

Mehr Jagd macht Wildschweine früher reif Wissenschaftliche Langzeitstudie zeigt: Jagd ist kontraproduktiv

Die Wissenschaftler um Sabrina Servanty verglichen in einem Zeitraum von 22 Jahren die Vermehrung von Wildschweinen in einem Waldgebiet im Departement Haute Marne, in dem sehr intensiv gejagt wird, mit einem wenig bejagten Gebiet in den Pyrenäen. Das Ergebnis wurde nun im renommierten „Journal of Animal Ecology“ veröffentlicht: Wenn hoher Jagddruck herrscht, ist die Fruchtbarkeit bei Wildschweinen wesentlich höher als in Gebieten, in denen kaum gejagt wird. Weiterhin tritt bei intensiver Bejagung die Geschlechtsreife deutlich früher – vor Ende des ersten Lebensjahres – ein, so dass bereits Frischlingsbachen trächtig werden. Auch das Durchschnittsgewicht der erstmalig fruchtbaren Wildschweine ist bei hohem Jagddruck geringer. In Gebieten, in denen wenig Jäger unterwegs sind, ist die Vermehrung der Wildschweine deutlich geringer, die Geschlechtsreife bei den Bachen tritt später und erst bei einem höheren Durchschnittsgewicht ein. (vgl. *Servanty et alii, Journal of Animal Ecology, 2009*) Mit dieser Studie ist bewiesen, dass die starke Vermehrung bei Wildschweinen nicht auf nur vom Futterangebot abhängt, sondern auch von der intensiven Bejagung.

Schwankende Bestände und klimabedingte Abweichungen der Fortpflanzungseigenschaften von Wildschweinen unter hohem Jagddruck

Übersetzung der Studie “Pulsed resources and climate-induced variation in the reproductive traits of wild boar under high hunting pressure” von **Servanty et alii**, veröffentlicht im *Journal of Animal Ecology*, 2009

Zusammenfassung

1. Die Identifikation der Faktoren, durch die Alter und Größe im Erwachsenenalter beeinflusst werden, ist essentiell für ein besseres Verständnis der Evolution der Lebenszyklus-Strategien. Es sind besonders die vom Menschen intensiv genutzten, bejagten oder befischten Populationen, die mit früherer Fortpflanzung bei geringerer Körpergröße auf diese Einflüsse reagieren.
2. Unter den Huftieren zeigen Wildschweine (*Sus scrofa scrofa* L.) ungewöhnliche Lebenszyklus-Strategien; wie z.B. hohe Fruchtbarkeit und frühe Fortpflanzung, die den demographischen Einfluss der Altersabweichungen bei der ersten Fortpflanzung beeinflussen können. Wir haben die Abweichungen der weiblichen Reproduktionsleistung im Rahmen einer 22 Jahre dauernden Studie an einer intensiv bejagten Population analysiert. Wir haben untersucht, wie die Fortpflanzungswahrscheinlichkeit und das Einsetzen des Oestrus auf Veränderungen der weiblichen Körpermasse in verschiedenen Altersstufen unter variierenden Klima- und Futterbedingungen reagiert.

3. Wildschweinbachen müssen vor der ersten Fortpflanzung eine Mindest-Körpermasse erreicht haben (27-33 kg). Dieser Grenzwert (33-41%) ist im Vergleich zu dem anderer Huftiere (80%) relativ niedrig.
4. Der Anteil der in der Fortpflanzung befindlichen Bachen war am höchsten, wenn Niederschläge und Temperaturen im Frühjahr niedrig und im Sommer hoch waren. Die Klimabedingungen könnten in Zusammenhang mit dem Ernährungszustand der weiblichen Tiere Auswirkungen auf die weiblichen Tiere haben. Das Einsetzen des Oestrus war abhängig von den verfügbaren Ressourcen des aktuellen Jahres und der Vorjahre sehr unterschiedlich. Je nach Jahr befanden sich im November zwischen Null und 90% der Bachen im Oestrus.
5. Die entsprechenden Abweichungen beim ermittelten Anteil der Bachen in der Fortpflanzung waren auf frühere und aktuell verfügbare Ressourcen zurückzuführen. Wildschweine rangieren daher auf dem *Capital-Income*-Kontinuum ungefähr in der Mitte, und nicht am *Capital*-Ende, an dem ähnlich große Huftiere angesiedelt sind. (Anmerkung zur Erklärung *Capital-Income*-Kontinuum: Es gibt Arten, welche die Versorgung des Nachwuchses über Energiereserven durchführen, die sich das versorgende Elterntier zu einem früheren Zeitpunkt angeeignet hat und Arten, die während der Versorgung des Nachwuchses ständig weiter Energie zuführen müssen. Wildschweine benötigen mehr Energie zur Fortpflanzung und sind daher sehr viel mehr auf die ständige Futteraufnahme angewiesen als Paarhufer mit ähnlicher Körpergröße.)
6. Juvenile Bachen tragen einen großen Teil zur jährlichen Reproduktionsleistung bei. Bei Vergleichen zwischen Wildschweinpopulationen, die unterschiedlich starkem Jagddruck ausgesetzt sind stellte sich heraus, dass ein hoher demographischer Beitrag der juvenilen Tiere sehr wahrscheinlich eher eine Folge von hohem Jagddruck ist als eine Spezies-spezifische Überlebensstrategie des Wildschweins.

Schlüsselworte: *Capital-Income*-Kontinuum, Überlebensstrategie, Anteil der in der Fortpflanzung befindlichen Bachen, *Sus scrofa*, Huftier.

Einleitung

Alter und Größe des erwachsenen Tiers sind Schlüsselmerkmale des Lebenszyklus (Cole 1954; Schaffer 1974), die beobachtete demographische Taktiken von Wirbeltierpopulationen (Gaillard et al. 1989) durch ihren Einfluss auf Überleben, Reproduktion und Wachstum sowie auf das Überleben der Nachkommen (Stearns 1992) formen. In diesem Zusammenhang geht man davon aus, dass Faktoren, die diese Lebenszyklus-Merkmale beeinflussen, Unterschiede bei der individuellen Fitness verursachen und daher dazu führen sollten, dass die Größe der Populationen mit der Zeit und unter evolutionären Veränderungen schwankt (Lande 1982). In letzter Zeit haben zahlreiche Studien bewiesen, dass menschliche Aktivitäten Auswirkungen auf die bei Wildtierpopulationen beobachteten evolutionären Veränderungen haben (Palumbi 2001) und Lebenszyklus-Merkmale deutlich beeinflussen. Speziell hervorgehoben werden Körpermasse und Reproduktionsverhalten (s. de Roos, Boukal und Phersson, 2006, Proaktor, Coulson und Milner-Gulland, 2007). Besonders deutlich wird dies bei intensiv genutzten Populationen (z. B. durch Befischung oder Bejagung, siehe Milner, Nielsen und Andreassen, 2007, Allendorf et al. 2008, Henberg und Roy 2008, Darimont et al. 2009 in kürzlich geführten Interviews). Ausschlaggebend für das Verständnis der Populationsdynamik und –entwicklung bei starker Beeinträchtigung durch den Menschen sind diejenigen Faktoren, die das Alter bei der ersten Fortpflanzung und die Menge der Nachkommen beeinflussen.

Bei Säugetieren sind Erwachsenenalter und teilweise auch Fruchtbarkeit (Fertilität) abhängig von verschiedenen Umständen, und Weibchen müssen zum Erreichen der Fortpflanzungsfähigkeit eine bestimmte Mindest-Körpermasse erreichen (s. Gaillard et al. 2000 zur Nachprüfung). Klima, Habitat, Futterqualität und Populationsdichte führen gewöhnlich durch ihren Einfluss auf Futterressourcen zu Schwankungen in der Fertilität der weiblichen Tiere (Langvaten et al. 2004). Die einzelnen Säugetierspezies wurden je nach der für die Reproduktion aufgewendete Energie in eine *capital-income-breeder* – Skala eingeordnet. (A. d. Ü.: Übersetzung von capital breeder bzw. income breeder unbekannt. Capital breeder = Arten, welche die Versorgung des Nachwuchses über Energiereserven durchführen, die sich das/die versorgende Elterntier(e) zu einem früheren Zeitpunkt angeeignet haben. Income breeder = Arten, die während der Versorgung des Nachwuchses ständig weiter Energie zuführen müssen). An einem Ende der Skala fanden sich *capital*

breeders, die nur solche Körperreserven verwendeten, die sie vor der Fortpflanzungsperiode angesammelt hatten, während am anderen Ende *income breeders* standen, die sich in der Reproduktionsphase ausschließlich auf die kurzfristige Zufuhr von Ressourcen beschränkten (Drent und Daan 1980, Jönsson 1977). Die meisten Säugetiere verwenden beide Arten von Körperreserven sowie zusätzliche Ressourcen, um die aufwändigsten Reproduktionsstadien (letztes Stadium der Trächtigkeit, frühe Laktationsphase) durchzustehen (Ofstedal 1985). Der relative Anteil der hier verbrauchten Körperressourcen ist jedoch sehr unterschiedlich. Die Weibchen der meisten Huftiere in den gemäßigten Klimazonen benötigen für die Fortpflanzung nur relativ wenig Energie und verwenden dazu die Reserven, die sie während des vorangegangenen Sommers und Herbstes angesammelt haben (Hesta-Bianchet, Gaillard und Jorgensson, 1998). Bei gleicher Größe (und daher mit ähnlichen Möglichkeiten zur Speicherung von Körperreserven – s. z.B. Demment und Van Soest, 1985) benötigen Wildschweine mehr Energie zur Fortpflanzung und sind daher sehr viel mehr auf die ständige Futteraufnahme angewiesen als andere Huftiere. Sie stehen daher auf der Skala eher auf der Seite der *income breeders*.

Unser Ziel war es, in einer intensiv bejagten Wildschweinpopulation (*Sus scrofa scrofa* L.) die Altersunterschiede zum Zeitpunkt der ersten Fortpflanzung zu analysieren. Untersucht wird eine bestimmte Jagdzeit, in der es sehr wahrscheinlich ist, dass ein Tier abgeschossen wird (Totgo et al. 2008). Wildschweine in dieser Population haben eine sehr kurze Fortpflanzungszeit. Man nimmt an, dass die Altersabweichungen bei der ersten Fortpflanzung auf eine Population mit kurzer Fortpflanzungszeit mehr Einfluss haben als auf eine Population mit langer Fortpflanzungszeit (Gaillard et al. 2005). Darüber hinaus zeichnen sich Wildschweine unter den Huftieren durch einige auffällige Charakteristika im Lebenszyklus aus, die den demographischen Einfluss der Altersabweichungen bei der ersten Fortpflanzung durchaus erhöhen könnten:

Bachen können schon in einem Alter von 1 Jahr (Mauget 1992) zum ersten Mal gebären, während andere ähnlich große weibliche Huftiere dazu erst mit 2 oder 3 Jahren in der Lage sind (Hayssen, van Tienhofen und van Tienhoven 1993). Außerdem sind sie mit Würfen von bis zu 5 Frischlingen sehr fruchtbar (s. Servanty

et al. 2007). Die meisten gleichgroßen Huftiere bringen lediglich ein einziges Jungtier zur Welt (Hayssen et al. 1993. Frühere Studien haben darüber hinaus bewiesen, dass das Einsetzen der sexuellen Reife bei weiblichen Wildschweinen stark von den zur Verfügung stehenden Ressourcen abhängt (s. Pepin und Maugé 1989). In diesen Untersuchungen wurde auch die Bedeutung der Eichelmast hervorgehoben. Die Baumast ist eine typische "pulsed resource" (s. Ostfeld und Keesing 2000), die in jedem Jahr anders ausfällt und dann größere Abweichungen bei der weiblichen Fruchtbarkeit und damit beim Populationswachstum auslöst [Perrins 1979, Blaumeisen, (*Parus* spp.), Hammon et al. 1987, Specht (*Melanerpes formicivorus* Swainson 1827), Ostfeld, Jottes und Woff 1996, Weißfußmäuse (*Peromyscus leucopus* Rafinesque 1818), Newton 1998 in einer Studie über Vögel, Shimada und Saitoh 2006 für eine neuere Studie über Nagetiere].

Ziel der vorliegenden Studie war es, Faktoren für die Jahres- und altersspezifischen Abweichungen für den Zeitpunkt des Oestrus und für den Prozentsatz der weiblichen Tiere zu identifizieren, die zu einem bestimmten Zeitpunkt Junge haben. Die Studie erstreckt sich über einen langen Zeitraum mit großen jährlichen Abweichungen bei der Temperatur, beim Niederschlag und bei der Baumast. Wir testeten den relativen Einfluss phänotypischer Attribute (Alter und Körpermasse) sowie von Umweltfaktoren (Winterfutter und Klimafaktoren, welche die Pflanzenphänologie im Frühjahr und Sommer beeinflussen) auf den prozentualen Anteil der Bachen, die zu einem vorgegebenen Zeitpunkt im Oestrus waren (nachfolgend als **Anteil der Bachen in der Fortpflanzung** bezeichnet). Da wir altersspezifische Reaktionen der Reproduktionscharakteristika auf Umweltveränderungen erwarteten (Gaillard, Festa-Bianchet und Yoccoz 1998), vermaßen wir auch die altersspezifischen Proportionen der Bachen in der Fortpflanzung.

Getestet wurden die folgenden drei Hypothesen:

(H1) Aufgrund des relativ jungen Alters der Bachen bei der ersten Fortpflanzung und der kurzen Fortpflanzungszeit dieser intensiv bejagten Population erwarteten wir, dass die Mindest-Körpermasse für die erste Fortpflanzung bei weniger als 80% der asymptotischen adulten Masse liegen sollte, was für Huftiere üblich ist (Gaillard et al. 2000).

(H2) In einer bestimmten Altersklasse erwarteten wir einen prozentual höheren Anteil an schweren als an leichten Bachen in der Fortpflanzung. Der Anteil der sich fortpflanzenden Bachen sollte sich zudem während der Jagdsaison erhöhen, da während des Winters immer mehr weibliche Wildschweine in den Oestrus kommen (Mauget 1982).

(H3) Wir gingen davon aus, dass die erhöhte Verfügbarkeit von Ressourcen die Anzahl der Bachen in der Fortpflanzung erhöhen würde. Da zudem die aktuelle Reproduktion viel Energie kostet und sich auf spätere Fortpflanzung und auf Körpermasse auswirken kann, erwarteten wir, dass die Verfügbarkeit von Ressourcen sowohl im aktuellen als auch im vorigen Jahr in Zusammenhang stünde mit der Anzahl der Bachen in der Fortpflanzung in einem bestimmten Jahr. Wildschweine sollten nach unserer Meinung auf der Skala der *capital* und *income breeders* eher mittig angesiedelt werden, anders als vergleichbar große Huftiere, die eher am *capital*-Ende der Skala rangieren.

Material und Methoden

Studiengebiet und Jagdweise

Die Studie wurde im 11.000 ha großen Wald von Châteauvillain-Arc en Barrois (Haute Marne) im nordwestlichen Teil Frankreichs durchgeführt ((48°02' N; 4°55' O). In dieser Region ist das Klima sowohl kontinental als auch ozeanisch. In den letzten 20 Jahren lag die durchschnittliche Jahres-Niederschlagsmenge bei 890 mm, und die Durchschnitts-Monatstemperatur zwischen 2°C im Januar und 18,5°C im August (Météo France). Der Wald besteht hauptsächlich aus Eichen (*Quercus petraea* Liebl. 1784, 41%), und Buchen (*Fagus sylvatica* L., 30%). Der Wald ist in zwei unterschiedliche Verwaltungsbereiche aufgeteilt: (i) der 8500 ha große Kernbereich, der vom Office National des Forêts (ONF, National Forestry Department) verwaltet und durch Waldwege in Areale von ca. 15 ha aufgeteilt wird, und (ii) die 2500 ha umfassende Peripherie, die nur aus privaten oder kommunalen Waldstücken besteht. Die Studienregion liegt inmitten von Ackerflächen und wird im Nordosten von einer Autobahn begrenzt, so dass der Austausch mit fremden Wildschweinpopulationen kaum möglich ist.

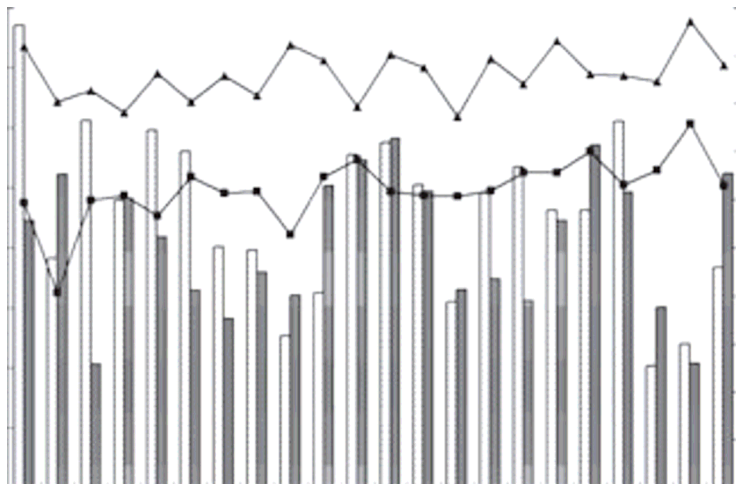


Abb. 1:

Klimabedingungen im Frühjahr und Sommer 1983. Angezeigt werden die Niederschlagsmenge im Frühjahr (helle Balken), im Sommer (dunkle Balken), die Temperatur im Frühjahr (Linie mit Vierecken) und im Sommer (Linie mit Dreiecken).

In diesem Wald leben drei verschiedene Huftierarten: Wildschweine, Rothirsche (*Cervus elaphus* L.) und Rehwild (*Capreolus capreolus*). Das erwachsene Schwarzwild hat dort keine natürlichen Fressfeinde, wird jedoch seit dem Jahr 1976 intensiv bejagt. Je nach Jahr beginnt die Jagdsaison Mitte Oktober bzw. am ersten Novemberwochenende (für die vom ONF bewirtschafteten Waldstücke). Bis zum Jahr 2000 endete die Jagdsaison Ende Januar, in den darauffolgenden Jahren einen Monat später. An jedem Wochenende werden in den ONF-Waldstücken intensive Drück- und Treibjagden organisiert. Die Schützen postieren sich um ein zu bejagendes Areal in der Größe von 250 – 500 ha und warten auf das Schwarzwild, das von Treibern mit Hunden herausgetrieben wird. Die Anzahl der geschossenen Wildschweine stieg von 1986 bis 1996 von 165 auf 1261 an und ist seitdem unverändert hoch geblieben (s. Abb. 1 in Toïgo et al. 2008).

In den vom ONF verwalteten Waldflächen wird während der ersten drei Juni- und Juliwochen eine Ablenkungsfütterung in Form von Mais (*Zea mays* L.) ausgelegt, um die Schwarzwildschäden an den landwirtschaftlichen Kulturen zu verringern (Vassant 1997). Die Futtermenge variiert dabei zwischen 0,06 und 0,12 kg pro ha pro Fütterungstag. In Jahren ohne Mast wird von Oktober bis April in ähnlicher Weise gefüttert, aber nur jeden zweiten oder dritten Tag, um Schäden an den umliegenden Feldern und Weiden/Grünflächen zu verhindern.

DATENSAMMLUNG

Im durch den ONF bewirtschafteten Waldteil wurden von 1983 bis 2005 bei jeder geschossenen Bache das Körpergewicht, die Ovarien und die übrigen Fortpflanzungsorgane festgehalten bzw. entnommen. Da in bestimmten Jahren im gesamten Wald Treibjagden durchgeführt wurden, geben die von uns analysierten Fortpflanzungsorgane die weibliche Fortpflanzung auf Populationsebene genau wieder. Das Körpergewicht (± 1 kg) wurde nach dem Ausweiden ohne Verdauungssystem, Herz, Lungen, Leber, Fortpflanzungsorgane und Blut ermittelt. Der Schlachtkörper entspricht damit ca. 80% des Lebendgewichts (Gaillard, Brandt und Jullien 1993). Diese Daten wurden als Größenwert für den körperlichen Zustand der Muttertiere verwendet.

Beim Wildschwein handelt es sich um eine sich saisonal vermehrende Art, bei der der Fortpflanzungsstatus durch Untersuchung der Fortpflanzungsorgane und der Ovarien beurteilt werden kann (s. Abaigar 1992). Die Rauschzeit beginnt normalerweise Mitte Dezember, kann in Eichelmastjahren jedoch auch früher auftreten (s. z.B. Matschke 1964). Sagittal (von vorne nach hinten) aufgeschnittene Ovarien wurden untersucht auf:

- (i) das Vorhandensein von Graafschen Follikeln, welche anzeigen, dass sich die Bache im Oestrus befindet
und / oder
- (ii) das Vorhandensein der Corpora luteae, die eine kürzlich erfolgte Ovulation anzeigen (Fernández-Llario et al. 2004).

Schließlich wurden die Fortpflanzungsorgane auch auf Föten oder Embryos untersucht, deren Vorhandensein deutlich anzeigt, dass die Bache trächtig ist. Der Fortpflanzungsstatus aller Bachen wurde dann in zwei Kategorien klassifiziert: in der Fortpflanzung (entweder im Oestrus, kurz nach der Ovulation oder tragend) bzw. nicht in der Fortpflanzung (kein Oestrus, keine Ovulation, kein Fötus).

Das Alter wurde anhand von Zahndurchbruch und Zahnwechsel bestimmt (Baubet et al. 1994) und die Tiere in drei Altersklassen aufgeteilt:

- (i) Jugendliche (unter einem Jahr)
- (ii) Jährlinge (zwischen 1 und 2 Jahre alt) und
- (iii) adulte Bachen (älter als zwei Jahre).

Anhand der Zusammensetzung des Mageninhalts wurde die Futterverfügbarkeit jedes Jahr im Jahresverlauf und vor allem während der Jagdsaison ermittelt (Brandt et al. 2006). Wildschweine sind opportunistische Omnivoren, die aber Eichel- und Bucheckernmast jeder anderen Futterressource (auch landwirtschaftlichen Produkten) vorziehen (Schley und Roper 2003). In der vorliegenden Studie unterschieden wir vier verschiedene Jahrestypen (Zusätzliche Informationen, Tabelle S1):

- (i) Jahre mit hoher Eichenmastproduktion, in denen Eicheln während der Jagdsaison 50-65% des Mageninhalts ausmachen,

- (ii) Jahre mit mittlerer Eichenmastproduktion, in denen Eicheln 50-65% des Mageninhalts ausmachen,
- (iii) Jahre mit hoher Buchenmastproduktion, in denen Bucheckern mit 65-85% vorherrschen und
- (iv) Jahre ohne Mast, in denen hauptsächlich Mais gefressen wird und Eicheln bzw. Bucheckern weniger als 3% der Futtermenge darstellen (s. Bieber und Ruf 2005 in einer ähnlichen Studie).

Die Klimadaten wurden von Météo France (Temperatur von der Wetterstation Villiers-le-Sec und die Niederschlagsmengen von der Wetterstation Châteauvillain) übernommen. Da das Wetter sowohl die Qualität als auch die Quantität des Futters und über diese auch den Zeitpunkt der Fortpflanzung beeinflussen kann, testeten wir den Einfluss der durchschnittlichen Frühjahrs- und Sommerniederschläge sowie den der entsprechenden Temperaturen auf die Anzahl der Bachen in der Fortpflanzung. Die durchschnittlichen Frühjahrstemperaturen und –niederschläge wurden von April bis Juni gemessen, wenn die Klimabedingungen in den gemäßigten Zonen das Pflanzenwachstum beeinflussen (Geisser und Reyer 2005) und damit auch Einfluss auf die Verfügbarkeit und Qualität des Futters während der Laktationsperiode (der Zeit des höchsten Energiebedarfs - Oftedal 1985) nehmen.

Die durchschnittlichen Sommertemperaturen und –niederschläge wurden von Juli bis September berechnet, wenn die Vegetationsphänologie durch die Klimabedingungen beeinflusst wird, und wenn die Bachen eine saisonale Reproduktionshemmung zeigen (Mauget 1982). Im Studienverlauf variierten die jeweiligen Jahrestemperaturen und Niederschlagsmengen erheblich (Abb. 1).

DATENANALYSE

Wir untersuchten, ob die inter-individuellen Unterschiede beim Beginn des Oestrus durch Unterschiede im Alter, im Gewicht des Schlachtkörpers, im jeweiligen Monat des Jahres in der Mastproduktion während des laufenden und der vorhergegangenen Jahre und / oder durch Veränderungen der Klimabedingungen verursacht wurden.

Da der Anteil der Bachen in der Fortpflanzung und dessen Abweichungen bei großen Herbivoren sehr stark altersabhängig ist (Gaillard et al. 2000), wurden für jede Altersklasse (Jugendliche, Jährlinge und adulte Bachen) eigene Analysen durchgeführt. Ziel war es, die Veränderungen in der Anzahl der Bachen in der Fortpflanzung als Reaktion auf die beobachteten Klima- und Ressourcenveränderungen zu ermitteln. Als Test für eine mögliche Interaktion zwischen der Mastproduktion im laufenden Jahr und in vorhergehenden Jahren schufen wir eine synthetische Variable (nachfolgend als MIXTURE bezeichnet), in der die Futterbedingungen im laufenden sowie in den vorangegangenen Jahren aufgeführt waren (Zusätzliche Informationen, Tabelle S1).

In den Monaten Oktober und Februar geschossene Bachen wurden nicht mit einbezogen. Da in diesen Monaten nicht in jedem Jahr gejagt wurde, waren die Untersuchungsproben der pro Altersklasse und pro Jahr geschossenen Bachen nicht ausreichend. Die Analyse wurde daher auf die Monate November, Dezember und Januar beschränkt.

Die Analyse wurde in zwei Schritten durchgeführt, um über-parameterisierte Modelle zu vermeiden. Zuerst untersuchten wir die Auswirkungen der Körpermasse (ausgenommenes Tier/Schlachtkörper), des Monats in der Jagdsaison und MIXTURE mit ihren möglichen Interaktionen. Danach testeten wir auf zusätzliche Auswirkungen von Temperatur und Niederschlag im Frühjahr und Sommer. Die *Residual deviance* (Rückstandsabweichung?) lag durchgehend unter den zugehörigen *degrees of freedom* (Freiheitsgrad?) – es gab also keinen Hinweis auf Overdispersion (unübersetzt) (McCullagh und Nelder 1989). Wir untersuchten ebenfalls, ob das gewählte Modell zu unseren Daten passte, indem wir die Pearson Residuals untersuchten (McCullagh und Nelder 1989). Auch die Erklärungskraft (explanatory power) des gewählten Modells als Anteil der erklärten Abweichung wurde gemessen, wie von Schemper (1990) vorgeschlagen. Alle Analysen wurden mit r 1.7.1 (R Development Core Team 2004) durchgeführt.

Zur Einordnung von Wildschweinen in ein *capital-income breeder*-Kontinuum begannen wir mit einem generellen Modell, in dem auch die Auswirkungen von

Körpermasse und Jagdmonat und deren Wechselwirkungen aufgeführt waren. Diese Analyse wurde mit dem gesamten Datenmaterial (d.h. auch mit allen Altersklassen) durchgeführt. Danach wurde entweder der Effekt der aktuellen oder der vorherigen Ressourcen hinzugefügt. Wir quantifizierten in jedem einzelnen Fall das Verhältnis der totalen Abweichung, das durch diese Faktoren nachgewiesen wurde.

ERGEBNISSE

Es wurden Daten von 1666 Bachen gesammelt. Vorhergehende und aktuelle Ressourcen erklärten das ähnliche Abweichungsverhältnis (7,74% bzw. 7,36%), sobald wir das eine oder andere globale Modell hinzufügten, in dem die Auswirkungen der Schlachtkörpermasse (Masse des ausgenommenen Tiers), des Jagdmonats und deren Wechselwirkungen mit einbezogen wurden. Die Einbeziehung des Effekts von MIXTURE führte zu geringfügiger Verringerung des Umfangs unseres Datensatzes (1518 statt 1666 Tiere). Allerdings verbesserte die Einbeziehung der Variable MIXTURE deutlich das Modell / die Modelleignung (AIC = 1279,9 bei Einbeziehung von MIXTURE; AIC = 1614,0 bei alleiniger Betrachtung der Auswirkungen vorheriger und aktueller Ressourcen). Danach testeten wir verschiedene Modelle mit einer Kombination von vorherigen und aktuellen Ressourcen für die einzelnen Altersklassen, so auch eines mit der alleinigen Variable MIXTURE.

JUVENILE BACHEN

Das gewählte Modell bezog sich auf interaktive Effekte zwischen der Körpermasse, dem Jagdmonat und MIXTURE (Tabelle 1a). Bei der Untersuchung der Klimaauswirkungen arbeitete das letzte gewählte Modell mit den Frühjahrs- und Sommertemperaturen und mit dem Frühjahrsniederschlag (Tabelle 1a) und erfasste 41,3% der beobachteten Abweichung beim Anteil der juvenilen Bachen in der Fortpflanzung.

Auswirkungen der Körpermasse

Der Anteil der Bachen in der Fortpflanzung erhöhte sich mit zunehmender Körpermasse (Anstieg von $0,226 \pm 0,056$, Logit-Skala) und im Verlauf der Jagdsaison (Anstieg von $0,024 \pm 0,058$ im Dezember und $0,107 \pm 0,061$ im Januar, Logit-Skala, Abb. 2). Die Auswirkungen der Körpermasse auf den Anteil von Bachen in der Fortpflanzung hängt auch von der Futterverfügbarkeit und den klimatischen Bedingungen ab. Unter durchschnittlichen Klimabedingungen befanden sich im Januar typischerweise weniger als 20% der juvenilen Bachen in der Fortpflanzung. Zu diesem Zeitpunkt wogen die Tiere zwischen 20 und 25 kg (Schlachtkörper). Wenn jedoch ein Jahr ohne Fruchtbildung auf ein durchschnittliches Eicheljahr folgte (average acorn year – AAN), erhöhte sich der Anteil der juvenilen Bachen in der Fortpflanzung um bis zu 40% (Abb. 3). Juvenile Bachen unter 19 kg pflanzten sich nie fort. Die Mindest-Körpermasse zur Fortpflanzung lag bei 33,3% und 40% der durchschnittlichen Körpermasse adulter Bachen. In anderen Studien über Huftiere hat sich ein durchschnittlicher Grenzwert von 75,45% ($\pm 12,36$) der adulten Körpermasse ergeben (Tab. 2).

Auswirkungen von Klima und Ressourcen

Die Auswirkungen von MIXTURE auf den Anteil der Bachen in der Fortpflanzung deutet auf eine Zeitverschiebung beim Einsetzen der Fortpflanzung in Zusammenhang mit der Verfügbarkeit von Ressourcen hin (Abb. 2). In einem auf ein durchschnittliches Eicheljahr (AAB) folgendes Bucheckernjahr pflanzen sich z.B. im November und Dezember drei Mal mehr juvenile Bachen fort als in einem durchschnittlichen Eicheljahr, das auf ein Bucheckernjahr folgt (BAA; Abb. 2). Der Anteil der Bachen in der Fortpflanzung erhöhte sich, wenn Temperatur und Niederschlagsmenge im Frühjahr unter dem Durchschnitt lagen. Bei einem durchschnittlichen Gewicht von 28,4 kg (Schlachtkörper) und z.B. in einem Eicheljahr nach einem Jahr ohne Fruchtbildung (NA) pflanzten sich 81,76% der juvenilen Bachen fort, während der Anteil nur bei 72% lag, wenn Temperatur und Niederschlag im Frühjahr höher als durchschnittlich waren (Abb. 4). Hohe Sommertemperaturen

wirkten sich positiv auf die Anzahl der Bachen in der Fortpflanzung aus: sie lag bei 82,2% im Gegensatz zu 70,99% bei unterdurchschnittlichen Temperaturen (Abb. 4).

JÄHRLINGE

Das gewählte Modell bezog sich auf Auswirkungen der Körpermasse (ausgenommen), des Jagdmonats, MIXTURE und die Interaktion zwischen Körpermasse und MIXTURE (Tab. 1b).

Bei der Untersuchung der Klimaeinflüsse arbeitete das letzte gewählte Modell mit den Temperaturen und Niederschlagsmengen von Frühjahr und Sommer und erfasste 42,2% der beobachteten Abweichungen beim Anteil der Jährlingsbachen in der Fortpflanzung (Tab. 1b).

>> Daten von Tabelle 1 siehe nächste Seite (1282) des Original-Artikels

Tabelle 1. Modellauswahl für den Anteil der während des Studienzeitraums (1983-2005) in der Fortpflanzung befindlichen Bachen

Getestete Modelle AICc DAICc AICc-Gewichte *Evidence ratio*

(a) Modellauswahl für juvenile Bachen. Das gewählte Modell machte 41,3% der beobachteten Abweichungen aus.

Schritt 1: Modellauswahl ohne Klimadaten

Schritt 2: Modellauswahl mit Klimadaten

(b) Modellauswahl für Jährlingsbachen. Das gewählte Modell machte 42,2% der beobachteten Abweichungen aus

Schritt 1: Modellauswahl ohne Klimadaten

Schritt 2: Modellauswahl mit Klimadaten

(c) Modellauswahl für adulte Bachen. Das gewählte Modell stand für 51,2% der beobachteten Abweichungen

Schritt 1: Globales Modell ohne Klimadaten

_ Tabelle 1. (Fortsetzung)

Getestete Modelle AICc DAICc AICc-Gewichte *Evidence ratio*

Schritt 2: Modellauswahl mit Klimadaten

Die Tabelle gibt für jedes Modell (Modellnr. in Klammern) die Begriffe, AICc, DAICc, AICc-Gewichte und *evidence ratio* für Modelle mit DAICd <10 an. Wir haben hier nur die Testmodelle mit AICc-Gewicht >0Æ000 und das für die einzelnen Analyseschritte gewählten Modelle angegeben. W = Gewicht (ausgenommen); M = Jagdmonat; A = Altersklasse; MIXTURE = Kombination der Ressourcen für das aktuelle und das vorangegangene Jahr (s. Zusätzliche Information, Tabelle S1).

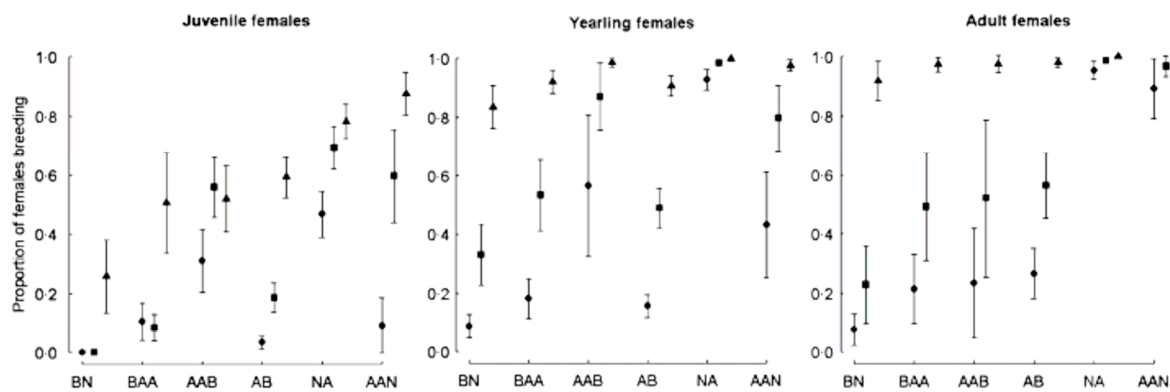
Table 1. Model selection for proportions of females breeding during the study period: 1983–2005

Tested models	AICc	Δ AICc	AICc weights	Evidence ratio
<i>(a) Model selection for juvenile females. The selected model accounted for 41.3% of observed variation</i>				
First step: model selection without climatic data				
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + M × MIXTURE + W × MIXTURE	702.92	0	0.630	
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + M × MIXTURE	705.08	2.16	0.214	2.94
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + M × MIXTURE + W × MIXTURE	706.37	3.45	0.112	5.61
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + M × MIXTURE	708.35	5.43	0.042	15.1
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + W × MIXTURE	714.27	11.35	0.002	315
Selected model: (1): Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + M × MIXTURE + W × MIXTURE				
Second step: model selection with climatic data				
(1) + Tspring + Rspring + Tsummer	692.70	0.00	0.29	
(1) + Rspring + Tsummer	693.68	0.98	0.18	1.63
(1) + Tsummer	694.19	1.49	0.14	2.11
(1) + Tspring + Rspring + Rsummer + Tsummer	694.53	1.83	0.12	2.50
(1) + Tspring + Tsummer	695.23	2.53	0.08	3.54
(1) + Rspring + Rsummer + Tsummer	695.69	2.99	0.07	4.46
(1) + Rsummer + Tsummer	695.58	2.88	0.07	4.22
(1) + Tspring + Rsummer + Tsummer	696.35	3.65	0.05	6.20
Final model: Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + M × MIXTURE + W × MIXTURE + Tspring + Rspring + Tsummer				
<i>(b) Model selection for yearling females. The selected model accounted for 42.2% of observed variation</i>				
First step: model selection without climatic data				
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × MIXTURE	449.06	0.000	0.432	
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + W × MIXTURE	450.18	1.120	0.247	1.751
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE	451.33	2.270	0.139	3.111
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M	452.38	3.320	0.082	5.259
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + M × MIXTURE + W × MIXTURE	453.22	4.160	0.054	8.004
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + M × MIXTURE	455.17	6.110	0.020	21.221
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + M × MIXTURE + W × MIXTURE	455.305	6.245	0.019	22.703
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + M × MIXTURE	457.24	8.180	0.007	59.740
Selected model: (1): Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × MIXTURE				
Second step: model selection with climatic data				
(1) + Tspring + Rspring + Rsummer + Tsummer	430.75	0.00	0.97	
(1) + Tspring + Rspring + Tsummer	438.11	7.36	0.02	39.65
Final selected model: Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × MIXTURE + Tspring + Rspring + Rsummer + Tsummer				
<i>(c) Model selection for adult females. The selected model accounted for 51.2% of observed variation</i>				
First step: global model without climatic data				
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE	238.315	0.00	0.36	
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M	238.67	0.35	0.31	1.19
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × MIXTURE	239.50	1.19	0.20	1.81
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + W × M + W × MIXTURE	241.29	2.97	0.08	4.43
Logit (proportions of females breeding) = M + MIXTURE	242.96	4.65	0.04	9
Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + M × MIXTURE	246.86	8.55	0.01	36

Table 1. (Continued)

Tested models	AICc	ΔAICc	AICc weights	Evidence ratio
Selected model: (1): Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE				
Second step: model selection with climatic data				
(1)+Tspring + Rspring + Rsummer + Tsummer	206.61	0.00	0.80	
(1)+Tspring + Rsummer + Tsummer	210.27	3.66	0.13	6.23
(1)+Tspring + Tsummer	212.11	5.50	0.05	16
(1)+Tspring + Rspring + Tsummer	213.68	7.07	0.02	40
Selected model: Logit (proportions of females breeding) = W + M + MIXTURE + Tspring + Rspring + Rsummer + Tsummer				

For each model (numbers in brackets), the table gives the terms included in the model, the AICc, the ΔAICc, the AICc weights and the evidence ratio for models with ΔAICc < 10. We only notified here the tested models that have an AICc weight > 0.000 and the selected model at each step of the analysis is indicated. W = dressed mass; M = month of hunting; A = age class; MIXTURE = combination of the resources for the current year and the previous year (see Supporting Information, Table S1).



Text vertikal: Anteil der Bachen in der Fortpflanzung

Text horizontal: Juvenile Bachen, Jährlingsbachen, adulte Bachen

Abb. 2. Auswirkungen der Monate und der Kombination der verfügbaren Ressourcen [MIXTURE: AB bedeutet z.B., dass das aktuelle Bucheckernjahr (B) auf ein Eicheljahr (A) folgt. s. Zusätzliche Informationen, Tabelle S1] auf den Anteil der reproduktiven Bachen (Mittelwert ± 1 SE) während 3 Monaten (November: Kreise, Dezember: Quadrate und Januar: Dreiecke.). Die prognostizierten Mittelwerte für die einzelnen Altersklassen werden durch die durchschnittliche Körpermasse (ausgenommen) in den einzelnen Altersklassen (z.B. 61 kg. für adulte Bachen, 47,3 kg für Jährlingsbachen und 28,4 kg für juvenile Bachen) sowie durch die mittleren beobachteten Klimabedingungen je nach gewähltem Modell für die einzelnen Altersklassen (s. Tabelle 1) korrigiert. Angezeigt werden daher die "durchschnittlichen" Klimabedingungen, durch welche die Reproduktion der Tiere in den einzelnen Altersklassen beeinflusst wird.

Auswirkungen der Körpermasse

Wie bei den juvenilen Bachen hatte die Körpermasse einen positiven Effekt (Anstieg von $0,16 \pm 0,039$ auf einer Logit-Skala), und der Anteil der Bachen in der Fortpflanzung stieg mit der Zeit an: Bei einer durchschnittlichen Körpermasse von 47,3 kg pflanzten sich im November, Dezember und Januar 7,99, 30,87 und 81,88%

der Bachen fort (Abb. 2). Das Verhältnis zwischen Körpermasse und Anteil der Bachen in der Fortpflanzung war jedoch bei Jährlingen wesentlich weniger ausgeprägt als bei juvenilen Tieren. Das liegt vermutlich daran, dass sich bei Ende der Jagdsaison die meisten Bachen (80-100%) unabhängig von ihrer Körpermasse im Oestrus befanden (Abb. 2).

Auswirkungen von Klima und Ressourcen

Die Auswirkungen von MIXTURE auf den Anteil der Bachen in der Fortpflanzung war bei Jährlingen deutlicher als bei juvenilen Tieren, was auf einen verzögerten Oestrus bei Jährlingen hinweist (Abb. 2). So befanden sich z.B. in den Monaten November und Dezember mehr Jährlingsbachen in der Fortpflanzung, wenn auf ein durchschnittliches Eichelmastjahr entweder ein Bucheckern-Mastjahr (AAB) oder ein Jahr ohne Fruchtbildung (AAN) folgte, als wenn ein durchschnittliches Eichelmastjahr (BAA) auf ein Bucheckernmastjahr folgte (Abb. 2). Bei den jugendlichen Bachen wurde beobachtet, dass der Anteil der Tiere in der Fortpflanzung abnahm, wenn Frühlingstemperaturen und –niederschläge über dem Durchschnitt lagen. Der Anteil der Tiere im Oestrus erhöhte sich jedoch, sobald die Niederschlagsmenge und die Temperaturen im Sommer überdurchschnittlich anstiegen (Abb. 4).

ADULTE BACHEN

Das gewählte Modell bezog nur die Hauptauswirkungen von Körpermasse, Jagdmonat und MIXTURE Tab. 1c) mit ein. Bei der Auswertung der klimatischen Auswirkungen auf den Anteil der in der Fortpflanzung befindlichen Bachen wurden im letzten gewählten Modell Temperaturen und Niederschlagsmengen im Frühjahr und Sommer mit einbezogen. Diese Faktoren machten 51,2% der beobachteten Abweichungen beim Anteil der adulten in der Fortpflanzung befindlichen Bachen aus (Tab. 1c).

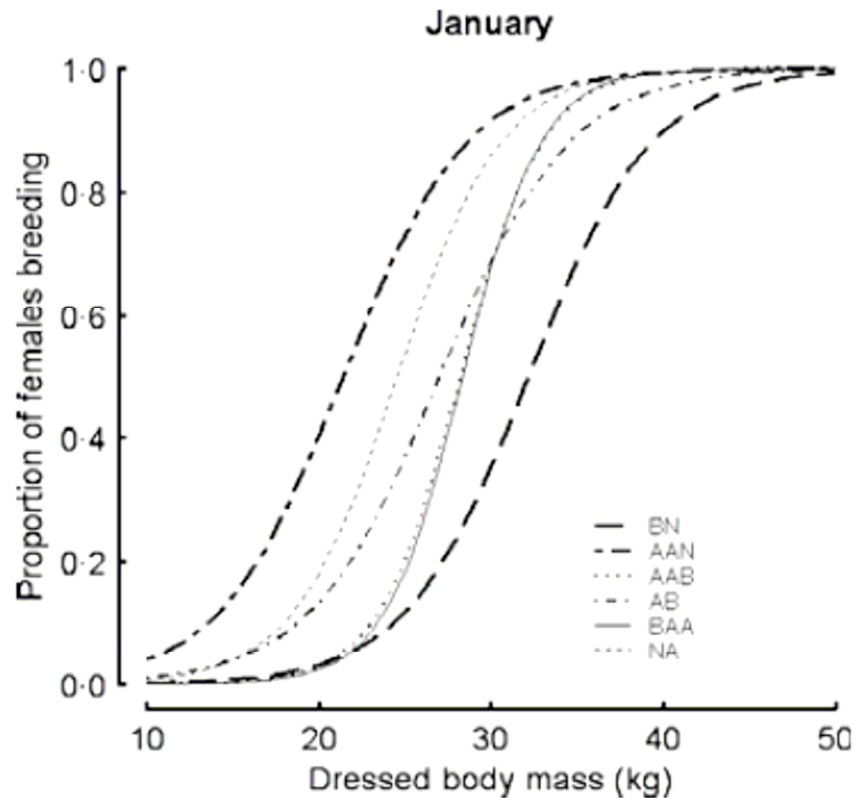


Fig. 3. Proportion of juvenile females breeding in January in relation to dressed mass and to the combination of resource availability (MIXTURE; see the legend of the Fig. 2 and Supporting Information, Table S1). Predicted curves are corrected for the mean spring rainfall (i.e. 219.75 mm), the mean observed spring temperature (i.e. 12.82 °C) and for the mean observed summer temperature (i.e. 17.29 °C).

Text horizontal oben: Januar

Text vertikal: Anteil der Bachen in der Fortpflanzung

Text horizontal unten: Körpermasse (ausgenommen) in kg

Abb. 3: Anteil der juvenilen in der Fortpflanzung befindlichen Bachen im Januar, im Verhältnis zur Körpermasse (ausgenommen) und zur Kombination der verfügbaren Ressourcen (MIXTURE; s. Legende von Abb. 2 und Zusätzliche Informationen, Tabelle S1). Prognostizierte Kurven werden für die Mittelwerte der Frühjahrs-Niederschlagsmenge (d.h. 219,75 mm), die Mittelwerte der gemessenen Frühjahrestemperaturen (d.h. 12,82 °C) und für die Mittelwerte der gemessenen Sommertemperaturen (d.h. 17,29 °C) korrigiert.

Im Gegensatz zu jüngeren Bachen kamen über 90% (d.h. 92-100%) der adulten Bachen vor Ende der Jagdsaison in den Oestrus (Abb. 2). Im Gegensatz zu den Jährlingen war der Anteil der adulten Bachen in der Fortpflanzung geringer, wenn Frühjahrstemperaturen und –regenfälle über dem Durchschnitt lagen, und höher, wenn Sommertemperaturen und –niederschlagsmengen überdurchschnittlich hoch ausfielen. Darüber hinaus konnten wir verzögerte Auswirkungen des Futterangebots auf den Fortpflanzungsstatus ermitteln (Abb. 2).

Diskussion

Aus dieser Studie ergeben sich einige wichtige Erkenntnisse: Wie erwartet war (i) die Mindestkörpermasse bei der ersten Fortpflanzung in dieser stark bejagten Schwarzwildpopulation wesentlich geringer als bei ähnlich großen bisher untersuchten Huftieren (nur ein Drittel der adulten Körpermasse im Gegensatz zu ca. 80%); (ii) schwerere Bachen vermehrten sich häufiger als leichtere Weibchen, **und der Anteil der in der Fortpflanzung befindlichen Bachen erhöhte sich im Verlauf der Jagdsaison;** und (iii) der Anteil der in der Fortpflanzung befindlichen Bachen sowie der Zeitpunkt des Oestrus variierten je nach Futterangebot und Klimabedingungen.

Der Großteil der Jährlinge und adulten Bachen (90-100%) hatte jedes Jahr am Ende der Jagdsaison Nachwuchs, unabhängig von der Schlachtkörpermasse, dem Futterangebot oder den klimatischen Bedingungen. Während frühere Studien bei Wildschweinbachen von einer hohen Reproduktionsrate ausgingen (Mauget 1982; Groot Bruinderink, Hazebroek und van der Voot 1994; Massei, Genov und Staines 1996), konnten wir klar beweisen, dass nach Einsetzen der Geschlechtsreife beinahe jedes weibliche Wildschwein versucht, Junge zu produzieren – unabhängig von den Umweltbedingungen (Abb. 4).

>> *Daten von Tabelle 2 siehe nächste Seite (1284) des Original-Artikels*

Tabelle 2: Körpermasse bei der ersten Reproduktion und Körpermasse des adulten Tiers bei 11 Huftierspezies.

Spezies	Körpermasse bei der 1. Reproduktion (kg)	Körpermasse adultes Tier (kg)	Asymptotische Größe (?)	Studienort	Referenz
Rehwild (<i>Capreolus capreolus</i>)					
Rentier (<i>Rangifer tarandus</i>)					
Rotwild (<i>Cervus elaphus</i>)					
Mufflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> Blyth 1841)					
Alaska-Elch (<i>Alces alces gigas</i> Miller 1899)					
Elch (<i>Alces alces</i>)					
Bison (<i>Bison bison</i> L.)					
Bergziege (<i>Oreamnos americanus</i>)					
Damwild (<i>Dama dama</i>)					
Dickhornschaf (<i>Ovis canadensis</i>)					
Wildschwein (<i>Sus scrofa scrofa</i>)					

Angegeben wird der Prozentsatz der asymptotischen Masse, die Bachen bei der ersten Reproduktion aufweisen. Im Durchschnitt pflanzen sich weibliche Huftiere das erste Mal bei $75,48 \pm 12,36\%$ SD fort. (a) gibt an, dass die angegebene Körpermasse in der untersuchten Studie sich auf die ausgenommene Körpermasse bezieht. Dickhornschafe (in der Tabelle fett gedruckt) wurden von der Durchschnittskalkulation ausgenommen, da Festa-Bianchet et al. (1995) bewiesen, dass Körpermasse sich nicht als geeigneter Prädiktor für die erste Reproduktion erwiesen hatte. Die Daten für diese Spezies wurden aus zwei unterschiedlichen Studien entnommen, die jedoch am selben Studienort durchgeführt worden waren.

Table 2. Body mass at first reproduction and adult body mass for 11 ungulate species

Species	Body mass (kg) at first reproduction	Adult body mass (kg)	% of the asymptotic size	Study site	Reference
Roe deer (<i>Capreolus capreolus</i>)	18.1	21.2	85.4	France	Gaillard <i>et al.</i> 1992
Reindeer (<i>Rangifer tarandus</i>)	34.3 ^a	44.70 ^a	76.7	Norway (North Ottadalen)	Reimers <i>et al.</i> 2005;
	63.455	71.3	89	Norway (Riast/Hylling)	Weladji <i>et al.</i> 2002
Red deer (<i>Cervus elaphus</i>)	47 ^a	67.2 ^a	69.9	Belgium	Bertouille & De Crombrughe 2002;
	45 ^a	60 ^a	75	France	Bonenfant <i>et al.</i> 2002
Mouflon (<i>Ovis gmelini musimon</i> Blyth 1841)	15.5 ^a	21 kg ^a	73.8	France	Garel <i>et al.</i> 2005
Alaskan Moose (<i>Alces alces gigas</i> Müller 1899)	340	450	75.55	Alaska	Schwartz & Hundertmark 1993
Moose (<i>Alces alces</i>)	120 ^a	180 ^a	66.7	Sweden	Sand 1996;
	140 ^a	178 ^a	78.65	Norway	Sæther <i>et al.</i> 1996;
	150 ^a	180 ^a	83.33	Norway	Solberg <i>et al.</i> 2004
Bison (<i>Bison bison</i> L.)	325–375	424	76.65–88.44	USA	Green & Rothstein 1991
			Mean: 82.545		
Mountain goat (<i>Oreamnos americanus</i>)	62–66	72–75	86.1–88	Canada	Côté & Festa-Bianchet 2001
			Mean: 87.05		
Fallow deer (<i>Dama dama</i>)	32	42	76.2		Langbein & Putman 1992
Bighorn sheep (<i>Ovis canadensis</i>)	26	55	47.27	Canada	Jorgenson <i>et al.</i> 1993
					Festa-Bianchet <i>et al.</i> 1995
Wild boar (<i>Sus scrofa scrofa</i>)	20–25 ^a	61 ^a	32.79–40.98	France	Gaillard <i>et al.</i> 1993; this study
			Mean: 36.89		

The percentage of the asymptotic mass at which females reproduce for the first time is reported. On average, female ungulates reproduce at $75.48 \pm 12.36\%$ SD. (^a) indicated that the body mass in the considered study was dressed mass. Bighorn sheep (in bold in the table) were excluded from the mean calculation since Festa-Bianchet *et al.* (1995) showed that body mass was not a good predictor of first reproduction. For this species, data were obtained from two different studies but they were carried out at the same study site

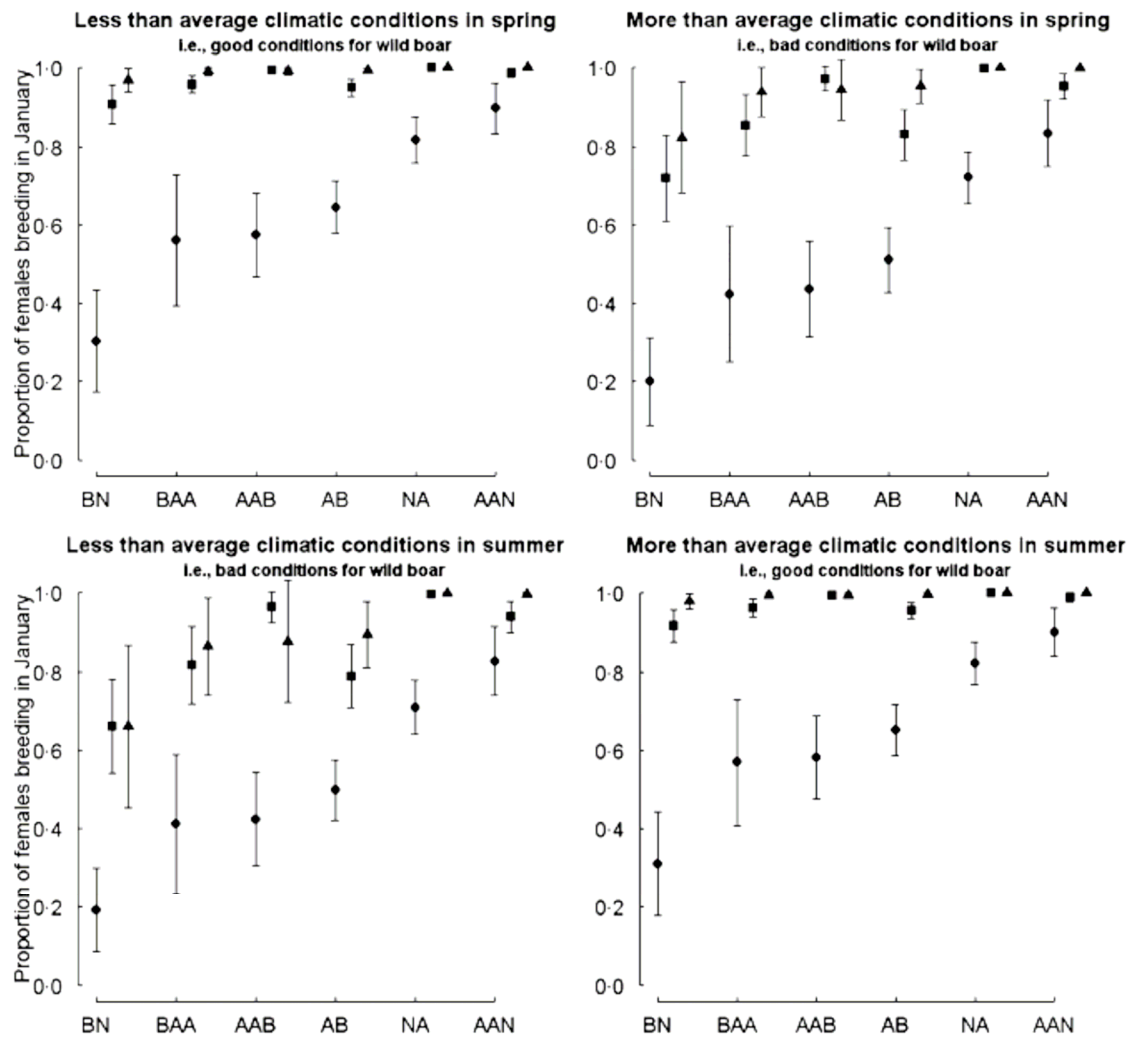


Fig. 4. Effects of climatic conditions on the proportion (mean \pm 1 SE) of females breeding (juveniles: circles, yearlings: squares and adults: triangles) in January and in relation to the combination of food resources (MIXTURE; see the legend of the Fig. 2 and Supporting Information, Table S1). Predicted means for each age class are represented for the month of January and are corrected by the mean observed dressed mass in each age class (i.e. 61 kg for adults, 47.3 kg for yearlings and 28.4 kg for juveniles). Four conditions were represented: (i) Less than average climatic conditions in spring (i.e. good climatic conditions for wild boar): observed first quartile of spring temperature (i.e. 12.33 °C) and rainfall (i.e. 184.1 mm) and mean climatic conditions in summer (i.e. 17.29 °C and 192.73 mm). (ii) More than average climatic conditions in spring (i.e. bad climatic conditions for wild boar): observed third quartile of spring temperature (13.13 °C) and rainfall (277.6 mm) and mean climatic conditions in summer (i.e. 17.29 °C and 192.73 mm). (iii) Less than average climatic conditions in summer (i.e. bad climatic conditions for wild boar): observed first quartile of summer temperature (16.57 °C) and rainfall (156.3 mm) and mean climatic conditions in spring (i.e. 12.82 °C and 219.75 mm). (iv) More than average climatic conditions in summer (i.e. good climatic conditions for wild boar) observed third quartile of summer temperature (17.62 °C) and rainfall (246.5 mm) and mean climatic conditions in spring (i.e. 12.82 °C and 219.75 mm).

Weibliches Schwarzwild scheint eine wesentlich riskantere Überlebensstrategie (life-history tactic) zu verfolgen als ähnlich große weibliche Huftiere wie z.B. das Dickhornschaf, (*Ovis canadensis* Shaw 1804), Festa-Bianchet et al. 1998), die Bergziege (*Oreamnos americanus* de Blainville 1816, Festa-Bianchet und Côté 2008) oder das Rentier/Karibu (*Rangifer tarandus* L., Cameron 1994), die bei ungünstigen Bedingungen die Reproduktion einstellen um das eigene Überleben zu sichern (Gaillard und Yoccoz 2003). Und während die Geschlechtsreife bei Huftierarten

ähnlicher Größe normalerweise zwischen dem zweiten (z.B. Dickhornschaf) und dem 4. Lebensjahr (z.B. Bergziege) einsetzt, kann sich ein Großteil der juvenilen Schwarzwildbächen bereits mit einem Jahr fortpflanzen.

>> Übersetzung von Abb. 4 siehe nächste Seite

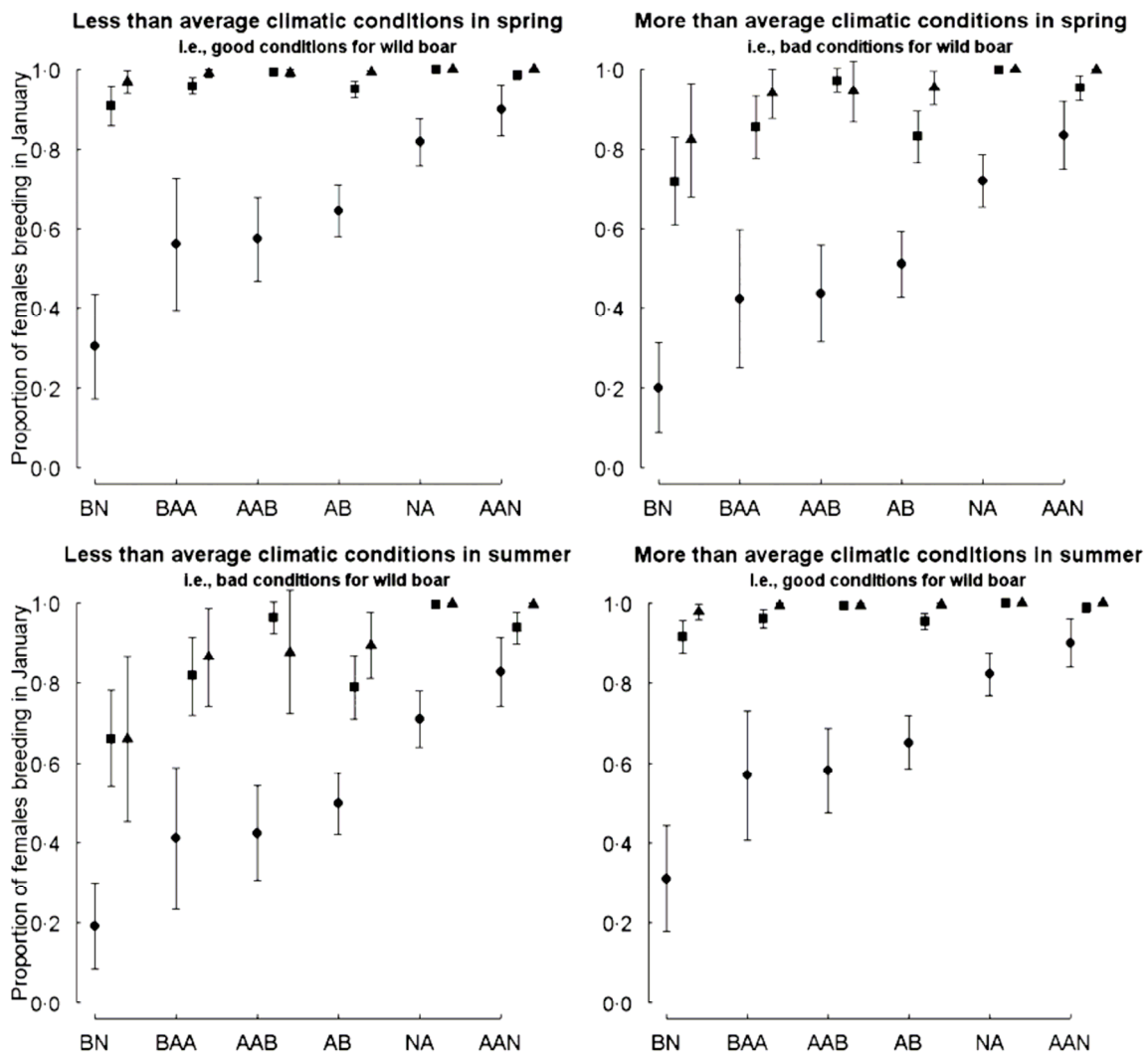


Fig. 4. Effects of climatic conditions on the proportion (mean \pm 1 SE) of females breeding (juveniles: circles, yearlings: squares and adults: triangles) in January and in relation to the combination of food resources (MIXTURE; see the legend of the Fig. 2 and Supporting Information, Table S1). Predicted means for each age class are represented for the month of January and are corrected by the mean observed dressed mass in each age class (i.e. 61 kg for adults, 47.3 kg for yearlings and 28.4 kg for juveniles). Four conditions were represented: (i) less than average climatic conditions in spring (i.e. good climatic conditions for wild boar): observed first quartile of spring temperature (i.e. 12.33 °C) and rainfall (i.e. 184.1 mm) and mean climatic conditions in summer (i.e. 17.29 °C and 192.73 mm). (ii) More than average climatic conditions in spring (i.e. bad climatic conditions for wild boar): observed third quartile of spring temperature (13.13 °C) and rainfall (277.6 mm) and mean climatic conditions in summer (i.e. 17.29 °C and 192.73 mm). (iii) Less than average climatic conditions in summer (i.e. bad climatic conditions for wild boar): observed first quartile of summer temperature (16.57 °C) and rainfall (156.3 mm) and mean climatic conditions in spring (i.e. 12.82 °C and 219.75 mm). (iv) More than average climatic conditions in summer (i.e. good climatic conditions for wild boar) observed third quartile of summer temperature (17.62 °C) and rainfall (246.5 mm) and mean climatic conditions in spring (i.e. 12.82 °C and 219.75 mm).



Abb. 4: Auswirkungen der Klimabedingungen auf den Anteil (Mittelwert \pm 1SE) der in der Fortpflanzung befindlichen Bachen (Juvenile: Kreise, Jährlinge: Quadrate, Adulte: Dreiecke) im Januar und in Relation zur Kombination der Futterressourcen (MIXTURE; s. Legende Abb. 2 und Zusätzliche Informationen, Tabelle S1). Die prognostizierten Mittelwerte für die einzelnen Altersklassen werden für den Monat Januar angegeben und durch die durchschnittliche ausgenommene Körpermasse für die einzelnen Altersklassen (d.h. 61 kg für Adulte, 47,3 kg für Jährlinge und 28,4 kg für Juvenile) korrigiert. Insgesamt werden vier Klimabedingungen untersucht: (i) unterdurchschnittliche Klimabedingungen im Frühjahr (günstig für Wildschweine): erstes Quartil der Frühjahrstemperatur (12,33°C) und der Niederschlagsmenge (184,1 mm) sowie die durchschnittlichen Klimabedingungen im Sommer (17,29°C und 192,73 mm). (ii) überdurchschnittliche Klimabedingungen im Frühjahr (ungünstige Bedingungen für Wildschweine): drittes Quartil der Frühjahrstemperatur (13,13°C) und der Niederschlagsmenge (27,6 mm) sowie die durchschnittlichen Klimabedingungen im Sommer ((17,29°C und 192,73 mm). (iii) Unterdurchschnittliche Klimabedingungen im Sommer (ungünstig für Wildschweine): erstes Quartil der Sommertemperatur (16,57°C) und der Niederschlagsmenge (156,3 mm) sowie die durchschnittlichen Klimabedingungen im Frühjahr (d.h. 12,82 °C und 219,75 mm). (iv) Überdurchschnittliche Klimabedingungen im Sommer (günstig für Wildschweine: drittes Quartil der Sommertemperatur (17,62°C) und der Niederschlagsmenge (246,5 mm) sowie die durchschnittlichen Klimabedingungen im Frühjahr (12,82°C und 219,75 mm).

Junge Wildschweine vermehren sich genau wie andere Huftierarten (s. Tabelle 2) erst, wenn sie eine Mindest-Körpermasse erreicht haben. Diese Mindest-Körpermasse (ausgenommen) lag zwischen 20 und 25 kg (d.h. 26,8 – 33 kg Lebend-Körpermasse; Gaillard et al. 1993) bei den Jährlingsbachen. Bis zu 80% der juvenilen Tiere mit einer Körpermasse oberhalb des Grenzwertes zeigten im Januar Reproduktionsaktivitäten (Abb. 23). Dieser hohe Anteil der juvenilen Bachen in der Fortpflanzung ist möglicherweise sogar noch höher, da uns keine Daten über Bachen außerhalb der Jagdsaison vorliegen. Eine Studie über zwei Jahre zeigte, dass in drei unterschiedlichen Teilen Deutschlands im Verlauf der Jagdsaison nur 30% der juvenilen Bachen aktive Reproduktion zeigten, jedoch bis zu 60% der Tiere im folgenden März und April tragend waren (Gethöffer, Sodeikat und Pohlmeier 2007). Dennoch beträgt der beobachtete Grenzwert, oberhalb dessen juvenile Bachen fortpflanzungsfähig werden, weniger als 40% der adulten Körpermasse. Verglichen mit einem Wert von 75% bei den bisher untersuchten Huftierspezies (Tabelle 2) ist dies sehr niedrig. Für diese deutlichen Unterschiede zwischen unseren Ergebnissen und denen für Huftiere mit ähnlicher Körpergröße gibt es zwei mögliche Erklärungen. Erstens gibt es bei Wildschweinen eine sehr ungewöhnliche Kombination von Lebenslaufparametern, nämlich hohe Fruchtbarkeit bei großer Körpermasse (Focardi et al. 2008). Daher entspricht der hohe Körpermassen-Grenzwert, den wir ermittelt haben, möglicherweise einem anderen Lebenslaufmerkmal des Wildschweins.

Alternativ könnte der ökologische Kontext der untersuchten Population ein weiterer Grund sein. Die untersuchte Population unterliegt dem höchsten Jagddruck, der je für ein großes Säugetier bestanden hat (Toigo et al. 2008), so dass die im Vergleich zur großen adulten Körpermasse frühe Geschlechtsreife durch einen selektiv hohen Jagddruck ausgelöst worden sein könnte. Das gleiche Phänomen beobachtet man auch allgemein bei Fischen (z.B. Conover und Munch 2002).

Zweitens hatte die untersuchte Population eine niedrige Populationsdichte und lebte in einem hochproduktiven Wald, so dass die Pro-Kopf-Futtermittelressourcen hoch waren, was wiederum zu einer hohen Vermehrungsrate führte (Bonenfant et al. 2009).

Das bisher verfügbare Beweismaterial für gegenübergestellte Wildschweinpopulationen unterstützt einen übermäßigen Einfluss der Bejagung.

Aufgrund des hohen Risikos, erschossen zu werden, und der damit verbundenen niedrigen Lebenserwartung ist für intensiv bejagte Populationen verstärkte Reproduktion der einzige Ausweg (Festa-Bianchet 2003; Garel et al. 2007). Voraussetzung dafür sind (wie in der untersuchten Population) unbegrenzte Futterressourcen (d.h. häufig aufeinander folgende Mastjahre und geringe Populationsdichte). Wie erwartet war der hier belegte Grenzwert für die Körpermasse niedriger als bei weniger intensiv bejagten Wildschweingruppen (Tabelle 3). Besonders bemerkenswert ist zudem, dass nur die Bachen der Chambord-Rotte (von den 8 Rotten, für die wir Daten gesammelt haben, die einzige Population mit extrem hohem Jagddruck) einen ähnlichen Körpermasse-Grenzwert wie die beschriebene aufwies. Darüber hinaus ist der für intensiv bejagte Populationen ermittelte Grenzwert der Körpermasse sehr viel niedriger als derjenige, der für als Frischlinge gefangene und in Gefangenschaft aufgezogene Bachen ermittelt wurde, die ad libitum Futter erhielten [35 kg (d.h. 28 kg ausgenommene Körpermasse); Pépin und Mauget 1989]. In dieser Studie testeten die Autoren die Auswirkungen verschiedener Ernährungspläne auf Wachstum und Geschlechtsreife und fanden heraus, dass die Geschlechtsreife niemals vor dem 20. Lebensmonat eintrat (Pépin und Mauget 1989). Diese Ergebnisse beweisen klar, dass frühe Reproduktion bei niedriger Körpermasse keine Spezies-spezifische Eigenschaft der Wildschweine ist. Sie belegen das weit verbreitete Auftreten deutlicher Abweichungen beim Verhältnis von Körpermasse und Reproduktion innerhalb einer Population (s. z. B. Albon, Mitchell und Staines 1983 über Rotwild; Heard et al. 1997 über Elche *Alces alces* L.), Die vorhandenen Beweise belegen deutlich, dass Wildschweine auf hohen Jagddruck reagieren, was sich im hohen Anteil juveniler Bachen in der Fortpflanzung und dem niedrigen Körpermassen-Grenzwert bei der Reproduktion in dieser stark bejagten Population manifestiert.

Interessanterweise fanden wir nur geringe monatliche Abweichungen beim Anteil der juvenilen Bachen in der Fortpflanzung im Zusammenhang mit den verfügbaren Ressourcen. Eine hohe monatliche Abweichung dagegen trat bei Jährlingen und adulten Tieren auf (Abb. 2). Der Zeitpunkt des Oestrus sowie der deutliche Einfluss der verfügbaren Ressourcen auf die Reproduktionsleistung sowohl im laufenden als auch in vorherigen Jahren könnte auf Reproduktionsaufwand bei der nachfolgenden Reproduktion hindeuten. Bei den Jährlingen wurden sowohl Bachen einbezogen, die

bereits als Jugendliche geworfen und daher einigen Reproduktionsaufwand hatten (Ofstedal 1985), als auch Bachen, die noch keine Würfe hatten und daher nur Energie auf Wachstum und Körperreserven verwendet hatten. Bei den erwachsenen Tieren hatten alle Bachen bereits geworfen (d.h. es handelte sich bei allen um multipare Bachen), und der Großteil hatte auch im Vorjahr Frischlinge (d.h. keine Reproduktionspause im Sinne von Cameron 1994). Ein derart hoher Anteil an reproduktiven Bachen in jedem Jahr deutet darauf hin, dass die weiblichen Tiere über ausreichende Energie und Nährstoffe verfügen um die hohen Energiekosten der Fortpflanzung ausgleichen und sich auch vor der weiteren Reproduktion vom hohen Energieverbrauch erholen zu können (Gittleman und Thompson 1988). Die Verzögerung bei der Wiederherstellung des Körperzustands wird daher vermutlich von der Futtermenge bestimmt. Die Produktion und Aufzucht der Jungen verursacht bei den Bachen offenbar eine negative Energiebilanz, die bis zum Ende des Sommers nicht vollständig wieder ausgeglichen wird. Das Sommerende ist der Zeitraum, in dem Bachen (i) normalerweise die Laktation beendet haben und sich (ii) im Anoestrus befinden. Da weiterhin die durch frühere und aktuelle Ressourcen erklärbaren beobachteten Abweichungen beim Anteil der Bachen in der Fortpflanzung ungefähr gleich waren (ca. 7,5%), könnte man Wildschweine im *capital-income-Kontinuum* ungefähr auf mittlerer Position einstufen (z. B. Jönsson 1997). Während keine vergleichbare Daten über gleich große Huftieren verfügbar sind, weisen der starke Einfluss des Körperzustands auf die Reproduktionsleistung, die geringe Fruchtbarkeit und die hohe durchschnittliche Überlebensrate der Frischlinge von der Geburt bis zur Entwöhnung (s. Gaillard et al. 2000 zur Überprüfung) bei Wildschweinen sowie ihre Position eher am *capital breeder*-Ende des Kontinuums (z. B. Festa-Bianchet et al. 1998) darauf hin, dass aktuelle Ressourcen zum Zeitpunkt der Wurfens auf den jährlichen Reproduktionserfolg wesentlich weniger Einfluss haben als Körperreserven. Auch das Nahrungsangebot im laufenden und in den vergangenen Jahren beeinflusste den Anteil der juvenilen in der Fortpflanzung befindlichen Bachen. Umweltbedingte maternale Effekte (z. B. Mousseau und Fox 1998) können daher die weibliche Reproduktionsleistung beeinflussen. Da die Mastproduktion eine unvorhersehbare *pulsed resource* darstellt (z. B. Ostfeld und Keesing 2000), ist die Futtermenge in einem bestimmten Jahr ein schlechter Anhaltspunkt für die Ressourcen, die den juvenilen Tieren zum voraussichtlichen Zeitpunkt ihrer ersten Fortpflanzung im folgenden Jahr zur

Verfügung stehen. Die Mutter-Nachkommen-Ähnlichkeit beim juvenilen Massewachstum könnte höher sein, wenn die Verfügbarkeit der Ressourcen begrenzt ist; so beschrieben für rote Eichhörnchen (*Tamiasciurus hudsonicus* Erxleben 1777) bei geringer Verfügbarkeit von Fichtenzapfen (McAdam und Boutin 2003). Kompensatorisches Wachstum wäre eine Erklärung dafür, wie juvenile Bachen die Mindest-Körpermasse für die Fortpflanzung bei geringer Ressourcenverfügbarkeit in einem bestimmten Jahr erreichen können.

Table 3. Body mass and age at first reproduction of female wild boar in populations with contrasting hunting pressure

Studied area, Localization	Studied years (hunting season)	Hunting information	Reproduction	References
Chambord, France	1986/87 to 1988/89	7.5–9.5 hunted wild boar/100 ha	In February, 16% (N = 4/25) of juvenile females weighing between 26.8 and 30 kg live mass (i.e. 20 and 24 kg dressed mass) were observed in oestrus. Threshold body mass between 26.8 and 33 kg live mass (i.e. 20 and 25 kg dressed mass)	Unpublished data (ONCFS and Domaine Nationale de Chambord)
Châteauvillain, France	1983/84 to 2004/05	5.21 hunted wild boar/100 ha (± 2.66 , range: 0.64–9.27)		This study
Valle Medio de l'Ebro, Zaragoza, Spain	1994/95 to 2005/06	32% of hunted females are less than 1 year of age for an estimated density of less than 1 wild boar/100 ha (high hunting pressure) Observed life expectancy: 6 years	29.4% (N = 5/17) of juvenile females were pregnant The mean observed body mass in juveniles was 34.6 ± 9.7 kg	Herrero et al. 2008
Grésigne, France	1978/79 to 1980/81	0.5–0.7 hunted wild boar/100 ha	No reproduction in juveniles although there was a good acorn mast in 1978	Pépin et al. 1987
Regions of Trás-os-Montes, Beiras, Alentejo Portugal	1999/00 and 2000/01	0.595 hunted females wild boar/100 ha (Beiras) 1.315 hunted females wild boar/100 ha (Alentejo)	In Beiras, a minimum threshold body mass of 33 kg live mass (i.e. 25 kg dressed mass) was observed in juveniles No reproduction was observed in juveniles in Alentejo	Spitz et al. 1984 Fonseca et al. 2004
Pirineo Occidental, Huesca, Spain	1990/91 to 1992/93	0.63 hunted wild boar/100 ha for an estimated density of 3.3 wild boar/100 ha (low hunting pressure) 30.7% of hunted females are less than 1 year of age Observed life expectancy: 10 years	6.7% (N = 1/15) of juvenile females were pregnant The mean observed body mass in juveniles was 24.6 ± 6.5 kg	Herrero et al. 2008

Populations facing high hunting pressure occur in italics. In Portugal, data are coming from females hunted by Montarias, a driven hunt with dogs. Montarias represents between 30% and 50% of the total hunting bag (C. Fonseca, pers. comm.).

Tabelle 3. Körpermasse und Alter weiblicher Wildschweine unter unterschiedlichem Jagddruck bei der ersten Fortpflanzung

Studienort Ortsbestimmung	Studienjahre (Jagdsaison)	Jagdinformation	Reproduktion	Referenzen
<i>Chambord, Frankreich</i>	1986/87 bis 1988/89	7,5-9,5 geschossene Wildschweine/100 ha	Im Februar befanden sich 16% (N=4/25) der juvenilen Bachen mit einem KGW von 26,5-30 kg Lebendmasse (d.h. 20 u. 24 kg ausgenommen) im Oestrus.	Unveröffentlichte Daten (ONCFS und Domaine National de Chambord)
<i>Châteauvillain, Frankreich</i>	1983/84 bis 2004/05	5,21 geschossene Wildschweine/100 ha ± 2,66, Bereich: 0,64-9,27	Grenzwert Körpermasse zw. 26,8 u. 33 kg Lebendgewicht (d.h. 20 und 25 kg ausgenommen)	Vorliegende Studie
<i>Valle medio de l'Ebro, Spanien</i>	1994/95 bis 2005/06	32% der geschossenen Bachen sind jünger als 1 Jahr, bei geschätzter Bestandsdichte von wenige als 1 Wildschwein/100 ha (hoher Jagddruck) Lebenserwartung: 6 Jahre	29,4% (N=5/17) der geschossenen juvenilen Bachen sind trächtig. Durchschnittliche untersuchte Körpermasse der juvenilen Bachen: 34,6 kg, ± 9,7 kg	Herrero et al. 2008
<i>Grésigne, Frankreich</i>	1978/79 bis 1980/81	0,5-0,7 geschossene Wildschweine/100 ha	Trotz guter Eichelmast 1978 keine Fortpflanzung juveniler Bachen	Pépin et al. 1987 Spitz et al. 1984
<i>Regionen Trás-os-Montes, Beiras, Alentejo, Portugal</i>	1999/00 and 2000/01	0,595 geschossene Bachen/100 ha (Beiras) 1,315 geschossene Bachen/100 ha (Alentejo)	Beiras: Mindest-Grenzwert Körpermasse 33 kg Lebendgewicht (d.h. 25 kg ausgenommen) bei juvenilen Bachen. Keine Reproduktion bei juvenilen Bachen in Alentejo.	Fonseca et al. 2004

Pirineo Occidental, Huesca, Spanien 1990/91 bis 1992/93 0,63 geschossene Wildschweine/100 ha bei einer geschätzten Bestandsdichte von 3,3 Wildschweinen/100 ha (niedriger Jagddruck). 30,7% der geschossenen Bachen sind jünger als 1 Jahr. Lebenserwartung: 10 Jahre

6,7% (N=1/15) der juvenilen Bachen waren tragend. Durchschnittliche Körpermasse bei juvenilen Bachen: 24,6 kg ± 6,5 kg

Herrero et al. 2008

Populationen mit hohem Jagddruck werden in Kursivschrift angegeben. Die Daten aus Portugal stammen von Tieren, die im Rahmen von Montarias (Treibjagden mit Hunden) geschossen wurden. 30 – 50% der Gesamtstrecke werden dort bei Montarias erlegt (persönlicher Kommentar C. Fonseca).

Unsere Studienergebnisse belegen die wichtige Rolle der Klimaabweichungen bei der Bestimmung der Reproduktionsleistung weiblicher Tiere über deren Ernährungszustand. Der Anteil der Bachen in der Fortpflanzung wurde positiv beeinflusst (i) durch unterdurchschnittliche Temperaturen und Niederschläge im Frühjahr während einer länger andauernden Periode mit qualitativ hochwertigem Futter (Langvatn et al. 1996) sowie Vorräten an Zwiebelgewächsen (Fenner 1998) and (ii) durch einen regnerischen und heißen Sommer während einer länger andauernden starken Vegetations-Wachstumsperiode (Fenner 1998) sowie dem Verzehr von Regenwürmern (Baubet, Ropert-Coudert und Brandt 2003; Abb. 4).

Schlussfolgerung

Wir haben gezeigt, dass die Steuerung des Oestrus bei weiblichen Wildschweinen durch Umweltfaktoren wie Klima und Futtermittelverfügbarkeit stark beeinflusst wird. Darüber hinaus wurde gezeigt, dass multipare Bachen den Zeitpunkt ihres Oestrus regeln können. Diese kurzfristige Anpassung führt zu einer Zeitverzögerung bei der Reproduktion (d.h. die Trächtigkeit beginnt nicht in jedem Jahr im gleichen Monat), so dass sowohl der Zeitpunkt der Geburten als auch die Wachstumsdauer für juvenile Tiere im Lauf der Jahre variiert.

Unsere Resultate zeigten weiterhin, dass juvenile Tiere einen großen Beitrag zur jährlichen Vergrößerung der Rotte beitragen, möglicherweise als Folge des hohen Jagddrucks, dem die Wildschweine in der untersuchten Population ausgesetzt sind.

Die meisten Bachen erleben nicht mehr als zwei oder drei Trächtigkeiten, bevor sie sterben oder abgeschossen werden. Der Selektionsdruck sollte daher zu verstärkter früher Reproduktionsleistung führen, und die juvenilen Tiere sollten trotz der Möglichkeit einer geringeren Größe im Erwachsenenalter oder einer kürzeren Lebenserwartung mehr Energie in die Fortpflanzung investieren (Festa-Bianchet 2003; Garel et al. 2007). Da in der von uns beobachteten Population die Generationsdauer besonders kurz war (d.h. ca. 2 Jahre, Gaillard, Vassant und Klein 1987), während sie bei anderen ähnlich großen Pflanzenfressern deutlich länger ist (d.h. 7 Jahre, Gaillard et al. 2008), sollte der Selektionsvorteil der jährlichen Fortpflanzung bei Wildschweinen größer sein als bei Huftieren ähnlicher Größe (s. ähnliche Argumente bei Stenseth und Dunlop 2009). Die von uns beschriebene

geringe Mindestkörpermasse und die kurze Generationsdauer haben zusammen möglicherweise große Auswirkungen sowohl auf das Wachstum der Population als auch auf die entsprechenden Parameter. **Die frühe Fortpflanzung bei geringer Körpermasse könnte bei Wildschweinen eine Reaktion auf den hohen Jagddruck sein.**