fest, das Beziehung zum ebenfalls zweigipfligen Niederschlagsmuster hat, mit diesem aber nicht synchron geht. Dies bedeutet, daß die Fortpflanzungsaktivität schon in der späten Trockenzeit einsetzt, ihren Gipfel aber in der Regenzeit erreicht. Auslösender Faktor könnte dafür die stärkere Früchteproduktion (HAPPOLD 1977) sein, d. h. eine günstige Ernährungssituation schon in der Trockenzeit. Daß zwischen Niederschlag und Fortpflanzungsaktivität eine direkte Beziehung nicht besteht, zeigten in Irangi unter anderem Jahresabläufe mit anomaler Niederschlagsverteilung.

Direkte Zusammenhänge ließen sich jedoch zwischen Fortpflanzungsaktivität und jahreszeitlichem Nahrungsangebot herstellen, und dieses betrifft bei den meisten und dabei den besonders häufigen Arten *Hybomys lunaris* und *Praomys jacksoni*, in erster Linie Früchte und Samen der Bäume. Daher ist es möglich, die Kurven der Baumfruchtproduktion und des Fortpflanzungsverlaufs direkt zu vergleichen.

Diese Befunde werden durch den abweichenden Fortpflanzungsverlauf von drei insektivoren Arten (*Deomys ferrugineus* und zwei *Lophuromys*-arten) noch gestützt. Ihre Periodik scheint nicht der Blüh- und Fruchtperiodik der Bäume zu folgen, sondern von anderen, eventuell mit ihrer Insektennahrung zusammenhängenden Faktoren abhängig zu sein.

In der erstaunlichen Konkordanz der Kurven in Abb. 4 zeigen sich bei genauer Betrachtung auch gewisse Probleme. Wenn man erwartet, daß die Fortpflanzungskurve auf Knicks in der Baumfrüchtekurve reagiert, unterstellt man eine sensible Abhängigkeit der Reproduktion vom Nahrungsangebot der Bäume und damit ein rasches Reagieren auf exogene Faktoren. Beim Vergleich der Kurven könnte dies für die großen Abschnitte Februar bis Mai, Juni bis Juli und September bis Januar zutreffen, nicht aber für Juli und August/September. Die meisten Reaktionen zeigen aber die Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Baumfrüchteproduktion recht deutlich.

Bei getrennter Betrachtung von rein waldlebenden Nagerpopulationen zu solchen der angrenzenden Felder ergab sich bei letzteren eine höhere jährliche Fortpflanzungsaktivität, wohl aufgrund des günstigen Nahrungsangebotes in Zeiten, die für die Waldbiotope kritisch sind.

Wie in den offeneren Gebieten der Tropen gibt es also auch für im Bereich des Bioms Tieflandsregenwald lebende Arten eine Ursachenkette: Niederschläge – Zustand der Vegetation – Fortpflanzung; jedoch mit einem wichtigen Unterschied. Während Klima und Vegetation der offenen Gebiete großen jahreszeitlichen Unterschieden unterworfen sind und die pflanzliche Produktion (mit Ausnahme vielleicht der Baum- und Strauchflora, über deren Bedeutung wenig bekannt ist) überwiegend direkt und kurzfristig niederschlagsabhängig ist, liegen die Verhältnisse im Regenwald anders. Die Jahreszeiten sind dort bei weitem nicht so ausgeprägt, und die Produktion der vorwiegend aus Bäumen bestehenden Vegetation ist nur indirekt und langfristig von den Regenzeiten abhängig. Denn wir haben gesehen, daß mehr als die Hälfte der Bäume in der trockenen Phase (Juni bis August) oder im Anfang der Regenzeit blüht und dann einige Monate später innerhalb der intensiveren Regenperiode von Oktober bis April fruchtet. Der große Abstand zwischen Blüh- und Fruchtzeit bei Bäumen schafft andere Verhältnisse.

So beruht das Baumfrüchtemaximum im Februar und in dessen Gefolge das Fortpflanzungsmaximum zu einem guten Teil auf Auswirkungen der vorjährigen Trockenphase, durch deren gesteigerte Blüte sich ein allmählicher Fruchtmengeanstieg aufbauen konnte. Es sind also längerfristige sich addierende Wirkungen. Der drastische Rückgang an Baumfrüchten von März bis Mai führt dann zum Minimum im Mai, dem im Juni das Fortpflanzungsminimum der Nager folgt. Dieses liegt nur zufällig in der trockenen Phase, denn wenn die Niederschläge in diesem Gebiet ab April/Mai nur wenig oder gar nicht geringer würden, würde sich trotzdem ein Fortpflanzungstief einstellen, weil die Fruchtmenge ebenfalls weiter abnehmen und sich die Ernährungsbedingungen für Jungtiere allgemein verschlechtern würden. So kann man annehmen, daß auch nur ein ausgeprägter, relativ trockener, Monat – z. B. August – einen deutlichen ökologischen Einschnitt machen und eine ähnliche Früchteperiodik bedingen würde.

Der große Jahreszeitenrhythmus wird von (anormalen) Niederschlagsmengen wenig beeinflusst. Dies zeigt das Beispiel von 1973, als die Regenverteilung die Fortpflanzung nicht direkt beeinflussen konnte, da diese fruchteabhängig ist. Ein Ausbleiben oder Verschieben der Trockenphase hätte aber sicher großen Einfluß auf das Fruchten der Bäume und damit später auf die Fortpflanzung. Eine verstärkte Wirkung der in der Regenzeit blühenden Baumarten bzw. der phänologisch ungebundenen Arten würde sich bemerkbar machen, die Fortpflanzungsperiodik in der Fauna würde sich verflachen oder nicht mehr nachzuweisen sein.

Ein weitgehendes oder völliges Verschwinden einer Blüh- und Fruchtperiodik ist theoretisch auch in äquatornahen Gebieten zu erwarten, besonders bei Existenz eines ausgeglichenen Niederschlagsmusters, das eine Jahreszeitlichkeit verhindert. Auf der malayischen Halbinsel sind solche Verhältnisse weitgehend verwirklicht, wie HARRISON (1955) bei seinen Untersuchungen über Klimaeinflüsse und Fortpflanzung der regenwaldlebenden Nagetierarten zeigen konnte. Indessen hat MEDWAY (1972), der über die Phänologie der Waldbäume dieses Gebietes arbeitete, aus den Befunden HARRISON's bewiesen, daß zwei Rattenarten eine jahreszeitliche Abhängigkeit der Fortpflanzung besitzen: "These rats are probably dependent for food to a great extent on fallen fruit, and it is notable that the peak in their reproductive cycle coincided with the seasonal peak of fruiting."

Daß es im Bereich des Äquators Zonen absoluter klimatischer Ausgeglichenheit und in Verbindung damit fehlende oder nur minimale Periodik in Flora und Fauna geben kann, ist zumindest theoretisch möglich. Ganz sicher gibt es im äquatorialen Regenwaldbereich aber auch sog. Umschlagszonen, in denen sich ein nord- bzw. südäquatoriales Klima- und

Niederschlagsmuster mit allen Konsequenzen für Flora und Fauna ausgebildet. Meine klimatologischen, phänologischen und fortpflanzungsbiologischen Befunde zeigen für Irangi ein klar südäquatoriales Muster, obgleich der Untersuchungsort nur knapp 2° südlich des Äquators liegt. Daß knapp 4° nördlich des Äquators in der Zentralafrikanischen Republik ein zu Irangi spiegelbildliches Phänologiemuster herrscht (Früchtemaximum im August), scheint aus den Untersuchungen von GENEST-VILLARD (1980) hervorzugehen. Auch geht damit wahrscheinlich ein entsprechendes Fortpflanzungsmuster der kleinen Nager dieses Gebietes einher.

Zurückkommend auf die Verhältnisse in Irangi kann man vereinfachend resümieren: Das Niederschlagstief bedingt das Blütenhoch der Bäume, diesem folgt dann das Früchte-Hoch, dem wiederum das Fortpflanzungshoch der meisten Nager folgt.

Dieses jährliche Hoch um den Februar ist der ausschlaggebende Faktor für die Entstehung einer Populationsperiodik. Die maximale Amplitude im Jahresverlauf beträgt dabei 49 % (41–90 %) für die Gesamtkurve und 70 % für die Fortpflanzungskurve der nur waldlebenden Arten (26–96 %). Die Tiefpunkte von 41 % und 26 % und das Jahresmittel von 66 % zeigen aber klar, daß die Fortpflanzungsaktivität im Regenwald allgemein sehr hoch ist und nie völlig zum Stillstand kommt. Die Hoch-Zeiten dauern aber nie sehr lange, um Ursache einer Übervermehrung werden zu können.

Es gibt keine Übervermehrungen, weil das jahreszeitlich relativ ausgeglichene Klima keine extreme jahreszeitliche Produktion erlaubt. Außerdem gibt es auch keine besonderen klimatischen Gegensätze zwischen den einzelnen Jahren oder gar Serien von Jahren, aus denen eine ausgeprägte Abundanz-(Zusammenbruchs-)Periodik resultieren könnte.

In Anbetracht des relativ stabilen jahreszeitlichen Nahrungsangebots, der relativ geringen Wurfgröße, der relativ späten Geschlechtsreife bei den meisten Arten und der vergleichsweise stabilen Populationsdichte trifft auf die Mehrzahl der myomorphen Nager des Gebietes das Kriterium für "k-selected species" zu. Die auf den ganzen Jahresverlauf bezogene Fortpflanzungsaktivität ist bei den meisten Arten allerdings sehr hoch. Daher ist anzunehmen, daß sie einer hohen und wohl gleichmäßigen Einwirkung von Freßfeinden ausgesetzt sind und/oder einer auf anderen Ursachen beruhenden Sterblichkeit.

Daß die Beutemacher bei den Nagerpopulationen der Feuchtsavanne des Kivuwestufers eine große Rolle spielen, wurde schon früher gezeigt (DIETERLEN 1967a). Im Regenwald von Irangi scheint es ähnlich zu sein.

Von Raubtieren, die als Freßfeinde in Frage kommen, sind zu nennen: *Herpestes paludinosus*, *H. ichneumon*, *Crossarchus obscurus*, *Genetta victoriae*, *G. servalina*, *G. tigrina*, *Profelis aurata*. Von den Spitzmäusen die große und häufige *Crocidura occidentalis* und andere Arten der Gattungen *Crocidura*, *Sylvisorex* und *Scutisorex*. In erster Linie dürften Jungtiere den Spitzmäusen zum Opfer fallen. Eigene direkte Beobachtungen kann ich nicht bringen, doch mögen die Verluste, d. h. die angefressenen Tiere der in den Schlagfallen gefangenen Nager, zeigen, wie stark die Freßfeinde vertreten sind. In drei Fangperioden (Juli 1965, Juni 1966 und April 1967) konnte ich die Verluste mit 22 %, 21,5 % und 25,5 % beziffern (bei ein- oder zweimaliger Kontrolle pro Tag). Von diesen Fängen waren rund 30–40 % von Raubwild beschädigt und etwa 60 % von Ameisen (vor allem *Dorylus*). Dies bedeutet eine rund 10%ige Einwirkung von Raubwild auf 100 Fallenfänge.

Die Einwirkung durch tag- bzw. nachtaktive Greifvögel bzw. Eulen ist im Regenwald wohl relativ gering. Von den Reptilien spielt die artenreiche Gruppe der Schlangen (*Bitis*, *Naja*, *Thrasops* etc.) aber eine bedeutende Rolle als Freßfeind.

Von wirbellosen Beutemachern scheinen mir nur Ameisen und unter ihnen die großen Treiberameisen (*Dorylus*) eine Bedeutung zu haben und dies insbesondere auf Jungtiere in Bodennestern. Ein Wurf mit noch nicht lauffähigen Jungen, deren Muttertier gerade abwesend ist, ist diesen Tieren rettungslos ausgeliefert. Andere bestandsregulierende Faktoren könnten Parasiten und durch Mikroben bedingte Krankheiten sein. Über ihre Wirkung ist aus dem tropischen Regenwald m. W. nichts bekannt.

Als bestandsgefährdend werden von den klimatischen Faktoren immer wieder extreme Niederschläge vermutet. Sie könnten im Tieflandsregenwald allenfalls dadurch wirksam sein, daß die betroffenen Tiere ertrinken, nicht aber durch Nässe und Abkühlung sterben, da die Temperaturen konstant über einer kritischen Grenze bleiben. Bodenverhältnisse und Bewuchs der Bodenzone des Regenwaldes, die meist sichere Lage der Nester der Nager, ihr Kletter- und Schwimmvermögen, lassen ein Ertrinken auch bei besonders starken Gewitterregen kaum möglich erscheinen. Allenfalls Jungtiere könnten davon betroffen sein.

Danksagung

Für finanzielle Hilfe danke ich dem DAAD, der Stiftung Volkswagenwerk und der DFG. Ferner bin ich allen – Direktoren, Präparatoren, Technikern des IRSAC – die meine Arbeit (auch in schweren Zeiten) unterstützten, zum Dank verpflichtet. Herzlichen Dank sage ich auch dem Graphiker Herrn TH. OSTERWALD für die Anfertigung der Abbildungen.

Zusammenfassung

Aufbauend auf Untersuchungen über Klima, Pflanzenwelt und Phänologie eines afrikanischen Tieflandsregenwaldes im östlichen Zaire und einer vorangegangenen Studie zur Fortpflanzung und Populationsstruktur von 13 Arten myomorphen Nager, werden in dieser Arbeit die Ursachen des jahreszeitlichen Verlaufs der Fortpflanzungsaktivität erörtert.

Der in einer Jahreskurve dargestellte Fortpflanzungsverlauf wird mit Umweltfaktoren verglichen. Eine klare, meist positive, Beziehung, aber kein direkter Zusammenhang besteht zur Niederschlagsverteilung. Untersuchungen zum jahreszeitlichen Angebot an Früchten und Samen der Urwaldbäume zeigten hingegen direkte Zusammenhänge. Trotz der Nähe zum Äquator bestehen im Untersuchungsgebiet recht deutliche Blüh- und Fruchtzyklen, die wiederum die Fortpflanzungsaktivität positiv beeinflussen, was in zwei nahezu parallel laufenden Jahreskurven dargestellt wird. Die Fortpflanzung der überwiegend fruchtfressenden Arten scheint also direkt vom jahreszeitlichen Fruchtangebot abhängig. Dieser Befund wird durch das völlig abweichende Fortpflanzungsmuster bei drei insektivoren Nagerarten gestützt.

Die jährlichen Maxima von Baumfrüchten und Fortpflanzung bedingen auch eine gewisse Populationsperiodik, ohne daß es zu echten Übervermehrungen kommt. Fortpflanzungsunterschiede zwischen Wald- und Feldpopulationen innerhalb des Regenwaldbioms werden erörtert. Die meisten Arten können als sogenannte "k-selected species" bezeichnet werden. Sie haben jedoch eine sehr hohe jährliche Fortpflanzungsaktivität. Daraus kann auf hohe Einwirkung von Fressfeinden bzw. andere Mortalitätsursachen geschlossen werden.

Literatur

- DELANY, M. J. (1972): The ecology of small rodents in tropical Africa. *Mammal Review* 2, 1–42.
- DELANY, M. J.; NEAL, B. R. (1969): Breeding seasons in rodents in Uganda. *J. Reprod. Fertil., Suppl.* 6, 229–235.
- DIETERLEN, F. (1967a): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivu-Seegebietes (Congo). Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen. *Z. Säugetierkunde* 32, 1–44.
- (1967b): La dynamique des populations des Muridés dans les forêts centrafricaines (région du Kivu). *Chronique de l'IRSAC* 2, 33–34.
- (1967c): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. *Zool. (Syst.)* 94, 369–426.
- (1978): Zur Phänologie des äquatorialen Regenwaldes in Ost-Zaire (Kivu), nebst Pflanzenliste und Klimadaten. *Dissertationes Botanicae* 47, J. Kramer Verlag: Lehre.
- (1985): Daten zur Fortpflanzung und Populationsstruktur der myomorphen Nager eines afrikanischen Tieflandsregenwaldes (Ost-Zaire). *Z. Säugetierkunde* 50, 68–88.
- DUBOST, G. (1968): Aperçu sur le rythme annuel de reproduction des Muridés du Nord-Est du Gabon. *Biologia Gabonica* 4, 227–239.
- GENEST-VILLARD, H. (1980): Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baiki, République Centrafricaine.) *Mammalia* 44, 423–484.
- HAPPOLD, D. C. D. (1974): The small rodents of the forest-savanna farmland association near Ibadan, Nigeria, with observations on reproduction biology. *Rev. Zool. Afr.* 88, 814–836.
- (1977): A population study of small rodents in the tropical rain forest of Nigeria. *Terre et Vie* 31, 385–458.
- (1978): Reproduction, growth and development of a West African forest mouse, *Praomys tullbergi* (Thomas). *Mammalia* 42, 73–95.

- HARRISON, J. L. (1955): Data on the reproduction of some Malayan mammals. *Proc. Zool. Soc. London* 125, 445–460.
- MEDWAY, L. (1972): Phenology of a tropical rain forest in Malaya. *Biol. J. Linn. Soc.* 4, 117–146.
- MILDBRAED, J. (1966): *Grundzüge der Vegetation des tropischen Kontinental-Afrika*. Willdenowia, Beih. 2.
- RAHM, U. (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. *Rev. Suisse Zool.* 77, 635–646.
- RICHARDS, P. W. (1966): *The Tropical Rain Forest. An Ecological Study*. Cambridge: Univ. Press.
- TAYLOR, K. D.; GREEN, M. G. (1976): The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. *J. Zool., Lond.* 180, 367–389.

Anschrift des Verfassers: DR. FRITZ DIETERLEN, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1

Pugmarks and the biology of the Bobcat, *Lynx rufus*

By MARSHA S. WINEGARNER

Receipt of Ms. 18. 11. 1984

Abstract

The maternal behavior, dispersal of cubs and associations with an adult, male consort of a 7-year-old female bobcat (*Lynx rufus floridanus*) are described. Data are based on foot tracking and direct observations from June 1980 to August 1981. Pugmarks were used to identify movements of individuals who were identified by facial patterns, size, and color patterns. Cubs born in May 1980 (one male, one female) received solid food at 8 weeks of age, nursed for 4 months, and at 9 months of age dispersed to opposite ends of the home range. They left the area at 14 months of age when their mother traveled with another litter. Consorts shared a home range, and sometimes rested together away from cubs. The male traveled widely in the range and occasionally left it, while the female moved within the boundaries. Methods of conspecific identification and communication included olfaction and vocalization.

Introduction

Bobcats (*Lynx rufus*) are a valuable natural resource both esthetically and in the control of rodent and lagomorph populations. Knowledge of their spacial and temporal occupation of an area is needed, particularly with regard to the movement of adults and the dispersal of young. This is important for proper management, especially in Florida and other states where they are hunted and their habitat continues to be destroyed. Present knowledge of the social interactions of the bobcat is derived from compilations of observations of hunters, naturalists, and pet owners (SETON 1929; GRINNELL et al. 1937; YOUNG 1958; VAN WORMER and TERRES 1964), from radiotelemetry studies (PROVOST et al. 1973; BAILEY 1974; HALL and NEWSOM 1976; KITCHINGS and STORY 1978; GUENTHER 1980), and from breeding data on captives (MEHRER 1975). Bobcats are solitary, except for a strong social bond between a female and her dependent cubs. The presence of a consort within the home range of the female has been observed (MCCORD 1973; GUENTHER 1980). BAILEY (1973) and KITCHINGS and STORY (1979) report on the dispersal of young from their natal home range.

A female bobcat (*L. r. floridanus*), born in 1974, has produced cubs each year since 1976 and she is habituated to me (WINEGARNER and WINEGARNER 1982). In 1980 I found that travels of individual bobcats may be monitored on the sandy soils of central Florida by following their pugmarks. In this paper I discuss the history and value of tracking

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mammalian Biology \(früher Zeitschrift für Säugetierkunde\)](#)

Jahr/Year: 1984

Band/Volume: [50](#)

Autor(en)/Author(s): Dieterlen Fritz

Artikel/Article: [Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Fortpflanzungsperiodik myomorpher Nager eines afrikanischen Tieflandregenwaldes \(Ost-Zaire\) 152-166](#)