

Untersuchungen zum
Sozialverhalten des Rotfuchses (*Vulpes vulpes* L.)

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Forstwissenschaftlichen Fakultät
der Albert-Ludwigs-Universität
Freiburg i. Brsg

vorgelegt von
Thomas A. M. Kaphegyi

Freiburg im Breisgau
2002

Dekan:

Prof. Dr. G. Becker

Referent:

Prof. Dr. D. Eisfeld

Korreferentin:

Prof. Dr. B. Koch

Dank

An erster Stelle und aus ganzem Herzen danke ich meiner Ehefrau Ursula Kaphegyi. Ohne sie wäre diese Arbeit nicht zustande gekommen.

Ganz herzlich bedanke ich mich bei unseren Mitarbeitern, die im Laufe der Zeit zu unserer „Fuchsgruppe“ gestoßen sind. Julia Degmair, Aurel Heidelberg, Hauke Petersen, Rüdiger Stahl, Erica Bina, Valentin Dresely, Michael Merz, Andreas Kaphegyi, Jan Linder und Tanja Klein haben durch ihren tollen Einsatz einen großen Beitrag zu unserer Arbeit geleistet. Unsere Zusammenarbeit hat mir sehr viel Freude bereitet, und wir haben neue Freunde gewonnen.

Prof. Dr. D. Eisfeld, Leiter des Arbeitsbereichs Wildökologie & Jagdwirtschaft, danke ich für die intensiven Diskussionen und wichtige Korrekturen.

Bei Prof. Dr. B. Koch, Leiterin der Abteilung Fernerkundung, bedanke ich mich herzlich für die Übernahme des Korreferats. Ihre spontane Bereitschaft, sich mit Füchsen „auseinander zu setzen“, hat mich sehr gefreut.

Für interessierte und engagierte Unterstützung bedanke ich mich bei FDir. Butz, Leiter des Staatl. Forstamtes Kirchzarten. Ebenso gilt mein besonderer Dank seinem Vorgänger, FDir. Vinnai, für die Ermöglichung unseres Forschungsprojektes im Forstbezirk Kirchzarten.

Mein Dank für ihre Rücksichtnahme auf „unsere“ Füchse gilt W. Lorenz, G. Meier und C. Römer-Litzmann.

Vielen Dank für ihren „Blitzeinsatz“ meinem Schwager Henning Wallmann und meinem Freund Andy Selter.

Meinen Eltern und Schwiegereltern vielen Dank für das Bändigen der „kleinen Ungeheuer“.

Für statistische Beratung und unkonventionelle Einsatzbereitschaft danke ich Dr. Rüdiger Mutz. Vielen Dank an Uli Müller für die GIS-Hilfe-Telefonate. Bei Andrea Bartels bedanke ich mich für die gute Zusammenarbeit bei der Fuchsgenetik.

Für finanzielle Unterstützung spreche ich dem Ministerium Ländlicher Raum Baden-Württemberg meinen Dank aus. Besonderer Dank gebührt hierbei Dr. Frieder Dinkelaker für seinen Einsatz für unser Projekt.

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
1.1 Stand der Forschung zum Sozialverhalten des Fuchses	4
1.2 Problemstellung	9
1.3 Ziel der Arbeit	12
2. Material und Methoden	13
2.1 Untersuchungsgebiet	14
2.2 Fang und Markierung der Füchse	15
2.3 Telemetrische Datenaufnahme	17
2.3.1 Ortung der Tagesruheplätze	17
2.3.2 Ortungen während der nächtlichen Aktivitäten	19
2.3.3 Peilgenauigkeit	20
2.4 Auswertung der Telemetriedaten	21
2.4.1 Ermittlung der Streifgebiete	21
2.4.2 <i>Kernel</i> -Berechnungen	24
2.4.3 Simultane Ortungen und Kontaktraten	27
2.5 Genetische Analysen	27
2.5.1 Maternale Verwandtschaftslinien	28
2.5.2 Typisierung anhand autosomaler Mikrosatelliten	28
3. Ergebnisse	31
3.1 Raumnutzung	31
3.1.1 Streifgebiete	31
3.1.2 Nächtliche Aktivitäten	34
3.1.3 Tagesruheplätze	39
3.2 Baustandorte und Jungfüchse	41
3.3 Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Füchse	44
3.4 Gegenseitiges Verhalten der Füchse	50
3.4.1 Raumaufteilung zwischen den Füchsen	50

3.4.2 Kontakte an den Tagesplätzen	55
3.4.3 Kontakte während der nächtlichen Aktivitäten	58
4. Diskussion	61
4.1 Methodische Aspekte	61
4.1.1 Erfassung der Streifgebiete	61
4.1.2 <i>Kernel</i> berechnungen	63
4.1.3 Analyse der Kontakte zwischen den Füchsen	64
4.1.4 Peilgenauigkeit	66
4.1.5 Unabhängigkeit der Daten	68
4.1.6 Genetik	70
4.2 Raumnutzung	72
4.2.1 Streifgebiete	72
4.2.2 Tagesplätze	73
4.2.3 Nächtliche Aktivitäten	74
4.3 Sozialverhalten	76
5. Zusammenfassung	85
6. Literatur	86
7. Anhang	96

1. Einleitung

Die Familie der hundeartigen Raubtiere umfasst 14 Fuchsarten (MACDONALD 1992). Eine dieser Spezies, der Rotfuchs (*Vulpes vulpes*), besiedelt heute das weltweit größte Verbreitungsgebiet aller Carnivoren und löste den durch menschliche Verfolgung aus vielen Regionen verdrängten Wolf (*Canis lupus*) in dieser Rolle ab. Der Rotfuchs kommt nahezu in der gesamten Palaearktis vor (LLOYD 1980). Füchse besiedeln hierbei vom Hochgebirge bis in die Zentren von Stadtgebieten hinein die unterschiedlichsten Lebensräume (z.B. HARRIS 1980; CAPT & STALDER 1988). Die Fähigkeit, unterschiedlichste Habitate nutzen zu können, wird bei der Besiedlung neuer Lebensräume, wie z.B. Australien, besonders deutlich. Im Jahr 1845 ließen britische Auswanderer aus ihrem Heimatland importierte Füchse in der Nähe von Melbourne im Südosten Australiens frei, um die in England traditionelle Fuchsjagd ausüben zu können. Bereits 1911 hatten Nachkommen dieser eingeführten Rotfüchse die inneraustralischen Wüstenlandschaften durchquert und breiteten sich im Westen dieses Kontinentes aus. Die Anzahl von 893.000 in Westaustralien in den Jahren zwischen 1929 und 1960 getöteten Füchsen weist auf die erfolgreiche Besiedlung dieser Region durch die eingeführte Carnivorenart hin (MACDONALD 2000). Eine wichtige Voraussetzung für die Anpassungsfähigkeit des Fuchses an unterschiedliche Lebensbedingungen ist sein opportunistisches Nahrungsverhalten. Das Nahrungsspektrum erstreckt sich von Regenwürmern über Insekten, Kleinsäuger, Vögel und anderen Vertebraten bis zu großen Säugetieren. Weiter nutzen Füchse Aas, Abfall und in der entsprechenden Jahreszeit Früchte als Nahrung (WANDELER & HÖRNING 1972; BROSSET 1975; LLOYD 1980; IOKEM 1985; CAPT & STALDER 1988; KLEIN 1998).

Neben der Möglichkeit, ein breites Nahrungsspektrum zu nutzen, dürfte sein flexibles Sozialverhalten ausschlaggebend für die erfolgreiche Verbreitung des Rotfuchses sein. Verschiedene Forschungsarbeiten deuten an, dass sich Ausprägungen der sozialen Organisation des Fuchses sowohl in unterschiedlichen Habitaten als auch bei wechselnden Lebensbedingungen im selben Gebiet unterscheiden können (VOIGT & MACDONALD 1984; LINDSTRÖM 1989; ZABEL & TAGGERT 1989).

Einige Autoren vermuten, dass das flexible Sozialverhalten des Fuchses als Anpassung an den durch größere Prädatoren erzeugten Feinddruck entstanden ist (z.B. CAVALLI-

NI 1996). Tatsächlich stellen größere Prädatoren einen nicht unerheblichen Mortalitätsfaktor in Fuchspopulationen dar (MECH 1966; SARGEANT & ALLEN 1989; STEPHENSON ET AL. 1991; RALLS & WHITE 1995; JOBIN 1998). Ein Hinweis auf den Einfluss größerer Raubtiere auf Fuchspopulationen ergibt sich daraus, dass z.B. in Nordostspanien nach Ausrottung des Wolfes ein Anstieg der dortigen Fuchspopulationen beobachtet werden konnte (RUIZ-OLMO ET AL. 1990).

Ihre Anpassungsfähigkeit erleichtert den Füchsen die Besiedlung von Stadtbereichen, wie sie seit einigen Jahrzehnten beobachtet wird (z.B. HARRIS 1980). Die unmittelbare Nähe dieses Wildtieres zum Menschen und die damit verbundenen Gefahren durch Zoonosen wie Tollwut oder Echinococcosis werfen Fragen zum Umgang mit dem Phänomen der Stadtfüchse und generell zum Management von Fuchspopulationen auf.

Die Einstellung des Menschen gegenüber Füchsen ist seit jeher durch die Intention geprägt, Füchse zu jagen und zu töten. Fuchsjagden im großen Stil sind bereits aus der Zeit Alexanders des Großen überliefert. Im 18. Jh. galt die Fuchsjagd vor allem in England als beliebter „Sport“ der gehobenen Gesellschaftsschichten. Hauptsächlich wurde der Fuchs jedoch wegen seiner Übergriffe auf Haustiere als Schädling verfolgt und zeitweise auch wegen seines Pelzes als Ressource genutzt. Noch vor wenigen Jahrzehnten notierte die *Ontarios Trappers Association* Durchschnittspreise von Cdn. \$203 je Fuchspelz und einen Rekordpreis von bis zu Cdn. \$486 im Jahr 1979 für Bälge von besonderer Qualität (MACDONALD 2000). In der heutigen Zeit spielen zumindest in Westeuropa ökonomische Aspekte als Anreiz für die Fuchsbejagung keine Rolle mehr; jagdliche Eingriffe in die Fuchsbestände werden als Maßnahme zur Bekämpfung von auf den Menschen übertragbaren Krankheiten und zur Stützung der Populationen seltener Arten, die zum Nahrungsspektrum des Fuchses gehören, propagiert.

Vor allem im Zusammenhang mit der Tollwutbekämpfung zeigte sich jedoch, dass es sogar in Verbindung mit Baubegasungen mittels jagdlicher Reduktionsmaßnahmen nur bei wenigen Dezimierungskampagnen gelang, die Populationsdichte unter den Schwellenwert abzusenken, unter dem die Seuche zum Erliegen kommt (DEBBIE 1991). Die Bemühungen scheiterten an der Reproduktionsleistung und der hohen Anpassungsfähigkeit der Füchse an verschiedenste Umweltbedingungen (WANDELER ET AL. 1974, 1988; BÖGEL ET AL. 1974). Sowohl zur Seuchenbekämpfung als auch als Unterstützung von in ihrem Bestand

gefährdeten Beutetieren des Fuchses ist eine Reduktion nur dann wirkungsvoll, wenn großflächig eine Absenkung der Bestandesdichte gelingt, die nicht aufgrund von Zuwanderung oder erhöhter Reproduktionsleistung durch die Füchse wieder ausgeglichen werden kann. Reduktionsversuche auf großer Fläche zeigten, dass dieses Ziel allein mit den heute zur Verfügung stehenden jagdlichen Mitteln kaum zu erreichen ist. Aufgrund dieser mangelnden Effizienz sollten Forderungen nach der Reduktion des Fuchses kritisch betrachtet werden (KAPHEGYI & BREITENMOSER 1995; KAPHEGYI 1998). Deutlich wird, dass einfache Ansätze wie jagdliche Eingriffe den heutigen Anforderungen an ein Management von Fuchspopulationen nicht gerecht werden. Es wäre zielführender, die der Populationsdynamik dieser Spezies zugrundeliegenden Zusammenhänge zu erkennen und aufbauend auf diesen Erkenntnissen entsprechende Managementmaßnahmen zu konzipieren (z.B. BREITENMOSER ET AL. 1995; KAPHEGYI 1995).

Die erfolgreiche Existenz des Fuchses unter sehr unterschiedlichen Umweltbedingungen deutet darauf hin, dass bei der Verteilung von Ressourcen innerhalb der Population Mechanismen wirken, die eine effiziente Anpassung an die jeweilige Situation erlauben. Obwohl der Fuchs eine der am häufigsten untersuchten Carnivorenarten darstellt und z.B. sein Nahrungs- und auch sein Raumnutzungsverhalten eingehend untersucht wurden, sind wesentliche Aspekte des Sozialverhaltens dieser Spezies noch ungeklärt (ZIMEN 1980; ABLES 1975; CAVALLINI & SANTINI 1996; Übersicht zur Raumnutzung: TREWHELLA ET AL. 1988). Weiterführende Erkenntnisse zur sozialen Organisation des Fuchses dürften deshalb den Schlüssel zu einem eingehenderen Verständnis der Populationsregulation des Rotfuchses darstellen.

1.1 Stand der Forschung zum Sozialverhalten des Fuchses

Die Autoren früher Arbeiten gingen vom Fuchs als territorial lebendem Tier aus, wobei die Territorien von einem adulten Paar und dessen Nachwuchs bewohnt werden (z.B. SCOTT 1943). Man nahm an, dass die Jungen während einer sog. Dispersalphase ab September abwandern, um ein eigenes Territorium zu begründen (STECK U. WANDELER 1980; ZIMEN 1984). Neuere Untersuchungen deuten eine hohe Flexibilität hinsichtlich räumlicher und sozialer Strukturen innerhalb von Fuchspopulationen an (VOIGT & MACDONALD 1984; DONCASTER & MACDONALD 1991). MACDONALD entdeckte (1979) als erster, dass Töchter aus vorausgegangenen Würfen bei der Aufzucht der diesjährigen Jungen eines Fuchspaars mithelfen. Dieser Befund konnte durch weitere Forschungsarbeiten bestätigt werden (MACDONALD 1980, 1981; v. SCHANTZ 1984a; MULDER 1985). Die Autoren schlossen aus ihren Resultaten, dass Füchse unter bestimmten Bedingungen in Familiengruppen organisiert sind, die neben einem dominanten Fuchspaar aus weiblichen, nichtreproduzierenden Nachkommen vorangegangener Jahre bestehen.

Weshalb Füchse diese Verhaltensausrprägung entwickelten, ist bislang nicht abschließend geklärt. Der Vorteil, den Füchse aus der Gruppenbildung ziehen, ist weniger offensichtlich zu erkennen als bei den meisten anderen in sozialen Gruppen organisierten Raubtieren. Als Erklärung für die Evolution der sozialen Organisation in Gruppen wurde für Carnivoren einerseits der Nutzen der gemeinsamen Jagd auf Beute herangezogen (MACDONALD 1983, 1992). Beispielsweise sind im Rudel jagende Wölfe (*Canis lupus*), Rothunde (*Cuon alpinus*) oder auch Afrikanische Wildhunde (*Lycaon pictus*) in der Lage, große, wehrhafte Beutetiere zu überwältigen (z.B. MECH 1970; FRAME ET AL. 1979; JOHN-SINGH 1982; MALCOLM ET AL. 1982). Durch Kooperation eröffnet sich für die Gruppe im Vergleich zum Einzeltier somit ein breiteres Nahrungsspektrum. Andererseits zeigt z.B. die Lebensweise des Mungo (*Helogale undulata rufula*), dass die Gruppe durch ihre erhöhte Aufmerksamkeit und die wirksameren Möglichkeiten zur Verteidigung ihrerseits Schutz gegenüber Feinden bietet (RASA 1986). Bei anderen Carnivorenarten, wie z.B. dem Dachs (*Meles meles*) oder dem Rotfuchs (*Vulpes vulpes*) kann die Bildung von Gruppen nicht allein durch Selektionsdruck aufgrund von Feindabwehr oder Verbesserung der Jagdmöglichkeiten erklärt werden (KRUUK & PARISH 1982; MACDONALD 1981). So können Dachse

bzw. Füchse zwar in Gruppen zusammenleben, wobei die Mitglieder dieser Gemeinschaften jedoch einzeln Jagd auf kleine Beutetiere wie Regenwürmer oder Mäuse machen. Der Nutzen, den die Gruppe für diese Arten bietet, ist offensichtlich nicht in der Jagdstrategie zu suchen - ein Mäusejäger tut gut daran, möglichst leise und deshalb allein vorzugehen - und kann ebenso wenig als wirkungsvoller Schutz gegen Feinde interpretiert werden, weil die Tiere während der Nahrungssuche i.d.R. für sich allein unterwegs sind.

Derzeit stehen im wesentlichen drei Hypothesen zur Debatte, die versuchen, Gruppenbildung bei Füchsen zu erklären. Jeder dieser Ansätze führt die Bildung von Fuchsgruppen auf die Besetzung eines gemeinsamen Areals zurück. Vor allem die sog. *Resource Dispersion Hypothesis (RDH)*, die ursprünglich auf ornithologische Arbeiten zurückgeht und seit einiger Zeit auch unter dem Aspekt der sozialen Organisation von Carnivoren diskutiert wird, stieß in der Fachwelt auf erhebliche Beachtung (ornithologische Arbeiten: WYNNE-EDWARDS 1962; LACK 1966; ORIANS 1969; EMLÉN & ORING 1977; auf Carnivoren angewendet: z.B. MACDONALD 1981, 1983; CARR & MACDONALD 1986; MACDONALD & CARR 1989; GEFFEN ET AL. 1992; MILLS 1997; MEIA & WEBER 1996; POULLE ET AL. 1994).

Die *RDH* baut darauf auf, dass die Größe eines Territoriums von der räumlichen und zeitlichen Verteilung der Ressourcen abhängt. Ein Territorium sollte so beschaffen sein, dass es die Versorgung eines Fuchspaars im Jahresverlauf garantiert und eine erfolgreiche Reproduktion sicherstellt. Die Mindestgröße eines solchen Territoriums, das einem Fuchspaar eine bestimmte Versorgungssicherheit gewährleistet, wird durch die Reichhaltigkeit und die Häufigkeit von Orten bestimmt, an denen Nahrung konzentriert vorliegt. Solche „Schlüsselressourcen“ sind z.B. Rasenflächen, die abhängig von der Luftfeuchtigkeit mehr oder weniger Regenwürmer bieten, Obstbäume, die über mehrere Gärten verteilt sind, jedoch nur zu bestimmten Jahreszeiten Früchte tragen, oder Müll, der von heute auf morgen abtransportiert wird. Diese Nahrungsquellen sind jeweils nur zu bestimmten Zeiten verfügbar und zudem hinsichtlich ihrer Reichhaltigkeit für die Füchse nicht kalkulierbar. Um einem Fuchspaar eine möglichst hohe Versorgungssicherheit zu gewährleisten, muss das Territorium eine entsprechende Anzahl solcher Orte konzentrierter Nahrungsverfügbarkeit beinhalten. Gleichartige Schlüsselressourcen, wie z.B. Obstgärten, werden jeweils zur selben Zeit nutzbar; das jeweils dominante Paar innerhalb eines Territoriums kann jedoch nicht alle Örtlichkeiten, an denen Nahrung verfügbar ist, gleichzeitig besetzen. Dieser

Umstand bietet einer bestimmten Anzahl weiterer Füchse Lebensmöglichkeiten im Territorium. Weil das dominante Paar die jeweils reichhaltigsten Nahrungsklumpungen für sich beanspruchen dürfte, ist die Sicherheit der Versorgung im Jahresverlauf für alle weiteren Territoriumsbewohner geringer einzuschätzen, als die des ranghöchsten Fuchspaars.

Die *Constant Territory Size Hypothesis (CTSH)* geht davon aus, dass die Größe von Territorien in Zeiten der Nahrungsknappheit festgelegt werden (v. SCHANTZ 1984b,c). Diese Mindestgröße soll ein Areal sichern, das einem Fuchspaar auch während Nahrungsgängen längerfristiges Überleben und die Möglichkeit zur erfolgreichen Reproduktion sichert. v. SCHANTZ (1984b,c) vermutet, dass ein solches Territorium bei verbessertem Nahrungsangebot dann weitere Füchse beherbergen bzw. sich für Nachkommen die Möglichkeit bieten könnte, im Territorium der Eltern zu verbleiben. Im Unterschied zur *RDH* geht die *CTSH* davon aus, dass die zeitliche Heterogenität des Nahrungsangebotes längeren Perioden, z.B. aufgrund mehrjähriger Wühlmauszyklen, unterworfen ist.

Die *Territory Inheritance Hypothesis (TIH)* führt die Bildung von Gruppen auf Vorteile zurück, die durch Übernahme eines elterlichen Territoriums durch die Nachkommen entstehen (WOOLFENDEN & FITZPATRICK 1978). LINDSTRÖM (1986) diskutiert diese Hypothese im Zusammenhang mit der Bildung von Gruppen bei Carnivoren. Am Beispiel der sozialen Organisation des Fuchses postuliert LINDSTRÖM (1986) einen Fitnessgewinn für die Territoriuminhaber, weil sich die Überlebenschancen ihrer Nachkommen, der Träger ihrer Gene, verbessern, wenn sie in einem ihnen bekannten und geeigneten Territorium verbleiben und dieses schließlich übernehmen können. Die Vertreter dieser Hypothese gehen davon aus, dass sich die Fitness der im Territorium verbleibenden Nachkommen aus den besagten Gründen ebenfalls erhöht, falls deren Überlebenschancen und Chancen zur Reproduktion bei Abwanderung reduziert würden.

An dieser Stelle wird deutlich, dass die genannten Hypothesen nur unter Voraussetzung einer relativ strikten Territorialität zutreffen können. Im folgenden soll beleuchtet werden, inwieweit die Resultate bisheriger Forschungsarbeiten diese Thesen tatsächlich stützen.

Durch Direktbeobachtungen sowohl im Freiland als auch im Gehege konnte festgestellt werden, dass nichtreproduzierende Fuchsfähen bei der Aufzucht der Jungen eines dominanten Fuchspaars mithelfen (MACDONALD 1979; v. SCHANTZ 1984a). Mit Hilfe

telemetrischer Untersuchungen in Verbindung mit Direktbeobachtungen registrierte MACDONALD (1981) aggressives Verhalten zwischen adulten männlichen Füchsen und stellte fest, dass sich deren Streifgebiete kaum überlappten, während bestimmte Fähen Gebiete zusammen mit einem Rüden nutzten. Er schloss daraus, dass Füchse in Familiengruppen organisiert sind, die aus einem adulten Rüden und mehreren erwachsenen Fähen bestehen, und dass diese Familiengruppen exklusive Territorien besetzen. Andererseits vermerkte derselbe Autor Aktivitäten der Füchse in Gebieten, die er als Territorien von Nachbargruppen definiert hatte. Diese als Exkursionen interpretierten Bewegungen wurden für beide Geschlechter während des gesamten Jahresverlaufs festgestellt, wobei Aktivitäten in fremden Streifgebieten besonders häufig bei den Rüden während der Paarungszeit registriert wurden. V. SCHANTZ (1984b) setzte voraus, dass Füchse in territorialen Gruppen organisiert sind und teilte seine Untersuchungstiere anhand des Verteilungsmusters ihrer Streifgebiete in Familiengruppen ein. Dieser Einteilung zu Folge kam es in einem Fall dazu, dass innerhalb eines Territoriums zwei Fähen Welpen aufzogen (V. SCHANTZ 1984b).

Aufgrund des Musters von aneinanderstoßenden, sich anscheinend jedoch wenig überlappenden Streifgebieten von Fuchsrüden, gingen weitere Untersuchungen davon aus, dass Territorialität als vorherrschende Form der sozialen Organisation beim Fuchs anzunehmen ist (z.B. NIEWOLD 1980; V. SCHANTZ 1984a,b, MULDER 1985). Allerdings wurden bei mindestens zwei dieser Arbeiten nächtliche Exkursionen, die die untersuchten Tiere in vermeintlich fremde Territorien unternahmen, von der Darstellung der Streifgebiete ausgeschlossen (NIEWOLD 1980; Mulder mündlich). Weiter stellte NIEWOLD (1980) in einigen Fällen fest, dass Füchse ihre Tagesplätze in Gebiete verlegten, von denen der Autor annahm, dass es sich um für diese Tiere fremde Territorien handelte. Er führte dieses Verhalten auf einen Mangel an geschützten Plätzen, also einer wichtigen Ressource, in deren eigenen Territorien zurück. Interessant ist, dass im Verlauf dieser Forschungsarbeit wiederholt Füchse, die ursprünglich verschiedenen Territorien zugerechnet wurden, bei der gemeinsamen Nutzung von Plätzen mit besonders hoher Nahrungsverfügbarkeit beobachtet werden konnten.

Das Phänomen der Nutzung besonders ergiebiger, jedoch außerhalb des hauptsächlich genutzten Streifgebietes liegender Ressourcen, wird von weiteren Autoren beschrieben bzw. erwähnt (z.B. ZIMEN 1984; LOVARI ET AL. 1993; TSUKADA 1997). Im Verlauf der

beiden letzteren Untersuchungen wurde deutlich, dass adulte Fuchsrüden gemeinsam örtlich konzentrierte, reichhaltige Ressourcen nutzten, die teilweise sehr weit (bis 8 km) vom Zentrum ihrer schwerpunktmäßig genutzten Areale entfernt lagen. TSUKADA (1997) vermutete als Ursache dieses Verhaltens eine zeitlich stark wechselnde Verfügbarkeit der Nahrung. Die von ihm untersuchten Füchse unternahmen weite, offensichtlich zur Deckung des Nahrungsbedarfes notwendige Wanderungen außerhalb ihrer angestammten Areale. Der Autor bezeichnete die von den Füchsen hauptsächlich genutzten Areale als Territorien, obwohl diese Gebiete nicht mit den notwendigen Ressourcen ausgestattet waren, um den Füchsen ein Überleben im Jahresverlauf zu garantieren. Das Phänomen, sich erheblich überlappender Streifgebiete adulter Fuchsrüden wurde in weiteren Untersuchungen ebenfalls festgestellt (CAVALLINI 1992; MULDER 2000).

DONCASTER & MACDONALD (1991) stellten bei Untersuchungen an einer Fuchspopulation im Bereich der Innenstadt von Oxford fest, dass bestimmte Füchse im Verlauf eines Jahres ihre Streifgebiete simultan mehrmals verlagerten. Ihren Auswertungen zufolge, verlagerten sich die einzelnen Streifgebiete durchschnittlich zwischen 0,9 und 8,3 ha. Nach Ansicht der Autoren destabilisierte eine im Stadtgebiet herrschende hohe Mortalität das soziale Gefüge dieser Population. Die häufigen Verlagerungen der Streifgebiete wurden als Folge dieser instabilen Populationsstruktur und als Anpassung an die im innerstädtischen Bereich stark wechselnde Verfügbarkeit der Nahrung interpretiert. Weil das Verhältnis der gegenseitigen Überlappungen der Streifgebiete während der Verlagerungen konstant blieb, schlossen die Autoren auf Territorialität, obwohl die jeweils von den einzelnen Füchsen genutzten Areale nur einige Monate lang frequentiert wurden.

Bei einer früheren Untersuchung einer Stadtfuchspopulation in Bristol erforschte HARRIS (1980) das Raumnutzungsverhalten reproduzierender Fähen. Aufgrund der festgestellten Überlappungen ihrer Streifgebiete schloss der Autor ein Territorialverhalten seiner Untersuchungstiere aus. WHITE UND HARRIS (1994) führten ebenfalls Untersuchungen an Füchsen im Stadtbereich von Bristol durch. Mittels Radiotelemetrie und durch Direktbeobachtungen wurden Interaktionen zwischen und innerhalb von Fuchsgruppen untersucht. Als „Gruppe“ wurden hierbei miteinander verpaarte Rüden und Fähen definiert, wobei nicht verdeutlicht wurde, mittels welcher Parameter diese Paarbindungen außerhalb der Paarungszeit festgestellt wurden. Aufgrund ihrer Beobachtungen folgerten die Autoren,

dass Interaktionen innerhalb der von ihnen definierten Gruppen häufig vorkamen und von friedlicher Natur waren, während direkte Kontakte zwischen Individuen verschiedener Gruppen selten beobachtet werden konnten und i. d. R. aggressiven Charakter aufwiesen. Hieraus zogen die Autoren den Schluss, dass diese Verhaltensausrägungen den Zusammenhalt innerhalb einer Gruppe fördern und zugleich deren Territorialverhalten stärken. Ob die betreffenden Fuchspaare tatsächlich in exklusiven Revieren organisiert waren, konnte anhand der in der Arbeit vorliegenden Darstellungen nicht beurteilt werden, weil die Raumnutzung der untersuchten Füchse lediglich mittels Distanzen zwischen simultan aufgenommenen Ortungen der verschiedenen Tiere erläutert wurde, ohne dabei jedoch einzelne Streifgebiete und deren Konstellationen darzustellen.

POULLE ET AL. (1994) gingen davon aus, dass Füchse, deren Streifgebiete sich zu einem bestimmten Anteil überlappen, derselben Gruppe angehören. Die Autoren untersuchten das gegenseitige Verhalten eines Fuchsrüden und mehrerer Weibchen. Als Kriterium für die Definition einer Fuchsgruppe diente ein 30%iger Überlappungsanteil der home ranges dieser Füchse und das Nutzen gemeinsamer Tageslager. Das auf diese Weise postulierte Gruppenverhalten wurde als ein Argument zur Stützung der *RDH* angeführt. Nicht untersucht wurde jedoch, ob sich die Mitglieder der vermeintlichen Fuchsgruppe gegenüber nicht zu dieser Gruppe gehörenden Tieren territorial verhielten.

1.2 Problemstellung

Hinsichtlich der sozialen Organisation des Fuchses wird angenommen, dass sich Fuchsgruppen aufgrund der Vorteile bilden, die ein gemeinsam besetztes Territorium bietet. Die Resultate verschiedener Forschungsarbeiten zum Sozialverhalten und zur Raumnutzung von Füchsen lassen jedoch Zweifel am Vorliegen strikter Territorialität in Fuchsgesellschaften aufkommen. Trotzdem blieben die auf Territorialverhalten aufbauenden Erklärungsmodelle zur Gruppenbildung bislang weitgehend unwidersprochen.

Territorialität lässt sich unterschiedlich definieren (zur Übersicht: MAHER & LOTT 1995). Ein Ansatz besteht darin, Territorialität an der Feststellung bestimmter Verhaltensweisen wie z.B. Kämpfe oder Markierverhalten an den Reviergrenzen nachzuweisen (z.B. KODRIC-BROWN & BROWN 1978; LEIGHTON 1986; PIETZ 1987; CARRANZA ET AL. 1990).

Andere Autoren ziehen nicht unmittelbare Verhaltensausrägungen, mit deren Hilfe Artgenossen von bestimmten Revieren ausgeschlossen werden, als Kriterien heran, sondern konzentrieren sich auf die Effekte eines solchen Verhaltens. Unabhangig davon, wie die Revierinhaber ihr Gebiet gegenuber anderen Individuen behaupten, liegt dieser Sichtweise zufolge Territorialitat vor, wenn eine exklusive Nutzung von Arealen durch bestimmte Individuen erkennbar ist (PITELKA 1959; SCHOENER 1968; KREBS 1971). Fur beide genannten Sichtweisen wird von einigen Autoren das Vorliegen von zwei oder mehr Kriterien zur Feststellung von territorialem Verhalten verlangt, um dadurch eine hohere Aussagekraft zu erzielen. Vor allem bei Indikatoren, die fur sich allein nur wenig gesicherte Aussagen erlauben wurden, wie z.B. das Beobachten von Markierverhalten, soll durch Kombination mit weiteren Kriterien die Aussagefahigkeit gesteigert werden (z.B. BAILEY 1974; LIBERG 1984; OSTFELD 1986; BENNETT 1986). Die zeitliche Komponente betreffend, wird in der Regel davon ausgegangen, dass die Territorieninhaber bestimmte Areale dauerhaft nutzen (z.B. HOWARD 1920; NOBLE 1939; BROWN & ORIAN 1970; BROWN 1975; JARMAN 1979; KAUFMANN 1983; GIBSON & BRADBURY 1987). Vereinzelt wird die Auffassung vertreten, gesamte Territorien konnten raumlichen Verlagerungen unterworfen sein (z.B. WILSON 1975; DONCASTER & MACDONALD 1991). DONCASTER & MACDONALD (1991) gehen davon aus, dass aufgrund instabiler auerer Bedingungen Tiere ihre Streifgebiete verlagern, um ihre Lebensbedingungen zu verbessern. Die letztgenannten Autoren postulieren, dass hierbei auch kurzfristig genutzte Areale exklusive Territorien darstellen.

Wie oben erwahnt, bauen die bestehenden Erklarungsversuche zum Sozialverhalten des Fuchses darauf auf, dass die Verteilung wichtiger Ressourcen uber die Mechanismen der Territorialitat erfolgen. Plausibel erscheinen die aufgestellten Hypothesen nur dann, wenn die Definition von Territorialitat entsprechend eng gefasst wird und das zugrundeliegende Prinzip darin besteht, durch Ausschluss von Konkurrenten Nahrung oder andere Ressourcen in einem Areal fur die Revierinhaber zu sichern, wobei der Aufwand fur die Verteidigung den Nutzen nicht ubersteigen darf (BROWN 1964). Um zu prufen, ob die Ressourcenaufteilung innerhalb von Fuchsgesellschaften auf diese Weise erfolgt, mussen die jeweiligen Territorienhalter identifiziert und von etwaigen Konkurrenten unterschieden werden konnen. Wird davon ausgegangen, dass Fuchsreviere von mehr als einem Ruden und einer Fahe besetzt werden, ist es folglich notwendig, die einzelnen Mitglieder ihrer

jeweiligen territorialen Gruppe zuzuordnen. Aufgrund der heimlichen Lebensweise des Fuchses gelang es nur in wenigen Fällen über Direktbeobachtungen Hinweise auf das Existieren von Fuchsgruppen und deren Zusammensetzung zu erarbeiten (MACDONALD 1979, 1980, 1981; v. SCHANTZ 1981, 1984a; MULDER 1985; ZABEL & TAGGERT 1989). Diese Untersuchungen beziehen sich auf Beobachtungen an Wurfbauen und postulieren, dass Fuchsgruppen aus mehreren Fähen und nur einem adulten Rüden bestehen. Voraussetzung für die Gültigkeit dieser Aussagen ist jedoch, dass alle Mitglieder einer Fuchsgruppe den Bau frequentierten und dort beobachtet werden konnten. Einschränkend kommt hinzu, dass auf Beobachtungen am Bau beruhende Aussagen zur Gruppendynamik nur für die Phase der Jungenaufzucht möglich sein dürften. Folglich belegen die hier genannten Forschungsarbeiten, dass mehrere Fähen bei der Aufzucht eines Wurfes beteiligt sein können, sie weisen jedoch weder die endgültige Zusammensetzung von Fuchsgruppen nach, noch erlauben sie gesicherte Aussagen zum gegenseitigen Verhalten der Füchse außerhalb der Aufzuchtphase.

Ohne die Prinzipien zu kennen, nach denen sich Fuchsgruppen zusammensetzen und ohne zuverlässige Parameter zur Beschreibung der gegenseitigen Beziehung von Füchsen, ist eine Zuordnung einzelner Individuen zu bestimmten Fuchsgruppen nicht möglich. Damit können Effekte einer eventuellen Gruppenterritorialität ebenfalls nur schwer untersucht werden, weil nicht zu erkennen ist, ob bestimmte Tiere, die sich innerhalb der Streifgebiete anderer Füchse bewegen, der betreffenden Gruppe der Revierinhaber angehören oder in fremde Territorien eindringen. Aufgrund praktischer Schwierigkeiten, wie z.B. mangelnder Beobachtbarkeit, sind Aussagen zu den beiden Verhaltensausrprägungen Territorialität und Gruppenbildung bei Füchsen bislang nur in beschränktem Maß möglich. Diese methodischen Probleme dürften dazu geführt haben, das Vorliegen von Territorialität bzw. Gruppenbildung jeweils unter der Voraussetzung einer der beiden Verhaltensweisen zu erklären. Das auf diese Weise entstandene Meinungsbild zur sozialen Organisation des Fuchses erscheint in Anbetracht der Resultate zahlreicher Forschungsarbeiten jedoch nicht widerspruchsfrei. Um weitergehende Erkenntnisse zum Sozialverhalten des Rotfuchses zu erlangen, sollten deshalb zunächst die bestehenden Widersprüche untersucht und die Allgemeingültigkeit der Postulate zur Territorialität und der Gruppenbildung hinterfragt werden.

1.3 Ziel der vorliegenden Arbeit

Obwohl sich eine Vielzahl von Forschungsarbeiten mit dem Rotfuchs beschäftigen, bestehen hinsichtlich des Sozialverhaltens, insbesondere zu Fragen der Regelung der Verteilung von Ressourcen, bei dieser Art erhebliche Wissenslücken (CAVALLINI 1996). Die Aussagen vorangegangener Forschungsarbeiten zum Territorial- und zum Gruppenverhalten des Fuchses sind z.T. nicht zweifelsfrei belegt (Kap. 1.1). Ziel dieser Arbeit ist, die Gültigkeit der derzeit bestehenden Postulate zur Territorialität und zur Gruppenbildung beim Fuchs zu prüfen. Durch simultane radiotelemetrische Überwachung soll getestet werden, ob zwischen Füchsen, die innerhalb eines bestimmten Gebietes leben, Verhaltensweisen festzustellen sind, die auf Territorialität hindeuten und inwieweit der Zusammenschluss einzelner Füchse zu sozialen Gruppen nachgewiesen werden kann.

2. Material und Methoden

Der Fang und die Überwachung von Füchsen erfordern einen erheblichen Arbeits- und Personalaufwand und sind deshalb mit relativ hohen Kosten verbunden. Eine ausreichende Finanzierung unseres Forschungsprogrammes konnte lediglich für die Dauer eines Jahres gesichert werden. Wir starteten deshalb unsere Arbeiten zunächst als Pilotprojekt, um Methoden zu testen und an die Anforderungen unseres Untersuchungsgebietes anzupassen.

Basis unserer Untersuchungen stellen mittels Radiotelemetrie erhobene Lokalisationen dar. Diese Daten geben zunächst lediglich an, wo sich ein sendermarkiertes Tier zu einem bestimmten Zeitpunkt aufhält. Für eine Untersuchung zur sozialen Organisation von Füchsen auf der Grundlage von Raumnutzungsdaten bieten sich folgende Ansätze:

- Für Aussagen zum gegenseitigen Verhalten und zur Raumaufteilung müssen die Untersuchungstiere potentiell untereinander in Kontakt stehen. Ein möglicher Kontakt ist nur dann sichergestellt, wenn sich die Streifgebiete der Tiere überlappen bzw. ihre Grenzen direkt aneinander stoßen.
- Auf der Basis simultaner Lokalisationen sollte der Vergleich der Raumnutzung der unterschiedlichen Füchse ermöglicht werden. Unsere Konzeption hierfür sah vor, alle sendermarkierten Tiere in jeweils der gleichen Nacht zu überwachen und zeitgleiche Ortungen durchzuführen. Darüber hinaus sollten die Tagesaufenthaltsplätze aller Untersuchungstiere am jeweils selben Tag erhoben werden.
- Um bereits von Beginn der Untersuchung an Kenntnis zum sozialen Status bestimmter Tiere zu erlangen, planten wir, auch Jungfüchse mit Telemetriesendern auszustatten. Da nicht zu erwarten ist, dass sämtliche Jungtiere aus dem Gebiet ihrer Eltern abwandern, sollte versucht werden, das Verhalten subdominanter Tiere anhand der Daten sendermarkierter Jungfüchse zu erforschen.
- Mutterbaue stellen während der Zeit der Jungenaufzucht wahrscheinlich auch für adulte Füchse ein Zentrum sozialer Kontakte dar (MACDONALD 1979; v. SCHANTZ 1984a). Die Kenntnis der Standorte dieser Baue könnte genutzt werden, um die einzelnen Mitglieder von Fuchsfamilien identifizieren zu können.

- Genetische Analysen sollten Einblick in die verwandtschaftlichen Beziehungen der von uns untersuchten Tiere gewähren. In Kombination mit den Raumnutzungsdaten sollten diese Informationen dazu beitragen, evtl. Gruppenbildungen zu erkennen bzw. die Einflüsse verwandtschaftlicher Beziehungen auf das gegenseitige Raumnutzungsverhalten zu verdeutlichen.

2.1 Untersuchungsgebiet

Unser Untersuchungsgebiet befindet sich im Bereich des St. Wilhelmer Tales (Gauß-Krüger-Koordinaten in km: Rechtswert 3421; Hochwert 5306) am Westabhang des Feldberges. Das Gebiet erstreckt sich von 600-1250m über NN. Die jährliche Durchschnittstemperatur liegt bei 6°C und die mittlere Niederschlagsmenge wird mit 1700mm pro Jahr angegeben (PEISERT 1986). Der Großteil der Niederschläge erfolgt in den Wintermonaten. Dadurch ergeben sich schneereiche Winter, in denen sich die Schneedecke in Schattenlagen bis in den April hinein halten kann.

Im Einschnitt des St. Wilhelmer Tales nehmen Abhänge große Flächen des Untersuchungsgebietes ein. Die Morphologie weist nur wenige flach geneigte Lagen, jedoch eine Vielzahl von Steilhängen auf, die an exponierten Stellen in Blockhalden und Felshänge übergehen. Das Untersuchungsgebiet ist größtenteils mit Wald bedeckt. Wiesen entlang der Talsohle und in zwei Seitentälern bilden größere, zusammenhängende waldfreie Flächen. Die Wiesen werden von Frühjahr bis Herbst als Viehweiden genutzt. Der Wald setzt sich als Bergmischwald aus Buche (*Fagus sylvatica*), Tanne (*Abies alba*) und Fichte (*Picea abies*) zusammen. Ein Großteil der Bestände ist 60-80 Jahre alt oder älter. Nur wenige kleinere Dickungskomplexe durchziehen diese älteren Bestände. Das Gebiet ist relativ dünn besiedelt. Neben der Ortschaft St. Wilhelm befinden sich einzelne Wohnhäuser und Gehöfte im Gebiet.

Mit den Jagdausübungsberechtigten unseres Gebietes wurde für die Laufzeit unseres Forschungsprojektes eine Jagdruhe auf Füchse vereinbart, um den Verlust von Sendertieren durch Abschuss zu vermeiden.

2.2 Fang und Markierung der Füchse

Im Verlauf unserer Untersuchungen wurden insgesamt 18 Füchse gefangen. Die Mehrzahl der Füchse wurde mit sog. *leg hold traps* (Victor Soft Catch FOX, Slutker Fur, Edmonton) gefangen. Lediglich 5 Jungfüchse konnten mit Kastenfallen gefangen werden. Wir immobilisierten die Tiere mit einer Kombination aus Xylazin: 2mg/kg und Ketamin 10mg/kg (HATLAPA & WIESNER 1982). 17 Füchse wurden mit einem Senderhalsband ausgestattet (Q-5/ER3 (A) bzw. L-2/1733 (A), Fa. Wagener, Köln).

Tabelle 1: Im Zeitraum vom 25.05.99 bis 17.02.01 radiotelemetrisch überwachte Füchse im Bereich des St. Wilhelmer Tales.

Fuchs Nr.	Geschlecht	Überwachungszeitraum	Fanggewicht (g)	geschätztes Alter (Jahre)
M 230	m	25.05.99-29.07.00	5800	2-3
M 130	m	28.07.99-17.02.01	6000	3-4
F 058	f	15.09.99-16.02.01	5800	4-5
M 150	m	22.11.99-17.02.01	5200	<1
M 210	m	03.01.00-17.02.01	7800	>5
M 240	m	25.05.00-17.02.01	6000	3
M 171	m	24.09.00-23.01.01	3800	<1
F 200	f	28.09.00-17.02.01	4700	<1
M 041	m	22.01.01-17.02.01	6000	>3

Die Jungfüchse rüsteten wir mit expandierbaren Senderhalsbändern aus (L-1/1733 (A, F1, EXP), Fa. Wagener, Köln). Die Senderfrequenzen lagen im Bereich des 150 MHz Bandes. Die Laufzeit der Sender war auf 2 Jahre bei den Adultsendern und auf 1 Jahr bei den Jungfuchssendern ausgelegt. Die volle Lebensdauer konnte bei keinem der Sender dokumentiert werden, weil wir die Tiere vorher durch Tod oder Abwanderung verloren.

Die maximale dokumentierbare Sendezeit lag bei 18 Monaten. Zwei von 16 Sendern fielen nach einer Laufzeit von ca. 14 Monaten aufgrund eines Defektes aus. Wir verwendeten sowohl Sender mit exponierter als auch mit im Halsband integrierter Antenne ($n = 4$). Unterschiede in der Sendeleistung der beiden Konstruktionstypen waren unter den im Freiland gegebenen Bedingungen nicht festzustellen. Bei sämtlichen Halsbändern mit ursprünglich exponierter Antenne war diese bei Wiederfinden abgerissen ($n = 7$). Da der Zeitpunkt des Antennenverlustes bei keinem der Tiere registriert wurde, ist nicht von erheblichen Verminderungen der Sendeleistung durch die Beschädigung der Antenne auszugehen.

Zusätzlich zu den Senderhalsbändern markierten wir die Füchse mit nummerierten Ohrmarken. Beim Anbringen der Ohrmarken wurden geringe Mengen des Ohrknorpels der Füchse ausgestanzt. Die Gewebeteile wurden für die genetischen Analysen gesammelt und bei -20°C eingefroren. Die Tiere wurden gewogen und die Kopf-Rumpflänge gemessen.

Unsere Untersuchungen zum Sozialverhalten basieren im wesentlichen auf Daten, die wir von Ende Mai 1999 bis Mitte Februar 2001 an 9 Füchsen im Bereich des St. Wilhelmer Tales erhoben (Tab. 1). Wichtig war eine Einteilung in subadulte (<1 Jahr; angenommener Wurftermin 01.04.) und erwachsene Tiere, weil Jungfüchse gegenüber Adulten einen untergeordneten sozialen Rang einnehmen und so für uns hinsichtlich ihrer sozialen Stellung klassifizierbar sind. Neben der Körpergröße und dem Gewicht orientierten wir uns zur Unterscheidung von Jungtieren und Erwachsenen vor allem am Zustand des Gebisses. Bei Füchsen ist der Zahnwechsel im Alter von 5-6 Monaten abgeschlossen (LÜPS ET AL. 1972). Ab diesem Zeitpunkt kann eine Altersklassenzuordnung anhand der Milchzähne nicht mehr vorgenommen werden. Der Allgemeinzustand des Dauergebisses ist bei Jungfüchsen unter einem Jahr deutlich besser als bei älteren Tieren. Die Zähne sind i.d.R. noch sehr spitz und weisen kaum Verfärbungen auf. Vor allem die Spitzen der in drei Lappen geteilten Incisivi sind meist intakt und deutlich ausgeprägt. Diese Spitzen nutzen sich äußerst schnell ab, sodass bei Füchsen im Alter von über einem Jahr deutliche Unterschiede zu den Schneidezähnen von Jungfüchsen zu erkennen sind. Hierbei sind durch Gewalteinwirkung verursachte Zahnschädigungen, die auch bei Jungfüchsen auftreten können, sicher von Zahnabschluss durch Abnutzung zu unterscheiden. Während die Differenzierung zwischen subadulten Füchsen unter einem Jahr und älteren Tieren relativ sicher durchgeführt

werden kann, beruhen die weitergehenden Altersangaben in Tab. 1 lediglich auf groben Schätzungen, die ebenfalls anhand des Gebißzustandes vorgenommen wurden. Für eine exakte Altersbestimmung mittels Zement-annuli-Methode wäre die Entnahme eines Zahnes notwendig gewesen. Aus Gründen einer möglichen Beeinträchtigung der Tiere verzichteten wir auf genauere Altersangaben der Untersuchungstiere.

2.3 Telemetrische Datenaufnahme

Bei bisherigen Verhaltensstudien an Füchsen gelang es lediglich in wenigen Fällen und unter besonderen äußeren Bedingungen, ausreichend Datenmaterial durch Direktbeobachtungen zu gewinnen (z.B. ZABEL & TAGGERT 1989). Aufgrund der Topographie und des hohen Waldanteils unseres Untersuchungsgebietes waren häufige Beobachtungen der scheuen Füchse kaum zu erwarten. Die Datenerhebung mußte deshalb ausschließlich auf der Radiotelemetrie aufbauen. Zur Beantwortung unserer Fragestellungen reichte es nicht aus, das Raum-Zeit-Verhalten einzelner Füchse für sich zu untersuchen. Notwendig war vielmehr eine Konzeption, die es ermöglicht, aus den Raumnutzungsdaten Aussagen zum Sozialverhalten der Füchse abzuleiten. Wir planten deshalb, mittels zeitgleicher Lokalisationen die Bewegungsmuster verschiedener Füchse innerhalb eines Gebietes zu erfassen und dadurch Informationen zum gegenseitigen Verhalten der Untersuchungstiere zu gewinnen.

Die telemetrische Datenerhebung erfolgte ausschließlich terrestrisch. Um die Richtung der Sendersignale zu bestimmen, verwendeten wir H-Antennen (HB 9 CV, Fa. Wagner Köln) und Empfangsgeräte der Fa. Reichenbach (B+R 2360), Freiburg.

2.3.1 Ortung der Tagesruheplätze

Den Tagesaufenthaltsorten von Füchsen wurde bisher insgesamt wenig Beachtung beigemessen. Einige Arbeiten weisen auf gemeinsame Tagesruheplätze von Füchsen hin (z.B. POULLE ET AL. 1994). Als Ursache für diese Verhaltensweise wird u.a. Feindvermeidung vermutet. Wir gingen davon aus, dass Füchse ihre Tageslager nicht in Arealen platzieren, in denen sie mit Störungen von Konkurrenten zu rechnen haben. Deshalb sollte die

Lage der Tagesplätze verschiedener Füchse Hinweise zu deren gegenseitigem Verhalten, z.B. zu einem eventuellen Territorialverhalten, liefern.

Die Lokalisationen der Tagesplätze unserer Sendertiere erfolgten mehrmals wöchentlich einmal pro Tag. Wir lokalisierten die Tiere zwischen einer Stunde nach Sonnenaufgang und einer Stunde vor Sonnenuntergang. Um die Lage ihrer Tageslager zueinander festzustellen, orteten wir sämtliche Sendertiere am jeweils gleichen Tag. Während der Ermittlung der Ruheplätze der einzelnen Tiere überprüften wir kontinuierlich eventuelle Bewegungen der weiteren sendermarkierten Füchse, um mögliche Ortswechsel der Tiere während unserer Anwesenheit im Gelände zu registrieren.

Die Füchse wurden mittels sog. *homing in* Verfahren geortet (WHITE & GARROT 1990). Hierbei wird zunächst durch mehrere Peilungen der ungefähre Standort des Sendertieres ermittelt. Nach Annäherung an die Signalquelle wird der vermutete Aufenthaltsort des Sendertieres umschlagen. Kontinuierliche Peilungen stellen sicher, dass sich das gesuchte Tier innerhalb der vom Bearbeiter umgangenen Fläche befindet. Bei vereinzelt durchgeführten Störversuchen zeigte sich, dass die Füchse Annäherungen durch Beobachter bis auf wenige Meter tolerierten, ehe sie mit Flucht reagierten. Wir versuchten, die Tagesplatzlokalisationen aus geringen Distanzen durchzuführen, hielten jedoch i.d.R. einen Mindestabstand von ca. 50 m zum vermutlichen Aufenthaltsort ein, um die Füchse nicht zu stören. Anhand der Peilungen, die während des Umschlagens des Sendertieres aufgenommen wurden und durch gleichzeitige Beurteilung des Geländes hinsichtlich potentieller Aufenthaltsorte des Tieres, lässt sich innerhalb der eingekreisten Fläche eine noch enger eingegrenzte Zone festlegen, in der sich das Sendertier befindet. Die endgültige Lokalisation innerhalb dieses eingegrenzten Bereichs legten wir gutächtig fest.

Während der Erfassung der Tagesplätze wurde der Aktivitätszustand der Tiere festgehalten. Wir definierten einen georteten Fuchs als ruhend, wenn die Peilsignale gleichmäßig empfangen und keine Richtungsänderungen registriert wurden. In den wenigen Fällen, in denen ein Sendertier aktiv angetroffen wurde, stellten wir den Aufenthaltsort, wie oben beschrieben, ebenfalls durch Einkreisen fest ($n=6$; $< 1\%$). Bei sich in Bewegung befindenden Tieren wurde der Mittelpunkt der jeweils eingekreisten Fläche gutächtig ermittelt und als Aufenthaltsort angenommen.

2.3.2 Ortungen während der nächtlichen Aktivitäten

Zur Erfassung der Raumnutzung von Füchsen während der nächtlichen Aktivitätsphasen ist die oben beschriebene Methode des *homing in* nicht zweckmäßig. Aufgrund der Geschwindigkeit, mit der sich Füchse nachts u.U. im Gelände bewegen, ist es nicht möglich, die Tiere kleinflächig einzukreisen. Zudem hätten die im Gelände notwendigen Bewegungen der Bearbeiter erhebliche Störungen bedeutet und wären wegen der schwierigen Geländebedingungen bei Dunkelheit ohnehin kaum durchführbar gewesen. Die Erfassung der Füchse während der Nachtstunden erfolgte deshalb durch Kreuzpeilungen. Sämtliche Peilstandorte befanden sich auf Straßen, Wegen oder Forststraßen.

Für die Ermittlung von Senderstandorten durch Triangulation sind mindestens zwei von verschiedenen Peilpunkten im Gelände ausgeführte Peilungen notwendig. Werden die Peilungen von einer einzelnen Person durchgeführt, müssen die verschiedenen Peilpunkte zwangsläufig sukzessive aufgesucht werden. Während der Zeitspanne, in der sich der Bearbeiter zwischen zwei Peilpunkten bewegt, sind Ortswechsel der Sendertiere möglich, die zu Einschränkungen der Ortungsgenauigkeit führen. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, lokalisierten wir unsere Sendertiere während ihrer nächtlichen Aktivitäten mittels zeitgleich durchgeführter Peilungen von mindestens zwei Geländepunkten (WHITE & GARROT 1990).

Um die Raumnutzung der verschiedenen sendermarkierten Füchse vergleichen und zueinander in Beziehung setzen zu können, überwachten wir die Tiere simultan. Für die gleichzeitige Erfassung aller Untersuchungstiere war der Einsatz mehrerer Personen und Fahrzeuge je Überwachungsperiode notwendig.

Füchse, die sich zur selben Zeit in einem Talabschnitt aufhielten, orteten wir zeitgleich bzw. sukzessive innerhalb weniger Minuten. Aufgrund des begrenzten Personals konnten Füchse, die sich in verschiedenen Bereichen des Untersuchungsgebietes befanden, nicht exakt zeitgleich lokalisiert werden. Während bestimmte Tiere in einem Abschnitt des Tales geortet wurden, bestätigte deshalb eine weitere Person die Anwesenheit der übrigen Sendertiere, die sich in weiter entfernten Bereichen des Gebietes aufhielten, solange, bis ein zusätzlicher Mitarbeiter entsprechend positioniert werden konnte, um auch diese Tiere mit der beschriebenen Methode zu lokalisieren. Als maximale Zeitspanne für einen Peil-

durchgang setzten wir 20 Minuten fest. Die Zeitspanne zwischen den einzelnen Durchgängen betrug mindestens 30 Minuten. Die Wartezeiten wurden genutzt, um die Bewegungen der Tiere weiter zu kontrollieren und die Peilteams entsprechend zu positionieren.

Mit dem hier beschriebenen Verfahren konnten wir mit Ausnahme des Rüden M 230 die Bewegungen sämtlicher Untersuchungstiere permanent kontrollieren. M 230 nutzte zeitweise von den restlichen Sendertieren weiter entfernte Areale südlich des St. Wilhelmer Tales. Sein Streifgebiet erstreckte sich in dieser Richtung bis auf ca. 1100m ü. NN (Abb. 4). Vor allem im Winter bei hohen Schneelagen war es nicht immer möglich, diesem Fuchs schnell genug in die hochgelegenen Regionen zu folgen, um ihn in der pro Peildurchgang zur Verfügung stehenden Zeit zu lokalisieren. Während wir M 230 folgten und seinen Aufenthaltsort in den Hochlagen feststellten, versuchten weitere Mitarbeiter Signale dieses Tieres von Peilstandorten im Talbereich aus zu empfangen. Damit war eine grobe Einschätzung der Position möglich, ab welcher dieser Fuchs in den Hochlagen seines Streifgebietes von tieferliegenden Peilpositionen aus nicht mehr registriert werden konnte. Damit ließ sich eine Mindestdistanz zwischen M 230 und den anderen Untersuchungstieren für die Fälle kalkulieren, bei denen dieser Rüde den Empfangsbereich verlassen hatte (Tab 10).

2.3.3 Peilgenauigkeit

Bearbeitungsfehler einerseits, v.a. jedoch der Umstand, dass hochfrequente Radiowellen von Hindernissen im Gelände abgelenkt oder reflektiert werden, führen zu Differenzen zwischen der durch telemetrische Peilungen festgestellten und der tatsächlichen Senderposition. Den durch diese Abweichungen entstehenden Fehler versuchten wir experimentell abzuschätzen, indem wir im Gelände ausgelegte Sender anpeilten. Bei der Platzierung der Sender orientierten wir uns an den Nutzungsschwerpunkten der Füchse. Wir lokalisierten die Sender an insgesamt 12 verschiedenen Positionen innerhalb unseres Untersuchungsgebietes, von denen sich 5 auf den Wiesen und 7 innerhalb des Waldes befanden. Jeder Sender wurde von 5 bis 7 verschiedenen Peilstandorten aus gepeilt. Für diese Fehlerabschätzung verwendeten wir Peilstandorte, die bereits während der Geländearbeiten für die nächtliche Überwachung der Füchse genutzt wurden.

Wir ermittelten einen durchschnittlichen Peilfehler von $2,3^\circ$ auf den Wiesenflächen und $2,8^\circ$ für die Peilungen im Wald. Der durchschnittliche Abstand zu den angepeilten Sendern betrug 308m auf den Wiesen bzw. 337m im Wald. Während der nächtlichen Überwachungen betrug die Distanz zu unseren Untersuchungstieren im Durchschnitt 316m auf den Wiesen bzw. 427m im Wald.

Bei einer Entfernung von 300m zwischen Sender und Empfänger bedeutet der auf den Wiesen anhand der ausgelegten Sender ermittelte Peilfehler von $2,3^\circ$ eine Abweichung von 12m. Unter Beibehaltung dieses Peilfehlers ergibt sich bei einer Peildistanz von 500m eine seitliche Abweichung von 20m von der tatsächlichen Senderposition. Die entsprechenden Werte für den im Wald ermittelten Fehler von $2,8^\circ$ liegen bei 15m bzw. 25m. Werden die Abweichungen von der tatsächlichen Senderposition im Zusammenhang mit der jeweiligen Peildistanz betrachtet, lässt unser Experiment keinen Zusammenhang zwischen Peildistanz und der Größe des Fehlers des Peilwinkels erkennen (Abb. 1).

2.4 Auswertung der Telemetriedaten

Voraussetzung für Aussagen zum Sozialverhalten der Füchse sind Informationen zur Raumaufteilung und den gegenseitigen Kontakten der Tiere. Die Nutzung des Untersuchungsgebietes durch die verschiedenen Füchse verdeutlichen wir anhand der Darstellung ihrer Streifgebiete. Wichtig war hierbei die Betrachtung v.a. derjenigen Bereiche, die die Füchsen intensiv nutzten. Weiter untersuchten wir auf der Grundlage simultaner Lokalisationen die Kontaktraten zwischen den Untersuchungstieren.

2.4.1 Ermittlung der Streifgebiete

Nach klassischer Definition ist das Streifgebiet ein Areal, das ein Tier während seiner täglichen Aktivitäten durchstreift (JEWELL 1966). Für die Bestimmung von Streifgebieten werden unterschiedliche Vorgehensweisen vorgeschlagen (VOIGT & TINLINE 1980; CAVALLINI 1996). Einige Autoren stellen Streifgebiete anhand aller aufgenommenen Lokalisationen dar (z.B. BERBERICH 1989; WOOLLARD & HARRIS 1990), in anderen

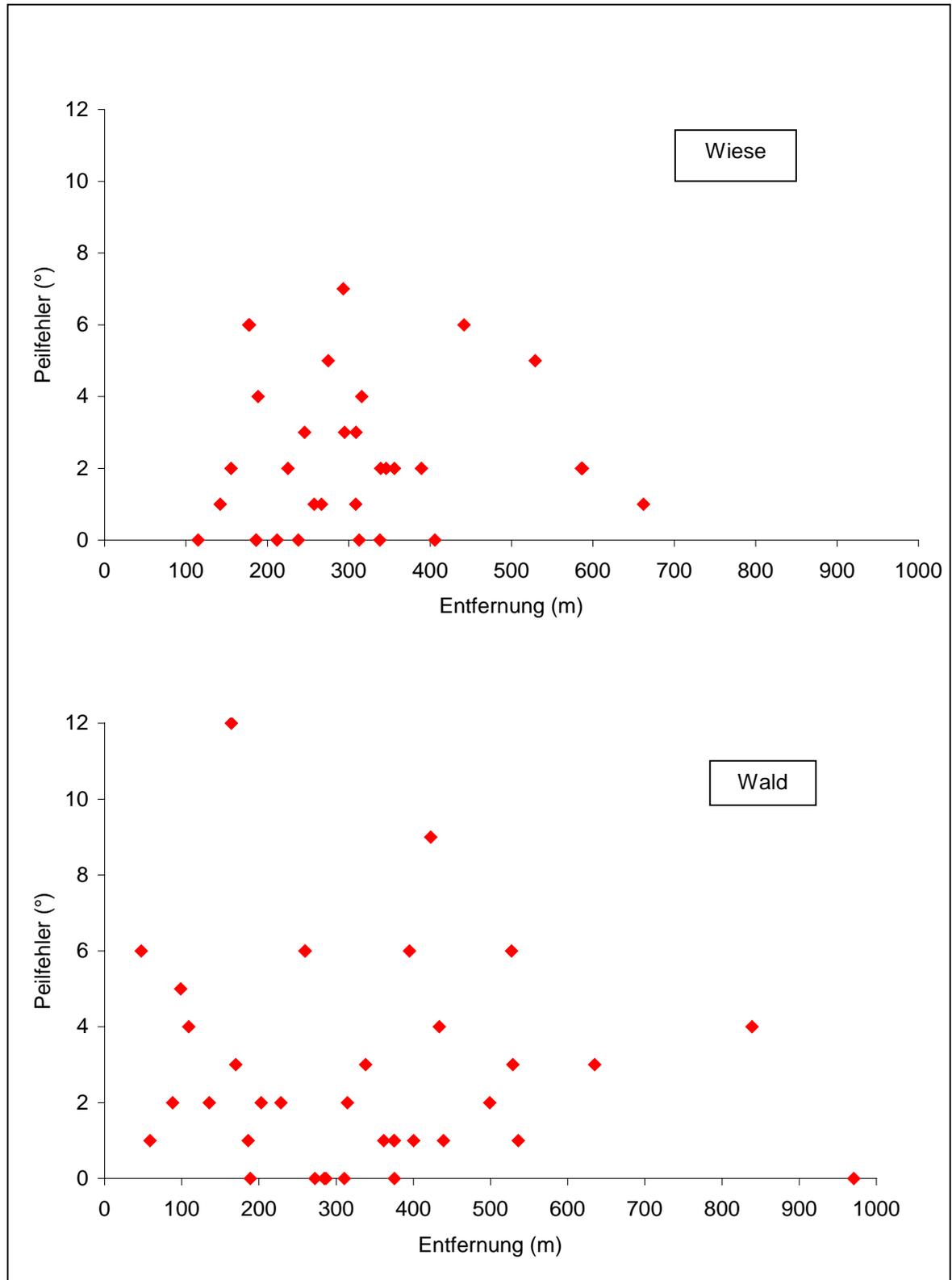


Abbildung 1: Jeweils auf den Wiesen ($r^2 = 0,003$; $\bar{x} = 2,28$; $SD = 2,07$) und innerhalb des Waldes ($r^2 = 0,013$; $\bar{x} = 2,78$; $SD = 2,73$) von unterschiedlichen Peilpositionen aus ermittelte Peilfehler.

Arbeiten werden sog. Exkursionen von der Berechnung der *home ranges* ausgeschlossen (CAVALLINI 1992; MACDONALD 1980; DONCASTER & MACDONALD 1991).

Einen ersten Überblick über die Raumnutzung der von uns untersuchten Füchse gibt die Darstellung der Streifgebiete dieser Tiere als 100%-Minimum-Konvexpolygone (MOHR 1947). Das 100%-Minimum-Konvexpolygon (*MCP*) wird durch die Verbindung der jeweils äußersten Ortungen gebildet. Die durch das Polygon definierte Fläche wird als Streifgebiet interpretiert. Das 100%-*MCP* beinhaltet sämtliche für ein Sendertier erfassten Lokalisationen und liefert damit einen Eindruck hinsichtlich des maximalen Aktionsraumes eines untersuchten Tieres. Die Verteilung der innerhalb des Polygons liegenden Ortungen wird bei dieser einfachen Form der Darstellung nicht berücksichtigt.

Mittels sog. *bootstrap*-Simulationen prüften wir, ob Umfang und Dauer unserer Datenerhebung ausreichen, um die Streifgebiete der sendermarkierten Füchse zu erfassen (EFRON & GONG 1983). Statistisch geschätzte Parameter weisen eine Streuung auf, die als Standardfehler bezeichnet wird. Der Standardfehler leitet sich aus der jeweiligen statistischen Testverteilung ab. Das *bootstrapping* ist ein Verfahren, mit dem der Standardfehler eines statistischen Parameters, z.B. des Mittelwertes, empirisch über die beobachteten Werte bestimmt wird. Hierfür wird die Verteilung der geschätzten Parameter simuliert, indem wiederholt aus der Gesamtstichprobe eine Stichprobe mit Zurücklegen gezogen wird. Die geschätzten Parameter dieser Stichproben verteilen sich um den gedachten Populationsparameter mit einer Standardabweichung. Diese Standardabweichung ist als empirisch bestimmter Standardfehler anzusehen (MUTZ 1998).

Bei auf der Basis von Raumnutzungsdaten durchgeführten *bootstrapping*-Simulationen werden aus der Gesamtheit aller Lokalisierungen eines Tieres eine bestimmte Anzahl Ortungen zufällig ausgewählt, zu einem *MCP* verbunden und die Fläche dieses Polygons berechnet. Dieser Vorgang wird *n*-mal wiederholt. Wird diese Prozedur jeweils mit einer erhöhten Anzahl von Ortungen wiederholt, lässt sich ermitteln, wie viele Lokalisationen notwendig waren, um das Wohngebiet des betreffenden Tieres zu erfassen. Als Schätzer für die Erfassung des Streifgebietes dient die Streuung der Flächengrößen der pro Durchgang berechneten Polygone.

Die Anzahl der zufällig auszuwählenden Ortungen erhöhten wir schrittweise um 50 bzw. 100 Ortungen in Abhängigkeit von der Größe der Stichprobe für jedes unserer Untersuchungstiere. Jede Zufallsauswahl von Ortungen und die damit verbundene Berechnung eines Polygons wurde 100x wiederholt. Die Zufallsauswahl erfolgte immer aus der gesamten Stichprobe. Ein „Zurücklegen“ der ausgewählten Ortungen ist zweckmäßig, weil andernfalls die Zufallsauswahl der Ortungen eingeschränkt wird, wenn sich die Anzahl der ausgewählten Ortungen der Gesamtmenge aller Lokalisationen annähert. Als Kriterium dafür inwieweit das Streifgebiet des betreffenden Tieres mit einer bestimmten Anzahl Ortungen erfasst wurde, diente der Verlauf einer Kurve, die sich aus der durchschnittlichen Flächengröße je Durchgang aufgetragen über der jeweils verwendeten Anzahl der Ortungen ergibt (Abb. 6).

2.4.2 *Kernel*-Berechnungen

Die *Kernel* (Kerndichte) -Methode wurde ursprünglich dazu entwickelt, Dichten univariater bzw. multivariater Daten unter der Bedingung zu schätzen, dass die spezifische Verteilungsfunktion unbekannt ist. Es handelt sich dabei um nichtparametrische Schätzungen mit weniger restriktiven Annahmen. In der auf Flächen angewandten Statistik dienen *Kernel*-berechnungen zur Schätzung der Variationen von Beobachtungsdichten innerhalb eines Gebietes. Die *Kernel*-berechnung erfolgt nach folgender Gleichung:

$$(1) \quad f(x) = \frac{1}{nh} \sum_{i=1}^n K[(x - X_i) / h] \quad (\text{SILVERMAN 1992})$$

$f(x)$ stellt einen Dichteschätzer für die Lokalisation (x) dar; h ist die sog. Bandbreite oder der Glättungsfaktor; $K[(x - X_i) / h]$ steht für die verwendete *Kernel*-funktion.

Die Methode beruht darauf, dass von einer beobachteten Lokalisation (x) die Distanz zu jeder weiteren beobachteten Lokalisation ermittelt wird, die innerhalb einer bestimmten Entfernung h zu (x) liegt. Aus der Anzahl der Lokalisationen innerhalb h und deren Distanzen zu (x) wird mittels einer angenommenen *Kernel*-funktion K ein Dichtewert für (x) berechnet. Wird diese Prozedur für alle Lokalisationen auf der beobachteten Fläche durchgeführt, lassen sich *Kernel*, Bereiche mit bestimmten Beobachtungsdichten, definieren.

In der vorliegenden Arbeit benutzen wir *Kernel*berechnungen, um die Raumnutzung unserer Untersuchungstiere nach Nutzungsschwerpunkten zu analysieren und zu vergleichen. Je nach Bedarf verwendeten wir *Kernel*, die unterschiedliche Dichteniveaus repräsentieren. Beispielsweise stellten wir die Raumnutzung der Füchse während der Nacht als 95%-*Kernel* dar; die intensiv frequentierten Bereiche auf den Wiesen wurden zusätzlich mit abgestuften *Kernel* analysiert, die jeweils die 10%, 20%, 30% und 40% der am dichtesten beieinander liegenden Lokalisationen der einzelnen Füchse beinhalteten (Abb. 18; 19).

Die Anpassung der Konturen eines *Kernel* an das zugrundeliegende Punktemuster hängt vom Glättungsfaktor h ab. Hierbei bewirken größere Werte für h eine weniger enge Anpassung an das zugrundeliegende Muster der Lokalisationen bzw. ein höheres Maß an Glättung. Zur Herleitung eines geeigneten Glättungsfaktors wendeten wir ein sog. *nearest-neighbour*-Verfahren an (SILVERMAN 1992; BAILEY & GATRELL 1995). Dieses Verfahren kalkuliert den Glättungsfaktor als die durchschnittliche Distanz der verwendeten Lokalisationen zu ihrem jeweils k -nächsten Nachbarn.

$$(2) \quad h = 1/kn \left(\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^k d_{ij} \right) \quad (\text{WILLIAMSON ET AL. 1999})$$

In der Formel ist d_{ij} die euklidische Distanz von Lokalisation i zur j -nächsten Beobachtung. Damit ist h gleich der durchschnittlichen Distanz der zugrunde gelegten Beobachtungen zu ihrem jeweils k -nächsten Nachbarn.

k wird vom Bearbeiter festgelegt. Wir ermittelten k , indem wir versuchsweise die Auswirkungen verschiedener k -Werte auf *Kernel*berechnungen testeten. Auf diese Weise schätzten wir jeweils getrennte Werte für die Verarbeitung der Tagesplatzortungen ($k = 10$) bzw. für die Nachtlokalisationen ($k = 30$). Anhand dieser Werte ermittelten wir die entsprechenden Glättungsfaktoren für die Nachtortungen bzw. Tagesplatzlokalisationen der einzelnen Füchse.

Da die Ausdehnung der *Kernel* von h beeinflusst wird, stellt ein einheitlicher Glättungsfaktor eine Voraussetzung für die Vergleichbarkeit von auf der Basis verschiedener Daten berechneter *Kernel* dar. Als Einheitsfaktoren verwendeten wir jeweils das arithmeti-

sche Mittel der für die verschiedenen Füchse ermittelten h -Werte (Tagesortungen: $h_T = 78\text{m}$; Nachtortungen: $h_N = 118\text{m}$).

Zur Berechnung von *Kernel* stehen verschiedene Funktionen zur Verfügung. Wiederum aus Gründen der Vergleichbarkeit verwendeten wir sog. *fixed-Kernel* (SILVERMAN 1992). Bei dieser Vorgehensweise wird im Gegensatz zur Verwendung von *adaptive-kernel* ein für den jeweiligen Beobachtungsbereich konstanter Glättungsfaktor verwendet, wie es Gleichung (1) formuliert. Bei einer variablen *Kernel*-Methode passt sich die Dichteschätzung an die jeweils in einem beobachteten Bereich vorhandenen Datenpunkte an (SILVERMAN 1992).

Anteil Lokalisationen

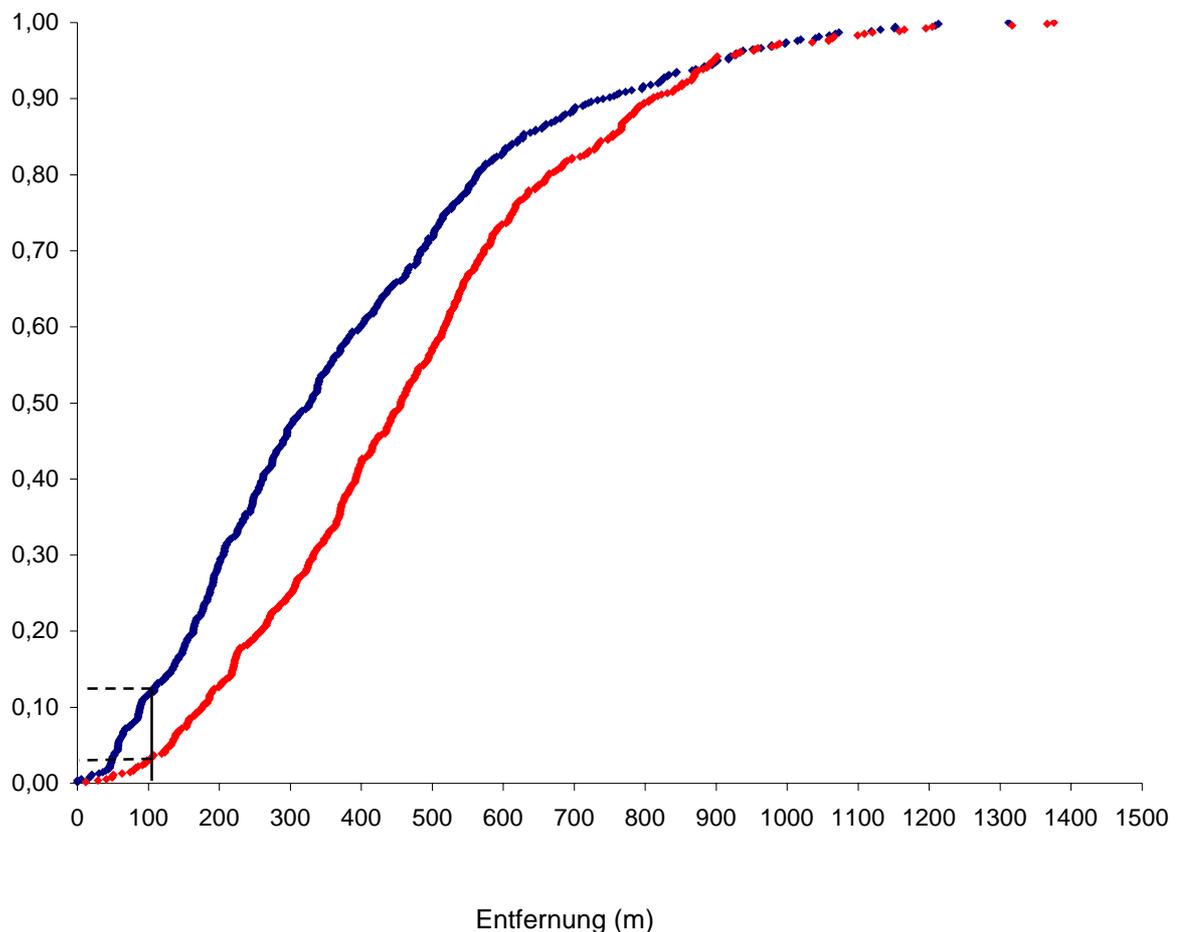


Abbildung 2: Distanzen zwischen zwei simultan georteten Füchsen (blau) verglichen mit den Entfernungen zwischen den zufällig zugeordneten Lokalisationen derselben Tiere (rot). Vergleich in der Distanzklasse bis 100 m (- - -). Dieses Beispiel deutet Anziehung zwischen den georteten Füchsen an.

2.4.3 Simultane Ortungen und Kontaktraten

Auf der Basis simultaner Ortungen sollte betrachtet werden, ob und inwieweit sich unsere Untersuchungstiere gegenseitig in ihrer Raumnutzung beeinflussen. Als Parameter berechneten wir Kontaktraten zwischen den Füchsen. Dazu wurden die Distanzen zwischen simultanen Lokalisationen zweier Füchse ermittelt. Die Kontaktraten stellen den Anteil der zeitgleichen Ortungen zweier Füchse innerhalb eines bestimmten Entfernungsbereiches dar. Dieser Anteil kann mit der Anzahl von zufällig zugeordneten Lokalisationen der entsprechenden Füchse, deren Distanz in dem betrachteten Distanzbereich liegt, verglichen werden (DONCASTER 1990) (Abb. 2). Die Abweichungen von der durch Zufall prognostizierten Anzahl der Fälle kann "Anziehung" oder "Meidung" zwischen den Füchsen bedeuten. Getestet wurden die Entfernungen zwischen den Tageslagern der Füchse in den Bereichen $\leq 50\text{m}$ und $\leq 100\text{m}$. Weiter analysierten wir die Interaktionen der Füchse während ihrer nächtlichen Aktivitäten. Als kritische Entfernungen, um evtl. vorliegendes Anziehungs- bzw. Meideverhalten zwischen den Füchsen während der Nachtstunden zu testen, betrachteten wir die Distanzbereiche $\leq 100\text{m}$ und $\leq 300\text{m}$. Die statistische Absicherung dieses Vergleichs erfolgte mit Hilfe eines χ^2 -Tests.

2.5 Genetische Analysen

Die genetischen Analysen zur Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen unserer Untersuchungstiere wurden im Rahmen einer Diplomarbeit am Institut für Zoologie und Anthropologie, Abteilung für Historische Anthropologie und Humanökologie der Universität Göttingen durchgeführt. Die folgenden Ausführungen beschränken sich auf die Darstellung der methodischen Grundlagen. Eine Beschreibung der im Labor durchgeführten Arbeitsvorgänge und der labortechnischen Details wie z.B. *Primer-Design* und Vorgehen bei der Alleldetermination können der Arbeit von BARTELS (2002) entnommen werden. Für die genetischen Untersuchungen lieferten wir Knorpelproben von insgesamt 13 Füchsen. Von sämtlichen Proben konnte ausreichend DNA zur Durchführung der Analysen extrahiert werden.

2.5.1 Maternale Verwandtschaftslinien

Im Genom des Fuchses existieren zwei Bereiche, die uniparental vererbt werden. Sowohl die mitochondriale DNA als auch eine bestimmte Region auf dem Y-Chromosom werden während der Meiose nicht rekombiniert und deshalb unverändert als Haplotypen von Generation zu Generation weitervererbt. Grundsätzlich lassen sich anhand der betreffenden Sequenzen auf dem Y-Chromosom väterliche Verwandtschaftslinien nachvollziehen (SKORECKI ET AL. 1997, FOSTER ET AL. 1998), während die mitochondriale DNA in mütterlicher Linie vererbt wird (AVISE 1986).

Bislang wurden die entsprechenden Bereiche auf dem Y-Chromosom des Fuchses noch nicht sequenziert. Für unsere Untersuchungen konnten deshalb lediglich die maternal vererbten Haplotypen der mitochondrialen DNA verwendet werden. Die Zuordnung der Füchse zu einer mütterlichen Verwandtschaftslinie erfolgt durch den Vergleich der Haplotypen. Diejenigen Tiere, deren Haplotypen keine Unterschiede aufweisen, werden zu gemeinsamen Verwandtschaftslinien zusammengefasst. Die untersuchten Haplotypen liegen auf der sog. hypervariablen Region der mitochondrialen DNA. Diese Region besteht beim Rotfuchs aus insgesamt 666 Basenpaaren (OKUMURA ET AL. 1996). Der von BARTELS (2002) betrachtete Abschnitt erstreckt sich auf 187 Basenpaare. Deshalb lässt sich nicht mit Sicherheit ausschließen, dass bei Betrachtung eines größeren Abschnittes weitere Haplotypen identifiziert werden könnten. Demgegenüber ist eine Verwandtschaft in direkter mütterlicher Linie auszuschließen, wenn innerhalb des betrachteten Abschnitts Unterschiede zwischen den Individuen erkennbar sind.

2.5.2 Typisierung anhand autosomaler Mikrosatelliten

Mikrosatelliten oder *Short Tandem Repeats (STRs)* sind hochpolymorphe Abschnitte der DNA, die Wiederholungen von Dinucleotiden aufweisen. Weil sich diese Sequenzen in der Anzahl ihrer Repeateinheiten (den Wiederholungen bestimmter Dinucleotide) unterscheiden und damit in sehr vielen Variationen in einer Population vorkommen, sind sie als genetische Marker zur Zuordnung von DNA-Proben verschiedener Individuen geeignet. Abgesehen von eineiigen Zwillingen, weisen verschiedene Individuen hochspezifische

DNA-Profile auf. Übereinstimmende Allele dieser polymorphen Mikrosatelliten lassen deshalb auf verwandtschaftliche Beziehungen von Individuen schließen.

Die Typisierung unserer Proben erfolgte mittels 4 Mikrosatelliten, die im Rahmen des *Dog Genome Project*, (Berkley University) determiniert wurden. Alle vier dieser im Genom von Hunden festgestellten STRs konnten beim Fuchs nachgewiesen werden (ZuBeCa 7, ZuBeCa 12, SCHLÄPFER ET AL. 1999; ZuBeCa 33 DOLF ET AL. 2000; VIAS-D 10 PRIMMER & MATTHEWS 1993). Anders als für die STRs im menschlichen Genom üblich, wurde bei der Benennung der Mikrosatelliten im Hundegenom keine einheitliche Bezeichnung festgelegt. Deshalb legte BARTELS (2002) bei der Alleldetermination eine eigene Nomenklatur zur Bezeichnung der Allele fest, indem eine bekannte Sequenz als Referenzallel herangezogen und mit einer bestimmten Nummer bezeichnet wurde. Ausgehend von diesem Referenzallel wurden den weiteren Allelen der Anzahl ihrer Repeats (Wiederholungen bestimmter Dinucleotide) entsprechend Nummern zugeordnet (Abb. 16).

Die Aussagekraft einer Typisierung anhand von Mikrosatelliten steigt mit der Anzahl der untersuchten Loci und der Anzahl der in der Population vorhandenen Allele. Stimmen zwei Proben hinsichtlich seltener Allele überein, ist die Wahrscheinlichkeit einer verwandtschaftlichen Beziehung höher als bei Übereinstimmung von häufig in der Population vorkommenden Allelen. Statistische Testverfahren zur Abschätzung verwandtschaftlicher Beziehungen setzen voraus, dass die Allel- bzw. Genotypfrequenzen anhand einer hinsichtlich den tatsächlichen Verhältnissen in der Population repräsentativen Stichprobe ermittelt wurden, wobei die Repräsentativität der Stichprobe von ihrer Größe, der genetischen Struktur und der verwandtschaftlichen Nähe der getesteten Individuen abhängt (TABERLET ET AL. 2001). Im vorliegenden Fall standen lediglich die Proben unserer 13 Untersuchungstiere zur Verfügung. Die Tiere stammen alle aus einem eng begrenzten Gebiet, sodass Verwandtschaft zwischen einigen dieser Tiere von vornherein angenommen werden musste. Die geringe Anzahl der untersuchten Tiere und die wahrscheinlichen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Individuen innerhalb der Stichprobe schränken die Aussagekraft einer Typisierung erheblich ein (WAITS ET AL. 2001; BARTELS 2002). In Zusammenhang mit unseren Fragestellungen zur sozialen Organisation beschränken wir unsere Aussagen zur Verwandtschaft unserer Untersuchungstiere deshalb im Wesentlichen auf den

sicheren Ausschluss bestimmter verwandtschaftlicher Beziehungen. Weil nach der Mendelschen Teilungsregel die Allele von beiden Elternteilen zu gleichen Teilen vererbt werden, kann eine direkte Abstammung mit sehr hoher Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden, wenn bei dem Vergleich zweier Proben nicht mindestens ein Allel pro Mikrosatellit übereinstimmt (HARTL & CLARK 1997). Die positiven Aussagen zur Verwandtschaft verschiedener sendermarkierter Füchse werden unter dem Vorbehalt der nicht ausreichenden statistischen Absicherung in der vorliegenden Arbeit lediglich als Hinweise auf verwandtschaftliche Beziehungen genutzt.

3. Ergebnisse

3.1 Raumnutzung

3.1.1 Streifgebiete

Für unsere Untersuchungen zum Sozialverhalten überwachten wir im Bereich des St. Wilhelmer Tales 6 adulte Rüden, eine adulte Fähe, einen subadulten Rüden und eine subadulte Fähe. Es gelang, 6 erwachsene, miteinander in Kontakt stehende Tiere über mehrere Monate gemeinsam zu überwachen (Abb. 3; Tab 1). Die Darstellung der Streifgebiete als 100%-Minimum-Konvex-Polygone (*MCP*), die sämtliche erfasste Lokalisationen des jeweiligen Fuchses einschließt, liefert einen ersten Überblick hinsichtlich der Raumnutzung unserer Untersuchungstiere. Um eine bessere Übersichtlichkeit zu erzielen, werden diejenigen Streifgebiete unserer Füchse in jeweils einer Grafik zusammengefasst, die die größten gegenseitigen Überlappungen aufweisen. Abb. 4 zeigt die Streifgebiete der Füchse M 230, M 130, F 058 und M 171. Die Streifgebiete von M 210, M 150, F 200 und M 240 sowie die Ortungen von M 041 sind in Abb. 5 dargestellt. Anhand dieser Darstellungen wird ersichtlich, dass die Streifgebiete aller neun von uns untersuchten Tiere gegenseitige Überlappungen aufwiesen bzw. direkt aneinander angrenzten. Wegen der nur geringen Anzahl zur Verfügung stehender Ortungen wurde bei M 041 auf die Berechnung des Streifgebietes verzichtet.

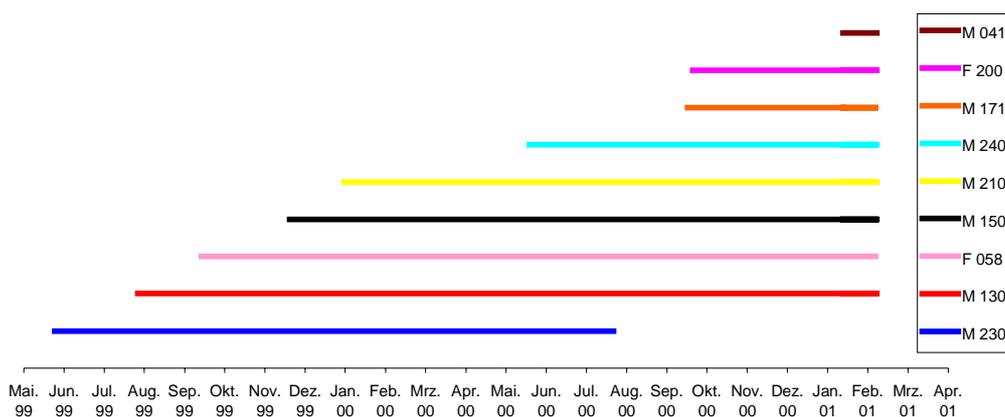


Abbildung 3: Überwachungszeiträume von 9 Untersuchungstieren; M=männlich; F=weiblich



Abbildung 4: Streifgebiete von 4 Füchsen dargestellt als 100%-MCP. M 230 (blau), M 130 (rot), F 058 (rosé) und M 171 (orange). Die Seitenlänge einer Gitternetz zelle entspricht 1000m.

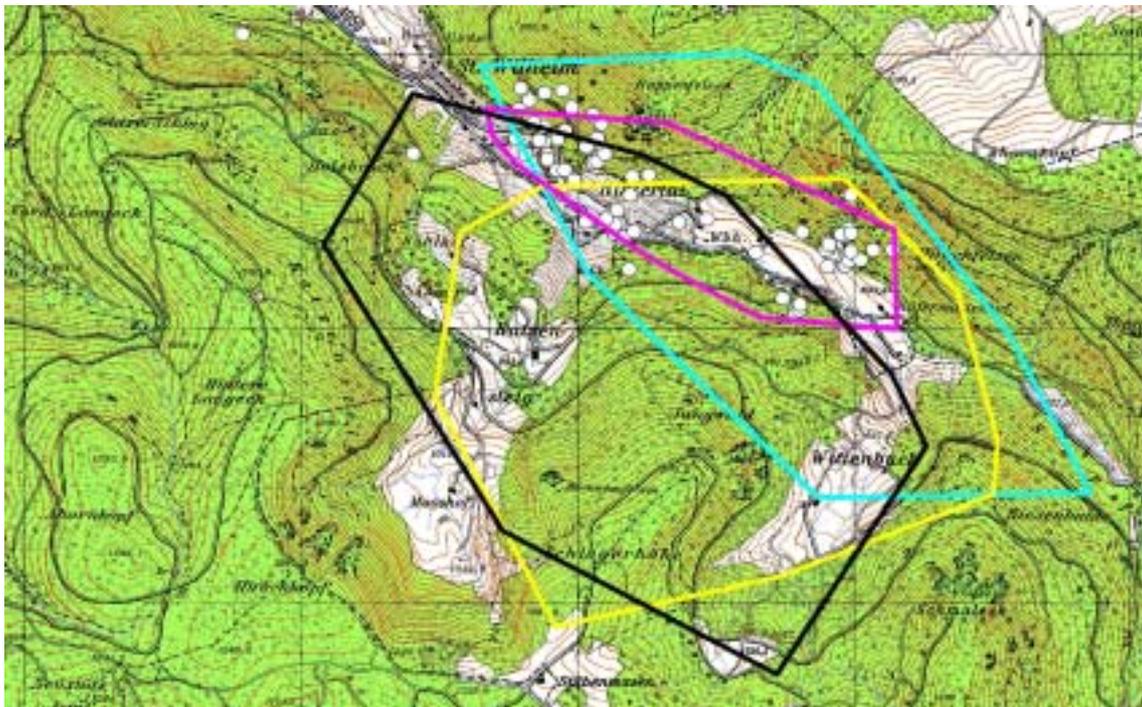


Abbildung.5: Streifgebiete von 4 Füchsen dargestellt als 100%-MCP. M 210 (gelb), M 150 (schwarz), F 200 (pink) M 240 (türkis). Die Ortungen von M 041 sind als weiße Punkte dargestellt. Die Seitenlänge einer Gitternetz zelle entspricht 1000m.

Mittels bootstrap-Simulationen schätzten wir ab, ob Zeitraum und Intensität unserer telemetrischen Überwachung ausreichten, um die home ranges der Untersuchungstiere ausreichend zu erfassen (Abb. 6; Anhang I). Der asymptotische Verlauf der Kurven der *Home-range*-Größen gegen die Anzahl der Ortungen zeigt, dass, mit Ausnahme des Wohngebietes von M 041, die *home ranges* aller Untersuchungstiere weitestgehend erfasst wurden (Abb. 6). Bei M 171 handelte es sich dabei um das Gebiet, das der subadulte Rüde vor seiner Abwanderung aus unserem Untersuchungsgebiet nutzte.

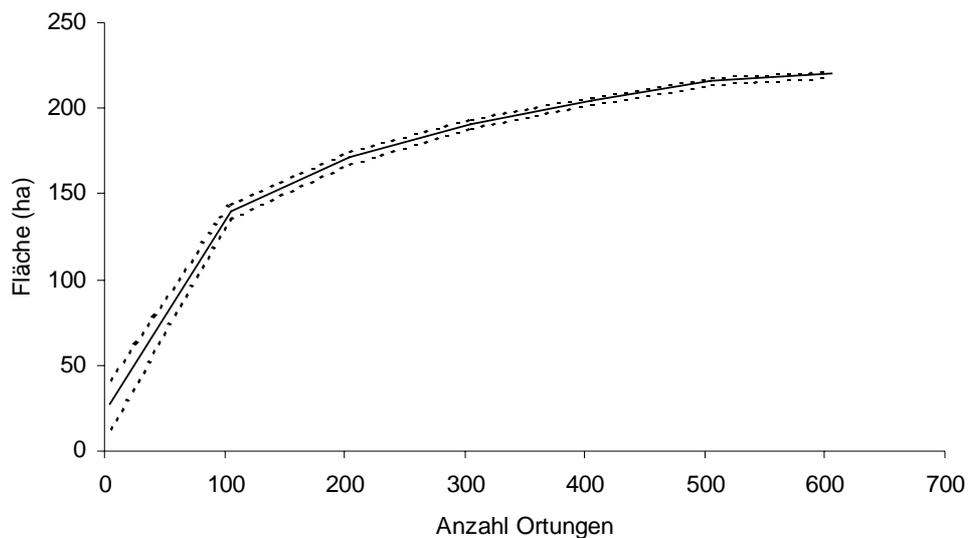


Abbildung 6: *Bootstrap*-Simulationen (100 Wiederholungen pro Intervall) von *MCPs* auf der Basis der Lokalisationen von M 210. Durchgezogene Linie = mittlere Fläche der *MCPs* pro Intervall; gestrichelte Linien = 95% Konfidenzintervall.

Obwohl die klimatischen Bedingungen unseres Untersuchungsgebietes erheblichen saisonalen Änderungen unterworfen sind, stellten wir im Verlauf des gesamten Untersuchungszeitraumes auch bei länger anhaltenden hohen Schneelagen keine Abwanderungen der Untersuchungstiere in tiefergelegene Regionen fest. Die Größe der Streifgebiete der erwachsenen Rüden, berechnet als Minimum-Konvex-Polygon, lag im Durchschnitt bei 265 ha (Tab 2). Das Streifgebiet (*MCP*) des adulten weiblichen Tieres war mit 120 ha erheblich kleiner. Die beiden subadulten Tiere, die Fähe F 200 sowie der Rüde M 171 (bis zu seiner Abwanderung Ende Januar 2001), durchstreiften Gebiete von ungefähr der Hälfte der Größe des Streifgebietes der adulten Fähe bzw. von weniger als einem Viertel der Ausdehnung der Fläche, die von den adulten Rüden genutzt wurden.

Tabelle 2: Streifgebietsgrößen der Untersuchungstiere in Hektar (ha). Als 100%-Minimum-Konvex-Polygon (*MCP*) aller Ortungen bzw. als 95%-Kernfläche der Nachtortungen berechnet. F = weiblich; M = männlich

Fuchs Nr.	100%- <i>MCP</i>		95%-Nachtkernel	
	ha	Anzahl Ortungen	ha	Anzahl Ortungen
M041	-*	81	-*	68
F058	120	745	109	565
M130	236	836	113	640
M150	263	683	148	527
M171	65	171	70	124
F200	62	261	77	202
M210	254	686	138	534
M230	378	468	175	335
M240	195	355	131	259

* Aufgrund der geringen Anzahl an Ortungen wurde kein Streifgebiet berechnet.

3.1.2 Nächtliche Aktivitäten

Die räumliche Verteilung der Lokalisationen unserer Untersuchungstiere während ihrer nächtlichen Aktivitäten betrachteten wir zunächst anhand von 95%-*Kernel*. Obwohl bei dieser Auswertungsmethode entsprechend weit vom Zentrum der Datendichte entfernt liegende Lokalisationen ausgeschlossen werden, blieb das Muster der sich überlappenden Areale der untersuchten Füchse bestehen (Abb 7; 8). Die Überlappungszonen sind demnach nicht aufgrund einzelner Exkursionen in die Nachbarstreifgebiete entstanden, sondern stellen Flächen dar, die die sendermarkierten Füchse regelmäßig nutzten. Die als 100%-*MCP* berechneten Streifgebiete wiesen für die Rüden deutlich größere Flächen auf als für die erwachsene Fähe. Dieser Unterschied relativierte sich bei der Betrachtung der 95%-*Kernel* (Tab. 2). Die Differenz zwischen den *MCP*-Flächen der adulten Fähe und den ebenfalls erwachsenen Rüden resultiert hauptsächlich aus Ortungen, die bei der *Kernel* Berech-

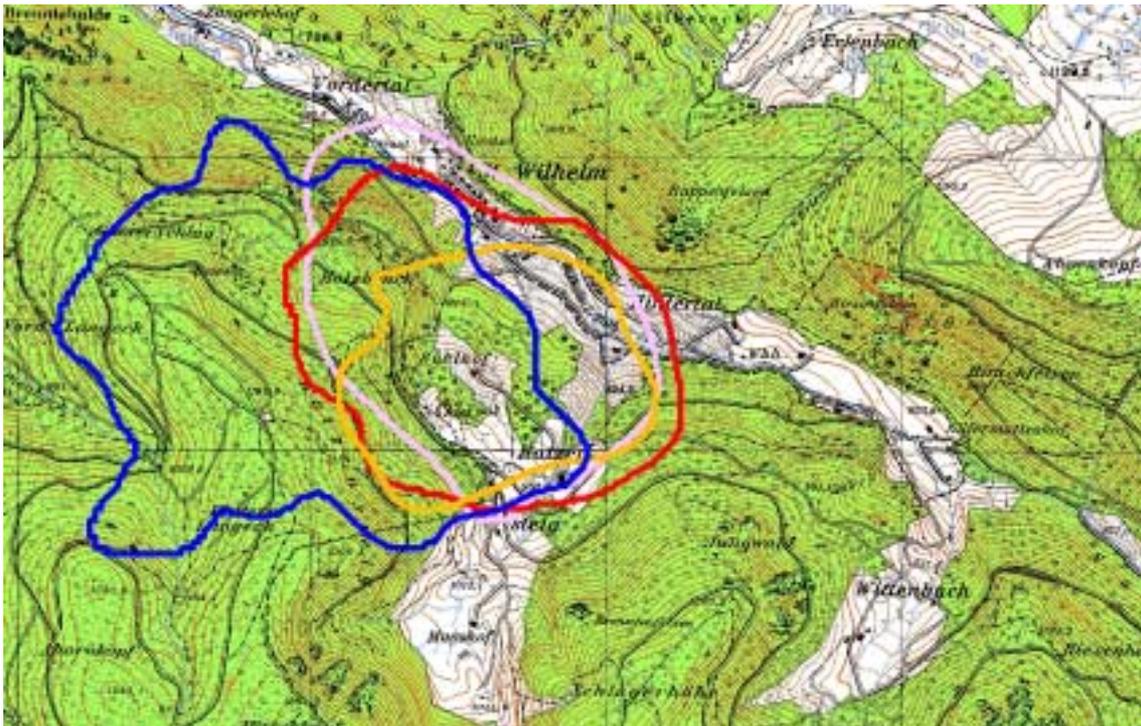


Abbildung 7: Nacht-Streifgebiete von 4 Füchsen dargestellt als 95%-Kernel. M 230 (blau), M 130 (rot), F 058 (rosé) und M 171 (orange). Die Seitenlänge einer Gitternetz zelle entspricht 1000m.

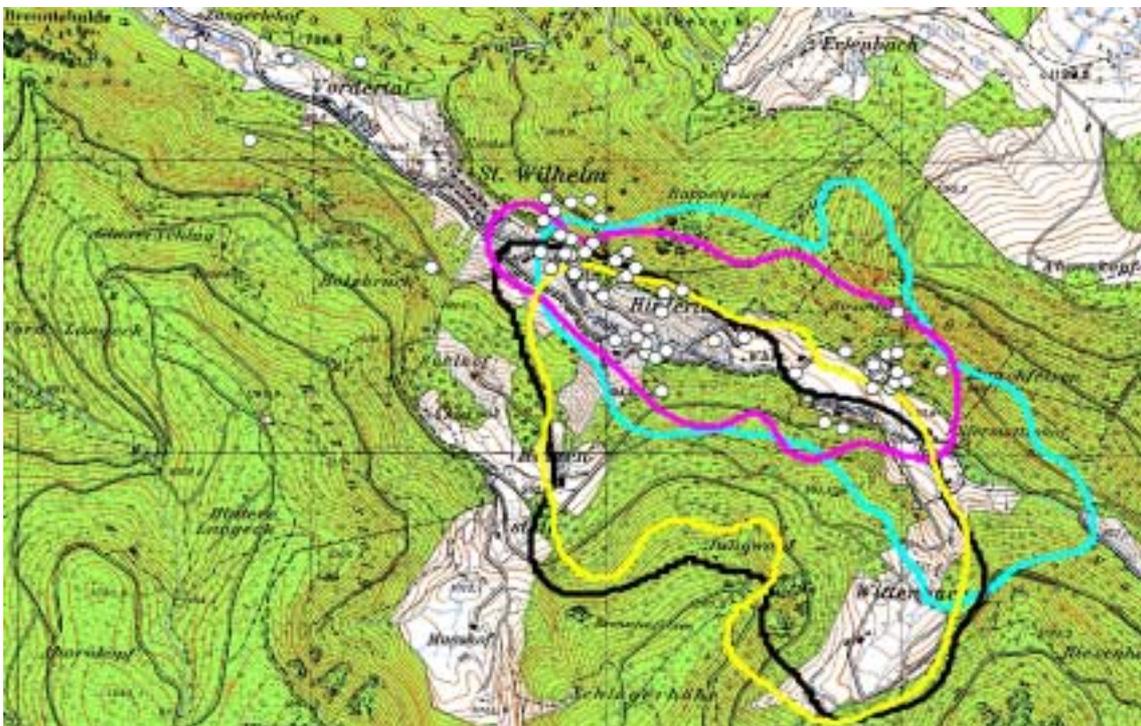


Abbildung 8: Nacht-Streifgebiete von 4 Füchsen dargestellt als 95%-Kernel. M 210 (gelb), M 150 (schwarz), F 200 (pink) M 240 (türkis). Die Ortungen von M 041 sind als weiße Punkte dargestellt. Die Seitenlänge einer Gitternetz zelle entspricht 1000m.

nung ausgeschlossen werden. Dies zeigt, dass sich die Rüden offenbar weiter vom Zentrum ihrer Streifgebiete entfernten als die Fähe, jedoch diese peripheren Bereiche ihrer Streifgebiete wenig intensiv nutzten. Im Unterschied zu den adulten Tieren sind die anhand der Nachtortungen der beiden Jungtiere M 171 und F 200 berechneten 95%-Wahrscheinlichkeitsbereiche geringfügig größer als ihre 100%-MCPs. Dieser Umstand dürfte auf eine relativ gleichmäßige Nutzung des gesamten Streifgebietes hindeuten; d.h., dass die Intensität der Nutzung kaum Unterschiede zwischen dem räumlichem Zentrum und den peripheren Bereichen der Streifgebiete aufwies.

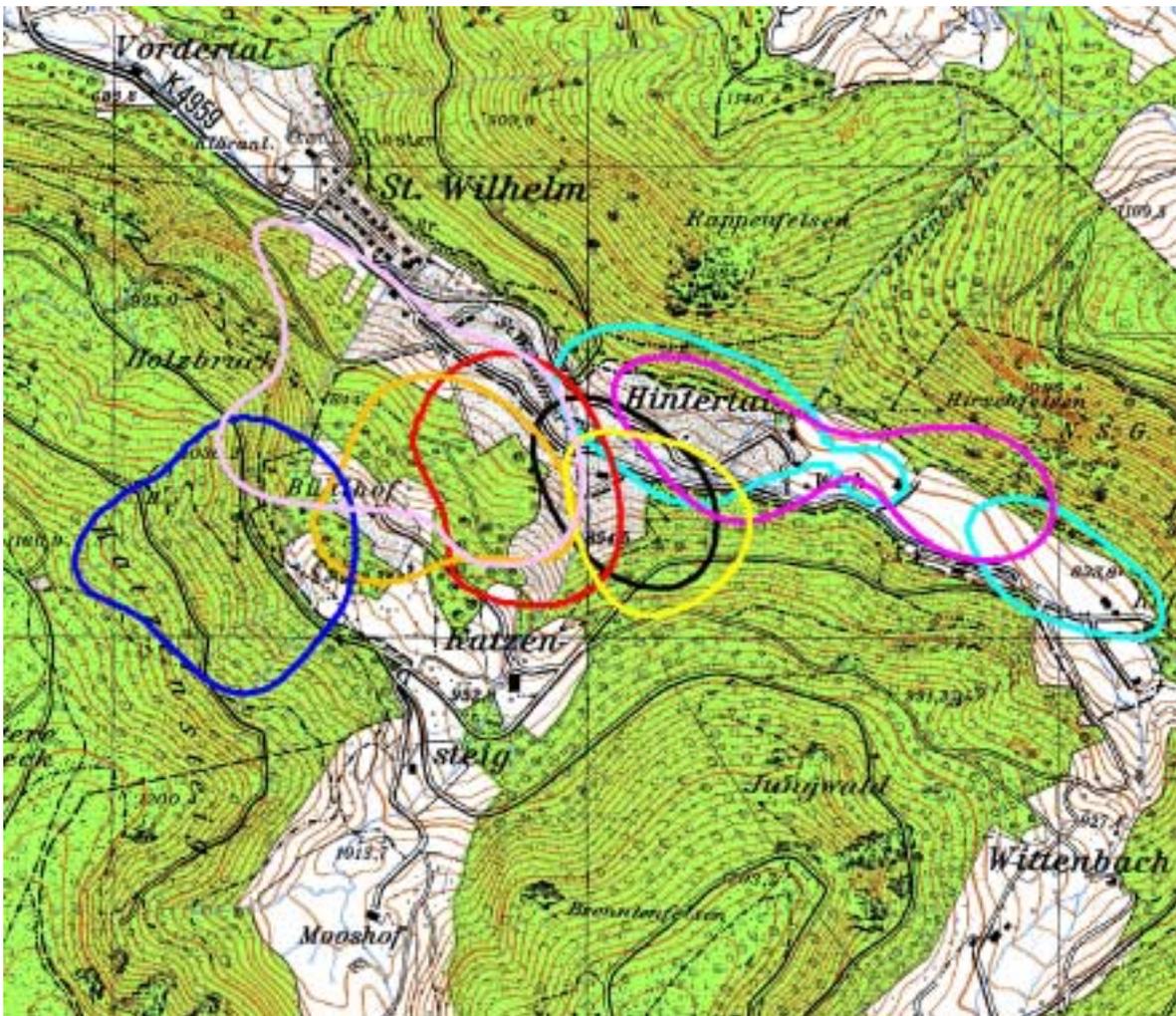


Abbildung 9: Nacht-Streifgebiete von 8 Füchsen dargestellt als 50%-Kernel. M 230 (blau), M 130 (rot), F 058 (rosé), M 171 (orange), M 210 (gelb), M 150 (schwarz), F 200 (pink) und M 240 (türkis). Die Seitenlänge einer Gitternetzelle entspricht 1000m.

Die Überwachung der nächtlichen Aktivitäten zeigte, dass sämtliche sendermarkierten Tiere sowohl den Wald als auch die Wiesenflächen frequentierten. Die Lage der für die Füchse berechneten 50%-*Kernel* macht deutlich, dass mit Ausnahme der Rüden M 230 und M 171 alle Untersuchungstiere zu einer Nutzung der Wiesenflächen tendieren (Abb. 9). Das von M 230 genutzte Areal erstreckte sich in südlicher Richtung in höher gelegene, mit geschlossenem Wald bedeckte Gebiete, grenzte jedoch ebenfalls an die Wiesenflächen an (Abb. 7). Die bevorzugte Nutzung der Wiesen durch die übrigen Füchse wird deutlich, wenn die Anwesenheit dieser Tiere innerhalb des Waldes mit ihrer Präsenz auf den Wiesen verglichen wird. Die hierfür notwendige Bezugsfläche soll die genutzten Bereiche aller Untersuchungstiere repräsentieren. Bei Verwendung eines anhand der Gesamtortungen aller Füchse erstellten 100%-*MCP* hätte der hohe Waldanteil im Streifgebiet von M 230 die Berechnung der Nutzungspräferenzen aller anderen Untersuchungstiere zugunsten der Wiesenflächen beeinflusst. Um dies zu vermeiden, diente ein auf der Basis der Gesamtortungen aller Füchse basierendes 95%-*Kernel* als Bezugsfläche. Dieses definierte Areal

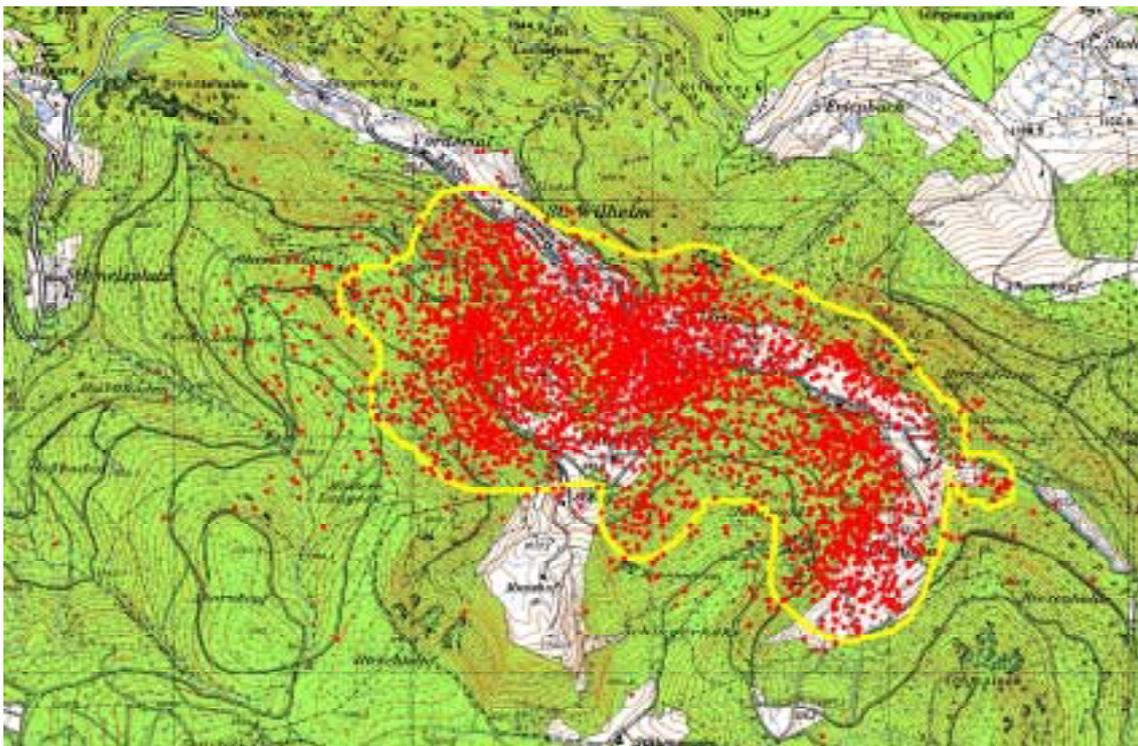


Abbildung 10: 95%-Kernel berechnet auf der Basis sämtlicher Lokalisationen aller 9 Untersuchungstiere. Die Seitenlänge einer Gitternetzelle entspricht 1000m.

teilte sich in 200 ha Wald- und 87 ha Wiesenfläche auf (Abb. 10). M 230 lokalisierten wir in lediglich 7% der Ortungen außerhalb des Waldes. Während bei M 041 und M 171 keine Präferenzen zu erkennen waren, erfassten wir die übrigen Füchse bei 47% bis 60% ihrer Nachtortungen auf den Wiesen. Unsere Auswertungen zeigen, dass die Mehrheit der untersuchten Füchse die Wiesen während ihrer nächtlichen Aktivitäten bevorzugten (Tab. 3). Offensichtlich stellen die Wiesenflächen für diese Tiere wichtige Bereiche für die Nahrungssuche dar. Demgegenüber konzentrierte M 230 seine nächtlichen Aktivitäten nahezu ausschließlich auf den Wald.

Tabelle 3: Nächtliche Nutzung von Wald und Wiese durch die Füchse während des gesamten Untersuchungszeitraumes. Zugrundegelegt wurde ein Waldanteil von 69,7% und ein Wiesenanteil von 30,3% im Untersuchungsgebiet.

Fuchs	Ortungen auf den Wiesen	Ortungen im Wald	p	ch^2	Präferenz
M 041	21	47	0,931	0,008	-
F 058	212	353	<0,001	13,588	Wiese
M 130	302	338	<0,001	119,563	Wiese
M 150	249	278	<0,001	70,720	Wiese
M 171	43	81	0,300	1,075	-
F 200	121	81	<0,001	83,117	Wiese
M 210	216	318	<0,001	25,494	Wiese
M 230	25	310	<0,001	83,232	Wald
M 240	142	117	<0,001	73,097	Wiese
Σ	1331	1923	<0,001	181,015	Wiese

Die nach Monaten differenzierte Auswertung zeigt, dass das Verhältnis zwischen Wald- und Wiesenutzung im Jahresverlauf nicht konstant bleibt (Abb. 11). Die deutlichste Abweichung des Nutzungsverhältnisses findet im Monat September zugunsten des Waldes statt.

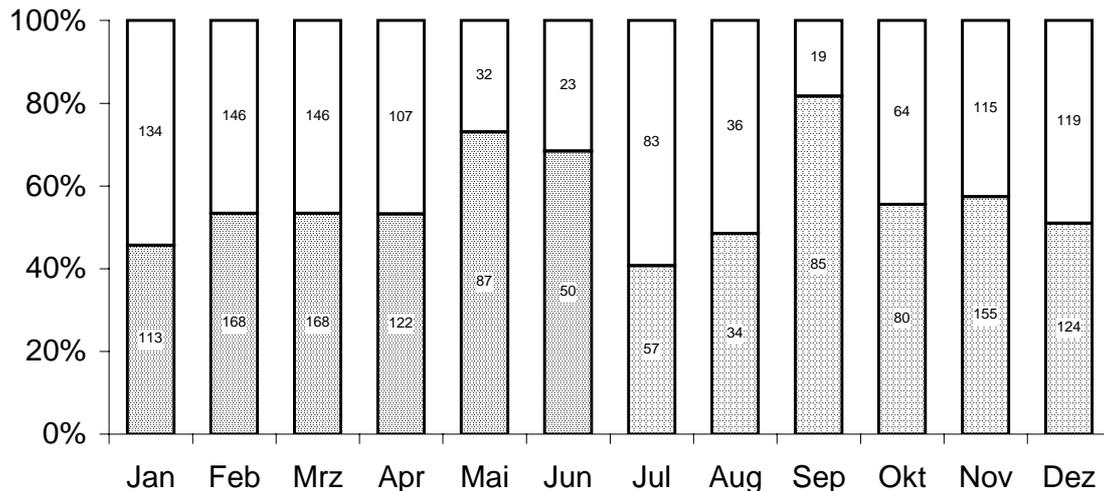


Abbildung 11: Anteil der Nachtortungen der Füchse im Wald und auf den Wiesen im Verlauf des Jahres 2000. Das Verhältnis ist im Jahresverlauf nicht konstant ($p < 0,001$; $X^2 = 75,381$; $df: 11$). Grau = Wald; Weiß = Wiese. Nummern in den Säulen = Anzahl Ortungen der jeweils überwachten Füchse.

3.1.3 Tagesruheplätze

In von Menschen dicht besiedelten Regionen sind Füchse hauptsächlich während der Nachtstunden aktiv und verbringen den Tag ruhend an geschützten Orten (POULLE ET AL. 1994, MEIA & WEBER 1996). Im Verlauf unserer Untersuchungen wurden bei 1032 Tagesplatzlokalisationen nur in 6 Fällen (0,6 %) Füchse in Bewegung angetroffen. Dies zeigt, dass die von uns untersuchten Tiere einen Großteil des Tages ruhend verbringen und dass es sich bei den erfassten Orten um Ruheplätze der Füchse handelt. Nahezu sämtliche Orte, an denen wir Füchse während des Tages lokalisierten, lagen innerhalb des Waldes (Abb. 12). Die vereinzelt festgestellten Tagesaufenthaltsorte, die wir außerhalb des Waldes feststellten, befanden sich in Gebüschzonen im Waldrandbereich.

Die Analyse der Verteilung der Tagesplätze mit Hilfe von 50%-Kernel lässt Zonen erkennen, die die Füchse tagsüber bevorzugt aufsuchen. Die häufiger aufgesuchten Bereiche befinden sich in felsigem, blocküberlagertem Gelände z.T. in der Nähe von uns bekannten Bauen (Abb. 13). Trotz dieser bei den einzelnen Füchsen mehr oder weniger ausgeprägten Nutzungsschwerpunkte verteilen sich die Tagesortungen über weite Bereiche der Waldflächen innerhalb der Streifgebiete der einzelnen Füchse. Diese Verteilung deutet

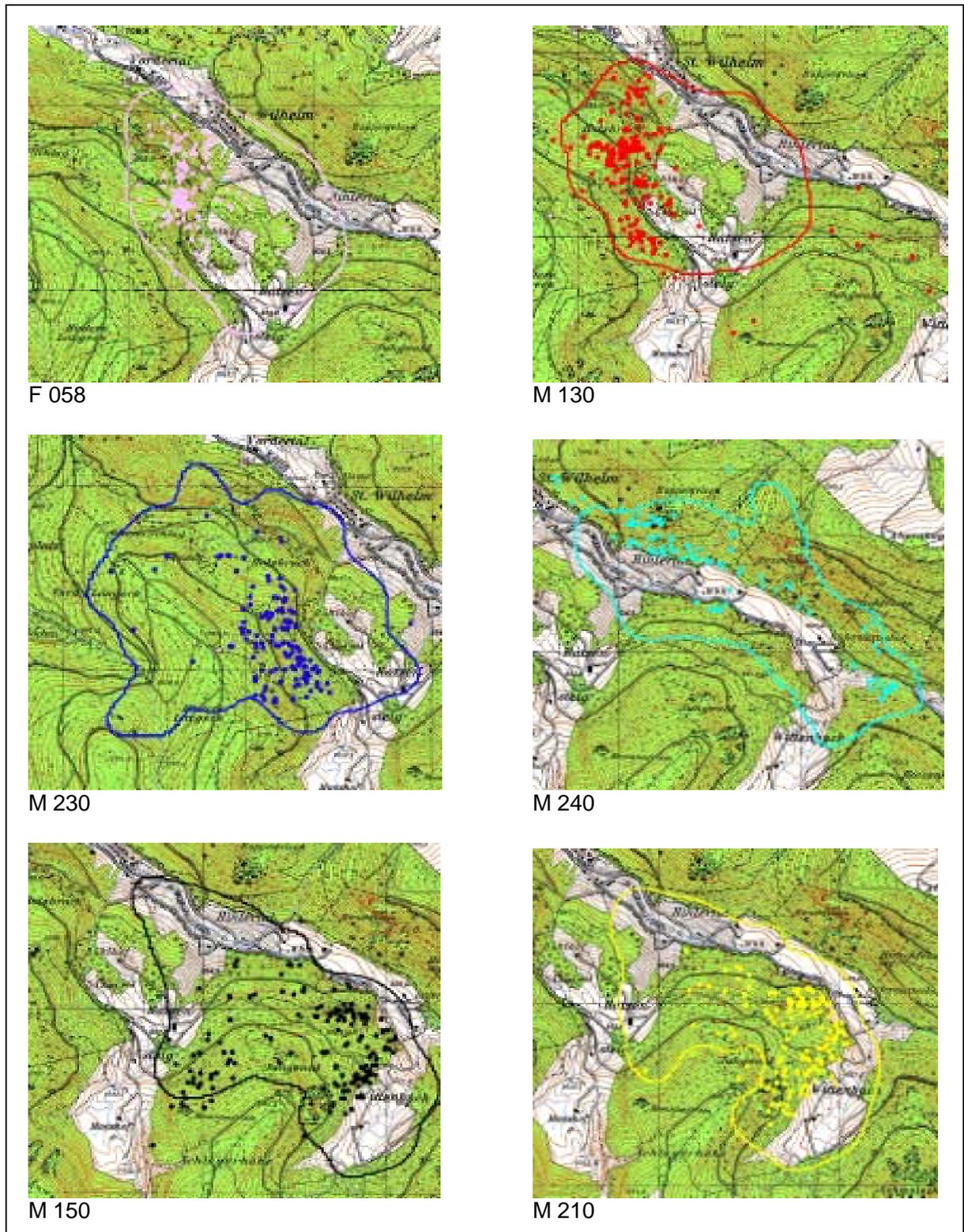


Abbildung 12: Verteilung der Tagesplätze (Punkte) von 6 adulten Füchsen im Vergleich zu ihrem jeweiligen Nacht-Streifgebiet (als 95%-Kernel berechnet). Die Seitenlänge einer Gitternetzelle entspricht 1000m.

Jungfüchse gefangen und mit Sendern markiert werden, um das Verhalten von Tieren zu untersuchen, deren Status innerhalb der Fuchsgesellschaft zumindest für eine bestimmte Zeit bekannt ist.

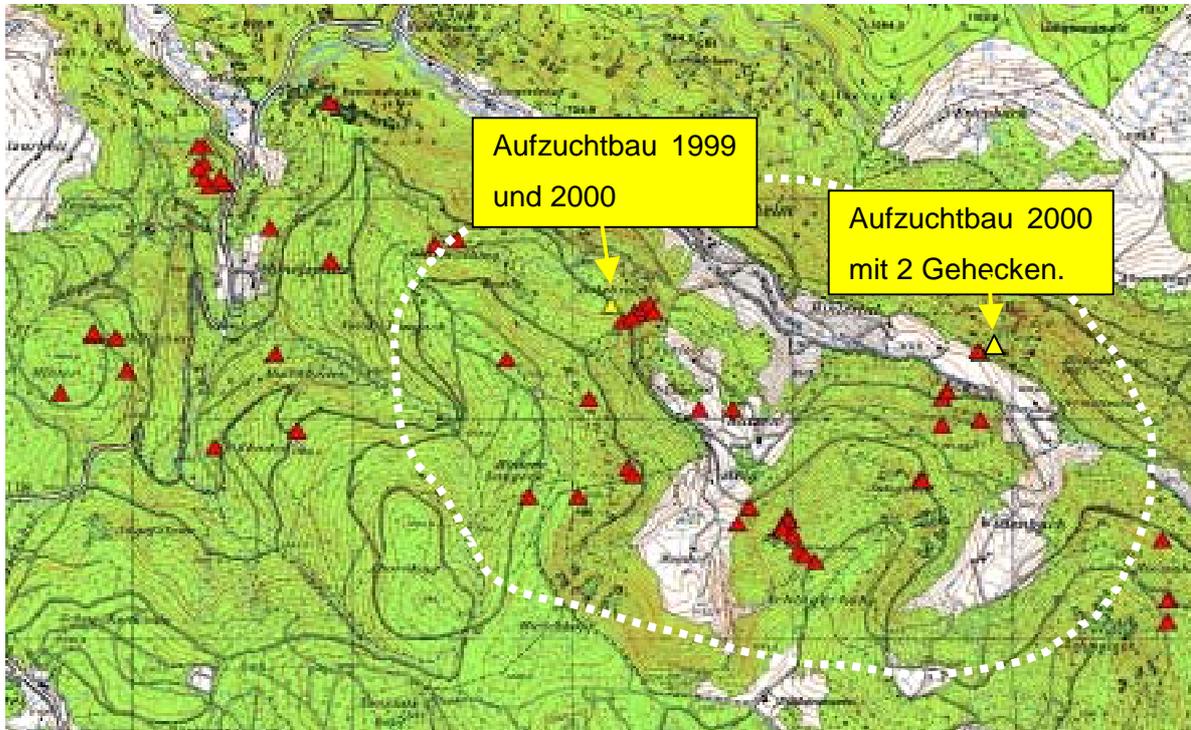


Abbildung 14: ■■■■■ = der für die Untersuchungstiere relevante Bereich. ▲ = Baue bzw. Bausysteme im Untersuchungsgebiet. ▲ = Wurfbaue. Die Seitenlänge einer Gitternetzelle entspricht 1000m.

Durch systematisches Absuchen des Geländes, Verfolgen von Fuchsspuren bei Schnee und die Befragung von Jägern und Forstbeamten wurden im Frühjahr 1999 33 Baue bzw. Bausysteme in unserem engeren Untersuchungsgebiet entdeckt (Abb. 14) (KORDEUTER 2000). Als Baue wurden solche ins Erdreich gegrabene Höhlungen oder Höhlen im Fels bezeichnet, für die zum Zeitpunkt der Untersuchung anhand von Spuren oder anderen Hinweisen eine Nutzung durch Füchse nachgewiesen werden konnte oder die bekanntermaßen früher von Füchsen genutzt wurden. Kontrollen ergaben, dass lediglich in einem dieser Baue Welpen aufgezogen wurden. Im Frühjahr 2000 wurde dieser Bau wiederum als Aufzuchtbau genutzt. Darüber hinaus entdeckten wir zu diesem Zeitpunkt ein zusätzliches Bausystem, das mit 2 Gehecken belegt war (Abb. 14). Die Füchse nutzen häu-

fig Spalten und Höhlen in den zahlreichen Blockhalden und Felsen unseres Untersuchungsgebietes als Unterschlupf. In diesen Fällen war es unmöglich, das Ausmaß eines Baues zu erkennen bzw. seine Aus- und Eingänge vollständig zu erfassen. Ein Jungfuchsfang mit sog. Reusenfallen, der die Kontrolle sämtlicher Röhren voraussetzt, war deshalb nicht möglich (KAPHEGYI 1995). Die felsige Beschaffenheit des Geländes erschwerte bzw. verhinderte auch das Erkennen von Mutterbauen anhand entsprechender Spuren. In unserem Untersuchungsgebiet können die Wurfbaue also nur sehr unvollständig erfasst werden, weil sie schwierig zu finden sind und häufig kaum zu beurteilen ist, ob sich Welpen im Bausystem befinden. Für unsere Fragestellungen verwertbare Beobachtungen an den Bauen waren aufgrund der Unübersichtlichkeit des Geländes kaum möglich. Lediglich M 240 konnte in 2 Fällen beim Besuch des oben erwähnten, mit 2 Würfeln besetzten Mutterbaues beobachtet werden. Die dort beobachteten sechs Jungfüchse waren anhand der unterschiedlichen Größe eindeutig verschiedenen Würfeln zuzuordnen.

Im Verlauf des Sommers 2000 gelang der Fang der beiden Jungtiere F 200 und F 300. Der Mikrosatelliten-Typisierung zufolge handelte es sich vermutlich bei beiden Fähen um Töchter von M 240 (Abb. 16). Der Größen- bzw. Gewichtsunterschied legt nahe, dass diese beiden Tiere aus unterschiedlichen Würfeln stammen. Wie in den beiden Jahren zuvor zeigt das Auftreten von deutlich verschieden großen Welpen im selben Frühjahr, dass sich der Zeitraum der Geburten innerhalb eines Gebietes über mehrere Wochen erstrecken kann.

Wegen der oben beschriebenen Schwierigkeiten verzichteten wir auf aufwändige und zeitintensive Fangversuche an Bauen. Statt dessen setzten wir darauf, Jungfüchse während unserer herkömmlichen Fangaktionen zu fangen.

Im Verlauf unserer gesamten Untersuchungen fingen wir insgesamt 11 subadulte Füchse, davon 8 Rüden und 3 Fähen (Tab. 4). Ein männlicher Welp wurde innerhalb unseres Gebietes erlegt (M 310). 10 der gefangenen Jungfüchse wurden mit einem Senderhalsband ausgestattet. 7 Jungfüchse wanderten nachweislich aus unserem Untersuchungsgebiet ab. Als abgewandert bezeichnen wir solche Tiere, die ihr angestammtes Streifgebiet weiträumig verlassen und nicht wieder in ihr vormalig genutztes Gebiet zurückkehren. Die Phase der Abwanderung erstreckte sich von Ende August bis Mitte Februar des folgenden Jahres. Bei drei Tieren konnte der Verbleib nicht geklärt werden, wobei F 200 bis

zum 11. April 2001 innerhalb unseres Gebietes geortet werden konnte. Da diese Fähe bis zur Vollendung ihres ersten Lebensjahres im Gebiet verblieb, definierten wir diesen Fuchs als nicht abgewandert. Der Rüde M 150 etablierte sich innerhalb unseres Untersuchungsgebietes und konnte rund 14 Monate lang bis zum Ausfall seines Senders überwacht werden.

Tabelle 4: Im Projektverlauf untersuchte Jungfüchse. (?) = Verbleib ungeklärt. f = weiblich; m = männlich.

Jungfuchs	Geschlecht	Fanggewicht (g)	Fangdatum	Letzte Ortung vor Abwanderung/ Verschwinden	Verbleib
F 060	f	2400	09.07.1998	15.02.1999	Abwanderung
M 102	m	2900	13.07.1998	18.11.1998	Abwanderung
M 073	m	2800	16.07.1998	11.12.1998	Abwanderung
M 120	m	2400	20.07.1999	18.09.1999	Abwanderung
M 160	m	2400	28.05.1999	20.09.1999	Abwanderung
M 180	m	2500	04.06.1999	18.09.1999	(?)
M 150 ¹⁾	m	5200	22.11.1999	17.02.2001	Verbleib im UG
F 300 ²⁾	f	1800	05.08.2000	-	(?)
M 191	m	5300	22.08.2000	24.08.2000	Abwanderung
M 310 ³⁾	m	2900	-	25.08.2000	tot
M 171	m	3800	24.09.2000	23.01.2001	Abwanderung
F 200 ⁴⁾	f	4700	28.09.2000	11.04.2001	(?)

¹⁾ Senderausfall festgestellt

²⁾ nicht sendermarkiert

³⁾ erlegt

⁴⁾ da F 200 bis zur Vollendung des ersten Lebensjahres (angenommener Wurftermin: 1. April) im Gebiet verblieb, werteten wir diesen Fuchs als nicht abgewandert.

3.3 Die verwandtschaftlichen Beziehungen der Füchse

Informationen zu den verwandtschaftlichen Beziehungen der Untersuchungstiere sollten als Hintergrundinformation helfen, die Raumnutzungsdaten der untersuchten Füchse im Hinblick auf deren Sozialverhalten besser zu interpretieren. Die genetischen Analysen wurden im Rahmen einer Diplomarbeit am Anthropologischen Institut der Universität Göttingen durchgeführt (BARTELS 2002).

Insgesamt wurden Gewebeproben von 13 aus unserem engeren Untersuchungsgebiet stammenden Füchsen analysiert. 10 dieser Tiere konnten wir mittels Telemetrie über unterschiedlich lange Zeiträume überwachen. M 191 wanderte am zweiten Tag nach dem Fang aus unserem Gebiet ab (Tab. 4). Ein Jungtier war beim Fang zu klein, um ein Senderhalsband tragen zu können (F 300), eine Probe stammt von einem getöteten Welpen (M 310), eine weitere Gewebeprobe lieferte eine adulte Fähe (F 006), die kurz nach dem Fang verunfallte. Als Information für eine räumliche Zuordnung dieser 3 nicht sendermarkierten Tiere steht lediglich der Fang- bzw. Erlegungsort zur Verfügung (Abb. 15).

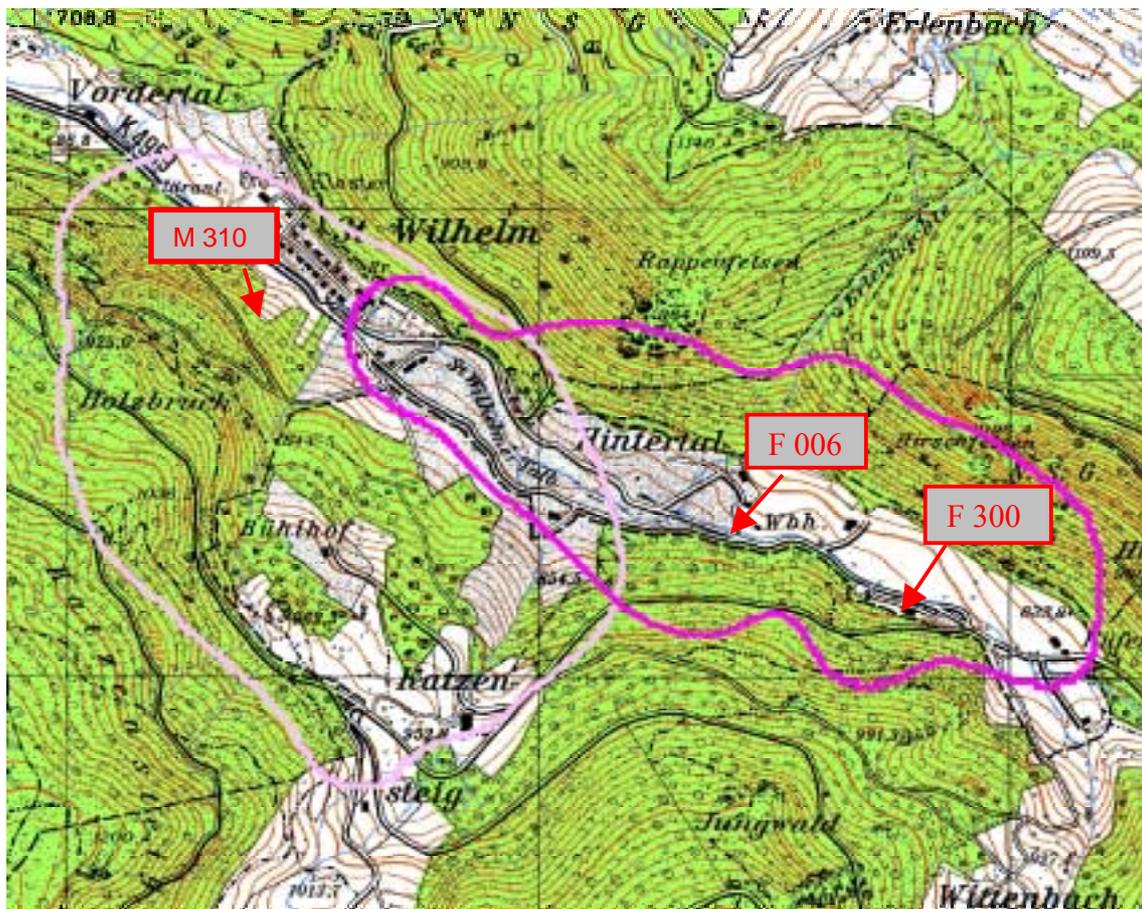


Abbildung 15: Fang- bzw. Erlegungsort der nicht senderüberwachten Füchse M 310, F 300 und F 006. Nacht-Streifgebiete der Fähe F 058 (rosé) und der F 200 (pink), jeweils als 95%-Kernel dargestellt. Die Seitenlinie einer Gitternetzelle entspricht 1000m.

Bei den genetischen Untersuchungen kamen zwei sich in ihrer Aussage ergänzende Methoden zur Anwendung. Einerseits wurde mit Hilfe sogenannter Mikrosatelliten eine

Typisierung der Autosomen vorgenommen. In einem weiteren Schritt wurde ein Abschnitt der mitochondrialen DNA (mtDNA) analysiert.

Werden die Informationen aus der Mikrosatelliten-Typisierung der Autosomen und die Determinierung der mt-Haplotypen kombiniert, lassen sich zusammen mit den Angaben zum Alter und dem Geschlecht Einblick in die verwandtschaftlichen Beziehungen der untersuchten Tiere gewinnen (Abb. 16; 17). Die beiden ein nahezu identisches Streifgebiet nutzenden Rüden M 210 und M 150 wurden der gleichen mütterlichen Linie zugeordnet. Es dürfte sich bei diesen Tieren entweder um Geschwister aus verschiedenen Jahrgängen, um Halbgeschwister mit der gleichen Mutter oder um Onkel und Neffe handeln. Eine Vater-Sohn-Verwandtschaft kann für M 210 und M 150 ausgeschlossen werden, weil die beiden Rüden nicht in jedem der betrachteten Mikrosatellitensysteme mindestens ein gemeinsames Allel aufweisen (Abb. 16). Demgegenüber dürfte es sich aufgrund der übereinstimmenden Haplotypen und der entsprechenden Übereinstimmungen der Allele der Mikrosatelliten bei F 058 und M 171 um Mutter und Sohn handeln. Ebenfalls anhand der betrachteten Mikrosatelliten sind M 130 und M 230 als Vater von M 171 auszuschließen. Demgegenüber dürfte es sich bei M 240 und F 200 um Vater und Tochter handeln. Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen M 240 und M 041 entsprechen denen von M 210 und M 150; allerdings mit dem Unterschied, dass M 240 und M 041 aufgrund der unterschiedlichen Haplotypen der mtDNA nicht von einer gemeinsamen Mutter abstammen können. Zu beachten ist, dass die Aussagekraft der postulierten verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den untersuchten Füchsen gewissen Einschränkungen unterliegt. Der Ausschluss von direkten Verwandtschaftsverhältnissen gilt demgegenüber als sicher.

Unter Einbeziehung der genetischen Analysen der weiteren, nicht sendermarkierten Tiere, lassen sich zusätzliche Informationen aus den Genetik-Resultaten ableiten. Die Untersuchungen der mitochondrialen DNA ergaben, dass die 13 Füchse 4 verschiedenen Haplotypen zugeordnet werden konnten; d.h. die 13 in unserem engeren Untersuchungsgebiet lebenden Tiere entstammen 4 unterschiedlichen maternalen Linien. Die Jungfüchse F 200, F 300, M 310, M 191 und M 171 aus dem Jahrgang 2000 verteilen sich auf 3 mater-

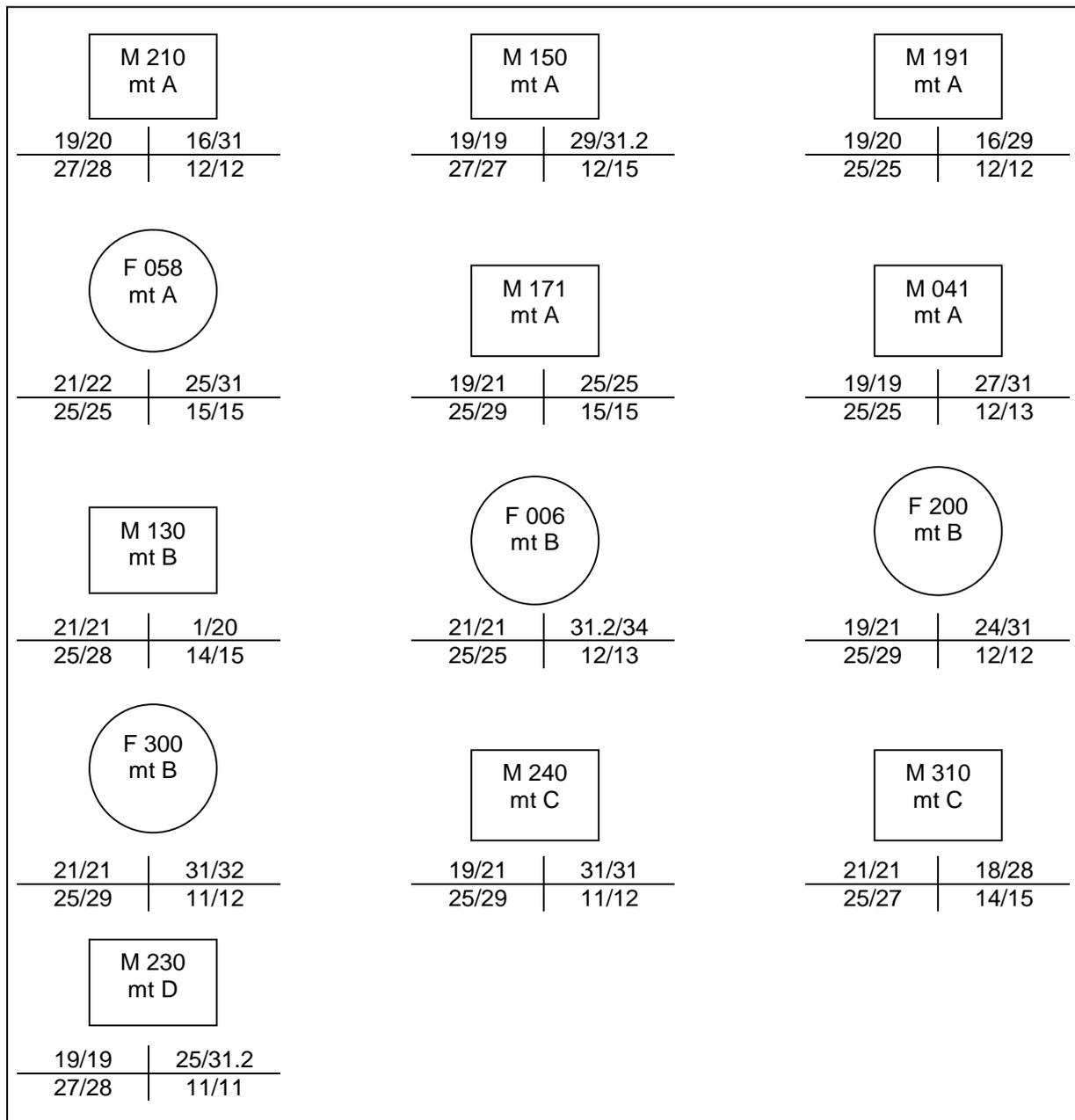


Abbildung 16: Haplotypen- und Mikrosatelliten-Typisierung der Autosomen für 13 Füchse (nach Bartels 2002, verändert). Die weiblichen Tiere sind als Kreis, die Männchen als Rechteck dargestellt. Die mit Buchstaben (A-D) bezeichnen die mitochondrialen Haplotypen (mt). Bei der Typisierung der Autosomen (Tabellenkreuz) repräsentiert jede Zelle jeweils einen der 4 verwendeten Mikrosatelliten; jede Nummer steht für ein Allel.

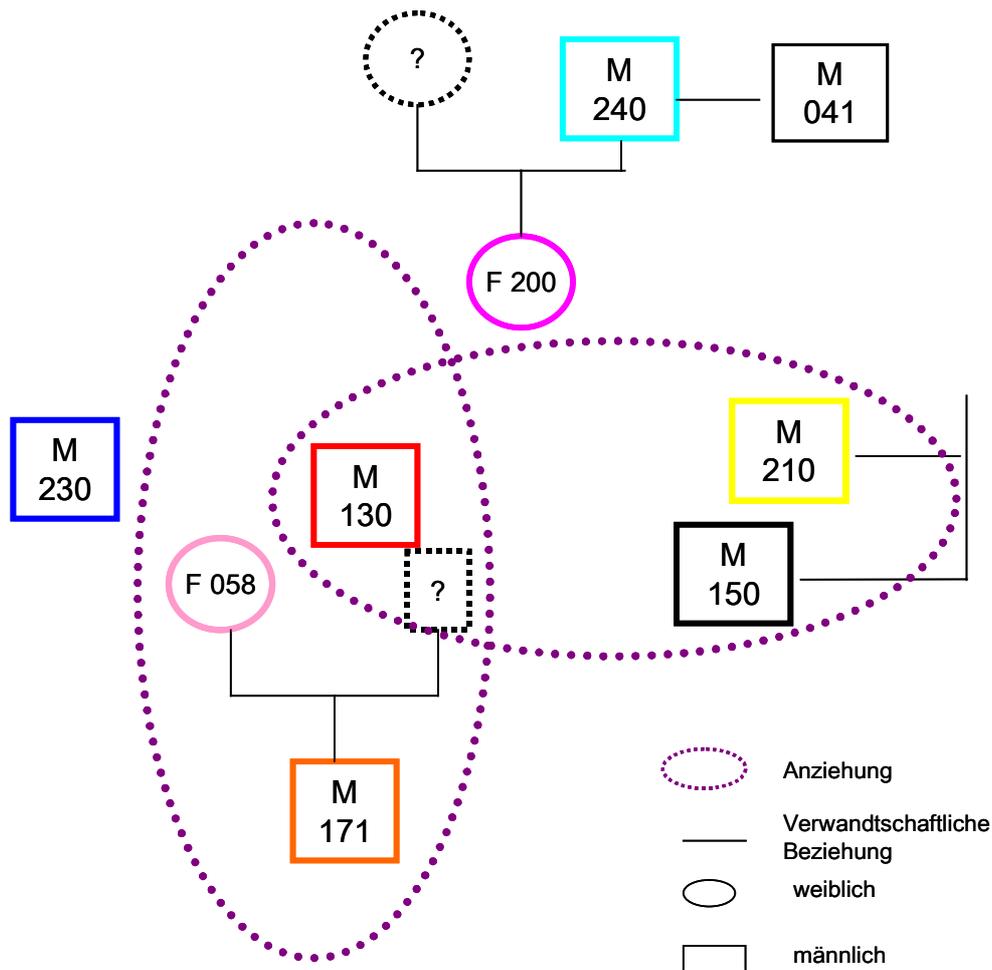


Abbildung 17: Schematische Darstellung der Beziehungen zwischen 9 Füchsen. "Anziehung" bezieht sich auf die in Tab. 9 dargestellten Kontaktraten. Die verwandtschaftlichen Beziehungen können Abb. 16 entnommen werden.

nale Linien. In Kombination mit der Typisierung über die Autosomen lassen sich im Ausschlussverfahren Hinweise zur der Anzahl der Würfe innerhalb unseres Untersuchungsgebiets ableiten, aus denen die uns bekannten Jungfüchse hervorgegangen sind.

M 171 und M 191 entstammen der selben Matrilinie. Während die Ergebnisse der Mikrosatelliten-Analyse der Autosomen dafür sprechen, dass es sich bei M 171 um den Sohn von F 058 handelt, kann aufgrund einer fehlenden Übereinstimmung in 3 von 4 Systemen eine Mutter-Kind-Beziehung zwischen F 058 und M 191 ausgeschlossen werden (Abb. 16). M 171 und M 191 stammen demnach von verschiedenen Müttern ab.

Die beiden weiblichen Jungtiere F 300 und F 200 sind ebenfalls einem gemeinsamen Haplotypen zuzuordnen (Abb. 16). F 300 wurde innerhalb des Streifgebietes der von uns überwachten F 200 gefangen. Aufgrund der genetischen Untersuchungen vermutet BARTELS (2002) in beiden juvenilen Füchsen Töchter des im selben Gebiet lebenden Rüden M 240. F 200 wog zum Zeitpunkt des Fanges Ende September 4700g, während F 300 Anfang August mit einem sehr niedrigen Gewicht von nur 1800g und äußerst geringer Körpergröße auffiel. Obwohl das Gewicht von F 200 acht Wochen später erfasst wurde, ist zwischen den beiden Fähen ein bemerkenswerter Größenunterschied festzustellen. Zudem wurde M 240 im Frühjahr 2000 an einem Bau beobachtet, an dem sich extrem unterschiedlich große Welpen aufhielten. Diese Informationen deuten darauf hin, dass die beiden jungen Weibchen F 200 und F 300 von zwei verschiedenen Müttern abstammen.

Der männliche Welpen M 310 wurde am 25.08.2000 innerhalb des Streifgebietes von F 058 erlegt. Wegen der unterschiedlichen Haplotypen von F 058 und M 310 kommt der Welpen als Nachkomme von F 058 jedoch nicht in Frage. Ebenfalls aufgrund verschiedener Haplotypen kann auch eine Verwandtschaft in mütterlicher Linie mit einer der aus dem angrenzenden Streifgebiet stammenden Fähen F 300, F 200 oder F 006 ausgeschlossen werden. M 310 wog zum Zeitpunkt seiner Erlegung 2900g. Dieses noch geringe Gewicht lässt vermuten, dass sich der Fuchswelpen noch nicht in der Dispersalphase befand. Handelt es sich bei M 310 nicht um einen Zuwanderer, sondern um ein Jungtier, das innerhalb des Streifgebietes seiner Eltern zu Tode kam, muss neben F 058 noch eine weitere, nicht mütterlicherseits mit F 058 verwandte Fähe dieses Areal zur Jungenaufzucht genutzt haben. Anhand der genetischen Analysen lassen sich die untersuchten Jungfüchse 4 verschiedenen Würfen zuordnen. Sollten die beobachteten unterschiedlich großen Welpen von verschiedenen Müttern abstammen, erhöht sich die Zahl auf 5 Würfe.

Im Zusammenhang mit der verwandtschaftlichen Beziehung von F 058 und ihrem wahrscheinlichen Sohn M 171 ergibt sich ein weiterer interessanter Aspekt. Sowohl M 230 als auch der mit F 058 ein nahezu identisches Streifgebiet nutzende Rüde M 130 kommen als Vater von M 171 nicht in Frage. (Abb. 16). Dies bedeutet, dass sich ein weiterer adulter Rüde im Streifgebiet von F 058 und M 130 aufhalten könnte.

3.4 Gegenseitiges Verhalten der Füchse

Im Fall des Rotfuchses wird derzeit davon ausgegangen, dass in sozialen Gruppen organisierte Füchse gemeinsame Territorien besetzen. (Kap. 1.2). Sollten diese Hypothesen zur sozialen Organisation des Fuchses zutreffen, wäre zu erwarten, dass bestimmte Füchse untereinander enge Kontakte pflegen, während sie gegenüber weiteren Artgenossen Meideverhalten zeigen. Weiter sollte die Ausprägung von Territorialität dadurch erkennbar werden, dass sich bestimmte Füchse von der Nutzung ihrer Areale gegenseitig ausschließen.

3.4.1 Raumaufteilung zwischen den Füchsen

Anhand der Darstellung als *95%-Kernel* der Nachtortungen wird deutlich, dass die Streifgebiete unserer Untersuchungstiere während des gesamten Jahres z.T. bedeutende Überlappungen aufweisen (Abb. 7; 8). Hinsichtlich des Ausmaßes der Wohngebietsüberlappungen stellten wir während der Paarungszeit von Dezember bis Februar keine Veränderungen im Vergleich zu den übrigen Monaten fest.

Jeweils weitestgehend gemeinsame Areale nutzten sowohl die beiden verwandten Rüden M 210 und M 150 als auch M 130, F 058 und M 171. Ebenso überdeckte das Streifgebiet von M 240 dasjenige seiner mutmaßlichen Tochter F 200 nahezu vollständig (Abb. 7; 8). Dieses Muster der Raumnutzung widerspricht nicht der Vorstellung von Gruppenterritorialität; bei den Tieren, die großflächig gemeinsame Areale nutzen, könnte es sich um Mitglieder derselben Gruppe handeln. Ein anderes Bild ergibt sich bei der Betrachtung der Streifgebiete von M 130 und M 230. Die Wohngebiete dieser beiden Rüden wiesen zwar ebenfalls bedeutende Überschneidungen auf, jedoch überlappten sich ihre Areale nicht in dem Ausmaß wie bei M 150 und M 210 bzw. M 130 und F 058 (Abb 7, 8). Trotzdem macht der Anteil der Ortungen, den wir in der Überlappungszone ihrer Streifgebiete feststellten, deutlich, dass beide Rüden diesen Bereich nachts regelmäßig nutzten (Tab. 5). Darüber hinaus wählten M 130 und M 230 ihre Tageslager nahezu ausschließlich innerhalb der Überlappungszonen ihrer Streifgebiete (Tab. 6). Im Vergleich zum vorher beschriebenen Beispiel nutzte M 240 den Überlappungsraum mit dem Streifgebiet des Rüden M 210 relativ wenig intensiv. Jedoch konnten wir auch M 240 in

relativ wenig intensiv. Jedoch konnten wir auch M 240 in einigen Fällen tagsüber ruhend in dem mit M 210 gemeinsam genutzten Bereich lokalisieren (Tab 5; 6).

Tabelle 5: Anteil der simultanen Nachtortungen (N.ortg) der Füchse in den Überlappungsflächen (Üfl) ihrer Streifgebiete der 100%-MCPs. (1): jeweilige Fuchskombination; (2): Σ Nachtortungen Fuchs 1; (3): Σ Nachtortungen Fuchs 2; (4): Anteil der Ortungen von Fuchs 1 im Überlappungsraum mit Fuchs 2; (5): Anteil der Ortungen von Fuchs 2 im Überlappungsraum mit Fuchs 1.

Fuchskombination (1)	Σ N.ortg, Fu1 (2)	Σ N.ortg, Fu2 (3)	Anteil N.ortg in Üfl, Fu1 (4)	Anteil N.ortg in Üfl, Fu2 (5)
Fu1 / Fu2	n	n	%	%
M041 / F200	68	78	40	_ ¹⁾
M041 / M240	68	71	46	_ ¹⁾
F058 / M130	565	568	92	92
F058 / M150	517	525	87	25
F058 / M171	124	124	69	90
F058 / M210	517	528	35	16
F058 / M230	346	236	74	55
M130 / M150	528	527	95 ²⁾	66 ²⁾
M130 / M171	126	124	74	98
M130 / M210	528	534	62 ²⁾	62 ²⁾
M130 / M230	410	285	60	81
M130 / M240	266	259	18	24
M150 / M210	527	534	95	96
M150 / M240	267	259	63	22
F200 / M210	202	199	9	3
F200 / M240	202	190	97	68
M210 / M240	277	259	56	13

¹⁾ aufgrund der wenigen Ortungen wurde für M 041 kein Streifgebiet berechnet.

²⁾ Sowohl M 130 als auch M 150 wurden in Einzelfällen weit im Gebiet des jeweils anderen Fuchses geortet. Die dadurch entstandene große Überlappungszone führt zu den hohen Anteilen der Ortungen in diesem Bereich. Die selbe Situation ergibt sich im Fall der Überlappung von M 130 mit M 210.

Tabelle 6: Anteil der am selben Tag lokalisierten Tagesaufenthaltsplätze (TP) der Füchse in den Überlappungsflächen (Üfl) ihrer Streifgebiete der 100%-MCPs. (1): jeweilige Fuchskombination; (2): Σ Tagesplatzlokalisationen Fuchs 1; (3): Σ Tagesplatzlokalisationen Fuchs 2; (4): Anteil der Ortungen von Fuchs 1 im Überlappungsraum mit Fuchs 2; (5): Anteil der Ortungen von Fuchs 2 im Überlappungsraum mit Fuchs 1.

Fuchskombination (1)	Σ TP Fu1 (2)	Σ TP Fu2 (3)	Anteil TP in Üfl Fu1 (4)	Anteil TP in Üfl Fu2 (5)
Fu1 / Fu2	n	n	%	%
M041 / F200	13	13	38	- ¹⁾
M041 / M240	13	13	46	- ¹⁾
F058 / M130	180	181	97	87
F058 / M150	160	156	79	3
F058 / M171	47	47	60	98
F058 / M210	151	151	1	0
F058 / M230	104	104	100	40
M130 / M150	161	156	81 ²⁾	51 ²⁾
M130 / M171	47	47	79	100
M130 / M210	152	152	6	38
M130 / M230	119	118	93	96
M130 / M240	96	96	0	9
M150 / M210	147	152	98	100
M150 / M240	92	96	73	8
F200 / M210	59	59	0	3
F200 / M240	59	59	100	51
M210 / M240	96	96	80	6

¹⁾ aufgrund der wenigen Ortungen wurde für M 041 kein Streifgebiet berechnet.

²⁾ Sowohl M 130 als auch M 150 wurden in Einzelfällen weit im Gebiet des jeweils anderen Fuchses geortet. Die dadurch entstandene große Überlappungszone führt zu den hohen Anteilen der Ortungen in diesem Bereich.

Die Überlappungen der Streifgebiete von F 058 und M 130 mit denen der Rüden M 150 und M 210 beschränkten sich größtenteils auf den Bereich der Wiesenflächen. Weil De-

ckung für die Füchse hier weitestgehend fehlte, wurde dieser Bereich kaum für Tageslager genutzt. Allerdings wurde M 130 in 8 Fällen tagsüber innerhalb des Waldes weit im Streifgebiet von M 150 und M 210 ruhend lokalisiert.

Unsere Auswertungen zeigen, dass die einzelnen Tiere die gegenseitigen Überlappungen ihrer Wohngebiete unterschiedlich intensiv nutzten, jedoch ließen sich keinerlei Hinweise auf gegenseitigen territorialen Ausschluss erkennen. Das Ausmaß der Überlappungen der Streifgebiete variiert von nahezu identischen *home ranges* verschiedener Füchse über großräumige, intensiv genutzte Überlappungszonen bis hin zu Wohngebieten, die kaum Überlappungen aufweisen. Eine auf Gruppenterritorien hindeutende Aufspaltung in Wohngebiete mit sehr weiträumiger Überlappung und andererseits Streifgebiete die kaum gemeinsam genutzte Zonen aufweisen, war in unsrem Gebiet nicht zu erkennen.

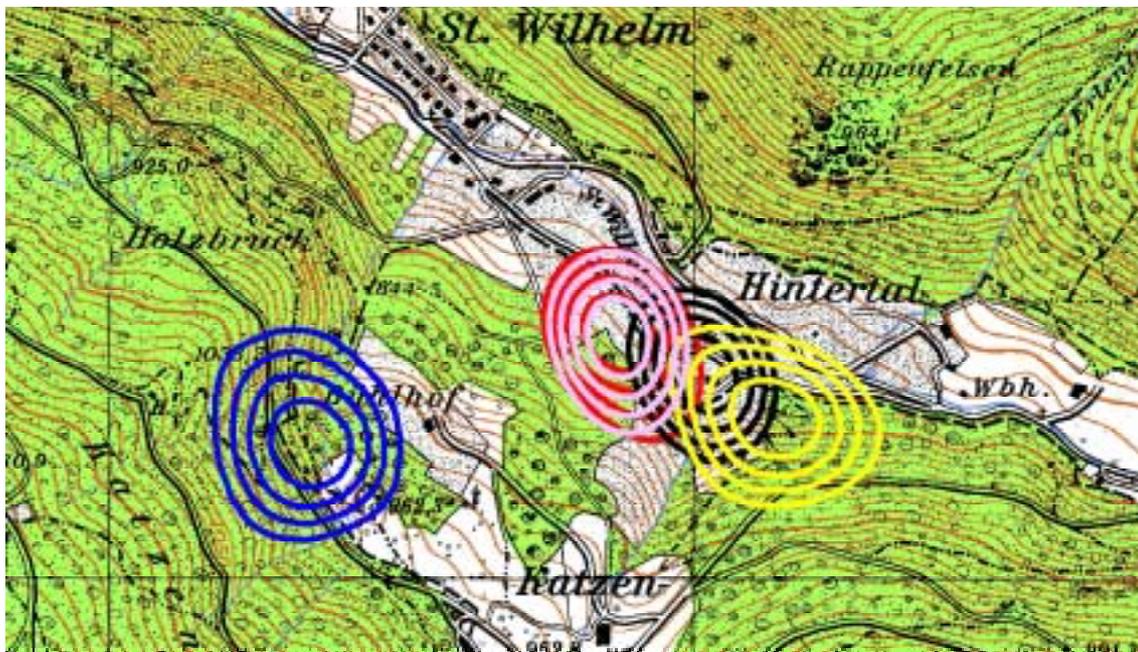


Abbildung 18: Zonen unterschiedlicher Lokalisationsdichten bei den Nachtlagerungen für 5 Füchse im Zeitraum von Januar bis Juli 2000. Die Ringe definieren Flächen mit 40%, 30%, 20% und 10% (von außen nach innen), der am dichtesten zueinanderliegenden Lokalisationen des jeweiligen Fuchses. M 230 (blau), M 130 (rot), F 058 (rosé), M 150 (schwarz) und M 210 (gelb). Die Seitenlänge einer Gitternetz zelle entspricht 1000m.

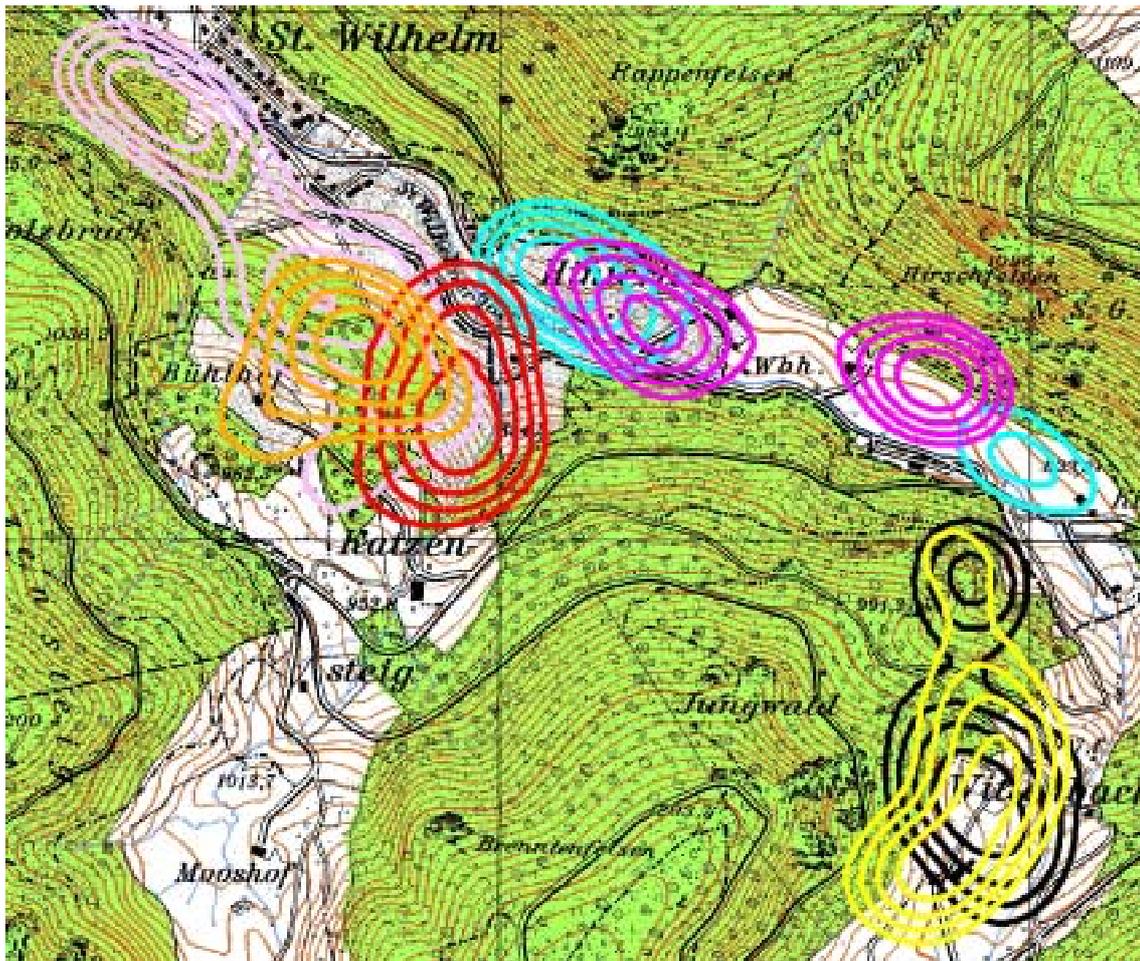


Abbildung 19: Zonen unterschiedlicher Lokalisationsdichten bei den Nachtortungen für 7 Füchse im Zeitraum von Juni 2000 bis Februar 2001. Die Ringe definieren Flächen mit 40%, 30%, 20% und 10% (von außen nach innen), der am dichtesten zueinanderliegenden Lokalisierungen des jeweiligen Fuchses. M 130 (rot), F 058 (rosé), M 171 (orange), M 150 (schwarz) und M 210 (gelb), F 200 (pink) und M 240 (türkis). Die Seitenlänge einer Gitternetz zelle entspricht 1000m.

Mit Ausnahme des Gebietes von M 230 weisen die Streifgebiete sämtlicher Füchse Überlappungen auf den Wiesenflächen unseres Untersuchungsgebietes auf (Abb. 9). Die Überlappungszonen der Streifgebiete mehrerer Füchse auf der Wiesenfläche lassen auf eine enge Verflechtung der genutzten Bereiche schließen. Wir gehen deshalb davon aus, dass die Regelung der Nutzung dieser Zonen einen wichtigen Aspekt im gegenseitigen Verhalten der Füchse darstellt. Um in dieser Situation die Raumnutzung der einzelnen Füchse genauer beurteilen zu können, stellten wir die Raumnutzung der Füchse in nach der

Dichte der Lokalisierungen abgestuften Zonen dar. Vergleichende Auswertungen jeweils gemeinsamer Überwachungszeiträume für die verschiedenen Füchse waren durch die Einteilung der Daten in die Zeiträume Januar bis Juli 2000 bzw. Juni 2000 bis Mitte Februar 2001 gewährleistet. Die dargestellten Ergebnisse zeigen, dass sich die nächtlichen Aktivitäten der Untersuchungstiere z.T. auf überraschend kleinen Flächen konzentrierten. Während der ersten Phase des Überwachungszeitraumes lagen die intensiv genutzten Zonen von M 150, M 210 und M 130 und F 058 sehr eng auf den Wiesen zusammen (Abb. 18). Ab Juni verlagerten M 210 und M 150 ihre Nutzungsschwerpunkte in einen anderen Bereich des Tales (Abb. 19). Auch hier nutzten die beiden Rüden nahezu identische Schwerpunkte. Die kleinflächige, auf bestimmte Bereiche konzentrierte Nutzung spricht dafür, dass die Wiesen hinsichtlich des Nahrungsangebotes für die Füchse keine homogenen Flächen darstellen.

3.4.2 Kontakte an den Tagesplätzen

Ein Zusammenschluss zu einer sozialen Gruppe dürfte sich im gegenseitigen Verhalten der Füchse dadurch bemerkbar machen, dass Tiere derselben Gruppe engeren Kontakt pflegen. Demgegenüber wäre zwischen Tieren verschiedener Gruppen eher Meidung zu erwarten. Anhand der Kontaktraten zwischen den Füchsen, die wir auf der Basis der am selben Tag lokalisierten Tagesplätze und der simultanen Überwachungen der nächtlichen Aktivitäten erhoben, prüften wir, ob sich Hinweise auf Gruppenverhalten zwischen den von uns untersuchten Füchsen erkennen lassen.

Die durchschnittlichen Entfernungen zwischen den am selben Tag georteten Tageslagern der von uns untersuchten adulten Füchse lagen zwischen ca. 340m und ca. 1700m (Tab. 7). Selbst die Tageslager von M 150 und M 210 bzw. F 058 und M 130, also derjenigen Tiere, bei denen aufgrund der großflächigen Überlappungen ihrer Streifgebiete am ehesten ein enger Kontakt zu erwarten wäre, befinden sich im Durchschnitt weit voneinander entfernt. Die Verteilung der Distanzen auf einzelne Entfernungsklassen zeigt ebenfalls, dass die Füchse die Mehrzahl der Tage nicht in unmittelbarer Nähe zueinander verbrach-

Tabelle 7: Mittlere Distanzen (in Meter) zwischen den Tagesplätzen der adulten Füchse. () = Anzahl Ortungen am jeweils selben Tag pro Fuchskombination.

Fuchs	F058	M130	M150	M210	M230	M240
M041	1440 (12)	1370 (13)	910 (8)	1249 (13)	1)	1570 (13)
F058		339 (180)	1511 (156)	1614 (151)	437 (103)	1295 (92)
M130			1410 (156)	1526 (151)	454 (118)	1376 (96)
M150				409 (147)	1551 (82)	966 (92)
M210					1689 (73)	885 (96)
M230						1428 (19)

¹⁾ kein gemeinsamer Sendezeitraum

ten. Beispielsweise lagen lediglich 11% der Tagesplätze von M 150 und M 210 näher als 100 m zusammen; bei der Kombination F 058 und M 130 fielen immerhin 21% und bei F 200 und ihrem Vater M 240 19% der Ruheplätze in diese Entfernungskategorie. Die höchste Rate der in dieser Distanzklasse registrierten Ruheplätze war mit 30% bei F 058 und ihrem Sohn M 171 zu verzeichnen (Abb. 20; Anhang II). Diese Auswertungen sprechen nicht für eine regelmäßige Nutzung gemeinsamer Ruheplätze. Um Hinweise auf Anziehungs- bzw. Meideverhalten zwischen den Füchsen zu verdeutlichen, testeten wir, ob die Kontaktraten der Tiere innerhalb bestimmter Entfernungsbereiche von einer zufälligen Verteilung abweichen. Den Testergebnissen mit der Referenzdistanz bis 100m zufolge beeinflusst sich die Mehrzahl der Füchse bei der Wahl ihrer Tageslager nicht gegenseitig (Tab. 8). Lediglich der subadulte M 171 und seine Mutter F 058 suchten signifikant häufiger Plätze in geringerer Entfernung zueinander auf (Tab. 8). Innerhalb einer Distanz bis zu 50m lagerten F 058 und M 130 häufiger als durch Zufall prognostiziert. Bei den weiteren untersuchten Fuchskombinationen konnten in diesem Entfernungsbereich keine bzw. zu wenige Tageslager registriert werden, um abgesicherte Aussagen zu erlauben (Tab 8). Offensichtlich stellt die Wahl gemeinsamer Tageslager keine ausgeprägte Verhaltensweise bei den von uns untersuchten Füchsen dar.

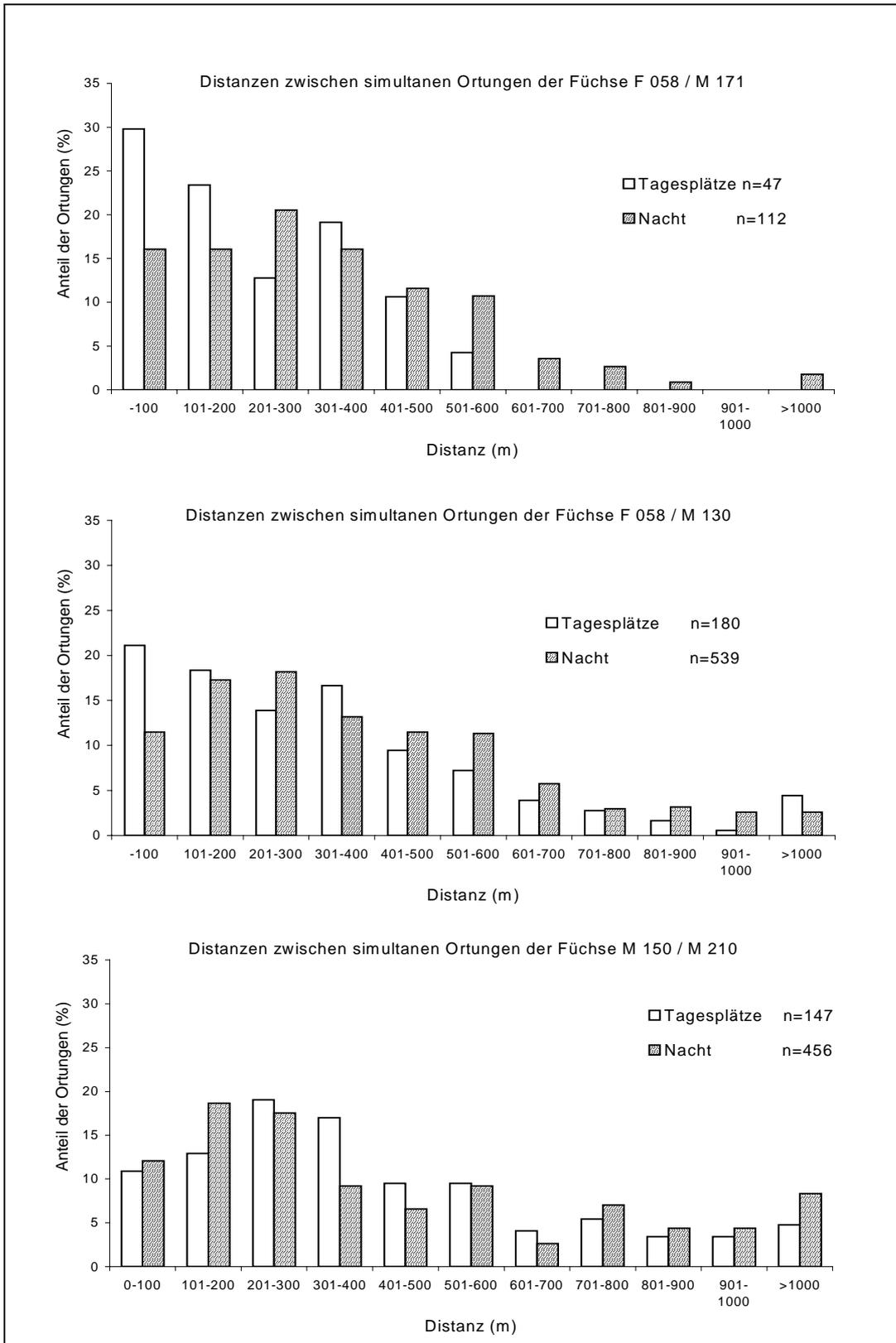


Abbildung 20: Distanzen zwischen den am selben Tag lokalisierten Tageslagern bzw. simultanen Nachtortungen von drei Fuchskombinationen.

Tabelle 8: Anzahl der Fälle von am selben Tag lokalisierten Tagesplätzen zweier Füchse, die $\leq 100\text{m}$ / $\leq 50\text{m}$ voneinander entfernt sind, im Vergleich mit der Anzahl der Fälle, bei denen die Distanz zwischen zufällig einander zugeordneten Lokalisationen der beiden betreffenden Füchse ebenfalls $\leq 100\text{m}$ / $\leq 50\text{m}$ beträgt. () = Anzahl taggleicher Ortungen pro Fuchskombination; * = $p < 0,05$. - = Keine gemeinsamen Ortungen innerhalb der vorgegebenen Distanzklasse.

Fuchs-Kombination	Anzahl Ortungen taggleich/zufällig	
	$\leq 100\text{ m}$	$\leq 50\text{ m}$
F058 / M130	38 / 34 (180)	18 / 9*
F058 / M171	14 / 8* (47)	3 / 1
F058 / M230	4 / 7 (103)	-
M130 / M230	6 / 4 (118)	3 / 0
M150 / M210	16 / 13 (147)	-
F200 / M240	11 / 8 (59)	-
M041 / F200	-	-
M041 / M240	-	-

3.4.3 Kontakte während der nächtlichen Aktivitäten

Bei der Analyse der nächtlichen Aktivitäten wendeten wir prinzipiell dasselbe Verfahren an wie bei der Überprüfung der Kontakte an den Tageslagern, jedoch testeten wir die gegenseitigen Kontakte während der Nacht innerhalb 100m bzw. 300m (Kap 2.4.3).

Unsere Auswertungen zeigen, dass M 150 und M 210 einerseits und M 130 und F 058 andererseits signifikant häufig zusammentrafen (Tab 9). Dieser Befund bleibt auch dann bestehen, wenn die während der Paarungszeit von Dezember bis Februar und während der Jungenaufzucht von April bis Juni erfassten Ortungen von den Auswertungen

ausgenommen werden. Interessant ist, dass die Kontaktraten der drei adulten Rüden M 130, M 210 und M 150 ebenfalls auf Anziehung hindeuten. Die durchschnittlichen Entfernungen, die M 130 zu M 150 bzw. M 210 während der Nachtstunden einhielt, sind geringer als am Tage (Tab 7; 10). Offensichtlich nähern sich die Füchse nachts von weiter voneinander entfernten Tageslagern einander an. Aus den Auswertungen zur Raumnutzung werden Nutzungsschwerpunkte dieser drei Tiere auf den Wiesenflächen ersichtlich (Abb 9; 18). Offenbar resultieren die höheren Kontaktraten aus der gegenseitigen Nähe der drei Rüden auf den Wiesenflächen. Bei sämtlichen weiteren adulten Tieren weisen die Kontaktraten weder auf Anziehung noch Meidung hin. Meideverhalten wurde auch dann nicht erkennbar, wenn der Test mit einer Referenzdistanz von 300m durchgeführt wurde.

Tabelle 9: Anzahl der Fälle von simultanen Nachtortungen zweier Füchse, die $\leq 100\text{m}$ voneinander entfernt sind, im Vergleich mit der Anzahl der Fälle, bei denen die Distanz zwischen zufällig einander zugeordneten Lokalisationen der beiden betreffenden Füchse ebenfalls $\leq 100\text{m}$ beträgt. () = Anzahl simultaner Ortungen pro Fuchskombination; - = kein gemeinsamer Sendezeitraum. * $p \leq 0,05$; ** $p < 0,001$.

Fuchs	F058	M130	M150	M171	F200	M210	M230	M240
M041	0 / 1 (59)	0 / 0 (67)	0 / 0 (38)	-	1 / 2 (68)	0 / 0 (59)	-	1 / 2 (62)
F058		62 / 26 ** (539)	8 / 8 (445)	18 / 11 * (112)	0 / 0 (171)	5 / 2 (442)	6 / 6 (208)	0 / 0 (207)
M130			23 / 9 ** (445)	10 / 5 * (119)	1 / 0 (182)	18 / 8 ** (451)	4 / 6 (241)	2 / 1 (214)
M150				0 / 0 (106)	1 / 0 (149)	55 / 10 ** (456)	0 / 0 (175)	1 / 0 (186)
M171					0 / 0 (111)	0 / 0 (105)	-	0 / 0 (108)
F200						0 / 0 (170)	-	13 / 11 (182)
M210							0 / 0 (168)	4 / 0 (205)
M230								0 / 0 (10)

Mit F058 und M 171 bzw. M 240 und F 200 konnten zwei Fälle von wahrscheinlichen Eltern-Kind-Beziehungen untersucht werden. Während die Kontaktraten zwischen M 240 und seiner vermuteten Tochter F 200 nicht wesentlich vom Erwartungswert abweichen,

trafen sowohl M 171 und F058 als auch M 171 und der nicht mit dem Jungfuchs verwandte M 130 häufiger zusammen als durch die Zufallsverteilung prognostiziert (Tab 9).

Tabelle 10: Mittlere Distanzen (in Meter) zwischen simultanen Nachtortungen der adulten Füchse. () = Anzahl simultaner Ortungen pro Fuchs-Kombination.

Fuchs	F058	M130	M150	M210	M230	M240
M041	951 (59)	792 (67)	1023 (38)	1018 (59)	1)	1072 (62)
F058		379 (539)	950 (445)	1017 (442)	551 / 731* (208 / 346)	1105 (207)
M130			776 (445)	837 (451)	617 / 775* (241 / 410)	993 (214)
M150				435 (456)	1024 / 1015* (175 / 301)	799 (186)
M210					1141 / 1081* (168 / 293)	802 (205)
M230						1369 / 1113* (10 / 33)

¹⁾ kein gemeinsamer Sendezeitraum

Die Berechnung der mittleren Distanzen zu M230 erfolgte auf zwei Arten, a / b:

a = Berechnung anhand der tatsächlich vorhandenen simultanen Ortungen

b = Berechnung unter Berücksichtigung eines Korrekturfaktors: war die Ortung von M230 nicht möglich, wurde angenommen, dass sich dieser Fuchs mindestens 1001m von jedem anderen sendermarkierten Fuchs entfernt aufhielt.

4. Diskussion

4.1 Methodische Aspekte

Füchse sind scheu und i.d.R. nachtaktiv. Die Radiotelemetrie bietet die Möglichkeit, Raumnutzungsdaten dieser Tiere zu erheben, ohne dass sie dabei direkt beobachtet werden müssen. Die Methode der Telemetrie liefert jedoch lediglich Informationen zu dem Ort, an dem sich ein sendermarkiertes Tier zu einem bestimmten Zeitpunkt aufhält. Die Interpretierbarkeit von Raumnutzungsdaten hinsichtlich des Sozialverhaltens setzt eine Konzeption bei der Datenaufnahme voraus, die es erlaubt, die Raumnutzung verschiedener Individuen miteinander in Beziehung zu setzen.

4.1.1 Erfassung der Streifgebiete

Die Erfassung der Wohngebiete der Untersuchungstiere stellt einen ersten Schritt der vorliegenden Arbeit dar. Für die Bearbeitung unserer Fragestellungen waren Informationen zur Konstellation der Streifgebiete der untersuchten Füchse wichtig. Die Raumnutzung von Wildtieren lässt sich mit unterschiedlichen Methoden erfassen. Die Resultate der verschiedenen Vorgehensweisen unterscheiden sich hinsichtlich ihres Informationsgehalts und der Interpretierbarkeit teilweise beträchtlich (MACDONALD 1980; VOIGT & TINLINE 1980). Prinzipiell bietet ein Plot aller aufgenommenen Lokalisationen das Maximum an Information, wobei sich die Ausdehnungen der Streifgebiete, Nutzungsschwerpunkte und Exkursionen zwar visuell identifizieren lassen, jedoch in aller Regel aufgrund der Komplexität dieser Punktemuster optisch kaum zu interpretieren sind. Eine einfache Methode, um die Wohngebiete von Tieren darzustellen, ist die Verbindung der äußersten Lokalisationen zu einem Minimum-Konvex-Polygon (*MCP*) (MOHR 1947). Ein auf diese Weise erstelltes Polygon enthält möglicherweise Flächen, die von dem Untersuchungstier nicht genutzt wurden. Darüber hinaus findet keine Gewichtung von Nutzungspräferenzen bzw. weit entfernt von den Aktivitätszentren der Streifgebietsnutzer aufgenommenen Ortungen bei dieser „beschreibenden“ Methode statt.

Gesicherte Aussagen zur Ausdehnung der als *MCP* ermittelten Streifgebiete sind nur dann möglich, wenn Datenmenge und Überwachungszeitraum zur Erfassung dieser Gebiete ausreichen. Einen Eindruck davon, inwieweit aufgenommene Ortungen das Wohngebiet eines Untersuchungstieres repräsentieren, kann durch *home range Asymptoten* gewonnen werden (z.B. LOVARI ET AL. 1994; WALLMANN 1995). Hierbei werden aus den im Verlauf der Überwachung anfallenden Lokalisationen eines Tieres schrittweise *MCPs* berechnet. Durch Auftragen der Flächengröße dieser *MCPs* über der Anzahl der verwendeten Lokalisationen lässt sich eine Kurve erstellen. Nimmt die Kurve einen plateauartigen Verlauf an, wird davon ausgegangen, dass die Fläche des Wohngebietes des betreffenden Untersuchungstieres annähernd erfasst wurde. Da die Fläche der Polygone aus der Verbindung der jeweils äußersten Lokalisationen resultiert, ist bei diesem Verfahren nicht zu erkennen, inwieweit die ermittelte maximale Streifgebietsfläche eines Tieres von wenigen, nicht repräsentativen Ortungen wie z.B. einzelnen Exkursionen des Untersuchungstieres beeinflusst wird. Ein weiterer Nachteil dieser Vorgehensweise ist, dass der Sättigungsgrad der Kurve lediglich subjektiv beurteilt werden kann.

Um zu prüfen, inwieweit die von uns erfassten Daten die Wohngebiete unserer Untersuchungstiere repräsentieren, führten wir sog. *bootstrap*-Simulationen durch. Das Problem der Gewichtung weit vom Aktivitätszentrum der Füchse liegender Ortungen wird hierbei einerseits durch die zufällige Auswahl der für die Simulation verwendeten Lokalisationen aus der Grundgesamtheit aller Ortungen eines Tieres und andererseits durch eine entsprechende Anzahl von Wiederholungen dieser Zufallsauswahl relativiert.

Die Berechnung der absoluten Anzahl von Ortungen, die zur vollständigen Erfassung eines Wohngebietes als Minimum-Konvex-Polygon notwendig wäre, ist nicht möglich, weil jede zusätzliche Lokalisierung ($n+1$) mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit außerhalb des bisherigen Polygons (berechnet aus n Lokalisationen) liegen kann. Wichtig für unsere Fragestellungen war die Feststellung, dass es sich bei den untersuchten, adulten Füchsen um residente Tiere handelte, die im Verlauf des gesamten Untersuchungszeitraumes ein bestimmtes Wohngebiet ortstreu nutzten.

4.1.2 *Kernel*berechnungen

Die Berechnung sogenannter *Kernel* bietet die Möglichkeit, aus einer Vielzahl von Beobachtungen Bereiche unterschiedlicher Beobachtungsdichten innerhalb eines Gebietes darzustellen (SILVERMAN 1992; BAILEY AND GATRELL 1995). Prinzipiell lassen sich mit dieser Vorgehensweise Hinweise auf Nutzungsschwerpunkte erarbeiten und deren Verlagerungen innerhalb bestimmter Zeitverläufe darstellen. Ein Vorteil gegenüber der optischen Begutachtung eines Plots der Lokalisationen liegt darin, dass die Beurteilung der räumlichen Verteilung der Ortungen nicht subjektiv durch den Betrachter vorgenommen wird, sondern auf Berechnungen beruht. Wir nutzten die *Kernel*methode, um die Raumnutzung unserer Untersuchungstiere hinsichtlich der Verteilung ihrer Lokalisationen detaillierter vergleichen zu können. Anhand der Darstellung von Bereichen, die nach der Dichte der Ortungen abgestuft sind, ergibt sich die Möglichkeit, die Raumnutzung der Untersuchungstiere mit einer höheren räumlichen Auflösung zu analysieren. Vorteilhaft erschien dies v.a. im Hinblick auf die kleinräumige Nutzung der Wiesenflächen durch die Füchse.

Bei der Interpretation von *Kernel*flächen ist zu beachten, dass es sich hierbei um geglättete Darstellungen von Punktemustern handelt, wobei die Glättung einen Mittelweg zwischen Interpretierbarkeit und der Anpassung der *Kernel*konturen an das jeweils zu Grunde liegende Verteilungsmuster der Ortungen darstellt. Dies bedeutet, dass Form und Ausdehnung der *Kernel*flächen durch das Ausmaß der Glättung beeinflusst werden. Der Vergleich der Raumnutzung verschiedener Füchse anhand von *Kernel*flächen erscheint nur schlüssig, wenn die Berechnung der *Kernel* mittels eines einheitlichen Glättungsfaktors erfolgt.

Für die Ermittlung eines jeweils für die zugrundeliegenden Daten adäquaten Glättungsfaktors werden verschiedene Verfahren vorgeschlagen (SILVERMAN 1992). Das von uns angewendete sog. *nearest-neighbour* Verfahren erschien geeignet, um mit vertretbarem Kalkulationsaufwand geeignete Glättungsfaktoren für die Datensätze der verschiedenen Füchse zu ermitteln (WILLIAMSON ET AL. 1999). Die von uns praktizierte Vorgehensweise, das arithmetische Mittel der für die verschiedenen Tiere berechneten Faktoren als Einheitsfaktor zu nutzen, erscheint plausibler als die Verwendung der Voreinstellungen, die in den entsprechenden Computerprogrammen angeboten werden. Allerdings stellt der

Einheitsfaktor insoweit einen Kompromiß dar, dass nicht für jedes *Kernel* eine individuelle Glättung durchgeführt werden kann.

In der vorliegenden Arbeit verwendeten wir sogenannte *fixed kernel* (Silverman 1992). Bei dieser Methode bleibt der Glättungsfaktor über alle Bereiche des betreffenden *Kernel* konstant. Demgegenüber erfolgt der Ausgleich bei Anwendung von *adaptive kernel* mit Hilfe entsprechender Algorithmen, die das Ausmaß der Glättung an die unterschiedlichen Beobachtungsdichten innerhalb der betrachteten *Kernel*fläche anpassen. Grundsätzlich nimmt die Genauigkeit, mit der *Kernel* eine genutzte Fläche repräsentieren, mit ansteigender Beobachtungsdichte zu. SEAMAN ET AL. (1999) zeigten, dass diese relative Zunahme der Genauigkeit bei Anwendung von *adaptive Kernel* etwas höher liegt als bei *fixed kernel*. Dieser Umstand würde für die Verwendung von *adaptive kernel* v.a. bei der Darstellung der kleinräumigen Wiesennutzung unserer Füchse sprechen. Zu bedenken ist jedoch, dass sich bei Anwendung von *adaptive kernel* das Maß der Glättung innerhalb eines Beobachtungsbereiches ändert. Dies bedeutet wiederum, dass bei Anwendung von *adaptive kernel* die Genauigkeit, mit der verschiedene *Kernel* die tatsächlich genutzte Fläche repräsentieren, Schwankungen unterliegt (SEAMAN ET AL. 1999). Wie bereits diskutiert, setzt die Vergleichbarkeit von *Kernel*flächen eine einheitliche Glättung voraus. Aufgrund der durch die Anwendung von *fixed kernel* Funktionen über den gesamten *Kernel*bereich gewährleisteten konstanten Glättung sind diese Funktionen für unsere Analysen geeignet.

4.1.3 Analyse der Kontakte zwischen den Füchsen

Für die Beurteilung der gegenseitigen Beziehungen zwischen Füchsen ist die Verwendung von flächenbezogenen Parametern, wie z.B. die Überlappungsbereiche von Streifgebieten, problematisch, weil die Ausdehnung von Überlappungszonen erheblich von den Konturen der jeweiligen Streifgebiete abhängen (MINTA 1992). Simultane Lokalisationen bieten die Möglichkeit, die Distanz zwischen den Aufenthaltsorten, an denen sich verschiedene Füchse zu einem bestimmten Zeitpunkt aufhalten, zu bestimmen. Wir berechneten die Distanzen zwischen simultanen Ortungen zweier Füchse und die Entfernungen zwischen zufällig zugeordneten Lokalisationen derselben Fuchskombination (Kap. 2.4.3) (DONCASTER 1990). Diese beiden Verteilungen wurden verglichen, um Hinweise auf An-

ziehung bzw. Meidung zwischen den jeweiligen Tieren erkennen zu können. Diesen Auswertungen liegt die Annahme zugrunde, dass die Distanzen zwischen simultanen Ortungen zweier Füchse, die sich in ihren Bewegungen nicht beeinflussen, zufällig verteilt sind, während sich gegenseitige Beeinflussung in einer Abweichung von der Zufallsverteilung äußert. Die Annahme der Zufallsverteilung der Distanzen zwischen simultan aufgenommenen Lokalisationen zweier Tiere, die sich gegenseitig nicht beeinflussen, unterliegt der Einschränkung, dass die Raumnutzung der Tiere neben dem Sozialverhalten von weiteren Faktoren beeinflusst wird. Eine Abweichung von der zufälligen Verteilung kann beispielsweise aus der gemeinsamen Nutzung einer räumlich konzentrierten Ressource resultieren. Hier wird deutlich, dass eine sinnvolle Interpretation der Kontaktraten nur in Zusammenhang mit weiteren Informationen zur Raumnutzung erfolgen kann.

Bei der Durchführung der Tests auf Anziehung bzw. Meidung zwischen den Füchsen betrachteten wir jeweils bestimmte Entfernungsbereiche. Die Festlegung dieser Bereiche basierte auf Überlegungen zum gegenseitigen Verhalten der Füchse. Es stellte sich die Frage nach der kritischen Entfernung, innerhalb welcher Füchse im Gelände die gegenseitige Anwesenheit realisieren und Meidung bzw. Attraktion zwischen den Tieren zur Ausprägung kommt. Gesicherte Forschungsergebnisse liegen hierzu bislang nicht vor. DONCASTER (1990) testete Anziehung zwischen Füchsen innerhalb einer Distanz von 50m. Diese Untersuchungen wurden in urbanen Gebieten durchgeführt. Wir gingen davon aus, dass die Füchse unseres ländlichen Untersuchungsgebietes bereits über größere Distanzen gegenseitigen Kontakt aufnehmen können, als dies zwischen Häuserreihen und anderen Hindernissen für die Tiere in urbaner Umgebung möglich sein dürfte, und erhöhten deshalb die Referenzdistanz auf 100m bzw. 300m für den entsprechenden Test der Nachortungen. Die Distanzen zwischen den Tageslagerplätzen der Füchse analysierten wir in den Bereichen 100m und 50m. Sicherlich sind Füchse in der Lage, die Anwesenheit von Artgenossen in einem Gebiet anhand von Spuren und Markierungen bereits auf größere Distanzen zu realisieren. Individuen, die den gegenseitigen Kontakt meiden, sollten bestrebt sein, größere Entfernungen zueinander einzuhalten. Bei einer zu geringen Testdistanz wäre z.B. Meideverhalten, das sich in größeren Abständen zwischen den Tieren äußert, nicht zu erkennen. Dagegen setzten wir voraus, dass „Anziehung“ zwischen Füchsen in häufigeren Begegnungen näher als 100m resultiert. Andererseits ist zu beachten, dass überzufällige

Kontaktraten dadurch zustande kommen können, dass Füchse zusammentreffen, um Konflikte auszutragen.

4.1.4 Peilgenauigkeit

Die Genauigkeit radiotelemetrischer Peilungen unterliegt einer Reihe von Einschränkungen (KENWARD 1987). Neben Bearbeitungsfehlern und der Arbeitsgenauigkeit der Peilinstrumente stellen Reflexionen und Ablenkungen der Peilsignale die Hauptfehlerquelle bei der Ermittlung des Senderstandortes dar. Die hochfrequenten Peilsignale können durch Hindernisse wie Felsen oder dichte Vegetation abgelenkt werden. Die Richtung der abgelenkten Signale wird dann irrtümlich für die Standortbestimmung des Senders verwendet. Dieser Fehler lässt sich zwar dadurch relativieren, dass mehrere Peilungen von verschiedenen Empfängerstandorten durchgeführt werden, jedoch lassen sich Ablenkungen der Peilsignale unter Freilandbedingungen kaum ausschließen. Um die Durchführbarkeit einer Telemetriestudie nicht zu gefährden, darf der Peilfehler die für die Beantwortung der Fragestellung notwendige Genauigkeit nicht unterschreiten. Problematisch hinsichtlich einer Fehlerbeurteilung ist, dass sich der Fehler des Peilwinkels je nach Geländesituation ändern kann. Um diesem Problem zu begegnen, wurde versucht, mittels Probepeilungen von im Gelände ausgelegten Sendern individuelle Peilfehler für räumliche Einheiten innerhalb von Untersuchungsgebieten abzuschätzen (CEDERLUND ET AL. 1979; LEMNELL ET AL. 1983). WHITE & GARROTT (1990) schlagen vor, auf diese Weise Gebiete zu identifizieren, innerhalb derer wenig genaue Peilungen zu erwarten sind. Abgesehen von dem erheblichen Aufwand, den ein solches Vorgehen erfordert, erscheint es fraglich, ob Zonen mit höherer Peilfehlerwahrscheinlichkeit exakt genug auszuscheiden sind, um damit die Streuung des Peilfehlers innerhalb des Gebietes signifikant besser beurteilen zu können.

Unsere radiotelemetrische Datenerhebung basierte auf zwei unterschiedlichen Methoden. Die Erhebung der Tagesplätze der Füchse erfolgte mittels *homing in* Verfahrens, während wir die Nachtortungen durch die Triangulation von Peilungen ermittelten (Kap.2.3.3).

Mittels Peilungen von im Gelände ausgelegten Sendern versuchten wir, die während der nächtlichen Datenaufnahme erreichte Arbeitsgenauigkeit abzuschätzen. Da es in

unserem bergigen Untersuchungsgebiet mit vertretbarem Aufwand kaum möglich sein dürfte, die unterschiedlichen Peilsituationen durch die Senderauslage zu repräsentieren, orientierten wir uns bei der Positionierung der Sender an den Nutzungsschwerpunkten der untersuchten Füchse. Um den Gegebenheiten der nächtlichen Datenaufnahme möglichst nahe zu kommen, peilten wir die ausgelegten Sender von Standorten aus, die wir ebenfalls zur Ortung unserer Untersuchungstiere nutzten. Die bei diesem Experiment ermittelten Fehlerwinkel waren relativ gering (Kap. 2.3.3). Klar ist jedoch, dass unser Experiment die Bedingungen, die während der nächtlichen Datenaufnahme herrschen, nur unzureichend wiedergibt. Die ausgelegten Sender sind sicherlich genauer zu orten als ein Fuchs, der sich im Gelände bewegt. Hinzu kommt, dass durch die Arbeitsbedingungen, die während einer nächtlichen Peilperiode herrschen, eher Bearbeitungsfehler unterlaufen als dies während des am Tage durchgeführten Experiments der Fall sein dürfte.

Interessant ist, dass unser Peilexperiment keine Hinweise auf eine Korrelation zwischen Peilfehler und Distanz zum Sender lieferte. Bei Annahme eines bestimmten Fehlerwinkels sollte die Entfernung zwischen dem tatsächlichen Standort des Senders und dem angepeilten vermeintlichen Aufenthaltsort mit der Peildistanz zunehmen. Die teilweise höhere Genauigkeit der aus größerer Distanz durchgeführten Peilungen könnte aus der Topographie unseres Untersuchungsgebietes und der Position der Peilstandorte resultieren. Die Aktivitätsschwerpunkte der Füchse lagen auf den Wiesen, die sich im Tal und den unteren Hangbereichen befanden. Die Peilstandorte in höheren Lagen sind zwar weiter von den Füchsen bzw. von den ausgelegten Sendern entfernt, die Empfangsqualität ist in unserem Gebiet jedoch aufgrund der Position der Empfängerstandorte oberhalb der Sender i.d.R. besser als bei Peilstandorten am Talgrund. Beeinträchtigungen der Peilgenauigkeit durch Geländehindernisse konnten durch die exponierte Hanglage offensichtlich weitestgehend vermieden werden. Diese Vermutung wird dadurch gestützt, dass wir von den höhergelegenen Peilstandorten in aller Regel klare, eindeutige Sendersignale empfangen konnten. Es zeigt sich, dass die Wahl der Peilstandorte die Datenqualität erheblich beeinflussen kann. Hinsichtlich der Peilgenauigkeit dürfte vor allem bei entsprechend bergiger Topographie des Geländes eine hindernisfreie „*line of sight*“ zwischen Sender und Empfänger ein wichtigeres Kriterium für die Auswahl der Empfängerpositionen darstellen als die Peildistanz.

Weitere Hinweise auf die Peilgenauigkeit, die den Nachtortungen zugrunde liegt, erhielten wir, indem wir die Anwesenheit georteter Füchse mittels Handscheinwerfer kontrollierten. Hierbei ließ sich feststellen, dass die Positionen der Füchse exakt angepeilt werden konnten. Derartige Kontrollen waren jedoch ausschließlich auf den offenen Wiesenflächen durchführbar und wurden nur vereinzelt praktiziert, um Störungen zu vermeiden. Grundsätzlich ist davon auszugehen, dass die Füchse unsere Anwesenheit im Gelände realisierten. Sollte dies das Raumnutzungsverhalten der Füchse beeinflusst haben, wären Störeffekte aufgrund unserer Peilarbeiten vor allem im offenen Gelände außerhalb des Waldes zu erwarten gewesen. In Anbetracht der häufig auf den Wiesenflächen georteten Füchse erscheinen durch unsere Anwesenheit bedingte Störeinflüsse jedoch unwahrscheinlich.

Zur Ermittlung der Tageslager unserer Untersuchungstiere wendeten wir das *homing in* Verfahren an. Diese nicht auf Triangulation beruhende Methode ist hinsichtlich ihrer Arbeitsgenauigkeit einfach zu beurteilen: Der Fehler nimmt maximal den Wert der umschlagenen Fläche an, innerhalb der sich das lokalisierte Tier befindet. Ein Nachteil dieser Methode besteht in eventuellen Störungen, die möglicherweise durch die Nähe der Bearbeiter zum Sendertier verursacht werden. Wurden unsere Untersuchungstiere stationär an ihren Tageslagern angetroffen, registrierten wir im gesamten Verlauf der Untersuchungen keine Reaktionen der Sendertiere auf die Annäherung eines Bearbeiters. In den vereinzelten Fällen ($n=6$, $<1\%$), in denen wir Füchse tagsüber in Bewegung antrafen, ist davon auszugehen, dass wir die betreffenden Tiere in ihrer Raumnutzung beeinflussten, da beim Umkreisen ihres Aufenthaltsortes Annäherungen auf geringe Distanzen nicht zu umgehen waren. Diese Einzelfälle wurden in den Auswertungen nicht gesondert behandelt.

4.1.5 Unabhängigkeit der Daten

Bestimmte statistische Verfahren zur Analyse von Telemetriedaten setzen die Unabhängigkeit von nacheinander aufgenommenen Ortungen voraus. Bei sukzessiv aufgenommenen Lokalisationen besteht die Möglichkeit der Autokorrelation von nacheinander aufgenommenen Ortungen. Für die Kalkulation der Zeitabstände zwischen sukzessiven Or-

tungen, die notwendig sind, um eine statistisch gesicherte Unabhängigkeit der Daten zu gewährleisten, wurden verschiedene Methoden entwickelt (z.B. SCHOENER 1981; SWIHART & SLADE 1985). Voraussetzung für eine statistisch abgesicherte Datenunabhängigkeit sind i.d.R. große Zeitabstände zwischen den Ortungen. Unter diesen Voraussetzungen sind die zur Beantwortung einer Vielzahl von Fragestellungen notwendigen Stichprobenumfänge unter Feldbedingungen kaum zu erreichen (SWIHART & SLADE 1985; FUNK 1994). Im Zusammenhang mit der Frage nach der Verwertbarkeit von Telemetriedaten orientiert sich die Definition der Datenunabhängigkeit häufig an den biologischen Gegebenheiten (LAIR 1987). Dabei wird von einer Unabhängigkeit der Daten ausgegangen, wenn die Zeitintervalle zwischen sukzessiven Ortungen dem untersuchten Tier potentiell gestatten, jeden Ort seines Streifgebietes aufzusuchen. Die maximale hierbei zurückzulegende Entfernung bemisst sich an der größtmöglichen Distanz zwischen zwei Punkten innerhalb des Streifgebietes eines Tieres (NEWDICK 1983; HOFER 1986; LUCHERINI ET AL. 1995; WALLMANN 1995).

In der vorliegenden Arbeit bestimmten wir die Streifgebietsgrößen der Untersuchungstiere mittels Minimum-Konvex-Polygon Verfahren. Hierbei handelt es sich um eine „beschreibende“ Methode, deren Anwendbarkeit nicht an die Unabhängigkeit der verwendeten Lokalisationen geknüpft ist. Neben der Feststellung der Streifgebiete werteten wir die Raumnutzungsdaten hinsichtlich von Nutzungsschwerpunkten aus und analysierten die gegenseitigen Kontakte anhand simultaner Ortungen der Füchse. Für diese Auswertungen unterstellten wir, dass der von uns festgesetzte Zeitraum von mindestens 30 min ausreichte, um die Abhängigkeit sukzessiver Lokalisationen auszuschließen. Die maximale Entfernung innerhalb der von uns ermittelten Streifgebiete beträgt ca. 2200m. Die Bewältigung dieser Distanz innerhalb von 30 min. ist für einen Fuchs mit Sicherheit möglich.

Die Analyse der Kontaktraten führten wir für die Distanzklassen 100m bzw. 300m durch. Analog zu den vorherigen Überlegungen bemisst sich die geforderte Zeitspanne zwischen aufeinanderfolgenden Ortungen an dem Zeitraum, den ein Fuchs benötigt, um sich von einem Artgenossen 100 m bzw. 300 m entfernen zu können, wenn er dies möchte. Auf den ersten Blick erscheint hierfür eine erheblich kürzere Zeitspanne notwendig als die von uns veranschlagten 30 min. Bei Untersuchungen von Interaktionen innerhalb einer Stadtfuchspopulation wählte DONCASTER (1990) beispielsweise einen Mindestzeitraum

von nur 10 min zwischen aufeinanderfolgenden Ortungen. Wie erwähnt nutzten die Stadtfüchse erheblich kleinere Streifgebiete als die von uns untersuchten Tiere. Trotzdem sollten die Zeitintervalle bei Untersuchungen dynamischer Interaktionen nicht zu kurz gewählt werden, weil z.B. die Möglichkeit besteht, dass sich Füchse über einen gewissen Zeitraum verfolgen und das fliehende Tier eine bestimmte Zeit benötigt, um sich dem Einfluss seines Verfolgers zu entziehen. Andererseits erfüllt ein dauerhaft genutztes Streifgebiet die Lebensansprüche seines Bewohners und damit auch die Möglichkeit, sich, wenn notwendig, dem Einfluss bestimmter Artgenossen zu entziehen. Mit der Festlegung eines entsprechenden Zeitintervalls zwischen aufeinanderfolgenden Ortungen dürften die Anforderungen an die Datenunabhängigkeit weitestgehend erfüllt sein, wenn es den Untersuchungstieren möglich ist, innerhalb dieser Zeitspanne jeden Ort ihres Streifgebietes aufzusuchen.

4.1.6 Genetik

Verwandtschaftliche Beziehungen und Sozialverhalten werden häufig in engem Zusammenhang gesehen (z.B. BERTRAM 1978; EMLEN 1978; LINDSTRÖM 1986). Aufgrund der Weiterentwicklung der Labortechniken im Verlauf der vergangenen Jahre eröffnen sich neue Möglichkeiten, wie z.B. DNA-Typisierung, um Informationen zur Verwandtschaft innerhalb von Tierpopulationen gewinnen zu können (TABERLET ET AL. 2001). Ebenfalls weiterentwickelt wurden statistische Methoden zur Absicherung der gewonnenen Daten (LUIKART & ENGLAND 1999). Trotzdem ist der Aufwand für genetische Analysen nach wie vor hoch, und Stichprobenumfänge, die die notwendigen Voraussetzungen erfüllen, um eine entsprechende Aussagekraft zu erzielen, sind unter Freilandbedingungen schwierig zu erheben.

Die Aussagekraft einer Typisierung anhand von Mikrosatelliten hängt einerseits von der Anzahl der untersuchten Loci ab; andererseits ist entscheidend, wie viele Allele in der Population vorhanden sind. Damit bilden die Allelfrequenzen der betrachteten Mikrosatelliten die Grundlage für die Analyse der verwandtschaftlichen Beziehungen. Auf die Häufigkeiten der Allele aufbauend kann, unter Voraussetzung des Hardy-Weinberg-Gleichgewichts (Verhältnis von Genotypen und Allelen in der Population: AA: p^2 ; Aa: $2pq$; aa: q^2 ; p^2 , p u. q beschreiben die Häufigkeiten der Allele; $2pq$ und q^2 beschreiben die

Häufigkeiten der Genotypen AA, Aa und aa) und der Annahme, dass keine Kopplung der Gene vorliegt, die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten bestimmter Genotypen (Allelkombinationen), kalkuliert werden. Werden diese Häufigkeiten Locus für Locus multipliziert, erhält man einen Erwartungswert für einen bestimmten DNA-Typ in der Population. Dieser Wert drückt die Wahrscheinlichkeit aus, mit der ein weiteres Individuum mit dem selben Genotyp in der Population vorkommt (HARTL & CLARK 1997; TABERLET ET AL. 2001). Prinzipiell lässt sich auf der Basis der Allelfrequenzen ein Verwandtschaftskoeffizient berechnen, der den Grad der Verwandtschaft zweier Individuen innerhalb einer Population ausdrückt (QUELLER & GOODNIGHT 1989; PAMILO 1990; RITLAND 1996).

Obwohl die Analysen einen überraschend hohen Polymorphismus unserer Untersuchungstiere andeuteten, erscheint eine Stichprobe von lediglich 13 Tieren, die zudem aus demselben eng begrenzten Gebiet stammen, und die Anzahl von 4 untersuchten Mikrosatelliten zu gering, um beispielsweise die Berechnung gesicherter Verwandtschaftskoeffizienten zwischen bestimmten Tieren zu ermöglichen (BARTELS 2002). Sowohl bei der *STR*-Typisierung als auch bei den Untersuchungen der mitochondrialen DNA beschränken wir uns auf die gesicherten Aussagen hinsichtlich des Ausschlusses verwandtschaftlicher Verhältnisse. Sich andeutende Verwandtschaftsbeziehungen zwischen einzelnen Untersuchungstieren können unter Beachtung der entsprechenden Einschränkungen lediglich als Hinweise gewertet werden.

4. 2 Raumnutzung

Informationen zur Raumnutzung eines jeden Untersuchungstieres stellen eine wichtige Grundlage unserer Untersuchungen dar. Ohne Kenntnis der Konstellation der Wohngebiete und der Bereiche, die die einzelnen Füchse während der Nacht und im Verlauf des Tages nutzten, wäre eine sinnvolle Interpretation unserer Daten hinsichtlich der sozialen Organisation der Füchse unseres Untersuchungsgebietes nicht möglich.

4.2.1 Streifgebiete

Die Größe der Streifgebiete von Rotfüchsen weisen je nach Lebensraum erhebliche Schwankungen auf. Festgestellt wurden Wohngebiete von $0,1 \text{ km}^2$ bis über 20 km^2 (MACDONALD 1981). Während in urbanen Gebieten eher kleinere Gebiete mit einer Fläche von weniger als einem Quadratkilometer genutzt werden (z.B. HARRIS 1980; WOLLARD & HARRIS 1990 DONCASTER & MACDONALD 1991; SAUNDERS ET AL. 1993;), durchstreifen die Tiere in ländlichen Regionen Areale zwischen 2 km^2 und 7 km^2 (z.B.; KEENAN 1981; ARTOIS ET AL. 1990; COMAN ET AL. 1991; TAKEUCHI & KONGANEZAWA 1992; CAVALLINI ET AL. 1994; LOVARI ET AL. 1994; CAVALLINI 1992, 1996) Mit über 16 km^2 benötigten Füchse in den Tundrenlandschaften Nordamerikas sehr große Gebiete (JONES & THEBERGE 1982). Die Unterschiede der Wohngebietsgrößen können auch auf relativ kleinem Raum beträchtlich sein. So stellten CAPT & STALDER (1988) im Unterwallis Streifgebiete mit Ausdehnungen zwischen $0,19 \text{ km}^2$ und 177 km^2 fest.

Mit einer durchschnittlichen Fläche von rund $2,7 \text{ km}^2$ bei den erwachsenen Rüden und $1,2 \text{ km}^2$ bei der adulten Fähe (jeweils 100%-MCP) liegen die Areale unserer Untersuchungstiere im unteren Bereich der für ländliche Gebiete festgestellten Streifgebietsgrößen. Die beiden subadulten Tiere M 171 (bis zu seiner Abwanderung Ende Januar 2001) und F 200 (bis zum Senderausfall Mitte Februar 2001) nutzten mit $0,65 \text{ km}^2$ bzw. $0,62 \text{ km}^2$ großen *home ranges* erheblich kleinere Flächen als die adulten Tiere. Dieser Befund entspricht ebenfalls den Ergebnissen anderer Untersuchungen (BERBERICH 1989; CAVALLINI 1992; ADKINS & SCOTT 1998).

Vermutlich wird der Flächenbedarf eines Fuchses maßgeblich von den im jeweiligen Lebensraum zur Verfügung stehenden Ressourcen bestimmt (ARTOIS 1989). Neben den Habitatbedingungen dürften jedoch weitere Faktoren wie beispielsweise die populationsdynamische Situation oder der soziale Status eines Tieres dessen Raumbedarf beeinflussen (DONCASTER & MACDONALD 1991; MACDONALD 1993). Von Jungfüchsen abgesehen, ist es bei Telemetrieuntersuchungen nur schwer möglich, den sozialen Status eines Fuchses zu definieren. Der Vergleich der Flächengrößen durchschnittlicher *home ranges*, die im Rahmen unterschiedlicher Untersuchungen erarbeitet wurden, ist deshalb nur wenig aussagekräftig. Einschränkend kommt hinzu, dass die Erfassung von Streifgebieten mittels verschiedener Methoden erfolgen kann, deren Resultate untereinander nicht direkt vergleichbar sind. Ein wichtiges Ergebnis für unsere weiteren Auswertungen war, dass neben 2 subadulten Tieren 6 erwachsene, miteinander in Kontakt stehende Füchse über gemeinsame Untersuchungszeiträume von 7 bis 14 Monaten telemetrisch überwacht werden konnten, deren Streifgebiete im Verlauf des gesamten Überwachungszeitraumes hinsichtlich Ausdehnung und Lage konstant waren.

4.2.2 Tagesplätze

Die Autoren einzelner Forschungsarbeiten vermuten ein begrenztes Angebot an geeigneten Tagesruheplätzen für Füchse in ihren jeweiligen Untersuchungsgebieten (z.B. NIEWOLD 1980; MEIA & WEBER 1996). Unsere Auswertungen mittels 50%-*Kernels* weisen darauf hin, dass die Füchse bestimmte Bereiche bevorzugten, um dort den Tag zu verbringen. Bei diesen Bereichen handelt es sich um stark blocküberlagertes Gelände, das den Füchsen sehr gute Versteckmöglichkeiten bietet. Die Gesamtverteilung der Tageslager der einzelnen Füchse zeigt, dass die Tagesplätze weit über die mit Wald bedeckten Bereiche der Streifgebiete verteilt sind. Die Vielzahl verschiedener Örtlichkeiten, die die sendermarkierten Tiere als Tageslager nutzten, deutet zwar nicht auf einen Mangel an geeigneten Tagesplätzen innerhalb des Untersuchungsgebietes hin. Trotzdem ist anzunehmen, dass Füchse bestimmte Tagesplatzareale bevorzugen, weil sie beispielsweise über genaue Ortskenntnis hinsichtlich dieser Bereiche verfügen.

Im Hinblick der Hauptaktivitätszeit der Füchse während der Nacht decken sich unsere Ergebnisse mit den Befunden mit anderen Untersuchungen an Füchsen (z.B. MEIA &

WEBER 1996). Wir führten keine Untersuchungen zu den Aktivitätsphasen der Füchse durch. Da die Tiere während nahezu sämtlicher Lokalisationen der Tageslager (99%, $N = 1032$) stationär angetroffen wurden, ist zu vermuten, dass die Füchse einen Großteil des Tages ruhend verbringen. Aktivitäten der Füchse am Tage wären durchaus vorstellbar, weil weite Teile unseres Untersuchungsgebietes unzugänglich sind und von Menschen nur wenig frequentiert werden. Die nachts von der Mehrzahl der Untersuchungstiere intensiv genutzten Wiesenflächen sind aufgrund des Mangels an Deckung tagsüber i.d.R. für die Füchse nicht nutzbar. Dies könnte eine Erklärung für die Passivität der Füchse während des Tages darstellen. Allerdings konnten wir bei dem Rüden M 230 Ortsveränderungen ebenfalls ausschließlich während der Nachtstunden feststellen, obwohl das Streifgebiet dieses Fuchses vollständig innerhalb des Waldes lag. Wahrscheinlich beeinflusst die Verfügbarkeit der Nahrung die Aktivitätsrhythmen der Füchse. Beispielsweise könnte das höhere Angebot an Regenwürmern, die sich vermehrt zur Nachtzeit für Füchse erreichbar an der Erdoberfläche aufhalten, die Nachtaktivität der Füchse bewirken.

4.2.3 Nächtliche Aktivitäten

Die von uns untersuchten Füchse waren während der gesamten Nachtstunden aktiv. Mit Ausnahme von M 230, M 171 und M 041 nutzten sämtliche der sendermarkierten Füchse intensiv die Wiesenflächen während ihrer nächtlichen Aktivitäten. Aufgrund der wenigen Daten, die für M 041 zur Verfügung stehen, sind Aussagen zu Nutzungspräferenzen dieses Fuchses nicht möglich. Der Jungfuchs M 171 hielt sich zwar relativ häufig auf den Wiesen auf, jedoch konnte eine Präferenz der Wiesenflächen statistisch nicht abgesichert werden. Die intensive Nutzung der Wiesen durch die Mehrzahl der untersuchten Füchse lässt vermuten, dass diese Flächen wichtige Bereiche für die Tiere darstellten. Andererseits registrierten wir lediglich 7 % der Ortungen des Rüden M 230 auf den Wiesenflächen, obwohl die *home range* dieses Fuchses Weideflächen mit einschloss und an die im Talbereich liegenden Wiesen direkt angrenzte (Abb. 7). M 230 nutzte das größte Streifgebiet aller von uns überwachten Füchse. Sein Wohngebiet war annähernd 40% größer als der Durchschnitt der Streifgebiete (100%-MCP) der übrigen adulten Rüden (Tab. 2). Dies könnte auf eine unterschiedliche Verfügbarkeit und Verteilung der Nahrung im Wald und

auf den Wiesen hindeuten. Da jedoch nur ein Tier untersucht werden konnte, das ausschließlich den Wald nutzte, sind gesicherte Aussagen hierzu nicht möglich.

Werden die Anteile der Ortungen aller Füchse aus dem Jahr 2000 innerhalb des Waldes und auf den Wiesen verglichen, deutet sich zunächst an, dass dieses Verhältnis im Jahresverlauf nicht konstant bleibt (Abb. 11). Die Ursache des vor allem im September zugunsten des Waldes verschobenen Nutzungsverhältnisses ist nicht geklärt. Denkbar ist, dass die Füchse in dieser Jahreszeit das Beerenangebot im Wald nutzten. Die Verteilung der Lokalisationen im Jahresverlauf deuten nicht darauf hin, dass saisonale Witterungseinflüsse das Nutzungsverhältnis von Wald- und Wiesenflächen entscheidend beeinflussen.

4.3 Sozialverhalten

Territorialität stellt einen wichtigen Mechanismus bei der Aufteilung von Ressourcen und damit auch für die Regulation von Tierpopulationen dar (LACK 1954; WYNNE-EDWARDS 1962; LOMNICKI 1980). Bei wildlebenden Caniden ist die Besetzung von Territorien durch Sozialverbände eine verbreitete Verhaltensform. Beispielsweise agieren Wölfe, Wildhunde oder Rothunde (*Cuon alpinus*) sowohl bei der Nahrungssuche als auch beim Markieren und Verteidigen ihrer Territorien als Rudel (MECH 1970; FRAME & FRAME 1976; JOHNSINGH 1982). Eine derartig ausgeprägte Kooperation, wie sie bei den oben genannten Arten auftritt, ist im Falle des Rotfuchses nicht bekannt. Obwohl einige wenige Hinweise auf ein gemeinsames Erlegen größerer Beutetiere, wie z.B. Rehe, vorliegen (z.B. LINDSTRÖM 1982), ist aufgrund der im Durchschnitt geringen Größe der Beute des Fuchses (z.B. ABLES 1975; LLOYD & HEWSON 1986; CATLING 1988; KLEIN 1998) keine gemeinschaftliche Jagd zu erwarten. Aus Beobachtungen lässt sich vielmehr schließen, dass ein zu enger Kontakt zwischen den Tieren bei der Nahrungssuche ihren Erfolg eher reduzieren würde. Das gegenseitige aggressive Verhalten von Füchsen an größeren Beutetieren, das eine gleichzeitige Nutzung einer solchen Nahrungsquelle durch mehrere Füchse nahezu unmöglich macht, deutet ebenfalls nicht darauf hin, dass die gemeinsame Jagd eine ausgeprägte Verhaltensweise bei Füchsen darstellt (MACDONALD 1987; eigene Beobachtungen). Die Entstehung der in verschiedenen Arbeiten postulierten Gruppenbildung beim Fuchs kann weder mit Kooperation bei der Jagd noch mit Feindvermeidung begründet werden.

Die im Vergleich zu anderen Wildcanidenarten eher gering ausgeprägte Kooperationsfähigkeit zwischen Füchsen lässt kaum eine gemeinsame Verteidigung der Territorien durch eine Gruppe erwarten. Bei Füchsen wurde zwar aktive Verteidigung von Reviergrenzen beschrieben, wobei die Abwehr des vermuteten Eindringlings jedoch lediglich durch einzelne Füchse erfolgte (z.B. MACDONALD 1981). Das Besetzen eines Gruppenterritoriums durch mehrere Füchse wäre auch ohne ein enges Zusammenspiel der Revierbewohner denkbar, indem jedes Tier für sich das gemeinsame Revier gegenüber Fremden verteidigt. Diejenigen Autoren, die im Falle des Fuchses von Gruppenbildung ausgehen, führen diese Form der sozialen Organisation weniger auf unmittelbare Effekte des Sozialverhaltens, wie z.B. häufigere enge Kontakte zwischen den Individuen, zurück, sondern

betrachten die Sicherung von Ressourcen als Grund für den territorialen Zusammenschluss der Füchse zu sozialen Verbänden (MACDONALD 1981, 1983; CARR & MACDONALD 1986; MACDONALD & CARR 1989; GEFFEN ET AL. 1992; MEIA & WEBER 1996; v. SCHANTZ 1984a).

Die Resultate der vorliegenden Arbeit deuten nicht auf eine territoriale Organisation der untersuchten Füchse hin. Wir stellten alle Übergänge von weitgehender bis geringfügiger Überlappung der Streifgebiete unsere Untersuchungstiere fest und konnten erkennen, dass die Überlappungszonen ihrer Streifgebiete unterschiedlich intensiv aber dauerhaft genutzt wurden (Tab. 5). Weiter lässt sich anhand der Kontaktraten keinerlei Meideverhalten zwischen den untersuchten Füchsen feststellen. Insgesamt zeigt das Fehlen gegenseitiger Ausgrenzung und Meidung, dass Territorialität als Form der sozialen Organisation für die von uns untersuchte Population ausgeschlossen werden kann. Nur wenige Arbeiten, die sich mit dem Sozialverhalten des Fuchses befassten, postulieren ebenfalls das Fehlen von Territorialverhalten (HARRIS 1980). Obwohl verschiedene Forschungsarbeiten Verhaltensweisen beschreiben, die gegen die Ausprägung von Territorialität sprechen (z.B. NIEWOLD 1980; LOVARI ET AL. 1994; TSUKADA 1997), wird diese Verhaltensform aber häufig als Grundlage der sozialen Organisation des Fuchses unterstellt (z.B. POULLE ET AL. 1994; MEIA & WEBER 1996; TSUKADA 1997).

Bei Untersuchungen zur Raumnutzung von Füchsen wurde wegen des damit verbundenen Bearbeitungsaufwandes meist auf eine simultane Erfassung der Sendertiere verzichtet. Steht zur Beurteilung des gegenseitigen Verhaltens lediglich die Lage der Streifgebiete zur Verfügung, kann durch eine mögliche Ortstreue der Sendertiere leicht der Eindruck einer territorialen Raumaufteilung entstehen wie sie ABLES (1969) in seiner Untersuchung vermutete. Auch in neueren Untersuchungen wurde z.T. der Ansatz verfolgt, Territorialverhalten anhand der Konstellation von Streifgebieten zu prüfen (z.B. MACDONALD 1981; DONCASTER & MACDONALD 1991). Hierbei wird Territorialität unterstellt, wenn die Streifgebiete innerhalb eines Gebietes nicht zufällig verteilt vorliegen. Eine vom Zufall abweichende Verteilung der Streifgebiete äußert sich z.B. dadurch, dass sich die Flächengrößen der Überlappungsbereiche in sehr große und sehr kleine Werte aufteilen. Das bedeutet, dass die sich überlappenden *home ranges* innerhalb eines Gebietes entweder weiträumig oder nur sehr wenig überlappen. DONCASTER & MACDONALD (1991) gehen davon

aus, dass diejenigen Füchse, deren Streifgebiete weite Überlappungen aufweisen, als Gruppe ein Territorium besetzen. Die Unterscheidung der Territoriumsbesitzer von weiteren Tieren erfolgt anhand der signifikant unterschiedlichen Ausdehnung der Überlappungsbereiche der Streifgebiete.

Bei der Wahl ihrer Wohngebiete dürften Füchse einerseits von Sozialkontakten beeinflusst werden und sich andererseits an der Verteilung wichtiger Ressourcen wie z.B. geeigneter Baustandorte oder Nahrungsquellen orientieren. Die Verteilung der Streifgebiete ist demnach nicht zufällig, sondern spiegelt die Gegebenheiten des Lebensraumes wider. Hieraus folgt jedoch weder, dass Tiere, deren Streifgebiete sich in bestimmten Bereichen eines Gebietes konzentrieren, ein gemeinsames Territorium verteidigen, noch dass sich diese Individuen zu sozialen Gruppen zusammenschließen. Dies wird besonders deutlich, wenn wir die Raumnutzung der von uns untersuchten Füchse analog zu der oben beschriebenen Vorgehensweise analysieren. Beispielsweise wären die beiden Rüden M 150 und M 210 aufgrund ihrer nahezu identischen Streifgebiete ebenso einem gemeinsamen Territorium zuzuordnen wie M 130 und F 058. Die Streifgebietsüberlappungen von Tieren aus den jeweils verschiedenen vermeintlichen Territorien sind demgegenüber gering; M 210 und M 150 einerseits und M 130 und F 058 wären, der Vorgehensweise von DONCASTER & MACDONALD (1991) folgend, jeweils als gemeinsame Bewohner zweier benachbarter Territorien einzustufen. Die in der vorliegenden Arbeit durchgeführte Auswertung der simultanen Lokalisationen zeigt jedoch, dass die genannten 4 Füchse den Überlappungsbereich ihrer Streifgebiete intensiv gemeinsam nutzen. Anhand der Kontaktraten wurde deutlich, dass v.a. die drei Rüden M 150, M 210 und M 130 häufiger zusammentrafen, als durch den Erwartungswert prognostiziert (Tab. 9). Die Konstellation der Streifgebiete dieser Füchse zeigt, dass die Kontakte zwischen M 150 bzw. M 210 und M 130 hauptsächlich dann erfolgten, wenn sich die Füchse auf den Wiesenflächen aufhielten. Offensichtlich suchen die Tiere bestimmte, gut geeignete Bereiche zur Nahrungssuche auf, ohne dass dabei ein territorialer Ausschluss zu erkennen wäre.

Der Fall, dass i.S. von DONCASTER & MACDONALD (1991) der Überlappungsanteil weder auf ein Gruppenmitglied noch auf territorialen Ausschluss hindeutet, kann anhand der Daten des Fuchses M 230 diskutiert werden. Sowohl während der nächtlichen Aktivitäten als auch bei der Wahl der Tagesplätze nutzte dieser Rüde weite Teile seines Gebiets

gemeinsam mit F 058 und M 130. Das Ausmaß der Überlappung von M 230 mit den letztgenannten Füchsen würde einerseits nicht für eine Zugehörigkeit zu einer gemeinsamen Gruppe sprechen und andererseits Territorialität zwischen diesen Tieren ausschließen (M 230 / M 130: 55%; M 230 / F058: 63% bei 95%-*Kernel* der Nachtortungen). Die von uns ermittelten Kontaktraten dieser drei Füchse deutet ein voneinander unabhängiges Raumnutzungsverhalten der Tiere an. M 230 nutzte nahezu ausschließlich den Wald; damit entfällt die Möglichkeit häufiger Kontakte mit F 058 und M 130 an deren Nutzungsschwerpunkten auf den Wiesen. Andererseits ist kein Meideverhalten zwischen diesen Füchsen zu erkennen, das einen gegenseitigen Ausschluss von bestimmten Arealen andeuten könnte (Tab. 9).

Aufgrund der Überlappungsanteile der Nutzungsräume von M 240 und M 210 (26% der 95%-*Nachtkernel*) bzw. von M 240 und M 130 (20% der 95%-*Nachtkernel*) könnte die Konstellation der Streifgebiete dieser Füchse am ehesten auf Territorialverhalten hindeuten. Jedoch konnten wir auch zwischen diesen Füchsen kein Meideverhalten feststellen. Die Rüden schienen sich in ihrer Raumnutzung nicht gegenseitig zu beeinflussen.

Bei Auswertungen, die ausschließlich auf der Verteilung der Streifgebiete der Untersuchungstiere basieren, wäre, abgesehen von M 230, auch mittels unserer Daten der Fehlschluss möglich, dass die untersuchten Füchse in Territorien organisiert sind. Demgegenüber zeigen unsere weiterführenden Auswertungen jedoch, dass sich unsere Füchse zwar ortstreu verhalten, sich aber nicht gegenseitig von der Nutzung bestimmter Areale ausschließen.

Eine gemeinsame Nutzung räumlich konzentrierter Ressourcen durch verschiedene Füchse wurde bereits in früheren Arbeiten festgestellt, jedoch wurde das Postulat der Territorialität trotz dieser Beobachtungen in der Regel nicht hinterfragt (z.B. NIEWOLD 1980; MACDONALD 1987; MEIA & WEBER 1996). MACDONALD (1987) beobachtet aggressives Verhalten bei Füchsen an einer Futterstelle, wobei er davon ausging, dass die involvierten Füchse zwei verschiedenen sozialen Verbänden angehörten und sich die Ressource unmittelbar an der Grenze der Territorien der beiden Gruppen befand. Das gegenseitige aggressive Verhalten der Füchse wurde als Versuch zweier Fuchsgruppen gewertet, sich durch

Verschieben der vermeintlichen Territoriumsgrenzen die ergiebige Nahrungsquelle dauerhaft zu sichern. Der Sachverhalt, dass Tiere, die der Beobachter verschiedenen Territorien zuordnete, trotz aggressiver Interaktionen permanent Zugriff auf die angebotene Nahrung hatten, wurde mit ständigen Verschiebungen der Territoriumsgrenzen unmittelbar an der Futterstelle erklärt. Wird im Fall dieser Füchse nicht von vornherein Territorialverhalten angenommen, könnte der aggressive Charakter der beobachteten Interaktionen zwischen den Füchsen auf deren unmittelbare Nähe zueinander an der Nahrungsquelle zurückgeführt werden.

Als Hinweis auf Territorialverhalten könnten Auseinandersetzungen zwischen Füchsen gewertet werden, die in einigen wenigen Fällen in der Nähe der telemetrisch ermittelten Grenzen ihrer Streifgebiete beobachtet wurden (z.B. MACDONALD 1981). Bei der Interpretation dieser einzelnen Beobachtungen ist allerdings zu beachten, dass aggressives Verhalten ebenfalls zwischen solchen Füchsen registriert wurde, für die der Autor keine territoriale Trennung postulierte und bei denen deshalb nicht auf durch Territorialität motivierte Aggression zu schließen ist (MACDONALD 1980; 1981). Demzufolge sollte zumindest in Erwägung gezogen werden, dass es sich bei den vermuteten Grenzstreitigkeiten um Auseinandersetzungen anderer Art handeln könnte, z.B. um die Rangordnung oder um Nahrung. Im Rahmen unserer Untersuchung konnten durch Direktbeobachtungen keine verwertbaren Hinweise zum Sozialverhalten gewonnen werden. Obwohl unsere Auswertungen für ein hohes Maß an Toleranz zwischen den Untersuchungstieren sprechen, sind direkte Auseinandersetzungen zwischen den Tieren nicht auszuschließen. Die Frage, ob und in welcher Form Auseinandersetzungen auftraten, erscheint weniger entscheidend. Wichtiger ist die Feststellung, dass es den Füchsen offensichtlich möglich war, bestimmte Areale gemeinsam und dauerhaft zu nutzen.

Wenn Territorialität nicht vorliegt, entfällt mit der gemeinsamen Verteidigung des Areals eine unmittelbare Ursache für den Zusammenschluss der Füchse zu sozialen Gruppen. Festgestellt wurde, dass subdominante Fähen, die selber nicht zur Reproduktion kommen, bei der Aufzucht der Jungen der dominanten Fähe helfen. Angenommen wird, dass die "Helfer" sowohl die eigene Fitness als auch die ihrer Eltern erhöhen (EMLEN 1978; MACDONALD 1980; MACDONALD & MOEHLMAN 1982). Territorialität vorausgesetzt, hätten

die "Helfer"-Fähen den unmittelbaren Vorteil eines gesicherten, geeigneten Areals, das ihre Überlebenschancen erhöht und das sie eventuell von den Eltern übernehmen können (BROWN 1974; WOOLFENDEN & FITZPATRICK 1978; LINDSTRÖM 1986). Die Steigerung der Fitness durch Mithilfe bei der Aufzucht verwandter Welpen wäre auch in einem System ohne Territorialverhalten gegeben, wenn sich dadurch die Überlebensrate der Jungen erhöhen würde. In einem solchen „offenen System“ fehlt der unmittelbare Vorteil eines gesicherten Territoriums; dieser vordergründige Nachteil könnte relativiert werden, weil sich die Ortskenntnis residenter Tiere z.B. positiv bei der Nahrungssuche auswirken dürfte. Damit wäre Helferverhalten bei der Jungenaufzucht auch ohne Ausprägung von Territorialität denkbar.

Da wir mit F 058 lediglich eine erwachsene Fähe überwachen konnten, sind im Rahmen unserer Arbeit Aussagen zum Sozialverhalten weiblicher Tiere nur in sehr begrenztem Umfang möglich. Hinsichtlich Helferverhaltens konnten mit M 130 und M 230 lediglich zwei weitere Tiere betrachtet werden, die größere Bereiche ihrer Gebiete gemeinsam mit F 058 nutzten. Bei beiden Rüden konnten in der Aufzuchtzeit von April bis Ende Juni weder häufigere Kontakte zu F 058 noch eine höhere Affinität zum Wurfbau von F 058 festgestellt werden. Dieser Befund ist wenig überraschend, da keines der beiden Tiere mit F 058 verwandt ist und beide Rüden als Vater des untersuchten Nachkommen dieser Fähe ausgeschlossen werden können.

Das Maß der gegenseitigen Toleranz zwischen unseren Untersuchungstieren macht es schwierig, die Mechanismen der Populationsregulation zu erkennen. Mit 3-5 Würfen lässt sich für das Jahr 2000 eine grobe Schätzung vornehmen. Neben dem Tod dreier unserer Untersuchungstiere (2000: M 230 durch Brustfellentzündung; 2001: F 058, Brustfellentzündung; M 041, wahrscheinlich ebenfalls eine Infektionserkrankung) stellen die Abwanderungen der subadulten Füchse aus unserem Gebiet die einzigen Hinweise auf Mechanismen der Populationsregulation dar. Von den im Zeitraum von Juli 1998 bis September 2000 gefangenen 11 Jungfüchsen wurden 10 Tiere mit Sendern markiert. Bei einem dieser Jungfüchse konnte nicht geklärt werden, ob er das Gebiet verlassen hat. 7 der restlichen 9 subadulten Füchse wanderten weiträumig aus unserem Gebiet ab. Der oben erwähnte Rüde M 150 etablierte sich im Gebiet. F 200 konnten wir bis zum 11.04. innerhalb unse-

res Gebietes orten. Da die Fähe bis zur Vollendung ihres ersten Lebensjahres im Streifgebiet ihrer Eltern verblieb, werteten wir diesen Fuchs ebenfalls als nicht abgewandert. Welche Faktoren die Abwanderungen von Jungfüchsen auslösen ist bislang nicht geklärt. Diskutiert werden z.B. beginnende Geschlechtsreife, Aggression der Eltern gegenüber den Subadulten oder Verschlechterungen des Nahrungsangebotes (z.B. STORM ET AL. 1976; BERBERICH 1989).

Im Verlauf unserer Untersuchung stellten wir Abwanderung der subadulten Füchse von Ende August bis Mitte Februar fest (Tab 4). Innerhalb eines Wurfes erstreckten sich die Abwanderungen über einen Zeitraum von 3 Monaten. Offensichtlich ist das Abwanderungsverhalten von Jungfüchsen nicht zeitlich synchronisiert. Aufgrund des relativ langen Zeitraumes, während dessen Abwanderungen innerhalb des selben Gebietes festgestellt werden können, erscheinen Faktoren wie Witterungseinflüsse nicht ausschlaggebend für den Abwanderungszeitpunkt zu sein und ein direkter Zusammenhang mit der Geschlechtsreife erscheint ebenfalls unwahrscheinlich.

Mit dem Fang von M 171 und F 200 Ende September konnten wir zwei Fälle von wahrscheinlichen Eltern-Kind-Beziehungen untersuchen (Abb. 16). Zwar deuten die Kontaktraten auf häufigere als durch Zufall zu erklärende Begegnungen von F 058 und ihrem Sohn M 171 hin, die insgesamt wenigen engeren Kontakte sprechen jedoch nicht für eine enge Mutter-Kind-Bindung zwischen der Fähe und dem subadulten Tier. Da wir zwischen M 171 und dem mit ihm nicht verwandten adulten Rüden M 130 ebenfalls höhere Kontaktraten registrierten, führen wir die Ursache der engeren Kontakte von M 171 zu den beiden erwachsenen Tieren eher auf die Nutzung gemeinsamer Areale als auf soziale Kontakte zurück. Insgesamt lassen die Ergebnisse der radiotelemetrischen Überwachung von F 058 und ihrem Sohn M 171 und von M 240 und seiner Tochter F 200 darauf schließen, dass im Herbst keine engere Beziehung mehr zwischen Eltern und Nachkommen bestand. Dies deckt sich sowohl mit den Resultaten der Überwachung eines erwachsenen Rüden und dreier Welpen, die wir während der Aufzuchtphase 1999 von Ende Mai bis zur Abwanderung der Subadulten durchführten (LINDER 1999) als auch mit den Erkenntnissen anderer Forschungsarbeiten (z.B. STORM ET AL. 1976; WOLLARD & HARRIS 1990). Bei Füchsen im Gehege konnte ab Ende September häufiger aggressives Verhalten beobachtet werden (KNAPP 1982). Unsere telemetrisch erhobenen Daten lieferten keinen Hinweis auf Aggres-

sion zwischen den Erwachsenen und den subadulten Füchsen in der Zeit vor der Abwanderung von M 171. Trotzdem kann Aggression der Elterntiere als Auslöser der Abwanderung nicht ganz ausgeschlossen werden, weil möglicherweise wenige Begegnungen mit aggressivem Charakter ausreichen, um die Jungen zum Verlassen des Wohngebietes der Eltern zu bewegen.

Der Zusammenhang zwischen der Populationsdichte und dem Abwanderungsverhalten von Füchsen ist bislang ebenfalls ungeklärt (Diskussion hierzu: FUNK 1994). Entsprechende Forschungsarbeiten zu dieser Thematik kamen teilweise zu dem Ergebnis, dass die Populationsdichte v.a. die Abwanderungshäufigkeit subadulter Fähen beeinflusst, während der Anteil der abwandernden Rüden von der Bestandesdichte unabhängig zu sein scheint (z.B. HARRIS & TREWHELLA 1988; LINDSTRÖM 1989; FUNK 1994). Demgegenüber beschreiben z.B. ALLEN & SARGEANT (1993) einen gegenteiligen Befund. Die Untersuchungsergebnisse letztgenannter Autoren deuten auf eine negative Korrelation zwischen Bestandesdichte und Abwanderungshäufigkeit bei subadulten Rüden hin, während kein Zusammenhang zwischen dem Anteil der abwandernden jungen Fähen und der Abundanz der Füchse zu erkennen war. Arbeiten, die versuchten, das Nahrungsangebot in Zusammenhang mit dem Abwanderungsverhalten zu beleuchten, kamen zu keinem einheitlichen Befund. Beispielsweise konnte ENGLUND (1980) keine Auswirkungen von Veränderungen des Nahrungsangebotes auf die Häufigkeit erkennen, mit der Füchse aus einem Gebiet abwandern, während LINDSTRÖM (1989) eine erhöhte Abwanderung bei abnehmendem Angebot an Wühlmäusen vermutete. Die Beurteilung des Einflusses von im Lebensraum wirkenden Faktoren auf die Abwanderungshäufigkeit ist schwierig, weil hierfür die Abundanz der Füchse in Relation zur Tragfähigkeit des Lebensraumes betrachtet werden muss. Abgesehen von den Schwierigkeiten, zuverlässige Bestandesschätzungen bei Füchsen durchzuführen, ist die Beurteilung des Ressourcenangebots äußerst problematisch.

Im Vergleich zu dem Verhältnis von 6 (+ 1 Fähe) abwandernden zu einem im Gebiet verbleibenden subadulten Rüden und einer subadulten Fähe war das entsprechende Verhältnis in einer Fuchspopulation in Bristol, in der das Abwanderungsverhalten subadulter Fuchsrüden untersucht wurde, mit 12:9 ausgeglichener (WOOLLARD & HARRIS 1990). Der Umstand, dass 7 von 9 Jungfüchsen aus unserem Untersuchungsgebiet abwanderten, könnte einen Hinweis auf einen hohen Anteil aus der Population abwandernder Jungfüchse

darstellen. Vor dem Hintergrund, dass die Fuchspopulation unseres Untersuchungsgebietes kaum bejagt wurde (in den vergangenen 5 Jahren 1 Fuchs $100\text{ha}^{-1} \text{a}^{-1}$; Meier mündl.) und andere gravierende Mortalitätsfaktoren, wie z.B. Tollwut, im Verlauf der letzten Jahre ebenfalls nicht auftraten, kann eine Populationsdichte vermutet werden, die nahe an der Kapazitätsgrenze des Lebensraumes liegt. Dass die Konkurrenz in einem weitestgehend vollbesetzten Lebensraum in erster Linie Jungfüchse zur Abwanderung bewegt, könnte mit deren Unerfahrenheit bei der Nahrungssuche und einem höheren Nahrungsbedarf aufgrund des noch nicht abgeschlossenen Wachstums dieser Jungtiere zusammenhängen.

Die Resultate der vorliegenden Arbeit zeigen, dass sich die Füchse in der von uns untersuchten Population nicht territorial verhalten. Unsere Untersuchung ergab keine Hinweise auf Gruppenbildung der Füchse. Zwar lässt sich anhand unserer Daten Territorialität als mögliche Organisationsform bei Füchsen nicht grundsätzlich ausschließen. Die hier geführte Diskussion macht jedoch deutlich, dass die Resultate verschiedener Forschungsarbeiten, die Territorialverhalten beim Fuchs postulieren, eher als Hinweise auf Ortsgebundenheit der jeweils untersuchten Tiere interpretiert werden können. Es deutet sich an, dass der Stellenwert von Territorialität als Mechanismus zur Aufteilung von Ressourcen innerhalb von Fuchspopulationen überbewertet wurde. Die von uns untersuchten Füchse investieren offensichtlich nicht in die Verteidigung von Territorien. Die adulten Tiere sind ortstreu, wobei sie Ressourcen gemeinsam mit anderen Füchsen nutzen. Die aus der Ortsansässigkeit resultierende Kenntnis ihrer Gebiete dürfte sich z.B. bei der Nahrungssuche vorteilhaft auswirken. In diesem "offenen System" scheint Abwanderung von unerfahreneren Individuen ein denkbarer Mechanismus zur Regelung der innerartlichen Konkurrenz.

5. Zusammenfassung

Dem derzeitigen Stand der Forschung zufolge leben Füchse territorial. Es wird davon ausgegangen, dass ein erwachsener Rüde und mehrere Fähen als Gruppe ein Territorium besetzen. Gruppenterritorialität bildet die Grundlage zur Erklärung der sozialen Organisation des Fuchses. Obwohl die Resultate verschiedener Forschungsarbeiten zum Sozialverhalten und zur Raumnutzung des Fuchses Zweifel am Vorliegen strikter Territorialität in Fuchsgesellschaften begründen, blieben die auf Territorialverhalten aufbauenden Erklärungsmodelle zur Gruppenbildung bei Füchsen weitestgehend unwidersprochen.

Aufgrund der scheuen und in der Regel nachtaktiven Lebensweise erscheint die Erarbeitung einer entsprechenden Datenbasis für gesicherte Aussagen zum Sozialverhalten von Füchsen im Freiland nur mit Hilfe der Radiotelemetrie möglich. Mittels Telemetrie überwachten wir von Ende Mai 1999 bis Mitte Februar 2001 6 adulte Rüden, eine erwachsene Fähe und 2 subadulte Tiere. Die Füchse standen in gegenseitigem Kontakt, und die Mehrzahl der adulten Füchse konnte über einen längeren gemeinsamen Zeitraum überwacht werden. Wir orteten die Tiere während ihrer nächtlichen Aktivitäten und lokalisierten ihre Tageslagerplätze. Um die Raumnutzung der verschiedenen Untersuchungstiere zueinander in Beziehung setzen zu können, überwachten wir die sendermarkierten Füchse simultan.

Wir stellten fest, dass sich die adulten untersuchten Füchse ortstreu verhielten und dass sich die Streifgebiete der Tiere überlappten. Das Ausmaß der gegenseitigen Überlappungen variierte von geringfügigen Überschneidungen bis hin zu nahezu identischen Streifgebieten. Die Überlappungsbereiche wurden von den Füchsen sowohl während ihrer nächtlichen Aktivitäten als auch für ihre Tageslager genutzt. Anhand der auf der Basis simultaner Ortungen ermittelten Kontaktraten prüften wir das Vorliegen von Anziehung bzw. Meideverhalten zwischen den Untersuchungstieren. Unsere Auswertungen ergaben keine Hinweise auf Meideverhalten. Dagegen stellten wir zwischen einigen Tieren signifikant häufige Begegnungen fest. Alle Fälle von Anziehung konnten mit der gemeinsamen Nutzung bestimmter engerer Bereiche erklärt werden. Unsere Ergebnisse ergaben keine Hinweise auf den Zusammenschluss unserer Untersuchungstiere zu sozialen Gruppen. Territorialität war im Fall der von uns untersuchten Füchse auszuschließen.

6. Literatur

- ABLES E.D. 1969. Home range studies of red foxes (*Vulpes vulpes*). J. Mammal. 50: 108-120.
- ABLES E.D. 1975. Ecology of the red fox in America. In: M.W. Fox, ed. The Wild Canids 216-236. New York: Van Nostrand Reinhold.
- ADKINS C.A., SCOTT P. 1998. Home ranges, movements and habitat associations of red foxes *Vulpes vulpes* in suburban Toronto. Ontario, Canada. Journal of Zoology (London) 244: 335-346.
- ALLEN S.H., SARGEANT A.B. 1993. Dispersal patterns of red foxes relative to population density. J. Wildl. Manage. 57(3): 526-533.
- ARTOIS M. 1989: Le renard roux (*Vulpes vulpes*). In: Artois M., Delatore P., (ed.): Enciclopedia de carnivores de France. Nort sur Erdre, France. S. 1-90.
- ARTOIS M., AUBERT M., STAHL P. 1990. Organisation spatiale du renard roux (*Vulpes vulpes* L., 1758) en zone d'enzootie de rage en Lorraine. Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie) 45 : 113-134.
- AVISE J.C. 1986. Mitochondrial DNA and the evolutionary genetics of higher animals. Phil. Trans. R. Soc. London B 312: 325-342.
- BAILEY T.N. 1974. Social organization in a bobcat population. J. Wildl. Mgmt. 38: 435-446.
- BAILEY T.C., GATRELL A.C. 1995. Interactive Spatial Data Analysis. Reading, Massachusetts: Addison-Wesley Publishers.
- BARTELS A. 2002. Verwandtschaftsrekonstruktion beim Rotfuchs *Vulpes vulpes* durch molekulargenetische Analysen an degradierten Gewebeproben. Diplomarbeit am Institut für Zoologie und Anthropologie der Georg-August-Universität zu Göttingen.
- BENNETT E.L. 1986. Environmental correlates of ranging behaviour in the banded langur, *Presbytis melalophos*. Folia primatol. 47: 26-38.
- BERBERICH W. 1989. Das Raum-Zeit-System des Rotfuchses. In: Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (ed.): Forschungsbericht 17. Berchtesgaden: Plenk.71 S.
- BERTRAM B.C.R. 1978. Living in groups: predators and prey. Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach, J.R. Krebs & N.B. Davies, eds. Blackwell, Oxford, pp. 64-96.
- BÖGEL K., ARATA A.A., MOEGLE H., KNORPP F. 1974. Recovery of reduced fox populations in rabies control. Zbl. Vet. Med. 21: 401-412.
- BREITENMOSER U., KAPHEGYI T.A.M., KAPPELER A., ZANONI R. 1995. Significance of young foxes for the persistence of rabies in northwestern Switzerland. In: Schwyzer M., Ackermann M., Bertoni G., Kocherhans R., McDulloch K., Engels M., Wittek R., Zanoni R.: Immunobiology of viral infections. Proc. 3rd congress Europ. soc. vet. virol. Zürich, 391-396.
- BROSSET A. 1975. Régime alimentaire d'une population suburbaine de renards au cours d'un cycle annuel. Rev. Ecol. (Terre Vie) 29: 20-30.

- BROWN J.L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160-169.
- BROWN J.L. 1974. Alternative routes to sociality in jays - With a theory for the evolution of altruism and communal breeding. *Am. Zool.* 14: 63-80.
- BROWN J.L. 1975. *The Evolution of Behaviour*. New York. Norton.
- BROWN J.L., ORIANI G.H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *A. Rev. Ecol. Syst.* 1: 239-262.
- CAPT S., STALDER H.W. 1988. Untersuchungen von Habitatnutzung von Rotfüchsen (*Vulpes vulpes* L.) im schweizerischen Alpenraum. Diss. Phil.-nat.- Fakultät Univ. Bern. 124p.
- CARR G.M., MACDONALD D.W. 1986. The sociality of solitary foragers: a model based on resource dispersion. *Anim. Behav.* 34: 1540-1549.
- CARRANZA J., ALVAREZ F., REDONDO T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. *Animal Behaviour* 40: 79-88.
- CATLING P.C. 1988. Similarities and contrasts in the diet of foxes, *Vulpes vulpes*, and cats, *Felis catus*, relative to fluctuating prey populations and drought. *Australian Wildlife Research* 15: 307-317.
- CAVALLINI P. 1992. Ranging behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes*) in rural southern Japan. *J. Mamm.* 73(2): 321-325.
- CAVALLINI P. 1996. Variation in the social system of the red fox. *Ethology Ecology & Evolution* 8: 323-342.
- CAVALLINI P., LOVARI S. 1994. Home range, habitat selection and activity of the red fox in a Mediterranean coastal ecotone. *Acta Theriologica* 39: 279-287.
- CAVALLINI P., SANTINI S. 1996. Reproduction of the red fox *Vulpes vulpes* in Central Italy. *Annales Zoologici Fennici* 33: 267-274.
- CEDERLUND G., DREYFERT T., LEMNELL P.A. 1979. Radiotracking techniques and the reliability of systems used for larger birds and mammals. Swedish Environ. Protection Board, Solna, pm 1136. 102pp.
- CHAMBERLAIN M.J., LEOPOLD B.D. 2000. Spatial use patterns, seasonal habitat selection, and interactions among adult gray foxes in Mississippi. *J. Wildl. Manage.* 64(3): 742-751.
- COMAN B.J., ROBINSON J., BEAUMONT C. 1991. Home range, dispersal and density of red foxes (*Vulpes vulpes* L.) in central Victoria. *Wildlife Research* 18: 215-223.
- DEBBIE J. 1991. Rabies control of terrestrial wildlife by population reduction. In: Baer G.M. (ed.). *The natural history of rabies*. 2nd. ed. CRC Press, Boca Raton. p. 477-484.
- DOLF G., SCHELLING C., STAHLBERGER-SAITBEKOVA N., FU B., SCHLÄPFER J., YANG F. 2000. Seven cosmid-derived canine microsatellites. *Anim. Genet.* 31: 411-412.
- DONCASTER C.P. 1990. Non- parametric Estimates of Interaction from Radiotracking Data. *J. theor. Biol.* 143: 431-443.

- DONCASTER C.P., MACDONALD D.W. 1991. Drifting territoriality in the red fox *Vulpes vulpes*. *Journal of Animal Ecology* 60: 423-439.
- EFRON B., GONG G. 1983. A leisurely look at the bootstrap, the jackknife, and cross-validation. *The American Statistician*, 27(1): 36-48.
- EMLEN S.T. 1978. The evolution of cooperative breeding in birds. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, J.R. Krebs & N.B. Davies, eds. Blackwell, Oxford, pp. 245-284.
- EMLEN S.T., ORING L.W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- ENGLUND J. 1980. Yearly variations of recovery and dispersal rates of fox cubs tagged in Swedish coniferous forests. pp. 195-208. In Zimen E., Edits. *Biogeographica*, Vol. 18: The red fox. The Hague, The Netherlands: W. Junk B.V. Publishers.
- FOSTER E.A., JOBLING M.A., TAYLOR P.G., DONNELLY P., DE KNIJFF P., MIEREMETS R., ZERJAL T., TYLER-SMITH C. 1998. Jefferson fathered slaves's last child. *Nature* 396: 27-28.
- FRAME L.H., FRAME G.W. 1976. Female African wild dogs emigrate. *Nature* 263: 227-229.
- FRAME L.H., MALCOLM J.R., FRAME G.W., VAN LAWICK H. 1979. Social organization of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengeti Plains, Tanzania, 1967-1978. *Z. Tierpsychol.* 50: 225-249.
- FRATIF., LOVARI S., HARTL G.B. 2000. Does protection from hunting favour genetic uniformity in the red fox? *Z. Säugetierkunde* 65: 76-83.
- FUNK S.M. 1994. Zur Dichteabhängigkeit der räumlichen und sozialen Organisation und der Reproduktion beim Rotfuchs (*Vulpes vulpes* L.): eine Studie bei zeitlich und räumlich durch Jagd und Tollwut variierenden Populationsdichten in Südwest-Deutschland und Ost-Frankreich. Diss. an der Mathematisch-Naturwiss. Fakultät der Universität der Saarlandes, Saarbrücken.
- GEFFEN E., HEFNER R., MACDONALD D.W., UCKO M. 1992. Habitat selection and home range in the Blanford's fox, *Vulpes cana*: compatibility with the resource dispersion hypothesis. *Oecologia* 91: 75-81.
- GIBSON R.M., BRADBURY J.W. 1987. Lek organization in sage grouse: variations on a territorial theme. *Auk* 104. 77-84.
- HARRIS S. 1980. Home ranges and patterns of distribution of foxes (*Vulpes vulpes*) in an urban area, as revealed by radio tracking, pp. 685-690. In: Amlaner C.J. & Macdonald D.W., Edits. *A handbook on biotelemetry and radiotracking*. Oxford, U.K.: Pergamon Press.
- HARRIS S., SMITH G.C. 1987. Demography of two urban fox (*Vulpes vulpes*) populations. *Journal of Applied Ecology* 24: 75-86.
- HARRIS S., TREWHELLA W.J. 1988. An analysis of some of the factors affecting dispersal in an urban fox (*Vulpes vulpes*) population. *Journal of Applied Ecology* 25: 409-422.
- HARRIS S., CRESSWELL W.J., FORDE P.G., TREWHELLA W.J., WOOLLARD T., WRAY S. 1990. Home-range analysis using radio-tracking data - a review of prob-

- lems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Rev.* 20 (2/3): 97-123.
- HARTL D.L., CLARK A.G. 1997. Principles of Population Genetics. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland Massachusetts. Canada. 542 pp.
- HATLAPA H.-H.M., WIESNER H. (Herausg.) 1982. Die Praxis der Wildtierimmobilisation. Verlag Paul Parey. Hamburg, Berlin. 96 S.
- HOFER H. 1986. Patterns of Resource Dispersion and Exploitation by the Red fox (*Vulpes vulpes*) and the Eurasian Badger (*Meles meles*): a Comparative Study. Ph.D. thesis, Queen's College, Oxford.
- HOWARD H.E. 1920. Territory in Bird Life. London: John Murray.
- IOKEM A. 1985. Eco-éthologie du renard roux (*Vulpes vulpes* L.) en Lorraine belge. *Ann. Med. Vet.* 129: 309-318.
- JARMAN M.V. 1979. Impala social behaviour: territory hierarchy, mating, and the use of space. *Adv. Ethol.* 21: 1-92.
- JEWELL P.A. 1966. The concept of home range in mammals. *Symposia of the Zoological society of London* 18: 85-109.
- JOBIN A. 1998. Predation patterns of Eurasian lynx in the Swiss Jura Mountains. Ph.D. thesis, University of Bern, Bern: 1-75.
- JOHSINGH A.J.T. 1982. Reproductive and social behavior of the dhole, *Cuon alpinus* (Canidae). *J. Zool. (Lond.)* 198: 443-463.
- JONES D.M., THEBERGE J.B. 1982. Summer home range and habitat utilisation of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a tundra habitat, northwest British Columbia. *Can. J. Zool.* 60: 807-812.
- KAPHEGYI T.A.M. 1995. Populationsdynamische Untersuchungen am Rotfuchs im Kanton Solothurn zur Entwicklung einer neuen Impfstrategie gegen Tollwut. Diplomarbeit an der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 66 S.
- KAPHEGYI T.A.M. 1998. Fuchsreduktion zum Schutz gefährdeter Waldhühnerpopulationen im Schwarzwald: Eine sinnvolle Managementmassnahme? *Berichte Freiburger Forstliche Forschung* 2: 102-109.
- KAPHEGYI T.A.M., BREITENMOSER U. 1995. Projekt Jungfuchs und Tollwut im Kanton Solothurn. *Wildbiologie in der Schweiz* 6(24): 1-12.
- KAUFMANN J.H. 1983. On the definitions and functions of dominance and territoriality. *Biol. Rev.* 58: 1-20.
- KEENAN R.J. 1981. Spatial use of home range among red foxes (*Vulpes vulpes*) in South-central Ontario, pp. 1041-1067. In: Chapman J.A. & Pursley D., Edits. *Worldwide Furbearer Conference Proceedings*. Frostburg, MD: University of Maryland Press.
- KENWARD R. 1987. *Wildlife Radio Tagging*. London. Academic Press. 222pp.
- KLEIN T. 1998. Die Nahrungswahl des Fuchses (*Vulpes vulpes*) im Schwarzwald während der Sommermonate. Diplomarbeit an der Forstwissenschaftlichen Fakultät, Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 43 S.

- KODRIC-BROWN A., BROWN J.H. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59: 285-296.
- KOLB H.H. 1984. Factors affecting the movements of dog foxes in Edinburgh. *Journal of Applied Ecology* 21: 161-173.
- KOLB H.H. 1986. Some observations on the home ranges of vixens (*Vulpes vulpes*) in the suburbs of Edinburgh. *Journal of Zoology, London* 210: 636-639.
- KORDEUTER S. 2000. Lage, Nutzung und Charakteristika von Fuchs- und Dachsbauen im Südl. Schwarzwald (St. Wilhelmer Tal). Diplomarbeit an der Fachhochschule Rottenburg, Hochschule für Forstwirtschaft. 74 S.
- KREBS J.R. 1971. Territory and breeding density in the great tit, *Parus major* L. *Ecology* 52: 2-22.
- KRUUK H., PARISH T. 1982. Factors affecting population density, group size and territory size of the European badger *Meles meles*. *Journal of Zoology* 196: 31-39.
- KRUUK H., MACDONALD D.W. 1985. Group territories of carnivores: Empires and enclaves. In: R.M.S. Sibly & R.H. Smith, eds. *Behavioural Ecology: Ecological Consequences of Adaptive Behaviour*, pp. 521-536. 25th Symp. Brit. Ecol. Soc. Oxford: Blackwell.
- LACK D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. London: Oxford University Press.
- LACK D. 1966. *Population Studies of Birds*. Clarendon Press, Oxford.
- LEIGHTON M. 1986. Hornbill social dispersion: variations on a monogamous theme. In: *Ecological Aspects of Social Evolution* (Ed. by D.I. Rubenstein & R. Wrangham), pp. 108-130. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- LEMNELL P.A., JOHNSON G., HELMERSSON H., HOLMSTRAND O., NORLING L. 1983. An automatic radio-telemetry system for position determination and data acquisition. In D.G. Pincock ed. *Proc. 4th Int. Wildl. Biotelemetry Conf.*, 76-93. Applied Microelectronics Institute and Technical Univ. of Nova Scotia, Halifax.
- LIBERG O. 1984. Home range and territoriality in free ranging house cats. *Acta Zoologica Fennica* 171: 283-285.
- LINDER J. 1999. Raumnutzung einer Fuchsgruppe in der Dispersalphase. Diplomarbeit an der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 70 S.
- LINDSTRÖM E. 1982. Population ecology of the red fox (*Vulpes vulpes* L.) in relation to food supply. Ph.D. Thesis, University of Stockholm, Sweden.
- LINDSTRÖM E. 1986. Territory inheritance and the evolution of group-living in carnivores. *Anim. Behav.* 34: 1825-1835.
- LINDSTRÖM E. 1989. Food limitation and social regulation in a red fox population. *Holarct. Ecol.* 12: 70-79.
- LLOYD 1980. *The red fox*. London, U.K.: Batsford.
- LLOYD H.G., HEWSON R. 1986. *The fox*. London, U.K.: HMSO Books.

- Lomnicki A. 1980. Regulation of population density due to individual differences and patchy environments. *Oikos* 35: 185-193.
- LOVARI S., VALIER P., LUCCHI R. 1993. Ranging behaviour and activity of red foxes (*Vulpes vulpes*: Mammalia) in relation to environmental variables, in a Mediterranean mixed pinewood. *J. Zool., Lond.* 232: 323-339.
- LUCHERINI M., LOVARI S., CREMA G. 1995. Habitat use and ranging behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a Mediterranean rural area: is shelter availability a key factor? *J. Zool., Lond.* 237: 577-591.
- LUIKART G., ENGLAND P. 1999. Statistical analysis of microsatellite DNA data. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 253-256.
- LÜPS P., NEUENSCHWANDER A., WANDELER A. 1972. Gebissentwicklung und Gebissanomalien bei Füchsen (*Vulpes vulpes* L.) aus dem schweizerischen Mittelland. *Revue suisse Zool.* 79: 1090-1103.
- MACDONALD D.W. 1979. Helpers in fox society. *Nature* 282: 69-71.
- MACDONALD D.W. 1980. Social factors affecting reproduction amongst red foxes (*Vulpes vulpes* L., 1758), pp. 123-176. In Zimen E., Edits. *Biogeographica*, Vol. 18: The red fox. The Hague, The Netherlands: W. Junk B.V. Publishers.
- MACDONALD D.W. 1981. Resource dispersion and the social organization of the red fox (*Vulpes vulpes* L.). In: Chapman J.A., Pursley D. (eds.). *Worldwide Furbearer Conference Proceedings*. August 3-11, 1980, Frostburg, Maryland, USA. p. 918-949.
- MACDONALD D.W. 1983. The ecology of carnivore social behaviour. *Nature* 301: 379-384.
- MACDONALD D.W. 1984. Reply to v. Schantz. *Nature* 307: 390.
- MACDONALD D.W. 1987. *Running with the fox*. Unwin Hyman. London. 224 p.
- MACDONALD D.W. 1992. *The Velvet Claw, A natural History of the Carnivores*.
- MACDONALD D.W. 2000. *Foxes*. Colin Baxter Photography, Grantown-on-Spey, Scotland.
- MACDONALD D.W., CARR G.M. 1989. Food security and the rewards of tolerance, pp. 75-99. In: Standen V. & Foley R.A., Edits. *Comparative socioecology: the behavioural ecology of humans and other mammals*. Vol. 8. Oxford, U.K.: Blackwell Scientific Publications.
- MACDONALD D.E., MOEHLMAN 1982. Cooperation, altruism, and restraint in the reproduction of carnivores, pp. 433-467. *Ontogeny*, Bateson P.P.G. & Klopfer P.H., eds. *Perspectives in ethology* 5. New York: Plenum Press.
- MAHER C.R., LOTT D. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49: 1581-1597.
- MALCOLM J.R., MARTEN K. 1982. Natural selection and the communal rearing of pups in African wild dogs (*Lycaon pictus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 10: 1-13.
- MECH L.D. 1966. *The wolves of Isle Royale*. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office.
- MECH L.D. 1970. *The Wolf: Ecology and Social Behavior of an Endangered Species*. New York: Natural History Press.

- MEIA J.-S., WEBER J.-M. 1996. Social organization of Red fox (*Vulpes vulpes*) in the Swiss Jura Mountains. *Z. Säugetierkunde* 61: 257-268.
- MILLS M.G.L., GORMAN M.L. 1997. Factors affecting the Density and Distribution of Wild Dogs in the Kruger National Park. *Conservation Biology* 11 (6): 1397-1406.
- MINTA S.C. 1992. Tests of spatial and temporal interaction among animals. *Ecological Applications* 2 (2): 178-188.
- MOEHLMAN P.D. 1989. Intraspecific variation in canid social systems, pp 143-163. In: Gittleman J.L., Edit. *Carnivore behaviour, ecology, and evolution*. Ithaca, New York: Cornell University Press.
- MOHR C.O. 1947. Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am. Midl. Nat.* 37: 223-249.
- MULDER J.L. 1985. Spatial organization, movements and dispersal in a Dutch red fox (*Vulpes vulpes*) population: some preliminary results. *Rev. Ecol. (Terre vie)* 40: 133-138.
- MULDER J.L. 2000. De vos in Meijndel en Berkheide. Duinwaterbedrijf Zuid-Holland. Natuurbedrijf. Afdeling Duinstrategie. 145 S.
- MUTZ, R. 1998. Inhomogenität des Roh- und Werkstoffs Holz- Konzeptuelle, methodisch-statistische und empirische Implikationen für holzkundliche Untersuchungen. Hamburg: Kovac.
- NEWDICK M.T. 1983. The Behavioural Ecology of Urban Foxes in Oxford. Ph.D. thesis, Oxford.
- NIEWOLD F.J.J. 1980. Aspects of the social structure of red fox populations: a summary, pp. 185-193. In Zimen E., Edit. *Biogeographica*, Vol. 18: The red fox. The Hague, The Netherlands: W. Junk B.V. Publishers.
- NOBLE G.K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. *Auk* 56: 263-273.
- OKUMURA N., ISHIGURO N., NAKANO M., MATSUI A., SAHARA M. 1996. Intra- and interbreed genetic variations of mitochondrial DNA major non-coding regions in Japanese native dog breeds (*Canis familiaris*). *Anim. Genet.* 27: 397-405.
- OSTFELD R.S. 1986. Territoriality and mating system of California voles. *Journal of Animal Ecology* 55: 691-706.
- PAMILO P. 1990. Comparison of relatedness estimators. *Evolution* 44: 1378-1382.
- PECHACEK P., LINDZEY F.G., ANDERSON S.H. 2000. Home range size and spatial organization of Swift fox *Vulpes velox* (Say, 1823) in southeastern Wyoming. *Z. Säugetierkunde* 65: 209-215.
- PEISERT B. 1986. Erläuterungsband zu der Standortkarte des Bergwaldes der Stadt Freiburg. Unveröffentlicht.
- PIETZ P.J. 1987. Feeding and nesting ecology of sympatric South Polar and brown skuas. *Auk* 104: 617-627.
- PITELKA F.A. 1959. Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor* 61: 233-264.

- POULLE M.L., ARTOIS M., ROEDER J.J. 1994. Dynamics of spatial relationships among members of a fox group (*Vulpes vulpes*: Mammalia: Carnivora). *Journal of Zoology*, London 233: 93-106.
- PRIMMER C.R., MATTHEWS M.E. 1993. Canine tetranucleotide repeat polymorphism at the VIAS-D10 locus. *Anim. Genet.* 24: 332.
- QUELLER D.C., GOODNIGHT K.F. 1989. Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* 43: 758-775.
- RALLS K., WHITE P.J. 1995. Predation on San Joaquin kit foxes by larger canids. *Journal of Mammalogy* 76: 723-729.
- RALLS K., PILGRIM K.L., WHITE P.J., PAXINOS E.E., SCHWARTZ M.K., FLEISCHER R.C. 2001. Kinship, social relationships, and den sharing in kit foxes. *Journal of Mammalogy* 82 (3): 858-866.
- RASA A.E. 1986. Die perfekte Familie: Leben und Sozialverhalten der afrikanischen Zwergmungos. Stuttgart: Deutsche Verlags-Anstalt. 327 S.
- RITLAND K. 1996. Estimators for pairwise relatedness and individual inbreeding coefficients. *Genetic Research* 67: 175-185.
- RUIZ-OLMO J., GRAU J.M.T., PUIG R. 1990. Comparación de la evolución de las poblaciones de zorro (*Vulpes vulpes* L., 1758) en el NE Ibérico en base a datos históricos (siglos XVIII-XIX) y actuales (siglo XX). *Miscel·lània Zoològica*, Barcelona 14: 225-231.
- SARGEANT A.B., ALLEN S.H. 1989. Observed interactions between coyotes and red foxes. *Journal of Mammalogy* 70: 631-632.
- SAUNDERS G., WHITE C.L., HARRIS S., RAYNER M.V. 1993. Urban foxes (*Vulpes vulpes*): food acquisition, time and energy budgeting of a generalized predator. *Symposia of the Zoological Society of London* 65: 215-234.
- SCHEFELS W. 1972. Möglichkeiten einer biologischen Reduzierung der Population des Rotfuchses, *Vulpes vulpes* (Linné 1758) im Rahmen der Tollwutbekämpfung. *Säugetierkunde* 20: 130-143.
- SCHLÄPFER J., DOLF G., SAITBEKOVA N., SCHELLING C. 1999. Twelve novel cosmid-derived canine microsatellites. *Anim. Genet.* 30: 387-388.
- SCHOENER T.W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141.
- SCHOENER T.W. 1981. An empirically based estimate of home range. *Theor. Popul. Biol.* 20: 281-325.
- SCOTT T.G. 1943. Some food coactions of the Northern plains red fox. *Ecological Monographs* 13: 427-479.
- SEAMAN D.E., MILLSPAUGH J.J., KERNOHAN B.J., BRUNDIGE G.C., RAEDEKE K.J., GITZEN R.A. 1999. Effects of sample size on Kernel home range estimates. *J. Wildl. Manage.* 63(2):739-747.
- SILVERMAN B.W. 1992. *Density Estimation for Statistics and Data Analysis*. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- SKORECKI K., SELIG S., BLAZER S., BRADMAN R., BRADMAN N., WABURTON P.J., ISMAJLOWICZ M., HAMMER M.F. 1997. Y chromosome of Jewish priests. *Nature* 385: 32.

- STECK F., WANDELER A.I. 1980. The epidemiology of fox rabies in Europe. *Epidemiologic Reviews* 2: 71-96.
- STEPHENSON R.O., GRANGAARD D.V., BURCH J. 1991. Lynx, *Felis lynx*, predation on red foxes, *Vulpes vulpes*, caribou, *Rangifer tarandus*, and Dall sheep, *Ovis dalli*, in Alaska. *Canadian Field Naturalist* 105: 255-262.
- STORM G.L., ANDREWS R.D., PHILLIPS R.L., BISHOP R.L., SINIFF D.B., TESTER J.R. 1976. Morphology, reproduction, dispersal, and mortality of Midwestern red fox populations. *Wildlife Monograph* 49: 1-82.
- SWIHART R.K., SLADE N.A. 1985. Testing for independence of observations in ANIMAL MOVEMENTS. *ECOLOGY* 66 (4): 1176-1184.
- TAKEUCHI M., KOGANEZAWA M. 1992. Home range and habitat utilisation of the red fox *Vulpes vulpes* in the Ashio Mountains, central Japan. *Journal of the Mammalogical Society of Japan* 17: 95-110.
- TABERLET P., LUIKART G., GEFFEN E. 2001. New methods for obtaining and analyzing genetic data from free-ranging carnivores. In: Gittleman J.L., Funk S.M., MacDonald D.W., Wayne R.K. (Hrsg): *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge: 313-334.
- TREWHELLA W.J., HARRIS S., MCALLISTER F.E. 1988. Dispersal distance, home-range size and population density in the red fox (*Vulpes vulpes*): a quantitative analysis. *Journal of Applied Ecology* 25: 423-434.
- TSUKADA H. 1997. A Division between Foraging Range and Territory Related to Food Distribution in the Red Fox. *J. Ethol.* 15: 27-37.
- V.SCHANTZ T. 1981. Female cooperation, male competition, and dispersal in the red fox *Vulpes vulpes*. *Oikos* 37: 63-68.
- V.SCHANTZ T. 1984. 'Non-breeders' in the red fox *Vulpes vulpes*: a case of resource surplus. *Oikos* 42: 59-65.
- V.SCHANTZ T. 1984. Spacing strategies, kin selection, and population regulation in altricial vertebrates. *Oikos* 42: 48-58.
- V.SCHANTZ T. 1984. Carnivore social behaviour: does it need patches? *Nature* 307: 389-390.
- VOIGT D.R., TINLINE R.R. 1980. Strategies for analyzing tracking data. A handbook on biotelemetry and radiotracking. C.J. Amlaner & D.W. Macdonald, eds. Pergamon Press, Oxford. 387-404.
- VOIGT D.R., MACDONALD D.W. 1984. Variation in the spatial and social behaviour of the red fox, *Vulpes vulpes*. *Acta Zool. Fennica* 171: 261-265.
- WAITS L.P., LUIKART G., TABERLET P. 2001. Estimating the probability of identity among genotypes in natural populations: caution and guidelines. *Mol. Ecol.* 10: 249-256.
- WALLMANN U. 1995. Beobachtungen zum Raum-Zeit-Verhalten an telemetrierten Wildschweinen. Diplomarbeit an der Forstwissenschaftlichen Fakultät der Albert-Ludwigs-Universität Freiburg. 62 S.
- WANDELER A.I., HÖRNING B. 1972. Aspekte des Cestodenbefalls bei bernischen Füchsen. *Jahrb. naturhist. Mus. Bern* 4: 231-252.

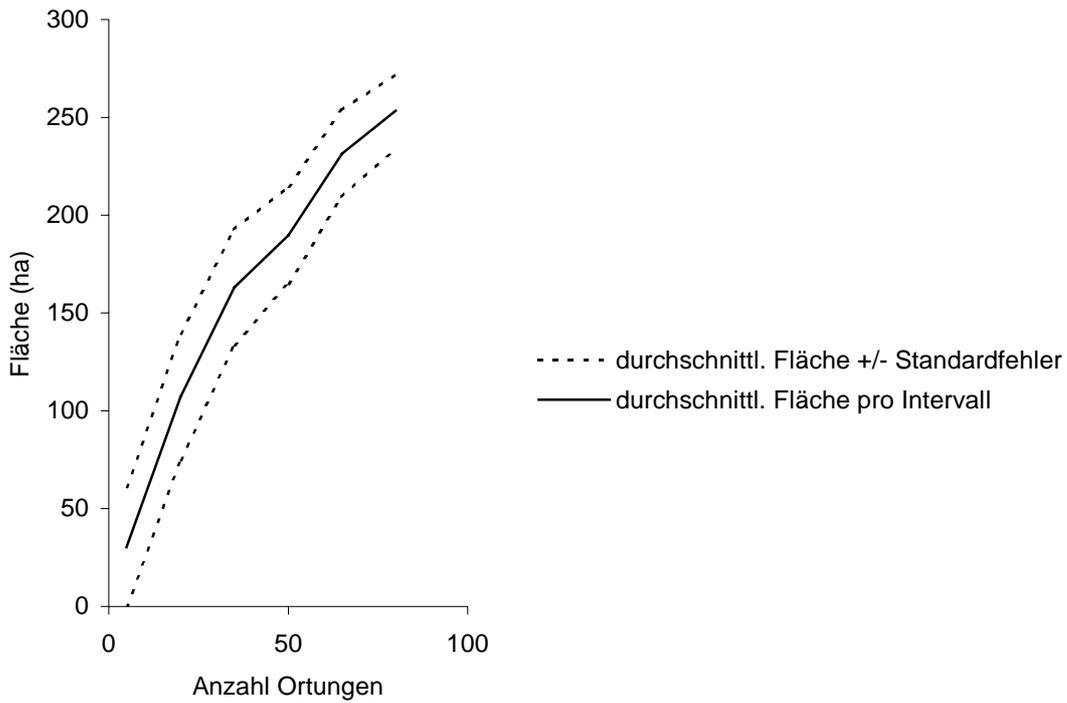
- WANDELER A.I., MÜLLER J., WACHENDÖRFER G., SCHALE U., FÖRSTER U., STECK F. 1974. Rabies in wild carnivores in central Europe. III. Ecology and biology of the fox in relation to control operations. Zbl. Vet. Med. 21: 765-773.
- WANDELER A.I., CAPT S., KAPPELER A., HAUSER R. 1988. Oral immunisation of wildlife against rabies: concept and first field experiments. Rev. Infectious Diseases 10: 649-653.
- WHITE G.C., GARROTT R.A. 1990. Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data. Academic Press. San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto. 383pp.
- WHITE P.C.L., HARRIS S. 1994. Encounters between red foxes (*Vulpes vulpes*): implications for territory maintenance, social cohesion and dispersal. The Journal of Animal Ecology 63: 315-327.
- WILLIAMSON D., MCLAFFERTY S., GOLDSMITH V., MOLLENKOP J., MCGUIRE P. 1999. A Better Method To Smooth Crime Incident Data. ESRI ArcUser Magazine Jan.-March. 5pp.
- WILSON E.O. 1975. Sociobiology: the New Synthesis. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
- WOOLFENDEN G.E., FITZPATRICK J.W. 1978. The inheritance of territory in group-breeding birds. BioScience 28: 104-108.
- WOOLLARD T., HARRIS S. 1990. A behavioural comparison of dispersing and non-dispersing foxes (*Vulpes vulpes*) and an evaluation of some dispersal hypotheses. Journal of Animal Ecology 59: 709-722.
- WYNNE-EDWARDS V.C. 1962. Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour. Hafner, New York.
- ZABEL C.J., TAGGART S.J. 1989. Shift in red fox, *Vulpes vulpes*, mating system associated with El Nino in the Bering Sea. Anim. Behav. 38: 830-838.
- ZIMEN E. (Edit.) 1980. Biogeographica 18: The red fox. The Hague, The Netherlands: W. Junk B.V. Publishers.
- ZIMEN E. 1984. Long range movements of the red fox, *Vulpes vulpes* L., Acta Zoologica Fennica 171: 267-270.

NCBI-Homepage: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

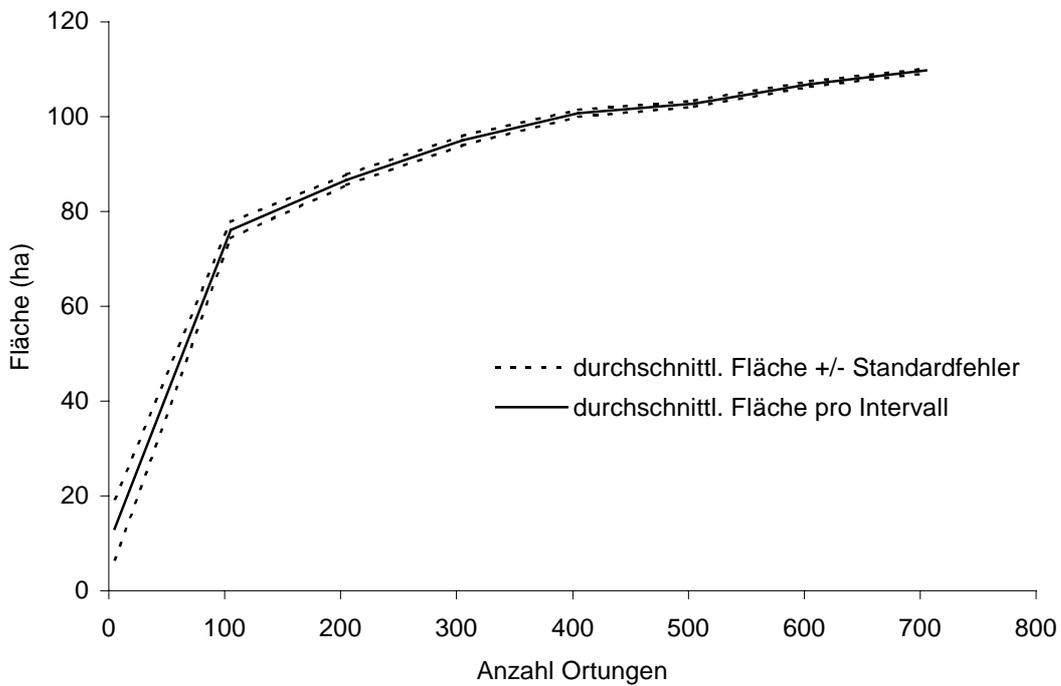
Dog Genome Project: http://www.Fhcrc.org/science/dog_genome/dog.html
<http://www.mendel.berkeley.edu/dog.html>

Anhang I

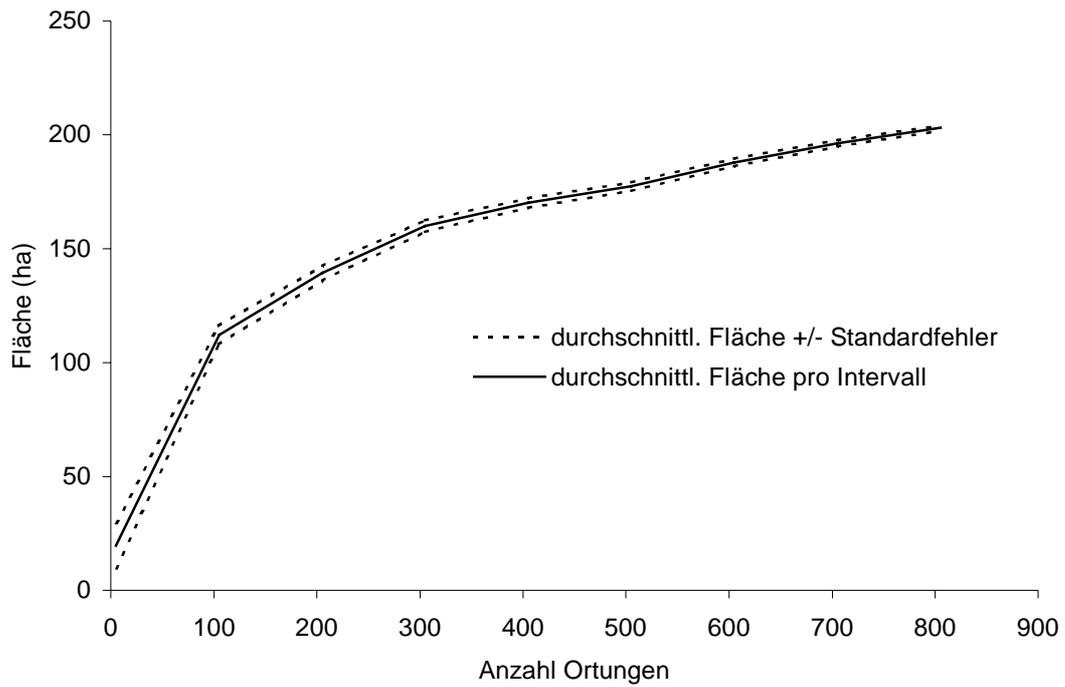
Bootstrap-Simulationen von *MCPs* auf der Basis der Ortungen der untersuchten Füchse. Durchgezogene Linie = mittlere Fläche der *MCPs* pro Intervall; gestrichelte Linien = 95% Konfidenzintervall. Pro Stichprobenintervall wurden 100 Wiederholungen durchgeführt.



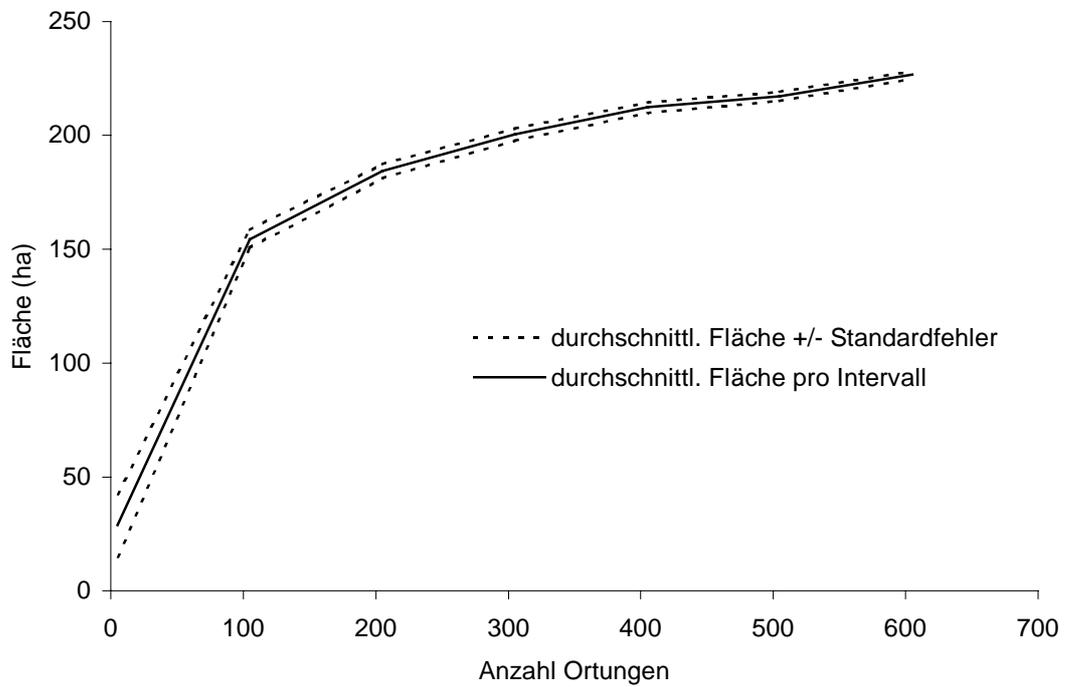
Fuchs M 041; Standardfehler 9,61



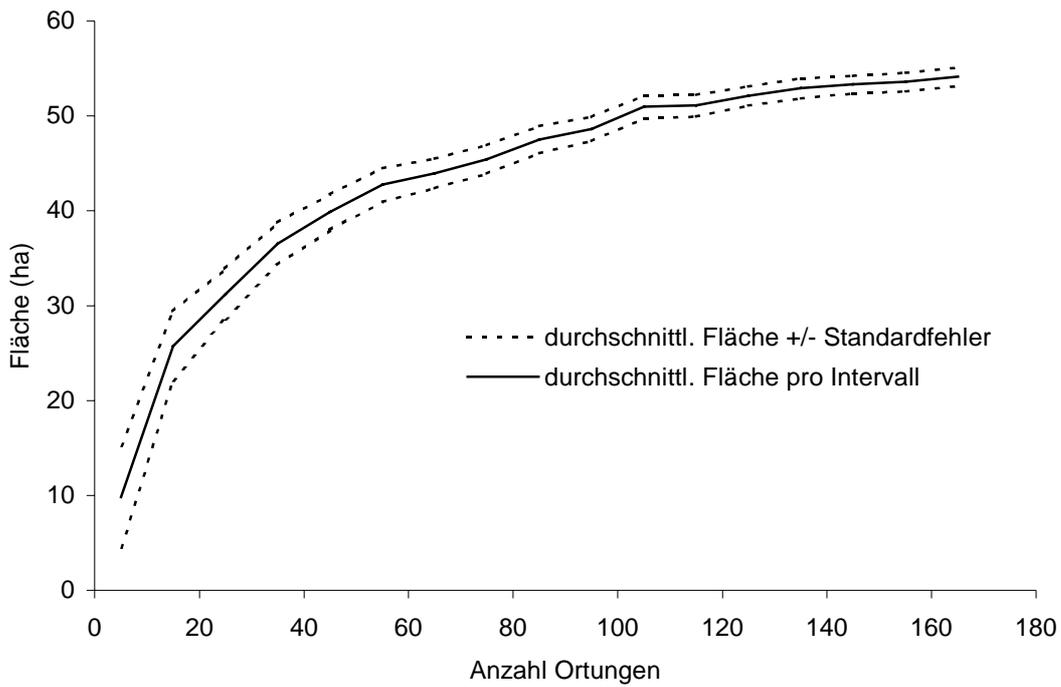
Fuchs F 058; Standardfehler 0,22



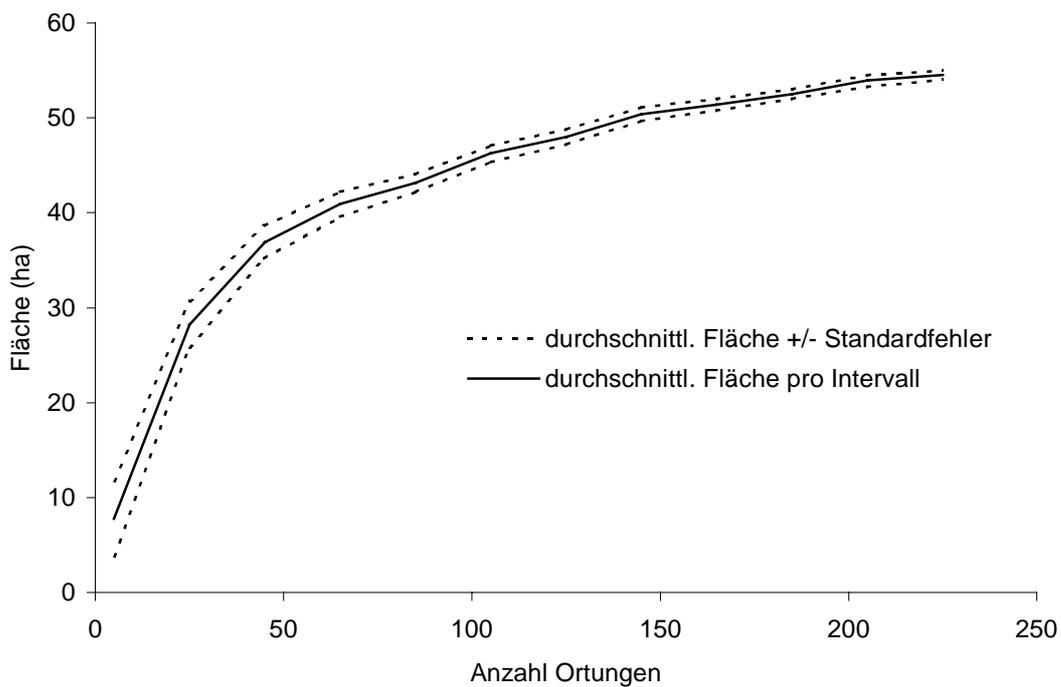
Fuchs M 130; Standardfehler 0,57



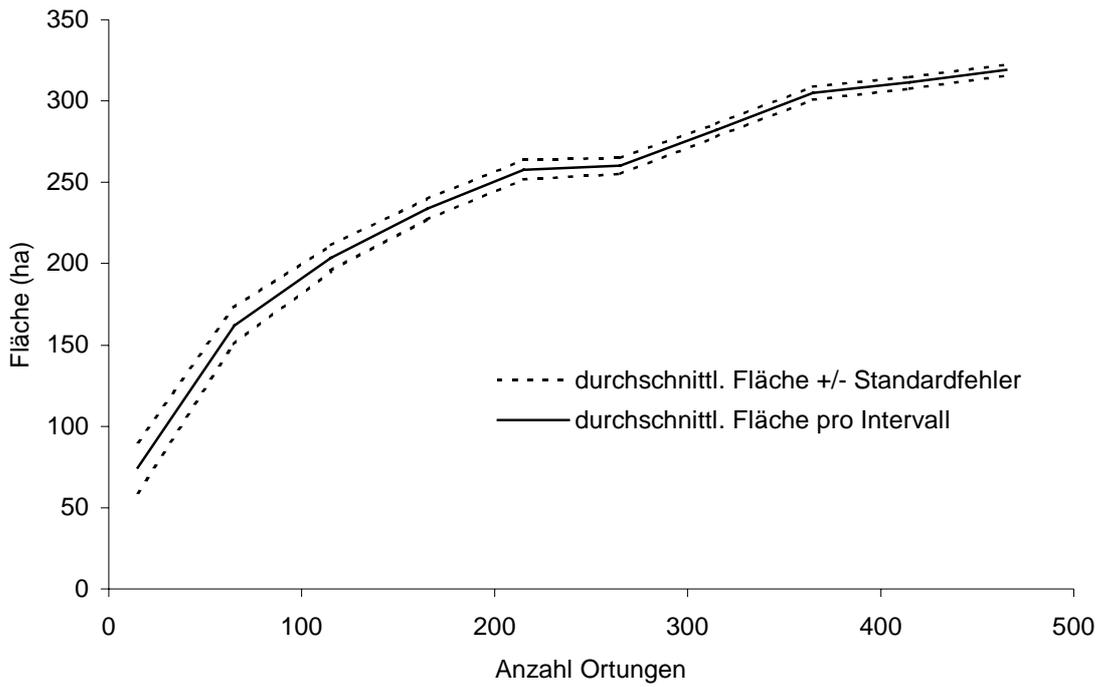
Fuchs M 150; Standardfehler 0,86



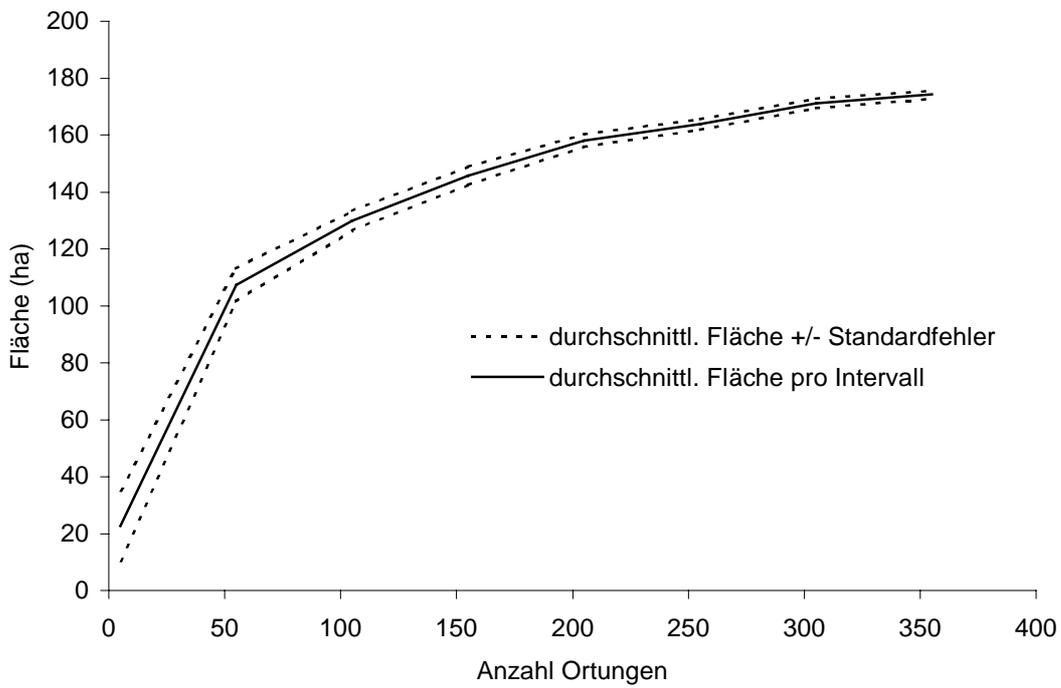
Fuchs M 171; Standardfehler 0,50



Fuchs F 200; Standardfehler 0,25



Fuchs M 230; Standardfehler 1,78



Fuchs M 240; Standardfehler 0,73

Anhang II

Distanzen zwischen den am selben Tag lokalisierten Tageslagern bzw. zwischen den simultanen Nachtortungen der Untersuchungstiere.

