

I. ABHANDLUNGEN

Aus der Universidad Nacional del Comahue, Departamento de Ecología, Laboratorio Ecotono, San Carlos de Bariloche, Argentinien

Kann Energiemangel ein Massensterben unter Cerviden in Sommereinständen der nördlichen Gebirge verursachen? Eine exploratorische Analyse am Schwarzwedelhirsch (*Odocoileus hemionus columbianus*)

VON W. T. FLUECK und JOANNE M. SMITH-FLUECK, Bariloche

1 Einleitung

Nahrungsbedingte Probleme bei Cerviden, die auf Energiemangel in Sommer- und Herbsteinständen in nördlichen und gemäßigten Berggebieten zurückzuführen sind, sind bisher nicht beschrieben worden (D. R. KLEIN, pers. Mitt.). Nach traditioneller Interpretation sind die Verfassung des Wintereinstandes oder die klimatischen Bedingungen im Winter für Energiemangel und die darauf folgenden Massensterben verantwortlich (LEOPOLD et al., 1947, MECH et al., 1987). Hingegen kann die Qualität sowohl des Wintereinstandes wie des Sommereinstandes einen Hirschbestand einschränken, wenn diese an die Tragfähigkeit einer vom Menschen veränderten Umwelt herangelangt ist (*sensu* PECH et al., 1992).

Da es normalerweise nicht möglich ist, ein zukünftiges Massensterben während des Sommers vorherzusagen, ist die vorliegende Analyse nicht das Ergebnis einer geplanten Studie, sondern entspricht einem *a-posteriori*-Versuch, mehrere Beobachtungen an nicht-territorialen Cerviden zu erklären. Die folgenden Tatsachen unterstützen die Interpretation, daß während des Sommers 1987 ein Massensterben stattfand: a) die Sterblichkeit von radio-markierten Tieren in den Jahren 1984–86 unterschied sich bedeutend vom Jahr 1987; b) das Durchschnittsalter von 1984–1987 war bedeutend höher als 1988; c) die maximale Körperverfassung im Herbst nahm von 1984–87 progressiv ab und erreichte ein Niveau, wie es normalerweise nur bei verhungerten Tieren im Winter angetroffen wird; d) das Verhältnis Kälber/Tiere (K/T) nahm in den Jahren 1977–86 vom Herbst bis zum folgenden Frühling ab, während es 1987/88 umgekehrt war; e) das Verhältnis Hirsche/Tiere (H/T) vor und nach der Jagdzeit nahm in den Jahren 1984–86 durch die ausschließliche Jagd von Hirschen ab, während es für 1987 umgekehrt war.

2 Material und Methoden

Die Sommer- und Wintereinstände des Cow-Creek-Hirschbestandes befinden sich im östlichen Teil von Shasta County, Kalifornien, USA (für eine detaillierte Beschreibung, siehe FLUECK, 1994a). Die Vegetation in den Bergen wird von Koniferenwäldern geprägt, die teilweise von einer dichten Strauch- und Bodenschicht durchzogen sind, und wird von intensivem Waldbau, sporadischen Waldbränden und offener Wald-Weidewirtschaft gekennzeichnet. Das Wintereinstandsgebiet entspricht einer Eichen-Grasland-Savanne mit eingeführten einjährigen *Gramineae* und *Trifoliae* als primärer Bodenschicht und weit auseinander stehenden Eichen. Das gesamte Einzugsgebiet (Sommer- und Wintereinstand) dieses Hirschbestandes, der auf rund 9500 Tiere geschätzt wird (CALIFORNIA DEP. FISH AND GAME,

1990), erstreckt sich etwa 120 km in West-Ost-Richtung, und etwa 50 km in Nord-Süd-Richtung.

Alttiere wurden jeweils im Frühling (1984–87) während der Wanderung zum Sommerzustand gefangen. Das Alter der gefangenen Tiere entsprach einer repräsentativen Stichprobe des Bestandes (FLUECK, 1994a). Tiere wurden mit Radiosendern markiert und bis zum Herbst überwacht, um dann nach ihrer Rückwanderung in den Winterzustand für eine Nekropsie und Altersschätzung erlegt zu werden (FLUECK, 1994a). Das Muster der Verteilung der Zustände der jährlich neu markierten Tiere in Sommer- und Wintergebieten verhielt sich während der Studienjahre über das ganze Einzugsgebiet gleich (FLUECK, 1989). Ein Sonderabschuß von Alttieren ($n = 59$) im Herbst 1988 lieferte die Stichprobe für die Altersstruktur nach dem offensichtlichen Massensterben.

Die radiomarkierten Tiere ($n = 67$) wurden, sofern möglich, alle 1 bis 3 Tage aufgesucht, um die Setzzeit bestimmen zu können. Dazu wurden Beobachtungen am Abdomen, zur Entwicklung des Gesäuges, und zum Verhalten auf Kälberufe unternommen. Die Setzzeit in diesem Wildbestand erstreckt sich vom Mai bis Ende Juli (FLUECK, unveröffentlichte Daten).

In diesen Bericht werden nur Todesfälle, die im Sommerzustandsgebiet erfolgten, einbezogen, d. h. nach der Abwanderung im Frühling und vor der Rückwanderung im Herbst. Überreste von Tieren wurden auf Spuren durch Raubtiere untersucht und dazu enthäutet, um Krallen- bzw. Zahnmarkierungen und praemortale Hämatome zu erfassen (WADE und BOWNS, 1982). Alle Fährten, Zeichen von Kampf und Blutspuren in der Nähe wurden ebenfalls notiert. Wenn möglich, wurde eine Standardnekropsie durchgeführt (WOBESER und SPRAKER, 1980), speziell auf das Vorkommen von punktförmigen und flächenhaften Blutergüssen geachtet und andere Läsionen und Parasiten registriert (DAVIS und ANDERSON, 1971; DAVIS et al., 1981). Die Körperverfassung wurde anhand der Masse an Fettgewebe in normalen Depots und am Grad der Muskelatrophie gemessen (KISTNER et al., 1980).

Daten über die Fettreserven wurden jeweils im Herbst (1984–87) von radiomarkierten Tieren und 1987 auch von unmarkierten Tieren erhoben. Knochenmark (6–10 g) wurde vom zentralen Teil des rechten Oberschenkels entnommen, bis auf 0,005 g gewogen und in einem kontrollierten Trocknungsgefäß bei 60–65 °C getrocknet, bis sich das Gewicht stabilisierte (NEILAND, 1970). Der Fettanteil im Mark ist als Residualtrockengewicht, dividiert durch Naßgewicht, dargestellt. Die Nieren und das die Nieren umgebende Fett wurden während der Nekropsie entfernt. Das überhängende Fett wurde rechtwinklig zur Längsachse der Niere geschnitten (RINEY, 1955) und die Nierenfettreserve als Index der Fettmaße, dividiert durch die Nierenmaße (linke und rechte), dargestellt. Nach einem Einschnitt wurde Brustbeinfett zwischen der Haut und der nächsten Gewebeschicht im rechten Winkel zum *Processus xiphoides* (Schwertfortsatz am unteren Ende des Brustbeins) bis auf 1 mm gemessen (AUSTIN, 1984).

Die Altersbestimmung ($n = 127$) wurde durch die Analyse der Zementzonen des Schneidezahns I_1 in Matson's Laboratory, Montana, USA, durchgeführt. Kälber des vorigen Jahres wurden während der Fangoperationen im Frühling nicht radiomarkiert, und das Durchschnittsalter von radiomarkierten Tieren im Herbst mußte somit angeglichen werden, damit alle Jahrgänge Berücksichtigung fanden (FLUECK, 1994a).

Die Zusammensetzung des Wildbestandes im Winterzustand wurde seit 1977 von Fahrzeugen aus bei der Durchfahrt von Privatland ermittelt. Alle Tiere, die nahe genug standen, um mittels eines 20fachen Spektivs oder eines 10fachen Fernglases klassifiziert werden zu können, wurden im Herbst und Winter als Hirsch (H), Tier (T) oder Kalb (K), und im Frühling als Adult (A) oder Kalb kategorisiert. Das H/T-Verhältnis nach der Jagd im Herbst wurde dazu gebraucht, das K/A-Verhältnis des Frühlings in ein K/T-Verhältnis umzurechnen, unter der Annahme, daß unter Hirschen und Tieren eine unterschiedliche Wintersterblichkeit zu vernachlässigen ist (DASMANN und HJERSMAN, 1958). Diese Annahme ist zwar nicht immer richtig, da Hirsche andere physiologische Bedürfnisse haben als Tiere. Eine Klassifi-

zierung im Frühling wurde zudem während der Ansammlung des Wildes kurz vor der Abwanderung erhoben (SMITH, 1989). Detaillierte Klassifizierungen wurden dann auch täglich (1984–1987) nach der Abwanderung, während des Sommers, und nach der Rückwanderung unternommen (FLUECK, unveröffentlichte Daten). Klassifizierungen im Herbst und Frühling wurden seit 1988 mit Hilfe eines Hubschraubers unternommen.

3 Statistische Analyse

Der Fisher Exakt Test wurde für die Analyse der Differenzen der Sterberaten zwischen den verschiedenen Jahren angewandt. One-way ANOVA wurde für die Analyse des Durchschnittsalters während verschiedener Jahre herangezogen, und der Two-Sample t-Test für Differenzen zwischen 2 Mittelwerten (ZAR, 1974). Durch Multifactor ANOVA wurde der Effekt von Kovariablen entfernt (KLEINBAUM und KUPPER, 1978), und durch ein log-lineares Modell wurde der Einfluß von Jahr auf das Geschlechtsverhältniss untersucht (FIENBERG, 1970; KLEINBAUM et al., 1982). Signifikanz wurde mit $P < 0,05$ angesetzt.

4 Ergebnisse

4.1 Sterblichkeitsraten der 67 radiomarkierten Tiere

Von 12, 1984 radiomarkierten Tieren starb eines während des Sommers. Auf ähnliche Weise verendeten 1985 eins von 12 Tieren und 1986 zwei von 21 Tieren. Im Sommer 1987 starben jedoch 9 von 22 Tieren. In keinem Fall wurden außer starker Abmagerung grobe pathologische Veränderungen festgestellt. 1985 und 1987 wurden nur je ein Tier von einem Berglöwen gerissen. 1987 waren die meisten Tiere tot in liegender Stellung in ihren Betten aufgefunden worden. Diese waren gleichmäßig über das gesamte Sommereinstandsgebiet verteilt. Im Sommer 1987 starben 78% aller verendeten markierten Tiere während der Setzzeit und 22% innerhalb eines Monats nach dem Setzen.

Die minimale erwartete Frequenz von verendeten Tieren pro Jahr war 4,27 für die Jahre 1984–87. Die Daten für 1984–86 wurden zusammengefaßt, weil das Muster der Sterblichkeit ähnlich war (WILLITS, pers. Mitt.) und wurden dann mit der Sterblichkeitsrate von 1987 verglichen. Die Fisher Exakt Test two-tailed Probabilität war $P = 0,006$, welches auf die bedeutende Änderung des Sterblichkeitsmusters in 1987 hindeutet, als 41% der radiomarkierten Tiere während des Sommers verendeten.

4.2 Alterszusammensetzung des weiblichen Wildes in dem Cow-Creek-Bestand

One-way ANOVA des Durchschnittsalters aller markierter weiblichen Alttiere von 1984–87 ($n = 68$) erbrachte keinen Unterschied zwischen den Jahren ($P = 0,92$). Das Durchschnittsalter (\pm SD) in den Jahren von 1984–87 war $9,14 \pm 3,98$ ($n = 11$), $9,14 \pm 3,98$ ($n = 11$), $7,59 \pm 4,66$ ($n = 22$), und $8,25 \pm 6,06$ ($n = 24$) Jahre, in dieser Reihenfolge. Das Durchschnittsalter der Stücke, die während der Sommer 1984–86 verendeten, war 8,2 Jahre im Vergleich zum Durchschnitt von 13,6 Jahren für Stücke, welche im Sommer 1987 verendeten. Außerdem war das Durchschnittsalter der im Sommer von 1987 verendeten Tiere deutlich höher ($P = 0,004$) als der Durchschnitt (6,5 Jahre) der radiomarkierten Tiere, welche den Sommer überlebten.

One-way ANOVA mit dem zusätzlichen Durchschnittsalter der Tiere, welche während einer Jagd 1988 erlegt worden waren, weist auf eine eindeutige Absenkung des Durchschnittsalters von 1984–88 hin ($F_{4,122} = 7,6$; $P < 0,0001$). Während also der Durchschnitt von 1984–87 $8,3 \pm 4,9$ Jahre war ($n = 68$), fiel er 1988 auf $4,5 \pm 2,5$ Jahre ($n = 59$) (Abb. 1).

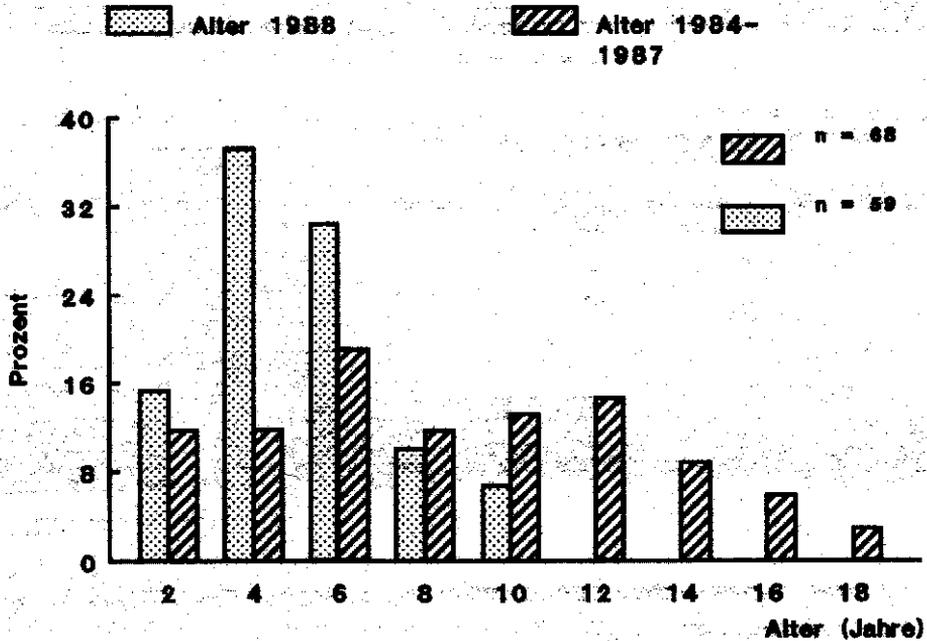


Abb. 1. Altersstruktur (%) des weiblichen Bestandes ohne Kälber, vor- und nach dem Massensterben

4.3 Zusammensetzung des Wildbestandes

Das H/T-Verhältnis über die Sommer 1984–86 (klassifizierte Tiere: $n = 1738$) war höher als dasjenige in den darauffolgenden Herbstern nach der Jagdzeit ($n = 1895$), wie es unter legalem Abschluß, der sich ausschließlich auf Hirsche bezieht, zu erwarten ist. Jedoch war das H/T-Verhältnis nach der Jagd im Herbst von 1987 ($n = 524$) höher als im vorhergehenden Sommer ($n = 1046$). Durch log-lineale Analyse, welche höhere Grade von Interaktionen zwischen den Variablen untersucht und die Effekte aller niedrigen Grade von Interaktionen trennt (FIENBERG, 1970), kann auf einen bedeutenden Einfluß des Jahres auf das Geschlechtsverhältnis hingewiesen werden ($P < 0,01$; Pearson $\chi^2 = 11,1372$; D.F. = 3). Bei Ausschluß der 3-Weg-Interaktion war der goodness-of-fit L.R. $\chi^2 = 4,44$ (d.f. = 4; $P = 0,35$), welches die gute Anpassung von erwarteten und beobachteten Häufigkeiten demonstriert, d. h., daß die Änderung des H/T-Verhältnisses 1987 bedeutend von denjenigen der Vorjahre abweicht.

In den letzten Dekaden wurden im Cow-Creek-Bestand jährlich etwa 30% der Hirsche erlegt (SMITH, 1984). Bei einer simulierten Jagdstrecke von 20%, 30%, oder 40% der Hirsche für 1987 können dadurch die beobachteten H/T-Verhältnisse vor und nach der Jagdzeit mit einer Reduktion des weiblichen Bestandes von 27%, bzw. 36%, und 45% erklärt werden. Zudem entsprach die offizielle Jagdstrecke von 1987 den Daten von Jagdstrecken seit 1960 (CALIFORNIA DEP. FISH AND GAME, 1990) und fällt deshalb höchstwahrscheinlich zwischen die simulierten Raten von 20–40%. Folglich unterstützen die beobachteten Änderungen der H/T-Verhältnisse die Interpretation, daß ein bedeutender Anteil des weiblichen Bestandes während des Sommers von 1987 untkam.

Die Verhältnisse K/T vom Sommer und vom folgenden Frühling sind von 1977 bis 1990 vorhanden (Abb. 2). Zwischen 1977 und 1986 nahm das K/T-Verhältnis durchweg um durchschnittlich 40,5% während des Winters ab, während es in 1987 um 38,5% während des Winters zunahm und 1988 und 1989 während des Winters praktisch unverändert blieb (Abb. 2).

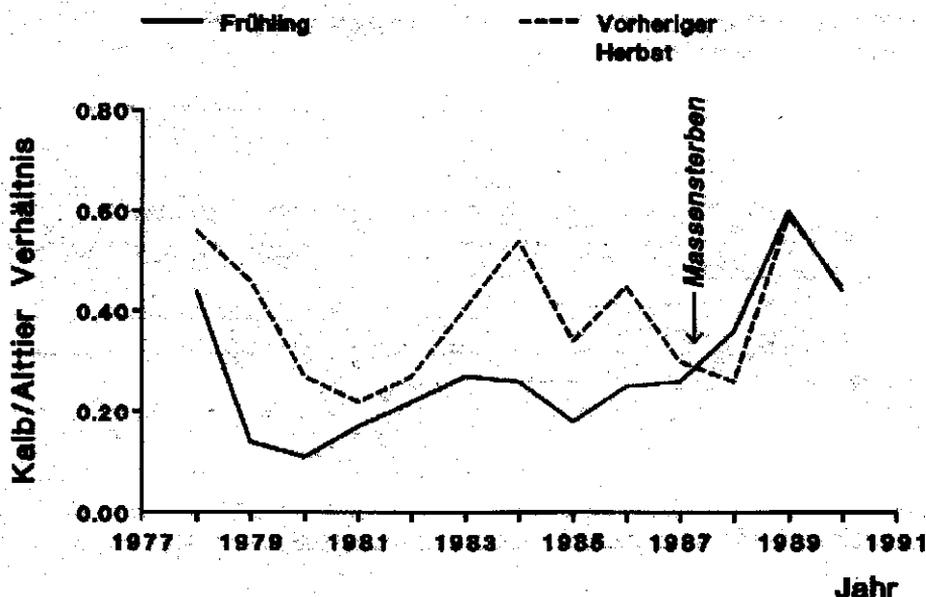


Abb. 2. Kalb/Altier-Verhältnisse (K/T) von 1977 bis 1990. Das Verhältnis im Herbst ist direkt über dem Verhältnis des folgenden Frühling aufgeführt, um die Abgänge während des Winters zu verdeutlichen (d. h. das Herbst-K/T von 1977 ist über dem Frühling-K/T von 1978)

4.4 Fettreserven von Alttieren im Herbst

Zum Zeitpunkt der Messung von Fettreserven im Herbst waren Alttiere in verschiedenen Stadien der Laktation. Folglich mußte der Vergleich von Fettreserven in verschiedenen Jahren den unterschiedlichen Fortpflanzungszustand der Stücke ($n = 59$; 1984–87) berücksichtigen. Die An- oder Abwesenheit eines geführten Kalbes wurde deshalb als Kovariable gebraucht und dessen Effekt durch den Multifaktor ANOVA entfernt.

Der Knochenmarkfettanteil nahm, nach Berücksichtigung des kovariablen Effektes (Koeff. = $-15,3$; $P = 0,002$), von 1984 bis 1987 bedeutend ab ($P = 0,00003$) (Abb. 3a). Der Nierenfettanteil nahm, nach Berücksichtigung des kovariablen Effektes (Koeff. = $-0,08$; $P = 0,001$), von 1984 bis 1987 auch bedeutend ab ($P = 0,0008$) (Abb. 3b). Ebenso verminderte sich der Brustbeinfettanteil, nach Berücksichtigung des kovariablen Effektes (Koeff. = $-2,4$; $P = 0,001$), von 1984 bis 1987 deutlich ($P = 0,0004$) (Abb. 3c). Im Herbst 1987 war der durchschnittliche Knochenmarkfettanteil 36,7% (9,5–64,8%), der durchschnittliche Nierenfettanteil 7% (0,1–45%), der durchschnittliche Brustbeinfettanteil 1,8 mm (0–11 mm), und die durchschnittliche Fettschicht über dem Becken war 0,2 mm (0–4 mm). Seröse Atrophie von Fett wurde öfters beobachtet, auch im Knochenmark.

Unter den Alttieren, die im Herbst 1987 erlegt und einer Nekropsie unterworfen wurden, befanden sich 13 radiomarkierte Tiere und eine Stichprobe des Bestandes von 11 unmarkierten Tieren. Der Fettanteil der beiden Gruppen unterschied sich weder im Knochenmark, in Nieren, noch am Brustbein ($P = 0,32$, $0,43$ und $0,45$, in der Reihenfolge), und auch das Durchschnittsalter war ohne Unterschied ($P = 0,31$). Bei diesen 24 Alttieren waren keine Anzeichen irgendwelcher Krankheiten zu finden, außer den für diese Jahreszeit äußerst ungenügenden Fettreserven. Zusätzliche Anzeichen in tot aufgefundenen Tieren sowie in den 24 lebenden, aber schon nahe des Hungertodes, waren die markanten Rippen, Rückgrat

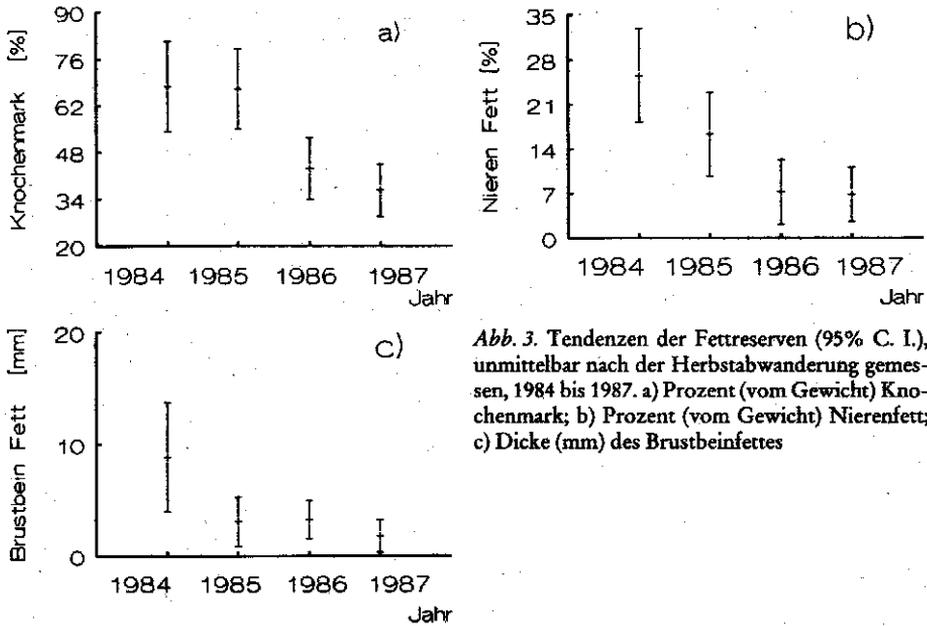


Abb. 3. Tendenzen der Fettreserven (95% C. I.), unmittelbar nach der Herbstabwanderung gemessen, 1984 bis 1987. a) Prozent (vom Gewicht) Knochenmark; b) Prozent (vom Gewicht) Nierenfett; c) Dicke (mm) des Brustbeinfettes

und Beckengürtel, welcher den Darmbeinkamm und Trochanterfortsatz zeigten. Diese Merkmale wurden durch offensichtlichen Muskelschwund begleitet.

5 Diskussion

Das beschriebene Massensterben im Sommereinstandsgebiet eines migratorischen Wildbestandes in gemäßigter Zone ist ein bedeutender Vorfall, da oft angenommen wird, daß Sommer- und Herbsteinstände genügend Energie für Cerviden darbieten, damit diese den folgenden Winter gut überstehen können. Massensterben durch Futtermangel sind jedoch in nördlichen und gemäßigten Zonen nur von Wintereinstandsgebieten bekannt und werden hauptsächlich auf harte klimatische Bedingungen zurückgeführt (ROBINETTE et al., 1952; KLEIN, 1965; MITCHELL und STAINES, 1976; STÜWE und WEMMER, 1985; MECH et al., 1987). Die Populationsdynamik eines gegebenen Wildbestandes ist hingegen eine Funktion von sowohl Sommer- wie Wintereinstandsverfassung, speziell in vom Menschen veränderter Umwelt. Ein Wintereinstandsgebiet kann einen Wildbestand derart einschränken, daß es nie zu einer Sättigung des Sommereinstandes kommt (KLEIN, 1965). Wenn aber die Wintereinstandsbedingungen eine Wildbestandsgröße ermöglichen, die über der Tragfähigkeit des Sommereinstandes liegt, erfolgt dort eine Übernutzung der Ressourcen. In England erlaubten z. B. mehrere aufeinanderfolgende milde Winter einen rasch zunehmenden Bestand von anfälligen Tieren und verhinderten dadurch, daß im Sommer und Herbst genügend Fett deponiert werden konnte. Folgende harte Winter verursachten dann Massensterben (THE RED DEER COMMISSION, 1989). Obwohl Cerviden physiologisch an reduzierte Nahrungsaufnahme und Qualität im Winter angepaßt sind, beruht die Überlebensstrategie auf einer genügenden Fettdeponierung im Sommer und Herbst. Gut gefütterte Cerviden konnten z. B. bis zu 64 Tage während des Winters ohne Futter gehalten werden, ohne daß sie Schaden nahmen (DECALESTA et al., 1977). Freilebende Cerviden in niedrigen Dichten konnten, sofern genügend Fettreserven angelegt wurden, einen breiten Bereich von Winterstrapazen überstehen

(MESSIER, 1991). Cerviden in nördlichen und gemäßigten Zonen sind voraussagbaren, jahreszeitlichen Schwankungen von Futterenergie ausgesetzt. Der kritische Faktor für den Fortpflanzungserfolg ist das Vorhandensein ausreichender Energiequellen für das letzte Drittel der Gestation und die Laktation (LOUDON und KAY, 1984), welche wesentlich von den im vorausgegangenen Sommer und Herbst angelegten Fettdepots abhängt (DAUPHINÉ, 1976; PARKER, 1981; THOMAS, 1982). Dadurch beeinflusst die Sommereinstandsverfassung nicht nur das Muster der Wintersterblichkeit, sondern auch die Fortpflanzungsrate (FLUECK, 1994b).

5.1 Umstände der verendeten Tiere im Cow-Creek-Bestand

Im Sommer von 1987 verendete der Großteil der Alttiere unmittelbar während der Setzzeit. In mehreren Fällen wurden die Alttiere in liegender Ruheposition gefunden. CONNOLLY (1981) berichtete ebenfalls von verhungertem Wild, das meist unversehrt war. Die Läufe befanden sich unter dem Körper, was darauf schließen ließ, daß die Tiere in liegender Position gestorben waren. MUNRO (1989) berichtete von einem massiven Massensterben im Frühling von Rotwild (*Cervus elaphus*) in Schottland. Gemeinsames pathologisches Anzeichen war u. a. Abmagerung mit komplett aufgezehrten Fettreserven. Ein Alttier war noch lebend, aber in liegender Stellung, gefunden worden. Das hauptsächlichste, stetige pathophysiognomische Merkmal in unserer Studie war die fortgeschrittene Abmagerung, die auf einen chronisch fortlaufenden Prozeß hinweist.

Obwohl zum Zeitpunkt des Verendens der Cow-Creek-Alttiere eine gute Futterbasis bestand, waren die Tiere nicht fähig, genügend Energie aufzunehmen, um den erhöhten Anforderungen während der Endphase der Gestation und der beginnenden Laktation genügen zu können (VAN SOEST, 1982). Sie waren auch auf die Fettreserven angewiesen. Das über die vorangegangenen Jahre entstandene Energiedefizit war zu groß geworden und verursachte den akuten Energiemangel zur Setzzeit. Es ist wichtig zu erkennen, daß die Alttiere sogar unter diesen prekären Umständen ihre Föten bis zur Geburt durchbringen konnten, aber die folgenden Wachstumsraten waren stark reduziert (siehe unten).

5.2 Altersverteilung

Die Altersverteilung der Alttiere in dem untersuchten Bestand war stark zu hohem Alter hin verschoben (Durchschnitt 8,3 Jahre, max. 18,5 Jahre). Diese Verteilung wird durch sehr niedrige Sterblichkeit von Alttieren und niedriger Rekrutierung hervorgerufen und ist typisch für Bestände, die durch erhaltliche Energie limitiert sind (KLEIN, 1965; MITCHELL und MCCOWAN, 1986).

Hauptsächlich wurden alte tragende oder führende Stücke während der Setzzeit vom Hungertod betroffen. Das kann durch milde Winterbedingungen und den hohen Energiebedarf während des Endes der Gestation und Anfang der Laktation, welche die katabolische Kapazität zur Energieversorgung überforderte, erklärt werden. Die Altersverteilung im folgenden Jahr bestätigte, daß der ältere Teil des weiblichen Bestandes verendete. Massensterben im Winter betreffen im Gegensatz auch die sehr jungen Tiere (LONGHURST et al., 1952; THE RED DEER COMMISSION, 1989). Zweifellos starben auch zahlreiche Kälber im Sommer 1987, da sie von laktierenden Tieren, welche verendeten, abhingen.

5.3 Zusammensetzung des Wildbestandes

Durch tägliche Zählungen von 1984–86 wurde gezeigt, daß das H/T-Verhältnis der Sommerzeit durch die Jagdzeit erniedrigt wurde, wie es bei der nur auf Hirsche ausgerichteten Jagd zu erwarten ist. Die umgekehrten Gegebenheiten von 1987 können nur durch eine gleichzeitige starke Abnahme des weiblichen Bestandes erklärt werden. Zusätzlich war das H/T-Verhältnis im folgenden Jahr 54% höher als im Durchschnitt der letzten 11 Jahre.

Eine bedeutende Änderung in der Bestandsdynamik wurde auch im K/T-Verhältnis bestätigt. Unter normalen Bedingungen ist ein verhältnismäßig höherer Abgang von Kälbern als Alttieren über den Winter zu erwarten, was auch für die Zeit zwischen 1977–87 durchweg zutrif, d. h. das K/T-Verhältnis im Herbst ist höher als das des folgenden Frühlings. Das K/T-Verhältnis im Herbst 1987 war jedoch 38,5% niedriger als das des folgenden Frühlings, und die Verhältnisse im Herbst bzw. Frühling von 1988 und 1989 blieben sich gleich (Abb. 2). Eine Zunahme des K/T-Verhältnisses über den Winter kann nur mit einer proportional höheren Sterblichkeitsrate der Alttiere oder einer Änderung in dem Verhältnis von Alttieren mit 0, 1, oder 2 Kälbern erklärt werden. Möglicherweise hatten junge Alttiere ohne Kälber eine höhere Sterblichkeitsrate als führende Alttiere, oder mehr Alttiere mit 1 Kalb als mit 2 Kälbern verendeten. Somit erfolgte wahrscheinlich nach den Sommerabgängen eine weitere Reduktion des weiblichen Bestandes während des folgenden Winters. Obwohl sich die Zählfbarkeit von Kälbern je nach Habitattyp oder Verhaltensweise ändern könnte, waren die Habitatstrukturen von Herbst- und Frühlingszustand sehr ähnlich und erlaubten gute Möglichkeiten zu Beobachtungen. Die maximale Anzahl von beobachtetem Wild während einer Zählung im Frühling betrug 615. Das Verhalten von Kälbern im Herbst und Frühling war der nahe Anschluß zum Muttertier. Zudem waren Kälber durch den Energiemangel im Wildbestand bedeutend kleiner als Jährlinge, und die Wachstumsrate war 2- bis 3mal kleiner als die publizierten Raten für diese Wildart (FLUECK, unpubl. Daten).

Das K/T-Verhältnis von 0,59 vom Herbst 1988 war das höchste je registrierte für diesen Bestand. Diese Erhöhung der Überlebensrate von Kälbern ist übereinstimmend mit Beständen, in welchen Nahrungskonkurrenz herrschte und die eine bedeutende Reduzierung in der Anzahl erfahren haben (DASMANN und HJERSMAN, 1958; MARBURGER und THOMAS, 1965). Ein Massensterben im Sommer 1987 hätte die intraspezifische Konkurrenz vom Herbst 1987 bis Sommer 1988 reduziert, und hätte damit die Umstände für Tiere und ihre Kälber, welche im Herbst 1988 gezählt wurden, bedeutend verbessert. Die K/T-Verhältnisse von 1988 und 1989 weisen auf ein Ausbleiben von Wintersterblichkeit in diesen Jahren hin.

Anhand der vorgelegten Daten sind wir sicher, daß der Cow-Creek-Bestand ein bedeutendes Massensterben von Alttieren im Sommer von 1987 erfahren hatte. Solche Massensterben können leicht verborgen bleiben, da Todesfälle nicht nur zeitlich und geographisch weit verteilt sind, sondern zur Sommerzeit auch sehr schnell verschwinden. Den einzigen Hinweis gäben dann die etwas ungewöhnlichen Zählungen. Solche von der Regel abweichende Daten werden aber oft „weg erklärt“, da allgemein vertreten wird, daß Bestandeszählungen mit Fehlern behaftet sind (ROSEBERRY und WOOLF, 1991). Um deshalb Bestandeszählungen mit mehr Vertrauen interpretieren zu können, wären als nützlichste zusätzliche Datenerhebungen die Altersstruktur, die Körperverfassung im Herbst, vor allem die der Alttiere, und der Verbißdruck zu erwähnen.

Es muß auch hervorgehoben werden, daß es bei einem Jagdsystem, bei dem nur Hirsche erlegt werden, wichtig ist, die Hirsch- und Alttierbestände als 2 separate Bestände zu betrachten. Es bestehen eventuell wenige oder keine Anzeichen im bejagten Hirschbestand, daß sich der Gesamtbestand oder das Habitat in einer schwerwiegenden Situation befindet. Hirsche gebrauchen oft andere Mikrohabitate als die Alttiere (BOWYER, 1984) und erfahren durch die Jagd weniger intraspezifische Konkurrenz. So lag das Durchschnittsalter der bejagten Cow-Creek-Hirsche bei 4 bis 5 Jahre (CALIF. DEPT. FISH AND GAME, unpubl. Daten). Außerdem haben Hirsche während der Feistzeit weniger Energiebedarf als laktierende Alttiere.

5.4 Fettreserven

Im Spätfrühling und Frühsommer wird Fett im Körper weiblicher Cerviden durch Energiebedarf der Laktation kaum deponiert. Der Höhepunkt der Fettablagerung wird in nördlichen und gemäßigten Zonen im Herbst erreicht (FLUECK, 1994b). Der vorliegende Bericht ist der einzige uns bekannte Fall, welcher folgendes aufzeigt: a) schwerwiegender Fettmangel im

Herbst mit häufig vorkommender seröser Atrophie von Fett, und b) einen Wildbestand, dessen körperliche Verfassung über 4 Jahre progressiv abfällt und ein extremes Tief im Jahre 1987 erreicht. Die Verfassung des weiblichen Bestandes verschlimmerte sich kumulativ, bis das schlußendlich erreichte Streßniveau ein Massensterben verursachte. Eine kontinuierliche Abnahme der durchschnittlichen Körperverfassung über mehrere Jahre wurde bei Rotwild beschrieben (LOWE, 1971), und durch Mangel an Niederschlag und Nahrung für den Maultierhirsch (ANDERSON et al., 1972). McNAUGHTON (1987) weist auch darauf hin, daß eine Serie von Jahreszeiten oder Jahren mit niedriger Pflanzenproduktion oder -qualität einen Wildbestand langsam in den Hungertod treiben kann.

Wenn also die niedrigen Fettreserven im Herbst 1986 zu einem Massensterben in der folgenden Setzzeit führten, können die noch niedrigeren Reserven im Herbst 1987 die zusätzlichen Abgänge im folgenden Winter erklären.

5.5 Bemerkungen zum Habitat

Einige Bemerkungen zum Zustand des Habitats sind angebracht. Obwohl neuzeitliche Waldbaumethoden im Studiengebiet eine große Quantität und Auswahl von verschiedenen Nahrungspflanzen hervorbrachten, fanden sich ausgesprochene Verbißlinien vor, und das Pflanzenwachstum war durch den starken Verbiß unterdrückt. Beliebte Arten wie *Ceanothus integerrimus* wurden oft abgetötet oder kamen nur noch in sehr verkrüppelter Form vor. Der Unterwuchs und junge Bäume wurden durch das Wild über große Gebiete einer Verkrüppelung (Bonsaifikation) unterworfen, d. h. das Habitat erschien wie eine gepflegte Parkanlage. Natürliche Waldverjüngung wurde stark geschädigt, und wenn ein Schößling überlebte, wuchs er meist wie Krummholz. Die Nahrungskonkurrenz war aber ebenso bei weniger beliebten Pflanzenarten offensichtlich, wie z. B. bei der Weißtanne (*Abies concolor*), Weihrauch-Zeder (*Libocedrus desurrens*) und Manzanita (*Arctostaphylos parryana pinetorum*) (siehe auch LONGHURST et al., 1952).

Danksagung

Wir bedanken uns für finanzielle Beiträge für Feldarbeiten durch das California Department of Fish and Game, für logistische Unterstützung durch das California Department of Forestry und für statistische Beratung durch N. WILLITS (Div. of Statistics, Univ. of California, Davis).

Zusammenfassung

Nahrungsbedingte Probleme bei Cerviden, die auf Energiemangel in Sommer/Herbsteinständen in nördlichen und gemäßigten Berggebieten zurückzuführen sind, wurden bisher nicht beschrieben. Das kommt z. T. von der traditionellen Interpretierung, daß die Verfassung des Wintereinstandes oder die klimatischen Bedingungen im Winter für Energiemangel und die daraus folgenden Massensterben verantwortlich sind. Hingegen kann sowohl die Verfassung des Wintereinstandes wie des Sommereinstandes einen Hirschbestand einschränken, wenn diese an die Tragfähigkeit einer vom Menschen veränderten Umwelt herangelangt ist. Die vorliegende Arbeit analysiert Umstände, die für einen progressiven Zerfall der Verfassung eines Wildbestandes mit schlußendlichem Massensterben sprechen.

Zwischen Mai und September von 1987 verendete ein großer Teil des weiblichen Bestandes von Cow-Creek-Schwarzwedelwild (*Odocoileus hemionus columbianus*). Die Sterblichkeitsrate der radiomarkierten Alttiere sprang im Sommer auf 41% im Vergleich zu 9% in den vorherigen 3 Sommern (n = 67). Mehrere Alttiere wurden in ruhender Stellung ohne Anzeichen von Raubtieren oder Krankheiten gefunden. Das Durchschnittsalter nahm von 8,3 Jahren ($\pm 4,9$ SD, Bereich von 1,5–18,5 Jahren) während der Jahre von 1984–87 auf 4,5 Jahre ($\pm 2,5$, Bereich von 1,5–10,5 Jahren) im Jahre 1988 ab. Auch Änderungen im Verhältnis von Hirschen zu Alttieren deuteten auf eine Reduzierung von 27–45% des weiblichen Bestandes im Sommer hin. Zudem sprach das Kalb/Alttier-Verhältnis im folgenden Winter für eine weitere Reduzierung des Bestandes während des Winters 1987/88. Fettreserven im Herbst nahmen über die 4 Jahre progressiv ab und erreichten 1987 ein Tief, wie es normalerweise nur bei im

Winter verhungerten Cerviden angetroffen wird. Das Kalb/Alttier-Verhältnis im Herbst 1988 war das höchste je registrierte in diesem Bestand. Historische Berichte über das Gebiet und die Wilddichte stehen in starkem Kontrast zu der aktuellen Situation, welche auf die Art der Landnutzung zurückzuführen ist. Wir vermuten, daß Änderungen in der Dynamik von Nährstoffen und Erhältlichkeit von Nahrungspflanzen für die gegenwärtige Einschränkung des Bestandes durch Nahrungsenergie verantwortlich sind.

Summary

*Can energy deficiency cause deer die-offs on northern mountain summer ranges? An exploratory analysis of black tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*)*

Nutritional problems related to energy deficiency on the summer/autumn range of cervids in temperate areas has not been described previously. This may partially result from the common assumption that it is winter range condition or winter climatic conditions which produce an energy deficit. However, winter range as well as summer range condition may be limiting deer populations in man-modified environments. This report is an exploratory analysis of evidence indicating that summer/autumn range conditions may result in a progressive decline in herd health which may terminate in a summer die-off.

Between May and September 1987 the Cow Creek black-tailed deer herd (*Odocoileus hemionus columbianus*) experienced a major die-off among adult females. The summer mortality rate of radiomarked females increased significantly to 41% as compared to 9% in the previous 3 summers ($n = 67$). Several females were found in recumbent positions without evidence of predation or gross pathology. The average age of adult females decreased from 8.3 years (± 4.9 SD, range 1.5–18.5 years) during 1984–87 to 4.5 years (± 2.5 , range 1.5–10.5 years) during 1988. Similarly, changes in the buck/doe ratio indicated that 27–45% of the females died in the summer based on buck-only harvest. Furthermore, the change in the fawn/doe ratio over the following winter (1987/88) indicated an additional reduction of the female population. Autumn fat reserves of the female population decreased progressively over the 4 year period and reached a minimum in 1987 at levels normally encountered only in winter-starved deer. The autumn fawn/doe ratio in 1988 was the highest on record since 1977. Historical accounts on habitat and deer density are in contrast to the current situation which is a result of land use patterns. We hypothesize that changes in the nutrient dynamics and forage availability allowed the deer population to become limited by food resources.

Transl.: W. FLUECK

Résumé

*Un déficit énergétique peut-il causer une mortalité massive parmi les Cervidés dans les quartiers d'été des montagnes du Nord? Une analyse exploratoire sur le Chevreuil à queue noire (*Odocoileus hemionus columbianus*)*

Un problème alimentaire lié à un déficit énergétique sur les quartiers d'été et d'automne des Cervidés dans les zones tempérées n'a pas été décrit jusqu'à présent. Ceci résulte partiellement de ce qu'on admet couramment que ce sont les conditions propres aux quartiers d'hiver et les conditions climatiques qui y sévissent qui sont responsables d'un déficit énergétique. Cependant, les conditions qui règnent tant dans les quartiers d'hiver que dans les quartiers d'été peuvent être limitantes pour les Cervidés, dans des milieux altérés par l'homme. Le présent rapport constitue une analyse exploratoire indiquant l'évidence de ce que les conditions de milieu propres aux quartiers d'été et d'automne peuvent donner lieu à une dégradation progressive de la condition physique des animaux, laquelle peut aboutir à une mortalité massive au cours de l'été.

Entre mai et septembre 1987, le cheptel Chevreuil à queue noire de Cow Creek (*Odocoileus hemionus columbianus*) subit une mortalité majeure parmi les sujets femelles adultes. Le taux de mortalité estivale de femelles pourvues de radio-émetteurs augmenta de façon significative pour atteindre 41% alors qu'au cours des trois précédents étés ($n = 67$), ce taux n'était que de 9%. Plusieurs femelles furent retrouvées gisantes sans montrer des traces de prédation ou des signes pathologiques évidents. L'âge moyen des femelles adultes diminua de 8,3 ans (DS de $\pm 4,9$ et écart situé entre 1,5 et 18,5 ans) en 1984 à 1987 jusqu'à 4,5 ans (DS de $\pm 2,5$ et écart situé entre 1,5 et 10,5 ans) au cours de l'année 1988. De façon similaire, des modifications dans le sex-ratio des adultes révélèrent que 27 à 45% des femelles succombèrent au cours de l'été. De plus, le changement dans le rapport faon/femelle adulte au cours de l'hiver suivant (1987–88) montra une réduction supplémentaire du segment femelle de la population. Les dépôts de graisse des sujets femelles diminuèrent progressivement au cours de la période de 4 ans et atteignirent un minimum

en 1987, lequel se situa à un niveau qui n'est normalement enregistré que sur des animaux succombant des suites des conditions hivernales. Le rapport faon/femelle adulte observé en automne 1988 fut le plus élevé enregistré depuis 1977. Les descriptions historique relatives à l'habitat et aux densités de cervidés contrastent avec la situation courante, laquelle résulte de l'usage à caractère rural de l'habitat. Nous lançons l'hypothèse que des changements dans la dynamique des ressources nutritives et en fourrage ont fait en sorte que la population de Cervidés peut se voir limitée aujourd'hui par les ressources alimentaires.

Trad.: S. A. DE CROMBRUGGHE

Literatur

- ANDERSON, A. E.; MEDIN, D. E.; BOWDEN, D. C., 1972: Indices of carcass fat in a Colorado mule deer population. *J. Wildl. Manage.* 36, 579-594.
- AUSTIN, D. D., 1984: Fat depth at the xiphoid process—a rapid index to deer condition. *Great Basin Naturalist* 44, 178-181.
- BOWYER, R. T., 1984: Sexual segregation in southern mule deer. *J. Mammol.* 65, 410-417.
- CALIFORNIA DEPARTMENT OF FISH AND GAME, 1990: Draft environmental document: deer hunting. Sacramento, Calif., USA.
- CONNOLLY, G. E., 1981: Limiting factors and population regulation. In: WALLMO, O. C. (ed): Mule and black-tailed deer in North America. Lincoln: University of Nebraska Press.
- DASMANN, W. P.; HJERSMAN, H. A., 1958: Deer survival and range forage trends on eastern California winter ranges. *California Fish and Game* 44, 51-65.
- DAUPHINE, T., 1976: Biology of the Kaminuriak population of Barren Ground caribou. Part 4. Growth, reproduction and energy reserves. *Canad. Wildl. Serv. Rep. Ser.* 38, 1-71.
- DAVIS, J. W.; ANDERSON, R. C., 1971: Parasitic diseases of wild mammals. 1st Edition. Ames: Iowa State University Press.
- DAVIS, J. W.; KARSTAD, L. H.; TRAINER, D. O., 1981: Infectious diseases of wild mammals. 2nd Edition. Ames: Iowa State University Press.
- DECALESTA, D. S.; NAGY, J. G.; BAILEY, J. A., 1977: Experiments on starvation and recovery of mule deer does. *J. Wildl. Manage.* 41, 81-86.
- FIENBERG, S. E., 1970: The analysis of multidimensional contingency tables. *Ecology* 51, 419-433.
- FLUECK, W. T., 1989: The effect of selenium on reproduction of black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) in Shasta County, California. Davis: Dissertation, University of California, Davis, California.
- FLUECK, W. T., 1994a: Effect of trace elements on population dynamics: selenium deficiency in free-ranging black-tailed deer. *Ecology* 75, 807-812.
- FLUECK, W. T., 1994b: Erklärungshypothese zum Zusammenhang von Körpergewicht, Fettreserven und Ovulationsrate in nichtäquatorialen Cerviden. *Z. Jagdwiss.* 40, 12-21.
- KISTNER, T. P.; TRAINER, C. E.; HARTMANN, N. A., 1980: A field technique for evaluating physical condition of deer. *Wildl. Soc. Bull.* 8, 11-17.
- KLEIN, D. R., 1965: Ecology of deer range in Alaska. *Ecol. Monogr.* 35, 259-284.
- KLEINBAUM, D. G.; KUPPER, L. L., 1978: Applied regression analysis and other multivariable methods. North Scituate: Duxbury Press.
- KLEINBAUM, D. G.; KUPPER, L. L.; MORGENSTERN, H., 1982: Epidemiologic research: principles and quantitative methods. Belmont, California: Lifetime Learning Publisher.
- LEOPOLD, A.; SOWLS, L. K.; SPENCER, D. L., 1947: A survey of over-populated deer ranges in the United States. *J. Wildl. Manage.* 11, 162-177.
- LONGHURST, W. M.; LEOPOLD, A. S.; DASMANN, R. F., 1952: A survey of California deer herds. Their ranges and management problems. *Calif. Dep. Fish and Game Bull.* 6, 136.
- LOUDON, A. S. I.; KAY, R. N. B., 1984: Lactational constraints on a seasonally breeding mammal: the red deer. *Symp. Zool. Soc. London* 51, 233-252.
- LOWE, V. P. W., 1971: Some effects of a change in estate management on a deer population. In: DUFFEY, E.; WATT, A. S. (eds): The scientific management of animal and plant communities for conservation. Oxford: Blackwell Scientific Publisher.
- MARBURGER, R. G.; THOMAS, J. W., 1965: A die-off in white-tailed deer of the central mineral region of Texas. *J. Wildl. Manage.* 29, 706-716.
- MCNAUGHTON, S. J., 1987: Adaptation of herbivores to seasonal changes in nutrient supply. In: HACKER, J. B.; TERNOUTH, J. H. (eds): The nutrition of herbivores. Sydney: Academic Press.
- MECH, L. D.; MCROBERTS, R. E.; PETERSON, R. O.; PAGE, R. E., 1987: Relationship of deer and moose populations to previous winters' snow. *J. Anim. Ecol.* 56, 615-627.
- MESSIER, F., 1991: The significance of limiting and regulating factors on the demography of moose and white-tailed deer. *J. Anim. Ecol.* 60, 377-393.

- MITCHELL, B.; MCCOWAN, D., 1986: Performance and population dynamics in relation to management of red deer, *Cervus elaphus*, at Glenfeshie, Inverness-shire, Scotland. *Biol. Conserv.* 37, 237-267.
- MITCHELL, B.; STAINES, B. W., 1976: An example of natural winter mortality in Scottish red deer. *Deer* 3, 549-552.
- MUNRO, R., 1989: Deer mortality at Camusroary: a veterinary report. *Deer* 7, 528-529.
- NEILAND, K. A., 1970: Weight of dried marrow as indicator of fat in caribou femurs. *J. Wildl. Manage.* 34, 904-907.
- PARKER, G. R., 1981: Physical and reproductive characteristics of an expanding woodland caribou population (*Rangifer tarandus caribou*) in northern Labrador. *Can. J. Zool.* 59, 1929-1940.
- PECH, R. P.; SINCLAIR, A. R. E.; NEWSOME, A. E.; CATLING, P. C., 1992: Limits to predator regulation of rabbits in Australia: evidence from predator-removal experiments. *Oecologia* 89, 102-112.
- RINEY, T., 1955: Evaluating condition of free-ranging red deer (*Cervus elaphus*), with special reference to New Zealand. *New Zealand J. Sci. Techn., Sect. B* 36, 429-463.
- ROBINETTE, W. L.; JULANDER, O.; GASHWILER, J. S.; SMITH, J. G., 1952: Winter mortality of mule deer in Utah in relation to range condition. *J. Wildl. Manage.* 16, 289-299.
- ROSEBERRY, J. L.; WOLF, A., 1991: A comparative evaluation of techniques for analyzing white-tailed deer harvest data. *Wildl. Monogr.* 117, 59.
- SMITH, D. O., 1984: Cow Creek deer herd management plan. Sacramento: California Department of Fish and Game.
- SMITH, J. M., 1989: Social dynamics of black-tailed deer (*Odocoileus hemionus columbianus*) on the staging area during spring migration. Davis: M. S. Thesis, Univ. Calif., Davis, USA.
- STÖWE, M.; WEMMER, C., 1985: Dynamik einer Weißwedelhirsch-Population (*Odocoileus virginianus*) hoher Dichte. *Z. Jagdwiss.* 31, 221-229.
- THE RED DEER COMMISSION, 1989: Natural mortality in red deer stocks in Scotland. *Deer* 7, 545-546.
- THOMAS, D. C., 1982: The relationship between fertility and fat reserves of Peary caribou. *Can. J. Zool.* 60, 597-602.
- VAN SOEST, P. J., 1982: Nutritional ecology of the ruminant. Corvallis: O & B Books, Inc.
- WADE, D. A.; BOWNS, J. E., 1982: Procedures for evaluating predation on livestock and wildlife. U.S. Fish Wildl. Serv. and Texas A&M University, Texas.
- WOBESER, G. A.; SPRAKER, T. R., 1980: Post-mortem examination. In: SCHEMNITZ, S. D. (ed): *Wildlife management techniques manual*. The Wildlife Society, Washington, D.C.
- ZAR, J. H., 1974: *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.

Anschrift der Autoren: Dr. W. T. FLUECK und JOANNE M. SMITH-FLUECK, Universidad Nacional del Comahue, Unidad Postal, 8400 San Carlos de Bariloche, Argentina