

University of Nebraska - Lincoln

DigitalCommons@University of Nebraska - Lincoln

Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei  
/ Exploration into the Biological Resources of  
Mongolia, ISSN 0440-1298

Institut für Biologie der Martin-Luther-Universität  
Halle-Wittenberg

2005

# Zur Populationsökologie und Raumnutzung der Steppenwühlmaus *Microtus brandti* (Radde, 1861) in der Fortpflanzungsperiode

Ulrich Zöphel

Radebeul, Germany, ubzoephel@aol.com

N. Dawaa

National University of Mongolia

Follow this and additional works at: <http://digitalcommons.unl.edu/biolmongol>



Part of the [Asian Studies Commons](#), [Biodiversity Commons](#), [Desert Ecology Commons](#), [Environmental Sciences Commons](#), [Nature and Society Relations Commons](#), [Other Animal Sciences Commons](#), [Population Biology Commons](#), [Terrestrial and Aquatic Ecology Commons](#), and the [Zoology Commons](#)

Zöphel, Ulrich and Dawaa, N., "Zur Populationsökologie und Raumnutzung der Steppenwühlmaus *Microtus brandti* (Radde, 1861) in der Fortpflanzungsperiode" (2005). *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei / Exploration into the Biological Resources of Mongolia*, ISSN 0440-1298. 135.

<http://digitalcommons.unl.edu/biolmongol/135>

This Article is brought to you for free and open access by the Institut für Biologie der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg at DigitalCommons@University of Nebraska - Lincoln. It has been accepted for inclusion in *Erforschung biologischer Ressourcen der Mongolei / Exploration into the Biological Resources of Mongolia*, ISSN 0440-1298 by an authorized administrator of DigitalCommons@University of Nebraska - Lincoln.

Erforsch. biol. Ress. Mongolei (Halle/Saale) 2005 (9): 261–272

## Zur Populationsökologie und Raumnutzung der Steppenwühlmaus *Microtus brandti* (Radde, 1861) in der Fortpflanzungsperiode<sup>1</sup>

U. Zöphel & N. Dawaa (†)

### Abstract

During the growing season between 1988 and 1990 the population biology of Brandt's vole (*Microtus brandti*) was observed in a population near Ulaanbaatar. Mark-recapture techniques (1.438 markings, 19.606 recaptures in total) and complementary methods were used. The density maximum was observed in July with 98 (1988); 169 (1989) and 94 (1990) individuals/ha and the population fluctuated by a factor of 7.4.

At the beginning of reproductive period the males disperse over a minimum distance of one female home range whereas the females do not migrate after winter. The typical mating system is promiscuity. Youngsters have been recorded from the beginning of May until the middle of August (rarely until the beginning of September). After hibernation the females can give birth three times during one season. Females born in May become sexually active after one month and give birth twice before the inset of winter. In contrast to that those females born in June or later reproduce only in the next year. On average one litter comprises 7.6 specimens with 5.4 getting independent. The fertility of females belonging to different cohorts (birth months) is significantly different. Reproductive males suppress the sexual maturation of the immature males usually until the next spring.

At the end of April on average 2 females (1-5) and 1 male (seldom up to 4 specimens) live at one winter burrow. The home range of an adult male is roughly 2.500 m<sup>2</sup> often overlapping those of neighboring males. The spatial demands of adult females are less with home range sizes of about 1.500 m<sup>2</sup>. They raise their young in special nests - sometimes together with other females. In the middle of August the mother families ("Sippen") start to defend territories with a diameter of 40 m. Within these areas the winter burrows are being built. For modelling population dynamics the different ecological strategies of the cohorts have to be taken into account. The understanding of the population cycles requires the combination of the investigations of sub-populations with observations at the population level.

**Keywords** population ecology, rodent, steppe, Arvicolidae, *Microtus brandti*, abundance, reproduction, social organization, home range.

### Einleitung

Kleinsäuger beeinflussen in den Steppengebieten der Mongolei durch das Graben von Bauen, das Anlegen unterirdischer Futtermvorräte und ihre Fraßtätigkeit die Ökosysteme nachhaltig (Kucuruk, 1985). Dadurch lösen sie Sukzessionsreihen der Bodenbildung und Vegetationsentwicklung aus, bedingen die Mosaikhaftigkeit der Steppen (Dmitriev et al., 1990) und sind letztlich ein wichtiger Faktor für deren Dynamik und Vielfalt. Eine herausragende Rolle spielt dabei die Steppenwühlmaus *Microtus brandti* infolge ihrer ausgeprägten Massenvermehrungen. In Weidegebieten gerät die Art in Gradationsphasen aber auch in Futterkonkurrenz zum Vieh und verursacht wirtschaftliche Probleme (Dawaa, 1985; Avirmed, 1989).

Daraus erwächst die Notwendigkeit einer Überwachung der Populationsentwicklung von *Microtus brandti* und der Prognose des raum-zeitlichen Musters der Gradationen. Die im Rahmen der kooperativen Forschungstätigkeit der Universitäten Halle und Ulaanbaatar geführten

<sup>1</sup>Results of the Mongolian-German Biological Expedition since 1962, No. 253.

populationsökologischen Untersuchungen sollen dazu zum besseren Verständnis der Bionomie der Steppenwühlmaus beitragen.

## Material & Methoden

Das Beobachtungsgebiet Davaany Sörlög liegt 28 km WNW der mongolischen Hauptstadt Ulaanbaatar (47° 56' N/106° 25' E, 1.380 m ü. NN) am Nordrand des geschlossenen Verbreitungsgebietes der Art. Die Vegetation ist hier in einer weiten Talsenke am SW-Rand des Chentej-Gebirges ihrem Charakter nach Wiesensteppe, jedoch durch übermäßige Beweidung mit Pferden, Schafen, Ziegen und Rindern stark degradiert. Die Vegetation wächst geschlossen selten über 10 cm Höhe hinaus und bietet dadurch der Steppenwühlmaus günstige Lebensbedingungen. Dominierend sind Pflanzenarten wie *Carex duriuscula*, *Artemisia adamsii*, *Heteropappus altaicus* und *Cleistogenes squarrosa*, die eine Überweidung anzeigen. Der Boden im Bereich der untersuchten Ansiedlung der Steppenwühlmaus ist ein verhältnismäßig tiefgründiger Kastanosem über verschütteten, fossilen Bodenhorizonten.

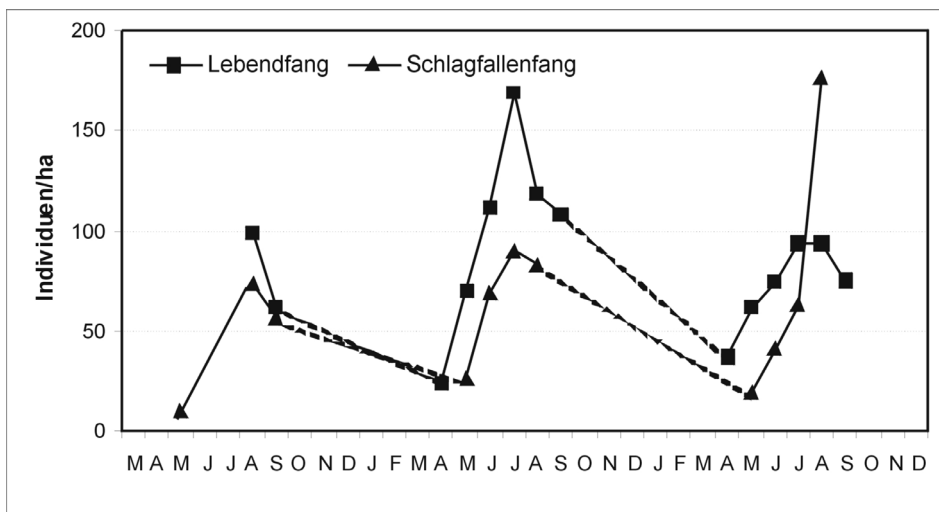
Die streng kontinentalen Klimabedingungen mit ausgeprägtem Tages- und Jahresgang der Lufttemperatur (Monatsmittel der Lufttemperatur im Januar -26,5 °C, im Juli 17,6 °C) prägen die Lebensbedingungen stark. Der Winter ist sehr lang und schneearm, eine geschlossene Schneedecke bildet sich kaum aus. Die Hauptniederschläge fallen im Sommer (Anfang Juni bis Ende Juli ca. 180 mm, das entspricht ca. 3/4 des Jahres-Niederschlages; Daten aus Nazagdorž, 1988).

Auf einer 10 ha großen Untersuchungsfläche wurde eine relativ isolierte Ansiedlung der Steppenwühlmaus in der Nähe eines Brunnens durch Fang-Wiederafang untersucht. Ab August 1988 bis Anfang Oktober 1990 wurde während der Vegetationsperiode mit 58 Sykora- und 20 Sturzfällen (Sykora, 1973) in monatlichem Turnus die gesamte Ansiedlung etappenweise abgefangen. Dabei wurden die Fallen jeweils über drei Tage an gleicher Stelle exponiert. Als Köder dienten mit Sonnenblumenöl getränkte Weißbrotstücken. Die Standorte der in Gruppen zu vier bis fünf Stück pro Bau gestellten Fallen lagen vor stark belauenen Eingängen. Die Fallen wurden zwischen ca. 06:00 und 18:00 Uhr Ortszeit in stündlichem Rhythmus kontrolliert. Bei starker Einstrahlung und Windstille waren nahezu unausgesetzte Kontrollen erforderlich, da die Tiere sonst unter Wärmestress litten. Zeitweise mußten die Fallen in den Mittagsstunden geschlossen werden.

Während der Untersuchung wurden 1.438 Tiere individuell markiert und 19.606 Wiederafänge getätigt, d. h. durchschnittlich jedes Tier fast 14mal wiedergefangen. Dabei wurden jeweils in einem Kunststoffbeutel Geschlecht, Masse, Kopf-Rumpf-Länge und Reproduktionsmerkmale (Vaginalperforation, Laktation, offensichtliche Trächtigkeit bei den ♀♀; Lage und Größe der Testes bei den ♂♂) untersucht sowie Fangzeit und Aufenthaltsort ermittelt. In vielen Fällen konnten Wurfgeschwister aufgrund gleichen Entwicklungszustandes und räumlich engen Vorkommens erfaßt und durch die räumliche Beziehung, vorher festgestellte Trächtigkeit und weitere Indizien Muttertieren zugeordnet werden.

Ergänzend zum Lebendfang erfolgten in der Umgebung der Ansiedlung monatlich Schlagfallenfänge auf mindestens fünf Bauen. Die dabei erlangten Tiere wurden gewogen, vermessen und der Reproduktionszustand genauer untersucht, bei den ♀♀ durch Quetschpräparation (Zöphel, 1991). Als Bezugsfläche bei der Abundanzbestimmung diente der von den Tieren beständig genutzte Raumbereich mit 20 m Radius um besetzte Winterbaue.

Weiterhin erfolgten an farbmarkierten Tieren (Pikrinsäure, Nyanzol D) visuelle Beobachtungen zum Verhalten, der Tagesrhythmik und der Größe der Aktionsbereiche von einem 3 m hohen Ansitz aus mittels Fernglas 10x50. Zusätzlich zur kontinuierlichen Beobachtung wurden in 5 min-Intervallen Aufenthaltsort und Verhaltensformen von den ausgewählten Tieren protokolliert. Grabungen an Bauen und diverse Kartierungen dienten als weitere Untersuchungsmethoden.



**Abbildung 1:** Verlauf der Populationsdynamik vom *Microtus brandti* (Individuen/ha) in Davaany Sörlög nach Lebend- (10 ha) und Schlagfallenfängen

## Ergebnisse & Diskussion

### Populationsdynamik im Untersuchungsgebiet Davaany Sörlög

Die 1988 bis 1990 untersuchte Ansiedlung der Steppenwühlmaus befand sich in einer Phase geringer Populationsdichte. Die maximalen Abundanzwerte jeweils im Juli erreichten 98 (1988); 169 (1989) und 94 (1990) Individuen/ha. Im Extrem lebten dabei im April 1989 mindestens 79 und im August des Jahres 581 Tiere gleichzeitig in der Ansiedlung. Die Subpopulation vergrößerte sich tendenziell über die drei Jahre hin, was sich in der Zahl der besetzten Winterbaue im Herbst widerspiegelte: 1987 - 13 oder 14 (Rekonstruktion); 1988 - 23; 1989 - 37; 1990 - 36.

Im Zentrum der Ansiedlung kam es zu einer Verdichtung der Winterbaue von 4 auf 10 Baue/ha. Auch in der Umgebung des Untersuchungsgebietes entstanden isoliert neue, kleinere Ansiedlungen bzw. wuchsen bestehende an. Dargestellt sind auch die mittels Schlagfallen-Fang in kleinen, isolierten Ansiedlungen ermittelten Abundanzwerte. Zumeist liegt die Dichte unter der in der größeren Teilpopulation, die mittels Lebendfang untersucht wurde.

Die Zahl der Tiere in der Ansiedlung fluktuierte zwischen April und Juli im Jahre 1989 mit einem Faktor von 7,4; 1990 aber nur von 2,6 (Abbildung 1). Im Jahre 1990 verhinderten erhöhte Jungenverluste, offensichtlich bedingt durch hohe Niederschläge im Juni und Juli, und vermehrte Krankheitsfälle unter den Alttieren den erwarteten weiteren Populationsanstieg. Der auffällige Rückgang der Abundanz im August eines jeden Jahres rührt nicht von erhöhten Verlusten her, sondern begründet sich in der beginnenden Anlage neuer Winterbaue. Dadurch vergrößert sich die Bezugsfläche.

Als Predatoren traten Hochlandbussard (*Buteo hemilasius*), Sakerfalke (*Falco cherrug*), Rötelfalke (*Falco naumanni*) und Korsak (*Vulpes corsac*) in Erscheinung. Die dadurch bedingte Mortalität im Sommerhalbjahr liegt für die kontrollierte Ansiedlung langfristig schätzungsweise bei etwa einem bis zwei Individuen/Tag. Verluste durch Emigration sind nicht zu beziffern. Direkte Nachweise einer Abwanderung aus der Ansiedlung gelangen in vier Fällen bei Kontrollfängen in der Umgebung in Distanzen zwischen 410 und 640 m.

Das Geschlechterverhältnis (GV; Anzahl ♀♀/Anzahl ♂♂) unterliegt regelmäßigen Schwan-

**Tabelle 1:** Geschlechterverhältnis der reproduktionsaktiven Individuen (= GV ♀♀/♂♂) und Anteil der reproduktionsaktiven ♂♂ (= Anteil ♂♂) in einer Ansiedlung der Steppenwühlmaus (Davaany Sörlög 1988–1990).

Monat	GV ♀♀/♂♂			Anteil ♂♂		
	1988	1989	1990	1988	1989	1990
April	-	2,04	1,61	-	30,6	38,3
Mai	-	1,91	1,47	-	9,8	20
Juni	-	1,9	1,42	-	5,4	12
Juli	-	2,88	2,36	-	2,8	5,8
August	2,5	3,33	2,15	1,8	2,1	3,2
September	2	3,89	1,91	2	1,7	3,5

kungen (Tabelle 1). Im April überwiegen in der Teilpopulation nach der Zerstreuung unter den Überwinterern die ♀♀ um den Faktor 1,82 (n = 296) gegenüber den ♂♂, während bei hohem Anteil diesjähriger Tiere im September das GV insgesamt fast ausgeglichen ist (0,95; n = 1.382). Unter den reproduktiven Individuen dominieren zu diesem Zeitpunkt dagegen die ♀♀ noch stärker als im Frühjahr (GV: 2,62; n = 94). Der Anteil reproduktionsaktiver ♂♂ in der Population sinkt ab April außerordentlich rasch ab und liegt im Juli deutlich unter 10 %.

Nach den Angaben von Dawaa (1986) und Dmitriev (1986) über das räumliche Verteilungsmuster der Art handelt es sich auf der Untersuchungsfläche vermutlich nur um eine zeitweilig bestehende Ansiedlung, nicht um einen Überlebensort. Wahrscheinlich haben die Steppenwühlmäuse hier erst in jüngerer Zeit zugenommen. Aus alten Bauen und Kotresten war erkennbar, daß nur wenige Jahre zuvor unweit des Brunnens ein dichtes Vorkommen des Daurischen Pfeifhases (*Ochotona daurica*) bestand. Daraus ist zu schließen, daß die Degradation der Wiesensteppe durch Weidevieh und damit die Begünstigung der Steppenwühlmaus erst vor wenigen Jahren erfolgt sein konnte.

Nach Kuceruk & Dunaeva (1948) sind in Spitzenjahren Herbsdichten bis über 1.000 Individuen/ha zu beobachten. Dawaa (1986) ermittelte mit Lochtretmethodik saisonale Abundanzschwankungen um das 1,5 bis 9-fache. Gemäß den von Chruscelevskij (1954b) bei Abfängen auf jeweils 20 Bauen und Linientaxierungen der Baue konstatierten Abundanzen lagen die Fluktuations-Faktoren in Transbaikalien zwischen 1,8 und 8,3. Nach Bannikov (1954) kann eine Population im Laufe einer Saison real um einen Faktor größer als 15, nach Dmitriev (1986) sogar um einen von 30 anwachsen.

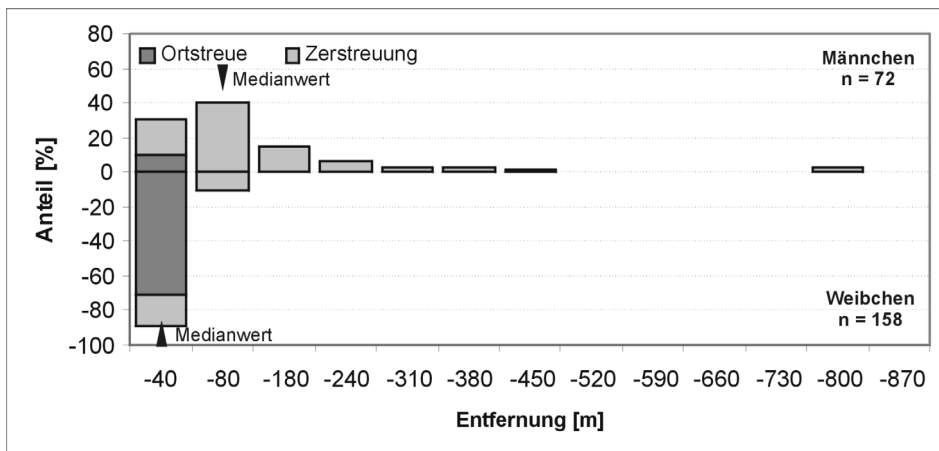
Dmitriev et al. (1980) schätzten bei einer Lebendfang-Untersuchung im August/September in einer Ansiedlung mit höherer Populationsdichte den Anteil von Emigranten mit 9 % pro Woche ab. In der untersuchten Teilpopulation war der Wert mit Sicherheit niedriger.

Dmitriev (1986) fand in Steppen des Changai unter den adulten Tieren noch stärkere Verschiebungen des GV. Nach der Überwinterung überwogen die ♀♀ um das 3fache. Im August/September lag das GV bei 4, in einer Ansiedlung in der Trockensteppe nach Dmitriev et al. (1980) bei 5.

**Zerstreuung am Beginn der Reproduktionsperiode**

Eine auffällige Differenz zwischen den Geschlechtern besteht im Grad der Verlagerung der Aktivitätszentren (= Ort höchster Wiederfanghäufigkeit) vor und nach der Überwinterung (Abbildung 2). Unter Ortstreue wird eine Verlagerung des Ortes der höchsten Wiederfanghäufigkeit zwischen zwei Fangperioden bis höchstens 20 m verstanden. Die in der Abbildung 2 gewählte Klasseneinteilung von 40 m entspricht etwa dem Durchmesser des Belaufgebietes eines ♀.

Die vorjährigen ♂♂ siedeln aus der Überwinterungsgemeinschaft im Mittel mindestens 80 m



**Abbildung 2:** Umfang der Zerstreuung im Frühjahr bei *Microtus brandti* (Davaany Sörlög, 1988–1990).

( $n=77$ ) um. Damit haben sie sich eindeutig aus ihrem Wohngebiet vom Vorherbst heraus begeben und den Aktionsbereich mindestens einer Sippe überquert. Eine Vorzugsrichtung ist nicht erkennbar. Nur ein geringer Anteil von ca. 10 % ( $n=5$ ) der  $\sigma\sigma$  ist in diesem Zeitraum als ortstreu zu bezeichnen. Wahrscheinlich überwindet eine unbestimmte Zahl von  $\sigma\sigma$  bei der Zerstreuung auch weitere Entfernungen. So waren zwei  $\sigma\sigma$  aus dem Untersuchungsgebiet abgewandert (570 und 640 m Entfernung), ihr Wiederfang erfolgte bei Kontrollfängen im Umfeld der Untersuchungsfläche. Diese beiden Nachweise von Emigration aus der Ansiedlung gelangen jedoch erst im Juni/Juli. Aber die betreffenden Tiere konnten nach der Überwinterung auf der Kontrollfläche nicht mehr gefangen werden.

Die  $\text{♀♀}$  dagegen verhalten sich nach der Überwinterung mehrheitlich ortstreu, ca. 70 % ( $n=109$ ) der Tiere wurden im Wohngebiet der Wintergemeinschaft vom Vorherbst wiedergefangen. Die mittlere Wiederfangentfernung beträgt 12 m ( $n=152$ ). Sie liegt damit deutlich unter dem Radius des Aktionsbereiches eines  $\text{♀}$ . Die wenigen Umsiedlungen innerhalb der Ansiedlung (bis 78 m) erfolgen ungerichtet. Es gibt keine Hinweise darauf, daß überwinterte  $\text{♀♀}$  aus der Ansiedlung abwanderten.

Hinweise auf Immigration nach der Überwinterung liefern Fänge unmarkierter Tiere (19  $\sigma\sigma$ , 14  $\text{♀♀}$ ). Angesichts des GV in der Subpopulation besteht auch hier ein deutlicher  $\sigma\sigma$ -Überschuß.

Da Chruscelevskij (1954a) Ende März noch ein ausgeglichenes GV in den Ansiedlungen feststellte, kann angenommen werden, daß bis 50 % der  $\sigma\sigma$  bei der Zerstreuung emigrieren. Daraus kann auch abgeleitet werden, daß die Zerstreuung der  $\sigma\sigma$  mit Auflösung der Wintergemeinschaften Anfang April erfolgt und die Fortpflanzungszeit einleitet. Das wird wiederum durch Chruscelevskij (1954a) gestützt, der Ende März/Anfang April in Transbaikalien eine sehr hohe Laufaktivität der  $\sigma\sigma$  feststellte und beobachtete, daß sie sich bis zu 200 m von ihren Bauen entfernen. Er stellte dieses Verhalten in einen unmittelbaren Zusammenhang zur Paarungsaktivität.

Nach Bannikov (1954) fördert bei hoher Populationsdichte der Nahrungsmangel im Frühjahr um die Baue die Auswanderung. Dabei sollen nach Chruscelevskij (1949) Entfernungen bis 20–25 km zurückgelegt werden. Wenn nach Bannikov (1954) die Zerstreuung in direktem Zusammenhang mit dem Nahrungsmangel stünde, müßten die  $\text{♀♀}$  in gleichem Maße dieses Verhalten zeigen. Unserer Ansicht nach ist dieses geschlechtsspezifische Ansiedlungsverhalten mit dem

**Tabelle 2:** Reproduktionsparameter von *Microtus brandti*-♀♂ aus Davaany Sörlög (1988–1990).

Reproduktionsparameter	Ø	Min	Max	s	n
Anzahl Gelbkörper	7,9	5	13	1,8	136
Anzahl Embryonen	7,6	3	12	2	66
Anzahl Uterusnarben	6,9	4	11	1,4	58
Anzahl selbständige Junge	5,4	1	9	1,9	182

Eintritt der Geschlechtsreife der ♂♂ verbunden. Es verringert auch den Inzucht-Grad innerhalb einer Ansiedlung und kann bei erfolgreicher Immigration der ♂♂ zum Genaustausch zwischen Subpopulationen führen. Weiterhin können abwandernde ♂♂ Pioniere bei der Besiedlung aktuell nicht besetzter Räume sein.

### Reproduktion und Entwicklung der Jungtiere

Die Reproduktionszeit der Steppenwühlmaus ist zeitlich stark beschränkt. Die ♂♂ werden vermutlich ab Ende März geschlechtsaktiv. Die reproduktionsaktiven ♂♂ sind durch ihre Körpergröße und die dunkle Pigmentierung der "scrotalen" Bereiche kenntlich. Ein gutes Gradmaß für ihre Fortpflanzungsaktivität ist die Länge der Testes. Sie erreicht ihr Maximum im Juni. Im August beginnt eine rasche Regression der Gonaden, so daß ab September die Fortpflanzungsaktivität der ♂♂ ruht. Ab April muß auch die Geschlechtsreife der ♀♀ eintreten. Erste Ovulationen führen oft nicht zu einer Trächtigkeit, wovon Anfang Mai die vorhandenen Follikelreste zeugen. Würfe wurden ab Anfang Mai bis in die zweite Augushälfte festgestellt, wenige Geburten erfolgten noch Anfang September.

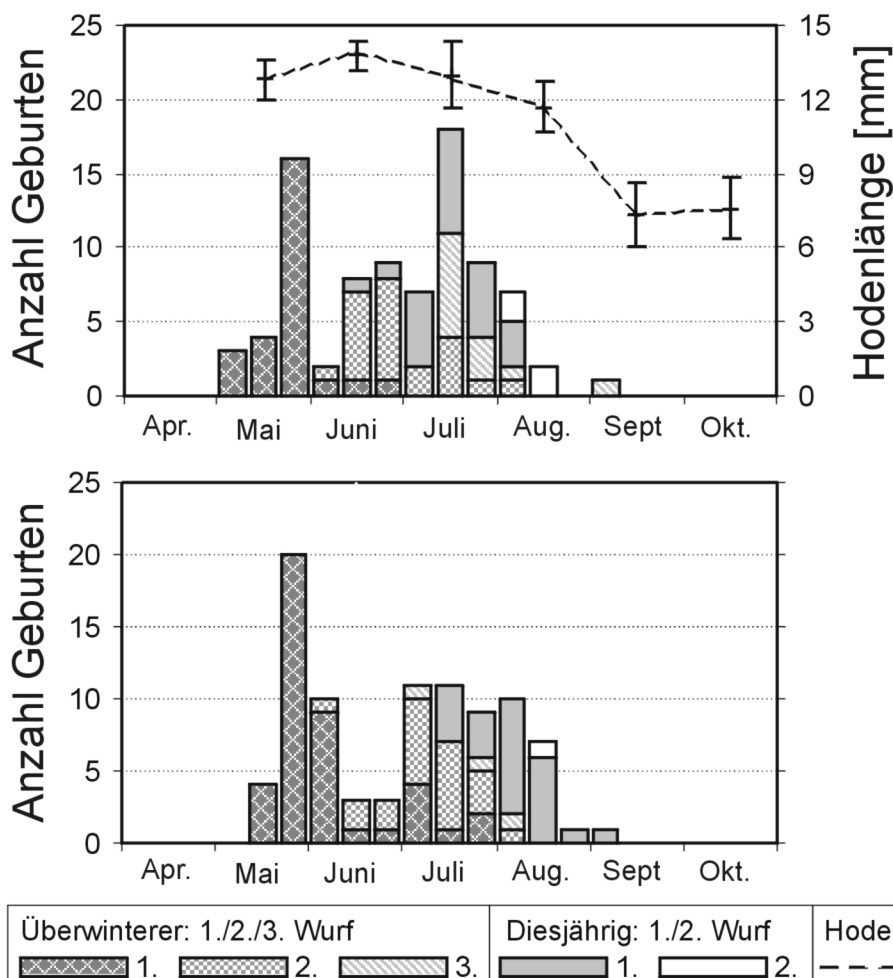
Als Paarungssystem herrscht wahrscheinlich Promiskuität vor. Das konnte in zwei Fällen durch Beobachtung individuell farbmarkierter Tiere bestätigt werden. Bei der visuellen Beobachtung wurde festgestellt, dass sich ein ♀ vor- und nachmittags mit verschiedenen ♂♂ paarte. Ein anderes ♀ kopulierte innerhalb einer Stunde mit unterschiedlichen Partnern. Es wurde auch beobachtet, daß ♀♀ bestimmte ♂♂ zur Paarung auswählten und andere wegbissen. Kopulationen wurden nur am frühen Morgen und am späten Nachmittag beobachtet.

Die aus dem Gesamtmaterial der Tot- und Lebendfänge ermittelten Reproduktionsparameter sind tabellarisch zusammengestellt (Tabelle 2). Daraus ist auch die Höhe der prä- und postnatalen Mortalität abschätzbar, die bei 13 % bzw. 28 % liegt. Bei ca. 8 % der Trächtigkeiten wurden aufgrund von Diskrepanzen zwischen der Anzahl der Gelbkörper und der der Embryonen eineiige Zwillinge festgestellt.

Die Jungen werden in 15 bis 25 cm großen unterirdischen Nestern geboren und aufgezogen. Dazu wird nicht das Überwinterungsnest genutzt, sondern entweder ein Nest in einem alten Winterbau im Außenbereich einer ehemaligen Vorratskammer neu errichtet oder ein spezieller Sommerbau angelegt. Die Jungen liegen inmitten einer Kugel aus fein zerfasertem Pflanzenmaterial. Im Mai zogen in ca. 20 % (n = 23) der Fälle zwei (bis drei) ♀♀ ihre Jungen im gleichen Bau und wahrscheinlich in einem Gemeinschaftsnest auf. In einzelnen Fällen erfolgte eine gemeinschaftliche Jungenaufzucht auch zu späterem Zeitpunkt, wie beim Ausgraben eines Baues Anfang Juli direkt bestätigt werden konnte. Zweimal wurden Jungentransporte zur Verlagerung des Neststandortes bis etwa 20 m beobachtet. Dieses Verhalten kann mit aggressiven Auseinandersetzungen reproduktiver ♀♀ und der Vergrößerung ihrer Aktionsbereiche im Jahresverlauf zusammenhängen.

Ein ♀ ist befähigt, in seinem Geburtsjahr bis zwei, nach der Überwinterung bis drei Würfe innerhalb einer Reproduktionsperiode aufzuziehen. Gehäuft wurden Geburten Ende Mai und Mitte Juli beobachtet. Der erste Gipfel ergibt sich aus der ziemlich gleichzeitig einsetzenden Reproduktion nach der Überwinterung, der zweite durch die Geschlechtsreife der im Mai und



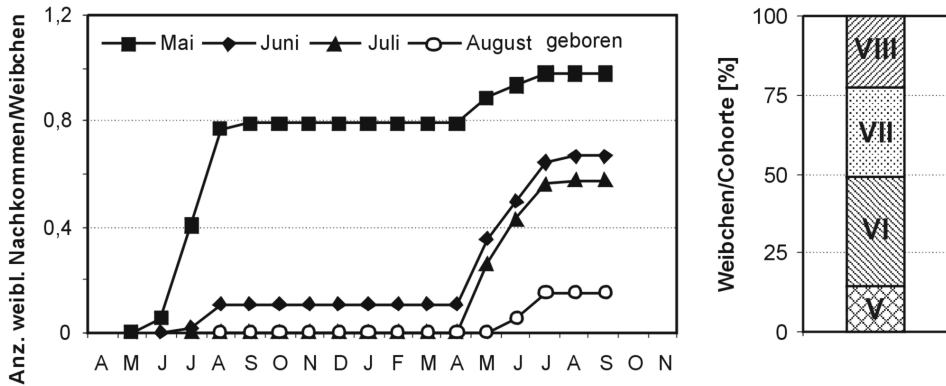


**Abbildung 3:** Verteilung erfolgreicher Würfe von *Microtus brandti* 1989 und 1990 und Hodenlänge reproduktiver Männchen (1988–1990).

Anfang Juni geborenen Weibchen im Geburtsjahr. Die Daten des Jahres 1989 zeigen dabei insofern den typischeren Verlauf als 1990 eine Reihe von Juniwürfen in einer frühen Aufzuchtphase durch anhaltende Niederschläge scheiterte (Abbildung 3). Die Daten über die erfolgten Geburten beziehen sich aber auf die an der Bodenoberfläche erscheinenden Jungtiere. Die Fertilitätskurve zeigt die Reproduktionsstrategie der ♀♀ aus den einzelnen Cohorten (Geburtsmonaten). Die im Mai und ein geringer Teil der im Juni geborenen ♀♀ reproduzieren demnach bereits in ihrem Geburtsjahr, während die ab zweiter Junidekade geborenen ♀♀ generell erst nach der Überwinterung gebären.

Der Reproduktionserfolg der ♀♀ der einzelnen Cohorten ist unterschiedlich und sinkt mit saisonal späterem Geburtszeitpunkt (Abbildung 4). Hier geht neben der Wurfgröße, der Wurfzahl und dem Aufzuchterfolg auch die Sterblichkeit der ♀♀ mit ein. Dabei wirkt sich auf den Gesamt-Reproduktionserfolg der ♀♀ des zweiten und dritten Wurfes die mehr als halbjährige Überwinterungsphase besonders aus. Die ♀♀ aus dem ersten Vermehrungszyklus im Mai besit-





**Abbildung 4:** Fertilität von *Microtus brandti*-♀♀ unterschiedlicher Cohorten (Davaany Sörlög, 1989–1990).

zen im Vergleich mit denen späterer Würfe die höchste Fitness. Ein besonderer Vorteil besteht bei jahreszeitlich frühem Reproduktionsbeginn, der eine Voraussetzung für ein rasches Populationswachstum ist. Letzteres wird weiter befördert, wenn auch die im Juni geborenen ♀♀ noch vor ihrer Überwinterung zur Vermehrung schreiten. Hier ist über die Witterung (Temperatur und Niederschläge im Frühjahr, zeitliche Lage und Intensität der Sommerniederschläge) ein deutlicher abiotischer Einfluß auf die Populationsentwicklung zu erkennen.

Die Geschlechtsreife juveniler ♂♂ wird durch die Anwesenheit adulter ♂♂ unterdrückt und tritt normalerweise nicht im Geburtsjahr sondern erst nach der Überwinterung ein (Zöphel, 1994). Nach Kutscheruk & Dunaeva (1948) und Bannikov (1954) beginnt die Reproduktionsperiode in der Mongolei allgemein ab Ende April/Anfang Mai, kann aber abhängig von der Witterung bereits im März einsetzen. Da auch das Ende der Fortpflanzungszeit zwischen den Jahren um einen Monat differieren kann, schwankt deren Dauer jahresweise um über zwei Monate (2,5 bis 5 Monate). Dmitriev (1986) beschreibt ebenfalls drei Würfe pro Saison. Nach Bannikov (1954) werfen überwinterter ♀ in günstigen Jahren bis vier-, vielleicht sogar fünfmal in einer Saison. In Transbaikalien ziehen die im Juni geborenen Tiere in ihrem Geburtsjahr regelmäßig einen Wurf auf Chruschevskij (1954a). Allerdings scheint dort auch die Vermehrungsperiode länger zu währen. Nach Stubbe et al. (1986) können 49 Tage alte ♀♀ erstmals gebären.

## Übersicht zur Raumnutzung

Ende April bewohnen durchschnittlich zwei (1 bis 5) ♀♀ und ein (selten bis 4) ♂ einen Winterbau. Während die ♀♀ klar einem bestimmten Winterbau zugeordnet werden können, nutzen die reproduktiven ♂♂ nach der Überwinterung einen größeren Aktionsraum. Bei beiden Geschlechtern ist auch nach mehr als 15 Wiederfängen die Größe der Aktionsbereiche aus Lebendfangdaten nur unzureichend erschließbar und stark streuend, weshalb hier nur die Daten aus der visuellen Beobachtung herangezogen werden (Tabelle 3).

Die Aktivität der Tiere konzentriert sich auf den Bauen (vorjährige Winterbaue, Sommerbaue, ältere, teilweise verfallene Winterbaue), die untereinander durch ein Netz von oberirdischen, vegetationsfreien Wechsell verbunden sind. Auf diesen Wechsell bewegen sich die Tiere rasch vorwärts, während ihre Fortbewegungsgeschwindigkeit beim Springen bereits in niedriger Vegetation wesentlich geringer ist. In das Netz von Wechsell sind besonders an Fraßplätzen unterirdische Schutzlöcher und -gänge eingebunden, die im Laufe der Vegetationsperiode - besonders intensiv aber im August und Anfang September (Dmitriev & Zöphel 1990) - weiter ausgebaut werden. Dieses komplizierte System aus Bauen, Gängen und Wechsell, das bereits

**Tabelle 3:** Größe der Aktionsgebiete der Steppenwühlmaus nach visuellen Beobachtungen (Davaany Sörlög 1989).

	Gebiet	Parameter	Größe	
♂♂	Gesamtgebiet	Fläche	$2.490 \pm 1.550 \text{ m}^2$	n = 9
		max. Durchmesser	$83 \pm 27 \text{ m}$	n = 9
	Kerngebiet	Fläche	$360 \pm 150 \text{ m}^2$	n = 9
		max. Durchmesser	$45 \pm 15 \text{ m}$	n = 9
♀♀	Gesamtgebiet	fläche	$1.520 \pm 960 \text{ m}^2$	n = 11
		max. Durchmesser	$60 \pm 21 \text{ m}$	n = 11
	Kerngebiet	Fläche	$400 \pm 470 \text{ m}^2$	n = 11
		max. Durchmesser	$33 \pm 19 \text{ m}$	n = 11

mehrfach beschrieben wurde (Kazanskij 1930, Chruszelevkij et al. 1952, Dawaa 1985, Schauer 1987), bietet den tagaktiven Tieren Schutz vor überraschend angreifenden Jägern (besonders *Falco cherrug*, *Falco naumanni*) und Ansitzjägern (*Buteo hemilasius*). Es verwundert deshalb nicht, daß die Steppenwühlmäuse ihre Wohngebiete nicht verlassen und sich besonders deren Kerngebiete über mehrere Wochen kaum verlagern.

Während sich bei den reproduktiven ♂♂ die Aktionsbereiche von Nachbarn randlich weit überlappen, werden dagegen die Kerngebiete aggressiv verteidigt und exklusiv genutzt. Markiert werden jedoch offensichtlich größere Bereiche als diese Kerngebiete. Auffällig ist ein Verhalten, bei dem in den Vormittags- und späten Nachmittagsstunden fast der gesamte Aktionsbereich abgelaufen, vor Eingangslöchern der Boden mit den Hinterfüßen weggescharrt und anschließend neben Kot und Harn sicher auch Sekret aus der deutlich vergrößerten Präputialdrüse abgegeben wird. Auch die Flankendrüsen sind bei diesen Tieren vergrößert und dürften bei der Geruchsmarkierung von Gängen eine Rolle spielen. Offensichtlich suchen die reproduktiven ♂♂ während dieser "Markierungsläufe" auch nach östrischen ♀♀.

Dagegen können sich bei den überwinterten ♀♀ am Beginn der Reproduktionsperiode die Zentren der Aktionsbereiche weitgehend überlappen. Die ♀♀ ziehen dann vermutlich gemeinsam die Jungen des ersten Wurfes auf. Späterhin isolieren sich ihre Aktionsbereiche stärker. Dabei fallen aggressive Verhaltensweisen jedoch kaum auf. Aufgrund der geschlechtsspezifischen Größenunterschiede der Heimgebiete überstreicht ein adultes ♂ in seinem Hauptaufenthaltsbereich die Gebiete von etwa drei adulten ♀♀, insgesamt von durchschnittlich etwa acht adulten ♀♀. Durch die weitgehende Überlappung der ♂♂-Gebiete wird ein von einem adulten ♀ bewohnter Bau wiederum von zwei bis drei ♂♂ in unterschiedlicher Intensität besucht.

Mit der wachsenden Zahl von Jungen vergrößern die reproduktiven ♀♀ ihre Aktionsbereiche ab Mai/Juni relativ kontinuierlich. Die erweiterten Mutter-Familien ("Sippen") verändern mit dem beginnenden Ausbau der zukünftigen Winterbaue sehr stark ihr Verhalten. Ab etwa Mitte August verteidigen sie gegenüber benachbart wohnenden Sippen Territorien von ca. 40 m Durchmesser, die den zukünftigen Überwinterungsbau und die Nahrungsvorräte einschließen. Dieses Verhalten wird besonders von den reproduktiven ♀♀ getragen, die ähnlich den adulten ♂♂ in der Reproduktionsperiode früh und abends dieses Territorium ablaufen, wahrscheinlich mittels Sekreten der Analdrüsen markieren und Angehörige benachbarter Sippen energisch vertreiben. Die zur Wintergemeinschaft gehörenden Jungtiere zeigen Elemente des territorialen Verhaltens in mehr spielerischer Form. Die Winterbaue und die durch ihre Lage daran gebundenen potentiellen sowie die aktuellen Nahrungsvorräte stellen so eine wichtige, räumlich begrenzte Ressource dar, die von den adulten ♀♀ und möglicherweise der gesamten Sippe verteidigt wird.

Diese Voraussetzung ergänzt die Hypothese über die Territorialität der ♀♀ von Ostfeld (1985) für eine Situation außerhalb der Fortpflanzungsperiode. Danach kann auch bei relativ gleichmäßiger räumlicher Verteilung der Nahrung unter ♀♀ grasfressender *Microtus*-Arten ter-

ritoriales Verhalten ausgeprägt werden. Die begrenzt vorhandene Ressource ist hier der Bau und die breit verteilte Nahrung erhält durch die räumliche Bindung daran eine fleckenhafte Verteilung. Die Wertigkeit von Bauen als Ressource sollte darüberhinaus auch in der Fortpflanzungszeit Beachtung finden.

Die adulten ♂♂ geben mit der im August nachlassenden Reproduktionsaktivität ihr territoriales Verhalten auf. Sie reduzieren ihren Aktionsbereich stark, beteiligen sich nicht am Ausbau der zukünftigen Winterbaue und halten sich isoliert. Wahrscheinlich können sie im Spätherbst aber noch Anschluß an Wintergemeinschaften finden, da ein ♂ zweimal überwinterte.

## Schlußfolgerungen

Die Steppenwühlmaus verkörpert mit ihrem hohen Reproduktions- und Ausbreitungspotential den Typ eines k-Strategen. In ihrer sozialen Organisation läßt sie sich jedoch nicht einfach in die von Viitala & Hoffmeyer (1985) aufgestellten Typen eines "non-regulators" bzw. "regulators" einordnen, die die soziale Kontrolle der Geschlechtsreife der Jungtiere und weitere Merkmale des Sozialverhaltens betreffen. Während sich in der Fortpflanzungsperiode das Verhalten der ♀♀ zumindest der Mai-Cohorte gut dem "non-regulator"-Typ zuordnen läßt, weisen die ♂♂ eine Reihe Abweichungen von diesem Typ auf. Dazu gehören das Markierungsverhalten, das anhaltende Besetzen von Territorien und die Unterdrückung der Geschlechtsreife der jungen ♂♂. Diese Besonderheiten sehen wir im Zusammenhang mit der Notwendigkeit der Bildung ausreichend großer Sippen eng verwandter Tiere zur Überwinterung.

*Microtus brandti* bietet ein weiteres interessantes Beispiel für die hohe Variabilität im Sozialverhalten der Gattung und deshalb sind weitere Untersuchungen auch von heuristischem Wert. Die Rolle von Bauen und sich daraus ergebende Konsequenzen fanden bisher zu wenig Beachtung in Hypothesen zu Gründen der räumlichen Organisation bei Wühlmäusen.

Die sozialen Effekte zwischen den Geschlechtern und Altersgruppen sowie die differierenden Reproduktionsstrategien der Cohorten (besonders ausgeprägt bei den ♀♀) sind bei der Modellierung der Populationsdynamik unbedingt zu berücksichtigen. Darüber hinaus sind zukünftig analoge Untersuchungen bei hoher Populationsdichte erforderlich, weil unter diesen Bedingungen spezifische Verhaltensweisen und -effekte auftreten können, die von grundsätzlicher Bedeutung sind.

Die Ergebnisse zur Populationsbiologie der Steppenwühlmaus auf der Ebene der Subpopulation können die Erscheinungen des Massenwechsels nicht klären. Dazu sind Untersuchungen auf dem Populationsniveau erforderlich, die Untersuchungsflächen von mehreren Quadratkilometern erfordern. In diesem Maßstab sind andere Untersuchungsmethoden anzuwenden. Die Größe der Winterbaue und die Übersichtlichkeit der Steppe gestatten es, die Luftbild-Fotografie anzuwenden, um die räumliche und zeitliche Dynamik der Entwicklung der Subpopulationen zu erfassen. Für die Interpretation der Ergebnisse ist die detaillierte Kenntnis der Phänomene in den Subpopulationen wiederum eine wichtige Voraussetzung. Über die zahlreichen vorliegenden Ergebnisse hinaus, sind weitergehende Untersuchungen an Subpopulationen um ein genaues Studium der Aus- und Einwanderung von Tieren zu erweitern und mit den Untersuchungen auf Populationsebene zu verbinden. Darüber hinaus sind Methoden zum Ermitteln der Habitatqualität der Steppenwühlmaus zu entwickeln, um so ein besseres Verständnis für die Raumnutzung zu erzielen. In einer Synthese der Ergebnisse läßt sich dann die geforderte Prognose der Populationsdynamik der Steppenwühlmaus ableiten.

Als Perspektive für ein Management sehen wir ein angepasstes Weideregime des Viehs, das Tierverluste und wirtschaftliche Einbußen verringern und die Dynamik und langfristige Produktivität der Steppen sichern würde. Der seit vielen Jahren praktizierte Gifteinsatz gegen die Art ist dazu keine Alternative.

## Danksagung

Die Untersuchungen wurden im Rahmen einer Kooperationsvereinbarung zwischen den Universitäten Halle und Ulaanbaatar unter Leitung von Prof. M. Stubbe und Prof. N. Dawaa durchgeführt. Ein herzlicher Dank gilt allen, die die Arbeit anregten und unterstützten, besonders den Herren Prof. M. Stubbe, J. Peterson, K. Seidelmann und den russischen und mongolischen Freunden Prof. P.P. Dmitriev, Dr. A.A. Tarakanovskij, R. Samjaa, N. Batsajchen und Cimedlcham.

## Literatur

- Avirmed, J. (1989): Ulijn zagaan ogotony *Lasiopodomys brandti* Radde - ekologi, tal cheerijn biogeozenozid tuunii uzuulech nölöö. BNMAU-yn atny ajsmag chöchtön atan 2: 94—124.
- Bannikov, A.G. (1954): Mlekopitajuščie mongolskoj narodnoj respubliki. Izd. AN SSSR, Moskva, 493—505.
- Chruscevskij, V.P. (1949): Materialy po ekologii polevki Brandta. Izvestija Irkutskogo gosudarstvennogo naučno-issledovatel'skogo protivoočumnogo Instituta sibirj i dalnego vostoka 7: 159—170.
- Chruscevskij, V.P. (1954a): Materialy po ekologii polevki Brandta (soobšenie 4-e). Izvestija Irkutskogo gosudarstvennogo naučno-issledovatel'skogo protivoočumnogo Instituta sibirj i dalnego vostoka 12: 156—170.
- Chruscevskij, V.P. (1954b): Zakonomernosti izmenenij cislennosti polevki Brandta v jugovostočnom zabajkale. Izvestija Irkutskogo gosudarstvennogo naučno-issledovatel'skogo protivoočumnogo Instituta sibirj i dalnego vostoka 13: 81—105.
- Chruscevskij, V.P., Gorodeckaja, T.A., Kopylova, O.A. (1952): Materialy po ekologii polevki Brandta (soobšenie 2). Izvestija Irkutskogo gosudarstvennogo naučno-issledovatel'skogo protivoočumnogo Instituta sibirj i dalnego vostoka 10: 54—75.
- Dawaa, N. (1985): Untersuchungen zur Ökologie und wirtschaftlichen Bedeutung der wichtigsten Schädnerarten auf den Weideflächen der Mongolischen Volksrepublik. Promotion B, Halle.
- Dawaa, N. (1986): Populationszyklus von *Microtus brandti* (Radde, 1861) in der Umgebung von Ulan-Bator. Erforsch. biol. Ress. MVR, Halle (Saale) 5: 27—32.
- Dmitriev, P.P. (1986): Mlekopitajuščie. In: Stepi vostočnogo changaja. Nauka, Moskva, 149—158.
- Dmitriev, P.P., Tamir, Ž., Dawaa, N. (1980): Charakteristika stancij pereživaniya polevki brandta (*Microtus brandtii*) v vostočnom changae. Zool. Žur. 59(2): 274—282.
- Dmitriev, P.P., Chudjakov, O.I., Žargalsaichan, L. (1990): Sukcessionnye rjady temno-kaštanovyh počv i stepnoj rastitelnosti vostočnoj mongolii, svjazannye s žiznedejatel'nost'ju mlekopitajuščich-zemleroev. Bjul. mosk. o-va ispytatelej prirody, otd. biol. 95(1): 3—15.
- Dmitriev, P.P., Zöphel, U. (1990): Letnjaja i ranneosenjnaja dinamika rojuščej dejatel'nosti polevki Brandta (*Lasiopodomys brandti* Radde). Biol. nauki 5: 66—71.
- Kazanskij, K.A. (1930): Rezultaty ekspedicionnogo obsledovanija rajonov massevo rasprostraneniya polevok. In: Sovetskaja ekspedicija po zaščite rastenij ot vreditelej selskogo chozjastva v Mongolii. Verchneudinsk, 4—40.
- Kučeruk, V.V., Dunaeva, T.N. (1948): Materialy po dinamike cislennosti polevka Brandta. - In: Fauna i ekologija gryzunov. Moskva, 3: 111—174.

- Kučeruk, V.V (1985): Travojadnye mlekopitajuščie v aridnykh ekosistemakh v netropiceskikh evrazii. - In: Mlekopitajuščie v nasemnykh ekosistemakh. Edited by: Sokolov, V.E. Moskva: 166–223.
- Nazagdorž, L. (1988): Ulaanbaatar chotyn uur amsgal. Ulaanbaatar.
- Ostfeld, R. S. (1985): Limiting resources and territoriality in microtine rodents. Am Nat. 126: 1–15.
- Schauer, J. (1987): The effect of the vole *Microtus brandti* on the soil of Mongolian steppes. Folia Zoologica 36/3: 203–214.
- Stubbe, A., Blumenauer, V., Dawaa, N. (1986): Fortpflanzungsbiologie und postnatale Entwicklung von *Microtus brandti* (Radde, 1861). Erforsch. biol. Ress. MVR, Halle (Saale) 5: 59–70.
- Sykora, W. (1973): Kleinsäugerfallen für den wissenschaftlichen Tierfang. Abh. Ber. naturkd. Mus. Mauritium Altenburg 8: 111–118.
- Viitala, J., Hoffmeyer, I. (1985): Social organization in *Clethrionomys* compared with *Microtus* and *Apodemus*: Social odours, chemistry and biological effects. Ann. Zool. Fennici 22: 359–371.
- Zöphel, U. (1991): Verbesserte Methode für Trächtigkeitsuntersuchungen an Kleinsäufern. - In: *Populationsökologie von Kleinsäugerarten*. Herausgegeben von: Stubbe, M., Heidecke, D. & Stubbe, A. Wiss. Beitr. Univ. Halle 1990/34 (P 42): 63–66.
- Zöphel, U. (1994): Populations- und ethökologische Untersuchungen an der Steppenwühlmaus *Microtus brandti* (Radde, 1861) in der Mongolei. Diss. Univ. Halle/Saale.

## Ulrich Zöphel

Gröbastr. 12  
D-01445 Radebeul, Germany  
UBZoephel@aol.com