

**Beobachtungen Brauner Hyänen (*Hyaena brunnea*
Thunberg, 1820) an einer Kap-Pelzrobbe-Kolonie in der
südlichen Namibwüste, Namibia:**

Zur Nahrungsökologie und zum Jagdverhalten



**Beobachtungen Brauner Hyänen (*Hyaena brunnea*
Thunberg, 1820) an einer Kap-Pelzrobben-Kolonie in der
südlichen Namibwüste, Namibia:**

Zur Nahrungsökologie und zum Jagdverhalten

Diplomarbeit

im Fachbereich Biologie
der Universität Hamburg

vorgelegt von
Ingrid Wiesel

Gutachter: Prof. Dr. Harald Schliemann
Zweitgutachter: Prof. Dr. Jakob Parzefall

Hamburg, im August 1998

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Nahrungserwerbsverhalten Brauner Hyänen	4
1.2	Historische Betrachtung der Kap-Pelzrobber Kolonien.....	5
1.3	Zielsetzung.....	6
2	Biologie und Verhalten der Braunen Hyänen (<i>Hyaena brunnea</i>)	7
2.1	Systematische Einteilung.....	7
2.2	Biologie.....	7
2.3	Verbreitungsgebiet.....	7
2.4	Soziales System.....	8
2.5	Verhalten.....	9
3	Biologie und Verhalten der Kap-Pelzrobber (<i>Arctocephalus pusillus pusillus</i>)	10
3.1	Systematische Einteilung.....	10
3.2	Biologie.....	10
3.3	Verbreitung.....	10
3.4	Jahreszeitlicher Rhythmus und Organisation einer Kolonie.....	11
3.5	Verhalten.....	12
3.5.1	Bullen	12
3.5.2	Weibchen.....	13
3.5.3	Neugeborene Jungtiere.....	13
4	Material und Methoden	15
4.1	Untersuchungsgebiet.....	15
4.2	Berechnung der Koloniefäche.....	19
4.3	Nahrungsangebotsermittlung für Braune Hyänen und Mortalitätsursache bei Pelzrobber.....	19
4.4	Recapture (Wiederfinden) markierter Pelzrobberkadaver.....	25
4.5	Kotanalysen.....	25
4.6	Ermittlung der Aktivitätszeiten der Braunen Hyänen.....	28
4.7	Fotoidentifikation und Markierung der Braunen Hyänen.....	28
4.8	Einfluß des Jagderfolges auf die Pelzrobber-Population.....	30

4.9	Erstellung eines Ethogramms des Funktionskreises "Jagd"	31
4.10	Hilfsmittel der Datenauswertung	31
5	Ergebnisse	33
5.1	Nahrungsökologie	33
5.1.1	Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen	33
5.1.2	Nahrungsangebot für Braune Hyänen an toten neugeborenen Pelzrobben	34
5.1.3	Anteil der Hyänenprädation an der Pelzrobben Mortalität	37
5.1.4	Unabhängigkeit des Mortalitätsfaktors Hyänenprädation	38
5.1.5	Mögliche Auswirkungen der Hyänenprädation auf die Population der Pelzrobben	42
5.2	Verhalten	44
5.2.1	Aktivitätsmuster der Braunen Hyänen	44
5.2.2	Jagdverhalten Brauner Hyänen an Pelzrobben-Kolonien	47
5.2.3	Nahrungsauswahl und -ausbeute	50
5.2.4	Auftreten bestimmter Tötungsereignisse	51
6	Diskussion	54
6.1	Nahrungsspektrum Brauner Hyänen an der Wolf Bay Kolonie	54
6.2	Natürliche Mortalität der Pelzrobben	56
6.3	Hyänenprädation an der Wolf Bay Kolonie	59
6.4	Nahrungserwerbsverhalten Brauner Hyänen	60
6.4.1	Aktivitätszeiten Brauner Hyänen an der Wolf Bay Kolonie	61
6.4.2	Jagdverhalten Brauner Hyänen	63
6.4.3	Ausbeute der Nahrung und das Auftreten bestimmter Tötungsereignisse	67
6.5	Feindabwehr- und Feindvermeidungsverhalten der Pelzrobben	72
6.6	Einfluß der Hyänenprädation auf die Pelzrobben-Population	73
6.7	Bedeutung der Pelzrobben für die Hyänenpopulation	76
6.8	Abschließende Bemerkungen und Ansätze zur Weiterführung der Studie	77
7	Zusammenfassung	79
8	Danksagung	81
9	Literaturverzeichnis	83
10	Anhang	91

Abbildungsverzeichnis

Abb. 2.3-1: Verbreitungsgebiet der Braunen Hyäne	8
Abb. 3.3-1: Verbreitungsgebiete der Südlichen Pelzrobben	11
Abb. 4.1-1: Karte Namibias	16
Abb. 4.1-2: Schematische Zeichnung der Wolf Bay Kolonie	17
Abb. 4.1-3: Einteilung der Kolonie in Sample Areas	17
Abb. 4.1-4: Bildausschnitt der Wolf Bay Kolonie mit Beobachtungshütte	18
Abb. 4.3-1: Angespülte Pelzrobben an der Bucht Wolf Bay	21
Abb. 4.3-2: Zustand zwei Tage alter Pelzrobben	22
Abb. 4.3-3: "Mass Kill" verursacht durch eine Braune Hyäne	22
Abb. 4.3-4: Darstellung eines "Excessive Kills"	23
Abb. 4.3-5: Darstellung eines "Surplus Kills"	23
Abb. 4.3-6: Präparierter Pelzrobberschädel nach einem "Surplus Kill"	24
Abb. 4.5-1: Territorienengrenze zweier Brauner Hyänen Clans	27
Abb. 4.7-1: Skizzenblatt für Identifikationszeichnungen	29
Abb. 4.7-2: Aufnahmebogen für betäubte Hyänen	29
Abb. 4.7-3: Ohrmarkierungen und Beispiele	29
Abb. 4.8-1: Luftaufnahme der Wolf Bay Kolonie zur Auszählung der Pelzrobben	31
Abb. 4.10-1: Exemplarischer Box- und Whisker-Plot	32
Abb. 5.1.2-1: Kumulative Mortalitätsrate neugeborener Pelzrobben	34
Abb. 5.1.2-2: Unterschiede in der natürlichen Mortalität neugeborener Pelzrobben	35
Abb. 5.1.2-3: Einfluß der Windgeschwindigkeit und Windrichtung auf die Mortalität von Pelzrobben	35
Abb. 5.1.2-4: Anzahl toter Pelzrobben an der Bucht Wolf Bay	36
Abb. 5.1.2-5: Unterschiede in der Anzahl toter Pelzrobben an der Bucht Wolf Bay	36
Abb. 5.1.3-1: Kumulative Mortalitätsrate bedingt durch Hyänenprädation	37
Abb. 5.1.3-2: Vergleich der Mortalität bedingt durch Hyänenprädation	37
Abb. 5.1.4-1: Gewichtsvergleich toter und lebendiger Pelzrobben	39
Abb. 5.1.4-2: Gewichtsvergleich toter und lebendiger Pelzrobben verschiedener Altersklassen	41
Abb. 5.1.5-1: Mortalitätsfaktoren bei neugeborenen Pelzrobben	42
Abb. 5.1.5-2: Identifikationsskizzen der Braunen Hyänen	43
Abb. 5.2.1-1: Prozentualer Anteil der Hyänensichtungen während unterschiedlicher Tageszeiten	45
Abb. 5.2.1-2: Anzahl der Hyänensichtungen während unterschiedlicher Perioden	45
Abb. 5.2.1-3: Temperatur- und Sichtungsdifferenz	47
Abb. 5.2.2-1: Typische Situationen und Jagdsequenzen Brauner Hyänen	49
Abb. 5.2.2-2: Typische Jagdsequenz bei "Mass Kills"	50
Abb. 5.2.3-1: Ausbeute getöteter Pelzrobben	51
Abb. 5.2.4-1: Mondphaseneinfluß bei Tötungsereignissen	52

Abb. 5.2.4-2: Wettereinfluß bei Tötungen und Tötungsereignissen	52
Abb. 10-1: Kap-Pelzrobber-Kolonien im südlichen Afrika	91
Abb. 10-2: Wolf Bay Kolonie vor Beginn der Pelzrobber-Wurfsaison	92
Abb. 10-3: Wolf Bay Kolonie nach Beginn der Pelzrobber-Wurfsaison	92
Abb. 10-4: An Überhitzung gestorbene Pelzrobber	93
Abb. 10-5: Darstellung des Schädels eines "Excessive Kills"	93
Abb. 10-6: Von Brauner Hyäne vollständig gefressene Pelzrobber	94
Abb. 10-7: Von einem Schakal gefressene Pelzrobber	94

Tabellenverzeichnis

Tab. 4.2-1: Meßgenauigkeit des Telemeters	19
Tab. 5.1.1-1: Prozentualer Anteil der Nahrungsreste in den Kotproben	33
Tab. 5.1.2-1: Allgemeine Angaben zu den Sample Areas	34
Tab. 5.1.3-1: Tötungsereignisse und Tötungen	38
Tab. 5.1.4-1: Lineare Regressionsformeln des Gewichtsvergleiches toter und lebendiger Pelzrobber	39
Tab. 5.1.4-2: Durchschnittsgewicht toter und lebendiger Pelzrobber	42
Tab. 5.1.5-1: Minimum-/Maximum Abschätzung des Prädationseinflusses auf Pelzrobber Population	44
Tab. 5.2.1-1: Beobachtungstage und Hyänensichtungen	46
Tab. 5.2.1-2: Tagestemperaturen an der Wolf Bay Kolonie	46
Tab. 5.2.2-1: Beobachtungen von Tötungsereignissen	48

1 Einleitung

Das Verhalten von Lebewesen wird durch den Vergleich mit den Kosten und Nutzen eines alternativen Verhaltens bestimmt und entschieden. Dabei stellen alle Anpassungen heutiger Lebewesen einen Kompromiß zwischen Kosten- und Nutzenabwägung dar (KREBS & KACELNIK 1993). Beziehungen zwischen Arten beruhen oft auf Gegenseitigkeit, wie z.B. bei blütenbestäubenden Insekten und Pflanzen, da jeder Partner einen Nettogewinn erzielt. Bei Räuber-Beute-Beziehungen liegt der Vorteil jedoch einseitig auf der Seite des Räubers (KREBS & DAVIES 1984). Aber auch diese Beziehungen sind nicht nur durch die Aktionen des Räubers geprägt, sondern auch durch das Verhalten und die Ökologie der Beutetiere (KRUUK & TURNER 1967). Im Laufe der Evolution erhöht sich die Effektivität des Räubers, im Gegenzug steigert sich jedoch auch die Fähigkeit der Beutetiere zu entfliehen. Auf eine Anpassung folgt eine Gegenanpassung. Bei Räuber-Beute-Beziehungen bestimmt im wesentlichen die Effektivität des Räubers die Stabilität und Beständigkeit des Systems. Sehr effektive Räuber würden das System großen Schwankungen aussetzen, die zum Aussterben einer oder beider Arten führen könnten (KREBS & DAVIES 1984). Laut SLATKIN (1979) und MAYNARD SMITH (1979) (zitiert in KREBS & DAVIES 1996) neigen Räuber-Beute-Systeme jedoch zur Stabilität. Dies wird durch "umsichtiges" Bejagen, Auslöschung instabiler Gruppen und den Vorsprung der Beuteorganismen im evolutiven Wettlauf erreicht (stärkerer Selektionsdruck und oftmals kürzere Generationsdauer). Aber auch hier werden im Laufe der Evolution Kompromisse geschlossen, da Räuber-Beute-Beziehungen in der Regel dem Einfluß von mehr als zwei Arten ausgesetzt sind.

Die optimale Effizienz der Nahrungssuche wird durch Entscheidungen über die Art der Beute und die Art der Nahrungssuche bestimmt (KREBS & KACELNIK 1993, ESTES 1991). Tiere sollten die Energie, die bei der Nahrungssuche pro Einheit gewonnen wird, maximieren (ALCOCK 1993), um eine Verbesserung der Überlebenschance und eine Maximierung des Reproduktionserfolges zu erreichen. Real muß wieder ein Kompromiß zwischen optimaler Nahrungssuche und anderen Aktivitäten wie Feindvermeidung und Territorialverteidigung eingegangen werden (KREBS & KACELNIK 1993, ALCOCK 1993).

Laut ENDLER (1993) umfaßt erfolgreiche Prädation sechs Stufen: (1) Die Begegnung mit potentieller Beute, (2) das Erkennen als Beute, (3) die Identifikation als genießbare Beute, (4) die Annäherung an die Beute bzw. der Angriff, (5) die Unterwerfung der Beute und (6) das Fressen der Beute. Das Abwehrverhalten der Beutetiere zielt jedoch darauf hin, diese Kette so früh wie möglich zu unterbrechen. Beispielsweise wird die Begegnung mit dem Räuber durch seltenes Vorkommen der Beute reduziert (CURIO 1976). Dem Fressen kann schließlich z.B. durch Gifte entgangen werden. Der Räuber hingegen versucht so schnell wie möglich ans Ziel zu gelangen um die Möglichkeit der Kettenunterbrechung zu minimieren.

Zur Ordnung der Carnivora gehören sowohl terrestrisch wie auch aquatisch lebende Säugetiere. Sie sind mit dem Jagdinstinkt ausgerüstet (ESTES 1991) und ihr Jagdverhalten zeichnet sich durch Strategie, Schlagkraft, Genauigkeit und Vielgestaltigkeit aus (MACDONALD 1992). Carnivoren bilden unterschiedliche und komplexe Gesellschaften und jagen oft gemeinschaftlich. Das gemeinschaftliche Jagen ist jedoch nicht die Grundlage für das soziale Leben und hat nichts mit dessen Ursprung und Wahrung zu tun. Laut MACDONALD (1983) ziehen Carnivoren gemeinsam umher, um große und schnelle Beute besser zu fangen (z.B. Wölfe (*Canis lupus*) und Löwen (*Panthera leo*)) oder zum Schutz vor anderen Raubtieren, die, wie im Falle der Zebramangusten (*Mungos mungo*), gemeinschaftlich vertrieben werden. Trotzdem gibt es viele in sozialen Gruppen lebende Raubtiere, die einzeln auf Nahrungssuche gehen, wie z. B. der Europäische Dachs (*Meles meles*) und die Braune Hyäne (*Hyaena brunnea*).

Aufspür- und Fangtechniken variieren nach Art des Räubers und Art der Beute stark (BEN-DAVID et al. 1991, ESTES 1991). Es gibt nachtaktive Raubtiere, wie den Leoparden (*Panthera pardus*), die sich auf das Anschleichen spezialisiert haben und tagaktive Raubtiere (z.B. den Geparden (*Acinonyx jubatus*)), die auf Schnelligkeit spezialisiert sind (KRUUK & TURNER 1967). Das Jagen erfordert eine gewisse Praxis, um die Tötungstechnik zu erlernen (ESTES 1991). Auch der Umgang mit der Beute ist gefährlich, so daß ein angeborenes Verhaltensmuster zum Schutz gegen die Abwehr entwickelt wurde (MACDONALD 1992).

Die Vertreter der Familie der Canidae fangen ihre Beute, indem sie in den Hals und Nacken beißen und das Beutetier in einen Schockzustand versetzen. Bei kleinerer Beute wird nach dem Nacken geschlagen und das Tier anschließend mit heftigen Schüttelbewegungen getötet (MACDONALD 1992). Die Vertreter der Familie der Felidae töten ihre Beutetiere durch einen gezielten Nackenbiß, bei dem die Halswirbel zerbrochen und das Nervensystem verletzt wird (LEYHAUSEN 1965 zitiert in EATON 1970). Mustelidae und Viverridae hingegen sind Schädelbeißer. Bei kleinerer Beute beißen sie in den Hinterkopf und zerstören die Occipitalregion (BEN-DAVID et al. 1991). Dieselbe Tötungstechnik ist auch bei den zu den Beuteltieren gehörenden Didelphidae zu beobachten (EISENBERG & LEYHAUSEN 1972).

Gelegentlich kommt es bei Raubtieren zu dem als "Blutgier" bezeichneten Phänomen des überflüssigen Tötens. MACDONALD (1992) liefert folgende Erklärung: Normalerweise sind Beutetiere schwer faßbar, da sie ein natürliches Abwehrverhalten gegenüber dem Räuber entwickelt haben. Aus diesem Grund ist die Nahrungsbeschaffung für Raubtiere nie gesichert. Daher nutzen Raubtiere jede unerwartete Gelegenheit zum Töten, so daß sie später zur Nahrungsaufnahme zurückkehren können.

Neben vorwiegend jagenden Raubtieren existieren auch Aasfresser. Diese ernähren sich hauptsächlich von durch andere Raubtiere getötete Tieren und Aas. Dafür sind sie anatomisch und morphologisch besonders angepaßt. Typische Aasfresser wie die Schabrackenschakale (*Canis mesomelas*) sind jedoch auch in der Lage, eigenständig zu jagen, und nutzen diese Gelegenheit vor allem in Gegenden mit geringer Raubtierdichte (ESTES 1967).

Generell werden von Raubtieren bevorzugt kranke, alte oder junge Beutetiere getötet. Daher hat die Prädation einen Einfluß auf die Dynamik von Populationen und muß durch den Effekt auf Populationen und nicht durch den Effekt auf Individuen beurteilt werden (SCHALLER 1972). Da die meisten heute zu beobachtenden Räuber-Beute-Systeme über lange Zeit hinweg existent und stabil sind, ist es unter dem Gesichtspunkt der Evolution von besonderer Bedeutung, sich junge und dynamische Systeme anzuschauen. Braune Hyänen zum Beispiel sind vorwiegend Aasfresser und konnten im Küstenbereich der Namibwüste in Namibia von dem

reichlichen Angebot an angeschwemmten Kap-Pelzrobber-Kadavern (*Arctocephalus pusillus pusillus*) leben.

1.1 Nahrungserwerbsverhalten und Nahrungsökologie Brauner Hyänen

Braune Hyänen sind vorwiegend nachtaktive Tiere, die einzeln auf Nahrungssuche gehen (MILLS 1978) und dabei lange Distanzen zurücklegen. Sie bewegen sich recht schnell und haben den Kopf leicht nach unten geneigt, so daß sich die Nase dicht am Boden befindet (MILLS 1978). Bei der Suche halten sie sich an Straßen, Flußbetten und an das Netzwerk von häufig benutzten Fährten in ihrem Territorium (MILLS 1978, OWENS & OWENS 1979c). Der dabei eingehaltene Zick-Zack-Kurs wird durch häufiges Anhalten unterbrochen, wobei die Braunen Hyänen sich in den Wind drehen und mit erhobener Nase versuchen Beute zu orten. Der gut ausgebildete Geruchssinn ist somit, vor dem Gehör und dem Auge, der wichtigste Sinn (OWENS & OWENS 1978).

Alle Nahrungsangebote werden opportunistisch ausgenutzt (MILLS 1978, OWENS & OWENS 1978, MADDOCK 1993), wobei Braune Hyänen hauptsächlich effiziente Aasfresser sind und sich außerdem von den Resten frisch getöteter Tiere anderer Raubtiere ernähren. Ergänzend jagen sie kleinere Säugetiere, Vögel, Reptilien und Insekten (OWENS & OWENS 1978). Der Jagderfolg liegt dabei zwischen 5,7 und 13,7% (MILLS 1978, MILLS 1987, OWENS & OWENS 1978). Daher wenden Braune Hyänen nur wenig Zeit und Energie zur Jagd auf (MILLS 1990). Es ist weiterhin bekannt, daß ihnen gelegentlich Nutztiere zum Opfer fallen (SHORTRIDGE 1937 zitiert in GAERDES 1977; SKINNER 1976) und überschüssige Nahrung versteckt wird, zu der sie später zum Fressen zurückkehren (MILLS 1973, OWENS & OWENS 1978).

Im einzelnen besteht die Nahrung Brauner Hyänen aus Säugetieren, Vögeln, Reptilien, Insekten und Früchten (OWENS & OWENS 1978, MILLS & MILLS 1978, MADDOCK 1993). In Küstengebieten jedoch machen marine Säuger und Fische einen großen Teil ihrer Nahrung aus (SHORTRIDGE 1937 zitiert in GAERDES 1977, MILLS & MILLS 1978, SIEGFRIED 1978). Für den Bereich der Namibwüste ist man

sich daher einig, daß die Kap-Pelzrobbe die wichtigste Nahrungsressource der Braunen Hyänen darstellt (SIEGFRIED 1978, SIEGFRIED 1984, STUART & SHAUGHNESSY 1984, SKINNER et al. 1995, GOSS 1986, GOSS 1993). Pelzrobber-Kadaver werden entlang der Namibküste angespült und man findet sie direkt an den Pelzrobber-Kolonien.

1.2 Historische Betrachtung der Kap-Pelzrobberkolonien

Historisch gesehen lebten Kap-Pelzrobber auf nahezu allen Inseln, die das heutige Südafrika und Namibia umgeben. Dies endete jedoch mit der Ankunft der Europäer im 17. Jahrhundert und mit dem Beginn der kommerziellen Ausbeute der Pelzrobber sowie des Guano-Abbaus. Erst 1893 wurden diese Aktivitäten durch den "Fish Protection Act" eingeschränkt und kontrolliert. Zu diesem Zeitpunkt waren bereits 20 Kolonien ausgelöscht. Bis heute hat sich die Population teilweise wieder erholt, welches vor allem auf das Entstehen großer Kolonien auf dem Festland zurückzuführen ist. Diese befinden sich ausschließlich in Gebieten mit stark eingeschränkter menschlicher Aktivität (SHAUGHNESSY 1984). Nach Überlegungen von BEST & SHAUGHNESSY (1979) stellen diese Kolonien Neugründungen ehemals ausgelöschter Inselpopulationen dar. Außerdem könnte die rückläufige Anzahl von Landprädatoren sowie ein geringerer Störeinfluß des Menschen das Ansiedeln der Pelzrobber am Festland erlaubt haben (RAND 1972, BEST & SHAUGHNESSY 1979). OOSTHUIZEN & DAVID (1988) beschreiben jedoch, daß wegen des Prädationsdrucks von Braunen Hyänen und Schabrackenschakalen an einigen Kolonien Jungtiere keine Überlebenschance haben. Sicher ist, daß die drei größten Wurfkolonien auf dem Festland historisch nicht alt sind. Für Cape Cross wird eine Entstehungszeit zwischen 1848 und 1884 angenommen (BEST & SHAUGHNESSY 1979). Die Kolonien Atlas Bay und Wolf Bay existieren erst seit 1948, obwohl dort gelegentlich schon vor diesem Zeitpunkt Ansammlungen junger Pelzrobber zu verzeichnen waren (RAND 1972, BEST 1973).

1.3 Zielsetzung

In dieser Arbeit soll ein Räuber-Beute-System analysiert werden, indem auf die Nahrungsökologie und das Jagdverhalten Brauner Hyänen an Pelzrobber-Kolonien in Namibia eingegangen wird. Folgende Fragestellungen sind die Themenschwerpunkte:

I. Nahrungsökologische Aspekte

- a) Welchen Anteil haben Pelzrobber am Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen im Studiengebiet?
- b) Wie hoch ist das Nahrungsangebot für Braune Hyänen an bereits toten neugeborenen Pelzrobber?
- c) Wie hoch ist der Anteil der Hyänenprädation an der Wolf Bay Pelzrobber-Kolonie?
- d) Ist die Hyänenprädation ein unabhängiger Mortalitätsfaktor oder wählen Braune Hyänen schwache Beutetiere aus?
- e) Könnte die Hyänenprädation einen Einfluß auf die Population der Pelzrobber haben?

II. Verhaltensbiologische Aspekte

- a) Wann sind Braune Hyänen an der Pelzrobber-Kolonie auf Nahrungssuche und was beeinflusst ihre Aktivitätszeiten?
- b) Wie verläuft ein Jagdereignis?
- c) Was geschieht mit der Beute?
- d) Welche Faktoren beeinflussen die Jagdtechnik der Braunen Hyänen?

2 Biologie und Verhalten der Braunen Hyänen (*Hyaena brunnea*)

2.1 Systematische Einteilung

Die Familie der Hyaenidae umfaßt drei Gattungen: Die Gattung *Proteles* mit dem Erdwolf (*Proteles cristatus*), die Gattung *Crocuta* mit der Tüpfelhyäne (*Crocuta crocuta*) und die Gattung *Hyaena* mit zwei Arten, der Streifenhyäne (*Hyaena hyaena*) und der Braunen Hyäne (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820). Nach neuesten Untersuchungen wird vorgeschlagen die Streifenhyäne und die Braune Hyäne in zwei Untergattungen einzuteilen. Die Streifenhyäne soll dabei durch die Untergattung *Hyaena* von der Braunen Hyäne in der Untergattung *Parahyaena* abgegrenzt werden (JENKS & WERDELIN 1997).

2.2 Biologie

Das durchschnittliche Gewicht männlicher Brauner Hyänen beträgt 40,2 kg mit einer durchschnittlichen Gesamtkörperlänge von 146,6 cm. Die weiblichen Tiere sind nur geringfügig leichter. Sie wiegen im Durchschnitt 37,6 kg und sind durchschnittlich 139,9 cm lang (MILLS 1990). Braune Hyänen haben langes, dunkelbraunes Fell und eine weiß-gelbliche Felfärbung im Hals- und Schulterbereich. Die Ohren sind lang und spitz und die Beine weiß gestreift. Die Vorderläufe sind im Vergleich zu den Hinterläufen gut entwickelt und kräftig. Der Geruchssinn und die Fähigkeit nachts zu sehen sind stark ausgeprägt (MILLS 1978 zitiert in SKINNER & SMITHERS 1990). Braune Hyänen sind nicht auf Frischwasser angewiesen (EATON 1976).

2.3 Verbreitungsgebiet

Braune Hyänen und Tüpfelhyänen haben zum Teil ein gemeinsames Verbreitungsgebiet. Die Braune Hyäne kommt jedoch ausschließlich in der südafrikanischen Region vor (Abb. 2.3-1). Dort findet man sie im trockenen südwestlichen Bereich Angolas, in Botswana, Simbabwe, Mocambique, der Republik Südafrika und in Namibia. In Namibia ist die Verbreitung auf das zentrale

Landesinnere bis nördlich zur Etosha-Pfanne und auf den Küstenbereich der Namibwüste beschränkt (Abb. 2.3-1). Nach Osten reicht die Verbreitung bis in den Caprivi Streifen.

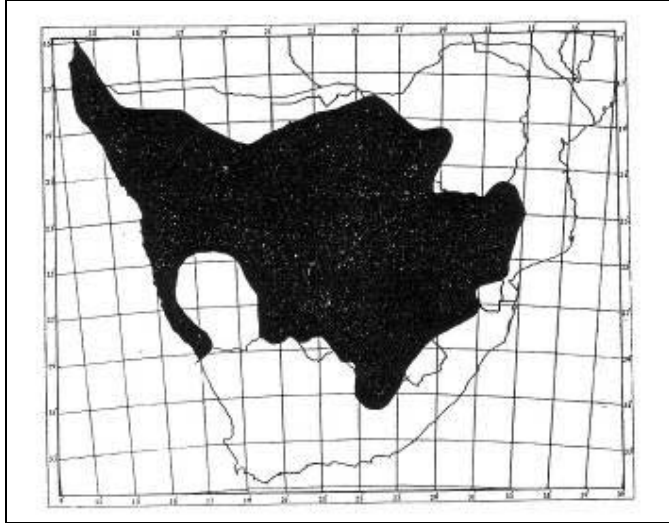


Abb. 2.3-1: Verbreitungsgebiet der Braunen Hyäne (Quelle: SKINNER & SMITHERS 1990)

2.4 Soziales System

Braune Hyänen leben in Gruppen, die nach KRUIK (1972b) als "Clans" bezeichnet werden. Es gibt feste Territorien, deren Größe von der Streuung potentieller Nahrungsquellen abhängig ist (MILLS 1982). In der Namib Wüste wurde z.B. eine Territoriengröße von 220 km² ermittelt (GOSS 1986). Die Gruppengröße variiert im Verlauf eines Jahres stark und ist positiv mit dem vorhandenen Nahrungsangebot korreliert. (MILLS 1990). Es kommen Emigration und Immigration vor, dennoch sind die meisten Gruppenmitglieder miteinander verwandt. Das Geschlechterverhältnis adulter Mitglieder beträgt durchschnittlich 1,4:1 (Männchen : Weibchen). 33% aller adulten Männchen sind Nomaden, die sexuell am aktivsten sind (MILLS 1990). Trotzdem kommen auch immigrierte Männchen zur Fortpflanzung (OWENS & OWENS 1984). Der Bau, in dem die Jungtiere geboren werden, stellt den sozialen Treffpunkt der Gruppe dar. In den meisten Fällen befindet sich nur ein Wurf im Bau, es kommt jedoch gelegentlich eine gemeinsame Jungenaufzucht vor (MILLS 1990). Die Milchdiät der Jungtiere wird durch Nahrung ergänzt, die von Gruppenmitgliedern zum Bau gebracht wird (OWENS & OWENS 1978, SKINNER 1976, MILLS & MILLS 1977, MILLS 1983b). Nach 15 Monaten sind die Jungtiere entwöhnt.

2.5 Verhalten

Braune Hyänen sind vorwiegend nachtaktive Tiere (MILLS 1978, YOST 1980). Zum Schutz vor Hitze ruhen sie während des Tages in kühlen Erdlöchern oder an schattigen Orten. Das Territorium wird mit Sekreten markiert, die in den Analdrüsen gebildet werden. Außerdem haben auch die Latrinen, in die Braune Hyänen abkoten, eine Markierungsfunktion (MILLS et al. 1980, GORMAN & MILLS 1984). Braune Hyänen gehen einzeln auf Nahrungssuche und legen dabei weite Entfernungen zurück (MILLS 1978). Begegnungen von Individuen derselben Gruppe sind friedlich und werden durch eine Begrüßungszeremonie eingeleitet. Diese drückt sich durch Beschnüffeln des Kopfes und Körpers und/oder der Analregion aus (MILLS 1990). Treffen sich Tiere unterschiedlicher Gruppen, finden ritualisierte Kämpfe statt. Dabei drohen die Tiere, indem sie die Mähne aufrecht stellen. Sie bekämpfen sich mit Nackenbissen. Auch innerhalb einer Gruppe werden Kämpfe mit Nackenbissen und "Muzzle-Wrestling" (weniger aggressiv als Nackenbisse) ausgetragen, die nach Meinung von OWENS & OWENS (1979a) zur Aufrechterhaltung der Hierarchie dienen.

3 Biologie und Verhalten der Kap-Pelzrobben (*Arctocephalus pusillus pusillus*)

3.1 Systematische Einteilung

Die Arctocephalinae sind eine Unterfamilie der Familie der Otariidae. Diese Unterfamilie besteht aus den Gattungen *Callorhinus* und *Arctocephalus*. Die Gattung *Arctocephalus* wird als Südliche Pelzrobbe bezeichnet, da alle bis auf eine ihrer Arten ausschließlich in der südlichen Hemisphäre vorkommen. Die Art *Arctocephalus pusillus* (Schreber, 1776) teilt sich in zwei Unterarten, *A. pusillus doriferus*, die Australische Pelzrobbe, und *A. pusillus pusillus*, die Kap-Pelzrobbe des südlichen Afrikas (BONNER 1981).

3.2 Biologie

Männliche Kap-Pelzrobben sind durchschnittlich 2,15 m lang und wiegen im Durchschnitt 247 kg. Weibchen sind mit einer durchschnittlichen Länge von 1,56 m und einem Durchschnittsgewicht von 57 kg sehr viel kleiner. Das Fell der Männchen ist schwarzgrau, das der weiblichen Tiere braungrau. Neugeborene Jungtiere haben samtig schwarzes Fell, welches nach dem ersten Fellwechsel silbrig grau wird. Bei der Geburt wiegen die Tiere zwischen 4,5 und 7,0 kg bei einer Länge von 60 bis 70 cm (SKINNER & SMITHERS 1990). Das Verhältnis zwischen subadulten bzw. adulten und juvenilen Tieren der gesamten Kap-Pelzrobbenpopulation beträgt 5:1 (WICKENS et al. 1991).

3.3 Verbreitung

Die Kap-Pelzrobben kommen im Atlantik entlang der Küste Namibias und der Südafrikanischen Kap-Provinz bis in den indischen Ozean nach Algoa Bay vor (DAVID & RAND 1986) (Abb. 3.3-1). Sie sind vor allem auf die der Küste vorgelagerten Inseln angewiesen (SKINNER & SMITHERS 1990), auf denen sie

Kolonien bilden. Entlang der 3000 km langen Küstenlinie sind insgesamt 24 Wurfkolonien (18 auf Inseln, 6 auf dem Festland) und 10 Kolonien, an denen keine Jungtiere geboren werden (5 auf Inseln, 5 auf dem Festland), bekannt (OOSTHUIZEN & DAVID 1988) (Anhang, Abb.10-1).

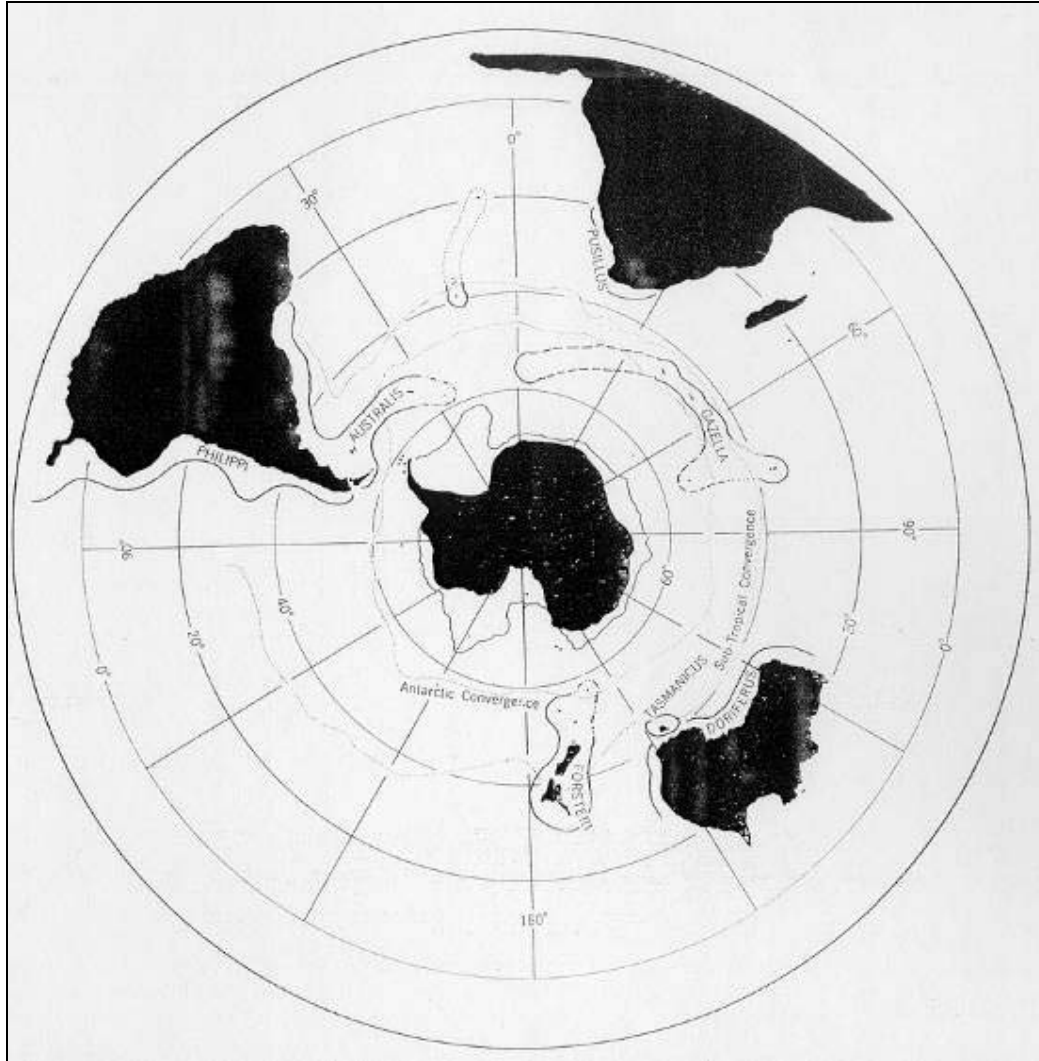


Abb. 3.3-1: Verbreitungsgebiete der Südlichen Pelzrobbe: Mit *A.p.pusillus* (Kap-Pelzrobbe), *A.p.doriferus* (Australische Pelzrobbe), *A.gazella* (Antarktische Pelzrobbe), *A.australis* (Südamerikanische Pelzrobbe), *A.philippi* (Juan Fernandez Pelzrobbe), *A.fosteri* (Neu Seeländische Pelzrobbe) und *A.tasmanicus* (Tasmanische Pelzrobbe).

Quelle: RAND 1956

3.4 Jahreszeitlicher Rhythmus und Organisation einer Kap-Pelzrobbe-Kolonie

Im Verlauf eines Jahres lassen sich vor allem drei Phasen unterscheiden. Die Fortpflanzung der Kap-Pelzrobbe geschieht im Frühling. Im Sommer wird das Fell

gewechselt, und Herbst und Winter zeichnen sich durch extensive Nahrungssuche aus (RAND 1967).

Ab Mitte Oktober kommen die Bullen an Land, um Territorien zu bilden. Die einige Tage später ankommenden Weibchen werden als Harem in diese Territorien aufgenommen. Die Haremsgröße beträgt 7 bis 66 Tiere (RAND 1967). In den Territorien werden dann ab Mitte November bis Mitte Dezember die Jungtiere geboren. Das Geschlechterverhältnis beträgt 1:1 (MISON pers. Mitt.). Die Weibchen kommen 5 bis 6 Tage nach der Geburt wieder in den Oestrus (DAVID & RAND 1986) und in der Regel findet dann sofort die Kopulation mit dem Haremsbullen statt. Anschließend verlassen die Bullen nach und nach die Kolonie. Die Weibchen bleiben an der Kolonie um die Jungen aufzuziehen, verbringen jedoch, je älter und mobiler ihr Junges ist, immer mehr Zeit mit der Nahrungssuche im Wasser. Die Jungtiere organisieren sich, sobald sie nicht gesäugt werden sowie bei Abwesenheit der Mutter, in "Kindergärten". Bei den adulten Tieren läßt sich außerdem ein Tagesrhythmus erkennen. Am frühen Morgen und am späten Nachmittag befinden sich die meisten Kap-Pelzrobben an Land, wogegen sie die Mittagsstunden zur Abkühlung im Wasser verbringen (DAVID & RAND 1986).

Während der Wurfperiode werden ausschließlich reproduktiv aktive Tiere an der Kolonie geduldet, alle anderen Klassen sind nicht erlaubt (RAND 1959).

Ab Anfang Januar bis Ende März befinden sich die adulten Kap-Pelzrobben im Fellwechsel. Die neugeborenen Jungtiere wechseln ihr Fell im März und April. Die strenge Organisation der Kolonie durch Territorialbildung wird aufgehoben und es bilden sich lockere, aber immer noch organisierte Verbände vor allem alters- oder geschlechtsgleicher Tiere bis zum Beginn der nächsten Wurfperiode.

3.5 Verhalten

3.5.1 Bullen

Die auffälligsten Verhaltensweisen der Bullen zeigen sich kurz vor Beginn und während der Fortpflanzungsperiode. An Land bilden die Bullen Territorien, die mit einfachem Drohen bis hin zu Kämpfen gegen andere Bullen verteidigt werden.

Während dieser Zeit (ca. sechs Wochen) verlassen die Tiere das Land nicht, es findet daher keine Nahrungsaufnahme statt. Die Bullen kämpfen nicht um die Weibchen (RAND 1967), es kommt jedoch vor, daß diese am Verlassen des Territoriums gehindert werden. Noch nicht geschlechtsreife oder erfolglose Bullen sammeln sich in Junggesellengruppen am Rande der Kolonie.

3.5.2 Weibchen

Die Weibchen lassen sich in zwei Gruppen einteilen. Die eine Gruppe stellt die Tiere dar, die nicht zur Fortpflanzung kommen (sterile Tiere oder Tiere mit einer Totgeburt), und die andere Gruppe diejenigen Weibchen, die erfolgreich zur Fortpflanzung kommen. Nach der Geburt eines einzigen Jungtieres bleibt das Weibchen vorerst in dessen Nähe. Nach etwa fünf Tagen macht sie den ersten Ausflug ins Wasser. Das Jungtier wird geschützt und ggf. aus Gefahrenbereichen gebracht. Gegen andere Weibchen wird es verteidigt (RAND 1967). Durchschnittlich verbringt das Weibchen während der ersten drei Monate nach der Geburt 54,4 % der Zeit an Land, wobei es sich im Durchschnitt 2,4 Tage dort aufhält, bevor es ins Wasser zurückkehrt. Dabei finden pro Monat durchschnittlich fünf Ausflüge einer Dauer von bis zu 4 Tagen ins Wasser statt (DAVID & RAND 1986). Ab März verbringen die Weibchen dann zunehmend mehr Zeit im Meer zur Nahrungssuche (RAND 1967). Die Jungtiere werden 8 bis 11 Monate lang gesäugt, so daß die Weibchen das ganze Jahr über die Kolonie aufsuchen.

3.5.3 Neugeborene Jungtiere

Jungtiere sind während der ersten Wochen nach der Geburt sehr immobil. In der Regel entfernen sie sich nicht von der Geburtsstätte, erkunden jedoch die nähere Umgebung, so daß die Mütter sie leicht wiederfinden. Jungtiere, die weit im Inland oder auf hohen Felsen geboren werden, bleiben bis zu sechs Wochen ohne Kontakt zum Wasser, während Tiere, die in Ufernähe geboren werden sich wesentlich schneller an das Wasser gewöhnen (RAND 1967). Trotzdem halten sich alle Tiere anfangs vom Wasser fern. Schwimmen lernen sie vorsichtig in kleinen, ruhigen

"Pools", bis sie sich ab Februar ins tiefere Wasser wagen. Da ab März die Mütter über längere Perioden hinweg im Wasser bleiben, fangen die Jungtiere mit der eigenständigen Nahrungssuche an. Ab dem siebten Monat bleiben sie dann zur Nahrungssuche zwei bis drei Tage im Wasser (RAND 1967). Völlig entwöhnt sind sie nach 11 Monaten, oft jedoch erst bei Geburt des nächsten Jungtieres.

4 Material und Methoden

4.1 Untersuchungsgebiet

Die Studie wurde in der südlichen Namibwüste in Namiba durchgeführt. Namibia bildet ein Hochland, welches 1.400 bis 1.800 m über dem Meeresspiegel liegt und im Westen zum Atlantik mit der Großen Randstufe abbricht (JATZLAUK 1989). Die Namib ist eine niederschlagsarme Wüste, die sich auf einer Strecke von 2.000 km vom Fluß San Nicolai (14°20'S) im südlichen Angola bis zum Fluß Olifants (32°S) in Südafrika entlang der Küste ausdehnt. Ins Inland reicht sie bis 150 km, wobei die Höhe von 0 auf 1.000 m ansteigt. Der südliche Bereich der Namib erstreckt sich vom Fluß Kuiseb bis zum Fluß Oranje (Abb 4.1-1). Über dieses Gebiet ist jedoch wenig bekannt, so daß die folgenden Angaben nur bedingt übertragbar sind. Der felsige Küstenstreifen ist dort extrem niederschlagsarm mit nur wenigen episodischen Regenfällen, jedoch hoher Luftfeuchtigkeit und häufigem Nebel. Die Temperatur fluktuiert kaum, so daß es nur wenige Tage im Jahr heiß ist und es keinen Frost gibt. Der Niederschlag bedingt durch Regen beträgt durchschnittlich 9 bis 27 mm pro Jahr, die Unterschiede zwischen den einzelnen Jahren sind jedoch sehr groß. Durch die auftretenden Zyklone regnet es in der südlichen Namib hauptsächlich im Winter. Der kalte Benguela Strom des Atlantiks, der westlich des Kaps der Guten Hoffnung beginnt und mit einer Geschwindigkeit von 40 km pro Tag nordwärts zieht, bringt eine Nebelbank mit sich. Weiterhin liegt über dem Bengulea Strom und dem angrenzenden Küstenstreifen in ca. 600 m Höhe eine kalte Luftschicht, die die warme, aus dem Landesinnern stammende Luft abblockt. Somit bringt die Südwest-Brise kalte feuchte Luft, denn die Nebelbank wird als Treibnebel an Land geweht und verursacht einen Nieselregen, der ca. 0,2 bis 0,7 mm Niederschlag pro Tag verursacht (WALTER 1986). Aus diesem Grund zeichnet sich der Küstenbereich durch die niedrigsten Jahresmitteltemperaturen (Swakopmund: 15,3°C) aber durch die höchste relative Luftfeuchtigkeit aus (Swakopmund: 90-100%).

Das Untersuchungsgebiet befindet sich südlich der Stadt Lüderitz (26°39'S, 15°09'E) inmitten des Diamanten-Sperrgebietes Nr. 1 (Abb. 4.1-1). Lüderitz hat ca. 8.000 Einwohner, die von der dortigen Industrie (hauptsächlich Fischerei) und dem Diamantenabbau leben. Außer dem 70 km² großen Erholungsgebiet in der

Umgebung der Stadt ist im übrigen Gebiet der Zutritt nicht gestattet. Dieses Diamanten-Sperrgebiet bedeckt eine Fläche von 35.000 km² und erstreckt sich in Namibia von Gibraltar (26°S) bis nach Oranjemund sowie 100 km weit ins Inland. Menschliche Aktivität findet man ausschließlich im Bereich der Diamantenminen, wie z.B. Elisabeth-Bay, und bei dem jährlichen von August bis November stattfindenden Pelzrobber-Schlagen ("Culling") an den Pelzrobberkolonien Atlas Bay und Wolf Bay. Wolf Bay befindet sich 20 km südlich der Stadt Lüderitz. Die Atlas Bay Kolonie (26°50'S, 15°08'E), der die Insel Long Island vorgelagert ist, schließt sich, getrennt durch die Bucht Wolf Bay, im Süden direkt an die Wolf Bay Kolonie (26°49'S, 15°07'E) an.

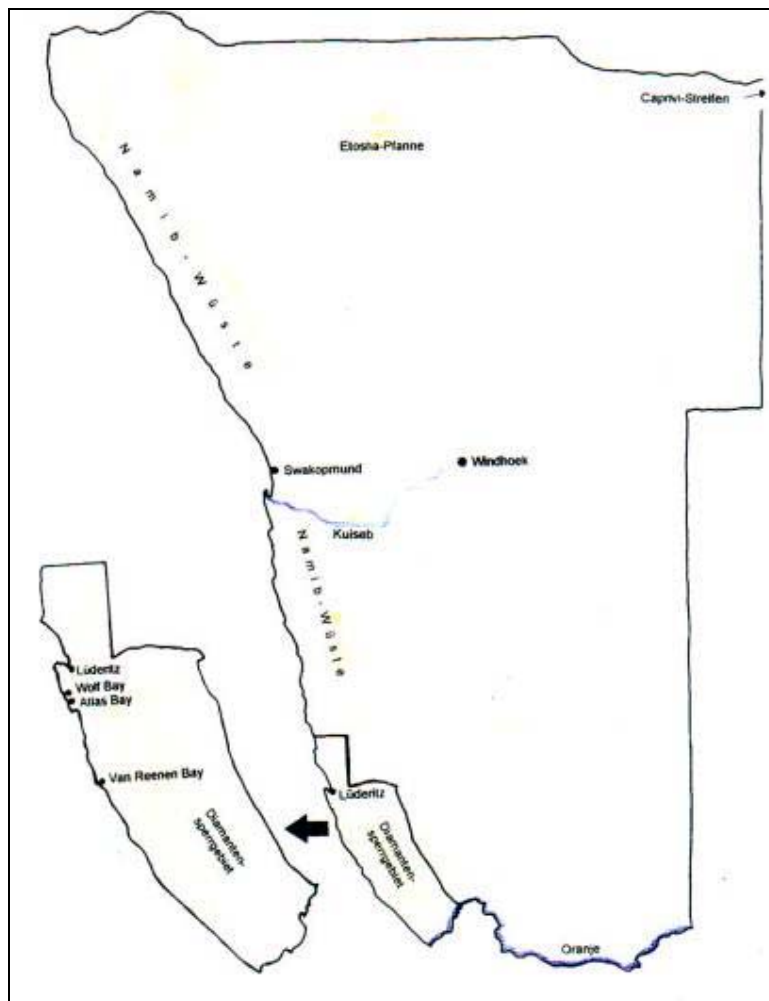


Abb. 4.1-1: Karte Namibias: Maßstab 1:10.000.000; Ausschnittsvergrößerung: Maßstab 1:5.000.000

Die Studie fand an der Wolf Bay Kolonie im Zeitraum vom 1. September 1997 bis 19. März 1998 statt (Abb 4.1-2). Die Kolonie hat eine Fläche von 87.889 m², welche die Pelzrobber im Winter zum Fellwechsel und im Sommer zur Fortpflanzung

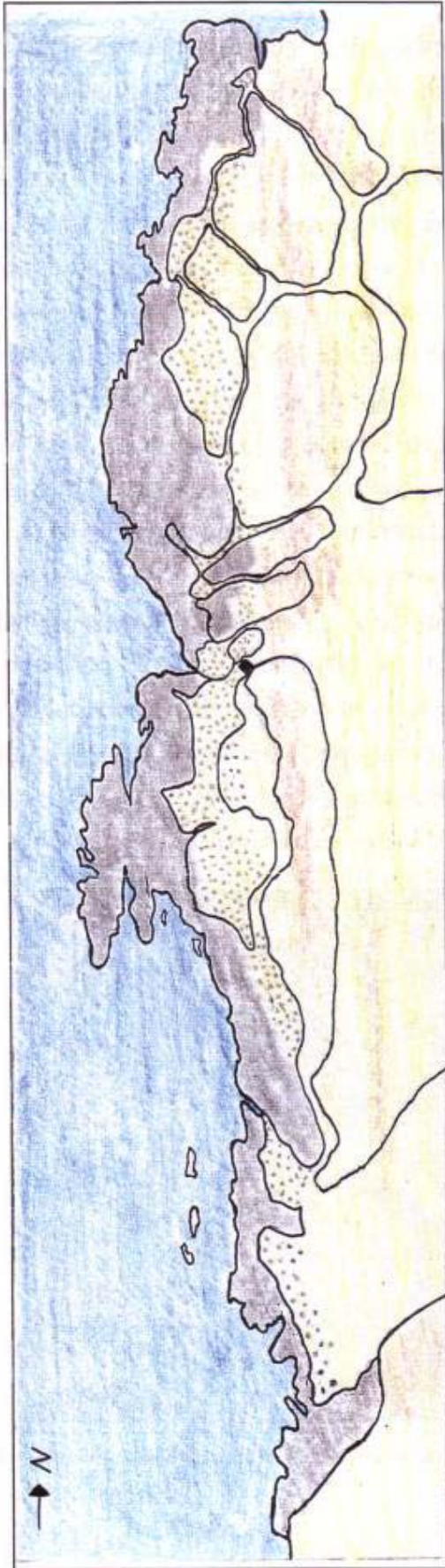


Abb. 4.1-2: Schematische Zeichnung der Wolf Bay Kolonie (grau: hohe Pelzrobberdichte; punktiert: geringe Pelzrobberdichte; Linien setzen die Felsen ab; ■ Beobachtungshütte)

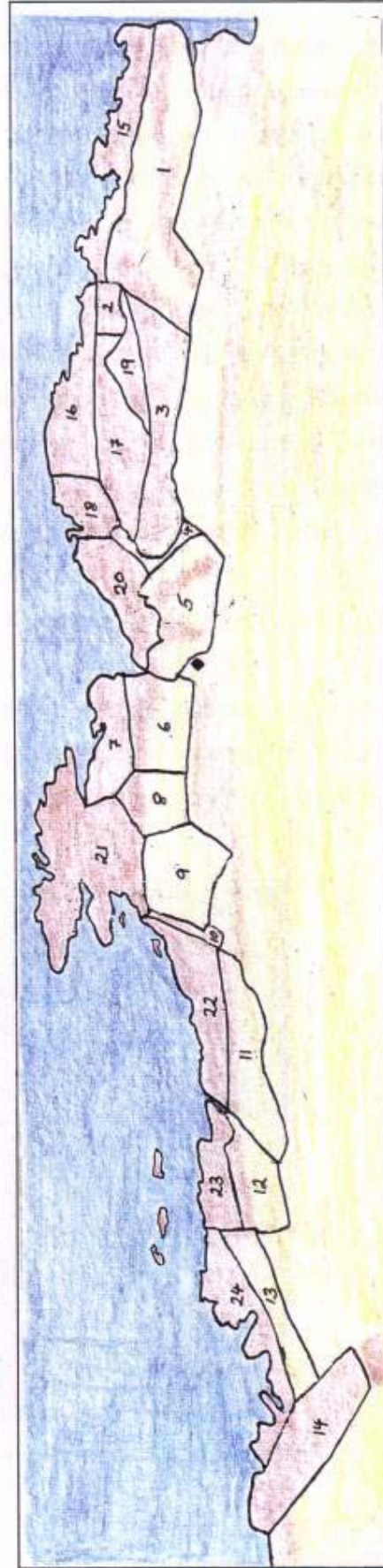


Abb.: 4.1-3: Einteilung der Kolonie in 24 Gebiete

und Jungenaufzucht aufsuchen. Der Boden ist felsig, durch die Tiere glatt poliert, mit einer braunen Schicht von Pelzrobberhaaren bedeckt und ohne Pflanzenbewuchs. Am Rande der Kolonie befindet sich eine Beobachtungshütte (Abb. 4.1-4), die u. a. als Unterkunft und zur Datenaufnahme diente. Außerdem führt eine Schotterpiste entlang der Kolonie, die jedoch äußerst selten befahren wird. Die gesamte Kolonie wurde in 24 Gebiete unterschiedlicher Größe eingeteilt (Abb. 4.1-3). Die Einteilung richtete sich nach der Art des Habitats (flacher, glatter Bereich oder hohe Felsen). Aus diesen wurden 11 repräsentative "Sample Areas" ausgewählt, die insgesamt 29% der Gesamtkoloniefläche ausmachten und vorwiegend am Rande der Kolonie lagen sowie leicht zugänglich waren. Die Umgebung der Kolonie zeichnet sich durch steinige Flächen, Salzpfannen und felsige Hügel aus, die vorwiegend aus Gneis-, Granit- und Quarzgestein bestehen (HALL pers. Mitt.). Pflanzenbewuchs findet man in Form von Gräsern und Sukkulenten sowie Flechten.

Außer Seevögeln wie Möwen (*Larus sp.*) und Kormoranen (*Phalacrocorax sp.*), kommen dort Strauße (*Struthio camelus*) vor. Säugetiere sind nur in geringer Dichte vorhanden, da keine offenen Wasserstellen vorhanden sind. Springbock (*Antidorcas marsupialis*), Oryx-Antilope (*Oryx gazella*), Schakal (*Canis mesomelas*), Braune Hyäne (*Hyaena brunnea*) und Stachelschwein (*Hystrix africae australis*) sind hierbei die am häufigsten vorkommenden Arten.



Abb. 4.1-4: Bildausschnitt der Wolf Bay Kolonie, der Pfeil deutet auf die Beobachtungshütte

Für Datenaufnahmen wurden zwei weitere Gebiete mit einbezogen (Abb. 4.1-1). Zum einen handelt es sich um den südlichen Teil des Erholungsgebietes der Stadt Lüderitz, in dessen Gebiet u. a. die Wetterstation Diaz Point liegt, zum anderen um die Pelzrobberkolonie Van Reenen Bay (27°23'S, 15°21'E), die 70 km südlich der Kolonien Wolf- und Atlas Bay gelegen ist.

4.2 Berechnung der Koloniefäche

Zur Ermittlung der Fläche der Wolf Bay Kolonie wurden die 24 Gebiete in dreieckige Kartierungseinheiten unterteilt und mit Hilfe eines Telemeters des Typs Sokkisha Tokyo 6656 (7,5 m - ∞ m) vermessen. Die technischen Daten des Gerätes waren wie folgt:

Tab. 4.2-1: Meßgenauigkeit des Telemeters

Von (m)	Bis (m)	Genauigkeit (m)	Von (m)	Bis (m)	Genauigkeit (m)
7,5	10	0,1	100	120	20
10	15	0,2	120	150	30
15	20	0,2	150	200	50
20	30	0,5	200	300	100
30	40	0,5	300	500	200
40	60	1	500	1000	500
60	100	5	1000	∞	∞

Um eine hohe Meßgenauigkeit zu erhalten, wurden die Abstände der durchgeführten Messungen gering gehalten. Nur 11 der insgesamt 219 Abstände waren größer als 100 m.

4.3 Nahrungsangebotsermittlung für Braune Hyänen und Mortalitätsursache bei Pelzrobber

Am 18. Dezember 1997 wurden Luftaufnahmen durch das Sea Fisheries Research Institute in Kapstadt von der Wolf Bay Kolonie gemacht. SHAUGHNESSY (1987) beschreibt ein Standardverfahren mit einer Flughöhe von 120 m und einer 35-mm Kamera mit einem 50mm f/1,4 Objektiv. Beim Zeitpunkt der Luftaufnahmen richtet

man sich nach der Wurfzeit der Pelzrobben. Nach dem 15. Dezember ist die Wurfseason beendet und es werden nur noch vereinzelt Pelzrobben geboren. Insgesamt wurden vom oben genannten Institut 36.500 neu geborene Pelzrobben gezählt.

Auf dieser Zählung beruhten die folgenden Methoden zur Ermittlung des Nahrungsangebotes für Braune Hyänen an bereits toten Pelzrobben. An der Bucht Wolf Bay (Länge: 1 km), die zwischen den Kolonien Atlas Bay und Wolf Bay liegt, wurden an insgesamt 14 Tagen die toten angeschwemmten neugeborenen Pelzrobben gezählt. Hierbei wurde die letzte Hochwasserlinie abgesucht und nur die feuchten, noch frisch aussehenden Kadaver gezählt (Abb. 4.3-1). Die noch im Wasser treibenden oder zwischen den Felsen im Wasser eingeklemmten Pelzrobben wurden nicht berücksichtigt. Diese toten Tiere stammten auf Grund der Strömungsrichtung von den Kolonien Atlas Bay und Long Island und nicht von der Wolf Bay Kolonie. Es wurde die Anzahl der in der Bucht tot aufgefundenen Pelzrobben auf die gesamte Studienperiode hochgerechnet und der prozentuale Anteil an der Anzahl der während der Wurfseason 1997/98 in Atlas Bay und Long Island geborenen Pelzrobben bestimmt. Diese an Buchten angeschwemmten Tiere stellten eine mögliche Nahrungsquelle für Braune Hyänen dar.

Um nun die Anzahl der an Land gestorbenen neugeborenen Pelzrobben zu bestimmen, wurden die aus den 11 Sample Areas täglich zu kontrollierenden Gebiete an der Wolf Bay Kolonie nach der Methode des Haphazard Samplings (MARTIN & BATESON 1993) ausgesucht. In diesem Fall waren die Kriterien Wetter (Feuchtigkeit, Sicht) und Anzahl erwachsener Pelzrobben ausschlaggebend. War die Wetterlage schlecht und/oder waren viele erwachsene Pelzrobben in einem Gebiet fand keine Datenaufnahme statt. In den Sample Areas wurden die Daten aller toten neugeborenen Pelzrobben aufgenommen, die nicht länger als 24 Stunden tot waren. Bei Pelzrobben, die schon länger tot waren und somit durch die Hitze stark aufgebläht und bereits am Verwesen waren (Abb. 4.3-2), war keine Datenaufnahme möglich. Als Todesursache ließen sich die Kategorien natürlicher Tod (Hitzetod oder Verhungern) und Prädation durch Hyänen unterscheiden. Diese wurden jeweils getrennt aufgenommen. Die Pelzrobben, die eines natürlichen Todes gestorben waren, wurden auf einen Zentimeter genau gemessen und mit einer 25 kg Waage

auf 100 g genau gewogen. Weiterhin wurde das Alter bis zu drei Tagen anhand des Zustandes der Nabelschnur (frisch, vertrocknet und abgefallen) und das Geschlecht bestimmt. Um Doppelaufnahmen zu vermeiden wurden die Tiere an einer Flosse mit Exportviehmarken markiert.

Bei Pelzrobben, die von Hyänen getötet wurden, wurde zusätzlich darauf geachtet, ob es sich um einen "Surplus Kill", einen "Excessive Kill" oder einen "Mass Kill" handelte. Ein "Mass Kill" wird definiert als ein Tötungsereignis, bei dem mehr als eine getötete Pelzrobbe in nächster Umgebung gefunden wird. Außerdem muß zu erkennen sein, daß die Hyäne einen Weg verfolgt hat, z. B. entlang eines Zugangs zur Kolonie getötet hat (Abb. 4.3-3). "Excessive Kills" zeichnen sich dadurch aus, daß die Hyäne ausschließlich das Gehirn bzw den Schädel frißt und den Rest unberührt liegen läßt (Abb.4.3-4). Ein "Surplus Kill" hingegen ist ein getötetes Tier, an dem überhaupt nicht gefressen wurde (Abb.4.3-5). Allgemein ist ein von Hyänen getötetes Tier daran zu erkennen, daß der Schädel zerdrückt ist (Abb. 4.3-6).



Abb. 4.3-1: Angespülte Kap-Pelzrobben an der Bucht Wolf Bay (— Hochwasserlinie)



Abb. 4.3-2: Zustand 2 Tage toter Pelzrobben



Abb. 4.3-3: "Mass Kill" verursacht durch eine Braune Hyäne



Abb. 4.3-4: Darstellung eines "Excessive Kills"



Abb. 4.3-5: Darstellung eines "Surplus Kills"



Abb. 4.3-6: Präparierter Schädel einer als "Surplus Kill" getöteten Kap-Pelzrobbe. Pfeile deuten auf die Einbißstellen hin (hervorquellen von Gehirnschubstanz), der Schädel ist zerdrückt.

Bei der Mortalitätsursache wurde weiterhin auf Einflüsse des Wetters geachtet. Die Temperatur, Windgeschwindigkeit und Windrichtung wurden mit der natürlichen Mortalität, die Mondphasen zusätzlich mit der Tötungsaktivität der Hyänen in Verbindung gebracht.

Die natürliche sowie die durch Hyänen verursachte Mortalität wurden jeweils nach einem in CAUGHLEY (1977) beschriebenen Prinzip errechnet, welches leicht modifiziert wurde. Pro Tag wird die Mortalitäts-Frequenz (f_m) (Anzahl tot aufgefundener Tiere) und die Anzahl der Tiere, die dem Risiko zu sterben ausgesetzt sind (F_m) ermittelt. Die Mortalitäts-Rate beträgt somit f_m / F_m und die Überlebens-Rate $1 - (f_m / F_m)$. Schließlich wird das Produkt der Überlebens-Raten gebildet und die Differenz $1 - (\prod 1 - (f_m / F_m))$ ermittelt. Diese ergibt die Gesamt-Mortalitäts-Rate. Die Modifikation besteht darin, daß die Tiere, die als "dem Risiko zu sterben" bezeichnet werden, nicht die Gesamtanzahl der zu Beginn der Untersuchung lebenden Tiere minus der täglichen Mortalitäts-Frequenz ist. Es handelt sich vielmehr um die Summe der Anzahl der lebenden Tiere der am jeweiligen Tag kontrollieren Sample Areas. Als Grundlage für die Anzahl lebender Tiere pro Sample Area wurde

die Auszählung, die anhand von Luftaufnahmen am 18. Dezember durchgeführt wurde (s.o.), genommen. An den Tagen, an denen keine Datenaufnahme stattfand, wurde der durchschnittliche Wert der Überlebens-Rate angenommen.

Zur Ermittlung eines Wahlverhaltens der Braunen Hyänen bezüglich ihrer Beute, wurden über die Gesamtstudiendauer, verteilt auf 6 Tage, lebende neugeborene Pelzrobben gewogen. Dies diente dem Vergleich des Gewichtes toter Tiere, aufgeteilt in natürliche Mortalität und Prädation durch Hyänen, mit dem durchschnittlichen Gewicht neugeborener Pelzrobben. Dazu wurden verschiedene Altersklassen gebildet. Eine Altersklasse stellte, beginnend vom 18. November 1997, alle gewogenen Tiere innerhalb der nächsten 4 Wochen dar. Da die Geburt der Pelzrobben zwischen Mitte November und Mitte Dezember liegt und sich ab dem dritten Tag nach der Geburt das Alter nicht mehr äußerlich feststellen läßt, wurden 4 Wochen als eine Altersklasse definiert. Somit gab es während der Studienperiode bis zum 19. März 1998 insgesamt 5 Altersklassen, die jeweils bezüglich der oben genannten Kategorien verglichen wurden.

4.4 Recapture (Wiederfinden) markierter Pelzrobbenkadaver

Um zu ermitteln, ob Pelzrobben, die eines natürlichen Todes gestorben waren bzw. durch Hyänen getötet wurden, noch nach der Markierung mit Exportviehohrmarken von Hyänen gefressen oder verschleppt wurden, wurde in der Zeit von Januar bis März die Recapture-Rate bestimmt. Es wurde die Anzahl der Kadaver ermittelt, die noch bei der nächsten Kontrolle der entsprechenden Sample Area zu finden waren und nicht von einer Hyäne gefressen wurden.

4.5 Kotanalysen

Um Rückschlüsse auf das Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen zu ziehen, wurden im Zeitraum vom 12. September 1997 bis 1. Februar 1998 Kotproben aus drei unterschiedlichen Territorien entnommen. Da die Proben frisch sein mußten, um Daten über die aktuelle Nahrungszusammensetzung zu erhalten, wurden einige

Latrinen entleert und nur neu hinzugekommener Kot eingesammelt. Frischer Kot war daran zu erkennen, daß er noch grünlich gefärbt war. Weiterhin wurde zwischen Proben aus der Zeit vor und während der Pelzrobber-Wurfsaison unterschieden, die sich durch Nahrungsknappheit bzw. durch Nahrungsüberschuß auszeichnete.

Im nördlichsten Territorium (Abb. 4.5-1), welches die Stadt Lüderitz mit einschließt, wurden die Proben an einem Hyänen-Bau (26°40'S, 15°07'E) zwischen September und Dezember 1997 gesammelt. Dieser Bau war bewohnt und der Jungtierkot gab hierbei einen guten Hinweis auf die von Clan-Mitgliedern zum Bau gebrachte Nahrung.

Das sich im Süden anschließende Territorium beinhaltete die zwei Pelzrobber-Kolonien Wolf- und Atlas Bay. Die dort gesammelten Kotproben stammten aus unterschiedlichen Latrinen in der näheren Umgebung der Kolonien.

Ob sich das dritte Gebiet, in dem sich die Pelzrobber-Kolonie Van Reenen Bay (Abb. 4.1-1) befindet, im Süden direkt an das vorher genannte anschließt ist nicht bekannt. Kotproben wurden auch hier in der Umgebung der Kolonie gesammelt jedoch ausschließlich aus der Zeit während der Pelzrobber-Wurfsaison im November und Dezember. Um aber Unterschiede aus der Zeit vor der Wurfsaison erkennen zu können, wurde im November eine vollständige Latrine entleert, die auch ältere Kotproben enthielt.

Zur Reinigung wurden die Kotproben in heißem Wasser gewaschen und durch ein Sieb mit einer Maschenweite von 212 µm gesiebt, um die feinen Anteile zu entfernen. Dann wurden die Proben bis zu 12 Stunden in einem Heißluftofen bei 50°C getrocknet. Im Anschluß konnte die Kot-Zusammensetzung gut erkannt und die Nahrungsreste analysiert werden.

Die in den Kotproben gefundenen Nahrungsreste wurden in folgende Kategorien eingeteilt: Säugetiere (*A. p. pusillus*, aufgeteilt in "Black Pup" und Tiere nach dem Fellwechsel; *Canis sp.*; Knochen; Haare), Vögel, Fische, Evertabraten, Pflanzen und Müll. Es wurde die Frequenz der Anwesenheit einer jeden Kategorie pro Probe bezogen auf die Gesamtprobengröße ermittelt (vgl. DELIBES et al. 1997). Anhand dieser Methode kann ein Eindruck der Nahrungsgewohnheiten erhalten werden, jedoch nicht die Masse der aufgenommenen Nahrung bestimmt werden (CORBETT 1989 & WEAVER 1993 zitiert in DELIBES et al. 1997).

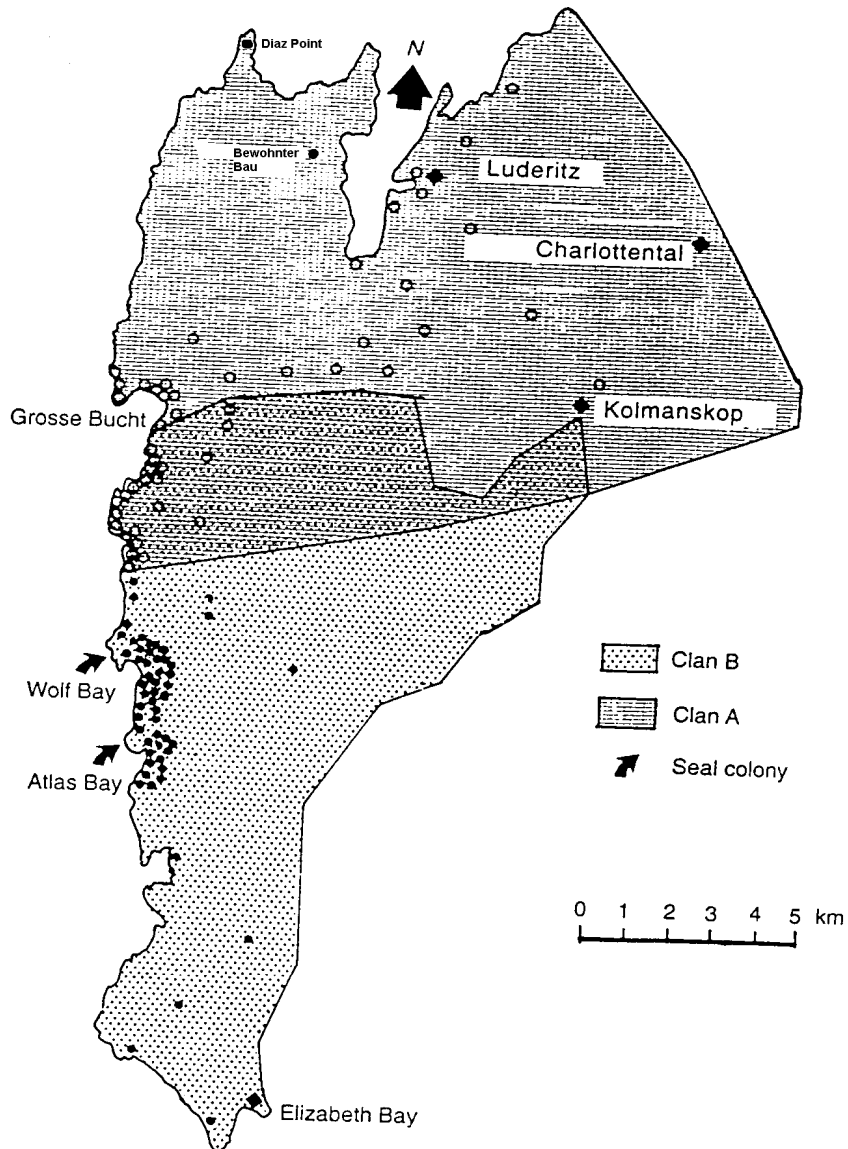


Abb.4.5-1: Territoriegrenzen zweier Brauner Hyänen-Clans
Quelle: Nach SKINNER et al. 1995 verändert

4.6 Ermittlung der Aktivitätszeiten der Braunen Hyänen

Durch die in den Studienzeitraum fallende Wurfseason der Pelzrobben, konnte eine zeitliche Einteilung in zwei Perioden stattfinden. Die erste, vom 19. September 1997 bis zum 26. November 1997, zeichnete sich durch eine geringe Anzahl von Pelzrobben an der Kolonie aus. Nach Beginn der Wurfseason am 15. November 1997 wuchs die Kolonie innerhalb der folgenden vier Wochen täglich, so daß sich die zweite Periode vom 27. November 1997 bis zum 19. März 1998 durch Anwesenheit vieler Pelzrobben von der ersten unterschied.

Während folgender Zeiträume wurde stichprobenartig von der Beobachtungshütte aus beobachtet: 7:00 Uhr bis 12:00 Uhr, 12:01 Uhr bis 19:00 Uhr und 19:01 Uhr bis 21:30 Uhr. Dabei konnte 18% der Gesamtfläche der Kolonie eingesehen werden. Es wurde Start und Dauer einer Sichtung mit Hilfe eines Diktiergerätes festgehalten.

Hauptziel der Beobachtungen war, Unterschiede in der Hyänenaktivität während der einzelnen Tageszeiten innerhalb einer Periode festzustellen sowie einen Vergleich der beiden Perioden hinsichtlich gleicher Tageszeiten durchzuführen. Weiterhin wurde die Außentemperatur um 8:00, 11:00, 14:00, 17:00 und 20:00 Uhr ebenfalls wie oben beschrieben ausgewertet, um den Einfluß des Wetters auf die Aktivität der Braunen Hyänen zu bestimmen.

4.7 Fotoidentifikation und Markierung der Braunen Hyänen

Zur Bestimmung der Populationsgröße der Braunen Hyänen in dem Untersuchungsgebiet an der Wolf Bay Kolonie wurden Fotografien gesichteter Tiere gemacht. Anhand dieser Fotografien wurden auf ein vorgefertigtes Skizzenblatt (Abb. 4.7-1) die besonderen Merkmale sowie die Beinstreifung der Braunen Hyänen soweit erkennbar eingezeichnet und zur späteren individuellen Identifikation benutzt.

Vom 14. bis 16. November 1997 und am 2. Dezember 1997 wurden sechs Braune Hyänen beim bewohnten Bau sowie an der Kolonie betäubt. Dies diente u. a. dazu zu ermitteln, ob Braune Hyänen aus dem Gebiet um die Stadt Lüderitz ebenfalls die

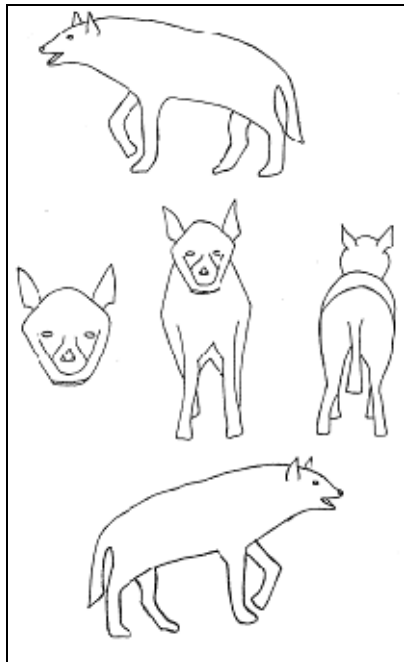


Abb. 4.7-1: Skizzenblatt

SPECIES SEQUENCE No.

SEX _____ AGE _____ GROUP AREA _____

GROUP SIZE _____

DATE _____ TIME _____ PHOTO []

IMMOBILIZATION TIME: _____ DART DOSE _____

1 - BOOST: _____ 2 - BOOST: _____ 3 - BOOST: _____

DART SITE: _____ DART TYPE & NUMBER SHOT: _____

CONDITION: _____ NATURAL MARKS: _____

BRANDMARKS _____ RADIO COLLAR No. _____ FREQUENCY: _____

MASS _____ REPRODUCTIVE STATUS: _____

MEASUREMENTS: -

HEAD _____ BODY _____ TAIL _____

TAIL CLASP _____ CHEST _____ NECK _____

SHOULDER STRAIGHT _____ -CURVED _____

TEETH: LU _____ RU _____

LL _____ RL _____

TOOTHWEAR AND ERUPTION _____

SCARS & WOUNDS: _____

RESPIRATION: 30MIN _____ 1hour _____ 1.5hour _____

2hour _____ 2.5hour _____

PULSE: 30MIN _____ 1hour _____ 1.5hour _____

2hour _____ 2.5hour _____

FIRST SIGNS OF RECOVERY: TIME: _____ TYPE OF SIGN: _____

ANTIDOTE: _____

HEAD UP: _____ ATTEMPT TO STAND: _____

WALKING: _____ MOVE OFF: _____

GENERAL: _____

Abb. 4.7-2: Aufnahmebogen
Quelle: MINISTRY OF ENVIRONMENT AND TOURISM, NAMIBIA

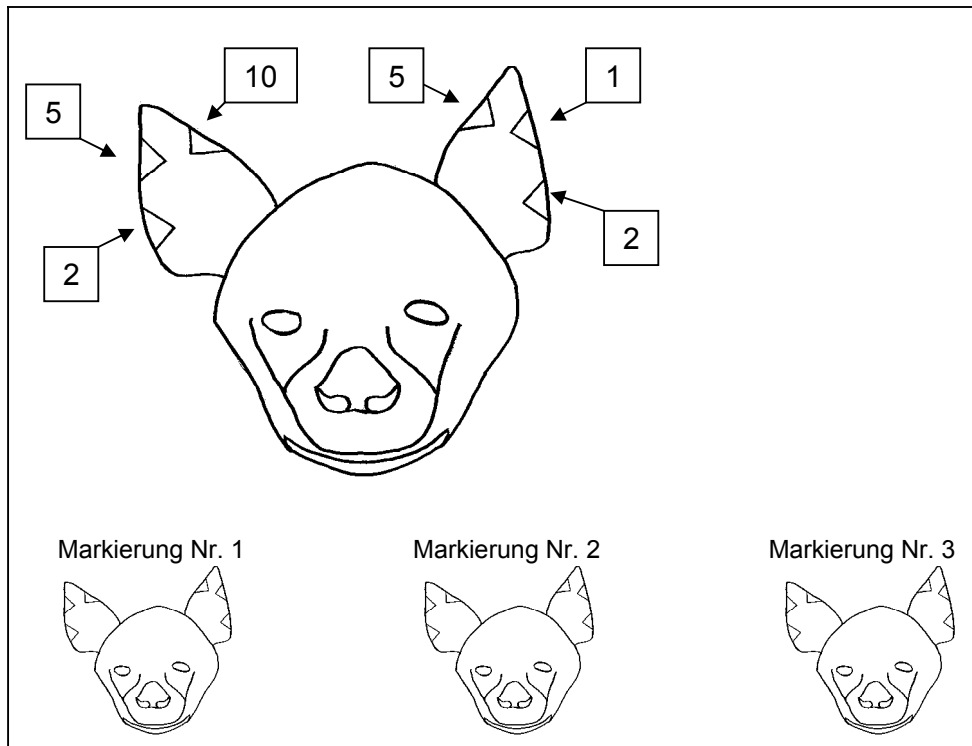


Abb. 4.7-3: Ohrmarkierungen und Beispiele

Pelzrobben-Kolonien besuchen. Um die Tiere anzulocken wurde je ein Pferdekadaver und Oryx-Antilopen-Kadaver als Köder ausgelegt. Bei starkem Wind wurde ein Gewehr vom Typ Palmer, bei Windstille Pfeil und Bogen zum Betäuben benutzt. Das Betäubungsmittel war eine Mischung aus 80 mg Zoletil und 30 mg Xylazine. Die Antidosis bestand aus 160 bis 200 mg Tolazoline, welche den Tieren in einem Aufwach-Käfig (Leopardenfalle) verabreicht wurde. Der in Abb. 4.7-2 dargestellte Aufnahmebogen zeigt, welche Informationen aufgenommen wurden.

Die Braunen Hyänen wurden an den Ohren durch dreieckige Einschnitte markiert (Abb. 4.7-3). Nach diesem System werden nie mehr als zwei Einschnitte pro Ohr vorgenommen, wobei man mit dem linken Ohr beginnt. Somit können bis zu 22 unterschiedliche Tiere markiert werden.

4.8 Einfluß des Jagderfolges der Braunen Hyänen auf die Pelzrobben Population

Anhand der Luftaufnahmen wurde die Anzahl der neugeborenen Pelzrobben in den 11 Sample Areas gesondert ausgezählt (Abb. 4.8-1). Diese Daten stellten auch schon die Grundlage einiger Berechnungen in Abschnitt 4.3 dar. Zur Ermittlung des Einflusses des Jagderfolges wurde zunächst die Gesamt-Mortalität der neugeborenen Pelzrobben ohne Prädation durch Hyänen bestimmt. Darin flossen die Daten der natürlichen Mortalität sowie die durch das Culling hervorgerufene Mortalität ein. Hierbei galt die Quote dieses Jahres.

Zur durch Hyänen verursachten Mortalität an der Kolonie wurde zusätzlich noch die Möglichkeit des Verschleppens von Pelzrobben aus dem Koloniebereich betrachtet. Dabei wurden zufällige Beobachtungen als Grundlage genommen.

Es wurde eine Minimum-/Maximum-Abschätzung anhand der über die Populationsdichte der Braunen Hyänen und der maximalen Anzahl getöteter Pelzrobben pro Hyäne und Tötungsereignis erhaltenen Daten durchgeführt. Angenommen wurde, daß eine minimale Anzahl oder eine maximale Anzahl von Hyänen die Kolonie täglich besucht und dabei eine minimale bzw. maximale Anzahl von Pelzrobben tötet sowie eine minimale bzw. maximale Anzahl von Pelzrobben verschleppt. Diese Hochrechnungen wurden zur natürlichen Mortalität hinzuaddiert

und ergaben einen Eindruck über den möglichen Einfluß des Jagderfolges auf die Pelzrobber-Population.



Abb. 4.8-1: Luftaufnahme eines Teilbereichs der Wolf Bay Kolonie

4.9 Erstellung eines Ethogramms des Funktionskreises "Jagd" der Braunen Hyänen

Vom 15. November bis 15. Dezember 1997 wurden an der Pelzrobber-Kolonie Van Reenen Bay (27°23'S, 15°21'E) Datenaufnahmen von nach Nahrung suchenden Hyänen durch den Aufnahmeleiter eines Filmteams der Firma "Zebra Film Productions" gemacht. Diese Daten sowie eine Amateurvideoaufnahme einer jagenden Braunen Hyäne und eigene Beobachtungen an der Kolonie in Wolf Bay, dienten zur Erstellung eines Ethogramms des Funktionskreises "Jagd". Anschließend wurde eine Situationsanalyse durchgeführt (FRANCK 1985).

4.10 Hilfsmittel der Datenauswertung

Die Daten wurden in ein Feldtagebuch eingetragen und anschließend in das Computerprogramm Excel 97 übertragen. Zur Bestimmung des für die Bearbeitung

zutreffenden statistischen Test wurde einschlägige Literatur verwendet (SACHS 1973, LIENERT 1973, LAMPRECHT 1992). Die statistischen Auswertungen wurden mit Jandel Scientific SigmaStat (Version 2.0) durchgeführt und die Graphiken mit Microsoft Excel 97 und Jandel Scientific SigmaPlot (Version 3.06) erstellt.

Die graphische Darstellung erfolgte durch Balkendiagramme, Punktdiagramme mit dazugehörigen Regressionslinien, Tortendiagramme, Liniendiagramme sowie Box- und Whisker-Plots (Abb. 4.10-1).

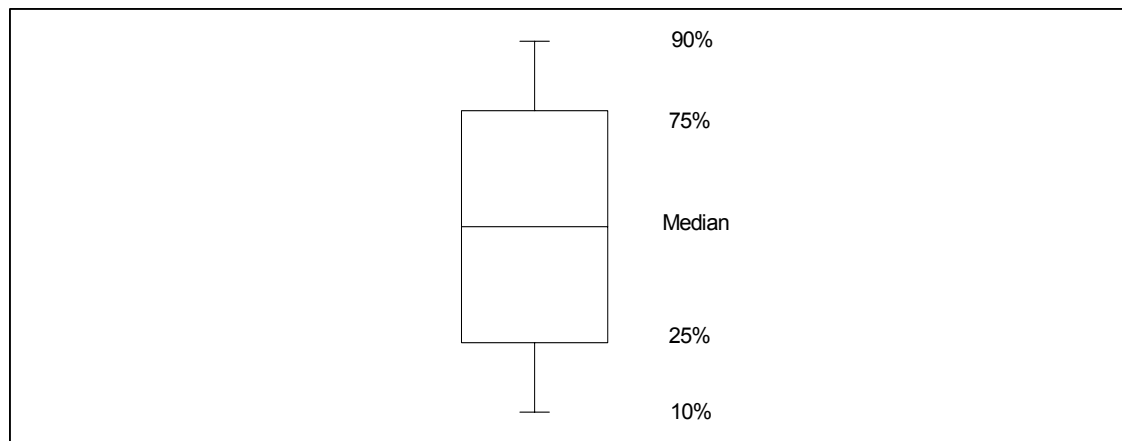


Abb. 4.10-1: Exemplarischer Box- und Whisker-Plot mit Darstellung des Medians, des 10ten und 90sten Perzentil sowie des 25igsten und 75igsten Quartils als waagerechte Balken.
Quelle: SIGMA STAT 2.0

Um Trends zu erkennen wurden die linearen Regressionformeln errechnet und die Steigungen interpretiert.

Alle Daten wurden zuerst auf Normalverteilung geprüft (Kolmogoroff-Smirnoff-Anpassungstest). Beim Vergleich zweier Stichproben wurde bei einer Normalverteilung der t-Test, bei nicht normalverteilten Daten der Mann-Whitney-U-Test angewandt. Im Fall von mehreren Stichproben wurde eine einfache Varianzanalyse durchgeführt. Der varianzanalytische Vergleich mehrerer Mittelwerte galt bei Normalverteilung (ANOVA), bei nicht Normalverteilungen der Kruskal-Wallis-H-Test.

Die Daten wurden als unabhängig betrachtet. Es sei jedoch erwähnt, daß bei der Auswertung der Aktivitätszeiten der Braunen Hyänen und des Vergleichs der Gewichte toter und lebender neugeborener Pelzrobben nicht auszuschließen ist, daß ggf. Tiere mehrfach aufgenommen wurden und somit ein Pooling-Fehler nicht auszuschließen

ist.

5 Ergebnisse

5.1 Nahrungsökologie

5.1.1 Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen

Den Hauptanteil am Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen im Untersuchungsgebiet an der Wolf Bay Kolonie stellte die Pelzrobbe dar (Tab. 5.1.1-1). Beim Vergleich der vor und nach dem Beginn der Pelzrobben-Wurfsaison (Start: 15.11.97) gesammelten Kotproben zeigte sich ein deutlicher Wechsel im Vorkommen der verschiedenen Pelzrobben-Kategorien zugunsten der als "Black Pup" bezeichneten neugeborenen Pelzrobben. Ihr Anteil erhöhte sich von 9,09% auf 71,43% (Tab. 5.1.1-1.(a)). Weiterhin gehörten Evertebraten, Pflanzen und Vögel in absteigender Reihenfolge zum Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen.

Tab. 5.1.1-1: Prozentuale Häufigkeit der in den Kotproben vorhandenen Nahrungsreste. (a) Vergleich der von der Wolf Bay Kolonie stammenden Proben unterschiedlicher Perioden. (b) Vergleich der Proben unterschiedlicher Gebiete und Territorien.

Ort	(a)		(b)		
	Wolf Bay Kolonie	Wolf Bay Kolonie	Wolf Bay Kolonie	Van Reenen Bay Kolonie	Lüderitz Umgebung
Zeitraum	19.09 - 15.11.97	16.11. - 01.02.98	Gesamt	30.11. - 25.12.97	12.09. - 12.12.97
n	11	7	18	4	19
Säugetiere					
<i>A. p. pusillus</i> nach Fellwechsel	90,91	28,57	66,67	25,00	15,79
<i>A. p. pusillus</i> "Black Pup"	9,09	71,43	33,33	75,00	0,00
<i>Canis sp.</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	26,32
Knochen	81,82	100,00	88,89	100,00	63,16
Haare	0,00	14,29	5,56	0,00	52,63
Vögel	9,09	14,29	5,56	0,00	52,63
Fische	0,00	0,00	0,00	0,00	10,53
Evertebraten	36,36	28,57	33,33	25,00	68,42
Pflanzen	27,27	57,14	38,89	0,00	57,89
Müll	9,09	28,57	16,67	25,00	42,11

Kotproben aus der Umgebung der Pelzrobben-Kolonien variierten weniger stark in ihrer Zusammensetzung als die Proben, die in der Umgebung der Stadt Lüderitz gesammelt wurden (Tab. 5.1.1-1 (b)). Dort machten vor allem Vögel und Evertebraten einen großen Anteil aus, wogegen Pelzrobben in nur 15,79% der Proben zu finden waren.

5.1.2 Nahrungsangebot für Braune Hyänen an toten neugeborenen Pelzrobben

Insgesamt wurden an 63 Tagen Daten an der Wolf Bay Kolonie aufgenommen. Die einzelnen Sample Areas wurden hierbei unterschiedlich häufig kontrolliert (Tab. 5.1.2-1). Von den 36.500 Pelzrobben, die an der gesamten Kolonie geboren wurden, befanden sich insgesamt 7.692 Tiere in den Sample Areas.

Tab. 5.1.2-1: Allgemeine Angaben zu den Sample Areas

	Sample Area											
	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	12	
Fläche (m ²)	2321	1514	1874	219	4041	2262	2972	4918	615	1698	2686	
Lebende neugeborene Pelzrobben (18.12.97)	887	426	664	153	1268	729	429	857	678	496	1105	
Datenaufnahme (x von 63 Tagen)	40	22	28	26	38	26	27	35	16	22	21	
Tote neugeborene Pelzrobben an x Tagen	50	7	27	55	63	96	96	66	24	31	36	

Die kumulative natürliche Mortalität der neugeborenen Pelzrobben betrug 30,21% (Abb.: 5.1.2-1). Während der immobilen Phase der neugeborenen Pelzrobben starben täglich deutlich mehr Tiere als während der mobilen Phase. Dies wird in Abb. 5.1.2-2 verdeutlicht. Es war ein signifikanter Unterschied in der Mortalität der Kap-Pelzrobben während der immobilen und der mobilen Phase zu erkennen (Mann-Whitney-U-Test, $U = 265$, $n_{\text{klein}} = 22$, $n_{\text{groß}} = 25$, $p < 0,001$).

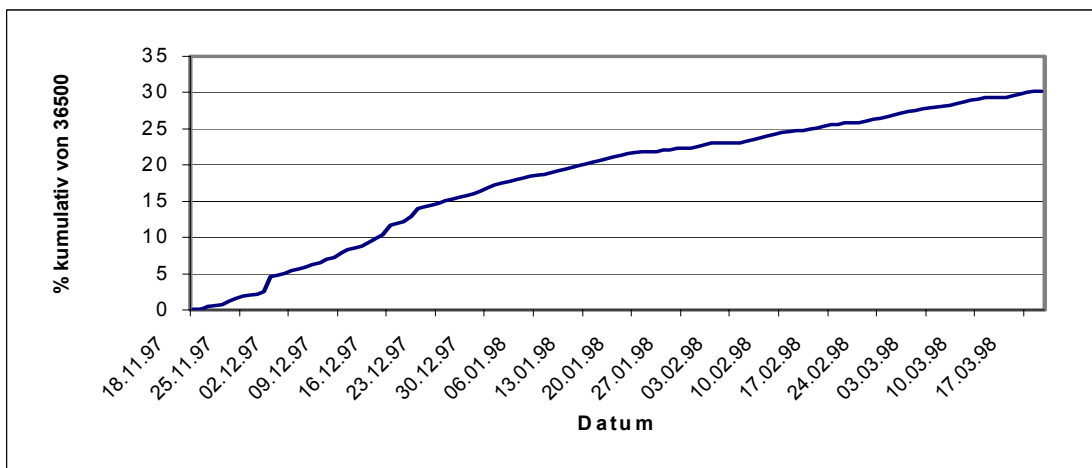


Abb. 5.1.2-1: Kumulative Mortalitätsrate neugeborener Pelzrobben an der Wolf Bay Kolonie vom Beginn der Wurfseason bis zum Ende der Studienperiode.

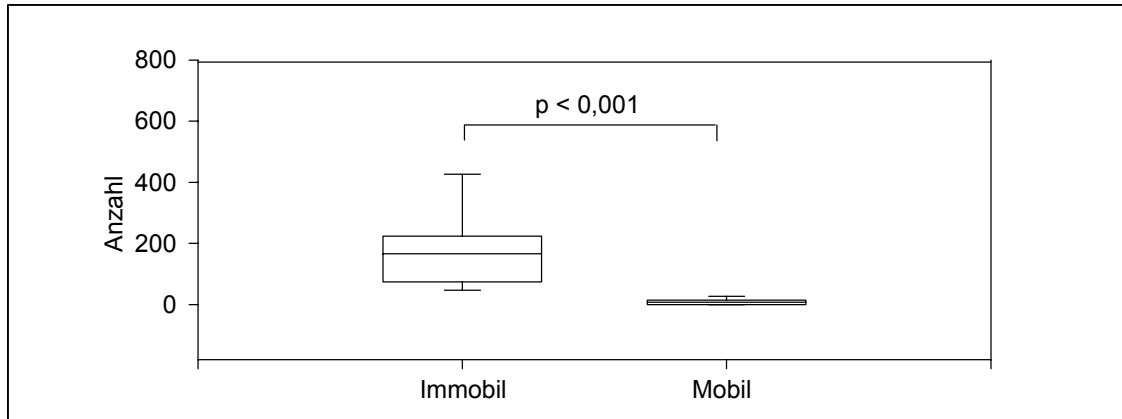


Abb. 5.1.2-2: Unterschiede in der natürlichen Mortalität (ausgenommen des Faktors Ertrinken) neugeborener Pelzrobben während der immobilen (18.11.97 - 15.01.98) und der mobilen (16.01.98 - 19.03.98) Phase.

Totgeburten, Verhungern, Sturz von Felsen ins Wasser und anschließendes Ertrinken sowie der Hitzetod waren die Ursachen für die natürliche Mortalität. Hierbei war der Hitzetod in uferfernen Bereichen mit 50% ($n = 460$) die häufigste Todesursache.

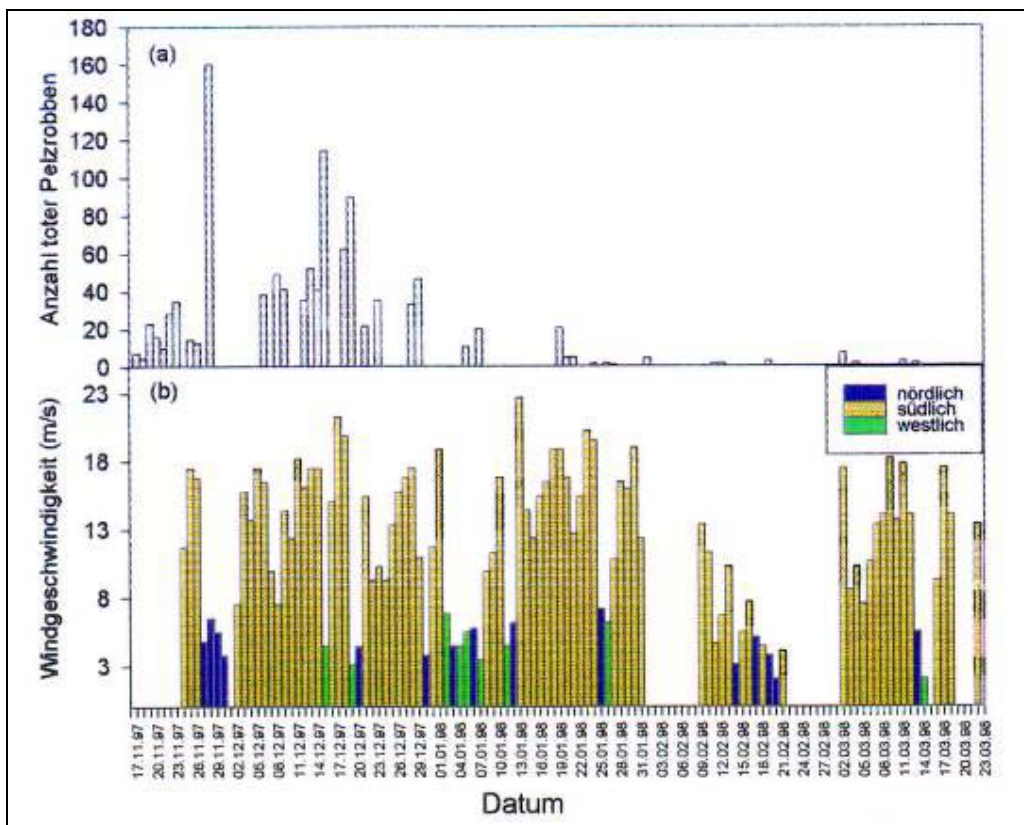


Abb. 5.1.2-3: Einfluß der Windgeschwindigkeit und Windrichtung auf die Mortalität der neugeborenen Kap-Pelzrobben (excl. Ertrinken) an der Wolf Bay Kolonie. (a) Anzahl toter neugeborener Pelzrobben in den Sample Areas pro Tag. (b) Tägliche Windgeschwindigkeit und Windrichtung (gemittelte Werte der Messungen um 11.00 Uhr, 14.00 Uhr und 17.00 Uhr).

Abb. 5.1.2-3 verdeutlicht, daß durch die Änderung der Windrichtung von dem kalten und starken Süd-West Wind zum schwächeren und wärmeren Nord- bzw. Westwind die Mortalität der Pelzrobben stark zunahm. Es ergibt sich eine leicht negative Korrelation, die jedoch statistisch nicht signifikant ist (Spearman-Rangkorrelations-Test, $n = 18$, $r = -0,166$, $p = 0,503$). Diese toten Tiere standen den Braunen Hyänen direkt an der Kolonie als Nahrung zur Verfügung.

Die Anzahl der ertrunkenen neugeborenen Pelzrobben, die entlang der Küste der Bucht Wolf Bay angespült wurden, nahm Ende November sprunghaft zu (Abb. 5.1.2-4). Es konnte also zwischen einer Periode der Nahrungsknappheit für Braune Hyänen vom Beginn der Studie bis zum Beginn der Wurfsaison der Pelzrobben und einer darauf folgenden Periode des Nahrungsüberschusses unterschieden werden. Auch hier gab es einen Unterschied in der Anzahl toter Pelzrobben während der immobilen und mobilen Phase, der jedoch statistisch nicht signifikant war (t-Test, $t = 1,486$, $FG = 12$, $p = 0,163$) (Abb. 5.1.2-5).

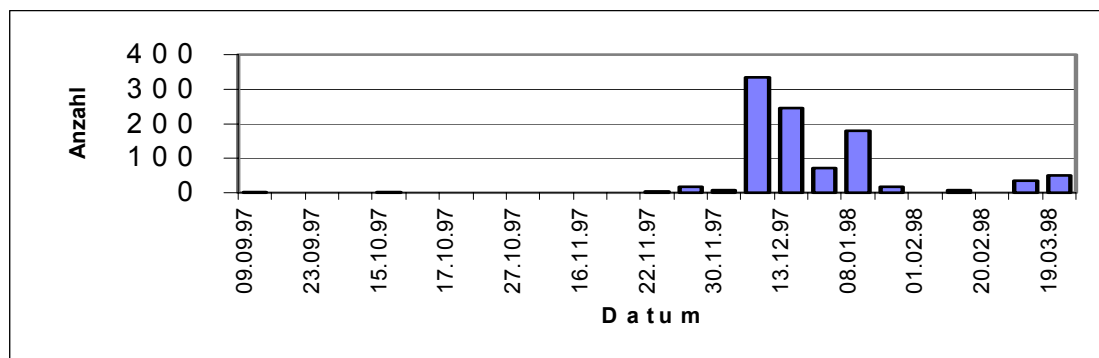


Abb. 5.1.2-4: Anzahl toter neugeborener Pelzrobben entlang des 1km langen Küstenstreifens der Bucht Wolf Bay an ausgewählten Tagen.

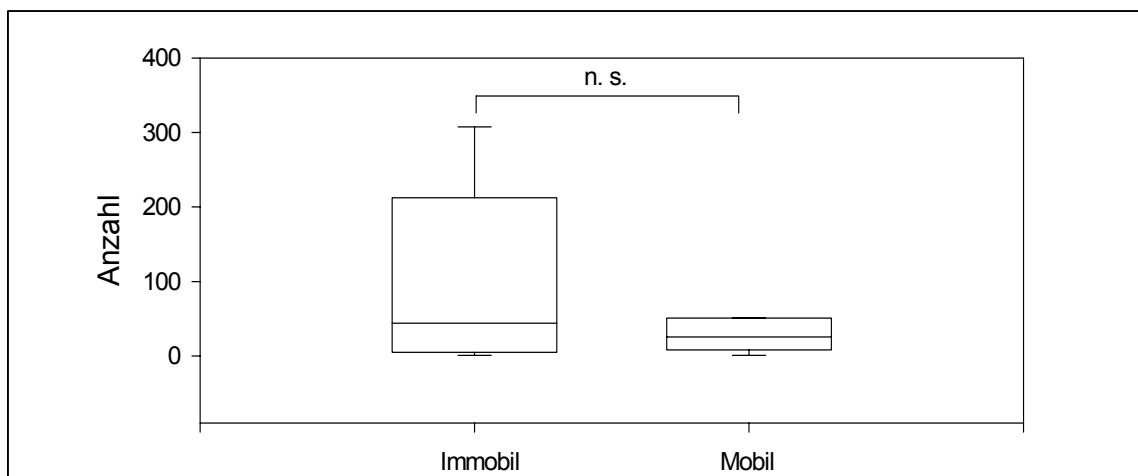


Abb. 5.1.2-5: Unterschiede in der Anzahl ertrunkener neugeborener Pelzrobben an der Bucht Wolf Bay während der immobilen und der mobilen Phase.

Insgesamt betrug die kumulative Mortalität der im Wasser gestorbenen Pelzrobben 16%, d. h., daß bei Tieren, die sich in Ufernähe aufhielten, der Faktor Ertrinken mit der Hälfte der Todesfälle vor dem Faktor Hitze stand.

Von den 36.500 neugeborenen Pelzrobben standen den Braunen Hyänen insgesamt rund 11.000 tote Tiere als Nahrung zur Verfügung.

5.1.3 Anteil der Hyänenprädation an der Mortalität neugeborener Pelzrobben

Die kumulative Mortalität der neugeborenen Pelzrobben bedingt durch Hyänenprädation betrug 6,75% (Abb. 5.1.3-1). Es war keine Veränderung in der Prädationsrate mit Einsetzen der mobilen Phase der neugeborenen Pelzrobben zu verzeichnen. Auch der Vergleich der immobilen und mobilen Phase zeigte keinen statistisch signifikanten Unterschied in der Anzahl getöteter Tiere (Abb. 5.1.3-2) (Mann-Whitney-U-Test, $U = 552$, $n_{\text{klein}} = 22$, $n_{\text{groß}} = 25$, $p = 0,616$).

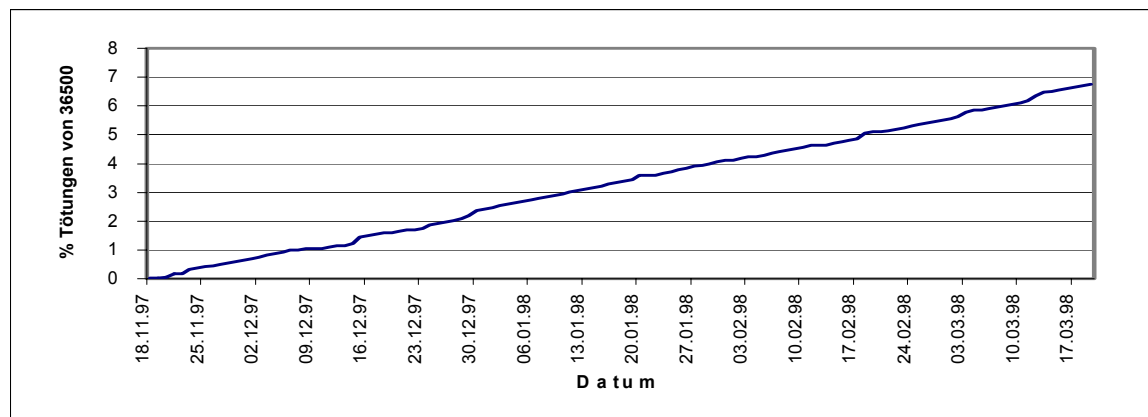


Abb. 5.1.3-1: Kumulative Mortalitätsrate neugeborener Pelzrobben bedingt durch Hyänenprädation an der Wolf Bay Kolonie.

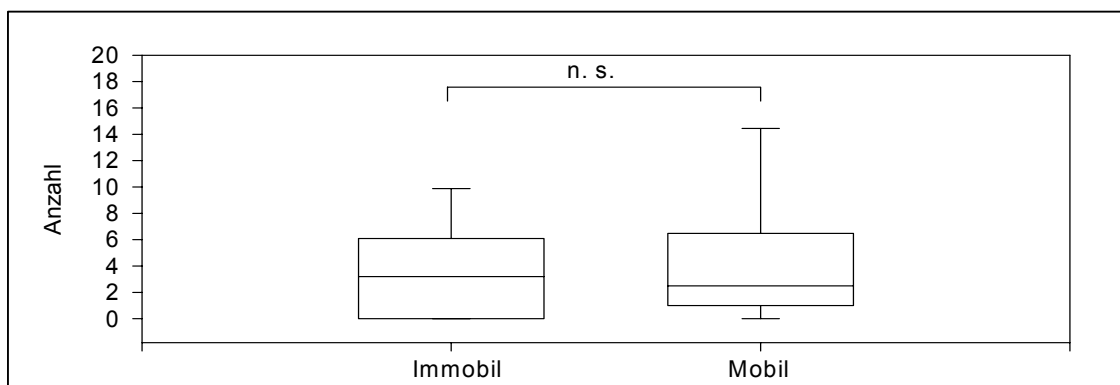


Abb. 5.1.3-2: Vergleich der Mortalität neugeborener Pelzrobben während der immobilen und der mobilen Phase bedingt durch Hyänenprädation.

Wie in Tab. 5.1.3-1 zu erkennen ist, stellten nur 50,3% der Tötungen Einzelfunde dar. Die weiteren 49,7% wurden den "Mass Kill"-Ereignissen zugeordnet, welche 22,8% aller Tötungsereignisse ausmachten.

Tab. 5.1.3-1: Tötungsereignisse und Tötungen

Kategorie		Anzahl an 63 Tagen	%
Tötungsereignisse	Gesamt	114	100
	Mass Kill	26	22,8
Tötungen (n = 175)	Mass Kill	87	49,7
	Einzelfund	88	50,3

Auch bei der statistischen Überprüfung der Prädations-Ereignisfrequenzen während der immobilen und mobilen Phase der Pelzrobben ergab sich kein signifikanter Unterschied (Mann-Whitney-U-Test, $U = 3277,5$, $n_{\text{klein}} = 56$, $n_{\text{groß}} = 58$, $p = 0,746$).

Das Verschleppen getöteter Pelzrobben machte einen weiteren Anteil von 0,36% der Gesamtmortalität aus, da bei 60% der Tötungsereignisse noch eine zusätzliche Pelzrobbe verschleppt wurde.

5.1.4 Unabhängigkeit des Mortalitätsfaktors Hyänenprädation

Beim Trendkurvenvergleich des Gewichtes lebender neugeborener Pelzrobben, deren Gewicht den repräsentativen Durchschnitt darstellte, und des Gewichtes toter Pelzrobben, aufgeteilt in natürliche Mortalität und Prädation, zeigten sich Unterschiede. Das Gewicht der natürlichen Todes gestorbenen Pelzrobben war niedriger als das repräsentative Lebendgewicht. Das Gewicht der durch Prädation gestorbenen Tiere befand sich zwischen dem der beiden anderen, jedoch mit einer Neigung zum niedrigeren Gewicht (Abb. 5.1.4-1).

Bei der Betrachtung der linearen Regressionsformeln fällt auf (Tab.5.1.4-1), daß sich das Gewicht zu Beginn der Wurfseason in den einzelnen Kategorien nur um maximal 350g unterschied. Die täglichen Gewichtszunahmen wiesen jedoch größere Unterschiede auf. Natürlichen Todes sterbende Pelzrobben zeichneten sich durch einen täglichen Gewichtszuwachs von 35g aus. Durchschnittlich betrug der Gewichtszuwachs bei lebenden Tieren hingegen fast doppelt so viel (66g). Durch Prädation gestorbene Tiere lagen mit einem täglichen Gewichtszuwachs von 47g

zwischen dem für die Kolonie repräsentativen Lebendgewichtes und dem Gewicht kranker bzw. schwacher Tiere.

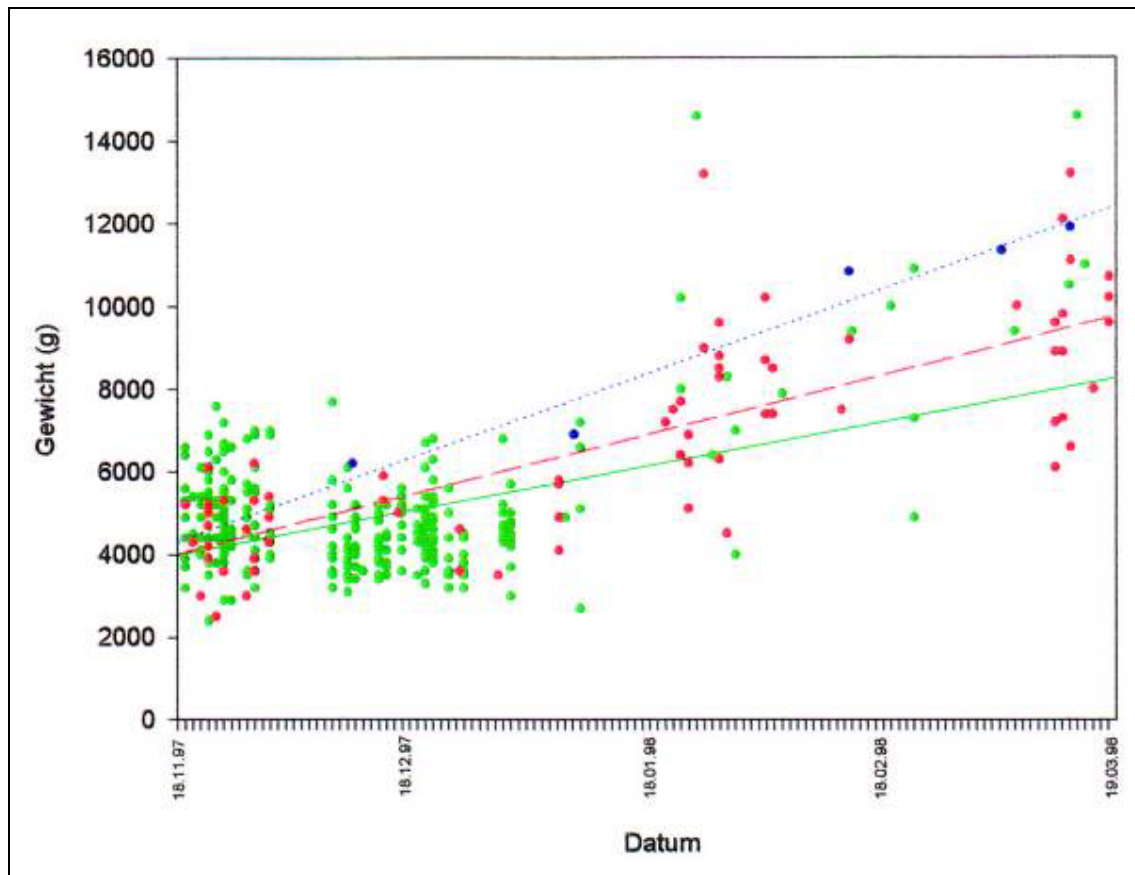


Abb. 5.1.4-1: Lineare Regressionsgeraden des Gewichtes neugeborener Pelzrobben an der Wolf Bay Kolonie (..... lebendige Pelzrobben; — natürliche Mortalität; - - - Prädation).

Tab. 5.1.4-1: Regressionskoeffizienten der Formel $y = b_1 \cdot x + b_0$ (y = Gewicht, x = Alter, b_0 = y-Achsenabschnitt, b_1 = Steigung) und Bestimmtheitsmaß (r^2)

Kategorie	b_0	b_1	r^2
Lebendig	4377,78	66,03	0,95
Hyänenprädation	4051,54	46,92	0,61
Natürliche Mortalität	4034,99	35,39	0,22

Bei der Bestimmung signifikanter Unterschiede des Gewichtes innerhalb der fünf Altersklassen zeigte sich folgendes Bild (Abb. 5.1.4-2): Innerhalb der ersten Altersklasse vom 18.11.97 bis zum 15.12.97 ließ sich ein signifikanter Unterschied zwischen dem Gewicht lebender und dem Gewicht toter Pelzrobben beider

Kategorien feststellen (Kruskal-Wallis-H-Test, $H = 128,996$, $FG = 2$, $p < 0,001$ - Dunn's Test (a) L vs NM: $Q = 10,891$, $p < 0,05$ (b) L vs P: $Q = 5,950$, $p < 0,05$).

Das gleiche galt für die zweite Altersklasse vom 16.12.97 bis zum 12.01.98, welche auch gleichzeitig das Ende der immobilen Phase der neugeborenen Pelzrobben darstellte (Kruskal-Wallis-H-Test, $H = 111,921$, $FG = 2$, $p < 0,001$ - Dunn's Test (a) L vs NM: $Q = 10,520$, $p < 0,05$ (b) L vs P: $Q = 3,515$, $p < 0,05$). Vom 13.01.98 bis zum 09.02.98, also innerhalb der dritten Altersklasse, war kein signifikanter Unterschied festzustellen (Kruskal-Wallis-H-Test, $H = 5,220$, $FG = 2$, $p = 0,074$). In der vierten Altersklasse (10.02.98 - 09.03.98) gab es einen signifikanten Unterschied zwischen dem repräsentativen Lebendgewicht und dem Gewicht der Kategorie Natürliche Mortalität (ANOVA, $F = 7,442$, $p < 0,001$ - Tukey Test L vs NM: $q = 4,751$, $p < 0,05$). In der fünften Altersklasse (10.03.98 - 19.03.98) zeigte sich ein signifikanter Unterschied des Gewichtes lebender und durch Prädation gestorbener Pelzrobben (ANOVA, $F = 13,918$, $p < 0,001$ - Tukey Test L vs P: $q = 7,413$, $p < 0,05$). Innerhalb der vierten und fünften Altersklasse war auf Grund von zu geringen Stichprobengrößen keine statistische Auswertung aller Kategorien mehr möglich.

Beim Vergleich der Stichprobengrößen fällt auf, daß während der mobilen Phase der Pelzrobben die Größe der Kategorie Natürliche Mortalität stark abnahm. Bei der Hyänenprädation war der Anteil der Pelzrobben, deren Schädel bzw. Gehirn gefressen wurde ("Excessive Kill"), höher als der Anteil der "Surplus Kills". Dies bedeutet, daß das Gewicht nach unten hin verfälscht ist.

Das gleiche gilt auch für den Trendlinienvergleich in Abb. 5.1.4-1. Es kann weder festgestellt werden, daß die Prädation ein unabhängiger Mortalitätsfaktor ist, noch, daß die Hyänen ausschließlich kranke bzw. schwache Tiere auswählen, die mit großer Wahrscheinlichkeit ohnehin gestorben wären.

In Tab. 5.1.4-2 läßt sich ein zusätzlicher Trend erkennen. Das repräsentative Lebendgewicht stellte mit 100% das Vergleichsgewicht dar. Pelzrobben der Kategorie Natürliche Mortalität zeigten mit fortschreitendem Alter eine abnehmende Tendenz im prozentualen Anteil ihres Gewichtes zum Vergleichsgewicht. Dies galt für Männchen und Weibchen. Die Kategorie Hyänenprädation zeigte eine entsprechende aufsteigende Tendenz. Weiterhin ist zu bemerken, daß das Geschlechterverhältnis im Gegensatz zu den anderen beiden Kategorien ausgeglichen und nicht in Richtung Männchen verschoben war.

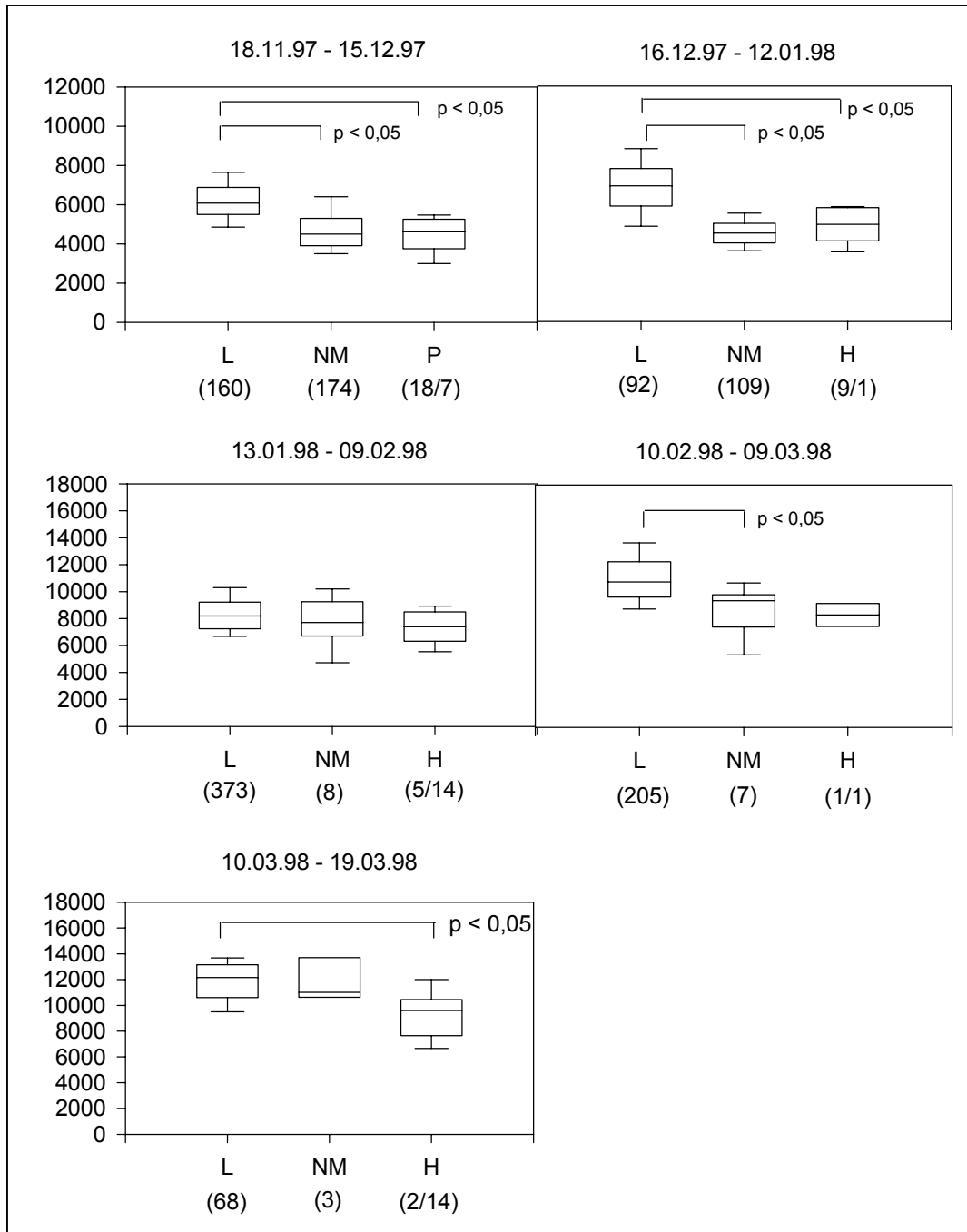


Abb. 5.1.4-2: Gewichtsvergleich neugeborener Pelzrobben der Kategorien L = Lebendig, NM = Natürliche Mortalität und P = Hyänenpräädation innerhalb der 5 Altersklassen. (): Stichprobengröße, (S/E) Surplus/Excessive, y-Achse: Gewicht in g.

Tab. 5.1.4-2: Durchschnittsgewicht (g) von Pelzrobben verschiedener Altersklassen (dargestellt als Periode) und Kategorien für männliche (m) und weibliche (f) Tiere (kursiv = zu geringe Stichprobengröße)

Kategorie	Lebend						Natürliche Mortalität						
	m		f		n		m		f		n		
Geschlecht / Anzahl													
Periode	18.11.97 - 15.12.97	6700	100	70	5810	100	90	4972	74,2	113	4232	72,8	66
	16.12.97 - 12.01.98	7270	100	55	6370	100	37	4680	64,4	61	4400	69,1	53
	13.01.98 - 09.02.98	8744	100	233	7515	100	140	7700		4	7675		4
	10.02.98 - 09.03.98	11770	100	126	9975	100	79	8650		2	8500		5
	10.03.98 - 19.03.98	12310	100	47	10990	100	21	14600		1	10750		2
Geschlechterverhältnis (%)	60,54		531	39,46		367	58,86		186	41,14		130	

Kategorie	Prädation durch Hyänen						Excessive Kill						
	m		f		n		m		f		n		
Geschlecht / Anzahl													
Periode	18.11.97 - 15.12.97	5038	75,2	8	4480	77,1	10	4900		2	3550		4
	16.12.97 - 12.01.98	4350		4	5300	83,2	12				3500		5
	13.01.98 - 09.02.98	8350	95,5	6	8800		1	7471	85,4	8	6614	88,0	7
	10.02.98 - 09.03.98	9200		1				7500		1			
	10.03.98 - 19.03.98				8700		2	9500	77,2	10	8267		3
Geschlechterverhältnis (%)	47,67		41	52,33		45	52,5		21	47,5		19	

5.1.5 Mögliche Auswirkungen der Hyänenprädation auf die Population der Pelzrobben

Auf die Population der Pelzrobben wirkten mehrere Mortalitätsfaktoren ein. Bis zum Ende der Studienperiode am 19.03.98 stand die natürliche Mortalität mit 30,21 % an erster Stelle. Das jährliche Pelzrobben-Schlagen wird im August 1998 weitere 29 % ausmachen (Quote 1998: 10.800 Jungtiere; ROUX pers. Mitt.). Die Hyänenprädation stand mit 7,11% (6,75% an der Kolonie liegengelassen und 0,36% verschleppt und versteckt) an letzter Stelle (Abb. 5.1.5-1). Dies ergibt eine Gesamtmortalität von 66,32%.

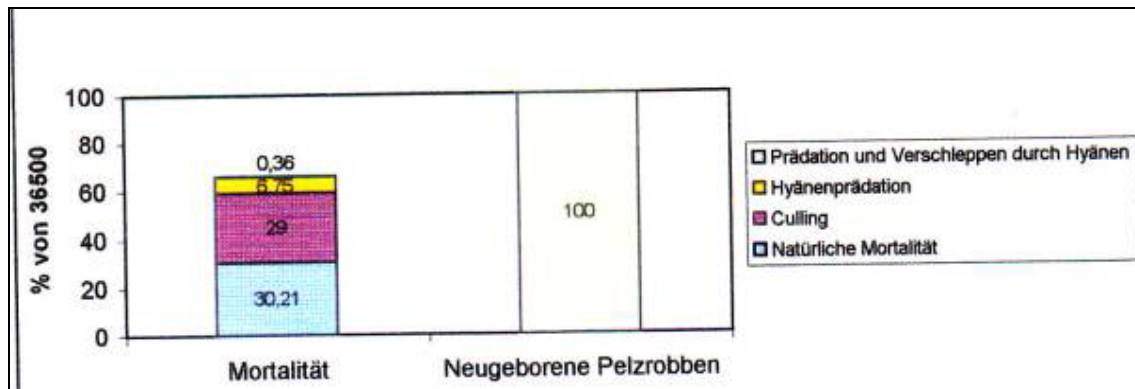


Abb. 5.1.5-1: Prozentuale Verteilung der Mortalitätsfaktoren bei neugeborenen Pelzrobben an der Wolf Bay Kolonie

Die Populationsgröße der Braunen Hyänen im Bereich der Wolf Bay Kolonie betrug mindestens 14 adulte und subadulte Tiere. Von allen Tieren wurden Skizzen (Abb. 5.1.5-2) angefertigt sowie drei Tiere an den Ohren markiert. Das Geschlechterverhältnis aller markierten Hyänen lag zugunsten der weiblichen Tiere. Die Häufigkeit erneuter Sichtungen wurde nicht ermittelt.

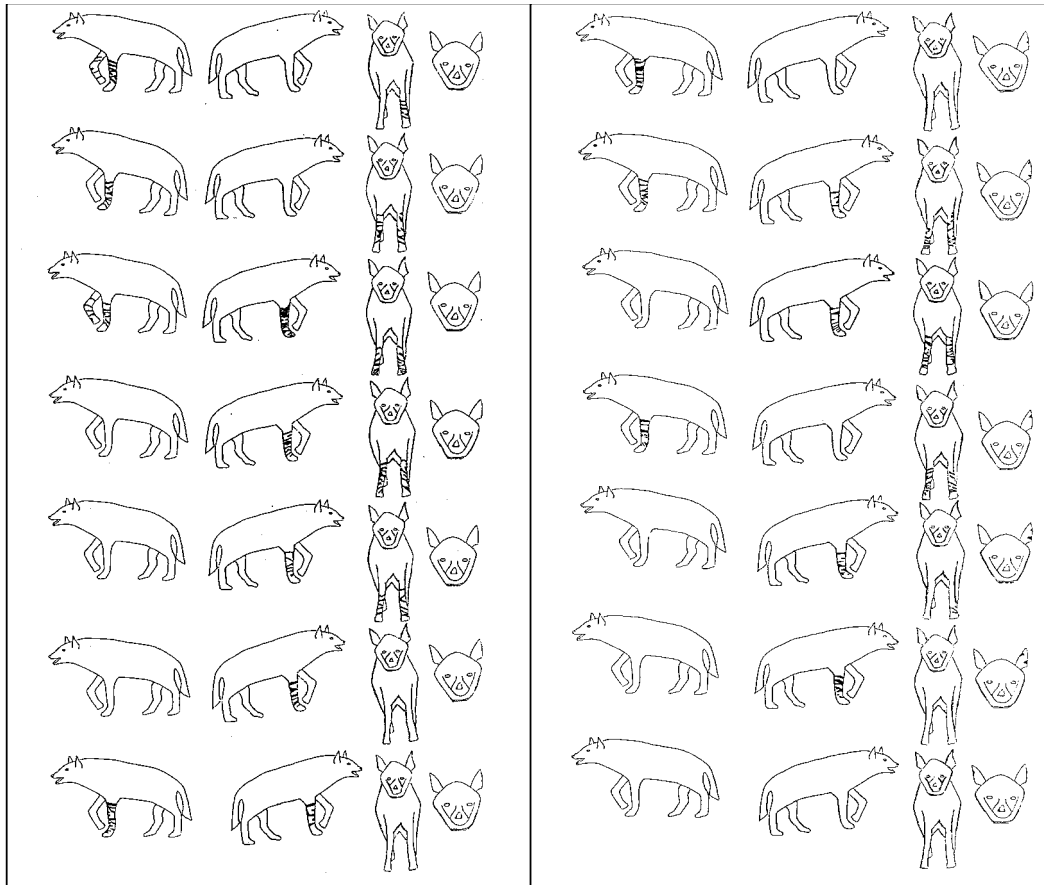


Abb. 5.1.5-2: Skizzen der Beinstreifung und besonderen Merkmale der 14 Individuen sowie anhand von Fotos erkennbar

Wie Tab. 5.1.5-1 verdeutlicht, machten Einzelfunde getöteter Tiere 77,2% der Tötungsereignisse aus. "Mass Kill"-Ereignisse machten 22,8% der Tötungsereignisse aus, wobei die durchschnittliche Anzahl dabei getöteter Pelzrobber 3,35 Tiere betrug. Weiterhin wurde bei 60% aller Tötungsereignisse eine weitere Pelzrobbe verschleppt. Die Ergebnisse der Minimum-/Maximumabschätzung des möglichen Anteils der Hyänenprädation an der Mortalität neugeborener Pelzrobber zeigen einen großen Unterschied zwischen Minimal- und Maximaleinfluß. Der Minimaleinfluß einer einzigen Hyäne beträgt 0,71%, wogegen der Maximaleinfluß einer Hyänenpopulation von 14 Hyänen 10% beträgt.

Tab. 5.1.5-1: Minimum-/Maximum Abschätzung des Einflusses Brauner Hyänen auf die Population der neugeborenen Pelzrobben an der Wolf Bay Kolonie.

Anzahl Hyänen	Einzelfunde 77,20%	Mass Kill 22,80% <i>Ø 3,35 Tötungen</i>	Verschleppen 60 % aller <i>Tötungsereignisse</i>
1 Minimum	0,77	0,76	0,60
14 Maximum	10,81	10,69	8,40

Anzahl Hyänen	Gesamt pro Tag/Nacht	Gesamt Studienperiode (122 Tage)	% Gesamt
1 Minimum	2,14	260,57	0,71
14 Maximum	29,90	3647,95	9,99

Nach diesem Modell beträgt die Gesamtmortalität in einem Zeitraum von 4 Monaten minimal 59,92% und maximal 69,20%. Der Realwert lag mit 66,32% nahe der ermittelten Obergrenze.

5.1 Verhalten

5.2.1 Aktivitätsmuster der Braunen Hyänen an der Wolf Bay Pelzrobber-Kolonie

Der Gesamtstudienzeitraum wurde in zwei Perioden unterteilt. Die erste Periode vom 19.09.97 bis zum 26.11.97 stellte eine Zeit der Nahrungsknappheit für Braune Hyänen dar (die 12 zusätzlichen Tage - die Wurfseason beginnt am 15.11.97 - dienten als Eingewöhnungszeit für die Hyänen an die neue Situation). Während der insgesamt 328 Beobachtungsstunden war der prozentuale Anteil der Sichtungen am Nachmittag etwas höher als am Morgen und am Abend (Abb.5.2.1-1 (a)). Dieser Unterschied war statistisch nicht signifikant. In der zweiten Periode bis zum 19.03.98 war die Anzahl der Sichtungen am Nachmittag prozentual geringer als während der übrigen Tageszeiten (Beobachtungsdauer: 310 Stunden). Auch hier war der Unterschied nicht signifikant.

Der Vergleich beider Perioden hinsichtlich der Aktivität Brauner Hyänen läßt erkennen, daß am Morgen die Aktivität geringer wurde und am Abend zunahm (Abb. 5.2.1-2 (a) und (c)). Dieser Unterschied war nicht signifikant. Nachmittags sank jedoch die Sichtungsrate zur zweiten Periode hin signifikant ab (Abb. 5.2.1-2 (b)) (Mann-Whitney-U-Test, $U = 966,5$, $n_{\text{klein}} = 24$, $n_{\text{groß}} = 35$, $p < 0,001$).

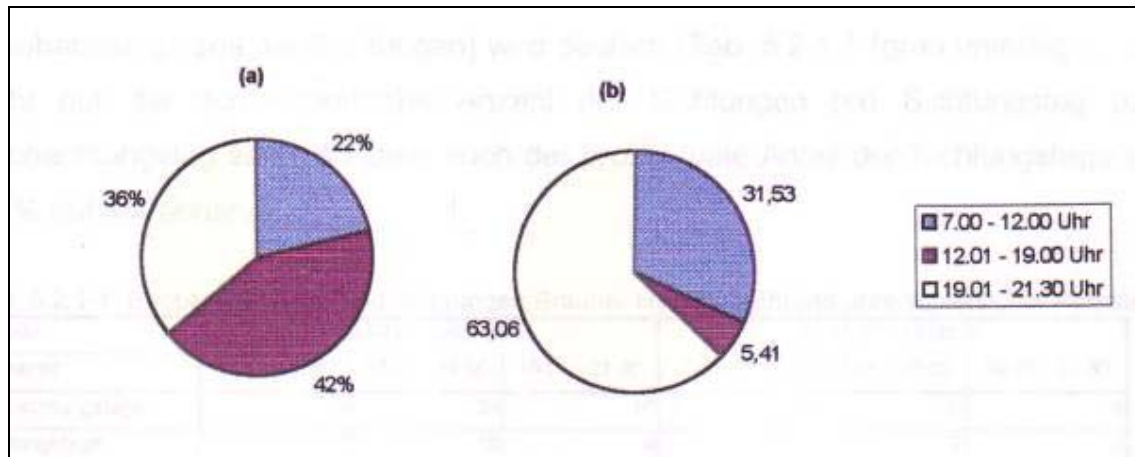


Abb. 5.2.1-1: Prozentualer Anteil der Sichtigungen während unterschiedlicher Tageszeiten. (a) vom 19.09.97 bis 26.11.97 mit $n = 39$, (b) vom 27.11.97 bis 19.03.98 mit $n = 12$.

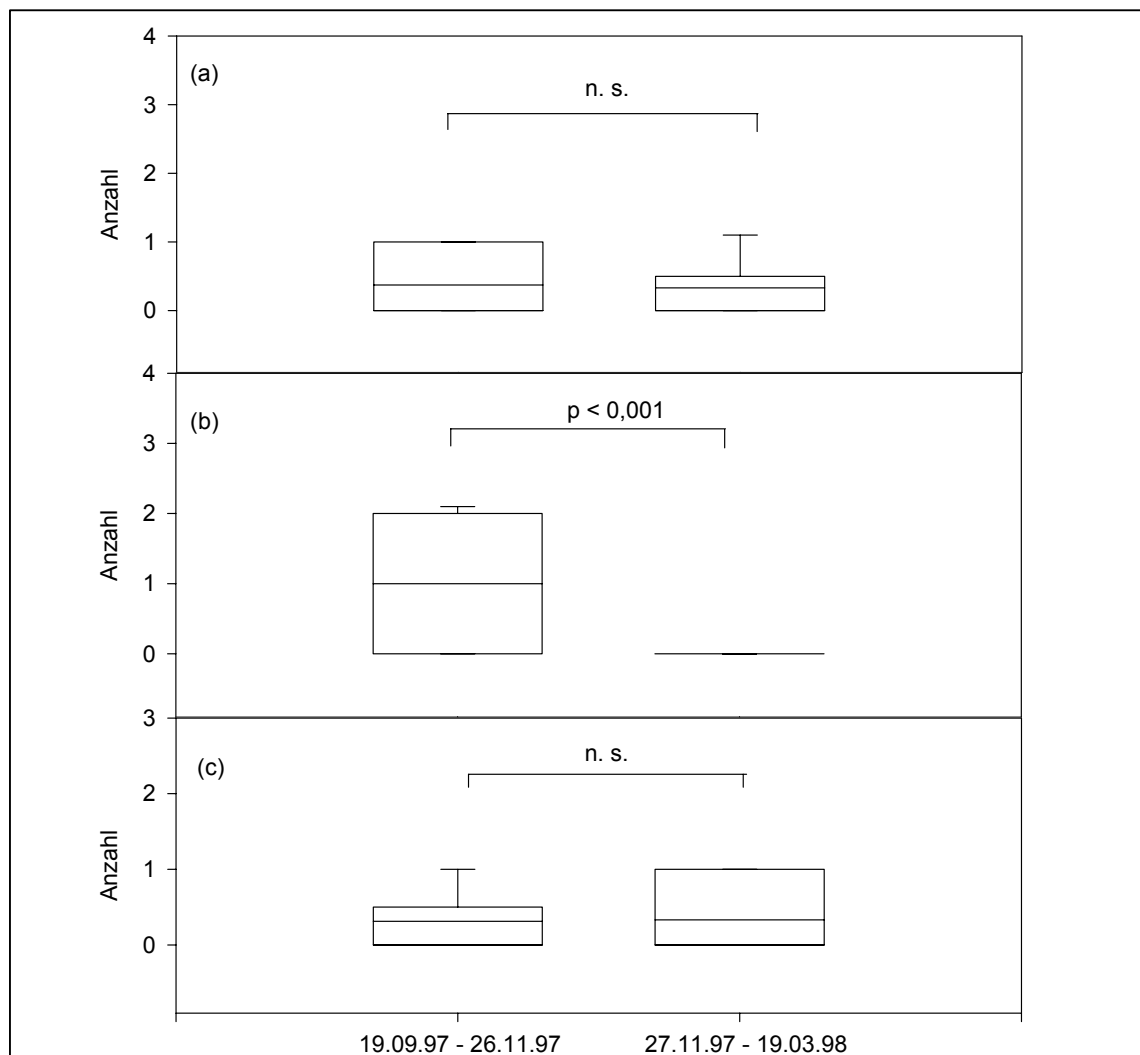


Abb. 5.2.1-2: Anzahl der Hyänensichtigungen während den Perioden 19.09.97 - 26.11.97 und 27.11.97 - 19.03.98. (a) von 7.00 bis 12.00 Uhr, (b) von 12.01 bis 19.00 Uhr, (c) von 19.01 bis 21.30 Uhr.

Auch bei der Betrachtung der Beobachtungstage und Sichtungstage (Beobachtungstage mit Sichtungen) wird deutlich (Tab. 5.2.1-1 (grau unterlegt)), daß nicht nur die durchschnittliche Anzahl der Sichtungen pro Sichtungstag bzw. Beobachtungstag sank, sondern auch der prozentuale Anteil der Sichtungstage von 63 % auf 8% abnahm.

Tab. 5.2.1-1: Beobachtungstage und Sichtungen Brauner Hyänen während unterschiedlicher Perioden.

Periode	19.09.97 - 26.11.97			27.11.97 - 19.03.97		
	Tageszeit	7.00 - 12.00	12.01 - 19.00	19.01 - 21.30	7.00 - 12.00	12.01 - 19.00
Beobachtungstage	24	24	16	24	25	6
Sichtungstage	7	15	4	6	2	2
Sichtungen	9	25	5	8	2	2
∅ Anzahl Sichtungen pro Sichtungstag	1,29	1,67	1,25	1,33	1,00	1,00
∅ Anzahl Sichtungen pro Beobachtungstag	0,38	1,04	0,31	0,33	0,08	0,33
% Sichtungstage pro Beobachtungstage	29	63	25	25	8	33

Der Vergleich der Tagestemperaturen zeigt, daß sich die beiden Perioden voneinander unterscheiden. Die Temperaturen der zweiten Periode lagen signifikant höher als die der ersten Periode (Tab. 5.2.1-2). Der Unterschied zwischen den beiden Medianwerten einer Tageszeit betrug durchschnittlich 2,3°C (2,0°C - 2,6°C), wobei der Unterschied um 14.00 und 17.00 Uhr mit 2,6°C am höchsten war. Während der ersten Periode schwankten die Temperaturen von 9,8°C bis 23,6°C, während der zweiten von 11,7°C bis 26,1°C.

Tab. 5.2.1-2: Temperaturen gemessen an der Wetterstation Diaz Point und statistische Daten. Periode 1: 19.09.97 - 26.11.97, Periode 2: 27.11.97 - 19.03.98

Zeit	Periode	n	∅ Temperatur °C	Temperatur-Differenz (°C)	Test	t/U	FG	p ≤
8.00	1	69	13,9	2,0	t-Test	-8,270	158	0,001
	2	91	15,9					
11.00	1	61	16,5	2,3	Mann-Whitney-U-Test	3325,000		0,001
	2	82	18,6					
14.00	1	61	17,4	2,6	Mann-Whitney-U-Test	3183,000		0,001
	2	90	20,0					
17.00	1	61	17,1	2,6	Mann-Whitney-U-Test	2934,500		0,001
	2	83	19,7					
20.00	1	69	15,1	2,1	Mann-Whitney-U-Test	3211,500		0,001
	2	97	17,2					

Es ist zu erkennen, daß während der wärmeren Periode weniger Sichtungen zu verzeichnen waren. Die Anzahl der Sichtungen nahm nachmittags mit zunehmender Hitze ab und verlagerte sich in die Morgen- und Abendstunden (Abb. 5.2.1-3).

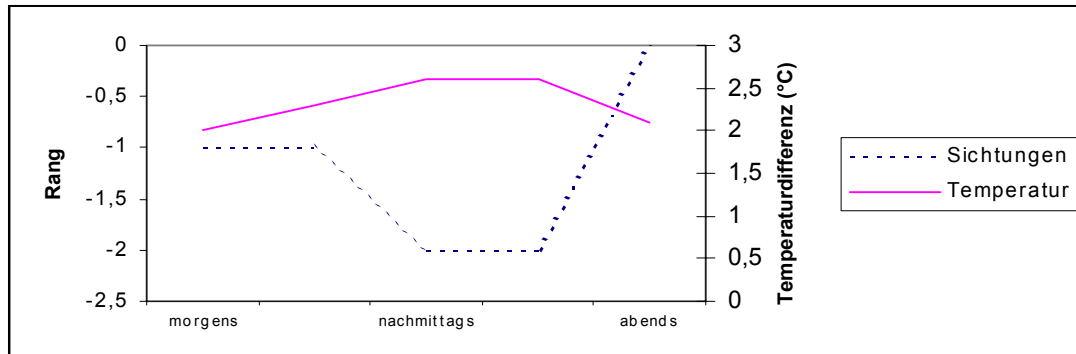


Abb. 5.2.1-3: Temperaturdifferenz und Sichtungsdifferenz (aufgetragen als Rangdaten) der beiden Perioden zu verschiedenen Tageszeiten.

5.2.2 Jagdverhalten Brauner Hyänen an einer Pelzrobben Kolonie

Mit Ausnahme einer Beobachtung waren alle Braunen Hyänen, die während der Gesamtstudienperiode beobachtet wurden, allein auf Nahrungssuche. Hierbei bewegten sie sich zügig voran und hielten den Kopf gesenkt. Alle Jagdbeobachtungen fanden während des Tages statt. Insgesamt konnten 4 "Mass Kills", 12 erfolglose Jagdversuche, 15 mal der Angriff auf lebende juvenile Pelzrobben und 4 mal Angriffe auf bewegungslose bzw. tote Jungtiere beschrieben und ausgewertet werden (Tab. 5.2.2-1). 86% der Tötungen fanden während "Mass Kill" Ereignissen statt und 54% aller Tötungen waren "Surplus Kills".

Dem Funktionskreis "Jagd" konnten folgende Verhaltensweisen zugeordnet werden:

Nahrungssuche	Bewegung zwischen der Beute im Zick-Zack-Kurs mit schnellem Richtungswechsel, der Kopf ist erhoben, die Ohren aufrecht mit vielen Bewegungen
Annähern an Beute	sehr verhalten, situationsbedingt geduckte oder aufrechte Körperhaltung, lange olfaktorische Orientierungsphase
Angriff	Heben des Schwanzes unter Beibehaltung der vorher eingenommenen Körperhaltung

Tötung	Zubiß am Hinterkopf bei angelegten Ohren, schnelles Umdrehen und Wegtragen der Beute im Schädelbiß um einige Meter, Ablegen der Beute und Griff am Rücken, ggf. anschließendes Totschütteln
Verschleppen	im Rückenbiß und anschließendes Fressen oder Verstecken der Beute

Tab. 5.2.2-1: Direkte Beobachtungen von Tötungsereignissen, () Tötungsereignisse, (EL) = Erfolgos, ¹ nach Bewegung Umgreifen in Nacken, ² Abwehrverhalten der Pelzrobbe.

Ort		Wolf Bay Kolonie	Van Reenen Bay Kolonie	Atlas Bay Kolonie
Zeitraum		18.11.1997 - 19.03.98	15.11. - 15.12.97 23.02. - 25.02.98	09.12.95
Sichtungen		10	47	1
Jagd	<i>Tötungen insgesamt</i>	3 (2)	48 (14)	6 (1)
	<i>Mass Kill</i>	2 (1)	41 (10)	6 (1)
	<i>Surplus Kill</i>	1 (1)	26 (5)	4 (1)
	<i>Verschleppen</i>	6	16	0
		davon beschrieben:		
	<i>Mass Kill Ereignisse</i>	1	2	1
	<i>Erfolgloser Jagdversuch</i>	1	8	3
	<i>Vermeiden bewegungsloser Jungtiere</i>	0	5	1
	<i>Angriff auf bewegungslose/tote Jungtiere</i>	2	1 ¹	1
	<i>Angriff auf lebende Jungtiere</i>	1	8	6
	<i>Totschütteln</i>	0	3	0
<i>Umgreifen</i>	0	5	1	
Umfeld	<i>Adulte Pelzrobbe in der Nähe</i>	1	6 (EL4)	4 (EL 3)
	<i>Keine adulte Pelzrobbe in der Nähe</i>	1	11 (EL 2 ²)	5

An der Pelzrobbe-Kolonie gibt es drei unterschiedliche Situationen (Abb. 5.2.2-1), die auch in der Art des Jagdverhaltens Ausdruck fanden. Näherte sich eine Braune Hyäne einem offensichtlich lebendigen Jungtier und befand sich dieses nicht in der unmittelbaren Nähe adulter Pelzrobbe, geschah die Annäherung in aufrechter Körperhaltung. Kurz vor dem Angriff hob die Hyäne ihren Schwanz und tötete anschließend das Jungtier mit einem Biß in den Hinterkopf. Die Hyäne drehte sich um 180° und rannte mit dem getöteten Tier einige Meter. Das Beutetier wurde abgelegt und am Rücken gegriffen, um es fortzutragen. War das Tier noch nicht tot, setzte das Totschütteln ein, welches einige Sekunden lang durchgeführt wurde.

Befanden sich in unmittelbarer Nähe des Jungtieres adulte Pelzrobbe, näherte sich die Hyäne in geduckter Körperhaltung dem Tier an und blieb auch in dieser Körperhaltung bis nach dem Biß und der Drehung um 180°. Der Jagderfolg betrug jedoch nur 36%, bei Abwesenheit adulter Tiere hingegen 88% (Tab. 5.2.2-1).

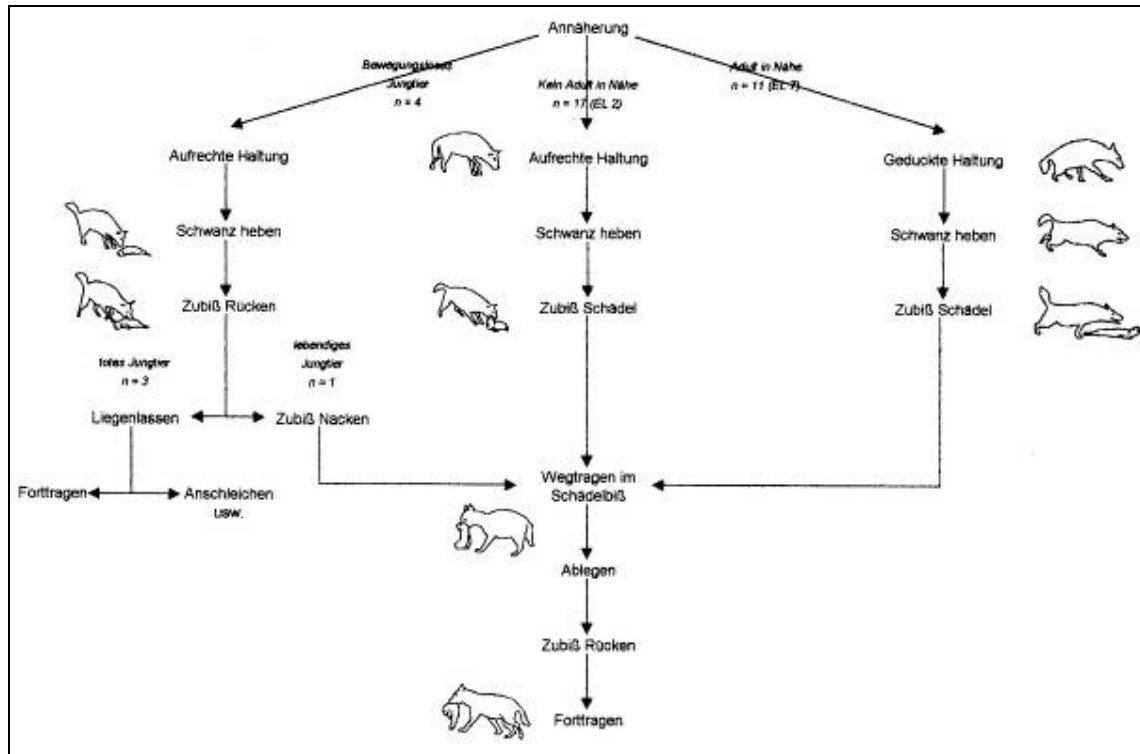


Abb. 5.2.2-1: Typische Situationen und Jagdsequenzen Brauner Hyänen an Pelzrobben Kolonien.

Eine Annäherung an bewegungslose Jungtiere konnte nur ohne den Einfluß adulter Pelzrobben beobachtet werden. Die Annäherung der Hyäne geschah in aufrechter Körperhaltung (Abb. 5.2.2-1). Sie hob den Schwanz und biß anschließend in den Rücken des Beutetieres. Dabei mußten zwei Situationen unterschieden werden. War das Beutetier bereits tot, wurde es entweder fortgetragen oder es wurde liegengelassen und die Hyäne ging erneut auf Nahrungssuche. Lebte das Beutetier hingegen noch, griff die Hyäne vom Rückenbiß in den Schädelbiß um und tötete das Tier. Daraufhin folgte ein erneutes Wegtragen, Umgreifen und Forttragen.

Das weitere Tötungsereignis des "Mass Kills" wird in Abb. 5.2.2-2 vereinfacht dargestellt. Je nach Situation geschah das Anschleichen in der oben beschriebenen Form. Die Hyäne tötete ein Tier, trug es nach der Drehung um einige Meter fort und legte es ab. Daraufhin schlich sie sich erneut an, um ein weiteres Tier zu töten, legte es wieder ab usw., bis sie schließlich ein Tier forttrug. Es kam auch vor, daß zwischendurch an einem Tier gefressen wurde, die Hyäne jedoch wieder zurückkehrte und weitertötete.

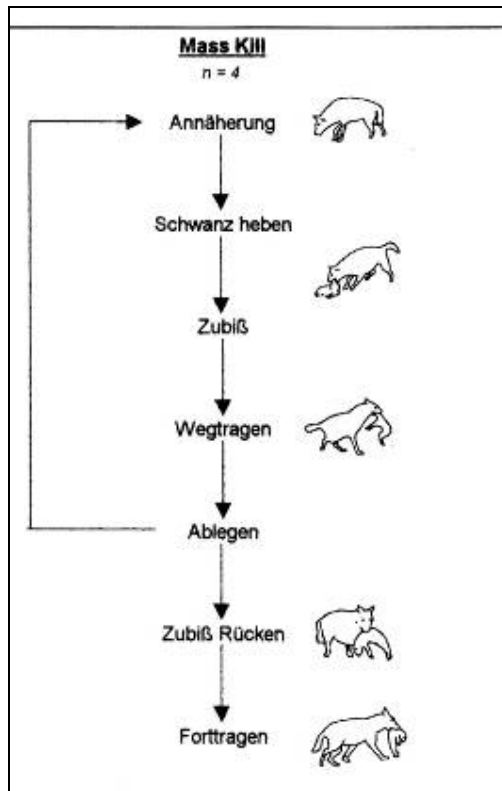


Abb. 5.2.2-2: Typische Jagdsequenz Brauner Hyänen bei "Mass Kills".

Allgemein sei noch erwähnt, daß in seltenen Fällen keine Drehung ausgeführt wurde. Dies war der Fall, wenn sich eine juvenile Pelzrobbe nicht im Bereich der Kolonie aufhielt und somit keine weiteren Pelzrobben in dessen Nähe waren. Die Hyäne griff das Beutetier, schleppte es rückwärts gehend einige Meter und griff dann in den Rücken um.

Die Annäherung Brauner Hyänen an die potentiellen Beutetiere war sehr verhalten. Angriffe adulter Pelzrobben führten immer zur Flucht. Auch das selten vorkommende "Abwehrverhalten" juveniler Pelzrobben (Bewegung in Richtung Hyäne) führte zum größten Teil zu einer Umorientierung.

5.2.3 Nahrungsauswahl und -ausbeute

In Kapitel 5.1.4 wurde bereits erläutert, ob die Braunen Hyänen zwischen den neugeborenen Pelzrobben wählen. Anhand des Gewichtsvergleiches der verschiedenen Kategorien konnte kein Wahlverhalten festgestellt werden. Weiterhin war das Geschlechterverhältnis der durch Prädation gestorbenen Pelzrobben

ausgeglichen (Tab. 5.1.4-2). Männliche Tiere machten 48%, weibliche 52% der Tötungen aus.

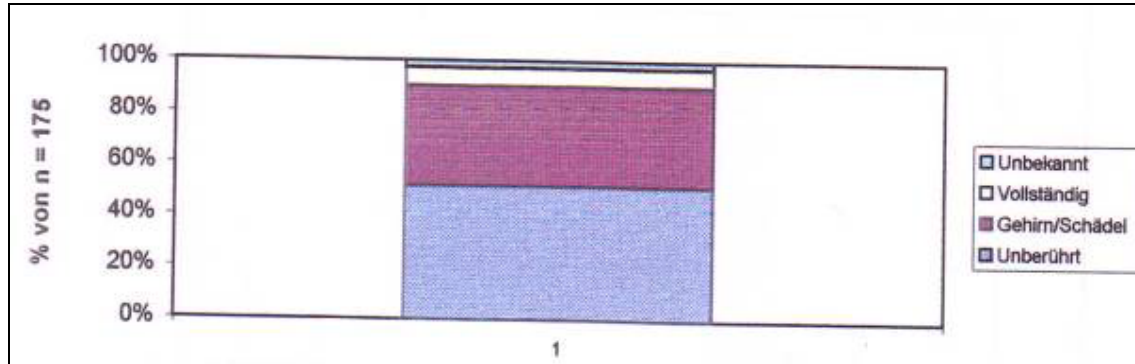


Abb. 5.2.3-1: Ausbeute der getöteten neugeborenen Pelzrobben.

Von den insgesamt 175 Tötungen stellten 51% "Surplus Kills" dar. Bei 39% der Fälle wurde ausschließlich das Gehirn bzw. der Schädel gefressen und nur 7% der getöteten Tiere wurden vollständig gefressen. 3% der Funde konnten nicht mehr eindeutig zugeordnet werden (Abb. 5.2.3-1). Auch bei der Betrachtung der "Mass Kill"-Ereignisse ließ sich feststellen, daß die "Surplus Kills" den größten Anteil der Tötungen ausmachten (66%) und die restlichen 34% den "Excessive Kills" zuzuordnen waren (Gehirn/Schädel gefressen).

63% der markierten toten Pelzrobben wurden wiedergefunden. Von diesen wurden rund 1/4 von Schakalen gefressen, die restlichen waren unberührt.

5.2.4 Auftreten bestimmter Tötungsereignisse

Beim Vergleich der Anzahl getöteter Pelzrobben, von "Mass Kill"-Ereignissen und dem Auftreten von "Surplus Kills" während Vollmond- und Neumondphasen ließ sich kein Unterschied feststellen (Abb. 5.2.4-1).

Schlechtwetterbedingungen, d. h. Bewölkung und somit schlechte Sichtverhältnisse, herrschten bei Nord- und Westwind vor. In der Gesamtzahl der Tötungen und der Anzahl der Tötungsereignisse war im Vergleich zu Nächten, in denen Südwind vorherrschte, kein Unterschied zu erkennen (Abb. 5.2.4-2). Die Anzahl der "Surplus

"Kills" nahm jedoch zugunsten der durch Nord- und Westwind geprägten Nächte zu. Dieser Unterschied war jedoch statistisch nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test, $U = 255$, $n_{\text{klein}} = 9$, $n_{\text{groß}} = 41$, $p = 0,527$).

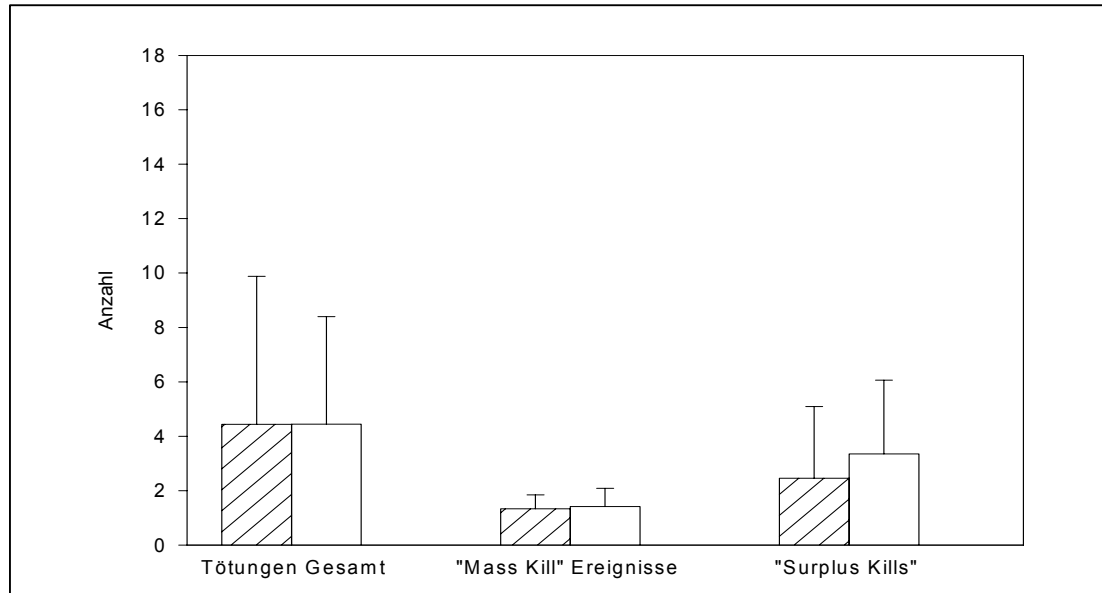


Abb. 5.2.4-1: Durchschnittliche Anzahl toter Pelzrobben und Ereignisse während Vollmondphasen (gestreifte Balken) und Neumondphasen (leere Balken) unter Darstellung der Standardabweichung. Der Zeitpunkt des Halbmondes trennt Neu- und Vollmondphase.

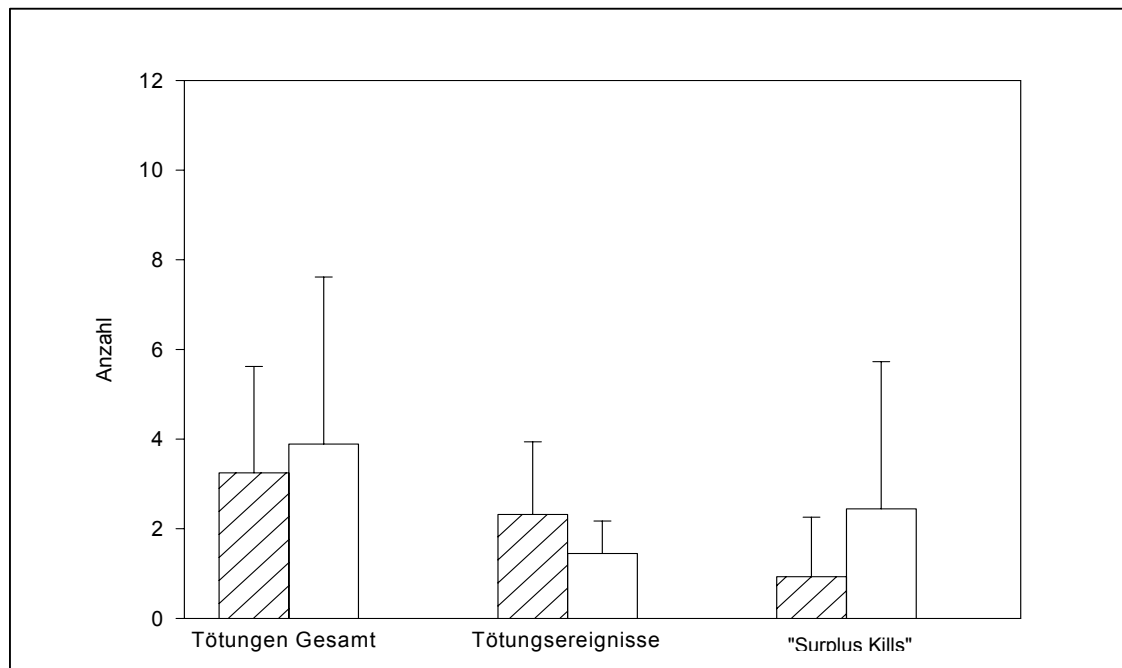


Abb. 5.2.4-2: Durchschnittliche Anzahl von Tötungen und Ereignissen während Südwindphasen (gestreifte Balken) und Nord- bzw. Westwindphasen (leere Balken) unter Darstellung der Standardabweichung.

Es ist also kein Einfluß der Mondphasen bzw. des Wetters auf die Jagdgewohnheiten der Braunen Hyänen und das Auftreten bestimmter Tötungsereignisse zu erkennen.

6 Diskussion

6.1 Nahrungsspektrum Brauner Hyänen an der Wolf Bay Kolonie

Braune Hyänen nutzen eine breite Vielfalt an Nahrung aus. Sie fressen sowohl Insekten als auch Säugetiere und nehmen sogar pflanzliche Nahrung zu sich (MILLS & MILLS 1978, SIEGFRIED 1984, STUART & SHAUGHNESSY 1984). Direkte Beobachtungen in der zentralen und südlichen Kalahari zeigten, daß der Hauptanteil am Nahrungsspektrum Brauner Hyänen aus großen bis mittelgroßen Säugern besteht (OWENS & OWENS 1978, MILLS & MILLS 1978). Im Küstenbereich der Namibwüste stellen angeschwemmte Kadaver wie Seevögel und vor allem Kap-Pelzrobben die wichtigste Nahrungsressource dar (SHORTRIDGE 1934 zitiert in GAERDES 1977, SIEGFRIED 1984, SKINNER et al. 1984). Die Populationsdichten der Oryx-Antilope und des Springbocks sind dort sehr gering, so daß die mögliche Nahrungsvielfalt eingeschränkt ist und die Hyänen eine sehr begrenzte Auswahl haben. Daher haben diese Tiere keinen Einfluß auf das Nahrungsspektrum der Braunen Hyänen (SKINNER & VAN AARDE 1981). Dieses macht sich bei der Analyse der Kotproben bemerkbar. Laut SKINNER & VAN AARDE (1981) wurden Pelzrobbereste in 75%, nach STUART & SHAUGHNESSY (1984) in 81% und nach SIEGFRIED (1984) in 98% aller Kotproben gefunden. Den zweitgrößten Anteil machten Vogelreste aus. Hauptsächlich findet man die Reste in Form von Knochen, Haut, Federn und vor allem Haaren, die nicht wie bei Tüpfelhyänen ausgewürgt werden (SKINNER & VAN AARDE 1981). Gelegentlich wird auch Hyänenhaar im Kot gefunden, welches jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit durch das "Groomen" (= soziale Körperpflege (IMMELMANN, 1982)) in den Kot gelangt. Diese Angaben stimmen mit meinen Ergebnissen überein. In den Kotproben, die aus den Koloniebereichen stammten, machten Pelzrobbereste den größten Anteil mit einer Häufigkeit von 100% aus. Auch hier wurden vorwiegend Haare, Knochen und Haut in abnehmender Häufigkeit gefunden. Vögel schienen mit 5,6% einen geringeren Einfluß auf das Nahrungsspektrum zu haben als Evertibraten (33%) und Pflanzen (39%). Dieses könnte jedoch daran liegen, daß ein großer Teil der Evertibraten den Insekten zuzuordnen war und diese vermutlich indirekt beim Fressen oder als Larven

nach dem Abkoten in den Kot gelangten. Dasselbe gilt für die Pflanzenreste, wie auch MADDOCK (1993) in seiner Arbeit vermutet.

OWENS & OWENS (1978) beschreiben zusätzlich einen Unterschied in der Nahrungszusammensetzung während unterschiedlicher Jahreszeiten in Abhängigkeit von der Art des Nahrungsangebotes. Dieses bestätigte sich bei dem Vergleich der Proben aus den Perioden vor und nach Beginn der Pelzrobber-Wurfsaison. Der Anteil von Haaren neugeborener Pelzrobber stieg von 9% in der ersten Periode auf 71% in der zweiten Periode an. Gleichzeitig ging der Anteil der Haare von Tieren nach dem Fellwechsel von 91% auf 29% zurück. Hier zeigt sich bei SIEGFRIED (1984) jedoch ein anderes Ergebnis. Er fand, daß bei im Dezember gesammelten Proben 60% der Haare von subadulten Pelzrobber stammten. Es ist jedoch nicht bekannt, ob er ausschließlich frische Kotproben untersuchte. Auch bei STUART & SHAUGHNESSY (1984), die keinen Unterschied in der Zusammensetzung der Nahrung in unterschiedlichen Jahreszeiten feststellten, wird keine Angabe über das Alter der Proben gemacht. In der zentralen Kalahari sind die Antilopen saisonal in unterschiedlicher Dichte anwesend. Nach TILSON et al. (1980) macht sich dieses in der Kotzusammensetzung nicht bemerkbar. Im November bis Januar nimmt jedoch der Anteil der Haare, die von Oryx-Lämmern stammen, zu. Dieses ist derselbe Trend, der sich bei der Kotzusammensetzung der von mir gesammelten Proben zeigt. Die saisonale Anwesenheit von Pelzrobber an der Kolonie zeichnet sich somit durch den Anteil von Jungtier-Haaren aus.

Der Unterschied in der Zusammensetzung der Nahrung Brauner Hyänen, die in der Umgebung der Stadt Lüderitz leben, liegt zum einen an der Einbeziehung von Jungtier-Kotproben. Die Diät von Jungtieren ist proportional unterschiedlich zu adulten Tieren (MILLS 1990). Weiterhin befindet sich eine Mülldeponie in dem Gebiet. Der Mageninhalt einer Hyäne bestand dort aus geschnittenen Knochen, Krabben, Fischen und Vögeln (STUART & SHAUGHNESSY 1984), welches darauf hinweist, daß die Hyänen einen großen Teil ihrer Nahrung von der Mülldeponie beziehen. Auch meine Ergebnisse zeigen, daß Kotproben Vogel-, Fisch- und Crustaceen-Reste (der Hauptanteil innerhalb der Kategorie der Evertebraten) enthielten. Die Untersuchung der Magenprobe einer Hyäne aus dem Gebiet um die Stadt Oranjemund wies ebenfalls geschnittene Knochenreste sowie Müll in Form von Gummi, Glas und Metall auf.

Es sei an dieser Stelle nochmals darauf hingewiesen, daß die Analyse von Kotproben nur einen Eindruck über die Vielfalt der Nahrung, nicht aber über die Gewichtung verschiedener Nahrungsanteile geben kann (MILLS 1978). Dennoch wird anhand der Ergebnisse klar, daß Pelzrobben die wichtigste Nahrungsressource für die Braunen Hyänen im Untersuchungsgebiet darstellen. Nach Meinung vieler Autoren (SKINNER et al. 1995, STUART & SHAUGHNESSY 1984, SKINNER & VAN AARDE 1985) nutzen die Braunen Hyänen diejenigen Pelzrobben, die natürlichen Todes gestorben sind, als Nahrungsquelle aus.

Daher gilt Mills' Formulierung (MILLS 1990): "For scavengers it is important to know about mortality factors of potential food species".

6.2 Natürliche Mortalität der Kap-Pelzrobben

Bei Pelzrobben ist die Sterblichkeit innerhalb des ersten Lebensjahres am höchsten. Die meisten Jungtiere sterben kurz nach der Geburt im November und Dezember. Dabei betrug die kumulative Mortalitätsrate an der Wolf Bay Kolonie von 1987 bis 1990 durchschnittlich $34,6 \pm 1,1\%$ bis zum 30igsten Tag nach der Geburt (DE VILLIERS & ROUX 1992). Die Variabilität zwischen den Jahren war mit einer Rate von 33,81% bis 35,85% sehr gering. GOSS (1986) schätzt die Neugeborenen-Mortalität auf 10% im ersten Jahr. Diese Abschätzung ist sicherlich zu niedrig, ändert jedoch nichts an der Tatsache, daß eine große Anzahl an Kadavern den Braunen Hyänen als potentielle Nahrung zur Verfügung stehen. Die von mir ermittelte kumulative Mortalitätsrate von 30% bis ca. 90 Tage nach der Geburt stimmt mit dem Ergebnis von DE VILLIERS & ROUX (1992) gut überein. Die Mortalität bedingt durch Hyänenprädation ging dabei noch nicht in die Berechnung mit ein, so daß sich die Gesamtmortalität noch weiter der ermittelten Durchschnittszahl annähern wird.

Wie aus meinen Ergebnissen weiterhin ersichtlich ist, nahm die tägliche Mortalitätsrate ab Ende Dezember auf sehr wenige Prozent stark ab. Daher fallen die von mir zusätzlich berechneten 60 Tage nach der Geburt beim Vergleich nicht ins Gewicht.

Als Todesursachen waren das Stürzen vom Felsen und anschließendes Ertrinken, Verhungern und Hitzetod zu unterscheiden. Der schon von RAND (1967) beschriebene Hitzetod ist vor allem bei neugeborenen Pelzrobben, die nicht älter als 4 Wochen und somit relativ immobil sind, als einflußreicher Mortalitätsfaktor relevant.

Die Immobilität und das bei kleinen Tieren ungünstige Oberflächen-Volumen-Verhältnis macht diese besonders anfällig. Für Pelzrobber sind schon Temperaturen von 15°C ungünstig (ROUX pers. Mitt.). An der Wolf Bay Kolonie waren große Schwankungen in der täglichen Mortalität der Pelzrobber zu verzeichnen, die vor allem auf Temperaturerhöhungen zurückzuführen waren. Es konnte z.B. ein Anstieg von 12 auf 160 tote Tiere an zwei aufeinanderfolgenden Tagen beobachtet werden. Da im Küstenbereich der Namibwüste die Lufttemperatur weitgehend durch die Windkühlung beeinflusst wird, zeigte sich bei Abnahme der Windgeschwindigkeit durch das Auftreten von Nord- und Westwinden ein Anstieg in der Mortalität der Pelzrobber. Die sich dadurch ergebende negative Korrelation der Mortalität mit der Windgeschwindigkeit und Windrichtung war, anders als bei DE VILLIERS & ROUX (1992), statistisch nicht signifikant.

Der einzige Schutz für Pelzrobber vor dem Hitzetod ist das Aufsuchen von schattigen Stellen, windgekühlten Felsen und des Wassers. Dieses ist für Jungtiere während der immobilen Phase selbständig nicht möglich, so daß erst ab Januar mit Beginn der mobilen Phase der Hitzefaktor an Einfluß verliert.

Es ist hierbei zu bemerken, daß die Wolf Bay Kolonie eine Ausnahmesituation darstellt. Im Gegensatz zu anderen Pelzrobber-Kolonien erstreckt sich das von den Tieren besiedelte Gebiet weit ins Land, so daß viele Tiere Entfernungen bis zu 200m zurücklegen müssen, um ins Wasser zu gelangen. Des weiteren ist ein Großteil der Koloniefäche flach und relativ windgeschützt, und in diesen Gebieten ist der Hitzetod mit 50% aller Todesfälle am häufigsten. Diese Besonderheiten unterscheiden die Wolf Bay Kolonie von den meisten anderen Wurfkolonien Namibias. Bei der südlich angrenzenden Kolonie Atlas Bay beträgt die durchschnittliche kumulative Mortalitätsrate beispielsweise nur 20,3% (DE VILLIERS & ROUX 1992), welches eher als repräsentativ für die anderen Kolonien gilt.

Bei neugeborenen Pelzrobber, die in der Nähe des Wassers oder auf hohen Felsen geboren werden, spielt aus den vorher erläuterten Gründen der Hitzefaktor eine untergeordnete Rolle. Bei ihnen ist die Gefahr des Sturzes ins Wasser und das anschließende Ertrinken die Haupttodesursache. Insgesamt macht diese sogar 50% der Gesamtmortalität aus. Da diese Tiere an Buchten entlang der Namibküste angespült werden, bemerkten schon andere Autoren wie SKINNER & VAN AARDE (1981) und SKINNER et al. (1995), daß das Nahrungsangebot für Braune Hyänen an ertrunkenen Pelzrobber reichhaltig ist.

Bei der Betrachtung des Geschlechterverhältnisses der neugeborenen Kap-Pelzrobben fällt auf, daß trotz eines ausgeglichenen Verhältnisses bzw. eines nur leicht höheren Anteils der Männchen bei der Geburt (DE VILLIERS & ROUX 1992, RAND 1956), ab Januar ein deutliches Ungleichgewicht vorherrscht. Das Geschlechterverhältnis verschiebt sich auf 60% zugunsten der Männchen (MISON pers. Mitt.), welches durch die von mir erhobenen Daten bestätigt wird. Eine mögliche Erklärung könnte das bereits oben erwähnte negativere Oberflächen-Volumen-Verhältnis der Weibchen sein, deren Mortalitätsrisiko dadurch begünstigt wäre. Meine Ergebnisse weisen jedoch bezüglich der natürlichen Mortalität einen prozentualen Anteil weiblicher Tiere von nur 41% aus, also weniger als der Anteil der Männchen. Andernfalls meint ROUX (pers. Mitt.), daß die größere Mobilität der Weibchen und ein damit verbundenes geringeres Mortalitätsrisiko dazu führt, daß die Stichproben verfälscht werden. Dieser Punkt wird jedoch in Kapitel 6.4.2 eingehender diskutiert.

Bei der Fehlerbetrachtung müssen drei Punkte genannt werden. Die Berechnung der kumulativen Mortalitätsrate beruhte ausschließlich auf Luftaufnahmen vom 18. Dezember 1997. Geburten, Todesfälle, Emigration und Immigration in den einzelnen Sample Areas wurden somit nicht berücksichtigt. Da jedoch gerade an der Wolf Bay Kolonie auf Grund der teils großen Entfernungen zum Wasser eine ständige Bewegung in und aus den Sample Areas zu verzeichnen war, spielt dieser Fehler eher eine untergeordnete Rolle. Auch die ermittelte Mortalitätsrate läßt diese Annahme zu. Des weiteren waren die Zählungen ertrunkener Jungtiere durch eine subjektive Datenaufnahme geprägt. Im Wasser treibende Kadaver und für Hyänen nicht mehr "attraktiv" scheinende wurden nicht gezählt. Dies änderte jedoch nichts an der Aussage bezüglich des Nahrungsangebotes für Braune Hyänen an toten, angeschwemmten Tieren. Schließlich muß noch erwähnt werden, daß die Datenaufnahme bis Mitte Januar erschwert war, da die Pelzrobben vor allem in dieser Zeit keinem unnötigen Streß ausgesetzt werden durften. Die Wurfperiode stellt eine sehr sensible Phase dar. Aus diesem Grund sind die Daten ab Januar präziser, jedoch wird das Gesamtergebnis möglicherweise nur nach unten und nicht nach oben hin verfälscht.

Direkt an der Kolonie standen den Braunen Hyänen 11.000 Kadaver sowie eine weitere große, an Buchten angespülte Anzahl als potentielle Nahrung zur Verfügung. Die immobile und mobile Phase bei den neugeborenen Pelzrobben spiegelte sich in

deren Mortalität wider. Der Unterschied in der Abnahme der Mortalität zwischen den Phasen war in der mobilen Phase direkt an der Kolonie signifikant niedriger, wogegen der Rückgang bei den angespülten Kadavern statistisch nicht signifikant war.

6.3 Hyänenprädation an der Wolf Bay Kolonie

Das Nahrungsangebot an Kadavern steht dem noch größeren Angebot an lebenden neugeborenen Pelzrobben gegenüber (ca. 25.500 Tiere). Es besteht Einigkeit darüber, daß die Pelzrobben die wichtigste Nahrungsressource für die Braunen Hyänen an der Namibküste darstellen. Bisher sind jedoch noch keine Untersuchungen über den Anteil der Hyänenprädation an der Mortalität der Pelzrobben durchgeführt worden. SKINNER & VAN AARDE (1985), GOSS (1993) und SKINNER et al. (1995) haben bereits Braune Hyänen beim Töten neugeborener Kap-Pelzrobben beobachtet, halten dieses jedoch für die Ausnahme. DE VILLIERS & ROUX (1992) und RAND (1956) beobachteten zwar keine Prädation, hielten sie jedoch für wahrscheinlich.

Diese Studie ergab erstmalig einen kumulativen Anteil der Hyänenprädation an der Pelzrobben Mortalität innerhalb der ersten 4 Monate von 7,11%. Da es sich dabei um 2.595 getötete Tiere handelt, kann man davon ausgehen, daß Pelzrobben öfter als "gelegentlich" getötet werden. Die Prädationsrate wird nicht vom vorherrschenden Nahrungsangebot beeinflusst. Es gibt keinen signifikanten Unterschied während der immobilen und mobilen Phase der Pelzrobben.

Wie schon in Kapitel 6.2 erläutert beruht die Mortalitätsberechnung auf den einmalig durchgeführten Luftaufnahmen, welches zu einer Ungenauigkeit geführt haben könnte.

Weiterhin könnte die Bestimmung der Todesursache ein Kritikpunkt sein. Nach Rücksprache mit einem Tiermediziner und Pathologen weisen Tiere, die vor dem Fressen bereits tot waren, wenig Blutspuren auf. Da an meinen Funden der geforderte Blutfluß erkennbar war und viele Kadaver sich noch im Rigor Mortis befanden, wird diese Fehlerquelle ausgeschlossen. Dieselbe Methode wurde von MILLS (1990) bei einer Studie über die Nahrungsökologie von Tüpfelhyänen angewendet.

Diese trotz eines hohen Angebotes an bereits toten Tieren stattfindende Prädation ist für Carnivoren unüblich. Carnivoren sollten den Weg der geringsten Aufwendung für ihre Nahrung verfolgen (ESTES 1967), welches gleichbedeutend mit der Verwertung von Aas wäre. Da die Umweltbedingungen in Wüstengebieten die Lebewesen jedoch zu besonderen Anpassungen zwingen, können optimale Strategien dort anders aussehen (SADEIR 1969 zitiert in SKINNER et al. 1984).

Daher soll das Nahrungserwerbsverhalten dieser Hyänen im allgemeinen und speziellen nachfolgend diskutiert werden.

6.4 Nahrungserwerbsverhalten Brauner Hyänen

Laut SKINNER & VAN AARDE (1981) sind Braune Hyänen effektive Aasfresser, aber ineffektive Jäger, wobei sich die Bezeichnung des Aasfressers hauptsächlich auf größere Vertebraten-Beutetiere bezieht. Die Reste von Tieren, die durch Prädation anderer Raubtiere gestorben sind, sind dabei ihre wichtigste Nahrungsgrundlage (OWENS & OWENS 1978). In der Kalahari beträgt dieser Beitrag z.B. 42,7%, wogegen natürliche Mortalität der Beutetiere nur 29,9% der Nahrung ausmacht (MILLS 1990). Als Ergänzung werden hauptsächlich Reptilien, Insekten, Spinnen und Skorpione gejagt (OWENS & OWENS 1978). Säuger und Vögel leisten nur einen geringen Beitrag (MILLS 1990). SHORTRIDGE (1934 zitiert in GAERDES 1977) räumt jedoch ein, daß Braune Hyänen u. a. verletzte und neugeborene Jungtiere von kleinen bis mittelgroßen Säugern fangen und SKINNER et al. (1995) beschreiben zudem das gelegentliche Töten neugeborener Pelzrobben. Allein steht PIENAAR (1969) mit seinen Beobachtungen im Kruger National Park. Demnach sind Braune Hyänen weitaus aggressiver als Tüpfelhyänen und jagen bevorzugt große Antilopen wie Kudus (*Tragelaphus strepsiceros*). Die Methoden der Datenaufnahme sind jedoch in Frage zu stellen, welches auch seinerseits bereits eingeräumt wurde.

Prädation ist im allgemeinen abhängig von der Reaktion der potentiellen Beute (SKINNER & ILANI 1979). So töten Braune Hyänen in einigen Gebieten leicht zu erbeutende Tiere wie Nutztiere (SKINNER 1976), oder sie werden zu spezialisierten Jägern (vgl. MILLS 1978). Diese speziellen Anpassungen seitens der Prädatoren, die nötig sind, unterschiedliche Beute in unterschiedlichen Habitaten zu nutzen, geben

eine gute Grundlage zur Studie der möglichen Breite ihrer Adaptionsfähigkeit (KRUUK 1975).

Die Entfernung, die Braune Hyänen bei der Nahrungssuche zurücklegen, liegt zwischen 1,5 und 54,4 km (OWENS & OWENS 1978, SKINNER & VAN AARDE 1987, MILLS 1978). Dabei beträgt ihre Geschwindigkeit 0,3 bis 5,6 km/h.

Braune Hyänen gehen nur selten gemeinsam auf Nahrungssuche (MILLS 1978), fressen jedoch häufiger gemeinsam an großen Kadavern (OWENS & OWENS 1979c, OWENS & OWENS 1978).

6.4.1 Aktivitätszeiten Brauner Hyänen an der Wolf Bay Kolonie

Die Aktivitätszeiten der Tiere werden durch Konkurrenzvermeidung und klimatische Gegebenheiten beeinflusst. Braune Hyänen in der Kalahari z.B. sind vermutlich nachtaktiv, um der Konkurrenz mit Geiern zu entgehen (MILLS 1990). Zum anderen löste Regen bei in Gefangenschaft gehaltenen Braunen Hyänen das Zurückziehen in den Bau aus (YOST 1980) und in der zentralen Kalahari stellten OWENS & OWENS (1978) Hitzesensibilität fest. Dort wurden Aktivitätszeiten von 17.00 bis 11.00 Uhr mit "Peaks" zwischen 19.30 bis 24.00 h und 2.30 bis 6.00 Uhr ermittelt. Initiiert wird die Aktivität schließlich durch den Wechsel in der Lichtintensität. (MILLS 1978).

Braune Hyänen sind nur 37,6 % der Gesamtzeit aktiv, wobei 88% davon auf die Nahrungssuche fallen. Da die Nahrungssuchzeit durch ökologischen Druck beeinflusst wird, sind die Braunen Hyänen an der Namibküste auf Grund des Nahrungsreichtums weniger aktiv als in der Kalahari (MILLS 1990). Schwankungen im Kadaverangebot an der Küste beeinflussen die Nahrungssuchzeit aber nicht noch zusätzlich (SKINNER et al. 1995).

Faßt man diese Angaben zusammen, so ergibt sich folgendes Bild: Braune Hyänen sind 9 Stunden am Tag aktiv, bevorzugt von 17.00 bis 11.00 Uhr. 8 Stunden dieser Zeit verbringen sie mit der Futtersuche, welches vermutlich zur Zeit der "Aktivitätspeaks" geschieht, also nachts. Die restlichen Stunden verbringen sie inaktiv. Aktivität am Tag sollte daher stark eingeschränkt bis gar nicht vorkommen.

Bezüglich dieser Berechnungen weisen meine Beobachtungen einen Unterschied auf. Die Hyänen, die an der Kolonie gesichtet wurden, befanden sich zum größten

Teil auf Nahrungssuche, wie am Verhalten sowie an Jagdereignissen erkannt werden konnte. Bei der Beobachtung der Kolonie von 7.00 bis 21.30 Uhr zeigte sich, daß während der ersten Periode von Anfang September bis Ende Dezember eine hohe Aktivität von 12.00 bis 19.30 Uhr zu verzeichnen war. Der Anteil der Sichtungen betrug 42% und dabei beschränkten sich die Sichtungen nicht auf Zeiten nach 17.00 Uhr, sondern lagen zu 88% im Zeitraum von 12.00 bis 17.00 Uhr. Die restlichen 58% fielen in die Morgen- und Abendstunden.

Während der zweiten Periode ab Anfang Dezember fiel der Anteil der Sichtungen zwischen 12.00 bis 19.30 Uhr auf 5,4% ab. Es konnte keine Sichtung vor 17.00 Uhr verzeichnet werden. Außerdem stieg der Anteil der Sichtungen am Abend und am Morgen auf 94,6% an. Beim Vergleich beider Perioden hinsichtlich der Tageszeiten zeigte sich ein signifikanter Unterschied zwischen 12.00 und 19.30 Uhr im Anteil der Aktivität. Es kann jedoch keine Aussage darüber gemacht werden, ob sich die Aktivität in die Abendstunden, deren Anteil am meisten stieg, verschob.

Es könnte zwei Gründe für die Unterschiede im Anteil der Aktivität bzw. der Aktivität selbst geben. Erstens, die Gesamtaktivitätszeit bleibt gleich, verschiebt sich jedoch in die Nachtstunden, oder zweitens, die Aktivitätszeit ändert sich und wird vermutlich geringer. Sollte die zweite Annahme gelten, könnte das bedeuten, daß die Braunen Hyänen weniger Zeit mit der Nahrungssuche verbringen. Durch das Einsetzen der Geburt der Pelzrobbe Mitte November ist Nahrung im Überfluß vorhanden, welches sich theoretisch auf die Aktivitätszeit der Braunen Hyänen auswirken könnte. Dieses würde jedoch im Widerspruch zu SKINNER et al. (1995) stehen, nach denen das Nahrungsangebot keinen Einfluß auf die Dauer der Aktivitätszeit hat.

Da in dem Gebiet nur interspezifische Konkurrenz durch Schakale eine Rolle spielt, diese jedoch denselben Aktivitätsrhythmus wie die Hyänen zeigen, fällt dieser Punkt auch nicht ins Gewicht.

Bei Betrachtung der klimatischen Verhältnisse zeichnet sich jedoch eine mögliche Erklärung ab. Die Temperaturen zu unterschiedlichen Tageszeiten sind in der zweiten Periode 2 bis 2,6°C höher als in der ersten. Gegenläufig nimmt die Anzahl der Sichtungen mit zunehmender Hitze ab. Dieses spricht für einen Einfluß der Temperatur auf die Aktivitätszeit Brauner Hyänen an der Wolf Bay Kolonie.

Leider konnte über die Aufenthaltsdauer der Hyänen an der Kolonie keine Aussage gemacht werden, da die Kolonie selbst und die unmittelbare Umgebung sehr

unübersichtlich waren, so daß oftmals das Verlassen der Kolonie nicht aufgezeichnet werden konnte.

6.4.2 Jagdverhalten Brauner Hyänen

MILLS (1990) definiert den Begriff "Jagd" für Braune Hyänen in der südlichen Kalahari folgendermaßen: "...as any interaction between a brown hyaena and potential prey, where the hyaena moved towards the prey at an increased speed, provided that there was no carrion in the vicinity". Das Jagen ist nach dieser Definition nicht mit dem Töten von Beuteorganismen identisch. Es ist das Aktivitätsmuster, das zum Fangen anderer Tiere adaptiert wurde (KRUUK 1975). Für meine Studie gilt jedoch, daß das gezielte Töten von Pelzrobben als Jagd, das versuchte Töten von Pelzrobben als Jagdversuch definiert wird, denn im weiteren Sinne muß auch die Pelzrobbe erst "gefangen" werden.

Getötete Tiere machen bei Braunen Hyänen 5,8% bis 16% der Biomasse ihrer Nahrung aus (MILLS 1987, OWENS & OWENS 1978), wogegen z.B. Tüpfelhyänen 68% ihrer Nahrung selbst töten. Der Jagderfolg liegt bei Braunen Hyänen zwischen 5,7% und 13,7 % (MILLS 1978, OWENS & OWENS 1978). In der Regel jagen sie allein (OWENS & OWENS 1984), obwohl gemeinsames Jagen einen höheren Erfolg zu haben scheint (MILLS 1978). Bei kleinerer Beute ist auf Grund der geringen Ausbeute jedoch einzelnes Jagen von Vorteil, wie auch an den sonst in Gruppen jagenden Tüpfelhyänen bei kleiner Beute zu beobachten ist (KRUUK 1966). Die Jagdmethode bestimmt demnach den Jagderfolg (SCHALLER 1972). Ist z.B. eine neue erfolgreiche Jagdmethode erst einmal erlernt, wird diese bevorzugt eingesetzt, wie bei Hyänen zu beobachten war, die es gelernt hatten, Nutzvieh zu töten (SKINNER 1976). Trotzdem spiegelt der Jagderfolg auch immer die Effektivität des Feindabwehrverhaltens der Beute wieder (SCHALLER 1972). Daher gibt es einen Zusammenhang zwischen der Beutegröße bzw. dem Beuteverhalten und dem Räuberverhalten (BEN-DAVID et al. 1991).

Auch die von mir beobachteten und gesichteten Tiere waren einzeln auf Nahrungssuche und Begegnungen von Hyänen an der Kolonie waren mit zwei Fällen äußerst selten. Gemeinsames Jagen der leicht zu fangenden und kleinen Pelzrobben wurde nie beobachtet.

Es stellt sich nun die Frage was Prädatoren, die u. a. anatomisch gut an das Leben als Aasfresser angepaßt sind, zur Jagd veranlaßt.

In Gegenden mit einer hohen Raubtierdichte entwickelt sich eine Hierarchie. Für die zentrale Kalahari ergibt sich nach OWENS & OWENS (1978, 1979c) folgende, auch auf andere Gebiete übertragbare absteigende Reihenfolge: Löwe, Tüpfelhyäne, Afrikanischer Wildhund (*Lycaon picus*), Braune Hyäne, Leopard und Gepard. Die Schakale sind schwierig einzuordnen, sind jedoch den Braunen Hyänen zumindest unterlegen. Dort, wo viele Prädatoren vorkommen, sind Schakale und Hyänen vorwiegend Aas- und Restefresser. Nimmt jedoch die Prädatorendichte ab, können diese Arten effektive Jäger werden (ESTES 1967). Dieses geschieht z.B., wenn Löwen ihrer migrierenden Beute folgen, so daß daraus resultiert, daß a) weniger Aas, b) weniger Reste und c) weniger interspezifische Konkurrenz vorhanden ist. Auch Tüpfelhyänen, die in der Namibwüste hauptsächlich auf die natürliche Mortalität der Oryx-Antilope zum Überleben angewiesen sind, werden in Perioden mit geringer Beutesterblichkeit zu Jägern (TILSON et al. 1980). Für jene Gegend gilt, wie auch für den Küstenbereich der Namibwüste, daß andere Großräuber abwesend sind. Schwächere Tiere tendieren zur Vermeidung anderer Prädatoren (MILLS 1982). Dies ist sicherlich einer der Faktoren, der das Ansiedeln der Braunen Hyänen an der Namibküste begünstigt hat, denn dort sind sogar Tüpfelhyänen abwesend (SKINNER & VAN AARDE 1981).

Sofern offene Wasserstellen nicht zugänglich oder vorhanden sind, müssen sogar Aasfresser gelegentlich jagen, um ihren Wasserhaushalt zu decken (OWENS & OWENS 1979c).

Das Vorkommen von Jagdaktivität der Braunen Hyänen an der Wolf Bay Kolonie ist sicherlich nicht auf die Abwesenheit anderer Großräuber zurückzuführen. Nahrung in Form von Aas ist im Überfluß vorhanden. Auch Köder, wie Oryx-Antilopen, wurden nach Beginn der Pelzrobber-Wurfsaison nicht beachtet, so daß daraus zu schließen ist, daß Braune Hyänen frisches Fleisch bevorzugen.

Die Beuteauswahl von Prädatoren geschieht nicht zufällig, sondern ist von der Jagdtechnik abhängig. Löwen, schätzen die Beutekondition am Fluchtverhalten ein, wogegen Geparden ihre Beute zufällig wählen (CURIO 1976). Findet Beuteauswahl statt geschieht dies im Hinblick auf Geschlecht, Alter oder Kondition. SCHALLER

(1972) zeigte bei Untersuchungen an Löwen, daß diese bezüglich Gnu-Kälbern (*Connochaetes taurinus*) keine Auswahl zeigten, bezüglich erwachsener Tiere jedoch mehr Männchen töteten. Wölfe hingegen wählen unter Karibus (*Rangifer arcticus*) kranke und schwache Tiere aus (CRISLER 1956). Solch ein Verhalten ist jedoch nicht allgemeingültig: Nach HORNOCKER (1970 zitiert in SCHALLER 1972) werden schwache Tiere in Proportion zum Vorkommen in der Population getötet.

Bei Braunen Hyänen beobachtete MILLS (1978), daß diese visuell Beute ausselektieren. Die Tötungen zweier Pelzrobben beschrieb GOSS (1986) folgendermaßen: Die Jungtiere waren nahe am Wasser, sehr immobil und wahrscheinlich ermüdet oder krank. Beide wurden nur durch Zufall von der Braunen Hyäne entdeckt, die sich ihrer Anwesenheit erst bewußt wurde, als sie die Jungtiere fast berührte.

Die Ergebnisse meiner Untersuchung zeigen, daß Braune Hyänen bei der Jagd auf neugeborene Pelzrobben hinsichtlich des Geschlechtes nicht wählten. Sie töteten männliche und weibliche Tiere im Verhältnis 1:1, welches dem Geschlechterverhältnis bei der Geburt entsprach.

Um festzustellen, ob Braune Hyänen kranke oder schwache Tiere auswählen, wurde ein Gewichtsvergleich zwischen natürlich gestorbenen, getöteten und lebendigen Pelzrobben durchgeführt. Hier zeigte sich, daß das Gewicht der Tiere, die durch Prädation gestorben waren, nicht dem repräsentativen Durchschnittsgewicht der Lebendigen entsprach, jedoch auch nicht dem der natürlich gestorbenen. Da das Geschlechterverhältnis der gewogenen Tiere dieser Gruppen, auf Grund des in Kapitel 6.2 angesprochenen Mobilitätsfaktors zugunsten der Männchen verschoben war und diese in der Regel schwerer sind als Weibchen, war das Gewicht nach oben hin verfälscht. Im Gegenzug wurden bei den durch Prädation gestorbenen Pelzrobben auch Tiere gewogen, die schon teilweise gefressen waren, so daß dieses Gewicht nach unten hin verfälscht war. Aus diesem Grund kann man davon ausgehen, daß das repräsentative Lebendgewicht und das "Prädationsgewicht" vergleichbar hoch sind. Daher wählen Braune Hyänen nicht die kranken Tiere, sondern töten in Proportion zum Vorkommen der Tiere in der Population.

Der Jagdvorgang bei Braunen Hyänen ist bisher noch nicht eingehend beschrieben worden. Meine Ergebnisse zeigen, daß die Braunen Hyänen sich situationsbedingt unterschiedlich verhalten. Ein Anschleichen im engeren Sinne mit geduckter

Körperhaltung fand bei Anwesenheit von adulten Tieren in unmittelbarer Nähe des Opfers statt. Dieses bewirkt laut CURIO (1976) die Reduktion der Körpergröße und führt zu verminderter Fluchtdistanz. Bezüglich der adulten Pelzrobben führte es eher zum Ignorieren der Hyäne, welches auch für den Menschen galt. Bei Abwesenheit adulter Pelzrobben hielt die Hyäne nur den Kopf gesenkt, wie auch OWENS & OWENS (1978) und MILLS (1990) bei Jagdereignissen beobachteten. Braune Hyänen töteten bei allen während meiner Studie durchgeführten Beobachtungen ihre Beute durch einen gezielten Biß in den Schädel, dessen Nähte bei neugeborenen Pelzrobben noch offen und dessen Knochen noch weich sind (RAND 1956). Dieselbe Tötungstechnik wird von MILLS (1978), GOSS (1986), WOLHUTER (1992) und SKINNER et al. (1995) beschrieben. Dabei zweifeln SKINNER & VAN AARDE (1995) eine bestimmte, gezielte Tötungstechnik an. Ein Sprung in Richtung Beute wie GOSS (1986) ihn beschrieb konnte nicht bestätigt werden. Ein sich nicht bewegendes, tot scheinendes Tier wurde zunächst am Rücken gegriffen, war es nicht tot, erfolgte der sofortige Umgriff zum Tötungsbiß. Auf das Töten folgte ein Verschleppen der Beute um einige Meter und das Umgreifen in den Rückenbiß. Dieses dient dem besseren Transport der Beute. War das Beutetier noch nicht tot, reagierte die Hyäne darauf mit heftigen Schüttelbewegungen. Dieses ist bei Musteliden die Antwort auf Befreiungskämpfe der Beute, wobei der Thorax zerdrückt wird (BEN-DAVID 1991) oder tiefere Wunden gerissen werden (EIBL-EIBESFELD 1956). Ein ähnliches Verhalten ist bei Braunen Hyänen auch von OWENS & OWENS (1978) beobachtet worden und kommt auch bei Streifenhyänen und Tüpfelhyänen vor (KRUUK 1966, KRUUK 1976a zitiert in MILLS 1978). Schließlich zeigte sich in meiner Studie, daß die Beute fortgetragen wurde, um sie an einem "sicheren" Platz zu fressen. FOX (1969) beschreibt dieses Verhalten bei Haushunden, die ihre Beute auch in Abwesenheit von Rivalen forttrugen.

Die Tötungstechnik und das Jagdverhalten sind nach EATON (1970) von der Beuteart abhängig. Auf die Situation an der Pelzrobben-Kolonie übertragen, hängt das Jagdverhalten vor allem von Bewegungen der Jungtiere und von der An- oder Abwesenheit der adulten Pelzrobben ab. Das Jagdverhalten Brauner Hyänen ist jedoch nicht, wie KRUUK (1972b) beschrieb "a primitive chase and grab affair" der Beute, welches einen Eindruck von Primitivität vermittelt. Gezielte Tötungsbisse sind neuere Errungenschaften, wogegen nicht differenziertes Beißen und werfende

Bewegungen primitiv sind. Aus letzterem hat sich das Totschütteln entwickelt (EISENBERG & LEYHAUSEN, 1972).

Laut GOSS (1986) beginnt die Braune Hyäne beim Fressen einer Pelzrobbe mit dem Kopf. Dieses deckt sich mit meinen Beobachtungen. Dann beschreibt er jedoch, daß die Haut zurückgeschoben und am Skelett nach unten gezogen wird. Sobald die Haut zurückgeschoben ist, werden Fleisch, Organe und weiche Knochen gefressen, so daß nur noch die Haut und der Skelettkern vorhanden sind. Der Rest bleibt auf diese Art "umgekrepelt" liegen. Obwohl Streifenhyänen sich ähnlich verhalten und den Kadaver am Anus öffnen, um sich durch den Thorax durchzubeißen (SKINNER & ILANI 1979), sind die "umgekrepelten" Funde meiner Meinung nach den Schakalen zuzuordnen. Es konnten an der Kolonie Pelzrobben-Kadaver gefunden werden, die bis auf die Haut vollständig verzehrt waren. Da eine Braune Hyäne in der Lage ist, ein komplettes Springbockskelett mit Ausnahme des Kopfes zu fressen (MILLS 1990) und da die Knochen neugeborener Pelzrobben sicherlich weicher sind als die eines Springbocks, können diese mit großer Wahrscheinlichkeit gefressen werden. Es sollte weiterhin kein Problem sein, die Haut aufzureißen. Bevorzugt werden Magen, Innereien und Fett gefressen (MILLS 1978, OWENS & OWENS 1978).

Das Verschleppen und Verstecken von Beute kommt bei Braunen Hyänen regelmäßig vor. Dabei wird oftmals ein Teil des gefundenen Kadavers zuerst versteckt, bevor die Hyäne mit dem Fressen beginnt (MILLS 1978).

6.4.3 Ausbeute der Nahrung und das Auftreten bestimmter Tötungsereignisse

Das Ergebnis der Untersuchungen von 175 Pelzrobben-Kadavern an der Wolf Bay Kolonie, deren Todesursache Hyänenprädation war, ergab, daß 51% der Tiere unversehrt waren und somit "Surplus Kills" darstellten. Das Gehirn bzw. der Schädel waren bei 39% der Funde verzehrt. Es handelte sich dabei eindeutig um "Excessive Kills", da der Rest und somit der größte Teil der Nahrung nicht gefressen wurde. Vollständig gefressen waren nur 7% der Tiere, wobei nur die Haut und der Unterkiefer übrig geblieben waren.

Dieser niedrigen Ausbeute der Nahrung durch Braune Hyänen steht eine Ausbeute von 100% der Nahrung durch Tüpfelhyänen entgegen. Auch Löwen in der Serengeti fressen 75% der Beute (SCHALLER 1972).

Dieses Phänomen der geringen Ausbeute wurde auch von SKINNER (1976) an getöteten Schafen beobachtet. Bei Lämmern wurde ausschließlich das Gehirn und der Schädel konsumiert.

Die Funde an der Kolonie stellten vermutlich nur "Übriggebliebenes" dar, da die Braunen Hyänen einen Teil ihrer Beute verschleppen. Es kann davon ausgegangen werden, daß unter den verschleppten und daher nicht gefundenen Kadavern vollständig gefressene waren. Aus diesem Grund stellten selbst die in der Studie als Einzelfunde bezeichneten, getöteten Pelzrobben mit großer Wahrscheinlichkeit "Mass Kill"-Ereignisse dar.

Diese "Mass Kill"-Ereignisse stellen eines der am schwierigsten erklärbaren Phänomene dar, und bisher unterscheiden sich die Beobachtungen von unterschiedlichen Arten sehr stark voneinander. Daher war es bisher nicht möglich, eine allgemeingültige Erklärung zu finden. Allen Ereignissen ist jedoch gemeinsam, daß Tiere im Überfluß getötet und gar nicht oder nur teilweise gefressen werden. Es muß also innerhalb des "Mass Kills" noch zwischen "Surplus"- und "Excessive Kill" unterschieden werden (MILLER et al. 1985). Der Begriff des "Surplus Kills" wird nach KRUIK (1972a) folgendermaßen definiert: "...surplus killing is...the killing by a predator of prey, without the killing individual or its offspring or members of the same social unit eating anything from the kill, although there is free access to the carcass, and usually the particular prey species would be eaten by that predator". Des weiteren muß der Begriff des "Multiplen Jagens" von dem des "Mass Kills" abgegrenzt werden, da dieses in der Regel die spätere Rückkehr zur Beute voraussetzt und somit Nahrung für die nächsten Tage sichert (KOSSAK 1989). "Mass Kills" sehen im Gegenzug jedoch eher sinnlos und nach "Verschwendung" aus. Daher stellt sich die Frage nach der Motivation des Räubers (KRUIK 1972a). Bezüglich der Motivation gibt es mehrere Überlegungen. Im Falle des Wiesels ist "Surplus Killing" eine normale Strategie im Winter und konnte auch nur bei kalter Wetterlage stimuliert werden (vgl. JEDRZEJEWKA & JEDRZEJEWSKI 1989). Tiere in schlechter Kondition sind oft ebenfalls zu "Mass Kills" motiviert (STUART 1986). Hyänen und Löwen töten unabhängig vom Stimulus Hunger und nehmen einfache

Gelegenheiten zum Töten wahr (KRUUK 1972a, SCHALLER 1972). Hohe Beutedichte scheint dabei den Tötungsinstinkt auszulösen (MYSTERUD 1980 zitiert in OKSANEN 1983).

Beim Auftreten von "Mass Kill"-Ereignissen bewegen sich die Prädatoren scheinbar unbemerkt zwischen den Beutetieren, die schließlich vom Tod "überrascht" werden. Beispielsweise wird der sonst für Prädatoren wie Tüpfelhyänen ungewohnte, gezielte Tötungsbiß in den Nacken oder Schädel dabei ausgeführt (KRUUK 1972a). Diese Art des Tötungsbisses stellt ebenfalls eine Gemeinsamkeit bei vielen "Mass Kill"-Ereignissen dar. Weiterhin findet keine Selektion der Beute statt (BJÄRVALL & NILSSON 1976). Es stellt sich daher die Frage, warum sich die Beutetiere nicht verteidigen. Das normale Feindabwehr- bzw. Feindvermeidungsverhalten war bei den getöteten Tieren ausgeschaltet (KRUUK 1972a, KRUUK 1972b, GOETHE 1956). Dieses ist vor allem bei Nutztieren der Fall, die dieses Verhalten auf Grund der Gefangenschaftshaltung nicht zeigen können. Dort kommen häufig "Mass Kill"-Ereignisse vor, wie z.B. im Fall einer Braunen Hyäne, die 130 Schafe tötete (COETZEE pers. Mitt. zitiert in SKINNER 1976). Bei freilebenden Tieren ist diese Einschränkung jedoch nicht vorhanden. Hier wird das Aussetzen des Fluchtverhaltens mit dem Auftreten von Schlechtwetterbedingungen und schlechter Sicht während Neumondnächten in Verbindung gebracht (KRUUK 1972a, KRUUK 1972b, GOETHE 1956, BJÄRVALL & NILSSON 1976). KRUUK (1964) fand sogar eine signifikante Beziehung zwischen Dunkelheit und der Anzahl von "Surplus Kills". Während solcher Phasen wägt die Beute zwischen der Gefahr von einem Räuber getötet zu werden und der Gefahr sich bei der Flucht zu verletzen ab (KRUUK 1972a). Dieser Einfluß wird von anderen Autoren nicht bestätigt (MILLER et al. 1985).

Da die Nutzung der während eines Ereignisses getöteten Beute prozentual sehr gering ist - Wölfe konsumieren z.B. nur 0 bis 33%, anstatt der ansonsten fast 100%igen Ausbeute (DELGUIDICE 1998) - ,stellt sich die Frage nach dem Überlebenswert für den Prädatoren. Einige von KRUUK (1972a) genannte Vorteile sind die spätere Rückkehr zur Nahrung oder das Gewinnen von Jagderfahrung.

Bei den "Mass Kill"-Ereignissen an der Wolf Bay Kolonie wurden zum Teil große Übereinstimmungen mit den beschriebenen Fällen gefunden. "Surplus Kills" machten mit 51% den größten Anteil aller Funde aus, gefolgt von den "Excessive Kills" mit 39% und den restlichen 10% der vollständig gefressenen oder nicht einzuordnenden

Funde. Bei ausschließlicher Betrachtung der als "Mass Kill" definierten Ereignisse (siehe Kapitel 4.3), stellten 66% "Surplus"- und 34% "Excessive Kills" dar. Dieses entspricht den Beschreibungen anderer Autoren (vgl. KRUIK 1972a). Die zusätzlich bestimmte Ausbeute wiedergefundener markierter Kadaver bestätigt den von KRUIK (1972a) genannten Vorteil der späteren Ausbeute nicht, denn es fand an diesen kein nachträglicher Fraß durch Hyänen statt. "Excessive Kills" richteten sich ausschließlich auf den Verzehr des Schädels und Gehirns. Vermutlich liegt nur eine Präferenz für Gehirngewebe vor, welches bei Jungtieren auf Grund der noch nicht fest verwachsenen Schädelnähte einfach zu erhalten ist. Es könnte sich dabei jedoch auch um das Ausnutzen einer Art "Wasserquelle" handeln. Braune Hyänen kommen zwar ohne offene Wasserstellen aus (MILLS 1987), trinken jedoch sobald sich die Gelegenheit ergibt. Da die Nahrung an der Küste vermutlich einen hohen Salzgehalt aufweist (SKINNER & VAN AARDE 1981), könnte auch dieses zum verstärkten Fressen des Gehirngewebes führen. Über die Nierenfunktion Brauner Hyänen ist noch nichts bekannt.

Das Auftreten der genannten, besonderen Tötungsereignisse zeigte an der Wolf Bay Kolonie keinen Zusammenhang mit der Mondphase oder der Wetterlage. Auch MILLS (1978) konnte keinen Einfluß des Wechsels der Lichtintensität während der Nacht auf die Aktivität der Braunen Hyänen feststellen. Braune Hyänen haben die Fähigkeit, nachts sehr gut zu sehen. Auch für Pelzrobben gibt es keine Hinweise, daß ihr Sehvermögen bei schlechter Sicht nachläßt. SCHUSTERMANN (1968 zitiert in JAMIESON & FISHER 1972) stellt jedoch fest, daß die Sehschärfe bei Kalifornischen Seelöwen (*Zalophus californianus*) bei geringen Lichtintensitäten im Wasser besser ist als an Land. Bei Pinnipeden allgemein variiert die Sehschärfe bei hoher Lichtintensität wenig, bei niedriger Intensität nimmt sie leicht ab. Trotzdem haben diese eine allgemein gute Sehschärfe und sind in der Lage relativ kleine Objekte unter Wasser und an Land zu entdecken (JAMIESON & FISHER 1972). Wie viele Pelzrobben tatsächlich nachts getötet wurden konnte nicht bestimmt werden, da die Datenaufnahme an der Kolonie erst nachmittags stattfand (vgl. Kapitel 6.2). Es wurden jedoch verstärkt Hyänensichtungen am Abend gemeldet (div. pers. Mitt.). Diese Tiere bewegten sich entlang der Küste in Richtung Pelzrobben-Kolonie. Alle beobachteten Tötungsereignisse fanden darüber hinaus tagsüber bei guter Sicht statt.

Der hohe Anteil der "Mass Kill"-Ereignisse mit 22,8% an der Gesamtanzahl aller Tötungsereignisse weist darauf hin, daß dieses Phänomen häufig vorkommt. Im Gegensatz dazu werden solche Ereignisse von SCHALLER (1972) bei Löwen und KRUUK (1972b) bei Tüpfelhyänen als selten bezeichnet. Dabei sind größere Herden der Gefahr eher ausgesetzt als kleinere Herden. Aus diesem Grund ist die Gefahr bei Pelzrobben auf Grund der Organisation als Kolonie relativ hoch. Der Einfluß von "Mass Kills" auf die Populationsdynamik von Beutetieren ist bei seltenem Auftreten sehr gering (KRUUK 1972b), kann aber bei Regelmäßigkeit negative Folgen für das Überleben der Population haben. Solch ein Fall wurde von KRUUK (1964) an einer Lachmöwenkolonie (*Larus ridibundus*) beobachtet. Diese Kolonie befand sich in einem ungewöhnlichen Habitat für diese Tiere, die normalerweise auf Feuchtwiesen brüten, in diesem Fall jedoch in Dünen. Dadurch waren sie unnatürlicherweise Bodenprädatoren wie Füchsen (*Vulpes vulpes*) ausgesetzt. Für die Füchse stellten diese Lachmöwen eine zusätzliche, aber ungewöhnliche Nahrung dar, so daß die Kolonie von ihnen regelmäßig besucht wurde. Laut KRUUK (1972a) fanden "Surplus Kills" so häufig statt, daß die Gefahr der Auslöschung der Kolonie bestand.

Auch das Habitat der Wolf Bay Kolonie ist für Pelzrobben ungewöhnlich, da diese eigentlich auf Inseln Kolonien bilden (vgl. Kapitel 1.2 und 3.4). Somit stellen lebendige Pelzrobben eher eine "ungewöhnliche" Nahrung für Braune Hyänen dar. Diese Nahrungsgrundlage ist, im Gegensatz zu Antilopenherden, stationär und somit ist das Auffinden dieser Nahrungsressource für Braune Hyänen unproblematisch und kostet wenig Energie. Mit diesem "Wissen" um die Nahrungsressource sollte keine Motivation zum "Mass Kill" gegeben sein, da dieser Vorgang scheinbar unnötige Energie verbraucht.

KOSSAK (1989) und auch KRUUK (1972b) erklären das Phänomen folgendermaßen: Das Suchen nach Beute ist eine Kombination aus ererbtem und erlerntem Verhalten. Hunger stimuliert die Suche. Das Finden der Beute stimuliert den Beginn der Konsumphase, das Töten und Fressen. Bei viel und leichter Beute spielen visuelle Aufnahme und Bewegungen der Beute eine stimulierende Rolle. Der Prädator tötet bis der Stimulus verschwindet, d.h. die Beute tot ist oder geflohen ist. Die Immobilität der neugeborenen Pelzrobben macht das Fliehen schwierig. Aus diesem Grund sind sie der Gefahr des "Mass Kills" besonders stark ausgesetzt. Daher stellt sich die Frage nach dem Einfluß, den diese Ereignisse auf die Balance zwischen Räuber und Beute haben.

6.5 Feindabwehr- und Feindvermeidungsverhalten der Pelzrobben

Es herrscht eine enge Beziehung zwischen Feindvermeidungs- bzw. abwehrverhalten der Beute und Jagdstrategie bzw. Jagderfolg der Prädatoren (KRUUK 1975). Beuteorganismen können eine direkte Antwort wie das Fluchtverhalten oder eine indirekte Antwort wie Reduzierung der Begegnungswahrscheinlichkeit zeigen (SCHALLER 1972). Beutestrategien können weiterhin das Formen von Herden sein, wobei der Grund jedoch meist eher in der Reproduktionsstrategie liegt. Bei Herden ist zwar die Reaktionsgeschwindigkeit im Inneren geringer und somit von Nachteil (SCHALLER 1972), das Gruppenleben ermöglicht jedoch eine frühe Warnung vor dem Räuber (JANSON 1998), welches gerade in der Fortpflanzungs- und Geburtenperiode von Vorteil ist. Die Beute ist zu diesen Zeiten besonders anfällig, da adulte Tiere weniger aufmerksam sind und Jungtiere leichte Beute darstellen (SCHALLER 1972).

Da Pelzrobben nicht an Landprädatoren gewöhnt sind, ist es schwierig, Verhaltensweisen dem Funktionskreis der Feindabwehr zuzuordnen. Gegebenheiten, die sich negativ auf den Jagderfolg der Hyänen auswirken können sind a) die Anwesenheit der Weibchen beim Jungtier während der ersten fünf Tage nach der Geburt unter starker Verteidigung gegen andere Weibchen, b) die Ansammlung der Jungtiere in "Kindergärten" zum Schutz beim Schlafen. Dies könnte das Fluchtverhalten begünstigen, da Pelzrobben dazu neigen, sich dem Fluchtverhalten anderer Individuen kollektiv anzuschließen.

Befindet sich eine Mutter in unmittelbarer Nähe ihres Jungtieres, verteidigt sie dieses aktiv gegen Räuber, indem sie sich auf diesen zu bewegt. Auch Jungtiere sind dabei gesehen worden, wie sie Bewegungen in Richtung Hyäne ausführten. Es ist jedoch nicht anzunehmen, daß es sich dabei um Abwehrbewegungen handelte. Diese Bewegung diene vermutlich zur Identifikation mit Hilfe des Geruchssinnes. Trotzdem hatte dieses Verhalten teilweise Erfolg, da die Hyäne sich zurückzog. Braune Hyänen reagieren häufig sehr sensibel auf Bewegungen.

Von Vorteil für den Jagdversuch Brauner Hyänen ist sicherlich die immer länger werdende Abwesenheit der Weibchen mit zunehmendem Alter der Jungtiere (vgl. Kapitel 3.5.2). Des weiteren erleichtert die Anordnung der Jungtiere in "Kindergärten" das Auffinden der Beute und führt dort sicherlich auch bevorzugt zu "Mass Kills". Ein Fluchtverhalten der Pelzrobben gegenüber Braunen Hyänen konnte nur einmalig

beobachtet werden. Laut SCHALLER (1972) ist die Fluchtdistanz positiv mit der Gefahr korreliert, die der Räuber repräsentiert. Da für Pelzrobben in der Regel nur im ersten Lebensjahr eine Prädationsgefahr besteht, ist diese als sehr niedrig einzustufen. So können sich die Braunen Hyänen ungestört zwischen den Pelzrobben bewegen.

Kap-Pelzrobben scheinen demnach kein spezielles Verhalten zur Feindabwehr am Festland entwickelt zu haben. Wie jedoch JANSON (1998) bemerkte, werden Tiere ihr Feindvermeidungsverhalten nur ändern, falls eine Veränderung des Prädationsrisikos zu erwarten ist. Die Effektivität einer Feindabwehr wird durch den Rückgang der Prädation auf Grund des Erscheinens dieser Verhaltensweise definiert (KRUUK 1964). Das Prädationsrisiko scheint bei den Pelzrobben so gering zu sein, daß sie keine Strategie zu entwickeln brauchten. Sogar die Ansiedlung am Festland wurde trotz Anwesenheit Brauner Hyänen nicht verhindert (RAND 1956). Man muß jedoch dazu bemerken, daß es sich hierbei um ein sehr junges Räuber-Beute-System handelt, welches in Kapitel 6.8 noch eingehender diskutiert wird. Außerdem gibt es keine Art mit einer perfekten Feindabwehr (SCHALLER 1972).

6.6 Einfluß der Hyänenprädation auf die Pelzrobben-Population an der Wolf Bay Kolonie

In die Frage, ob ein Räuber so effektiv ist, daß er einen limitierenden Einfluß auf eine Beutepopulation hat, müssen folgende von MILLS (1990) formulierte Überlegungen mit einfließen: Die Frage nach a) der Anzahl der Prädatoren und Beuteorganismen, b) der Struktur der Beutepopulation, c) der Selektion der Beute nach Alter, Geschlecht und Kondition und d) dem Anteil der natürlichen Mortalität an der Populationsdynamik. Laut SCHALLER (1972) ist zusätzlich noch die Kadaverausnutzung von Bedeutung.

Nach Meinung von ERRINGTON (1946 zitiert in SCHALLER 1972) ist ein großer Anteil der Prädation ohne depressiven Einfluß. Trotz der großen Anzahl von Tieren, die jährlich durch Prädation sterben, ist Prädation ineffektiv als limitierender Faktor. Effektiver sind intraspezifische selbstlimitierende Faktoren der Beute. Dennoch können Prädatoren auf einige Wildtiere einen signifikanten Einfluß haben, wobei man zwischen "Jagen des Überschusses" oder "Jagen aus der Mitte" unterscheiden muß.

Tüpfelhyänen im Ngorongoro-Krater hatten pro Jahr einen "Einfluß" von 11,1% auf die Gnu-Population. Dabei wurde aber nur die Altersstruktur der Herde beeinflußt (KRUUK 1970).

Ein Großteil der von MILLS (1990) genannten Überlegungen wurde bereits in den vorangegangenen Kapiteln besprochen. Die Anzahl der Pelzrobben, die einem Prädationsrisiko durch Braune Hyänen ausgesetzt waren, betrug 36.500. Auf die Struktur der Beutepopulation wurde in Kapitel 3 und 6.5 eingegangen. Über die Selektion der Beute wurde in Kapitel 6.4.2 gesprochen und die natürliche Mortalität betrug bei neugeborenen Pelzrobben 30%. Die zusätzliche Mortalität im Meer durch Haie und Killerwale ist als gering einzuschätzen (RAND 1956). Das Überleben von Juvenilen ist bei der Betrachtung der Populationsdynamik von Kap-Pelzrobben ein wichtiger Parameter (DEVILLIERS & ROUX 1992). Es bleibt somit nur noch die Ermittlung der Prädatorenanzahl.

Die von mir ermittelte Mindestpopulationsgröße Brauner Hyänen in dem Gebiet der Wolf Bay Kolonie betrug 14 adulte bzw. subadulte Tiere. Dieses deckt sich mit der Aussage von MILLS (1983a), der Gruppengrößen von 4 bis 14 Tieren ermittelte. Auch SKINNER & VAN AARDE (1981) vermuten eine relativ große Anzahl von Hyänen in der Wolf Bay-Lüderitz Gegend. Dabei beschreiben sie, daß Braune Hyänen aus weiter Entfernung die Kolonie aufsuchen. In einer späteren Untersuchung stellten SKINNER et al. (1995) jedoch eine Gruppengröße von nur drei adulten Individuen im Territorium der Wolf Bay Kolonie fest, und die Grenze zum nördlich gelegenen Territorium, welches von neun Individuen bewohnt wurde, lag nur ca. 10 km von der Kolonie entfernt. Braune Hyänen legen bei der Nahrungssuche weitaus längere Strecken zurück, so daß anzunehmen ist, daß auch Tiere aus dem nördlichen Gebiet die Kolonie aufsuchen.

Zur Ermittlung des Einflusses der Hyänenprädation sind Informationen über den Energiebedarf notwendig. Braune Hyänen fressen in der südlichen Kalahari durchschnittlich 2,8 kg Fleisch pro Tag (MILLS 1978). Tüpfelhyänen in der zentralen Namibwüste hingegen fressen 4,0 kg pro Tag, abhängig von der Futterqualität (HENSCHERL & TILSON 1988). Über die Nahrungsqualität der Pelzrobben ist nichts bekannt. Die Kadaver enthalten jedoch einen hohen Fettanteil in Form des Blubbers und auch das bevorzugt konsumierte Gehirn hat einen hohen Nährwertanteil. Daher ist es denkbar, daß Braune Hyänen an der Pelzrobben-Kolonie weniger fressen müssen, als die Hyänen in der Kalahari. Weiterhin stellt sich die Frage, ob die

Kolonie täglich zur Nahrungssuche aufgesucht werden muß. Der von mir errechnete maximale Einfluß der Hyänen auf die Pelzrobber-Population beträgt innerhalb von 4 Monaten 10%, der real ermittelte Wert für die Saison 1997/1998 7,11%. Dieses weist darauf hin, daß die Hyänen fast täglich die Kolonie aufsuchen. Ob an den anderen Tagen keine Nahrungssuche stattfand oder nur auf die 2 km weiter südlich gelegene Kolonie Atlas Bay ausgewichen wurde ist nicht bekannt. Der Maximaleinfluß von 10% erscheint bei 36.000 neugeborenen Jungtieren relativ gering. Bei Berücksichtigung aller bekannter Mortalitätsfaktoren beträgt die Mortalitätsrate im ersten Lebensjahr insgesamt 69,2%. Über die maximal ertragserhaltende Ausbeute ("Maximum Sustainable Yield") der neugeborenen Pelzrobber gibt es keine Informationen. Es wird jedoch angenommen, daß eine "Culling-Quote" von 50% keinen nachhaltigen Einfluß auf die Populationsdynamik der Pelzrobber ausübt (BEST 1973). Da in meinen Berechnungen die "Culling-Quote" nur 29% betrug, würde sich bei 50% die Gesamtmortalität auf rund 90% erhöhen. Laut RAND (1972) ziehen sich jedoch genügend Jungtiere in unzugängliche Gebiete an der Kolonie zurück, so daß bei zu geringer Populationsgröße die "Culling-Quote" nicht erreicht werden kann. Erschwerend kommt jedoch hinzu, daß beim "Cullen" die gesunden und kräftigen Pelzrobber bevorzugt getötet werden.

Die Pelzrobberpopulationen in Namibia sind großen Schwankungen ausgesetzt. Beispielsweise sank die Anzahl der Geburten an der Wolf Bay Kolonie von 39.500 Tieren im Jahr 1993 auf 9.500 Tiere im Jahr 1995 ab (ROUX pers. Mitt.). Solche Schwankungen waren auch zwischen 1983 und 1986 zu beobachten (WICKENS et al. 1991). Gründe dafür suchten WICKENS et al. (1991) in einer zu hohen "Culling-Quote". ROUX (pers. Mitt.) hält die Abwesenheit von Weibchen für die Ursache der Schwankungen. Seiner Meinung nach bleiben viele Weibchen auf Grund von Fehlgeburten im Meer. Des weiteren kommt es zu einer verstärkten Mortalität der Weibchen. Sicher ist, daß die Abwesenheit der Weibchen von der Kolonie nicht auf Migration zurückzuführen ist (RAND 1955).

Setzt man nun voraus, daß die Anzahl der durch Hyänenprädation getöteten Tiere unabhängig von den Schwankungen ist, ergibt sich z.B. für das Jahr 1995 ein Einfluß von 27,3% innerhalb von 4 Monaten, also eine Gesamtmortalität der Pelzrobber von rund 57% exklusive der "Culling-Quote", die mir für 1995 nicht bekannt ist.

Da die Jungtierproduktion der Wolf Bay Kolonie jedoch von 1971 bis 1978 von 7.400 Tieren auf 29.800 Tiere anstieg (SHAUGNESSY 1987, SHAUGNESSY 1993) und

auch die Wachstumsrate der Anzahl der Tiere durchschnittlich 1,2% beträgt (WICKENS et al. 1991), scheinen die Braunen Hyänen keinen limitierenden Einfluß auf die Population der Pelzrobben an der Kolonie in Wolf Bay auszuüben. Es sei jedoch erwähnt, daß die durchschnittliche Wachstumsrate an allen Pelzrobben-Kolonie zusammen 3.0% beträgt, also um mehr als doppelt so hoch ist.

6.7 Bedeutung der Pelzrobben für die Population der Braunen Hyänen

Anhand dieser Studie wird klar, daß die Pelzrobben einen Einfluß auf die Braunen Hyänen in der Gegend um die Wolf Bay Kolonie haben. Laut SIEGFRIED (1978) erhält die Pelzrobben-Population sogar die Population der Braunen Hyänen. Er nimmt an, daß auch die Populationsgröße der Hyänen bei Abnahme der Pelzrobbenzahlen sinken würde. BEST et al. (1973) sahen auch einen nicht bekannten Einfluß auf das marine Ökosystem oder auf bedrohte Arten bei Auslöschung der Pelzrobben-Populationen. Braune Hyänen sind im nahrungsreichen Küstenbereich der Namibwüste besonders stark vertreten (STUART 1975) und leben vermutlich in größeren Gruppen, wogegen in Botswana die Dichte außerordentlich gering ist (EATON 1976). Gemeinsames Jagen kommt dennoch nicht vor. Wahrscheinlich wird die Jagdgruppengröße durch intraspezifische Konkurrenz begrenzt bzw. durch die geringe Beutegröße der neugeborenen Pelzrobben bestimmt (LAMPRECHT 1978). Die Anzahl der Braunen Hyänen wird sicherlich nicht durch die Anzahl der Pelzrobben als Nahrungsressource begrenzt. Selbst nach der Wurf- und Fortpflanzungsperiode sind genügend Jungtiere als Jagdopfer an der Kolonie, da die Lactationsperiode 12 Monate beträgt. Es ist daher anzunehmen, daß die Hyänenpopulation in dem Gebiet stabil ist. Daher könnte ein Verschwinden der Kolonie einen negativen Einfluß haben. Ähnlich wie KRUUK (1972a) für die Füchse an der Lachmöwenkolonie beschrieb, wären dann die Braunen Hyänen von anderen Beuteorganismen wie Springböcken abhängig, welches zu Fluktuationen der Populationsgröße führen könnte.

6.8 Abschließende Bemerkungen und Ansätze zur Weiterführung der Studie

Für die Weiterführung der Studie ergeben sich viele neue Fragen, wobei einige aus meiner Sicht besonders wichtig sind und die Gedankenansätze hier kurz erläutert werden sollen.

Laut KRUUK (1975) besteht ein enger Zusammenhang zwischen Sozialverhalten und Nahrungssuch- bzw. erwerbsverhalten. Prädation ist ein großer Faktor, der Sozialität fördert (JANSON 1998). Es wäre also durchaus denkbar, daß die aus meiner Arbeit ersichtlichen Ergebnisse einen Einfluß auf das Sozialleben der Braunen Hyänen in dem Untersuchungsgebiet zeigen. Da sich das soziale Leben der Braunen Hyänen hauptsächlich am Bau, in dem die Jungtiere geboren werden, abspielt, könnte man mit der Untersuchung dort beginnen. OWENS & OWENS (1979b, 1996) beobachteten in der zentralen Kalahari die gemeinsame Jungenaufzucht bei Braunen Hyänen. Ihrer Meinung nach basieren die Unterschiede zu den Beobachtungen von Mills in der südlichen Kalahari auf unterschiedliche Umweltbedingungen. Die Evolution der gemeinsamen Jungenaufzucht könnte mit der Nutzung von Nahrungsressourcen zusammengehangen haben, die eine lange Abwesenheit vom Bau bedingten (OWENS & OWENS 1979a). Demnach sollte es in dem Untersuchungsgebiet an der Wolf Bay Kolonie keine gemeinsame Jungenaufzucht geben. Allgemein wurden eher Gemeinsamkeiten mit den in der südlichen Kalahari untersuchten Tiere festgestellt. Es gibt jedoch Hinweise darauf, daß die Braunen Hyänen in dem Gebiet mehr als einen Bau gleichzeitig benutzten und somit mehrere Weibchen Jungtiere hatten (vgl. Kapitel 2). Diese Bauten befanden sich alle in der Nähe der Kolonie (WOLHUTER 1992).

Wann und wie das Jagdverhalten und die Jagdtechnik erlernt wird, ist an Braunen Hyänen bisher nicht untersucht worden. Es ist jedoch bekannt, daß Jungtiere im Alter von 10 bis 15 Monaten bereits auf Nahrungssuche gehen und dabei bis zu 26,2 km zurücklegen (MILLS 1983b). Das Begleiten adulter Tiere wurde nicht beobachtet. Solch ein Verhalten konnte ich jedoch einmal feststellen. Die Mutter verließ die Höhle mit den Jungtieren und kehrte wieder mit ihnen zum Bau zurück.

Bei anderen Arten lernen die Jungtiere das Jagen entweder durch Beobachtung der adulten Tiere (z.B. bei Löwen) oder die Mutter bringt halbtote Tiere von der

Nahrungssuche zurück (z.B. bei Geparden). Bei Jungtieren der Zwergmungos (*Helogale undulata rufula*) scheinen bei Verlassen des Nestes alle Beutefangverhaltensweisen mit Ausnahme des Tötungsbisses ausgebildet zu sein. Die Orientierung des Tötungsbisses und die Sonderbehandlung einiger Beute muß erst erlernt werden (RASA 1973).

Braune Hyänen sind polyoestrisch mit einer Unterbrechung während der Laktationsperiode (MILLS 1983b). SIEGFRIED (1978) vermutet eine Geburtenkorrelation bei Braunen Hyänen an der Namibküste mit der Geburt der Pelzrobbe im November bis Dezember. Dieser Ansatzpunkt sollte auf jeden Fall weiter verfolgt werden.

Schließlich sollte man den Faktor der Koevolution der beiden Arten des Räuber-Beute-Systems nicht vernachlässigen, da die Prädation im Zeitraum der Evolution gesehen, einen starken Einfluß auf das Beuteverhalten haben könnte (BERTRAM 1979 zitiert in MILLS 1990). Laut KREBS & DAVIES (1984) wird bei Räubern und Beute jeder Partner darauf selektiert, seinen eigenen Vorteil auf Kosten des anderen auszubauen.

Die weiblichen Pelzrobbe werden im zweiten Lebensjahr geschlechtsreif (RAND 1955, RAND 1967) und in Gefangenschaft erreichen sie ein Alter von 12 bis 20 Jahren (RAND 1956). Seit Entstehung der Wolf Bay Kolonie sind 50 Jahre vergangen, so daß es inzwischen 12 neue Generationen gibt. Dieses ist in evolutiven Zeiträumen gesehen keine lange Zeit, so daß es sehr wichtig ist, auf mögliche, sich neu entwickelnde Feindabwehrstrategien zu achten.

Abschließend sei noch bemerkt, daß die Braune Hyäne sowie ihre Beute, die Kap-Pelzrobbe, im Anhang II des Washingtoner Artenschutzübereinkommens stehen. Als Hinweis auf Naturschutzmaßnahmen stellte MILLS (1990) fest, daß ein Gebiet von mindestens 1.000 km² und geringer Konkurrenz durch Tüpfelhyänen notwendig ist, um überlebensfähige Populationen Brauner Hyänen zu unterstützen. Momentan gibt es nur sechs Gebiete dieser Art, von denen der Küstenbereich Namibias eines ist. Dieses macht eindeutig klar, daß die Fortführung der Studie auch aus Naturschutzgründen wünschenswert ist.

7 Zusammenfassung

Braune Hyänen (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) sind in allen bisher durchgeführten Langzeitstudien als Aas- und Restefresser beschrieben worden. Dabei handelte es sich um Studien in Untersuchungsgebieten wie der Kalahari, die ein Vorkommen von anderen Großraubtieren aufweisen, die in unmittelbarer Konkurrenz zu den Braunen Hyänen stehen. Im Küstenbereich der südlichen Namibwüste in Namibia stellen jedoch die Braunen Hyänen und Schabrackenschakale die einzigen Raubtiere dar. Daher wurde zur Untersuchung der Nahrungsökologie Brauner Hyänen im Zeitraum vom 1. September 1997 bis 19. März 1998 eine Freilandarbeit in Namibia durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet stellte die Kap-Pelzrobber Kolonie Wolf Bay in der südlichen Namibwüste dar. Braune Hyänen leben in diesem Gebiet hauptsächlich von neugeborenen Kap-Pelzrobber. An der Wolf Bay Kolonie waren eine Periode der Nahrungsknappheit und eine Periode des Nahrungsüberflusses zu unterscheiden, da die Pelzrobber erst Mitte November zur Geburt der Jungen an Land kamen.

Die kumulative Jungtiermortalität in den ersten 4 Monaten nach der Geburt betrug 30%. Diese Tiere standen den Braunen Hyänen direkt an der Kolonie sowie angespült an Buchten als Nahrung zur Verfügung. Trotz dieses Überangebotes jagten die Braunen Hyänen zusätzlich und trugen mit weiteren 7,11% zur Gesamtmortalität der neugeborenen Pelzrobber bei. Obwohl die Mortalitätsrate der Pelzrobber mit zunehmendem Alter abnahm, blieb die Prädationsrate gleich. Ein regulierender oder limitierender Einfluß der Hyänenprädation auf die Pelzrobber Population konnte für die Saison 1997/98 nicht festgestellt werden.

Bei der Jagd war ein Wahlverhalten bezüglich des Gesundheitszustandes und des Geschlechtes der Beutetiere nicht deutlich erkennbar. Es wurden jedoch ausschließlich neugeborene Pelzrobber getötet. Die Ausbeute dieser Tiere war gering. 90% der Funde stellten "Surplus"- oder "Excessive Kills" dar, wogegen nur 7% der Tiere vollständig gefressen wurden. Die Vermutung, daß das Auftreten von "Surplus Kills", "Excessive Kills" und "Mass Kill"-Ereignissen dem Einfluß von schlechtem Wetter oder von Neumond unterliegt, konnte nicht bestätigt werden.

Beim Jagen suchten die Braunen Hyänen Jungtiere oder Jungtiergruppen auf und töteten einzelne oder mehrere Tiere mit einem gezielten Biß in den Schädel. Die

Motivation zur Auslösung des Tötungsbisses scheint die Bewegung des Beutetieres zu sein, da sich nicht bewegende Beute zuerst am Rücken gegriffen wurde. Auch das Töten mehrerer Tiere scheint bei der Hyäne durch Registrieren von Bewegungen ausgelöst zu werden. Über den Jagderfolg können keine Aussagen gemacht werden. Die Ergebnisse weisen darauf hin, daß Braune Hyänen an der Pelzrobber Kolonie hauptsächlich jagen und weniger von Aas leben als in anderen Gebieten. Dabei ist das Vorkommen von Jagdaktivität nicht mit der Abwesenheit anderer Großraubtiere in Verbindung zu bringen.

8 Danksagung

Vor allem möchte ich mich bei meinen Eltern für die finanzielle Unterstützung während meines Studiums bedanken, ohne die diese Ausbildung nicht möglich gewesen wäre. Meinem Bruder Jochen danke ich für die Geduld bei allen Computerfragen.

Claudia Sewig möchte ich danken, da sie mir mit Rat und Tat immer zur Seite stand, egal auf welcher Hälfte der Erdkugel ich mich gerade befand.

Herrn Prof. Dr. Harald Schliemann danke ich, daß er die Betreuung dieser Diplomarbeit übernommen hat. Für die fachliche Betreuung danke ich Herrn Dr. Heribert Hofer, der mir in zahlreichen Diskussionen wertvolle Anregungen und viel Mut machte. Für die Übernahme der Zweitkorrektur bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. Jakob Parzefall.

Bei der Johanna und Fritz Buch-Gedächtnisstiftung bedanke ich mich für das großzügige Reisestipendium und bei Air Namibia für das Entgegenkommen beim Transport der Ausrüstungsgegenstände.

Dem Ministry of Environment and Tourism in Namibia danke ich für die Erteilung der Forschungserlaubnis und die Unterstützung durch die Beamten vor Ort. Mein besonderer Dank geht an Dr. Flip Stander, der sich so sehr von der Wolf Bay Kolonie begeistern ließ.

Weiterhin geht ein besonderer Dank an Dr. Jean-Paul Roux für die zahlreichen produktiven Auseinandersetzungen. Für die Erlaubnis zur Benutzung der Beobachtungshütte danke ich dem Ministry of Fisheries and Marine Resources.

Die Erlaubnis im Diamanten-Sperrgebiet zu arbeiten erteilte mir die Namdeb, bei der ich mich besonders bedanken möchte.

Coen de Beer und Gary Cowan haben alle Hebel in Bewegung gesetzt, um mir den Land Rover zur Verfügung zu stellen. Ohne diese Hilfe wäre die Durchführung der Studie nicht möglich gewesen, wofür ich mich ganz besonders bedanke.

Schließlich möchte ich mich bei allen „Lüderitzbuchtlern“ bedanken, die mich in jeder erdenklichen Weise unterstützt haben. Im besonderen geht mein Dank an Anja Rohwer, Duane Lackey und Dieter Noli. Ein weiterer Dank geht an Tommy Hall und an Jan Coetzer sowie an Jamie Fergusson und Dave Houghton für die wertvollen Beobachtungen.

Für das Korrekturlesen von Teilen der Arbeit danke ich Jörn-Hendrik Witt-Kükenthal, Birgitta Nolte und Frank Thomsen.

9 Literaturverzeichnis

- ALCOCK, J. (1993). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Fifth Edition, Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- BEN-DAVID, M., PELLIS, S. M. & PELLIS, V. C. (1991). Feeding habits and predatory behaviour in the marbled polecat (*Vormela peregusna syriaca*): I. Killing methods in relation to prey size and prey behaviour. *Behaviour* 118 (1 - 2), 127 - 143.
- BEST, P. B. (1973). Seals and sealing in South and South West Africa. *The South African Shipping News and Fishing Industry Review* 28, 49 - 55.
- BEST, P. B. & SHAUGHNESSY, P. D. (1979). An independent account of Captain Benjamin Morrell's sealing voyage to the south-west coast of Africa in the Antarctic, 1828/29. *Fish. Bull. S. Afr.* 12, 1 - 19.
- BJÄRVALL, A. & NILSSON, E. (1976). Surplus-Killing of Reindeer by Wolves. *Journal of Mammalogy* 57, 585.
- BONNER, W. N. (1981). Southern fur seals *Arctocephalus* (Geoffroy Saint-Hilaire and Cuvier, 1826). In: RIDGWAY, S. H. & HARRISON, R. J. (Eds). *Handbook of Marine Mammals, Vol. 1: The walrus, sea lions, fur seals and sea otters*. Academic Press, New York. pp. 161 - 208.
- CAUGHLEY, G. (1977). *Analysis of Vertebrate Populations*. John Wiley & Sons, London, New York, Sydney, Toronto.
- CRISLER, L. (1956). Observations of wolves hunting caribou. *Journal of Mammalogy* 37, 337 - 346.
- CURIO, E. (1976). *The Ethology of Predation*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- DAVID, J. H. M. & RAND, R. W. (1986). Attendance Behavior of South African Fur Seals. In: GENTRY, R. L. & KOOYMANN, G. L. (Eds). *Fur Seals: Maternal Strategies on Land and at Sea*. Princeton University Press, Princeton. pp. 126 - 141.
- DELGIUDICE, G. D. (1998). Surplus killing of white-tailed deer by wolves in northcentral Minnesota. *Journal of Mammalogy* 79 (1), 227 - 235.
- DELIBES, M., BLÀZQUEZ, M. C., RODRIQUEZ-ESTRELLA, R. & ZAPATA, S. C. (1997). Seasonal food habits of bobcats (*Lynx rufus*) in subtropical Baja California Sur, Mexico. *Can. J. Zool.* 74, 478 - 483.

- 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.
- EATON, R. L. (1970). The Predatory Sequence, with Emphasis on Killing Behavior and its Ontogeny, in the Cheetah (*Acinonyx jubatus* Schreber). Z. Tierpsychol. 27, 492 - 504.
- EATON, R. L. (1976). The brown hyena: A review of biology, status and conservation. Mammalia 40 (3), 377 - 399.
- EIBL-EIBESFELDT, I. (1956). Angeborenes und Erworbenes in der Technik des Beutetötens (Versuche am Iltis, *Putorius putorius* L.). Zeitschrift für Säugetierkunde 21, 135 - 137.
- EISENBERG, J. F. & LEYHAUSEN, P. (1972). The Phylogenesis of Predatory Behavior in Mammals. Z. Tierpsychol. 30, 59 - 93.
- ENDLER, J. A. (1993). Interactions between predators and prey. In: KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (Eds). Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach. Third Edition, Blackwell Science, Oxford, London, Edinburgh, Cambridge, Carlton. pp. 169 - 201.
- ESTES, R. D. (1967). Predators and Scavengers. Nat. Hist. 76, 20 - 29.
- ESTES, R. D. (1991). The Behavior Guide to African Mammals. The University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford.
- FOX, M. W. (1969). Ontogeny of prey-killing behavior in Canidae. Behaviour 35, 259 - 272.
- FRANCK, D. (1985). Verhaltensbiologie: Einführung in die Ethologie. 2. Auflage, Thieme Verlag, Stuttgart.
- GAERDES, J. (1977). Braune Hyänen in Südwestafrika. Mitteilungen der S.W.A. Wissenschaftlichen Gesellschaft 18, Beilage. pp. 1 - 8.
- GOETHE, F. (1956). Fuchs, *Vulpes vulpes* (Linné, 1758), reibt Schlafgesellschaft von etwa sechzig jugendlichen Silbermöwen (*Larus argentatus* Pontopp.) auf. Säugetierk. Mitt. 4, 58 - 60.
- GORMAN, M. L. & MILLS, M. G. L. (1984). Scent marking strategies in hyaenas (Mammalia). J. Zool., Lond. 202, 535 - 547.
- GOSS, R. (1993). Stars at night. BBC Wildlife 11 (3), 52 - 56.
- GOSS, R. A. (1986). The influence of food source on the behavioural ecology of brown hyaenas *Hyaena brunnea* in the Namib Desert. MSc. Thesis, Unpublished, University of Pretoria.

- HENSCHER, J. R. & TILSON, R. L. (1988). How much does a spotted hyaena eat? Perspective from the Namib Desert. *Afr. J. Ecol.* 26, 247 - 255.
- IMMELMANN, K. (1982). Wörterbuch der Verhaltensforschung. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- JAMIESON, G. S. & FISHER, H. D. (1972). The Pinniped Eye: A Review. In: HARRISON, R. J. (Ed.). *Functional Anatomy of Marine Mammals*, Vol. 1. Academic Press, London, New York. pp 245 - 261.
- JANSON, C. H. (1998). Testing the predation hypothesis for vertebrate sociality: Prospects and pitfalls. *Behaviour* 135, 389 - 410.
- JATZLAUK, W. (1989). Namibia. In: KRAMER, H.; KRESS, A. & VOIGT, M. Haack Kartenbuch Afrika. VEB Hermann Haack, Gotha. pp. 404 - 407.
- JEDRZEJEWSKA, B. & JEDRZEJEWSKI, W. (1989). Seasonal Surplus Killing as Hunting Strategies of the Weasel *Mustela nivalis* - Test of a Hypothesis. *Acta Theriologica*. 34 (25), 347 - 359.
- JENKS, S. M. & WERDELIN, L. (1997). Taxonomy and Systematics of Living Hyaenas (Family *Hyaenidae*). In: MILLS, G., HOFER, H. & IUCN/SSC HYAENA SPECIALIST GROUP (Compilers). *Hyaenas: Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN, Gland, Cambridge.
- KOSSAK, S. (1989). Multiple Hunting by Lynx and Red Fox and Utilization of Prey by Some Carnivores. *Acta Theriologica* 34 (36), 505 - 512.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (1984). Einführung in die Verhaltensökologie. Thieme Verlag, Stuttgart.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (1996). Einführung in die Verhaltensökologie. 3. Auflage, Blackwell Wissenschafts-Verlag GmbH, Berlin, Wien.
- KREBS, J. R. & KACELNIK, A. (1993). Decision-making. In: KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. (Eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Third Edition, Blackwell Science, Oxford, London, Edinburgh, Cambridge, Carlton. pp. 105 - 136.
- KRUUK, H. & TURNER, M. (1967). Comparative notes on predation by lion, leopard, cheetah and wild dog in the Serengeti area, East Africa. *Mammalia* 31, 1 - 27.
- KRUUK, H. (1964). Predators and Anti-Predator Behaviour of the Black-Headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Behaviour* 11 (Suppl.).
- KRUUK, H. (1966). Clan-system and Feeding Habits of Spotted Hyaenas (*Crocuta crocuta* Erxleben). *Nature* 209, 1257 - 1258.

- KRUUK, H. (1970). Interactions between populations of spotted hyaenas (*Crocuta crocuta* Erxleben) and their prey species. In: WATSON, A. (Ed.). Animal populations in relation to their food resources. Blackwell Scientific Publication, Oxford, Edinburgh. pp. 359 - 374.
- KRUUK, H. (1972a). Surplus killing by carnivores. J. Zool., Lond. 166, 233 - 244.
- KRUUK, H. (1972b). The Spotted Hyena. A Study of Predation and Social Behaviour. University of Chicago Press, Chicago and London.
- KRUUK, H. (1975). Functional aspects of social hunting by carnivores. In: BAERENDS, G., BEER, C. & MANNING, A. (Eds). Function and evolution in behaviour. Clarendon Press, Oxford. pp. 119 - 141.
- LAMPRECHT, J. (1978). The Relationship between Food Competition and Foraging Group Size in some larger Carnivores. Z. Tierpsychol. 46, 337 - 343.
- LAMPRECHT, J. (1992). Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- LIENERT, G. A. (1973). Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik Band I. A. Meisenheim, Hain.
- MACDONALD, D. W. (1983). The ecology of carnivore social behaviour. Nature 301, 379 - 384.
- MACDONALD, D. W. (1992). Raubtiere. In: ANON. Raubtiere der Welt. Sonderausgabe, Orbis-Verlag, München. pp. 9 - 17.
- MADDOCK, A. H. (1993). Analysis of brown hyaena (*Hyaena brunnea*) scats from the central karoo, South Africa. J. Zool., Lond. 231, 679 - 683.
- MARTIN, P. & BATESON, P. (1993). Measuring behaviour: an introductory guide. Second Edition, Cambridge University Press, Cambridge, New York, Melbourne.
- MILLER, F. L., GUNN, A. & BROUGHTON, E. (1985). Surplus Killing as exemplified by wolf predation on newborn caribou. Can. J. Zool. 63, 295 - 300.
- MILLS, M. G. L. (1973). The Brown Hyaena. Afr. Wildlife 27(4), 150 - 153.
- MILLS, M. G. L. (1978). Foraging Behaviour of the Brown Hyaena (*Hyaena brunnea* Thunberg, 1820) in the Southern Kalahari. Z. Tierpsychol. 48, 113 - 141.
- MILLS, M. G. L. (1982). Factors affecting group size and territory size of the Brown hyaena, *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. J. Zool., Lond. 198, 39 - 51.
- MILLS, M. G. L. (1983a). Behavioural mechanisms in territory and group maintenance of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari. Anim. Behav. 31, 503 - 510.

- MILLS, M. G. L. (1983b). Mating and Denning Behaviour of the Brown Hyaena *Hyaena brunnea* and Comparisons with other Hyaenidae. Z. Tierpsychol. 63, 331 - 342.
- MILLS, M. G. L. (1987). Behavioural adaptations of brown and spotted hyaenas in the southern Kalahari. S. Afr. J. Sci. 83, 595 - 598.
- MILLS, M. G. L. (1990). Kalahari Hyenas: The Comparative Behavioural Ecology of Two Species. Chapman & Hall, London.
- MILLS, M. G. L., GORMAN, M. L. & MILLS, E. J. (1980). The scent marking behaviour of the brown hyaena *Hyaena brunnea*. S. Afr. J. Zool. 15, 240 - 248.
- MILLS, M. G. L. & MILLS, M. E. J. (1977). An analysis of bones collected at hyaena breeding dens in the Gemsbok National Parks (Mammalia: Carnivora). Annals of the Transvaal Museum 30(4), 145 - 156.
- MILLS, M. G. L. & MILLS, M. E. J. (1978). The diet of the brown hyaena *Hyaena brunnea* in the southern Kalahari. Koedoe 21, 125 - 149.
- OOSTHUIZEN, W. H. & DAVID, J. H. M. (1988). Non-breeding colonies of the South African (Cape) fur seal *Arctocephalus pusillus pusillus* in southern Africa. Investl Rep. Sea Fish. Res. Inst. S. Afr. 132, 1 - 17.
- OKSANEN, T. (1983). Prey caching in the hunting strategy of small mustelids. Acta Zool. Fennica 174, 197 - 199.
- OWENS, D. & OWENS, M. (1979a). Notes on social organization and behavior in brown hyenas (*Hyaena brunnea*). Journal of Mammalogy 60 (2), 405 - 408.
- OWENS, D. & OWENS, M. (1996). Social dominance and reproductive patterns in brown hyenas, *Hyaena brunnea*, of the central Kalahari desert. Anim. Behav. 51, 535 - 551.
- OWENS, D. D. & OWENS, M. J. (1979b). Communal denning and clan associations in brown hyenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the central Kalahari Desert. Afr. J. Ecol. 17, 35 - 44.
- OWENS, D. D. & OWENS, M. J. (1984). Helping behaviour in brown hyenas. Nature 308, 843 - 845.
- OWENS, M. & OWENS, D. (1979c). The Secret Society of the Brown Hyenas. Afr. Wildlife 33 (3), 26 - 29.
- OWENS, M. J. & OWENS, D. D. (1978). Feeding ecology and its influence on social organization in Brown hyenas (*Hyaena brunnea*, Thunberg) of the Central Kalahari Desert. E. Afr. Wildl. J. 16, 113 - 135.

- PIENAAR, U. DE V. (1969). Predator-prey relationships amongst the larger mammals of the Kruger National Park. *Koedoe* 12, 108 - 176.
- RAND, R. W. (1955). Reproduction in the female Cape Fur Seal *Arctocephalus pusillus* (Schreber). *Proc. Zool. Soc. Lond.* 124 (4), 717 - 740.
- RAND, R. W. (1956). The Cape fur seal *Arctocephalus pusillus* (Schreber). Its general characteristics and moult. *Div. Of Fish. Investl. Rep.* 21, 1 - 52.
- RAND, R. W. (1959). The Cape fur seal (*Arctocephalus pusillus*). Distribution, abundance and feeding habits off the south western coast of the Cape Province. *Investl Rep. Div. Fish. Un. S. Afr.* 37, 1 - 75.
- RAND, R. W. (1967). The Cape Fur Seal (*Arctocephalus pusillus*). 3. General behaviour on land and at sea. *Investl Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.* 60, 1-39.
- RAND, R. W. (1972). The Cape Fur Seal *Arctocephalus pusillus*. 4. Estimates of Population. *Investl Rep. Div. Sea Fish. S. Afr.* 89, 1 - 28.
- RASA, O. A. E. (1973). Prey Capture, Feeding Techniques, and their Ontogeny in the African Dwarf Mongoose, *Helogale undulata rufula*. *Z. Tierpsychol.* 32, 449 - 488.
- SACHS, L. (1973). *Angewandte Statistik*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- SCHALLER, G. B. (1972). *The Serengeti Lion: A Study of Predator Prey Relations*. University of Chicago Press, Chicago and London.
- SHAUGHNESSY, P. D. (1984). Historical population levels of seals and seabirds on islands off southern Africa, with special reference to Seal island, False Bay. *Investl Rep. Sea Fish. Res. Inst. S. Afr.* 127, 1 - 61.
- SHAUGHNESSY, P. D. (1987). Population size of the Cape Fur Seal *Arctocephalus pusillus*: 1. From aerial photography. *Investl Rep. Sea Fish. Res. Inst. S. Afr.* 130, 1 - 56.
- SHAUGHNESSY, P. D. (1993). Population size of the Cape Fur Seal *Arctocephalus pusillus*: 2. From Tagging and Recapturing. *Investl Rep. Sea Fish. Res. Inst. S. Afr.* 134, 1 - 70.
- SIEGFRIED, W. R. (1978). Let the Strandwolf Fly. *Afr. Wildlife* 32 (3), 10 - 15.
- SIEGFRIED, W. R. (1984). An analysis of faecal pellets of the brown hyaena on the Namib coast. *S. Afr. J. Zool.* 19 (1), 61.

- SKINNER, J. D. & ILANI, G. (1979). The Striped Hyaena *Hyaena hyaena* of the Judean and Negev Desert and a Comparison with the Brown Hyaena *H. brunnea*. Israel Journal of Zoology 28, 229 - 232.
- SKINNER, J. D. & SMITHERS, H. N. (1990). The Mammals of the Southern African Subregion. Second Edition, University of Pretoria, Pretoria.
- 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. Madoqua 12 (4), 231 - 239.
- SKINNER, J. D. & VAN AARDE, R. J. (1985). The „Strandjüt“ of the Central Namib Desert. Quagga 10, 7 - 8.
- SKINNER, J. D. & VAN AARDE, R. J. (1987). Range use by brown hyaenas *Hyaena brunnea* relocated in an agricultural area of the Transvaal. J. Zool., Lond. 212, 350 - 352.
- SKINNER, J. D. (1976). Ecology of the Brown Hyaena *Hyaena brunnea* in the Transvaal with a Distribution Map for Southern Africa. S. Afr. J. Sci. 72, 262 - 269.
- SKINNER, J. D., VAN AARDE, R. J. & GOSS, R. A. (1995). Space and resource use by brown hyenas *Hyaena brunnea* in the Namib Desert. J. Zool., Lond. 237, 123 - 131.
- SKINNER, J. D., VAN AARDE, R. J. & VAN JAARVELD, A. S. (1984). Adaptations in three species of large mammals (*Antidorcas marsupialis*, *Hystrix africaeaustralis*, *Hyaena brunnea*) to arid environments. S. Afr. J. Zool. 19, 82 - 86.
- STUART, C. R. & SHAUGHNESSY, P. D. (1984). Content of *Hyaena brunnea* and *Canis mesomelas* scats from southern coastal Namibia. Mammalia 48 (4), 611 - 612.
- STUART, C. T. (1975). Preliminary notes on the mammals of the Namib Desert Park. Madoqua 11 (4), 74 - 80.
- STUART, C. T. (1986). The incidence of surplus killing by *Panthera pardus* and *Felis caracal* in Cape Province, South Africa. Mammalia 50 (4), 556 - 558.
- TILSON, R., VON BLOTTNITZ, F. & HENSCHER, J. (1980). Prey selection by spotted hyaena (*Crocuta crocuta*) in the Namib Desert. Madoqua 12 (1), 41 - 49.
- WALTER, H. (1986). The Namib Desert. In: EVENARI, M., NOY-MEIR, I. & GOODALL, D. W. (Eds). Ecosystems of the World 12 B: Hot Deserts and arid Shrublands. Elsevier, Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo. pp. 245 - 282.
- WICKENS, P. A., DAVID, J. H. M., SHELTON, P. A. & FIELD, J. G. (1991). Trends in Harvests and Pup Numbers of the South African Fur Seal: Implications for Management. S. Afr. J. mar. Sci. 11, 307 - 326.
- WOLHUTER, K. (1992). Luderitz - Brown Hyaena Activity Records. Unpublished.

YOST, R. A. (1980). The nocturnal behaviour of captive Brown hyaenas (*Hyaena brunnea*) *Mammalia* 44 (1), 27 - 34.

10 Anhang

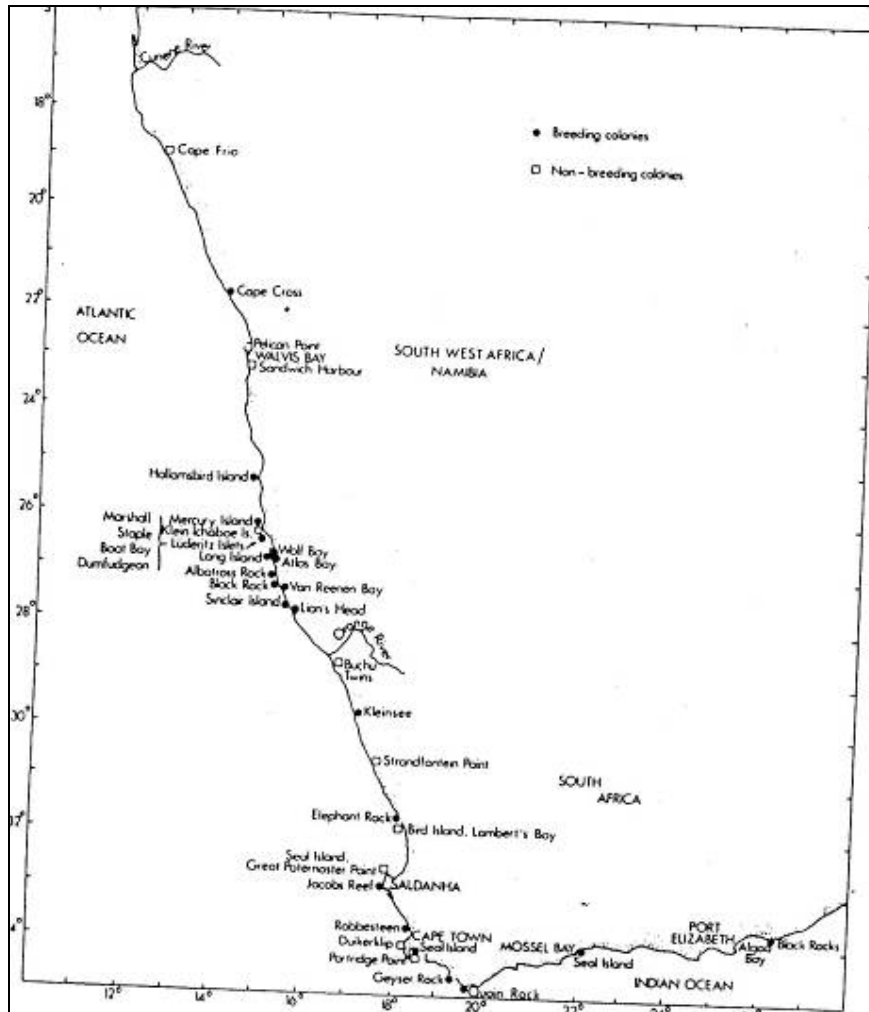


Abb.10-1: Küste des südlichen und südwestlichen Afrikas mit Darstellung der Kap-Pelzrobben Kolonien (● Wurfkolonien, □ sonstige Kolonien)
(Quelle: OOSTHUIZEN & DAVID 1988)



Abb. 10-2: Wolf Bay Kolonie vor Beginn der Pelzrobber-Wurfsaison. Blick aus der Forschungshütte Richtung Süden.



Abb. 10-3: Wolf Bay Kolonie nach Beginn der Pelzrobber-Wurfsaison. Forschungshütte mittig rechts.



Abb. 10-4: An Überhitzung gestorbene neugeborene Pelzrobben an der Wolf Bay Kolonie.



Abb. 10-5: "Excessive Kill". Gehirn und Teile des Schädels von Brauner Hyäne gefressen.



Abb. 10-6: Von einer Braunen Hyäne vollständig gefressene neugeborene Pelzrobbe.



Abb. 10-7: Von einem Schakal vollständig gefressene neugeborene Pelzrobbe (charakteristisch "umgekrempelt").