

Das Nahrungsverhalten von Braunen Hyänen (*Hyaena brunnea*) an einer Robbenkolonie in Namibia

unter besonderer Berücksichtigung der Konkurrenz- und Räuber-Beute-Verhältnisse



Diplomarbeit
der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls Universität Tübingen

vorgelegt von

Barbara Kolar

Tübingen, August 2004

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, dass ich diese Arbeit selbst verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Tübingen, den

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Konkurrenz	1
1.2	Räuber-Beute Beziehung	3
1.3	Fragestellung.....	6
2	Beschreibung der Tiere dieser Studie	7
2.1	Braune Hyänen (<i>Hyaena brunnea</i>).....	7
2.1.1	Systematische Einteilung.....	7
2.1.2	Aussehen.....	8
2.1.3	Verbreitung	8
2.1.4	Biologie.....	9
2.2	Kap-Pelzrobben (<i>Arctocephalus pusillus pusillus</i>).....	11
2.2.1	Systematische Einteilung.....	11
2.2.2	Aussehen.....	12
2.2.3	Verbreitung	12
2.2.4	Biologie.....	13
2.3	Schabrackenschakale (<i>Canis mesomelas</i>).....	15
2.3.1	Systematische Einteilung.....	15
2.3.2	Aussehen.....	15
2.3.3	Verbreitung	16
2.3.4	Biologie.....	16
3	Material und Methoden	18
3.1	Untersuchungsgebiet.....	18
3.2	Datenaufnahme	21
3.2.1	Identifikation.....	22
3.2.2	Konkurrenz	23
3.2.2.1	Anwesenheit der Schakale und Hyänen an der Kolonie.....	23
3.2.2.2	Handlingzeit der Hyänen	23
3.2.2.3	Verschleppen eines Beutestückes	24
3.2.3	Räuber-Beute-Beziehung.....	26
3.2.3.1	Flucht der Robben bei Anwesenheit von Hyänen	26
3.2.3.2	Robbenangriff	28
3.3	Auswertung	29

4	Ergebnisse	30
4.1	Identifikation.....	30
4.2	Konkurrenz	31
4.2.1	Anwesenheit der Schakale und Hyänen an der Kolonie.....	31
4.2.2	Handlingzeit der Hyänen	32
4.2.3	Verschleppen eines Beutestückes	36
4.3	Räuber-Beute-Beziehung.....	41
4.3.1	Flucht der Robben bei Anwesenheit von Hyänen	41
4.3.2	Robbenangriff	44
5	Diskussion	46
5.1	Konkurrenz	46
5.1.1	Nischenerschließung der konkurrierenden Arten	46
5.1.2	Unterschiede in der Handlingzeit der Beute durch Hyänen in Abhängigkeit vom Konkurrenzdruck.....	48
5.1.3	Verschleppen eines Beutestückes durch Hyänen in Abhängigkeit vom Konkurrenzdruck.....	52
5.2	Räuber-Beute Beziehung	54
5.2.1	Flucht der Robben in Abhängigkeit vom Abstand der Hyäne.....	54
5.2.2	Angriff von Robben auf herannahende Hyänen	57
6	Zusammenfassung	59
7	Danksagung	61
8	Zitierte Literatur	62
9	Anhang	68

1 Einleitung

Die folgende Studie wurde an einer Robbenkolonie an der Küste Namibias durchgeführt. Dabei stand zum einen das Räuber-Beute-Verhältnis zwischen Braunen Hyänen (*Hyaena brunnea*) und Kap-Pelzrobben (*Arctocephalus pusillus pusillus*) und zum anderen die Konkurrenz zwischen Braunen Hyänen und Schabrackenschakalen (*Canis mesomelas*) im Fokus der Beobachtung.

1.1 Konkurrenz

Der Wettbewerb zwischen zwei oder mehreren Organismen um Ressourcen, wie Lebensraum, Nahrung und Paarungspartner wird als Konkurrenz bezeichnet. Dabei kann Konkurrenz sowohl innerhalb einer Art (intraspezifisch) als auch zwischen Arten (interspezifisch) auftreten (Begon et al., 1998). In allen Fällen reduziert die Konkurrenz die Fitness und damit den Reproduktionserfolg der Konkurrenten (Nentwig et al., 2004). Damit Konkurrenz um eine Ressource auftreten kann, muss letztere in begrenztem Ausmaß vorliegen (Nentwig et al., 2004).

Interspezifische Konkurrenz um eine gemeinsam genutzte Ressource tritt bei Arten auf, die ähnliche ökologische Nischen besetzen (Nentwig et al., 2004), also zum Beispiel dieselbe Nahrungsressource nutzen. Als ökologische Nische wird die Kombination von Gegebenheiten und Ressourcen bezeichnet, die einer Art das Überleben, Wachstum und die Reproduktion ermöglicht (Townsend et al., 2003). Diese Konkurrenz ist häufig stark asymmetrisch, das heißt eine Art erleidet größere Fitnessseinbußen als die andere (Nentwig et al., 2004).

Interspezifische Konkurrenz zwischen Raubtieren kann für die Konkurrenten drei schwerwiegende Folgen haben (Creel et al., 2001). Erstens kann ein Konkurrent von dem anderen getötet werden. Zweitens können erlegte Beutestücke an Konkurrenten verloren werden, was dazu führt, dass mehr Energie und Zeit für die Nahrungssuche aufgewendet werden muss (Creel et al., 2001). Oder drittens kann ein Konkurrent in eine suboptimale ökologische Nische gedrängt werden, muss also zum Beispiel in ein Gebiet mit geringerer Beutedichte ausweichen (Nentwig et al., 2004).

Nach Lamprecht (1978b) haben die Tiere vier Möglichkeiten, um den Verlust von Beute an Konkurrenten zu reduzieren. Zum einen kann die Beute unzugänglich für Aasfresser gemacht werden. Zweitens kann die Verwertungsdauer der Beute verringert werden, um potentiellen Konkurrenten keine Zeit zu geben, sich in großen Zahlen anzusammeln. Dies kann durch schnelles Fressen, Fressen in der Gruppe, oder Fressen von relativ kleinen Beutestücken erreicht werden. Als drittes kann die Beute gegen Konkurrenten verteidigt werden. Die letzte Möglichkeit besteht darin, beim Jagen und Fressen möglichst wenig Aufsehen zu erregen, um keine Konkurrenten anzulocken.

Zur Vermeidung von interspezifischer Konkurrenz, können sich die Konkurrenten zudem ausweichen (Besetzen von verschiedenen ökologischen Nischen). Dabei können sie sich räumlich oder zeitlich aus dem Weg gehen, oder andere Ressourcen (Beutetiere) nutzen (Bekoff et al., 1984; Creel et al., 2001).

Das Prinzip der Niscentrennung zwischen vier sympatrischen Raubtieren in der Namib Wüste beschreibt zum Beispiel Bothma et al. (1984). Erdwolf (*Proteles cristatus*) und Löffelhund (*Otocyon megalotis*), die sich beide überwiegend von Insekten ernähren, bevorzugen verschiedene Beutearten. Der Kap Fuchs (*Vulpes chama*) und Schabrackenschakal nutzen ein großes sich überlappendes Spektrum an Nahrungstypen, treten aber zeitlich getrennt auf.

Goldschakale (*Canis aureus*) schaffen es durch ihre Gewandtheit, größeren Raubtieren einzelne Bissen zu stehlen. Zwei oder mehrere Goldschakale können einer einzelnen Tüpfelhyäne (*Crocuta crocuta*) auch die gesamte Beute entwenden. Schabrackenschakale scheinen großen Konkurrenten gegenüber noch furchtloser zu sein. Allerdings verlieren auch beide Schakalarten häufig Beute an Konkurrenten (Estes, 1992). Um Verluste zu minimieren, zerreißen Paare größere Beutestücke und fressen sie getrennt. Wenn ein Partner seinen Teil an einen Konkurrenten verliert, fressen beide Tiere das verbleibende Stück gemeinsam. Überschüssige Beutestücke werden versteckt. Der beste Schutz gegen Beuteklau besteht jedoch darin, die Nahrung so schnell wie möglich zu fressen (Lamprecht, 1978a).

In den Küstengebieten Namibias sind Schabrackenschakale und Braune Hyänen die am häufigsten vorkommenden Landraubtiere. In der Nähe von Kap-Pelzrobberkolonien ernähren sich beide Arten vorwiegend von den Robben und nutzen damit dieselbe Nahrungsressource (Oosthuizen et al., 1997; Skinner, van Aarde & Goss, 1995; Stuart & Shaughnessy, 1984).

In dieser Arbeit wird die Frage bearbeitet, welche Auswirkungen die Nahrungskonkurrenz mit den Schabrackenschakalen auf das Nahrungsverhalten von Braunen Hyänen hat und welche Strategien verfolgt werden, um diese Konkurrenz zu reduzieren.

1.2 Räuber-Beute Beziehung

Für einen Räuber besteht eine erfolgreiche Jagd darin, ein Beutetier zu entdecken, anzugreifen, zu fangen und zu fressen (Alcock, 1996). Bei dieser Interaktion geht es für den Räuber um eine Mahlzeit, für die Beute aber um das Überleben (Nentwig et al., 2004). Durch diese Asymmetrie zwischen Kosten und Nutzen der beiden Beteiligten ist anzunehmen, dass die Beutetiere einem größeren Selektionsdruck unterliegen und effektive Maßnahmen entwickeln, um einem Räuber zu entkommen. Dieser Druck führte zu einer Art koevolutivem Wettrüsten, indem die Beutetiere bessere Strategien entwickelten, um nicht den Räubern zum Opfer zu fallen. Die Räuber entwickelten im Gegenzug Strategien, um die Beute wieder leichter zu erlegen (Nentwig et al., 2004; Krebs & Davies, 1996). Durch den höheren Selektionsdruck und die oft kürzeren Generationszyklen der Beutetiere sind diese den Räubern meist einen Schritt voraus (Krebs & Davies, 1996).

Für Beutetiere gibt es im Allgemeinen drei Möglichkeiten der Feindvermeidung (Nentwig et al., 2004). Zum einen kann die Beute dem Räuber örtlich oder zeitlich ausweichen, sich also zum Beispiel in anderen Teilen des Habitats aufhalten oder andere Aktivitätszeiten wählen. Zum anderen kann das Beutetier durch Tarnung oder Mimikry verhindern, als Beute erkannt zu werden. Als dritte Möglichkeit kann die Beute den Angriff abwehren. Diese Verteidigung kann mechanischer oder chemischer Natur sein. Ebenso kann der Räuber durch optische Reize abgeschreckt oder verwirrt werden und dem Beutetier damit die Flucht ermöglichen. Das Gruppenleben kann ebenfalls eine Form von Verteidigung sein. Hierzu zählt zum Beispiel der Konfusionseffekt, durch den ein Räuber Schwierigkeiten hat, sich auf ein Einzeltier in der Gruppe zu konzentrieren, und der Verdünnungseffekt, durch den die Wahrscheinlichkeit für jedes Individuum selbst das Opfer zu werden mit der Gruppengröße abnimmt (Dehn, 1990). Zudem steigt die Anzahl der wachsenden Tiere

mit der Gruppengröße und damit die Wahrscheinlichkeit einen Räuber rechtzeitig zu entdecken (Nentwig et al., 2004).

Prädation von Robben durch Landraubtiere kommt fast ausschließlich in subpolaren und polaren Gebieten der nördlichen Hemisphäre vor. Dort stellen Eisbären (*Ursus maritimus*) und Polarfüchse (*Vulpes lagopus*) die größte Gefahr dar (Weller, 2002). Für Robben auf der südlichen Hemisphäre geht dagegen die größte Gefahr von Wasserräubern aus, wie Haien, Schwertwalen (*Orcinus orca*) und anderen Robben (z.B. Seeleopard (*Hydrurga leptonyx*)) (Trillmich, 2002; Weller, 2002).

Der Räuberabwehrmechanismus an Land besteht bei Robben ohne Jungtiere aus der Bildung von Gruppen, um herannahende Feinde früher zu entdecken und bei Gefahr Richtung Wasser zu fliehen (Weller, 2002). Andererseits sind werfende Robben auf dem Eis der nördlichen Hemisphäre meist weit verteilt und vermindern damit die Gefahr, von Räubern entdeckt zu werden, oder bringen ihre Jungen in Höhlen unter dem Schnee zur Welt (Burns, 1970; Trillmich, 1996). Auch die relativ kurzen Säugedauern und das weiße Jugendkleid vieler Arten könnten sich unter anderem als Anpassung zum Schutz vor Landraubtieren entwickelt haben (Burns, 1970).

Ringelrobben (*Phoca hispida*) in der Arktis, die in das Nahrungsspektrum von Eisbären (*Ursus maritimus*) fallen, sind sehr wachsam. Wohingegen Weddel-Robben (*Leptonychotes weddelli*), die in der Antarktis eine vergleichbare Nische belegen, aber keinen Landraubtieren ausgesetzt sind, nicht sehr wachsam sind und Menschen an sich herankommen lassen (da Silva & Terhune, 1988).

Es stellt sich die Frage, wie anfällig naive Beutetiere gegenüber unbekanntem Prädatoren sind. Um zu überleben, müssen sie durch individuelle Erfahrung eine Art Räuber-Erkennung entwickeln. Dazu untersuchte Berger et al. (2001) die Reaktionen naiver Elche (*Alces alces*), die seit 50 bis 130 Jahren keinen Großraubtieren ausgesetzt waren, auf wieder angesiedelte Raubtiere wie Braunbären (*Ursus arctos*) und Wölfe (*Canis lupus*). Naive Tiere reagierten kaum auf akustische und olfaktorische Präsentation der neuen Räuber. Aber Mutterkühe, die bereits ein Kalb an einen der Räuber verloren hatten, zeigten bei der Präsentation erhöhte Wachsamkeit und aggressives Verhalten. Diese Studie zeigt, dass Beutetiere sich offensichtlich innerhalb kurzer Zeit auf neue Räuber-Situationen einstellen können.

Braune Hyänen ernähren sich überwiegend opportunistisch. In Gegenden mit großen Raubtieren wie Löwen und Tüpfelhyänen ernähren sie sich zu einem großen Teil von Resten erlegter Beutetiere (Mills, 1990). An den Robbenkolonien an der Küste

Namibias ernähren sie sich, wie schon oben erwähnt, aber fast ausschließlich von diesen.

Kap-Pelzrobben kommen nur im südlichen Afrika vor. Die Tiere sammeln sich im Frühjahr an so genannten Wurfkolonien, um ihre Jungen zur Welt zu bringen und sich erneut zu paaren. Die Wurfkolonien verwaisen im Laufe des Jahres nie vollständig, da die Entwöhnung der Jungtiere erst mit 9 bis 11 Monaten erfolgt und somit die Muttertiere immer wieder zur Kolonie zurückkehren (David, 1989; Oftedal et al., 1987).

Südliche Pelzrobben (*Arctocephalus*) haben im Laufe ihrer Evolution kaum Kontakt zu Landraubtieren gehabt, da sie vorwiegend auf unbewohnten Inseln ihre Jungen zur Welt bringen. Der Großteil der Wurfkolonien der Kap-Pelzrobben liegt auf unbesiedelten kleinen Felsinseln vor der Küste. Erst im Laufe des letzten Jahrhunderts, als viele dieser Kolonien aufgrund der Ausbeutung der Robben durch den Menschen verschwanden (David, 1989), entstanden sechs Wurfkolonien auf dem Festland, in denen die Tiere jetzt neuen Räuberhältnissen ausgesetzt sind. Die Festlandkolonie in der Bucht von Van Reenen Bay, an der diese Arbeit durchgeführt wurde, besteht erst seit ungefähr 1940 (David, 1989). Damit ist die Räuber-Beute-Beziehung zwischen Braunen Hyänen und Kap-Pelzrobben noch sehr jung und es stellt sich die Frage, ob die Tiere eine Feindvermeidung in Form von Flucht und Räuberabwehr zeigen.

1.3 Fragestellung

Im Rahmen dieser Studie wurden folgende Fragestellungen zur Konkurrenz und zur Räuber-Beute-Beziehung bearbeitet:

Konkurrenz zwischen Braunen Hyänen und Schabrackenschakalen

Welche Auswirkungen hat Konkurrenz auf das Nahrungsverhalten von Braunen Hyänen und welche Strategien verfolgen sie, um Nahrungskonkurrenz zu vermeiden?

- Besetzen Schabrackenschakale und Hyänen an der Robbenkolonie während des Tages die gleiche zeitliche ökologische Nische?
- Ist die Handlingzeit der Braunen Hyänen von der Konkurrenz abhängig?
 - Ist die Konkurrenz und damit die Handlingzeit vom Beutetyp und/oder Fressort abhängig?
- Ist das Verschleppen von Beute durch Braunen Hyänen von der Konkurrenz abhängig?
 - Ändert sich die Konkurrenz mit der Strecke / Dauer des Verschleppens?
 - Ist die Konkurrenz vom Beutetyp abhängig?

Räuber-Beute-Beziehung zwischen Braunen Hyänen und Kap-Pelzrobben

Zeigen Kap-Pelzrobben Feindvermeidung gegen Hyänen?

- Fliehen Robben vor Braunen Hyänen?
 - Wird Flucht von der Entfernung der Braunen Hyänen ausgelöst?
 - Ändert sich die Fluchtbereitschaft mit dem Verhalten der Braunen Hyänen, der Saison oder der Lufttemperatur?
- Greifen Robben herannahende Hyänen an?
 - Zeigen sich dabei Unterschiede zwischen verschiedenen Robbenkategorien?
 - Ist die Räuberabwehr erfolgreich?

2 Beschreibung der Tiere dieser Studie

Diese Studie befasst sich mit Interaktionen zwischen Braunen Hyänen, Kap-Pelzrobben und Schabrackenschakalen. Im Folgenden wird auf die systematische Einordnung und die Biologie der untersuchten Tiere eingegangen. Im weiteren Verlauf dieser Arbeit werden die Tiere abgekürzt als Hyänen, Robben und Schakale bezeichnet.

2.1 Braune Hyänen (*Hyaena brunnea*)



Abb. 2.1: Braune Hyäne (*Hyaena brunnea*)

2.1.1 Systematische Einteilung

Braune Hyänen gehören zu der Familie der *Hyaenidae*, diese umfasst drei Gattungen mit vier Arten: die Gattung *Proteles* mit dem Erdwolf (*Proteles cristatus*), die Gattung *Crocuta* mit der Tüpfelhyäne (*Crocuta crocuta*), die Gattung *Hyaena* mit der Streifenhyäne (*Hyaena hyaena*) und der Braunen Hyäne (*Hyaena brunnea*). Aufgrund der langen getrennten Entwicklung (sechs Mio. Jahre) der letzten beiden Arten wird

befürwortet die Gattung *Hyaena* in zwei Untergattungen zu unterteilen: die Untergattung *Hyaena* für die Streifenhyäne und die Untergattung *Parahyaena* für die Braune Hyäne (Jenks & Werdelin, 1998).

2.1.2 Aussehen

Im deutschsprachigen Raum wird die Braune Hyäne auch Schabrackenhyäne genannt. Diese Bezeichnung bezieht sich auf das bis zu 25 cm lange Fell am Nacken und Rücken (Macdonald, 1984), welches den Körper wie eine Satteldecke (Schabracke) bedeckt. Der Körper ist dunkelbraun mit einer helleren Mähne an Hals und Schultern. Die Beine zeigen braune und helle Streifen, an denen sich Individuen unterscheiden lassen (Wiesel, 1998). Der Kopf ist breit, mit kräftigem Gebiss und großen spitzen Ohren. Wie bei allen Vertretern dieser Familie fällt die Rückenlinie von den Schultern zur Hüfte hin ab, dabei sind die Vorderläufe und Schultern kräftiger entwickelt als die hintere Körperpartie. Adulte Tiere haben eine durchschnittliche Schulterhöhe von rund 79 cm und wiegen im Durchschnitt um die 44 kg (Owens & Owens, 1996). Zwischen Männchen und Weibchen besteht kein charakteristischer Geschlechtsdimorphismus (Owens & Owens, 1996).

2.1.3 Verbreitung

Braune Hyänen kommen ausschließlich im südlichen Afrika vor, wo sie vor allem trockene Habitate im Westen dieser Region bewohnen. Ihr Verbreitungsgebiet erstreckt sich über folgende Länder: Angola, Botswana, Lesotho, Mozambique, Namibia, Simbabwe, Südafrika (siehe Abb. 2.2) (Hofer & Mills, 1998).

In Namibia ist die Braune Hyäne in geringer Dichte in der gesamten Republik verbreitet, nur im Caprivi-Streifen, der im Nordosten des Landes liegt, scheint sie nicht vorzukommen (Hofer & Mills, 1998). Am Häufigsten ist sie allerdings im Nordwesten und entlang der Küste anzutreffen.

Die Gesamtpopulation umfasst zwischen 5000 und 8000 Individuen, davon leben zwischen 500 und 1200 Tieren in der Republik von Namibia (Hanssen & Stander, 2003).



Abb. 2.2: Verbreitungsgebiet der Braunen Hyäne (*Hyaena brunnea*), Quelle: Estes, 1992

2.1.4 Biologie

Braune Hyänen ernähren sich überwiegend von Aas und Beuteresten anderer Raubtiere, wie Löwen (*Panthera leo*) und Tüpfelhyänen. Dabei legen sie bei der Nahrungssuche in einer Nacht Strecken von über 30 km zurück (Mills, 1978; 1990; Owens & Owens, 1979a). Ihr Nahrungsspektrum beinhaltet aber auch Insekten, Vogeleier, Früchte und kleine Nagetiere (Mills, 1987). Nach Mills (1990) sind nur 4,7% der Jagdversuche erfolgreich.

Überzählige Beutestücke werden versteckt oder zum Gemeinschaftsbau getragen. Die versteckten Beutestücke werden gewöhnlich innerhalb von 24 Stunden wieder aufgesucht (Mills, 1978; 1990).

Beim Auffinden von Kadavern spielt der Geruchssinn die wichtigste Rolle (Mills, 1978). Daneben ist aber auch die Nachtsicht besonders gut ausgeprägt.

Die hauptsächlich nachtaktiven Tiere gehen alleine auf Nahrungssuche (Skinner & van Aarde, 1981) können aber in Gruppen von bis zu 14 Tieren organisiert sein. Diese sogenannten Clans bestehen aus 1 - 4 Weibchen und ihrem Nachwuchs und bis zu 3 adulten Männchen (Mills, 1982b). Die meisten Tiere der Gruppe sind miteinander verwandt. Männchen wie Weibchen können entweder in ihrem Mutterclan bleiben, in einen anderen Clan einwandern oder Nomaden werden. Bei den Männchen machen Nomaden 33% der Population aus (Mills, 1982; 1990).

Die Weibchen paaren sich meist mit nomadischen Männchen und bringen nach einer Tragezeit von circa 90 Tagen (Eaton, 1976) 1 - 4, im Mittel 2 Jungen in einem Geburtsbau zur Welt (Mills, 1982b; 1990). Nach 3 Monaten werden die Jungtiere von ihrer Mutter in den Gemeinschaftsbau gebracht (Owens & Owens, 1979a), wo sie von allen Clanmitgliedern mit Nahrung versorgt werden (Mills, 1990). Gewöhnlich bringt pro Jahr nur ein Weibchen im Clan Junge zur Welt (Owens & Owens, 1984). Aber da die Fortpflanzung nicht saisonal abhängig ist, und die Intervalle zwischen den Würfen mit 12 bis 41 Monaten sehr lang sein können, findet man auch mehrere Würfe zur gleichen Zeit in einem Clan (Mills, 1982b). Wenn zwei Weibchen gleichzeitig Junge im Gemeinschaftsbau aufziehen, werden jeweils auch die fremden Jungtiere mitgesäugt (Owens & Owens, 1979a; b). Allerdings zeigen die Muttertiere eine klare Präferenz für ihre eigenen Jungen (Mills, 1990). Mit 12 bis 16 Monaten sind die Jungen entwöhnt und mit 30 Monaten geschlechtsreif (Mills, 1990)

Der Clan bewohnt ein Territorium dessen Größe von der Verteilung der Nahrungsquellen abhängig ist (Mills, 1982a). In der südlichen Kalahari wurde eine mittlere Territoriengröße von 330 km² ermittelt (Mills, 1987), in der südlichen Namib bewohnte ein Clan ein Territorium von 220 km² (Goss, 1986). Neben den Latrinen (Kotplätze), die eine Markierungsfunktion innehaben, markieren die einzelnen Clanmitglieder das Territorium mit zwei Sekreten aus ihren Analdrüsen (Mills, 1990).

Im Küstenbereich der Namibwüste fehlen andere große Landraubtiere. Braune Hyänen und Schabrackenschakale sind hier die größten Vertreter. Schabrackenschakale sind auch in anderen Gebieten die größten Nahrungskonkurrenten der Braunen Hyänen (Mills, 1990). Es wurde schon mehrfach beobachtet, dass sie von Braunen Hyänen getötet und gefressen wurden (Skinner & van Aarde, 1981).

Die Namibküste bietet in Form von Strandgut, z.B. angeschwemmten Kadavern, eine reiche Nahrungsquelle (Skinner & van Aarde, 1981). In der Nähe von Robbenkolonien ernähren sich Braune Hyänen vorwiegend von selbigen (Skinner et al., 1995). Stuart &

Shaughnessy (1984) fanden in 81% der an den Kolonien gesammelten Kotproben Reste von Robben. Obwohl in diesen Gegenden ausreichend Kadaver vorhanden sind, erlegen Braune Hyänen auch neugeborene Jungtiere (Wiesel, 1998; Skinner et al., 1995). Nach Wiesel (1998) wird bei über 20% dieser Tötungsereignisse mehr als ein Tier getötet, dieses Verhalten wird als „Mass-Kill“ bezeichnet.

2.2 Kap-Pelzrobber (*Arctocephalus pusillus pusillus*)



Abb. 2.3: Kap-Pelzrobber (*Arctocephalus p. pusillus*). Weibchen mit Jungtier und Bulle

2.2.1 Systematische Einteilung

Die Gattung der südlichen Pelzrobber (*Arctocephalus*) gehört zur Familie der Ohrenrobber (*Otariidae*). Bis auf eine Art kommen alle ihre Vertreter ausschließlich auf der Südhalbkugel vor (Arnould, 2002). *Arctocephalus pusillus* beinhaltet zwei Unterarten: *A. p. doriferus* die Australische Pelzrobbe und *A. p. pusillus* die Kap-Pelzrobbe (Macdonald, 1984), auch Südafrikanischer Seebär genannt.

2.2.2 Aussehen

Pelzrobben verdanken ihren Namen einer dichten Unterwolle, die sie auch zu wertvollen Pelztieren macht (David, 1989). Die Unterwolle hat eine ungefähr 50-mal größere Haardichte als bei Landsäugetieren und spielt zusammen mit der dicken Fettschicht (Blubber) eine wichtige Rolle bei der Thermoregulation im Wasser (Arnould, 2002). An Land können Kap-Pelzrobben unter hohen Lufttemperaturen leiden. Meistens machen die Tiere keine unnötigen Bewegungen und spreizen die Flossen vom Körper ab um die Wärmeabgabe zu ermöglichen oder sie suchen das Wasser zur Abkühlung auf (Rand, 1967).

Alle Ohrenrobben weisen einen starken Geschlechtsdimorphismus auf. Bei den Kap-Pelzrobben werden ausgewachsene Männchen durchschnittlich 2,15 m lang und erreichen ein Gewicht von bis zu 247 kg. Weibliche Tiere messen im Mittel 1,56 m und wiegen im Schnitt 57 kg (Arnould, 2002). Die Jungtiere sind bei der Geburt 60 bis 70 cm lang und zwischen 4,5 und 7 kg schwer (Smithers, 1983). Im Gegensatz zu den adulten Tieren, die ein braungraues Fell haben, sind die neugeborenen Robben, bis zu ihrem ersten Fellwechsel mit 3 Monaten, samtig schwarz (Rand, 1967).

2.2.3 Verbreitung

Kap-Pelzrobben leben nur in den Gewässern vor der afrikanischen Süd- und Westküste, zwischen Algoa Bay im Osten und der Grenze zwischen Angola und Namibia im Norden (siehe Abb. 2.4). Die Gesamtpopulation besteht aus 1,7 Mio. Tieren (Gentry, 2002), sie umfasst 24 Wurfkolonien und 10 Kolonien, an denen nur wenige Jungtiere geboren werden (David, 1989).

An den Wurfkolonien beträgt das Verhältnis zwischen neugeborenen und adulten Tieren ungefähr 1:3 (David, 1989). Die Kolonien befinden sich vor allem auf, den der Küste vorgelagerten, Felsinseln. Fünf der Nicht-Wurfkolonien und sechs der Wurfkolonien sind auf dem Festland zu finden (David, 1989).

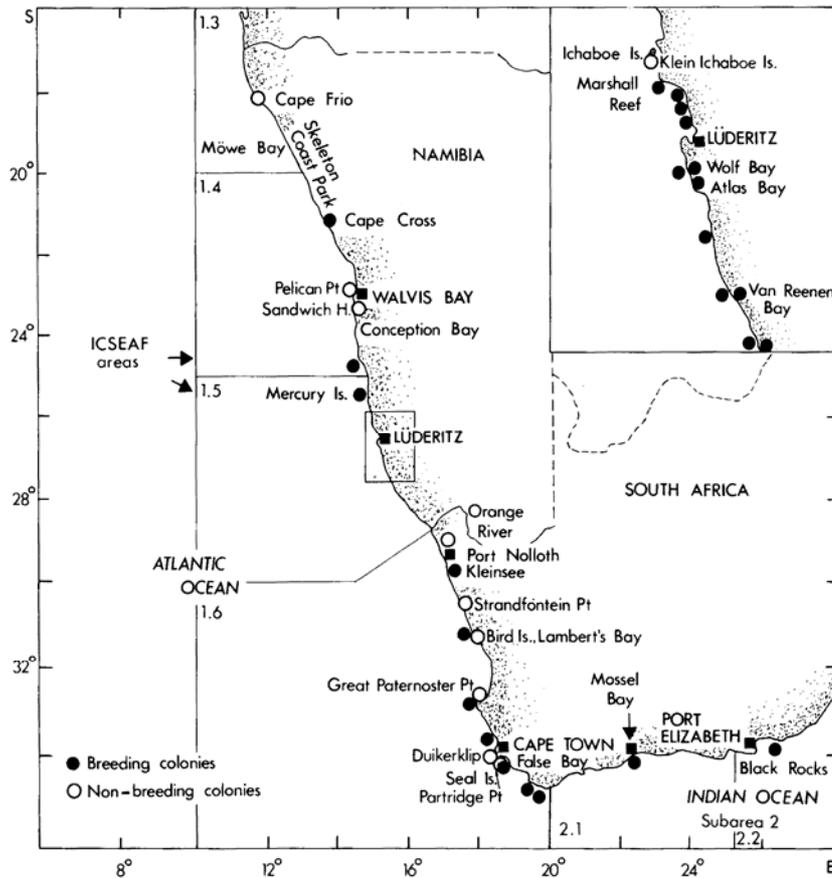


Abb. 2.4: Vorkommen der Kap-Pelzrobbenkolonien (*Arctocephalus p. pusillus*), Quelle: David, 1989

2.2.4 Biologie

Im Frühjahr / Sommer (November bis Dezember) finden sich die Tiere zur Paarung und Niederkunft an den Kolonien ein. Wegen einer verzögerten Einnistung des befruchteten Eies (Trillmich, 1990) fällt, trotz einer Tragezeit von 8 Monaten, die Wurf- und die Paarungszeit auf denselben Zeitraum.

Die Bullen treffen ab Ende Oktober als erste an den Kolonien ein, um Territorien für die Paarungszeit zu bilden. Bullen verteidigen nur ihre Territorien, kämpfen aber nicht um Weibchen. Während der gesamten Paarungszeit (ca. 6 Wochen) bleiben die Bullen vorwiegend an Land und nehmen keine Nahrung auf (David, 1989; Rand, 1967).

Wenige Tage später treffen die trächtigen Weibchen in den Territorien der Bullen ein (David, 1989). Die Weibchen suchen sich nicht aktiv ein Männchen aus, sondern entscheiden sich für einen Ort (Gentry, 2002).

90 % der Jungtiere werden zwischen dem 22. November und 17. Dezember geboren (Oosthuizen et al., 1997). Die Mutter-Kind Bindung wird gleich nach der Geburt durch gegenseitiges Beschnupern und Vokalisation geprägt (Oftedal et al., 1987). Die Jungen kommen gut entwickelt zur Welt und wachsen sehr schnell. Junge, die in Wassernähe geboren werden, machen sich schon früh mit dem Wasser vertraut, Jungtiere in größerer Entfernung vom Ufer lernen aber erst mit 6 Wochen schwimmen (Rand, 1967; David, 1989).

Ungefähr 6 Tage nach der Geburt sind die Weibchen wieder paarungsbereit und werden vom nächsten Haremsbullen gedeckt (David, 1989). Mitte Dezember, nachdem alle Weibchen gedeckt sind, lösen sich die Harems wieder auf (Rand, 1967). Nach der Paarung verlassen die Mütter die Kolonie zum ersten Mal um im offenen Meer auf Nahrungssuche zu gehen (Trillmich, 1990). Ein Nahrungsgang dauert im Schnitt 3 - 4 Tage. Während dieser Zeit organisieren sich die Jungtiere meist in Gruppen, „pup pods“ genannt (Rand, 1967). An Festlandkolonien sind sie dennoch für Angriffe von Landraubtieren, wie Schakalen und Hyänen, besonders anfällig. Im Laufe der nachfolgenden Wochen und Monate bleiben die Muttertiere immer länger abwesend und verbringen immer kürzere Zeiten an der Kolonie, bis die Jungtiere mit 8 - 10 Monaten entwöhnt sind (David, 1989; Oftedal et al., 1987). Bei der Entwöhnung haben die Jungen etwa 1/3 des Muttergewichtes (Oftedal et al., 1987).

An Land suchen die weiblichen Robben engen Körperkontakt mit Artgenossen und liegen in Gruppen zusammen (Gentry, 2002, Rand, 1967). Die Muttertiere besitzen aber auch einen ausgeprägten Beschützerinstinkt und bedrohen unter Umständen Artgenossen, die sich ihrem Jungtier zu sehr annähern (Oftedal et al., 1987), allerdings werden die Jungtiere nur von der eigenen Mutter verteidigt.

2.3 Schabrackenschakale (*Canis mesomelas*)



Abb. 2.5: Schabrackenschakal (*Canis mesomelas*)

2.3.1 Systematische Einteilung

Die Familie der hundeartigen Raubtiere (*Canidae*) umfasst zehn Gattungen, darunter die Gattung *Canis*, der die Schabrackenschakale angehören. Diese Gattung beinhaltet neun Arten, vier davon sind Schakale: Simien Schakal (*C. simensis*), Streifenschakal (*C. adustus*), Goldschakal (*C. aureus*) und Schabrackenschakal (*C. mesomelas*) (Macdonald, 1984). Die Schakale bilden dabei jedoch keine monophyletische Gruppe (van Valkenburgh & Wayne, 1994).

2.3.2 Aussehen

Die Tiere haben einen schwarz-weiß gescheckten Sattel, dem sie auch ihren Namen verdanken, und besitzen ansonsten ein rotgelbes Fell mit hellerer Unterseite. Der Schwanz ist buschig und ebenfalls schwarz. Die Körperform ist fuchsähnlich, mit einer spitz zulaufenden Schnauze und großen dreieckigen Ohren. Es gibt keinen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Ausgewachsene Tiere wiegen 7 – 8 kg und haben eine Schulterhöhe von 38 cm (Smithers, 1983).

2.3.3 Verbreitung

Es existieren zwei getrennte Populationen in Süd- und Ostafrika. In Ostafrika erstreckt sich das Verbreitungsgebiet vom Golf von Aden im Norden, bis nach Tansania im Süden. Im südlichen Afrika kommen Schabrackenschakale in der Republik Südafrika, Mozambique, Zimbabwe, Botswana, Angola und Namibia vor (Smithers, 1983) (siehe Abb. 2.6).

Die bewohnten Habitate können von Wüstenregionen wie der Namib über Steppen und Kulturlandschaften bis zu dichtem Wald reichen, die beste Anpassung haben die Tiere allerdings in ariden Habitaten (Loveridge & Macdonald, 2003).

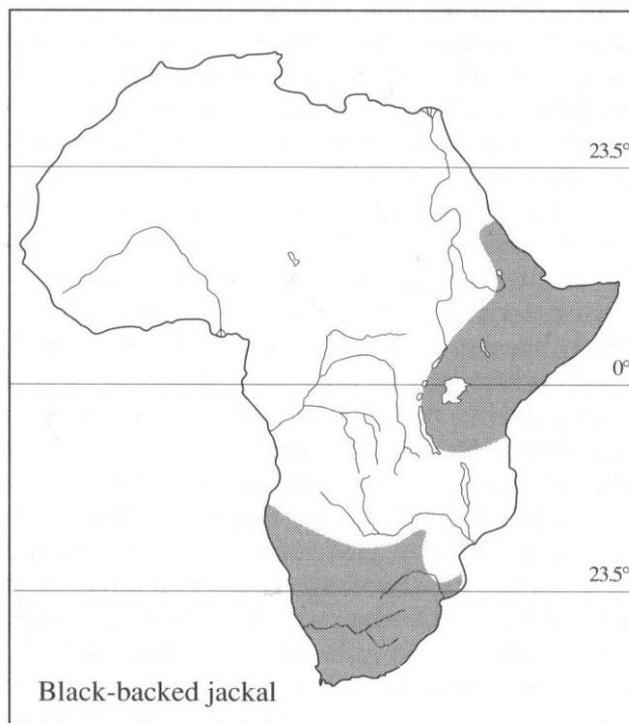


Abb. 2.6: Verbreitungsgebiet des Schabrackenschakals (*Canis mesomelas*), Quelle: Estes, 1992

2.3.4 Biologie

Schabrackenschakale gehen meist einzeln oder in Paaren auf Nahrungssuche. Ihre Nahrungspalette reicht dabei von Aas über Insekten, Amphibien, Eier, Früchte und kleine Nagetiere bis hin zu Nutztieren (Macdonald, 1984). Gruppen von bis zu vier Tieren können auch Beutetiere bis zur Größe eines Springbocks (*Antidorcas*

marsupialis) erlegen. Wenn sich ihnen die Gelegenheit bietet, fressen sie auch Aas und Reste erlegter Beutetiere (Lamprecht, 1978a). Häufig verlieren sie selbst erlegte Beutestücke an andere Raubtiere. Um dem entgegenzuwirken, fressen Schakale sehr schnell und verstecken Reste von Beutestücken (Lamprecht, 1978b). Wenn ein Paar zusammen auf Nahrungssuche ist, wird die gefundene Beute aufgeteilt. Beim Verlust eines Teiles frisst das Paar das übrig gebliebene Stück zusammen auf (Lamprecht, 1978a).

Die Schakale sind überwiegend dämmerungs- und nachtaktiv, wobei sie sich wahrscheinlich nach den Aktivitätszeiten ihrer Beutetiere richten (Ferguson et al., 1988). In Gebieten mit geringer menschlicher Aktivität können sie allerdings auch tagsüber aktiv sein (Oosthuizen et al., 1997, Bothma et al., 1984).

Das Sozialsystem der Schakale ist sehr flexibel (Ferguson et al., 1983), üblicherweise leben sie aber in monogamen Paaren, die ein Leben lang bestehen bleiben können (Moehlman, 1979; 1987). Das Elternpaar markiert und verteidigt ein Territorium (2,1 – 91,5 km²) in dem es auf Nahrungssuche geht und den gemeinsamen Nachwuchs großzieht. Nach einer Tragezeit von 62 Tagen kommen im August und September im Schnitt 5 Jungtiere zur Welt (Ferguson et al., 1983; Bekoff et al., 1981). Sie verlassen mit 3 Wochen den Geburtsbau und sind mit 8 - 9 Wochen entwöhnt (Smithers, 1983). Im Alter von 11 Monaten sind Schakale geschlechtsreif und verlassen oft schon mit von 12 Monaten ihr Elternterritorium. Schabrackenschakale werden zwischen 6 und 8 Jahre alt (Moehlman, 1987).

Einzelne Jungtiere vom letzten Wurf bleiben häufig im Revier der Eltern und helfen bei der Aufzucht des neuen Nachwuchses (Ferguson et al., 1983). Elternpaare mit Helfern haben einen deutlich größeren Fortpflanzungserfolg (Moehlman, 1979). Eltern und Helfer würgen am Bau Fressen hervor und bringen Beutestücke mit, außerdem bewachen sie den Nachwuchs (Macdonald, 1984; Moehlman, 1987).

In den Küstengebieten Namibias sind die Schabrackenschakale die einzigen Nahrungskonkurrenten der Braunen Hyänen. Hier ernähren sie sich überwiegend von Robben. Stuart & Shaugnessy (1984) fanden in 97 % aller an der Robbenkolonie gesammelten Kotproben Reste von *A. p. pusillus*. In der Robbenwurfsaison stellen die Nachgeburten und verendete Jungtiere den Großteil ihrer Nahrung dar.

Oosthuizen et al. (1997) haben ein Maximum von 86 Schakalen gezählt, die zur selben Zeit an der Kolonie waren. Diese hohe Dichte von Schakalen ist außergewöhnlich und ist nur an Orten mit reichen lokalen Nahrungsquellen zu finden.

3 Material und Methoden

3.1 Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich in der südlichen Namib. Die Namibwüste erstreckt sich über 2000 km entlang der afrikanischen Westküste, vom südlichen Angola bis nach Südafrika und reicht bis zu 150 km landeinwärts. Als südliche Namib wird der Bereich zwischen den Städten Lüderitz und Oranjemund bezeichnet (siehe Abb. 3.1).

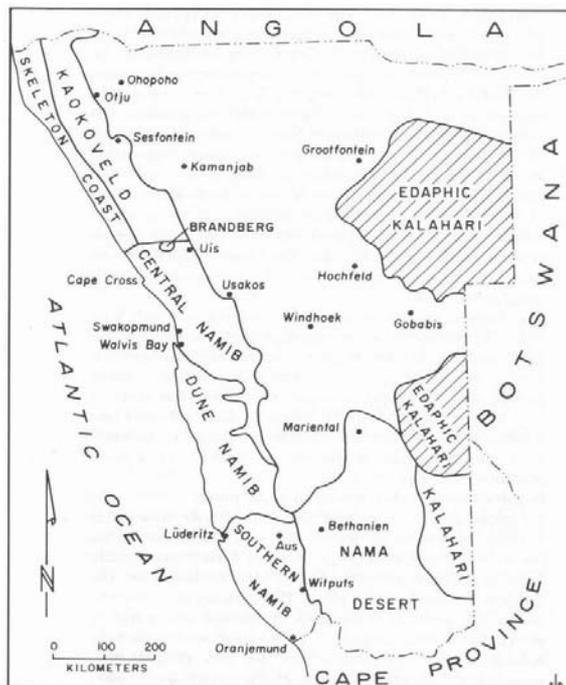


Abb. 3.1: Wüsten Namibias, Quelle: Logan, 1972

Hier herrscht subtropisches sommerdürres Wüstenklima, im engeren Küstenraum Nebelwüstenklima (Leser, 1976). Im Laufe des Jahres fällt nur sehr wenig Niederschlag, aber durch häufige Nebelbildung an der Küste ist die Luftfeuchtigkeit relativ hoch. Besonders an der Küste herrschen, vor allem im Sommer, starke Südwinde vor (Median der Windgeschwindigkeit während des Jahres: 19 m/s; Skinner et al., 1995).

Der Küstenort Lüderitz hat 12 vollareide Monate (wirklicher Niederschlag weniger als 50% der Grenzniederschlagsmenge). Die Jahresmitteltemperatur liegt bei 15,6°C, mit einer Jahrestemperaturschwankung von nur 4,4°C. Der Jahresmittelniederschlag ist mit 14,8 mm extrem niedrig (Leser, 1976). Dafür liegt die mittlere relative Feuchte zwischen 65 % im Juni und 77 % im Februar (die Klimawerte wurden aus einer unterschiedlichen Anzahl von Jahren berechnet, WetterOnline, 2004). Lüderitz liegt im windigsten Bereich an der südlichen Westküste, das gesamte Jahr über weht der Wind vornehmlich aus südlicher Richtung, ist aber im Frühjahr und Sommer am stärksten. Die Wassertemperaturen liegen im Mittel zwischen 13 und 15 °C (Vere Shannon, 1989).

Die Verhaltensbeobachtungen wurden an einer Robbenkolonie in der Bucht von Van Reenen Bay (27°23' südlicher Breite, und 15°20' östlicher Länge) ca. 80 km südlich von Lüderitz durchgeführt. Van Reenen Bay liegt im so genannten „Sperrgebiet“ im Süden von Namibia. Der ca. 26000 km² umfassende Landstrich, zwischen Lüderitz im Norden und Oranjemund im Süden, stand zur Zeit der Datenaufnahme unter der Verwaltung der Diamantenminenfirma NAMDEB. Dieses Gebiet wird heute noch zur Diamantenförderung genutzt und darf deshalb nur mit Genehmigung von NAMDEB betreten werden. Inzwischen ist dieses Gebiet zum Nationalpark erklärt worden.

In der Umgebung der Robbenkolonie erstrecken sich Sandflächen mit so genannten Hummocks (Sandanhäufungen um Grasbüschel und andere Vegetation) und felsige Hügel. Die Vegetation ist spärlich und besteht vor allem aus Gräsern und Sukkulenten. An der Kolonie sind neben Robben, Schakalen und Hyänen Seevögel wie Dominikaner Möwen (*Larus dominicanus*), Schwarze Austernfischer (*Haematopus moquini*) und Kormorane (*Phalacrocorax sp.*) anzutreffen. In geringer Dichte findet man auch Säugetiere wie Springbock (*Antidorcas marsupialis*), Oryx-Antilope (*Oryx gazella*) und Kapfeldhase (*Lepus capensis*) (eigene Beobachtung).

Die Robben besiedeln neben der vorgelagerten Felsinsel Black Rock den ungefähr 2 km langen Sandstrand von Van Reenen Bay, der heute den Großteil der Kolonie darstellt. Die vegetationslosen Sandflächen reichen ungefähr 100 Meter landeinwärts und werden im Weiteren als „Strand“ bezeichnet (siehe Abb. 2.8).

Mit jährlich zwischen 3000 (2001) und 6000 (1998) (Ministry of Fisheries and Marine Resources Lüderitz, pers. Mitt.) Neugeborenen zählt die Kolonie zu den kleinen Kappelzrobbenkolonien. Während der Paarungszeit versammeln sich hier bis zu 25000 Tiere auf dem Strand.

Die Beobachtungshütte liegt in einer Höhe von 17 Metern auf einem Felsen am Nordende von Van Reenen Bay (Oosthuizen et al., 1997). Von dort aus ist die gesamte Kolonie einsehbar (siehe Abb. 3.3). Ausnahmen bilden Felsbrocken auf den Sandflächen und der Strandabschnitt direkt unter der Beobachtungshütte (siehe Abb. 3.2). Außerdem kann Nebel und starkes Gegenlicht am frühen Morgen die Sicht einschränken. Außerhalb des Strandes können beobachtete Hyänen hinter Felsen und Hummocks verschwinden.

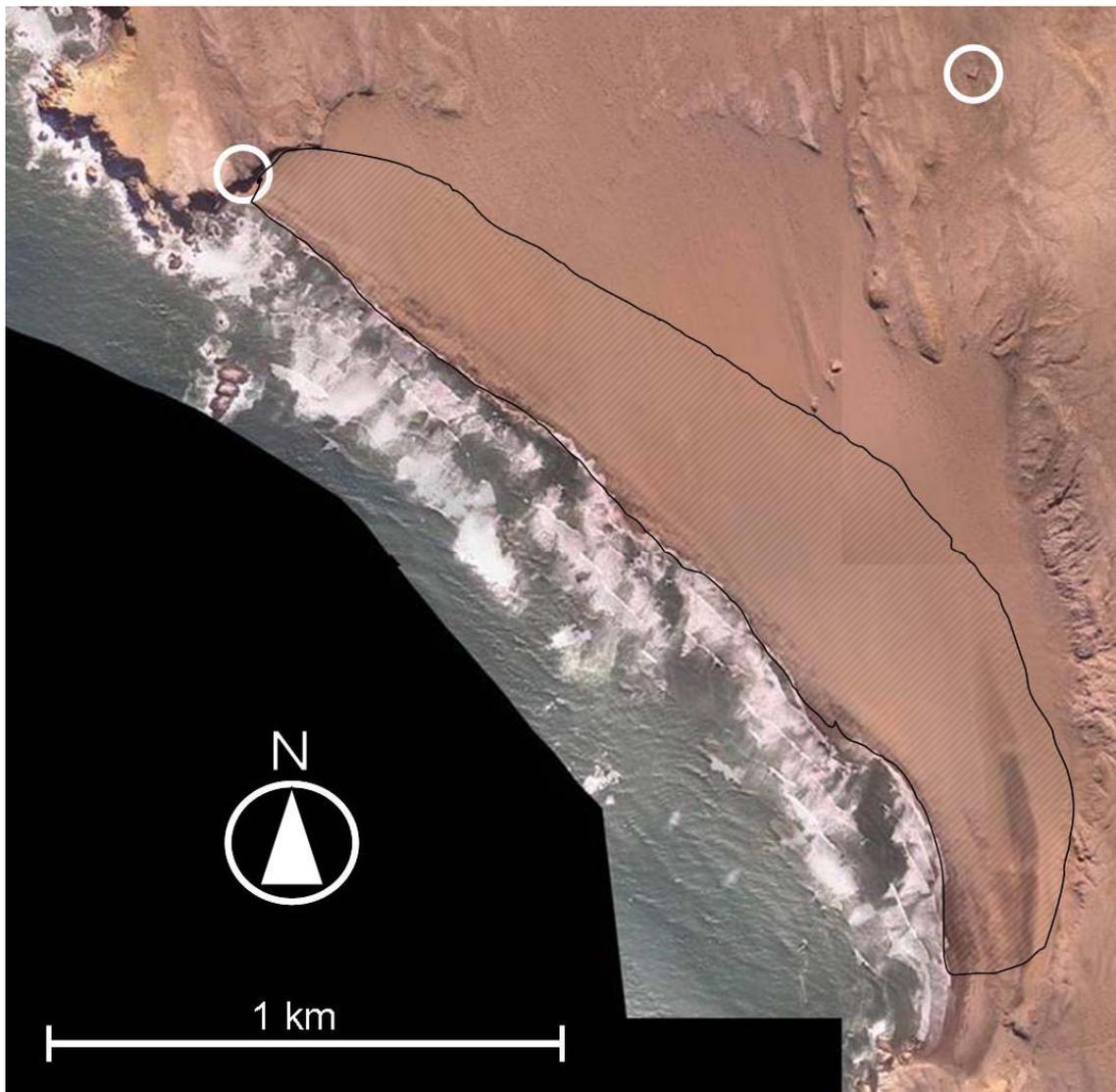


Abb. 3.2: ALS Aufnahme (Aerial Laser Survey) von Van Reenen Bay. Die Kreise deuten die Lage von Beobachtungshütte und Bungalow an. Der markierte Bereich wird im Folgenden als „Strand“ bezeichnet, Quelle: NAMDEB

Die Beobachtungshütte wurde nur zur Datenaufnahme verwendet, die Unterkunft befand sich ca. 2 km landeinwärts. Der Weg wurde jeden Tag zu Fuß zurückgelegt und

dauerte ca. 20 Minuten, dabei konnten unter Umständen Hyänen auf dem Weg zur oder von der Kolonie gestört werden.



Abb. 3.3: Die Beobachtungshütte auf einem Felsen am Nordende der Robbenkolonie

3.2 Datenaufnahme

Die Datenaufnahme fand vom 08. Oktober 2003 bis 05. Februar 2004 statt, wobei die ersten beiden Wochen vorwiegend der Einarbeitung dienten. Aus methodischen Gründen war nur die Beobachtung während des Tages möglich. Beobachtungsbeginn war in der Regel eine halbe Stunde vor Sonnenaufgang (zwischen 5:20 und 6:00) und Beobachtungsende war, wenn sich keine Hyäne an der Kolonie befand, 19:00 Uhr.

Alle drei Wochen wurde die Feldarbeit für die Verpflegungsfahrt nach Lüderitz für eine Woche unterbrochen. Für die Verhaltensbeobachtungen stand ein Teleskop (Kamakura 20 – 45x Vergrößerung) mit Stativ und ein Fernglas (Zeiss Victory 10 x 56) zur Verfügung, für die Zeitangaben wurde eine digitale Uhr mit Sekundenangabe verwendet. Die Daten wurden mit der Focal-Animal-sampling Methode (Altmann, 1974) aufgenommen (Aufnahmebögen siehe Anhang). Dabei wurde eine Hyäne von der ersten Sichtung bis zum endgültigen Verschwinden beobachtet. Außerdem wurde die Zeit, die die Hyäne aus dem Sichtfeld der Beobachter verschwunden war (out of sight), vermerkt. Des Weiteren wurde die Außenlufttemperatur mit einem digitalen Thermometer gemessen, die Wolkenbedeckung (in x / 8) und die vorherrschende Windrichtung bestimmt.

3.2.1 Identifikation

Um festzustellen, ob sich das Verhalten der individuellen Hyänen signifikant unterschied und somit alle Beobachtungen gemeinsam ausgewertet werden konnten (siehe 3.3 Auswertung), wurde ein ID Katalog der gesichteten Hyänen erstellt.

Die Methode der Fotoidentifikation wurde schon mehrfach in der Literatur beschrieben und zum Beispiel bei der Identifikation von Löwen verwendet (Pennycuick & Rudnai, 1970).

Bei jeder Hyänensichtung an der Robbenkolonie wurden, wenn möglich, Skizzen von den Beinstreifen angefertigt. Des Weiteren wurden Fotos mit einer Digitalkamera (Olympus C 2100 UZ; 2,1 MP; 10x optischer Zoom) genommen, anhand derer man auch später noch die spezifischen Beinstreifen und weitere Besonderheiten auf einem Aufnahmebogen (siehe Abb. 3.4) aufzeichnen konnte. Mit Hilfe dieser Skizzen wurden die Tiere an der Kolonie wieder erkannt.

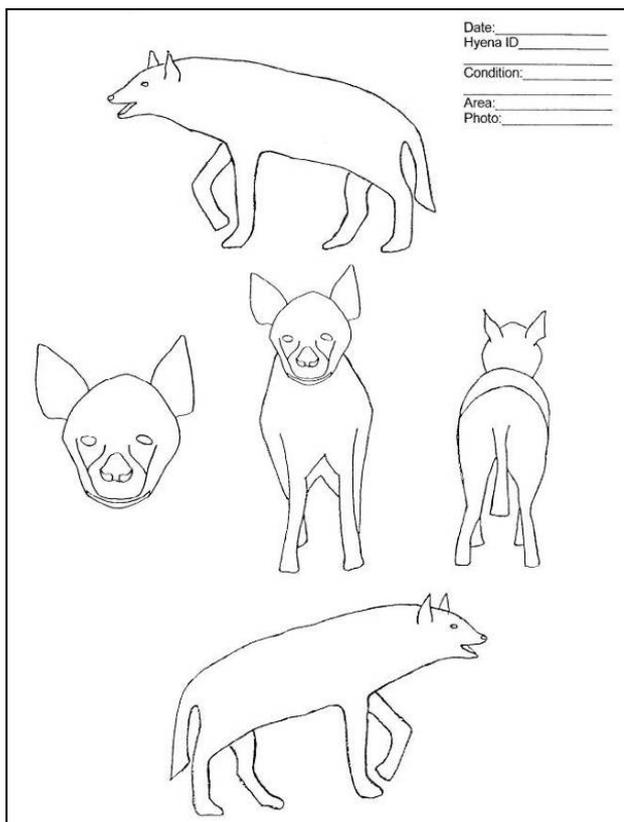


Abb. 3.4: Aufnahmebogen für Hyänensichtungen an der Robbenkolonie; Layout: Ingrid Wiesel

3.2.2 Konkurrenz

Für die Fragestellung, welche Auswirkungen die Konkurrenz auf das Nahrungsverhalten von Hyänen hat, wurde zunächst festgestellt, ob Schakale und Hyänen dieselbe zeitliche ökologische Nische an der Kolonie ausnutzen. Um herauszufinden, welche Strategien verfolgt werden, um die Konkurrenz zu vermeiden, wurden zwei Verhaltensweisen der Hyäne erfasst. Zum einen die Handlingzeit der Hyäne und zum anderen das Verschleppen von Beutestücken durch die Hyänen.

3.2.2.1 Anwesenheit der Schakale und Hyänen an der Kolonie

Die Schakale an der Kolonie wurden zu jeder vollen Stunde gezählt. Hierbei wurden alle Schakale in die Zählung aufgenommen, die sich am Strand (zwischen Meer und Hummocks, siehe Abb. 3.2) befanden.

Bei jeder Hyänensichtung wurden die Ankunftszeit und die Zeit des Verlassens der Kolonie notiert, so dass daraus auch die stündlichen Hyänenzahlen an der Kolonie errechnet werden konnten.

3.2.2.2 Handlingzeit der Hyänen

Um festzustellen, ob die Handlingzeit von der Konkurrenz mit Schakalen abhängt, wurde die Dauer, die eine Hyäne mit einem Beutestück beschäftigt war (Handlingzeit) und die Anzahl der dabei anwesenden Schakale aufgenommen. Da die Anzahl der Schakale bei der Hyäne variieren konnte, wurde jeweils die Anzahl am Ende der Handlingzeit aufgenommen. Diese Zahl konnte am Ehesten mit dem Beenden des Fressens und damit mit der Handlingzeit selbst in Verbindung gebracht werden. Als Handlingzeit wurde der Zeitraum vom ersten Bissen bis zum endgültigen Verlassen oder Wegtragen der Beute definiert. Dazu zählten auch Fresspausen, das Verjagen von Konkurrenten und das Tragen der Beute über kurze Strecken (bis zu 10 m), jedoch nicht das Tragen der Beute über längere Strecken. Fresspausen wurden als solche gewertet,

wenn die Hyäne in dieser Zeit das Beutestück nicht berührte, sich jedoch nicht von der Beute entfernte. Als Beutestück wurde alles bezeichnet, an dem eine Hyäne fraß. Um sicher zu gehen, dass die Hyäne tatsächlich an einem Beutestück gefressen hatte, wurden nur Handlingzeiten über 30 Sekunden gewertet.

Daneben wurden bei der Beobachtung der Handlingzeit auch weitere Parameter aufgezeichnet. Es wurde vermerkt, ob es sich bei dem Beutestück um einen Kadaver („s“), eine selbst erlegte Robbe („k“) oder einen Kadaver, an dem zum Zeitpunkt des Auffindens Schakale gefressen hatten („j“, im Weiteren als Schakalbeute bezeichnet), handelte. Außerdem wurde der Fressort verzeichnet. Die Fressorte der Hyänen wurden in „nah“ und „fern“ im Bezug zum Abstand von der Kolonie unterteilt. Dabei entsprach der Bereich „nah“ dem Strand, laut oben genannter Definition (siehe Abb. 3.2), und „fern“ beinhaltete alle anderen Bereiche.

3.2.2.3 Verschleppen eines Beutestückes

Bezüglich der Fragestellung, ob das Verschleppen der Beute von der Konkurrenz mit den Schakalen abhängt, wurde das Verhalten der Hyäne beim Auffinden eines Beutestückes vermerkt. Es wurden nur Verhaltensweisen aufgenommen, in denen das Beutestück entweder gefressen (mindestens 30 s) oder weggetragen wurde. Als Wegtragen wurde alles gewertet, was von der Hyäne weiter als 10 m getragen wurde. Dieses Verhalten wurde später in Relation zur Konkurrenz gesetzt.

Da eine Hyäne ohne Beute sehr selten in Begleitung von Schakalen war (eigene Beobachtung), wurde in diesem Fall die Anzahl der Schakale an der Kolonie, nicht die Zahl der Konkurrenten bei der Hyäne, als Maß für die Konkurrenz genommen.

Wenn eine Hyäne ein Beutestück wegtrug, wurde die Anzahl der verfolgenden Schakale notiert. Als „verfolgende Schakale“ wurden diejenigen Schakale angesehen, die der Hyäne in einem maximalen Abstand von vier Hyänenlängen (ca. 6 m) folgten. Bei dieser Beobachtung wurden einerseits die verfolgenden Schakale in der Relation zur Strecke und andererseits zur Dauer, die ein Beutestück getragen wurde, aufgenommen.

Um die verfolgenden Schakale im Verhältnis zur Strecke des getragenen Beutestückes zu beobachten, wurde der Strand und das angrenzende Gebiet in drei Entfernungszonen

eingeteilt: 1. Hälfte, 2. Hälfte, Hummocks (siehe Abb. 3.5). Relevant war die Anzahl der Schakale, die der Hyäne beim Verlassen der Entfernungszone folgten.

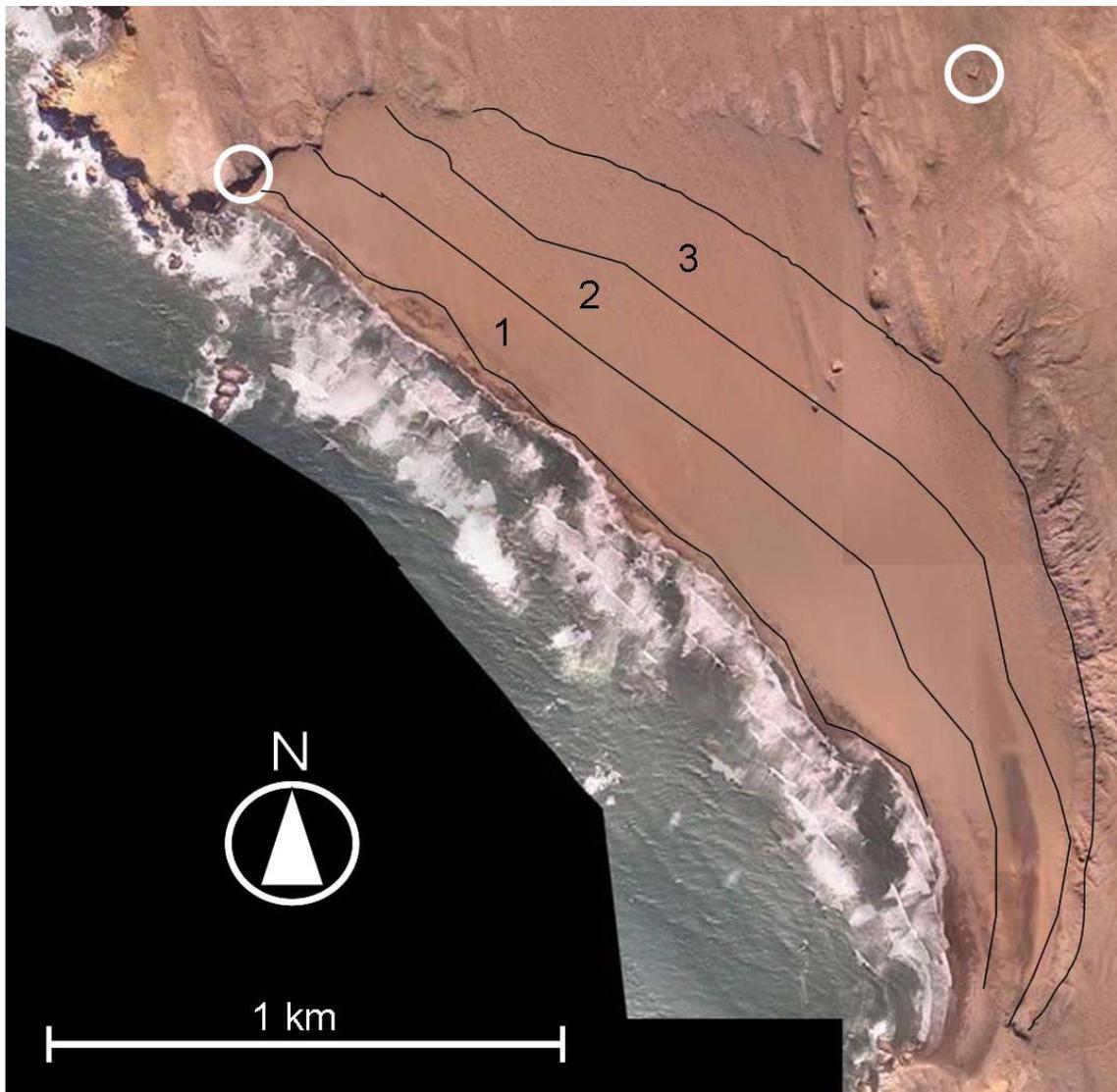


Abb. 3.5: Entfernungsbereiche die für die Beobachtung der verfolgenden Schakale verwendet wurden. 1 – 1.Hälfte, 2 – 2.Hälfte, 3 – Hummocks. Quelle: NAMDEB

Bei der Beobachtung der verfolgenden Schakale in Abhängigkeit von der Tragezeit der Beute, wurde, während die Hyäne ein Beutestück trug, jede volle Minute die Anzahl der verfolgenden Schakale notiert. Der Zeitpunkt 0 entsprach dem Moment an dem die Hyäne das Beutestück aufhob.

3.2.3 Räuber-Beute-Beziehung

Zur Fragestellung bezüglich möglicher Feindvermeidungsstrategien von Robben gegenüber Hyänen, wurde zum einen die Fluchthäufigkeit der Robben in Abhängigkeit von der Entfernung der laufenden Hyäne aufgenommen und zum anderen wurden Angriffe der Robben auf sich herannahende Hyänen und deren Reaktionen beobachtet.

3.2.3.1 Flucht der Robben bei Anwesenheit von Hyänen

Für die Fragestellung, ob die Flucht von Robben von der Entfernung zur Hyäne abhängig ist, wurden drei Entfernungsangaben bestimmt, in denen sich die Hyäne bewegen konnte: in der Kolonie, an der Kolonie und entlang der Kolonie (siehe Abb. 3.6). „In“ der Kolonie befand sie sich definitionsgemäß, wenn sich links und rechts von ihr Robben befanden, die mindestens auf einer Seite nicht weiter als 3 Robbenlängen (circa 4,5 Meter) entfernt waren, oder sie sich zwischen den Robben und dem Meer bewegte. Die Hyäne hielt sich „an“ der Kolonie auf, wenn die Robben nur auf der dem Meer zugewandten Seite der Hyäne lagen und dabei nicht weiter als 3 Robbenlängen entfernt waren. Wenn diese Entfernung zwischen 3 und 10 Robbenlängen (circa 4,5 - 15 Meter) betrug, bewegte sich die Hyäne „entlang“ der Kolonie.

Bei größeren Entfernungen konnten die Hyänen von den Robben nicht mehr visuell erfasst werden, da der Strand zum Meer hin abfällt. Deswegen wurden Phasen, in denen sich die Hyäne weiter als 10 Robbenlängen von den Robben aufhielt, bei dieser Datenaufnahme nicht berücksichtigt.

Es wurde jeweils die Zeit gemessen, wie lange sich die Focus-Hyäne in einem der Entfernungsbereiche aufhielt. Während jedem Aufenthalt der Hyäne in einem der drei Entfernungsabschnitte wurde die Anzahl der Robbenfluchten in ihrer Umgebung vermerkt.

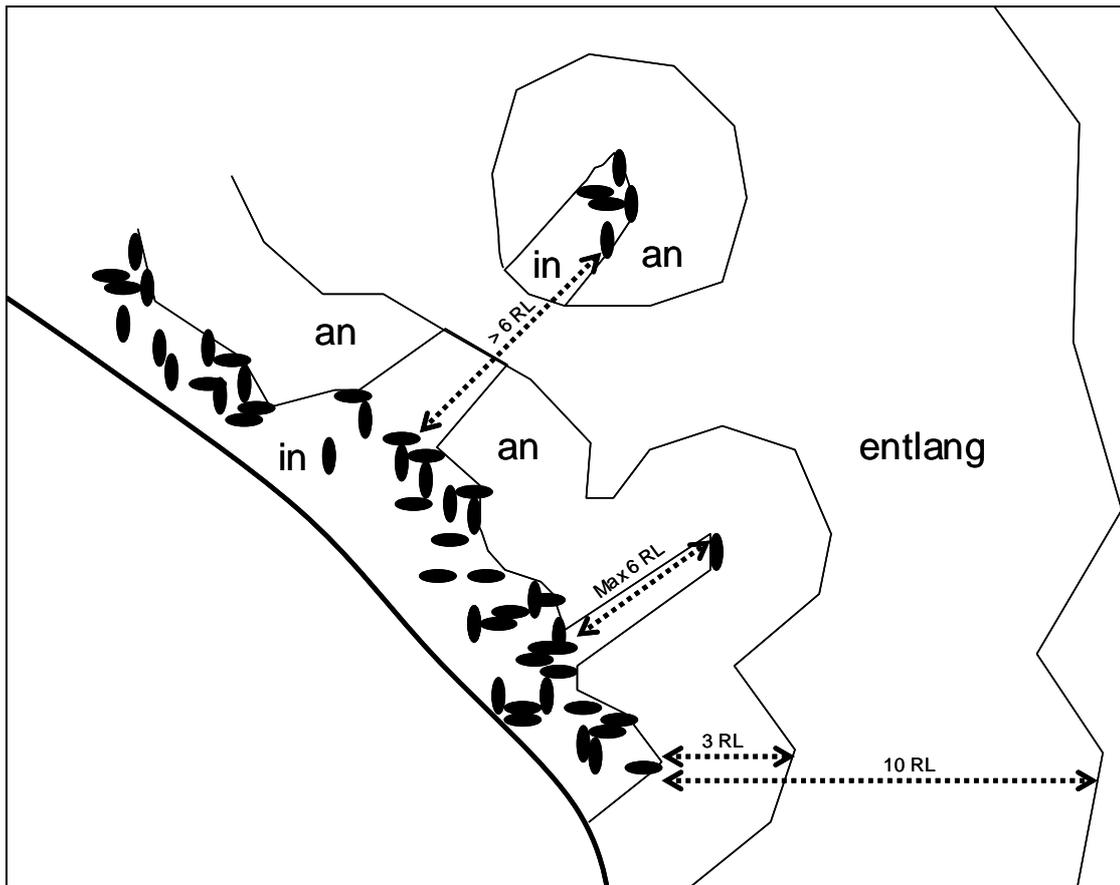


Abb. 3.6: Entfernungsbereiche „in“, „an“ und „entlang“ die für die Beobachtungen zur Robbenflucht verwendet wurden. Die Robben werden durch schwarze Ellipsen dargestellt. RL = Robbenlängen

Als Robbenflucht galt eine schnelle Fortbewegung einer oder mehrerer Robben von der Hyäne weg und / oder zum Wasser hin. Dabei musste klar ersichtlich sein, dass die Hyäne den Störfaktor darstellte, was daran zu erkennen war, dass die Robbe / Robben in Richtung Hyäne sahen. Da die Robben bei plötzlichen Bewegungen leicht in Panik verfallen und fliehen (Rand, 1967), was andere Robben, die den Störfaktor nicht bemerkt haben, zur Flucht veranlasst, wurde auch die Flucht mehrerer Tiere nur als ein Ereignis gezählt, wenn sie zeitgleich stattfand oder durch die Flucht anderer Robben ausgelöst wurde.

Das Fluchtverhalten der Robben, während die Hyäne gefressen hat und bei Tötungsereignissen, wurde getrennt aufgenommen.

Für die Untersuchung zum Einfluss der Saison auf die Fluchtbereitschaft, wurde der Beobachtungszeitraum in drei Beobachtungsperioden (16.11. – 15.12., 16.12. – 15.1., 16.1. – 15.2.) aufgeteilt. Diese Aufteilung entsprach den Zeiträumen zwischen den Versorgungsfahrten nach Lüderitz (siehe 3.2 Datenaufnahme). Beobachtungsperioden vor dem 16.11. wurden von der Auswertung ausgeschlossen, da diese Daten unterschiedlich aufgenommen wurden.

3.2.3.2 Robbenangriff

Zur Fragestellung bezüglich des Abwehrverhaltens von Robben wurde die Anzahl der Angriffe verschiedener Robbenkategorien (s.u.) auf eine herannahende Hyäne aufgenommen. Ein Robbenangriff zeichnete sich dadurch aus, dass die Robbe mit geöffnetem Maul eine Bewegung in Richtung der Hyäne ausführte (Miller, 1975). Als herannahende Hyänen wurden Tiere gewertet, die mit vorgestrecktem und meist gesenktem Kopf auf eine Robbe oder Robbengruppe zuingen.

Die Robben wurden dabei in folgende Kategorien eingeteilt: Robbe mit Jungtier, Robbe ohne Jungtier, Jungtier, Jährling (Jungtier aus der letzten Saison), Bulle. Die ersten beiden Kategorien bezogen sich auf den Umstand, ob sich zu dem Zeitpunkt ein Jungtier, mit großer Wahrscheinlichkeit das Eigene, bei der Robbe befand.

Unter Umständen griff die gleiche Robbe die Hyäne mehrmals an. In solchen Fällen wurde nur das erste Angriffsereignis in die Datenauswertung aufgenommen.

Da keine Nullbeobachtungen (kein Angriff) gemacht wurden, wurden nur die Fälle aufgenommen, in denen eine Hyäne tatsächlich angegriffen wurde.

Wenn sich ein Robbenangriff ereignete, wurde die Reaktion der Hyäne in Abhängigkeit von der angreifenden Robbenkategorie beschrieben. Die Reaktion konnte ein Zurückspringen und erneutes Herannahen („zurück“) oder ein Zurückspringen mit anschließendem Weggehen („weg“) darstellen. Als dritte Möglichkeit konnte die Hyäne auch keine Reaktion zeigen („keine Reaktion“). So wie beim Angriff der Robbe wurde auch bei der Reaktion der Hyäne pro Aktionspaar Robbe - Hyäne jeweils nur das erste Ereignis gewertet.

3.3 Auswertung

Die Daten wurden von den Aufnahmebögen (siehe Anhang) in das Computerprogramm Microsoft Office Excel 2003 übertragen.

Vor der statistischen Auswertung wurden die entsprechenden Daten auf Normalverteilung getestet (One Sample Kolmogorov-Smirnov). Bei normalverteilten Daten wurden parametrische Tests verwendet (Two Sample t-Test, Paired t-Test, Anova). Nicht normalverteilte Daten wurden, wenn dies möglich war, transformiert (log-transformiert), um die aussagekräftigere parametrische Statistik anwenden zu können (Townend, 2003; Martin & Bateson, 1986). Daten die auch nach einer Transformation nicht normalverteilt waren, wurden mit nicht-parametrischer Statistik ausgewertet (Chi²-Test, Kruskal Wallis One-way Analysis, Wilcoxon Signed Ranks Test, Spearman Korrelation).

Die Auswertung erfolgte mit zweiseitigen Tests. Das Signifikanzniveau (α) wurde auf 0,05 festgelegt und bei Mehrfachvergleichen mit einem A posteriori Test (z.B. Bonferroni) angeglichen.

Bei allen Auswertungen wurde zuerst auf inter-individuelle Unterschiede der Hyänen getestet. Wenn der Unterschied zwischen den Individuen nicht signifikant war, wurden alle Daten zusammen ausgewertet.

Für die einfachen parametrischen Tests und die Graphiken wurde Microsoft Office Excel 2003 verwendet. Alle nicht-parametrischen und einige parametrische Tests wurden mit Systat Version 10 von der Firma SPSS angefertigt (SPSS, 2000a; b).

4 Ergebnisse

An den insgesamt 89 Beobachtungstagen (1020 h 18 min) wurden 104 h und 9 min Hyänen beobachtet. Diese Zeit beinhaltet 8 h, 21 min und 10 s out of sight.

Von den 132 Hyänensichtungen konnten in 101 Fällen Daten aufgenommen werden, in 86 davon wurden Hyänen beim Fressen beobachtet. Die Anzahl der Stichproben (n) bezieht sich, wenn nicht anders erwähnt, auf die Gesamtzahl der beobachteten Verhaltensweisen (=Beobachtungen).

4.1 Identifikation

Vier Tiere konnten identifiziert und wieder erkannt werden: STR, PAT, TAB, SLP.

Von den 132 Sichtungen an der Robbenkolonie handelte es sich in 34 Fällen um bekannte Tiere, das entspricht 26% aller Hyänensichtungen. Weder das Geschlecht noch das Alter der Tiere war bekannt.

Das Verhalten der individuellen Hyänen unterschied sich nicht signifikant (Konkurrenz / Handling Zeit: Anova; $f=0,089$; $p=0,966$; Räuber-Beute-Beziehung / Laufzeiten in den Bereichen: Kruskal-Wallis One-way Analysis, $dF=5$, $p=0,110$).

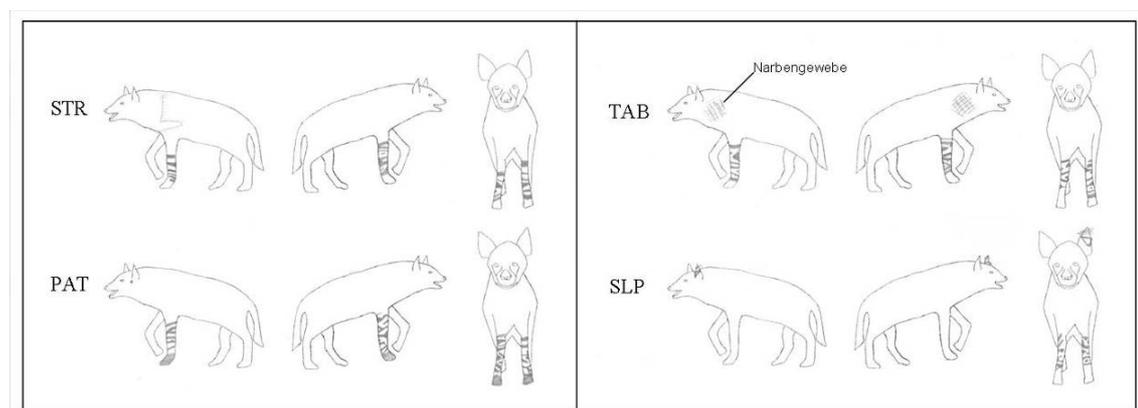


Abb. 4.1: Skizzen der vier bekannten Hyänen. Anzahl der Sichtungen: STR (9), PAT (12), TAB (4), SLP (9)

4.2 Konkurrenz

4.2.1 Anwesenheit der Schakale und Hyänen an der Kolonie

Um das zeitliche Auftreten beider Arten, und damit den möglichen Konkurrenzdruck, festzustellen, wurden deren Zahlen an der Kolonie in Abhängigkeit von der Tageszeit bestimmt.

Die folgenden Abbildungen (4.2 und 4.3) zeigen die Mittelwerte der Anzahl der Schakale und der Hyänen an der Robbenkolonie im Verhältnis zu der Tageszeit.

Die maximale Anzahl von Schakalen an der Robbenkolonie betrug 33 Tiere, die am 1.2.04 um 7 Uhr morgens gezählt wurden. Im Allgemeinen wurden am Morgen die meisten Schakale gezählt, dann nahm ihre Zahl ab, bis sie um circa 16 Uhr das Minimum erreichte und stieg zum Abend hin wieder an. Zwischen 14 und 17 Uhr befanden sich bei rund einem Drittel der Zählungen gar keine Schakale an der Kolonie. Die Zahlen der Hyänen waren deutlich niedriger, zeigten aber vergleichbare Schwankungen im Laufe des Tages (Paired t-Test; $r=0,7589$; $p=0,0008$).

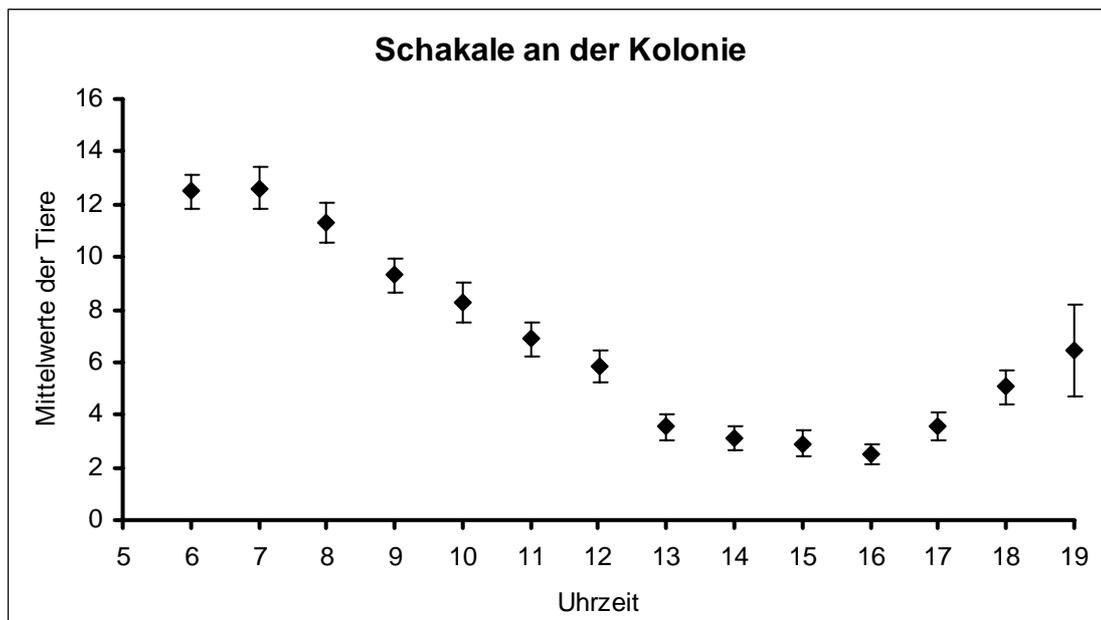


Abb. 4.2: Mittelwerte (± 1 Standardfehler) der Anzahl der Schakale an der Kolonie, $n=16-81$

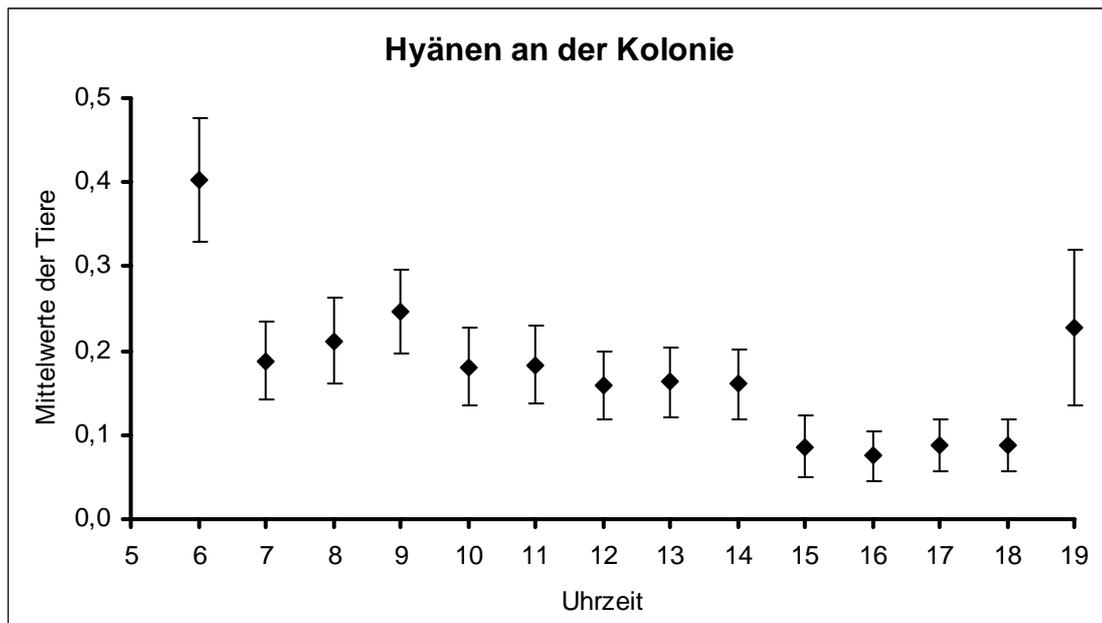


Abb. 4.3: Mittelwerte (± 1 Standardfehler) der Anzahl der Hyänen an der Kolonie, $n = 12 - 85$

Hyänen und Schakale nutzen daher dieselbe zeitliche ökologische Nische und interspezifische Konkurrenz konnte stattfinden.

4.2.2 Handlingzeit der Hyänen

Um einen Einfluss der Schakale auf die Handlingzeiten der Beute durch Hyänen festzustellen, wurden Daten zur Fressdauer der Hyänen analysiert.

Bei 86 Hyänensichtungen konnten fressende Hyänen beobachtet werden. Wobei während einer Hyänensichtung mehrere Beobachtungen gemacht werden konnten (z.B. mehrere Beutestücke gefressen).

Die Fressdauer lag zwischen 30 s (die definierte Mindestfressdauer) und 58 min. Dabei befanden sich bis zu sieben Schakalen bei einer fressenden Hyäne.

Es konnte kein Zusammenhang zwischen den Handlingzeiten der Hyänen und der Anwesenheit von Schakalen gefunden werden (Anova, $f=0,606$, $dF=7$, $p=0,751$) (siehe Abb. 4.4).

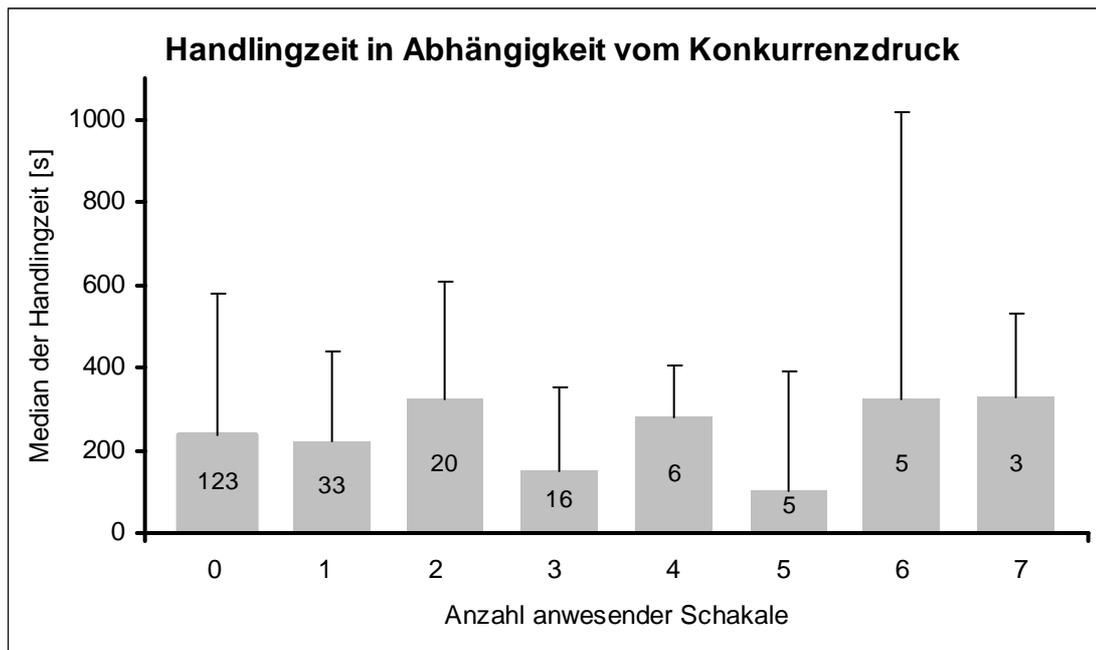


Abb. 4.4: Handlingzeiten der Hyänen in Abhängigkeit von der Anzahl der Schakale in unmittelbarer Umgebung. Die Fehlerindikatoren stellen die 3.Quartilen dar. In den Balken ist die Anzahl der Stichproben angegeben.

Unterschiede zwischen Beutetypen

Da der Beutetyp einen Einfluss auf den Konkurrenzdruck haben könnte, wurden dieselben Analysen für jeden Beutetyp durchgeführt.

Kadaver wurden mit 207 Fällen am meisten gefressen (diese Zahl beinhaltet 37 Stücke, die Schakalen geklaut wurden). Von den 48 selbst erlegten Robben haben Hyänen nur an 33 gefressen. In sieben Fällen konnte der Beutetyp nicht bestimmt werden.

Während der Studie wurden 48 Robben in 16 verschiedenen Sichtungen von Hyänen getötet, während einer Sichtung am 4.2. wurden alleine 15 Robben getötet. Das heißt, dass ein Großteil der Tötungsereignisse innerhalb von so genannten „Mass-Kills“ stattfand, in denen mindestens zwei Robben in Folge getötet wurden.

Die Anzahl der anwesenden Schakale unterschied sich signifikant zwischen den Beutetypen (Kruskal-Wallis One-way Analysis, $dF=2$, $p<0,001$). Wenn die Hyäne an einem Kadaver fraß, waren signifikant weniger Schakale in ihrer unmittelbaren Nähe (A posteriori Test nach Zar (1999), $p<0,001$). Signifikant mehr Schakale befanden sich in ihrer Nähe, wenn sie an einer Schakalbeute oder einem selbst erlegten Beutestück gefressen hat (A posteriori Test nach Zar (1999), $p<0,001$), zwischen diesen beiden

Beutetypen gab es aber keinen signifikanten Unterschied (A posteriori Test nach Zar (1999), $p > 0,05$) (siehe Abb. 4.5).

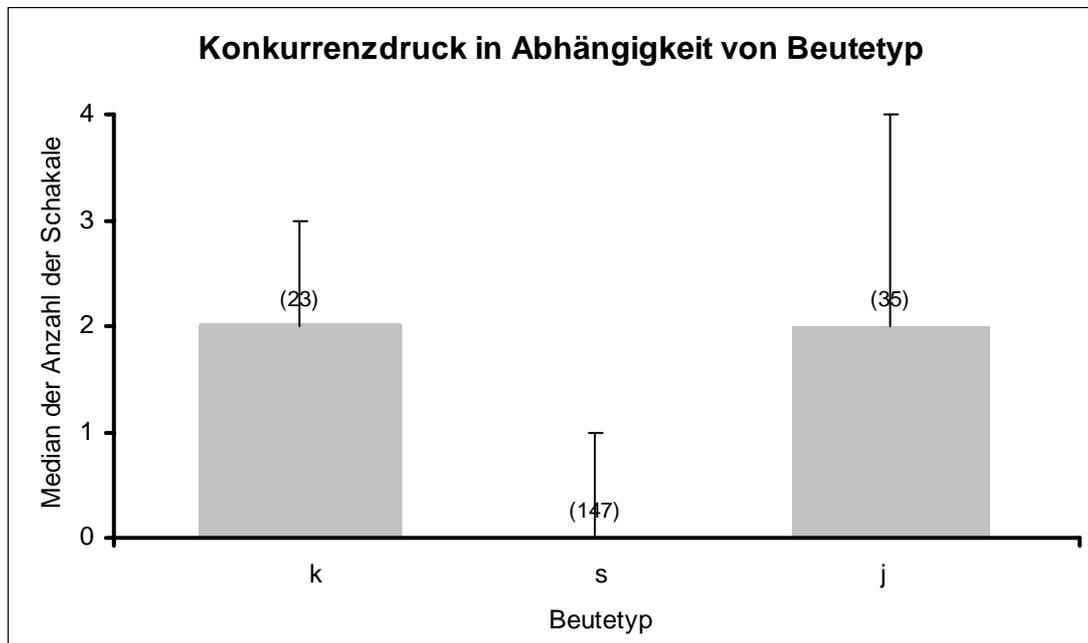


Abb. 4.5: Mediane der Anzahl der Schakale bei einer fressenden Hyäne in Abhängigkeit vom Beutetyp. Die Fehlerindikatoren stellen die 3.Quartilen dar. In den Klammern ist die Anzahl der Stichproben angegeben.

Die Handlingzeiten der verschiedenen Beutetypen unterschieden sich jedoch nicht voneinander (Anova, $f=0,497$, $dF=2$, $p=0,609$) (siehe Abb. 4.6).

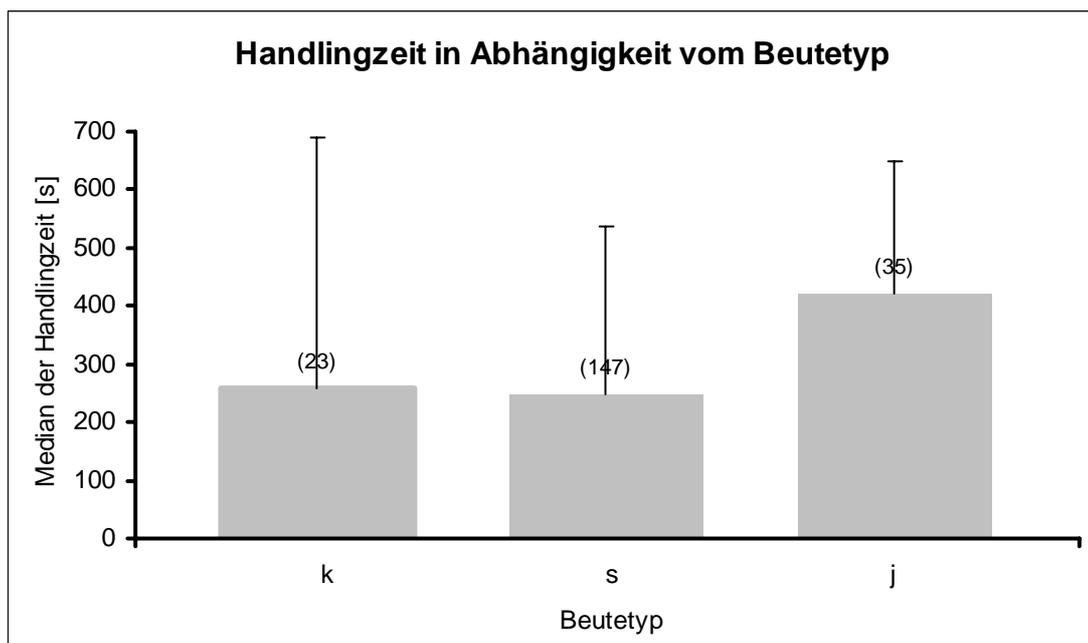


Abb. 4.6: Mediane der Handlingzeiten der Hyänen in Abhängigkeit vom Beutetyp. Die Fehlerindikatoren stellen die 3.Quartilen dar. In den Klammern ist die Anzahl der Stichproben angegeben.

Die Anzahl der anwesenden Schakale unterschied sich zwischen den drei Beutetypen, aber es konnte kein Unterschied zwischen den Handlingzeiten der Hyänen festgestellt werden.

Unterschiede zwischen Fressorten

Des Weiteren wurde überprüft, ob der Konkurrenzdruck und die Handlingzeiten an unterschiedlichen Fressorten verschieden waren.

150-mal konnte eine Hyäne im Bereich „nah“ und 79-mal im Bereich „fern“ beim Fressen beobachtet werden. Es konnten jedoch nicht in allen Fällen die anwesenden Schakale ermittelt werden.

Die Zahl der Schakale unterschied sich signifikant zwischen den Fressorten „nah“ und „fern“ (Kruskal-Wallis One-way Analysis, $dF=1$, $p<0,001$). Die Anzahl der anwesenden Schakale bei einer fressenden Hyäne im Bereich „nah“ war signifikant größer (siehe Abb. 4.7).

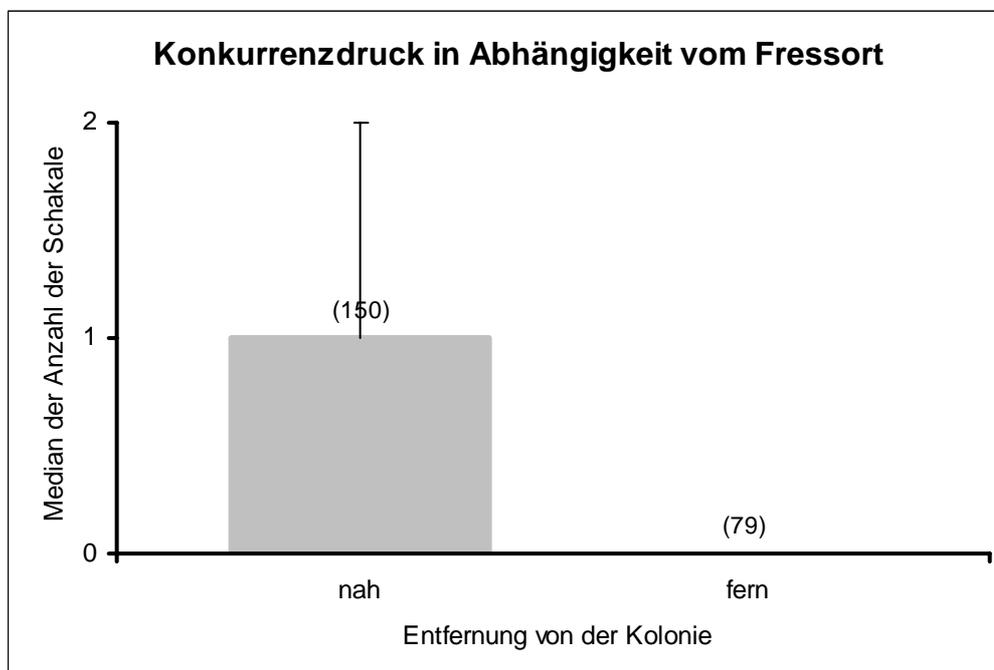


Abb. 4.7: Median der Anzahl der Schakale bei einer fressenden Hyäne in Abhängigkeit von der Entfernung von der Robbenkolonie. Die Fehlerindikatoren stellen die 3.Quartilen dar. In den Klammern ist die Anzahl der Stichproben angegeben.

Auch die Handlingzeiten unterschieden sich zwischen den beiden Entfernungsbereichen signifikant (Two Sample t-Test, $dF= 137,6$, $p<0,001$). Hyänen fraßen signifikant kürzer, wenn sie sich im Bereich „nah“ befanden (siehe Abb. 4.8).

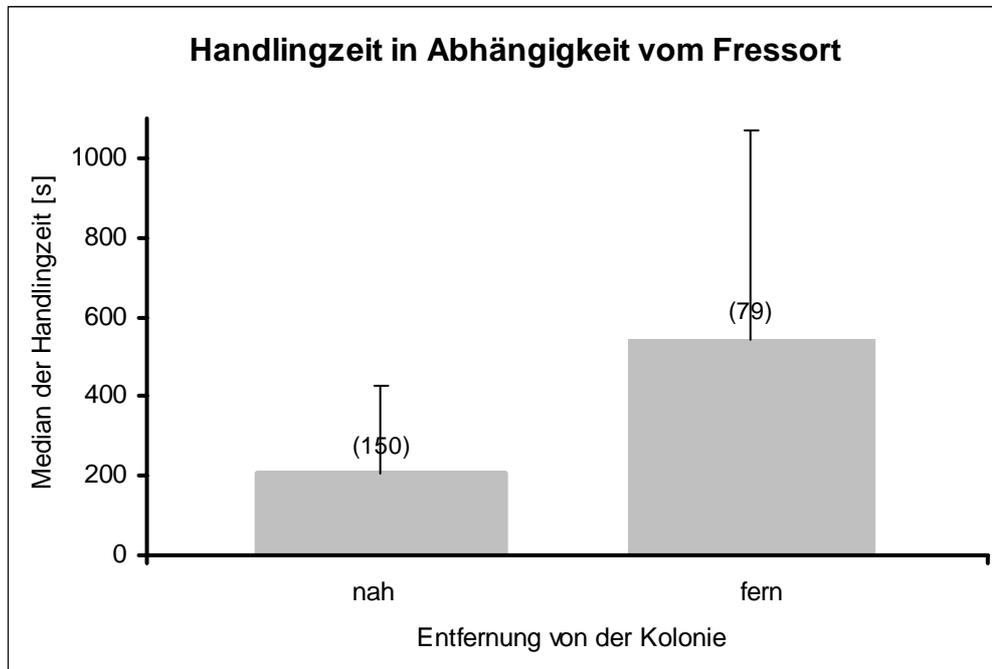


Abb. 4.8: Median der Handlingzeit der Hyänen in Abhängigkeit von der Entfernung von der Robbenkolonie. Die Fehlerindikatoren stellen die 3.Quartilen dar. In den Klammern ist die Anzahl der Stichproben angegeben.

Die Handlingzeiten waren also im Bereich „nah“, wo sich auch mehr Schakale befanden, kürzer als in fernen Bereichen der Kolonie mit wenig Schakalpräsenz.

4.2.3 Verschleppen eines Beutestückes

Deshalb wurde auch untersucht, ob das Verschleppen des Beutestückes in ferne Bereiche vom Konkurrenzdruck abhängig ist.

Die Häufigkeit der am Beutefundort gefressenen oder weggetragenen Beutestücke korrelierte jedoch nicht mit der Anzahl der Schakale an der Kolonie (Spearman Korrelation; zweiseitig; $r=0,9$; $p=0,1$).

Dessen ungeachtet unterschieden sich die Verhältnisse der gefressenen zu den weggetragenen Beutestücken signifikant (Chi²-Test; $Chi=11,39$; $p=0,0225$). Die Beutestücke wurden, bis auf eine Ausnahme, immer häufiger gefressen als

weggetragen. Die Ausnahme bestand wenn kein Schakal an der Kolonie war, dann wurde das Beutestück von der Hyäne häufiger weggetragen als am Beutefundort gefressen (siehe Abb. 4.9).

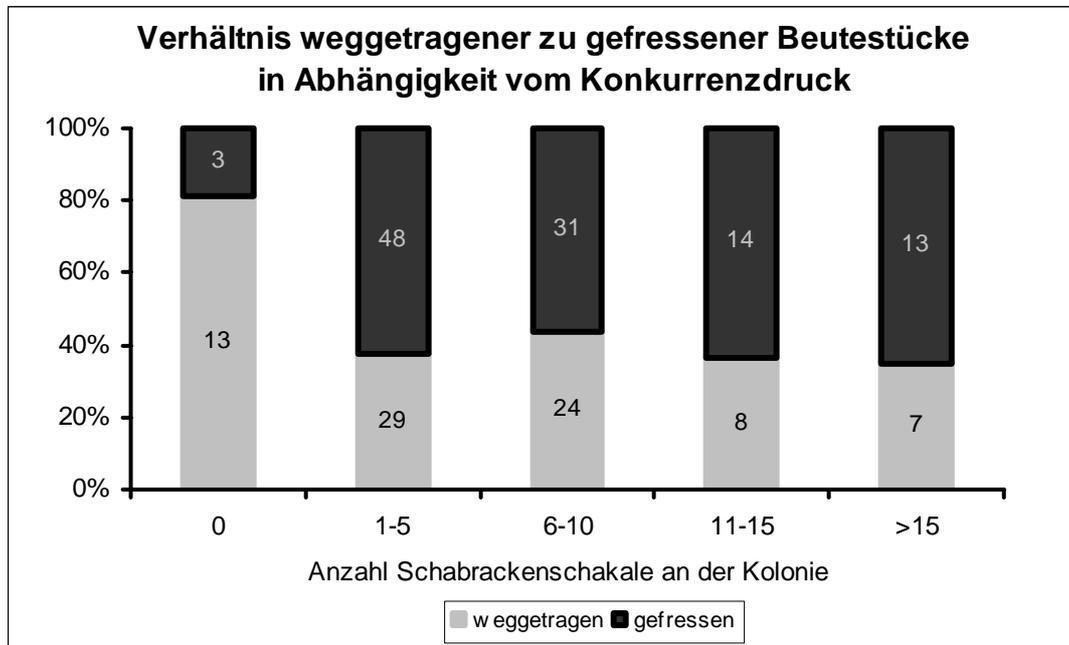


Abb. 4.9: Verhältnis weggetragener und gefressener Beutestücke am Beutefundort in Abhängigkeit von der Anzahl der Schakale an der Kolonie. In den Balken ist die Anzahl der enthaltenen Stichproben angegeben

Konkurrenz in Abhängigkeit von der Strecke, die ein Beutestück verschleppt wurde

Des Weiteren wurde ausgewertet, ob sich der Konkurrenzdruck mit der Strecke, die ein Beutestück verschleppt wurde, änderte.

Es wurden 31 Beobachtungen ausgewertet, in denen eine Hyäne ein Beutestück über die gesamte Distanz (1.Hälfte, 2.Hälfte, Hummocks) getragen hatte. In 23 Fällen handelte es sich dabei um einen Kadaver (s) und in jeweils vier Fällen um eine selbst erlegte Robbe (k) und eine Schakalbeute (j).

In Abb. 4.10 kann man sehen, dass die Anzahl der Schakale, die eine Hyäne verfolgten, mit dem Abstand von der Kolonie abnimmt. Für dieses Verhältnis ergibt sich aber keine signifikante Korrelation (Spearman Korrelation; $r=-0,152$; $p>0,05$).

Immerhin unterschieden sich aber die Anzahlen der verfolgenden Schakale zwischen der 1.Hälfte und den Hummocks signifikant (Wilcoxon Signed Ranks Test; $p=0,038$).

Die meisten Schakale befanden sich bei der Brauen Hyäne, wenn sie eine Schakalbeute wegtrug, die wenigsten bei einer selbst erlegten Robbe. Allerdings unterschieden sich die Zahlen der verfolgenden Schakale nicht signifikant zwischen den Beutetypen (Kruskal-Wallis One-way Analysis; $dF = 2$; $p = 0,307$).

Bei getrennter Betrachtung der Beutetypen ergab sich auch keine signifikante Korrelation zwischen der Anzahl der verfolgenden Schakale und dem Abstand zur Kolonie (siehe Abb. 4.10).

	Entfernung		
	1.Hälfte	2.Hälfte	Hummocks
n	31	31	31
Beobachtungen mit verfolgenden Schakalen	6	5	2
Summe verfolgender Schakale	12	9	3

Tab. 4.1: Anzahl der verfolgenden Schakale während eine Hyäne ein Beutestück wegträgt. In Abhängigkeit von der Entfernung von der Kolonie

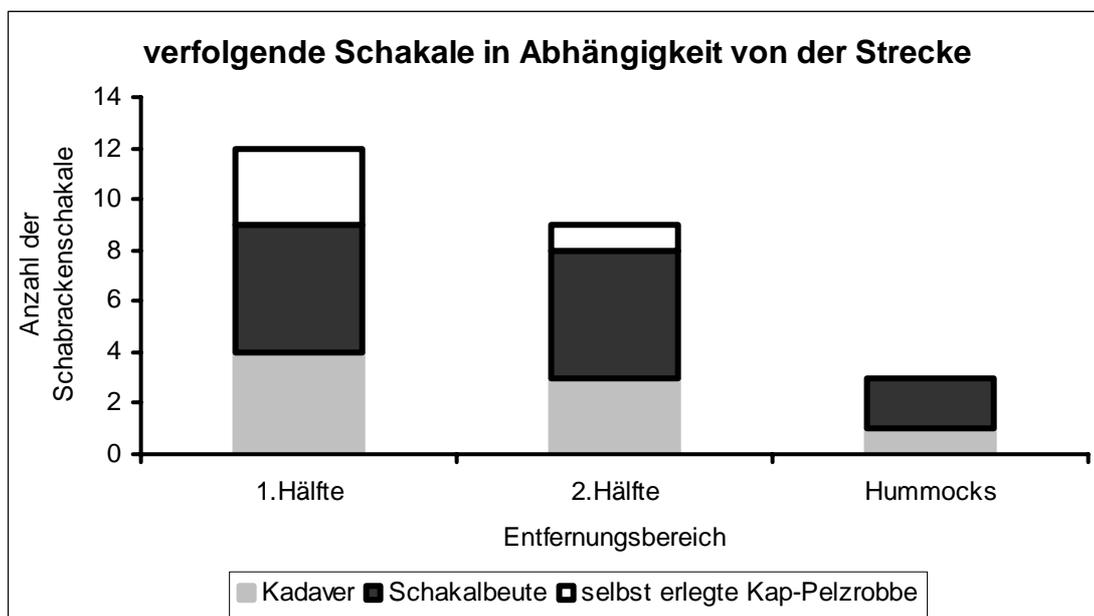


Abb. 4.10: Summe der, die Hyäne, verfolgenden Schakale in Abhängigkeit von der Entfernung von der Kolonie. Aufgeteilt nach Beutetypen

Die Anzahl der Konkurrenten veränderte sich mit der Strecke, die ein Beutestück verschleppt wurde, und war möglicherweise auch vom Beutetyp abhängig.

Konkurrenz in Abhängigkeit von der Dauer, die ein Beutestück verschleppt wurde

Ein ähnliches Bild zeigte sich für die Anzahl der verfolgenden Schakale in Abhängigkeit von der Dauer, die ein Beutestück weggetragen wurde (siehe Tab. 4.2).

In Abbildung 4.11 ist die Anzahl der verfolgenden Schakale in Abhängigkeit von der Zeit, die ein Beutestück von der Hyäne getragen wurde, dargestellt. Die Darstellung beinhaltet 45 Beobachtungen, in denen ein Beutestück mindestens 4 Minuten von der Brauen Hyäne getragen wurde.

Es gibt keine signifikante Korrelation zwischen der Anzahl der verfolgenden Schakale und der Zeit, die ein Beutestück von einer Hyäne getragen wurde (Spearman Korrelation; $r=-0,087$; $p>0,05$).

	Minuten				
	0	1	2	3	4
n	45	45	45	45	45
Beobachtungen mit verfolgenden Schakalen	8	6	4	5	4
Summe verfolgender Schakale	14	12	6	7	6

Tab. 4.2: Anzahl der verfolgenden Schakale, während eine Hyäne ein Beutestück we trägt. In Abhängigkeit von der Zeit

Wenn man die 45 Beobachtungen dagegen getrennt für die verschiedenen Beutetypen betrachtet, ergibt sich hier ein signifikanter Unterschied zwischen der Anzahl der verfolgenden Schakale und dem Beutetyp, der von der Hyäne weggetragen wurde (Kruskal-Wallis One-way Analysis; $dF=2$; $p<0,001$). Die meisten Schakale befanden sich bei einer Hyäne, die eine Schakalbeute wegtrug (A posteriori Test nach Zar (1999), $p<0,01$).

Allerdings zeigt sich nur für den Beutetyp „selbst erlegte Robbe“ eine signifikante Korrelation zwischen der Anzahl der verfolgenden Schakale und der Zeit (Spearman Korrelation; $r=0,387$; $p<0,05$) (siehe Abb. 4.11). Bei diesem Beutetyp wurde die Hyäne maximal eine Minute lang verfolgt, wohingegen sich bei den anderen beiden Beutetypen auch nach vier Minuten noch Schakale bei der Hyäne befinden konnten.

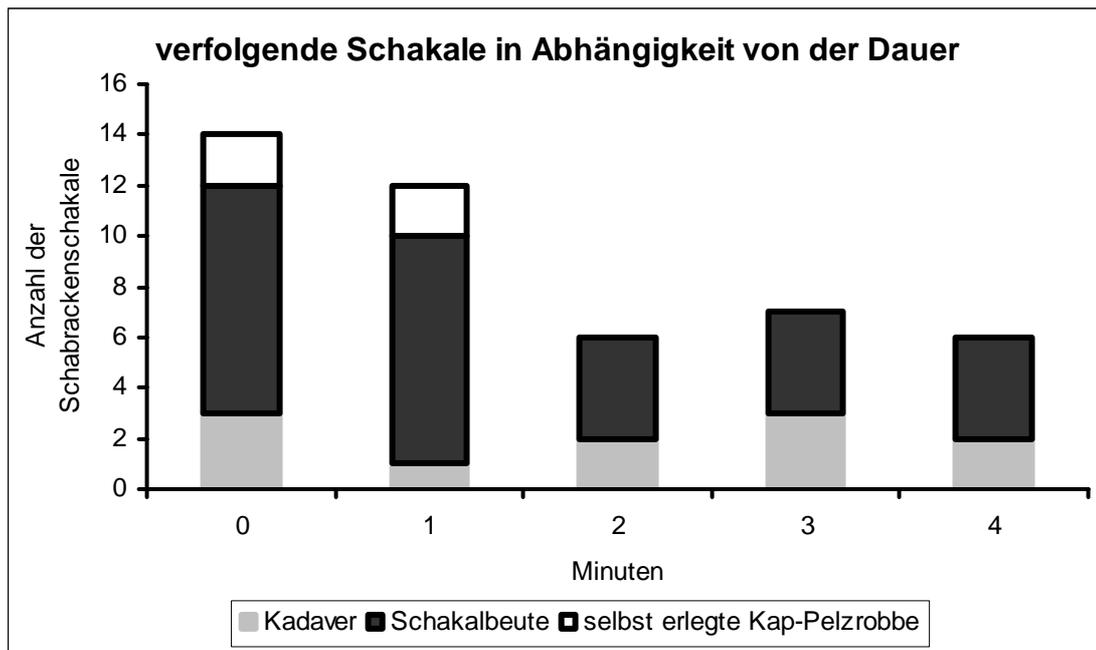


Abb. 4.11: Summe der eine Hyäne verfolgenden Schakale in Abhängigkeit von der Zeit. Aufgeteilt nach verschiedenen Beutetypen.

Bei dieser Auswertung änderte sich der Konkurrenzdruck nur beim Tragen einer selbst erlegten Robbe über die Dauer. Zudem konnte eine Abhängigkeit des Konkurrenzdruckes vom Beutetyp gezeigt werden.

4.3 Räuber-Beute-Beziehung

4.3.1 Flucht der Robben bei Anwesenheit von Hyänen

Zur Untersuchung, ob Robben Feindvermeidung in Form von Flucht zeigen, wurde bei jeder Hyänensichtung aus den Gesamtlaufzeiten und der Anzahl der Fluchtereignisse in den einzelnen Entfernungsbereichen ein Index Flucht / s berechnet. Somit gab es pro Hyänensichtung und Entfernungabschnitt nur einen Wert.

Es gab signifikante Unterschiede in der Fluchthäufigkeit der Robben in Abhängigkeit zu dem Entfernungsbereich, in dem sich eine Hyäne bewegte (Kruskal-Wallis One-way Analysis, $dF=2$, $p=0,023$).

Die Fluchtbereitschaft der Robben war signifikant größer, wenn sich die Hyänen „in“ oder „an“ der Kolonie bewegt haben (A posteriori Test nach Zar (1999), $p<0,02$) (siehe Abb. 4.12). Zwischen den Fluchthäufigkeiten in den Bereichen „an“ und „in“ gab es keinen signifikanten Unterschied (A posteriori Test nach Zar (1999), $p>0,05$). Bei den Fluchten handelte es sich sowohl um adulte Robben als auch um Jungtiere.

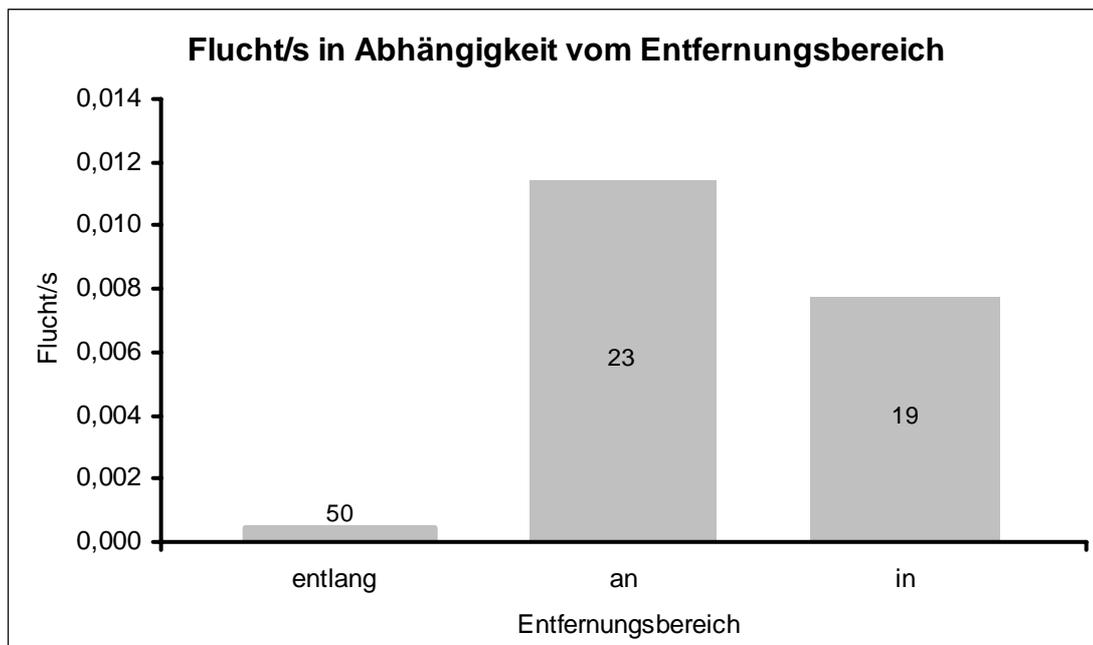


Abb. 4.12: Flucht/s berechnet aus der Gesamtlaufzeit [s] und Anzahl der Fluchten pro Entfernungsbereich. In den Balken ist die Anzahl der enthaltenen Stichproben angegeben.

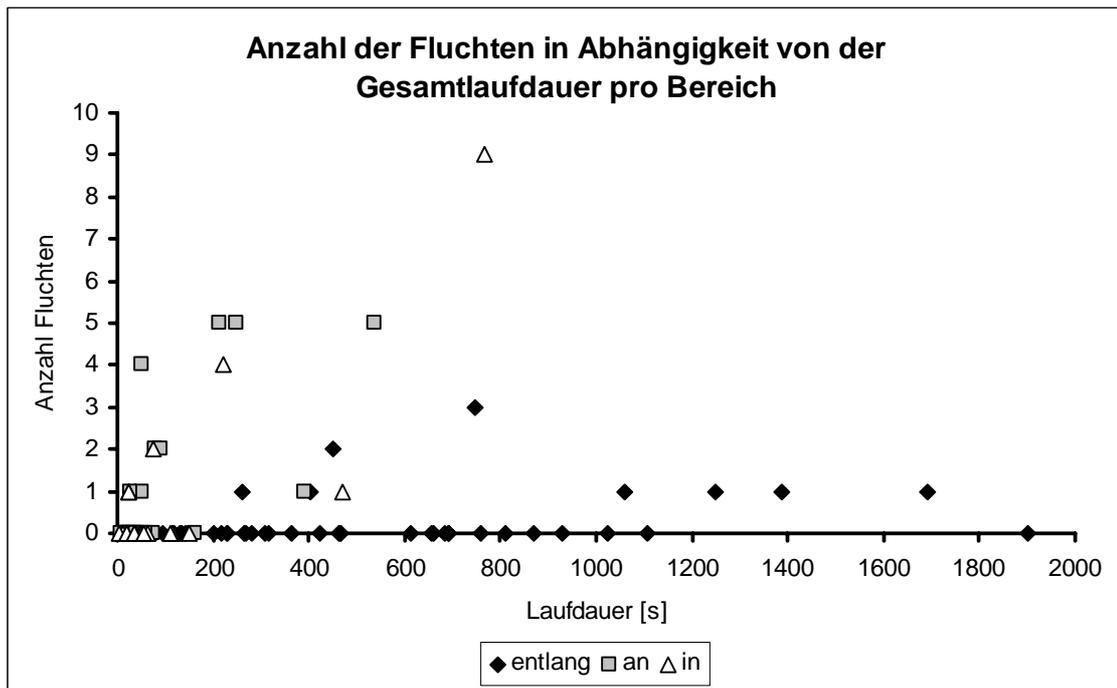


Abb. 4.13: Flucht / s der Robben in Abhängigkeit vom Entfernungsbereich in dem sich eine Hyäne bewegte

Es ereigneten sich signifikant mehr Robbenfluchten, wenn sich in eine Hyäne in der Nähe der Robben bewegte, als wenn sie weiter entfernt lief.

Einfluss des Verhaltens der Hyäne

Eine weitere Möglichkeit war, dass sich die Fluchtbereitschaft der Robben mit dem Verhalten der Hyäne änderte.

Tatsächlich ereigneten sich im Bereich „in“ signifikant mehr Fluchten, wenn im selben Zeitabschnitt die Hyäne eine Robbe tötete (Kruskal-Wallis; $dF=1$; $p=0,040$). Wenn dagegen die Hyäne fraß, ereignete sich im Bereich „in“ nur eine einzige Flucht (siehe Tab. 4.3).

Verhalten der Hyäne	tötet	frisst		
	in	in	an	entlang
n	11	13	8	18
Gesamtlaufzeit [s]	2855	3111	2740	4318
Anzahl Fluchten	48	1	0	0
Flucht/s	0,0168	0,0003	0,0000	0,0000

Tab. 4.3: Gesamtlaufzeit, Anzahl der Fluchten und Flucht/s in den verschiedenen Bereichen in Abhängigkeit vom Verhalten der Hyäne

Einfluss der Saison

Es wurde weiterhin untersucht, ob sich die Fluchtbereitschaft der Robben mit fortlaufender Saison änderte.

Die Anzahl der Fluchten nahm mit fortschreitender Saison in allen Bereichen zu, allerdings war dieser Effekt nicht signifikant (Kruskal-Wallis One-way Analysis, $dF=2$, korrigiert nach Bonferroni, $\alpha_{neu}=0,017$; entlang: $p=0,049$; an: $p=0,233$; in: $p=0,755$).

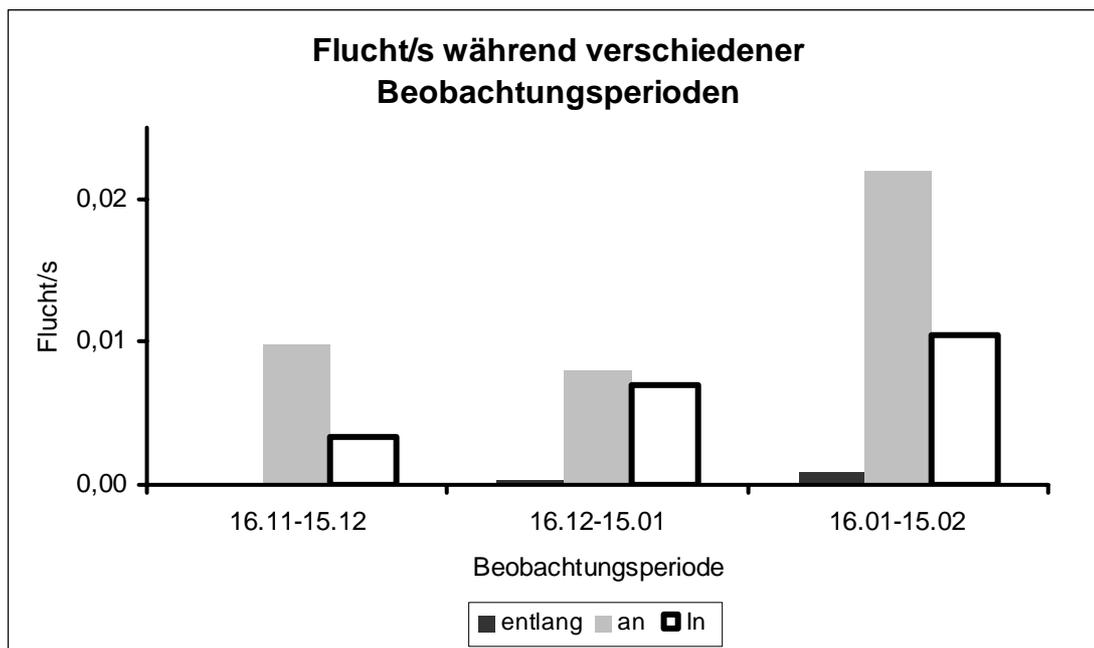


Abb. 3.14: Flucht / s aus den Gesamtlauzeiten und Anzahl der Fluchten in den einzelnen Bereichen während der verschiedenen Beobachtungsperioden. Die Mediane aller dieser Werte sind null.

Einfluss der Lufttemperatur

Auf Grund der Unterschiede im Verhalten von Robben bei verschiedenen Temperaturen (z.B. zur Thermoregulation), wurde überprüft, ob die Lufttemperatur die Fluchtbereitschaft beeinflusst.

Im Bereich „an“ und „in“ nahm die Fluchthäufigkeit mit der Lufttemperatur zu (siehe Abb. 4.15), allerdings war dieser Anstieg nur für den Bereich „an“ signifikant (Spearman Korrelation, $r=0,457$, $p<0,05$).

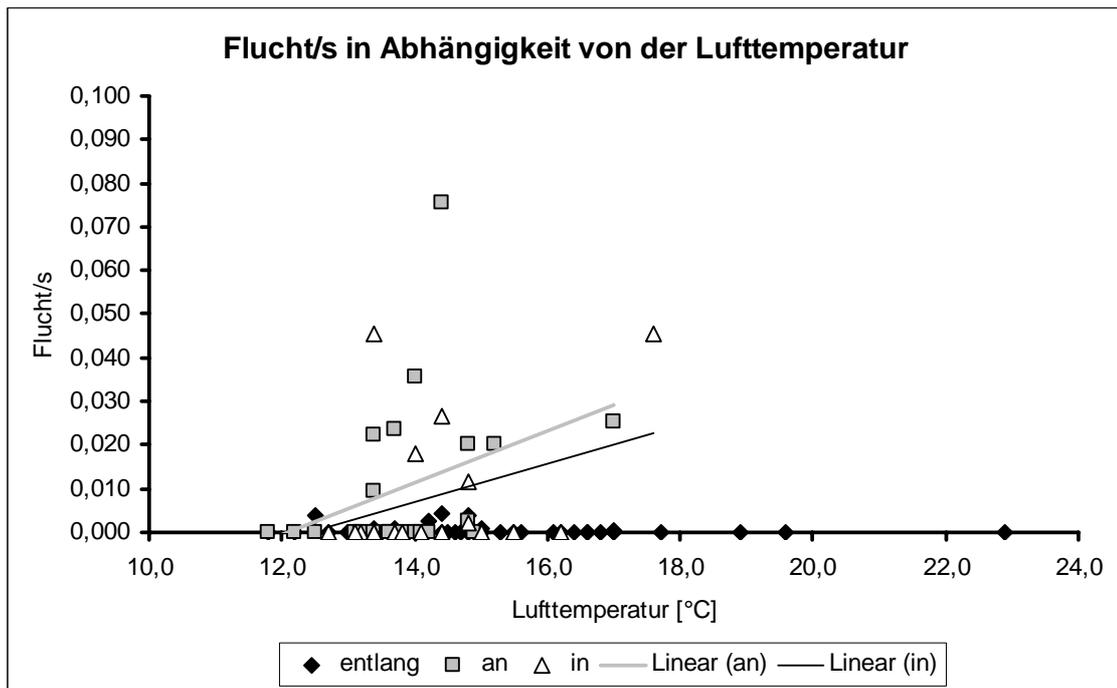


Abb. 4.15: Flucht / s aus Gesamtlaufzeit und Anzahl der Fluchten pro Bereich in Abhängigkeit von der Lufttemperatur. Für die Bereiche „an“ und „in“ sind Regressionsgeraden eingezeichnet. Diese dienen nur der Orientierung und geben nicht die Ergebnisse der statistischen Auswertung wieder

4.3.2 Robbenangriff

Zusätzlich wurde Räuberabwehrverhalten in Form von Angriffen untersucht. Es sollte festgestellt werden, ob verschiedenen Robbenkategorien unterschiedlich häufig angreifen. Ferner wurde die Reaktion der Hyäne auf den Angriff notiert, um festzustellen, ob die Räuberabwehr erfolgreich war oder nicht.

Dieses Verhalten konnte während der gesamten Zeit jedoch nur achtmal beobachtet werden.

Dabei wurde die Hyäne dreimal von einer Robbe mit Jungtier angegriffen. In zwei Fällen zeigte die Hyäne keine Reaktion auf die Attacke und einmal sprang sie zwar zurück, näherte sich aber anschließend wieder an das Muttertier an. Dennoch wurde das Jungtier nie von der Hyäne erbeutet.

Ein Angriff stammte von einer Robbe ohne Jungtier, auch dieser löste bei der Hyäne keine Reaktion aus.

Zweimal konnte beobachtet werden, wie ein Jungtier, das soeben gejagt wurde, die Hyäne angriff. In beiden Fällen zeigte die Hyäne keine Reaktion und beide Jungtiere wurden in der Folge getötet.

Obwohl Hyänen an der Kolonie auch zwei Jährlinge töteten, konnte von deren Seite nie ein Angriff beobachtet werden.

Bullen griffen herannahende Hyänen zweimal an. Einmal zeigte die Hyäne wieder keine Reaktion, ein andermal sprang sie aber zurück und ging weg (siehe Tab. 4.4).

		Robbenangriff				
		Robbe mit Jungtier	Robbe o. Jungtier	Jungtier	Jährling	Bulle
Reaktion der Hyäne	zurück	1	0	0	0	0
	weg	0	0	0	0	1
	keine	2	1	2	0	1
	gesamt	3	1	2	0	2

Tab. 4.4: Angriffe der verschiedenen Robbenkategorien und die Reaktionen der Hyänen

Aufgrund des geringen Stichprobenumfangs war bei dieser Fragestellung keine statistische Auswertung möglich.

5 Diskussion

Bei vier Individuen konnten die Beinstreifen skizziert und die Tiere wieder erkannt werden. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, dass bekannte Individuen bei bestimmten Beobachtungen nicht erkannt und damit als unbekannt eingestuft wurden. Aufgrund von schlechten Sichtverhältnissen (Gegenlicht, Nebel) oder weiter Entfernung können die bekannten Merkmale nicht erkannt worden sein. Auch bei unsicherer Identifizierung wurde die Hyäne als unbekannt angesehen.

Da sich aber das Verhalten der identifizierten Individuen nicht signifikant unterschied, wurde angenommen, dass das beobachtete Verhalten der Grundgesamtheit der Hyänen entsprach. Trotzdem wurden in diesem Fall gepoolte Daten verwendet und die statistischen Tests müssen deswegen mit Vorsicht betrachtet werden (Machlis & Dodd, 1985). Dieser Fehler kann zum Beispiel durch individuelle Markierung der Tiere behoben werden.

Mehrfach wurden auch abhängige Daten ausgewertet, da während einer Sichtung mehrere Beobachtungen aufgenommen wurden. Dieser Umstand muss ebenfalls bei der Betrachtung der statistischen Auswertung berücksichtigt werden. In solchen Fällen sollte nur eine Beobachtung pro Sichtung oder der Median der Beobachtungen ausgewertet werden. Wegen des geringen Stichprobenumfangs war diese Fehlerbehebung in dieser Studie leider nicht möglich.

5.1 Konkurrenz

5.1.1 Nischenerschließung der konkurrierenden Arten

Braune Hyänen und Schabrackenschakale sind vorwiegend nachtaktive Arten, sind jedoch in Van Reenen Bay auch tagsüber aktiv (Oosthuizen, 1997). Mills (1978) bezeichnet die nachtaktive Lebensweise der Hyänen als Anpassung zum Schutz vor Wasserverlust in heißen Gebieten und zur Vermeidung anderer Aasfresser, z.B. Geier, die hauptsächlich tagaktiv sind. Außerdem jagen viele Großraubtiere (z.B. Löwe,

Tüpfelhyäne) nachts und ermöglichen den Hyänen den Zugang zu frischen Kadavern. Diese drei Zustände treffen für den Küstenbereich der südlichen Namib nicht zu und können damit die erhöhte Tagaktivität der Tiere erklären.

Da sich die Zahlen beider Arten gleichartig mit der Tageszeit veränderten, erschlossen sie während des Tages die gleiche zeitliche ökologische Nische.

Die Aktivität, vor allem der Schakale, war großen Schwankungen unterlegen, mit höherer Aktivität am Morgen und am Abend. Dies deckt sich mit den Ergebnissen anderer Untersuchungen (Ferguson et al., 1988; Loveridge & Macdonald, 2003). Im Nordwesten Zimbabwes zeigen Schakale die höchste Aktivität in den frühen Morgenstunden und am späten Nachmittag, mit einem Aktivitätstief um die Mittagszeit (Loveridge & Macdonald, 2003). Ebenso beschreibt Ferguson et al. (1988) die Aktivitätszeiten von Schakalen in Südafrika, hier zeigen die Tiere zwei Aktivitätsmaxima zwischen 19:00 und 24:00 und von 5:00 bis 9:00 Uhr. Allerdings war bei den beschriebenen Untersuchungen die Aktivität während der Nacht deutlich höher als während des Tages, welches auch im Fall der Schakale und Hyänen in Van Reenen Bay angenommen werden muss. Im Rahmen dieser Studie war es leider nicht möglich die Tiere während der Nacht zu beobachten. Infolgedessen muss beachtet werden, dass das beobachtete Verhalten am Tag, von dem üblichen Verhalten der Tiere während der Nacht abweichen kann.

Im Vergleich zu den Schakalzahlen die Oosthuizen et al. (1997) in den Jahren 1977 bis 1989 in Van Reenen Bay aufnahmen, lagen die Werte dieser Untersuchung im unteren Bereich ihrer Zählungen. Sie zählten im Sommer 1981 ein Maximum von 70 Schakalen, wohingegen das Maximum bei dieser Untersuchung nur 33 Tiere betrug. Die Mittelwerte ihrer Zählungen zeigen jedoch ein ähnliches Bild mit 14 - 15 Schakalen um 6:00, 2 Schakalen um 13:00 und 5 - 6 Schakalen um 18:00 Uhr. Leider ist nicht bekannt, in welchem Bereich die Schakale für die stündlichen Schakalzählungen bei der Studie von Oosthuizen et al. gezählt wurden. Somit kann nicht ausgeschlossen werden, dass Unterschiede zwischen den Studien darauf beruhen, dass Schakale in nicht deckungsgleichen Gebieten gezählt wurden.

Aber auch Schakalzählungen aus der Saison 01/02, die im Rahmen desselben Projektes (Brown Hyena Research Project) aufgenommen wurden und damit vergleichbar sind, zeigen signifikant höhere Schakalzahlen an der Kolonie als während dieser Studie.

In dem Jahr vor meinen Beobachtungen gab es in der Schakalpopulation von Van Reenen Bay einen Staupeausbruch (Wiesel, pers. Mittl.). Damit könnte ein Rückgang in der Schakalpopulation begründet werden.

Es konnte keine Populationsgrößenbestimmung bei den Schakalen durchgeführt werden, da die einzelnen Tiere nicht individuell erkannt werden konnten. Trotzdem ist die Populationsgröße der Hyänen geringer, mit nur 11 bis 13 Tieren (Wiesel, pers. Mitt.), die die Kolonie zur Nahrungssuche aufsuchen. Im Gegensatz zu den 33 Schakalen waren nur maximal drei Hyänen gleichzeitig an der Kolonie und intraspezifische Nahrungskonkurrenz wurde nicht beobachtet. Die anwesenden Schakale hingegen könnten auf Grund der zahlenmäßigen Überlegenheit eine Konkurrenz darstellen. Zudem nutzten beide Raubtiere zeitgleich dieselbe Nahrungsressource, was das Auftreten von interspezifischer Konkurrenz sehr wahrscheinlich macht.

5.1.2 Unterschiede in der Handlingzeit der Beute durch Hyänen in Abhängigkeit vom Konkurrenzdruck

Konkurrenzdruck wurde in dieser Studie zahlenmäßig dargestellt. Es wurde angenommen, dass bei steigenden Schakalzahlen der Konkurrenzdruck für Hyänen stieg.

Bei der Untersuchung, ob höherer Konkurrenzdruck die Handlingzeit der Hyänen veränderte, konnte jedoch im Gegensatz zu anderen Studien, kein negativer Einfluss festgestellt werden.

Bei vielen Raubtieren beeinflusst die Anzahl der Konkurrenten deren Aufenthaltsdauer bei der Beute und sie verlassen ihre Beute bei der Anwesenheit von zu vielen Konkurrenten (Lamprecht, 1978a; b). Nach Estes (1992) können zwei oder mehrere Schakale einer einzelnen Tüpfelhyäne Beute klauen. Schakale wiederum verlassen ihre Beute, wenn sich zu viele Geier angesammelt haben (Lamprecht, 1978a).

Anscheinend übte in dieser Studie die Anzahl der anwesenden Schakale bei einer fressenden Hyäne keinen Konkurrenzdruck aus, da die Hyänen auch keine „Konkurrenzvermeidungsstrategien“ anwendeten.

Es besteht jedoch die Möglichkeit, dass dies in anderen Jahren der Fall ist. Denn, wie oben erwähnt, waren die Schakalzahlen signifikant niedriger als in anderen Jahren. In einigen Gebieten ist zum Beispiel die Fressdauer von Afrikanischen Wildhunden (*Lycaon pictus*) von der Anzahl der anwesenden Tüpfelhyänen abhängig, in Gegenden mit geringerer Tüpfelhyäendichte wird die Fressdauer jedoch nicht von der Zahl der Konkurrenten beeinflusst (Creel et al., 2001). Daran zeigt sich, wie die Stärke der interspezifischen Konkurrenz mit der Populationsdichte der Arten schwanken kann, was gegebenenfalls Unterschiede in demselben Gebiet in unterschiedlichen Jahren erklären könnte.

Unterschiede zwischen Beutetypen

Kadaver waren der am häufigsten gefressene Beutetyp von Hyänen. Kadaver in Form von Totgeburten und verendeten Robbenjungtieren standen während der meisten Zeit der Beobachtungsperiode im großen Maß zur Verfügung und stellten somit eine leicht zugängliche Nahrung dar (Skinner et al., 1995; Oosthuizen et al., 1997).

Bei den Untersuchungen zur Handlingzeit als auch zum Verschleppen von Beute, interessierten sich die meisten Schakale für Hyänen mit einer Schakalbeute. Das geringste Aufsehen erregten Hyänen mit Kadavern.

Schakale zeigten kaum Interesse an einer, am Kadaver fressenden, Hyäne, welches an diesem reichen Angebot an Kadavern an der Robbenkolonie gelegen haben könnte. Die große Anzahl an Kadavern liegt an der hohen natürlichen Mortalität, die während der Wurfseason 30% beträgt (Wiesel, 1989; de Villiers & Roux, 1992).

Für die Schakale war vermutlich das Risiko, von der Hyäne verletzt oder getötet zu werden, im Verhältnis zur Ausbeute zu groß (siehe auch Creel et al., 2001). Diese Vermutung wird durch die Beobachtung bestärkt, dass Kadaver, an denen zuvor eine Hyäne gefressen hatte, anschließend häufig von Schakalen aufgesucht wurden. Eventuell eröffnete die Hyäne Teile des Kadavers, die vorher für die kleineren Raubtiere nicht zugänglich waren.

Bei von Hyänen verschleppten Kadavern nahm die Zahl der verfolgenden Schakale mit der Tragezeit zu. Lamprecht (1978b) beobachtete bei einer Studie in der Serengeti, dass es für Schakale in Anwesenheit von anderen Raubtieren ungünstig war, Beutestücke vom Beutefundort wegzutragen und zu verstecken, da ein Schakal mit Beute über große

Distanz detektiert werden und somit seine Beute an Konkurrenten verlieren konnte. Der Großteil der Robbenkolonie ist flach und gut überschaubar, so dass eine Hyäne von Schakalen aus großen Entfernungen erkannt werden kann. Damit könnte der Grund für die Zunahme der verfolgenden Schakale bei längerer Tragezeit der Beute, an dem größeren Risiko liegen, von Konkurrenten entdeckt zu werden.

Im Gegensatz zum Beutetyp Kadaver waren bei Hyänen, die sich mit einer Schakalbeute beschäftigten, mehr Schakale anwesend. Das liegt zum einen daran, dass zu Beginn schon mindestens ein Schakal gegenwärtig war. Und zum anderen ist möglicherweise die Motivation eines Tieres, ein schon besessenes Beutestück wieder zu gewinnen, größer und die Schakale sind in diesem Fall ausdauernder, obwohl die Beute bei dieser Untersuchung nie zurückerobert wurde. Ebenso beobachtete Lamprecht (1978a), bei seiner Studie in Ostafrika nie, wie Schakale ihre Beute aktiv gegen eine Tüpfelhyäne verteidigten oder diese mobbten.

Von Hyänen frisch getötete Robben waren für Schakale auch sehr attraktiv. Schakale waren zwar auch in der Lage, Robben bis zur Größe von Jährlingen selber zu erlegen (eigene Beobachtung), aber das war mit einem sehr großen Energieaufwand verbunden und es war mit Sicherheit einfacher, ein bereits geöffnetes Beutestück zu fressen.

Während der Datenaufnahme wurden 83 erfolgreiche Tötungen von Robben durch Schakale aufgezeichnet, daneben fanden zahlreiche erfolglose Versuche statt. Bei drei davon handelte es sich um Jährlinge, die allesamt vor der Wurfseason getötet wurden, den Rest stellten Neugeborene dar. Soweit die Vorgänge verfolgt wurden, dauerte ein Tötungsvorgang zwischen 5 und 20 Minuten. Dabei wurde das Jungtier von dem Schakal am Hals oder Nacken festgehalten bis es vermutlich entweder erstickte oder an Erschöpfung starb. Das Öffnen der dicken Haut stellte auch ein Problem dar und dauerte einige Zeit, es erfolgte immer am Ansatz der Vorderflossen. In vielen Fällen fand bei der Jagd eine Kooperation von zwei Schakalen statt (siehe auch Lamprecht 1978a).

Erstaunlicherweise wurde eine Hyäne, die eine selbst erlegte Robbe verschleppte, selten von Schakalen verfolgt. Das kann daran gelegen haben, dass Hyänen meist mehr als ein Jungtier getötet haben und dadurch standen den Schakalen mehrere frische Beutestücke zur Verfügung.

Trotz unterschiedlicher Anzahl von Schakalen bei den drei Beutetypen, unterschieden sich die Handlingzeiten der Hyänen nicht voneinander. Offensichtlich war auch hier der Konkurrenzdruck nicht groß genug, um die Hyänen zu beeinflussen.

Unterschiede zwischen Fressorten

An der Kolonie gab es keinen Unterschied in den Handlingzeiten der Beute, jedoch unterschieden sich die Handlingzeiten im Bereich „nah“ und „fern“. Auch die Anzahl der Konkurrenten unterschieden sich zwischen den Bereichen „nah“ und „fern“ signifikant.

Der Grund warum sich im Bereich „fern“ weniger Schakale bei einer fressenden Hyäne befanden, kann sich dadurch erklären lassen, dass dieser Bereich in den Hummocks lag und dort eine Hyäne von den Schakalen schlechter visuell lokalisiert werden konnte. Ebenso tragen zum Beispiel Geparden (*Acinonyx jubatus*) und Servale (*Felis serval*) Beutestücke zu einem geschützten Ort (Estes, 1992). Es ist anzunehmen, dass dieses Verhalten als Schutz vor Konkurrenten dienen soll.

Des Weiteren unterschieden sich auch die Fressdauern zwischen den beiden Bereichen. In größerer Entfernung von der Kolonie fraßen Hyänen länger an einem Beutestück als im Nahbereich der Kolonie. Da sich jedoch bei der Handlingzeit an der Kolonie keine Abhängigkeit von der Anzahl der Konkurrenten nachweisen ließ, kann der Großteil dieser Variation der Handlingzeit auch nicht mit der Änderung der Konkurrenz erklärt werden.

Da der Bereich „fern“ mit dem Übergang in die Hummocks begann, können auch mikroklimatische Faktoren für dieses Verhalten verantwortlich sein. Es konnte zwar kein Zusammenhang zur Lufttemperatur festgestellt werden, aber die Temperaturmessung erfolgte an der Beobachtungshütte, die dem Wind stark ausgesetzt war, und unterschied sich aus diesem Grund von den tatsächlichen Bedingungen an der Kolonie. Avery et al. (1987) beschreibt, dass Schakale an der Skelettküste Beutestücke gerne in die küstennahen Hummocks tragen und sie dort auf der Leeseite fressen. Die Windstärke konnte während den Beobachtungen leider nicht gemessen werden. Es wird aber vermutet, dass sie einen Einfluss auf das Verhalten der Tiere hatte, zudem der Wind häufig stark war und Sand aufwirbelte. Die Hummocks und Felsen im Bereich „fern“ konnten mit Sicherheit einen gewissen Schutz gegen die Witterung bieten.

Somit ist anzunehmen, dass Unterschiede in der Handlingzeit zwischen den Bereichen „nah“ und „fern“ eher auf Wetterfaktoren als auf Konkurrenzvermeidung zurückzuführen sind.

5.1.3 Verschleppen eines Beutestückes durch Hyänen in Abhängigkeit vom Konkurrenzdruck

Mit Hilfe dieser Datenaufnahme sollte untersucht werden, ob das Verschleppen von Beutestücken vom Konkurrenzdruck abhängig ist.

In allen Gebieten, in denen Hyänen bis heute beobachtet wurden, haben die Tiere Beutestücke versteckt (Goss, 1986; Mills, 1990). Für eine Hyäne ist es nützlich, Beutestücke vom Beutefundort wegzutragen, um das Anlocken von weiteren Aasfressern zu vermeiden (Mills, 1978). So kann ein Tier bis zu drei Beine von einem Kadaver verstecken, bevor ein Konkurrent die Beute entdeckt (Estes, 1992). Mills (1978) beobachtete in der Kalahari eine Hyäne, die 15 Straußeneier aus einem unbewachten Nest verschleppte.

Es konnte jedoch kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Anzahl der Schakale an der Kolonie und der Entscheidung, ob ein Beutestück weggetragen oder vor Ort gefressen wurde, gefunden werden. Wenn sich Schakale an der Kolonie aufhielten, wurden über 50% der Beutestücke am Beutefundort gefressen, wohingegen 80% der Beutestücke weggetragen wurden, wenn sich kein Schakal an der Kolonie befand.

Wie schon weiter oben erwähnt, könnten Hyänen in Anwesenheit von Konkurrenten vermieden haben Beutestücke wegzutragen, da das Risiko entdeckt zu werden zu hoch war (Lamprecht, 1978a).

Bei der Frage, ob sich die Konkurrenz mit der Strecke oder der Dauer des Verschleppens ändert, konnte keine Korrelation zwischen den Faktoren gefunden werden. Auch wenn subjektiv die Anzahl der verfolgenden Schakale mit der Strecke und der Dauer abnahm, war dieser Effekt nicht signifikant.

Der Großteil der Schakale im Sichtfeld der Beobachtungshütte befand sich in der Nähe der Robbenkolonie, die eine reiche Nahrungsquelle darstellte. Deswegen sollte es für eine Hyäne auf Nahrungssuche günstig sein, Beutestücke von der Kolonie und damit von der Ansammlung von Konkurrenten wegzutragen (Mills, 1978).

Weiterhin sollte das Kosten-Nutzen Verhältnis des Verfolgens für Konkurrenten negativer sein, je weiter und länger die Hyäne ein Beutestück trägt.

Für beide Auswertungsarten gab es sehr wenige Beobachtungen, in denen die Hyänen von mindestens einem Schakal verfolgt wurden. Das kann auch an der allgemein niedrigen Anzahl der Schakale in dieser Saison gelegen haben.

Für die Schakalpopulation war während der Wurfseason der Robben ausreichend Nahrung an der Kolonie vorhanden, so dass kaum Nahrungskonkurrenz herrschte.

Die erhobenen Daten erwecken den Eindruck, dass in dem untersuchten Studiengebiet keine nennenswerte Nahrungskonkurrenz zwischen Hyänen und Schakalen auftritt.

Eine ähnliche Koexistenz zwischen Wölfen (*Canis lupus*) und Kojoten (*Canis latrans*) wurde in Manitoba gefunden (Paquet, 1991; 1992). Dort ernähren sich Kojoten zu einem großen Teil von Kadavern, die von Wölfen gerissen wurden. Damit nutzen beide Prädatoren dieselbe Nahrungsquelle. Die potentielle Konkurrenz wird durch die unterschiedliche Nutzung (jagen und Aas fressen) dieser Nahrungsressource minimiert. Obwohl Kojoten gelegentlich von Wölfen getötet werden, ist der Nutzen, den die Tiere durch das Fressen von verlassenen Wolfsrissen haben, größer als die Gefahr, in direkter Nachbarschaft der Wölfe zu leben.

Ebenso scheinen Hyänen und Schakale die reiche Nahrungsquelle Robben unterschiedlich zu nutzen. Während der Robbenwurfseason ist ausreichend Aas in Form von Plazenten und gestorbenen Jungtieren an der Kolonie vorhanden, so dass keine Konkurrenz entsteht. Aber mit fortschreitender Wurfseason nimmt die natürliche Mortalität der Robben ab. Hyänen hingegen töten häufig mehr als ein Jungtier (Wiesel, 1989). Sie konsumieren auch ein Jungtier selten vollständig, sondern fressen meist nur das Gehirn (Skinner et al., 1995; Wiesel, 1989), wohingegen die Schakale frisch getötete Jungtiere ganz konsumierten. Damit bieten die von Hyänen getöteten Robben für die Schakale eine mit geringen Kosten verbundene Nahrungsquelle und ermöglicht die Koexistenz dieser beiden Prädatoren.

Es wäre interessant zu untersuchen, ob sich die Hyänen in Jahren mit höheren Schakalzahlen an der Kolonie ebenso verhalten, oder ob der Konkurrenzdruck tatsächlich mit der Zahl der Schakale ansteigt.

5.2 Räuber-Beute Beziehung

5.2.1 Flucht der Robben in Abhängigkeit vom Abstand der Hyäne

Die Robben an der Van Reenen Bay Kolonie zeigen Feindvermeidung in Form von Flucht. Dabei spielt die Entfernung von der Hyäne eine entscheidende Rolle, denn sie fliehen häufiger, wenn sich die Hyäne zwischen ihnen oder weniger als drei Robbenlängen entfernt von ihnen bewegt.

Viele Beutetiere von Landraubtieren detektieren ihre Feinde visuell. Dabei haben die Tiere eine bestimmte Fluchtdistanz, bei dessen Unterschreitung die Flucht ausgelöst wird (Lima, 1998; Mills, 1978). Auch Robben reagieren auf Landraubtiere visuell. In einer Untersuchung an Seehunden (*Phoca vitulina concolor*) in Kanada beschreibt Terhune (1985) die Wachsamkeit der Tiere an Land. In kurzen Abständen scannen die Tiere ihre Umgebung, um herannahende Feinde zu erkennen, und fliehen bei Störungen ins Wasser.

Ebenso schienen die Robben Hyänen visuell zu detektieren und bei der Unterschreitung der Fluchtdistanz die Flucht zu ergreifen. Bei den Fluchten, bei denen sich Hyänen in größerem Abstand als drei Robbenlängen zu den Robben befanden, handelte es sich vermutlich um schlafende Tiere, die sich beim Aufwachen vor der unerwarteten Bewegung der anwesenden Hyäne erschrocken haben (eigene Beobachtung). Da jedoch die Robben auch in den Bereichen „in“ und „an“ häufiger keine Reaktion zeigten als flohen, deutet es darauf hin, dass noch andere Faktoren die Fluchtbereitschaft der Robben beeinflussen.

Robben zeigten nicht das von Terhune (1985) beschriebene Wachsamkeitsverhalten, sondern ruhten zum größten Teil mit geschlossenen Augen an der Kolonie und konnten daher die Anwesenheit von Hyänen selten visuell erfassen. Wenn eine Robbe den Kopf hob, war es meist durch die Störung eines Artgenossen, oder weil sie auf den Ruf eines Jungtieres antwortete. Das Fehlen des Wachsamkeitsverhaltens kann an der langen Evolution dieser Pelzrobberart ohne den Einfluss von Landraubtieren liegen. Der Großteil der Wurfkolonien liegt auf unbesiedelten kleinen Felsinseln vor der Küste. Erst im Laufe des letzten Jahrhunderts, als viele dieser Kolonien aufgrund der Ausbeutung

der Robben verschwanden, entstanden sechs Festlandkolonien, in denen die Tiere jetzt neuen Räuberverhältnissen ausgesetzt sind (David, 1989).

Eine weitere Erklärung für das unterschiedliche Fluchverhalten könnte mit der Gruppengröße der fliehenden Robben zusammenhängen. Einzeltiere könnten höhere Wachsamkeit zeigen als Robben in Gruppen, denn bei vielen Tierarten wurde gezeigt, dass Einzeltiere früher fliehen als ganze Gruppen. Altmann (1958) beobachtete, dass Gruppen von Wild vor einem herannahenden Menschen später flohen als einzelne Tiere.

Des Weiteren konnte ein Einfluss der Windrichtung und damit die olfaktorische Erfassung der Hyänen durch die Robben nicht ausgeschlossen werden.

Einfluss des Verhaltens der Hyäne

Weiterhin könnte das Verhalten der Hyänen einen Einfluss auf die Fluchthäufigkeit gehabt haben. Lima (1998) beschreibt mehrere Arbeiten die zeigen, dass sich die Fluchtdistanz in „riskanten“ Situationen vergrößert. Beim Waldmurmeltier (*Marmota monax*) steigt zum Beispiel die Fluchtdistanz mit der Entfernung zum nächsten Zufluchtsort (Bonenfant & Kramer, 1996). Unter demselben Aspekt kann man die Auswertung betrachten, in der die Anzahl der Fluchten höher war während die Hyäne Robben jagte und tötete, dafür aber vernachlässigbar, während die Hyäne in der Kolonie stand und fraß.

Die Einschätzung der Bedrohung durch eine Hyäne hängt wahrscheinlich auch mit der Erfahrung, die sie mit dem Räuber gemacht hat, zusammen (Berger et al., 2001). Tiere können nur aus eigener Erfahrung lernen, einen Räuber zu vermeiden. An der Kolonie gibt es vermutlich zu wenige Robben, die ihr Jungtier in ihrer Gegenwart an eine Hyäne verloren haben. Während dieser Studie bestand der Großteil der getöteten Jungtiere aus einzelnen Jungen oder Jungen aus „pup pods“. Nur ein Jungtier wurde in Gegenwart der Mutter getötet (eigene Beobachtung). Damit haben die Robben nur wenige Möglichkeiten die Bedrohung durch den neuen Räuber zu erkennen und die Erfahrung in Räuberabwehrstrategien umzusetzen.

Einfluss der Saison

Die Fluchthäufigkeit stieg in allen Bereichen im Laufe der Saison, der Effekt war jedoch nicht signifikant.

Im Laufe der Saison ändert sich der Anteil der verschiedenen Robbenkategorien an der Kolonie. Mit fortschreitender Saison befinden sich immer mehr unbeaufsichtigte Jungtiere an der Kolonie, die daraufhin „pup pods“ bilden. Die Anzahl der Weibchen nimmt ab, da diese zur Nahrungssuche ins Meer aufbrechen. Nach der Paarungszeit im Dezember verlassen auch die meisten Bullen das Land und die Harems lösen sich auf. Somit sind im Januar kaum noch Bullen anwesend. Im November sind die meisten Jungtiere noch beaufsichtigt, ab ca. Mitte Dezember ist die Hälfte der Weibchen zur Nahrungssuche auf See und somit ein Großteil der Jungtiere ohne Aufsicht. In dieser Studie wurde ausschließlich auf das Fluchtverhalten geachtet. Da jedoch verschiedene Robbenkategorien unterschiedliches Verhalten zeigen, könnte sich damit auch die Reaktion auf Prädatoren ändern.

Mehrere Autoren beschreiben unterschiedliches Verhalten von Bullen, Muttertieren und Jungen bei Robben. In einer Studie von Harcourt (1992) griffen während der Wurfseason territoriale Bullen der Südamerikanischen Pelzrobbe (*Arctocephalus australis*) die etwa doppelt so großen Mähnenrobben (*Otaria byronia*) an, wenn diese ihr Territorium betraten. Auch Rand (1967) beschreibt Bullen die in der Wurfseason ihre Territorien auch gegen Menschen verteidigen, während der restlichen Zeit aber vor Menschen fliehen. Ebenso sind Robben mit frisch geborenen Jungtieren aggressiver als Robben vor der Geburt oder mit älteren Jungen (Harcourt, 1992).

Die erhöhte Fluchtbereitschaft am Ende der Beobachtungsperiode könnte mit der größeren Anzahl an Jungtieren an der Kolonie in Verbindung gebracht werden. Für Jungtiere war das Risiko, von einer Hyäne getötet zu werden, im Vergleich zu adulten Tieren sehr groß (es konnte nicht beobachtet werden, dass ein adultes Tier von einer Hyäne angegriffen oder getötet wurde). Ydenberg & Dill (1986) beschreiben bei erhöhtem Risiko eine größere Fluchtdistanz (siehe oben).

Eine weiterführende Studie sollte daher auf die fliehende Robbenkategorie eingehen, um diese Vermutung zu untersuchen.

Einfluss der Lufttemperatur

Die Fluchtbereitschaft der Robben nahm bei steigender Lufttemperatur in den Bereichen „in“ und „an“ zu. Eine mögliche Erklärung ist, dass bei höheren Temperaturen die Aktivität der adulten Robben an der Kolonie höher ist, da diese in der Regel das Wasser zum Abkühlen aufsuchen (Rand 1967). Für Jungtiere trifft dies erst später in der Saison zu, nachdem sie schwimmen gelernt haben. Dementsprechend wäre der Anstieg der Fluchtbereitschaft bei höheren Temperaturen auf eine erhöhte Wachsamkeit der adulten Robben zurückzuführen.

Zudem könnte auch unterschiedliches Verhalten der Robbenkategorien einen Einfluss auf die Anzahl der Fluchten gehabt haben, da sich die „Zusammensetzung“ der Kolonie mit der Lufttemperatur änderte.

Es wäre allerdings noch nachzuprüfen, ob verschiedene Kategorien von Robben tatsächlich Unterschiede im Fluchtverhalten zeigen und daraus folgend die beiden oben genannten Effekte damit in Verbindung gebracht werden können.

5.2.2 Angriff von Robben auf herannahende Hyänen

Bei der Untersuchung des Räuberabwehrverhaltens in Form von Angriffen auf Hyänen wurden während der Datenaufnahme kaum Interaktionen zwischen Räuber und Beute beobachtet. Aufgrund des kleinen Stichprobenumfangs konnten die Ergebnisse nicht statistisch ausgewertet werden und demnach auch nicht nachgewiesen werden ob sich die verschiedenen Robbenkategorien den Räubern gegenüber unterschiedlich verhalten. Aktives Räuberabwehrverhalten gegen Landraubtiere, wie mobbing bei Vögeln, ist bei Robben nicht bekannt (Wells et al., 1999). Aber, obwohl Robben an Land sehr gesellig sind und viel Körperkontakt mit Artgenossen suchen (Gentry, 2002, Rand, 1967), verteidigen Mütter oft ihre Jungtiere gegen andere Weibchen und Bullen (Oftedal et al., 1987), und wie schon weiter oben erwähnt, greifen Bullen oft Eindringlinge in ihrem Territorium an.

Obgleich eine Hyänen bei den wenigen beobachteten Angriffen der Robbe mit Jungtier zweimal keine Reaktion zeigte und sich einmal wiederholt annäherte, konnte die Mutter in allen Fällen ihr Jungtier erfolgreich verteidigen. Wenn dagegen ein einzelnes Jungtier

den herannahenden Räuber angriff, zeigte dieser keine Reaktion und das Jungtier wurde getötet. Trotz der geringen Datenmenge kann man annehmen, dass die Verteidigung von adulten Tieren erfolgreich ist

Bei der Beobachtung von Maultierhirschen (*Odocoileus hemionus*) in Alberta, die von Kojoten bejagt wurden, konnten ähnliche Schlüsse gezogen werden (Lingle & Pellis, 2002). Alle Kälber, die von ihren Müttern verteidigt wurden, konnten entkommen. Ebenso überlebten hier aber auch alle Kälber, die sich selber verteidigten. Dagegen wurden alle Tiere, die ohne Verteidigung flohen, getötet. Dass bei den Hirschen auch der Angriff der Kälber erfolgreich war, liegt vermutlich daran, dass diese Jungtiere verhältnismäßig größer als ihre Räuber sind und mit ihren Hufen eine erfolgreiche Verteidigungswaffe besitzen.

Abschließend kann daher gesagt werden, dass durch die mangelnde Wachsamkeit herannahende Hyänen nicht immer entdeckt werden und das Fluchtverhalten damit uneffektiv ist. Die Verteidigung durch Angriff, ist bei adulten Tieren erfolgreich. Aber da die Robben nur ihr eigenes Jungtier verteidigen, und zudem häufig von der Kolonie abwesend sind, ist auch diese Verhalten nicht wirksam.

6 Zusammenfassung

In dieser Studie wurde das Vorhandensein von Nahrungskonkurrenz und deren Einfluss auf das Verhalten von Braunen Hyänen (*Hyaena brunnea*) untersucht.

Zudem wurde, angesichts des erst wenige Jahrzehnte alten Räuber-Beute-Verhältnisses, die Feindvermeidung der Kap-Pelzrobben (*Arctocephalus pusillus pusillus*) gegenüber Hyänen betrachtet.

An der Küste der südlichen Namib sind Schabrackenschakale (*Canis mesomelas*) und Braune Hyänen die am häufigsten vorkommenden Landraubtiere. Die sich auf dem Festland befindenden Robbenkolonien stellen eine konzentrierte und permanente Nahrungsressource für beide Arten dar, an denen sie die gleiche zeitliche ökologische Nische nutzen.

Der Konkurrenzdruck von Seiten der Schakale ist abhängig vom Beutetyp, mit dem sich eine Hyäne beschäftigt, vom Ort, an dem sie sich mit der Beute befindet, und von der Dauer des Verschleppens der Beute. Allerdings wird weder die Handlingzeit der Hyänen, noch die Häufigkeit des Beuteverschleppens vom Konkurrenzdruck beeinflusst.

Folglich konnte zwischen beiden Arten keine signifikante Nahrungskonkurrenz festgestellt werden, obwohl sie in diesem Gebiet dieselbe Nahrungsressource nutzen und auch dieselbe zeitliche ökologische Nische besetzen. Das im Überfluss vorhandene Nahrungsangebot ermöglicht vermutlich die Koexistenz der beiden Arten ohne ersichtliche Konkurrenz.

Die Kap-Pelzrobben zeigen gegenüber Hyänen Fluchtverhalten, wobei sich mehr Fluchten ereignen, wenn sich die Hyäne in der Nähe der Robben aufhält. Die Fluchthäufigkeit wird zudem vom Verhalten der Hyäne, von der Lufttemperatur und von der Saison beeinflusst. Allerdings versäumen die Robben häufig zu fliehen, da sie die meiste Zeit mit geschlossenen Augen an Land liegen und dadurch die anwesende Hyäne nicht bemerken.

Herannahende Hyänen werden gelegentlich auch von Robben angegriffen. Hierbei sind Angriffe von adulten Tieren erfolgreich, Angriffe von Jungtieren üben jedoch keinen Einfluss auf das Jagdverhalten der Hyänen aus. Da Hyänen aber nur beim Töten von Jungtieren beobachtet wurden und diese einen großen Teil der Zeit alleine an der

Kolonie verbringen, kann dieses Verhalten nicht als effektives Räuberabwehrverhalten betrachtet werden.

Demzufolge konnte bei den Robben keine wirksame Feindvermeidung gegenüber Landraubtieren beobachtet werden.

7 Danksagung

Herrn Prof. Dr. H.-U. Schnitzler danke ich, dass er die Betreuung dieser Arbeit übernommen hat.

Für die Übernahmen der Zweitkorrektur danke ich Herrn Prof. Dr. E. Müller.

Mein besonderer Dank gilt Dipl. Biol. Ingrid Wiesel, die mir ermöglicht hat diese Arbeit im Rahmen des Brown Hyena Research Project durchzuführen und die mir mit ihrer Begeisterung und fachlichen Kenntnis immer wieder weiter half.

Dr. Udo Gansloßer danke ich zum einen für die Vermittlung dieser Arbeit und zum anderen für sein schnelles und hilfreiches Korrekturlesen.

Tanja Jäkel danke ich für ihre Unterstützung bei der Datenaufnahme und für eine harmonische Zeit in der Wüste.

Der Firma NAMDEB danke ich für die Zugangsberechtigung in das Sperrgebiet und für die Bereitstellung der ALS-Aufnahmen.

Bei der Alfred-Gottschalk-Stiftung, vor allem bei Herrn Dr. M. Herbert, möchte ich mich für die finanzielle Unterstützung bedanken.

Klemen danke ich für die Hilfe bei meinen zahlreichen statistischen Fragen.

Meinem Freund Patric Hohage danke ich für sein Verständnis für meine unkonventionellen Wünsche und für seine unermüdliche Unterstützung, egal auf welchem Erdteil ich mich gerade befand.

Für das Korrekturlesen möchte ich meinen Eltern, Patric, Dr. Björn Siemers und Dr. Jo Ostwald ganz herzlich danken.

8 Zitierte Literatur

- Alcock, J. (1996). Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Gustav Fischer. Stuttgart, Jena, New York
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour* 49, 227 - 267
- Altman, M. (1958). The flight distance in free-ranging big game. In: *J. Wildl. Management* 22, 207 - 209
- Arnould, J. P. Y. (2002). Southern Fur Seals. Seiten 1146 – 1151. In: Perrin, W. F., Würsig, B. & J. G. M. [Eds.]. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. San Diego
- Avery, G., Avery, D. M., Braine, S. & Loutit, R (1987). Prey of coastal black-backed jackal *Canis mesomelas* (Mammalia: Canidae) in the Skeleton Coast Park, Namibia. In: *J. Zool., London* 213, 81 – 94
- Begon, M. E., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1998). *Ökologie*. Spektrum akademischer Verlag. Heidelberg, Berlin
- Bekoff, M., Diamond, J. & Mitton, J. B. (1981). Life-History Patterns and Sociality in Canids: Body Size, Reproduction, and Behavior. In: *Oecologia* 50, 386 - 390
- Bekoff, M., Daniels, T. J. & Gittleman, J. L. (1984). Life History Patterns and the Comparative Social Ecology of Carnivores. In: *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15, 191 - 232
- Berger, J., Swenson, J. E. & Persson, I.-L. (2001). Recolonizing Carnivores and Naive Prey: Conservation Lessons from Pleistocene Extinctions. In: *Science* 291, 1036 - 1039
- Bonefant, M. & Kramer, D. L. (1996). The influence of distance to burrow on flight initiation distance in the woodchuck, *Marmota monax*. In: *Behav. Ecol.* 76, 299 - 303
- Bothma, J. du P., Nel, J. A. J. & Macdonald, A. (1984). Food niche separation between four sympatric Namib Desert carnivores. In: *J. Zool., London* 202, 327 - 340
- Bowen, W. D. (1981). Variation in coyote social organization: the influence of prey size. In: *Can. J. Zool.* 59, 639 - 652
- Burns, J. J. (1970). Remarks on the Distribution and Natural History of Pagophilic Pinnipeds in the Bering and Chukchi Sea. In: *J. Mamm.* 51(3), 445 - 454
- Creel, S., Spong, G. & Creel, N. (2001). Interspecific competition and the population biology of extinction-prone carnivores. Seiten 35 – 60. In: Gittleman, J. L.,

-
- Funk, S. M., Macdonald, D. W. & Wayne, R. K. [Eds.]. *Carnivore Conservation*. Cambridge University Press. Cambridge
- David, J. H. M. (1989). Seals. In: Payne, A. & Crawford, R. - *Oceans of Life off Southern Africa*. Cape Town
- Dehn, M. M. (1990). Vigilance for predators: detection and dilution effects. In: *Behav. Ecol. Sociobiol.* 26, 337 - 342
- Eaton, R. L. (1976). The Brown Hyena: A Review of Biology, Status, and Conservation. In: *Mammalia* 40 (3), 377 - 399
- Estes, R. D. (1992). *The Behavior Guide to African Mammals*. The University of California Press. Berkeley, Los Angeles, London
- Ferguson, J. W. H., Galpin, J. S. & de Wet, M. J. (1988). Factors affecting the activity patterns of black-backed jackals *Canis mesomelas*. In: *J. Zool.*, London 214, 55 - 69
- Ferguson, J. W. H., Nel, J. A. J. & de Wet, M. J. (1983). Social organization and movement patterns of Black-backed jackals *Canis mesomelas* in South Africa. In: *J. Zool.*, London 199, 487 - 502
- Gentry, R. L. (2002). Eared Seals (*Otariidae*). Seiten 348 – 351. In: Perrin, W. F., Würsig, B. & J. G. M. [Eds.]. *Encyclopedia of Marine Mammals*. Academic Press. San Diego
- Goss, R. A. (1986). The influence of food source on the behavioural ecology of brown hyaenas *Hyaena brunneain* the Namib Desert. Msc. Thesis, unveröffentlicht, University of Pretoria
- Hanssen, L. & Stander, P. (2003). *Namibia Large Carnivore Atlas Vol. 2*. Windhoek
- Harcourt, R. (1992). Factors affecting early mortality in the South American fur seal (*Arctocephalus australis*) in Peru: density-related effects and predation. In: *J. Zool.*, London 226, 259 - 270
- Hofer, H. & Mills, M. G. L. (1998). Worldwide Distribution of Hyaenas. Seiten 39 – 63. In: Mills, M. G. L. & Hofer, H. [compilers]. *Hyaenas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Hyaena Specialist Group. IUCN, Gland, Schweiz und Camebridge
- Jenks, S. M. & Werdelin, L. (1998). Taxonomy and Systematics of Living Hyaenas (Family Hyaenidae). Seiten 8 – 17. In: Mills, M. G. L. & Hofer, H. [compilers]. *Hyaenas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Hyaena Specialist Group. IUCN, Gland, Schweiz und Camebridge
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1996). *Einführung in die Verhaltensökologie*. 3. Auflage. Blackwell Wissenschafts-Verlag. Berlin, Wien

-
- Kruuk, H. (1975). Functional aspects of social hunting by carnivores. Seiten 119 – 141. In: Baerends, G.; Beer, C. & Manning, A. Function and Evolution in Behaviour. Oxford University Press. Oxford
- Lamprecht, J. (1978a). On diet, foraging behaviour and interspecific food competition of jackals in the Serengeti National Park, East Africa. In: Z. Säugetierkunde 43, 210 - 223
- Lamprecht, J. (1978b). The Relationship between Food Competition and Foraging Group Size in some Larger Carnivores. In: Z. Tierpsychologie 46, 337 - 343
- Leser, H. (1976). Südwestafrika – eine geographische Landeskunde, Windhoek
- Lima, S. L. (1998). Stress and Decision Making under the Risk of Predation: Recent Developments from Behavioral, Reproductive, and Ecological Perspectives. In: Advances in the study of Behavior 27, 215 – 290
- Lingle, S. & Pellis, S. M. (2002). Fight or Flight? Antipredator behavior and the escalation of coyote encounters with deer. In: Oecologia 131, 154 - 164
- Logan, R. F. (1972). The Geographical Divisions of the Deserts of South West Africa. In: Impulse eines Landes extremer Bedingungen für die Wissenschaft: Festschrift zum 80. Geburtstag von Fritz Gaerdes, Okahandja, Südwestafrika
- Loveridge, A. J. & Macdonald, D. W. (2003). Niche separation in sympatric jackals (*Canis mesomelas* and *Canis audustus*). In: J. Zool., London 259, 143 - 153
- Macdonald, D. (1984). The Encyclopedia of Mammals: 1. George Allen & Unwin, London
- Machlis, L. & Dodd, P. W. D. (1985). The Pooling Fallacy: Problems Arising when Individuals Contribute More than One Observation to the Data Set. In: Z. Tierpsychologie 68, 201 - 214
- Martin, P. & Bateson, P. (1986). Measuring Behaviour: an introductory guide. Cambridge University Press, Cambridge
- Miller, E. H. (1975). A Comparative Study of Facial Expressions of two Species of Pinnipeds. In: Behaviour 53, 268 - 284
- Mills, M. G. L. (1978). Foraging Behaviour of the Brown Hyaena (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) in the Southern Kalahari. In: Z. Tierpsychol. 48, 113 - 141
- Mills, M. G. L. (1982a). Factors affecting group size and territory size of the Brown hyaena, *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. In: J. Zool., Lond. 198, 39 - 51
- Mills, M. G. L. (1982b). The Mating System of the Brown Hyaena, *Hyaena brunnea* in the Southern Kalahari. In: Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 131 – 136

- Mills, M. G. L. (1987). Behavioural adaptations of brown and spotted hyaenas in the southern Kalahari. In: S. Afr. J. Sci. 83, 595 – 598
- Mills, M. G. L. (1990). Kalahari Hyaenas: Comparative Behavioural Ecology of Two Species. Unwin Hyman. London
- Moehlman, P. D. (1979). Jackal helpers and pup survival. In: Nature 277, 382 - 383
- Moehlman, P. D. (1987). Social Organization in Jackals. In: American Scientists 75, 366 – 375
- Nentwig, W., Bacher, S., Beierkuhnlein, C., Brandl, R. & Grabherr, G. (2004). Ökologie. Spektrum Akademischer Verlag. Heidelberg, Berlin
- Oftedal, O. T., Boness, D. J. & Tedman, R. A. (1987). The Behavior, Physiology, and Anatomy of Lactation in the Pinnipedia. In: Curr. Mamm. 1, 175 - 245
- Oosthuizen, W. H., Meyer, M. A., David, J. H. M., Summers, N. M., Kotze, P. G. H. & Swanson, S. W. (1997). Variation in jackal numbers at the Van Reenen Bay seal colony with comment on likely importance of jackals as predators. In: S. Afr. J. Wildl. Res. 27 (1), 26 - 28
- Owens, M. & Owens, D. (1979a). The Secret Society of the Brown Hyenas. In: Afr. Wildlife 33 (3), 26 - 29
- Owens, D. & Owens, M. (1979b). Notes on social organization and behavior in brown hyenas (*Hyaena brunnea*). In: Journal of Mammalogy 60 (2), 405 – 408
- Owens, D. & Owens, M. (1984). Helping behaviour in brown hyenas. In: Nature 308, 843 - 845
- Owens, D. & Owens, M. (1996). Social dominance and reproductive patterns in brown hyenas, *Hyaena brunnea*, of the central Kalahari desert, In: Anim. Behav. 51, 535 - 551
- Paquet, P. C. (1991). Winter Spatial Relationships of Wolves and Coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. In: J. Mamm. 72(2), 397 - 401
- Paquet, P. C. (1992). Prey Use Strategies of Sympatric Wolves and Coyotes in Riding Mountain National Park, Manitoba. In: J. Mamm. 73(2), 337 - 343
- Pennycuik, C. J. & Rudnai, J. (1970). A Method of Identifying Individual Lions *Panthera leo* with an Analysis of the Reliability of Identification. In: J. Zool., London 160, 497 - 508
- Rand, R. W. (1967). General behaviour on land and at sea. In: Rand, R. W. The Cape fur-seal (*Arctocephalus pusillus*). Cape Town
- Seely, M. (1995). Climate. In: Pallett, J. (Ed.). The Sperrgebiet: Namibia's least known Wilderness. Windhoek

-
- da Silva, J. & Terhune, J. M. (1988). Harbour Seal grouping as an anti-predator strategy. In: Anim. Behav. 36, 1309 - 1316
- Skinner, J. D. & van Aarde, R. J. (1981). The distribution and ecology of the brown hyaena *Hyaena brunnea* and spotted hyaena *Crocuta crocuta* in the central Namib Desert. In: Madoqua 12 (4), 231 - 239
- Skinner, J. D., van Aarde, R. J. & Goss, R. A. (1995). Space and resource use by brown hyenas *Hyaena brunnea* in the Namib Desert. In: J. Zool., Lond. 237, 123 - 131
- Smithers, R. H. N. (1983). The Mammals of the Southern African Subregion. University of Pretoria, Pretoria
- SPSS Inc. [Ed.]. (2000a). Systat 10. Statistics I. Chicago
- SPSS Inc. [Ed.]. (2000b). Systat 10. Statistics II. Chicago
- Stirling, I. (1977). Adaptions of Weddell and ringed seals to exploit the polar fast ice habitat in the absence or presence of surface predators. Seiten 741 – 748. In: Llano, G. A. [Ed.]. Adaptions within Antarctic Ecosystems. Proceedings 3rd SCAR Symposium Antarctic Biology. Washington
- Stuart, C. T. & Shaughnessy, P. D. (1984). Content of *Hyaena brunnea* and *Canis mesomelas* scats from southern coastal Namibia. In: Mammalia 48 (4), 611 - 612
- Terhune, J. M. (1985). Scanning Behavior of Harbor Seals on Haul-Out Sites. In: J. Mamm. 66 (2), 392 - 395
- Townend, J. (2003). Practical Statistics for Environmental and Biological Scientists. Wiley. Chichester
- Townsend, C. R., Begon, M. & Harper, J. L. (2003). Essentials of Ecology. 2nd Edition. Blackwell Publishing. Oxford, Berlin
- Trillmich, F. (1990). The Behavioral Ecology of Maternal Effort in Fur Seals and Sea Lions. In: Behaviour 114, 3-20
- Trillmich, F. (1996). Parental Investment in Pinnipeds. In: Advances in the Study of Behavior 25, 533 – 575
- Trillmich, F. (2002). Sociobiology. Seiten 1117 – 1123. In: Perrin, W. F., Würsig, B. & J. G. M. [Eds.]. Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press. San Diego
- van Valkenburgh, B. & Wayne, R. K. (1994). Shape Divergence associated with Size Convergence in Sympatric East African Jackals. In: Ecology 75 (6), 1567 – 1580
- Vere Shannon, L. (1989). The Physical Environment. In: Payne, A. & Crawford, R. Oceans of Life off Southern Africa. Cape Town

-
- de Villiers, D. J. & Roux, J.-P. (1992). Mortality of newborn pups of the South African Fur Seal *Arctocephalus pusillus pusillus* in Namibia. S. Afr. J. mar. Sci. 12, 881 - 889
- Weller, D. W. (2002). Predation on Marine Mammals. Seiten 985 – 994. In: Perrin, W. F., Würsig, B. & J. G. M. [Eds.]. Encyclopedia of Marine Mammals. Academic Press. San Diego
- Wells, R. S., Boness, D. J. & Rathbun, G. B. (1999). Behavior. Seiten 324 – 422. In: Reynolds, J. E. & Rommel, S. A. [Eds.]. Biology of Marine Mammals. Smithsonian Institution Press, Washington und London
- Wiesel, I. (1998). Beobachtungen Brauner Hyänen (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) an einer Robben-Kolonie in der südlichen Namibwüste, Namibia: Zur Nahrungsökologie und zum Jagdverhalten. Diplomarbeit, unveröffentlicht, Universität Hamburg
- Ydenberg, R. C. & Dill, L. M. (1986). The Economics of Fleeing from Predators. In: Advances in the Study of Behavior 16, 229 - 249
- Zar, J. H. (1999). Biostatistical Analysis. 4th Edition. Prentice Hall International, Inc. New Jersey

weitere:

<http://www.wetteronline.de/> .(2004). WetterOnline Meteorologische Dienstleistungen GmbH. Bonn

Ministry of Fisheries and Marine Resources Lüderitz, Namibia

9 Anhang

2 Aufnahmebögen