

Vom Aussterben bedroht oder anpassungsfähig? –
Der Koboldmaki *Tarsius diana*e in den Regenwäldern Sulawesi

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultäten
der Georg-August-Universität zu Göttingen

vorgelegt von
Stefan Merker
aus Erfurt

Göttingen 2003

D7

Referent: Prof. Dr. M. Mühlenberg

Korreferent: Prof. Dr. R. Willmann

Tag der mündlichen Prüfung: 6. Mai 2003

Danksagung

Prof. Dr. Michael Mühlenberg unterstützte mich bei der fachlichen Vor- und Nachbereitung der Forschungen, half bei der Bewerbung um Stipendien und stellte mir technische Ausrüstung des Zentrums für Naturschutz zur Verfügung. Für die Betreuung der Dissertation gilt ihm mein herzlicher Dank.

Prof. Dr. Rainer Willmann danke ich für die freundliche Übernahme des Korreferates.

Ich danke den indonesischen Institutionen LIPI, PHPA, PKA, POLRI und SOSPOL für die Ausstellung von Forschungsgenehmigungen sowie Dr. Jatna Supriatna und Dr. Noviar Andayani von der Biologischen Fakultät der Universität von Indonesien, Jakarta, für die Übernahme der offiziellen Patenschaft meiner Studien.

Mein herzlicher Dank gilt Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn für sein unermüdliches Interesse an dieser Arbeit sowie für seine Unterstützung beim Fang der Koboldmakis nach abenteuerlich-nächtlicher Motorradfahrt.

Prof. Dr. Jörg U. Ganzhorn und Prof. Dr. Carsten Niemitz beeinflussten mit hilfreichen Kommentaren die Konzeption der Feldforschung. Bei der Vorbereitung und Durchführung der Arbeit konnte ich auf ein Wissen zurückgreifen, welches zu einem großen Teil auf der jahrelangen Zusammenarbeit mit Dr. Alexandra Nietsch beruht. Dafür danke ich ihr.

Ebenso möchte ich Dr. Eckhard Gottschalk, Dr. Matthias Waltert, Dr. Martin Weisheit, Emmanuelle Grundmann und Hans-Joachim Merker für ihre große Diskussionsbereitschaft und/oder für die Korrektur des Manuskriptes danken. Mein herzlicher Dank gilt auch Jill Ebert für ihre hohe Anteilnahme an dieser Arbeit, sowohl auf Sulawesi als auch bei der Auswertung in Deutschland.

Prof. Ikin Mansjoer und Dr. Sri Suprptini Mansjoer in Bogor danke ich für die jahrelange Freundschaft und Unterstützung bei der Organisation meiner Indonesien-Aufenthalte.

Mein Dank gilt der Verwaltung des Nationalparks Lore-Lindu für die Bereitstellung eines Hauses, meiner „Tarsierforschungsstation Rumah Thuringia“. Ohne meine Mitarbeiter Sapri, Thony, Yulisan, Leo, Papa Ece und Herman („Team Tarsius“) hätte die Feldarbeit nicht durchgeführt werden können. Die Kochkünste von Ibu Yulisan in Kamarora hielten mich gesund. Ihnen allen danke ich sehr herzlich!

Ecil Tamalagi half mir in allen Lebenslagen, sei es beim Fang der Koboldmakis, beim Lösen logistischer Probleme oder beim ständig nötigen Reparieren unseres Motorrads. Seiner Familie sowie Martin Helmert danke ich für die immerwährende Gastfreundschaft bei meinen Erholungstagen in Palu.

Indra Yustian half bei der Feldarbeit und führte mich an langen, diskussionsreichen Tagen in Kamarora tief in die indonesische Kultur ein.

Ob in der gleichen Hemisphäre oder in einer anderen – auf den Rückhalt meiner Eltern Ingrid und Hans-Joachim Merker konnte ich stets bauen – in jeglicher Beziehung. Danke für alles!

Die Arbeit wurde ermöglicht durch ein DAAD-Doktorandenstipendium im Rahmen des gemeinsamen Hochschulsonderprogramms III von Bund und Ländern sowie ein Doktorandenstipendium der Studienstiftung des deutschen Volkes.

Ein Nachruf als Vorwort

Am 9. Oktober 2002 wurde die Nationalparkstation Kamarora, auf welcher ich insgesamt etwa 20 Monate lang gelebt hatte, von aufgebrachten Einheimischen vollständig niedergebrannt. Der Wald in unmittelbarer Nähe der Station ist zerstört.

Was bleibt, sind Erinnerungen an eine anstrengende, aber wunderschöne Zeit sowie die Ergebnisse dieser Arbeit. Mögen sie dazu beitragen, den Koboldmakis anderenorts eine sichere Zukunft zu gewährleisten!

Verzeichnis der Abkürzungen

(Unmittelbar im Text erläuterte Abkürzungen sind hier nicht aufgeführt.)

Abb.	Abbildung(en)
ANOVA	Analysis of Variance (<i>engl.</i>), Varianzanalyse
ca.	circa (<i>lat.</i>), ungefähr
CITES	Convention on International Trade in Endangered Species (<i>engl.</i>), Washingtoner Artenschutzübereinkommen
eig. Beob.	eigene Beobachtungen
enger.	eingereicht
<i>et al.</i>	et alii (<i>lat.</i>), und andere
etc.	et cetera (<i>lat.</i>), und so weiter
H1-H5	Habitat 1 – Habitat 5
Hrsg.	Herausgeber
in prep.	in preparation (<i>engl.</i>), in Vorbereitung
Ind.	Individuen
IUCN	International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources (<i>engl.</i>), Internationale Union für Naturschutz
Kap.	Kapitel
L.	Linnaeus
LIPI	Lembaga Ilmu Pengetahuan Indonesia (<i>indon.</i>), Indonesisches Institut der Wissenschaften
M	Männchen
mtDNS	Mitochondriale Desoxyribonukleinsäure
n	Stichprobengröße
NGO	Non-Governmental Organization (<i>engl.</i>), Nichtstaatliche Organisation
O	Ost-
pers. Mitt.	persönliche Mitteilung
PHPA	Perlindungan Hutan dan Pelestarian Alam (<i>indon.</i>), Behörde für Walderhaltung und Naturschutz
S	Süd-
Tab.	Tabelle
UNESCO	United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization (<i>engl.</i>), Organisation der Vereinten Nationen für internationale geistige, wissen- schaftliche und kulturelle Zusammenarbeit
üNN.	über Normal-Null (über dem Meeresspiegel)
vs.	versus (<i>lat.</i>), gegenüber
W	Weibchen
WWF	World Wide Fund for Nature (<i>engl.</i>), eine internationale Naturschutz- organisation
zit.	zitiert

Inhalt

1 Einleitung	1
1.1 Hintergrund.....	1
1.2 Literaturübersicht – Was war bekannt?	2
1.3 Ziel der Arbeit.....	3
1.4 Fragen und Hypothesen	4
2 Material und Methoden	7
2.1 Biologie der Tiere	7
2.1.1 Systematik und Verbreitung der Gattung <i>Tarsius</i>	7
2.1.2 Morphologie und Verhalten der Gattung <i>Tarsius</i>	9
2.1.3 Die Art <i>Tarsius diana</i> e	12
2.2 Studiengebiet	13
2.2.1 Sulawesi.....	13
2.2.2 Der Nationalpark Lore-Lindu	14
2.2.3 Die Feldstation Kamarora und ihre Umgebung.....	16
2.2.4 Die Versuchsflächen.....	17
2.3 Datenaufnahme	20
2.3.1 Lokalisierung der Schlafbäume	20
2.3.2 Fang der Tiere.....	21
2.3.3 Biometrische Untersuchungen.....	22
2.3.4 Radiotelemetrie.....	23
2.3.5 Aufnahme von Habitatmerkmalen.....	26
2.3.5.1 Baumartenspektrum	26
2.3.5.2 Gehölzdichte.....	26
2.3.5.3 Insektenabundanz	27
2.3.5.4 Anthropogene Störungen.....	28
2.3.5.5 Strukturkartierung der Plantagen	29
2.4 Datenauswertung	29
2.4.1 Umrechnung von Entfernungen zu nächsten Nachbarn in Populationsdichte....	29
2.4.2 Berechnung des Störungsindex S_i	32
2.4.3 Statistische Auswertung und Computerprogramme	33

3 Ergebnisse	34
3.1 Populationsparameter.....	34
3.1.1 Aktionsraumgröße	34
3.1.1.1 Vergleich der Aktionsräume der Männchen und Weibchen	34
3.1.1.2 Vergleich der Aktionsräume der Weibchen in verschiedenen Habitaten	37
3.1.2 Nächtliche Wegstrecke	42
3.1.3 Populationsdichte.....	45
3.1.3.1 Populationsdichten im Jahr 2001	45
3.1.3.2 Vergleich der Populationsdichten in den Jahren 1998 und 2001	47
3.1.4 Gruppengrößen und -struktur	49
3.1.5 Körperliche Fitneß	51
3.1.5.1 Körpermasse.....	51
3.1.5.2 Körpergröße	53
3.1.5.3 Parasitenbefall	54
3.2 Habitatparameter.....	55
3.2.1 Gehölzdichte	55
3.2.1.1 Habitatnutzungsanalyse zur Bestimmung der Substratpräferenz.....	55
3.2.1.2 Vergleich der Gehölzdichten in den verschiedenen Habitaten	56
3.2.2 Insektenabundanz	57
3.2.3 Anthropogene Störungen.....	59
3.3 Zusammenhang zwischen Populations- und Habitatparametern.....	60
3.4 Saisonalität der Daten	62
3.4.1 Klima	62
3.4.2 Nahrungsangebot	62
3.4.3 Aktionsraumgrößen	62
3.5 Weitere Beiträge zur Biologie der Art.....	65
3.5.1 Aktivitätsrhythmus	65
3.5.2 Abstand zwischen Männchen und Weibchen einer Gruppe während der Nacht	66
3.5.3 Schlafplatzwahl.....	68
3.5.4 Koboldmakis in Plantagen – eine Habitatnutzungsanalyse	69

4 Diskussion.....	73
4.1 Geschlechtsspezifische Habitatnutzung durch <i>Tarsius diana</i>	73
4.2 Beurteilung der Habitatqualität anhand der Populationsparameter.....	74
4.2.1 Aktionsraumgröße.....	74
4.2.1.1 Der Parameter.....	74
4.2.1.2 Unterschiede zwischen den Habitaten.....	78
4.2.2 Nächtliche Wegstrecke.....	80
4.2.2.1 Der Parameter.....	80
4.2.2.2 Unterschiede zwischen den Habitaten.....	82
4.2.3 Populationsdichte.....	84
4.2.3.1 Der Parameter.....	84
4.2.3.2 Unterschiede zwischen den Habitaten.....	86
4.2.3.3 Vergleich der Populationsdichten in den Jahren 1998 und 2001.....	88
4.2.4 Gruppengröße und -struktur.....	90
4.2.4.1 Der Parameter.....	90
4.2.4.2 Unterschiede zwischen den Habitaten.....	92
4.2.5 Körperliche Fitneß.....	93
4.2.5.1 Die Parameter.....	93
4.2.5.2 Unterschiede zwischen den Habitaten.....	94
4.3 Einfluß von Habitatmerkmalen auf die Tarsier.....	95
4.4 Welches Habitat ist das beste? – Integration aller Parameter.....	97
4.5 Alles nichts wert? – Einfluß der Saisonalität auf die Datenerhebung.....	99
4.5.1 Klima.....	99
4.5.2 Nahrungsangebot.....	100
4.5.3 Aktionsraumgrößen.....	100
4.6 Weitere Beiträge zur Biologie der Art.....	101
4.6.1 Aktivitätsrhythmus.....	101
4.6.2 Abstand zwischen Männchen und Weibchen einer Gruppe während der Nacht.....	102
4.6.3 Schlafplatzwahl.....	103
4.6.4 Koboldmakis in Plantagen – eine Habitatnutzungsanalyse.....	104
4.7 Vom Aussterben bedroht oder anpassungsfähig?.....	106

5 Zusammenfassung	108
6 Summary	110
7 Literaturverzeichnis	112
8 Anhang.....	126
8.1 Tabellenverzeichnis	127
8.2 Abbildungsverzeichnis.....	128
8.3 Avi- und Fledermausfauna.....	129
8.4 Baumartenspektrum in H1-H4.....	131
8.5 Berechnung des Störungsgrades	133
8.6 Fotografien.....	137

1 Einleitung

1.1 Hintergrund

„Rettet den Regenwald!“ Der nun schon Jahrzehnte währende Hilferuf der Naturschutzorganisationen für die Sache der Pflanzen, der Tiere, der indigenen Völker und ihres Lebensraumes hat nichts an Dringlichkeit eingebüßt. Jahr für Jahr gehen etwa 180 000 km² Regenwald verloren (Primack 1995), und mit dem Wald verschwinden stündlich mindestens drei Organismenarten für immer (Primack 1995, Wilson 1995). Die Internationale Union für Naturschutz IUCN muß jährlich eine Vielzahl neuer Namen in die Listen der vom Aussterben bedrohten Arten aufnehmen. Ein Viertel aller Säugetierspezies gilt als gefährdet. Dazu zählen auch 118, d. h. etwa ein Drittel, der bisher bekannten Primatenarten (IUCN 2002, Geissmann 2003). Mindestens 40 Spezies dieser Tierordnung leben in Indonesien, dem sich über drei Zeitzonen erstreckenden südostasiatischen Archipel (Supriatna & Wahyono 2000). Die Größe der Waldfläche dieses Landes wird auf mehr als 1 Mio. km² geschätzt (Collins *et al.* 1991, Meffe & Carroll 1997). Die hohe Entwaldungsrate von bis zu 12 000 km² pro Jahr – schneller wird der Wald nur in Brasilien zerstört – zieht einen starken Rückgang der biologischen Vielfalt nach sich (Collins *et al.* 1991, Primack 1995, Meffe & Carroll 1997). Wo früher Wald als eine unerschöpfliche Ressource erschien, gibt es ihn heute an vielen Stellen gar nicht mehr oder nur in verstreuten, isolierten Fragmenten.

Eine Möglichkeit der Erhaltung von Biotopen besteht darin, die genauen Ansprüche einer für ein Habitat stellvertretenden, gefährdeten und populären Art zu prüfen, um so nötige artspezifische Schutzmaßnahmen quantifizieren und durchsetzen zu können (Hovestadt *et al.* 1991, Mühlenberg & Hovestadt 1992, Mühlenberg 1993). Diese kommen dem Lebensraum der Art und somit auch anderen Spezies zugute.

In Anbetracht des Fehlens charismatischer Großsäugetiere auf Sulawesi, der viertgrößten Insel des Malaiischen Archipels, könnte dem endemischen Koboldmaki *Tarsius diana*e (Niemitz *et al.* 1991) die Rolle einer Flaggschiffart des Naturschutzes (Primack 1995, Meffe & Carroll 1997) auf dieser indonesischen Insel zukommen. Koboldmakis oder Tarsier sind arborikole Primaten, welche mit einer Körpergröße von 12 cm und einer Masse von knapp über 100 g zu den kleinsten Mitgliedern dieser Tierordnung zählen.

In der vorliegenden Arbeit sollten die Beziehungen der Art *T. diana*e zu ihrer Umwelt untersucht werden, um die Gefährdung der Koboldmakis durch anthropogene Nutzungen des Waldes einschätzen und Möglichkeiten zum Schutz der Tiere aufzeigen zu können.

1.2 Literaturübersicht – Was war bekannt?

Nachdem Koboldmakis bis in die achtziger Jahre des vergangenen Jahrhunderts kaum Gegenstand wissenschaftlicher Betrachtungen waren und nur Fogden (1974) und Niemitz (1974, 1977, 1979) für Tarsier auf Borneo und MacKinnon & MacKinnon (1980) für sulawesische Koboldmakis zur Kenntnis dieser Gattung beigetragen hatten, faßte Niemitz im Jahr 1984 den damaligen Stand der Tarsierforschung in dem Buch „Biology of Tarsiers“ zusammen. Er integrierte dabei sowohl historische Aufzeichnungen als auch Ergebnisse eigener Feldforschung und Berichte anderer Autoren zu anatomischen und morphologischen Aspekten der Koboldmakis. In den folgenden Jahren wurden die Reproduktions- und Entwicklungsbiologie (Wright *et al.* 1986a, b, Roberts 1994), das Freßverhalten und die Zahnabnutzung (Jablonski & Crompton 1994, Crompton *et al.* 1998), die Lokomotion und die funktionelle Anatomie (Niemitz 1985, 1999a, Gebo 1987) sowie Aspekte der Biologie von Tarsiern in Gefangenschaft (Wright *et al.* 1987) beschrieben. Ebenso schritt die Analyse des Koboldmaki-Genoms voran (Schmitz *et al.* 2001, 2002). Crompton & Andau (1986, 1987) konnten mit der erstmaligen Radiotelemetrie von Borneo-Tarsiern wertvolle Informationen zur Habitatnutzung, der Lokomotion und Sozialstruktur dieser Tiere erarbeiten. Eine Freiland-Pilotstudie von Dagosto & Gebo (1997) über die Philippinischen Koboldmakis fand ihre Fortsetzung in der Arbeit von Neri-Arboleda *et al.* (2002). Mittels Radiotelemetrie konnten Aktionsraumgrößen und nächtliche Wegstrecken bestimmt und Erkenntnisse zu Habitatwahl und Sozialstruktur gewonnen werden. Der Fokus der Tarsier-Freilandforschung lag in den vergangenen Jahren jedoch auf Sulawesi. MacKinnon & MacKinnon (1980) schätzten Populationsdichten in verschiedenen Habitaten und studierten, wie auch Niemitz (1984a, b), die Substratnutzung und Vokalisationen der Tiere. Musser & Dagosto (1987) bestätigten anhand morphometrischer Untersuchungen an Museumsexemplaren die Identität einer montanen Zwerg-Tarsierspezies und gaben eine gute Übersicht über morphologische und anatomische Merkmale der bis dato bekannten Arten. Nietsch (1993) untersuchte die Morphometrie, die Entwicklung und das Verhalten von Tarsiern in Nord-Sulawesi (vgl. auch Nietsch & Niemitz 1991, 1992). Nietsch & Kopp (1998) und Nietsch (1999) analysierten den Zusammenhang zwischen den Lautäußerungen verschiedener Populationen und der Speziation der sulawesischen Arten. Shekelle *et al.* (1997) und Shekelle (2003, im Druck 2003) integrierten akustische, genetische und biogeographische Aspekte, um die Radiation der Gattung *Tarsius* zu rekonstruieren. Gursky (1994, 1995, 1998a, b, c, 1999, 2000a, b, c, 2002a, b, c, einger.) erforschte die Sozialstrukturen und das Verhalten der Koboldmakis in

Nord-Sulawesi unter besonderer Berücksichtigung der Jungenaufzucht, bestimmte Populationsdichten, Aktionsräume und nächtliche Wegstrecken und analysierte den Einfluß der Saisonalität auf die Tiere. Ein in Kürze erscheinendes, von Gursky *et al.* (im Druck 2003) herausgegebenes Buch wird verschiedene Aspekte des Verhaltens sowie der Ökologie und Taxonomie der Gattung *Tarsius* beleuchten. Tremble *et al.* (1993) telemetrierten vier Individuen der von Niemitz *et al.* (1991) beschriebenen Art *T. diana*, schätzten Aktionsraumgrößen und quantifizierten die Substratnutzung durch die Tarsier.

Zwar konnte somit in den letzten 20 Jahren ein enormer Erkenntnisgewinn über die Gattung *Tarsius* verzeichnet werden, der Naturschutzaspekt wurde in den Arbeiten jedoch fast gänzlich vernachlässigt. Ungeklärt blieb bislang die Frage, wie die Tiere auf die Degradierung ihres Lebensraumes reagieren, wie sie sich in ihrer Habitatnutzung anthropogenen Einflüssen anpassen. Gursky (1998a, 1999) dokumentierte abnehmende Populationsgrößen der Tarsier in Nord-Sulawesi und unterschied erstmalig Populationsdichten von *T. diana* in Primär- und Sekundärhabitaten Zentral-Sulawesis. Merker (1999) und Merker & Mühlenberg (2000) setzten die Abundanz von *T. diana* in Beziehung zu anthropogenen Einflüssen und bestimmten Populationsdichten der Art in unterschiedlich durch den Menschen gestörten Habitaten. Eine umfassende Beurteilung der Qualität anthropogen veränderter Lebensräume für die Koboldmakis stand bislang aus.

1.3 Ziel der Arbeit

Ziel der Arbeit war eine Klärung der Fragen, wie gut durch den Menschen genutzte Gebiete den Habitatansprüchen von *Tarsius diana* genügen, welchen Einfluß die Intensität der Störungen auf die Habitatnutzung durch die Koboldmakis ausübt und welche Gefahr die Degradierung der Regenwälder für das langfristige Überleben dieser Tiere darstellt.

Effektive Maßnahmen zum Schutz der Art können nur unter der Voraussetzung einer genauen Kenntnis ihrer Habitatnutzung und insbesondere ihrer Tolerierung anthropogener Einflüsse ergriffen werden.

Wie kann festgestellt werden, ob es Tieren in ihrem Lebensraum gut oder schlecht geht? Hovestadt *et al.* (1991) und Mühlenberg (1993) zeigten verschiedene Möglichkeiten einer tierökologischen Bewertung von Habitaten auf. Dabei unterschieden sie zwischen der Beurteilung der Flächen über die Arten- und Strukturdiversität sowie der Analyse der Habitatqualität aufgrund des Lebensraumangebots für eine ausgewählte Art. Nur für eine Art kann die Qualität einer Fläche quantitativ umrissen werden (Mühlenberg & Slowik 1997). Die

Erfüllung der Habitatansprüche der Tiere dient dabei als Kriterium für „gute“ und „schlechte“ Gebiete.

Welche Ansprüche stellt die Art *T. diana*e an ihren Lebensraum? Die Habitatwahl sulawesischer Tarsier ist nach MacKinnon & MacKinnon (1980), Merker (1999) und Merker & Mühlenberg (2000) u. a. abhängig vom Nahrungsangebot, der Gehölzdichte, dem Angebot an Schlafplätzen sowie dem Ausmaß und der Art von Störungen durch den Menschen.

Zur Prüfung der Habitateignung ist in vielen primatologischen Studien die Abundanz einer Art herangezogen worden (z. B. Chapman 1987, Johns & Skorupa 1987, Ganzhorn 1995, 1999, Merker 1999, Merker & Mühlenberg 2000). Die Dichte ist jedoch nicht in jedem Fall ein guter Indikator für den Zustand einer Population. So sind z. B. auch „Senken-“ („sink-“) Habitate (Pulliam 1988), in welchen die Mortalitäts- die Geburtenrate übersteigt und die Populationen nur aufgrund von einwandernden Tieren dauerhaft überleben können, mitunter durch hohe Dichten gekennzeichnet, welche auf der Zuwanderung von oft jungen, noch nicht reproduktiven Individuen beruhen. Auch die Zerstörung einer Fläche könnte im Nachbargebiet einen kurzfristigen Anstieg der Dichte durch einwandernde Tiere nach sich ziehen. Eine zusätzliche Bewertung anderer Parameter, wie z. B. der Aktionsraumgrößen, des Reproduktionserfolges oder der körperlichen Fitneß der Tiere ist notwendig.

1.4 Fragen und Hypothesen

Um die Auswirkungen anthropogener Nutzungen des Waldes auf *T. diana*e bewerten zu können, wurden vier Leitfragen gestellt:

- Wie reagiert die Art *T. diana*e langfristig auf anthropogene Störungen ihres Habitats?

Diese Frage sollte durch die Dokumentation der Unterschiede der Aktionsraumgrößen, der Überlappungen zwischen den Aktionsräumen verschiedener Gruppen, der Länge der nächtlich zurückgelegten Wege, der Populationsdichten, der Gruppengrößen und -strukturen sowie der körperlichen Fitneß der Tiere in mehreren Tarsierhabitaten entlang eines Gradienten menschlicher Störungen beantwortet werden. Eine quantitative Veränderung jedes einzelnen dieser Parameter könnte auf eine veränderte Verfügbarkeit von Schlüsselressourcen, z. B. des Nahrungsangebots, hindeuten. Eine Aufnahme aller dieser Faktoren sollte eine umfassende und zuverlässige Beurteilung der Auswirkungen anthropogener Störungen auf die Koboldmakis ermöglichen.

Dabei wurde von folgender Annahme ausgegangen: Leichte anthropogene Einflüsse ziehen eine erhöhte Strukturvielfalt des Waldes und eine bessere Ressourcenverfügbarkeit für die Tarsier nach sich, starke Einflüsse wirken sich negativ auf diese Faktoren aus.

Merker (1999) stellte für *T. diana*e eine im Vergleich zum Primärwald höhere Populationsdichte auf einer leicht gestörten Fläche fest. Für andere Koboldmakiarten wurde ähnliches berichtet (z. B. Niemitz 1979, MacKinnon & MacKinnon 1980, Gursky 1998a). Vor dem Hintergrund der Energiebilanzen und entsprechend der Theorie des optimalen Nahrungserwerbs („Optimal Foraging Theory“, MacArthur & Pianka 1966) – bei der Nahrungssuche wird eine Maximierung der Energieaufnahme angestrebt – sind in Gebieten mit guter Ressourcenverfügbarkeit kleine Aktionsräume, kurze Wege und hohe Populationsdichten zu erwarten (Brown & Orians 1970, zit. nach Southwood & Henderson 2000, Mühlenberg 1993, Bolen & Robinson 1995, Mühlenberg & Slowik 1997, Begon *et al.* 1998). Die höhere Tragfähigkeit solcher Habitats sollte sich entweder in höheren Gruppendichten oder in größeren Gruppen niederschlagen, wobei letzteres jedoch durch feste Sozialstrukturen der Tiere limitiert sein könnte. Anhand der Anzahl von Jungtieren verschiedener Altersklassen sollte überprüft werden, ob die Tarsier in ungestörten Gebieten einen höheren Reproduktionserfolg aufweisen und ob sich „Überschuß-“ („source-“) und „Senken-“ („sink-“) Habitats (Pulliam 1988) für diese Art unterscheiden lassen. Die Körpergröße und Körpermasse sowie der Befall der untersuchten Tarsier durch Ektoparasiten sollten als Maß für die körperliche Fitneß in unterschiedlich gestörten Gebieten verglichen werden. Es wurde angenommen, daß sich die Maximierung der Energieaufnahme in leicht gestörten Habitats in etwas größeren, schwereren und gegenüber Parasiten widerstandsfähigeren Tieren niederschlägt.

- Welche Faktoren sind für Habitatpräferenzen der Tarsier verantwortlich?

Merker (1999) gab die Dichte des Unterholzes, das Nahrungsangebot und die Art und Intensität anthropogener Störungen als Schlüsselfaktoren für Abundanzen von *T. diana*e in verschiedenen Gebieten an. Die Einflüsse dieser drei Parameter auf die Habitatnutzung durch die Koboldmakis sollten einzeln quantifiziert werden. Außerdem sollte die Bedeutung weiterer, nicht quantitativ erfaßter Gebietseigenschaften für die Tarsier eingeschätzt werden.

- Wie entwickelte sich der Bestand von *T. diana*e in Kamarora in den letzten Jahren?

Ein wichtiger Aspekt bei der Bewertung der Qualität eines Gebietes aus der Sicht einer Tierpopulation ist deren Entwicklung im Laufe mehrerer Jahre (Mühlenberg 1993,

Mühlenberg & Slowik 1997). Merker (1999) bestimmte 1998 Gruppendichten von *T. diana* in der Nähe der Feldstation Kamarora, dem Studiengebiet der vorliegenden Arbeit. Durch eine Wiederholung der Aufnahmen im Jahr 2001 in derselben Region und teilweise sogar auf denselben Flächen sollte geprüft werden, wie stabil die Tarsierpopulationen in Kamarora sind.

- Ist die Art *Tarsius diana* vom Aussterben bedroht, oder toleriert sie anthropogene Nutzungen des Waldes?

Die auf den dargestellten Studien basierende Hypothese lautete: Koboldmakis verstehen durch den Menschen beeinflusste Habitate zu nutzen und sind nicht unmittelbar vom Aussterben bedroht. Dies sollte mit Hilfe der erworbenen Kenntnis über die Qualität der den Tieren zur Verfügung stehenden Flächen und in Anbetracht der Entwicklungstendenzen geprüft werden. Welche deterministischen Gefährdungsursachen können benannt werden? Welche Schutzmaßnahmen sind erforderlich, um den Tarsiern ein dauerhaftes Fortbestehen zu ermöglichen?

Aufbauend auf den Erkenntnissen von Merker (1999) sollte zusätzlich die Wahl der Schlafplätze analysiert werden. Des Weiteren sollte die Beantwortung folgender Fragen Aussagen zu verschiedenen Aspekten der Biologie der Art zulassen:

- Gibt es sexualspezifische Unterschiede in der Habitatnutzung?
- Wie sieht der nächtliche Aktivitätsrhythmus aus?
- Ist *T. diana* ein sozialer oder solitärer Jäger?

2 Material und Methoden

2.1 Biologie der Tiere

2.1.1 Systematik und Verbreitung der Gattung *Tarsius*

Die Gattung *Tarsius* ist der einzige rezente Vertreter der Familie Tarsiidae, der Überfamilie Tarsioidea und der Zwischenordnung Tarsiiformes. Der klassischen Einteilung der Primaten in Prosimii (Halbaffen) und Simii (Anthropoidea – Affen und Menschenaffen) zufolge werden Tarsier zu den Prosimiern gerechnet (Chiarelli 1972, 1973, Schwartz 1986, Conroy 1990, Martin 1990). Anhand des Aufbaus der Nasenregion, insbesondere des Vorhandenseins eines feuchten Nasenspiegels (Rhinarium), wird nach Pocock (1918) auch in Strepsirhini (Feuchtnasenprimaten) und Haplorhini (Trockennasenprimaten) unterschieden. Tarsier gehören zu den Haplorhini und stellen eine Schwestergruppe der Anthropoidea dar (Petter & Petter-Rousseaux 1979, MacPhee & Cartmill 1986, Groves 1989, 1998, 2001, Martin 1990, Geissmann 2003). Die enge Verwandtschaft der beiden Überfamilien Tarsioidea und Anthropoidea ist dabei u. a. aus Gemeinsamkeiten des visuellen und olfaktorischen Apparates, des Aufbaus der Ohrregion und der Schädelknochen, aus embryologischen Aspekten oder auch der Anatomie der Plazenta abgeleitet. Genetische Untersuchungen weisen ebenfalls auf eine enge Affinität von *Tarsius* zu den höheren Primaten hin (Goodman *et al.* 1994, 1998, Schmitz *et al.* 2001, 2002). Einige Autoren sehen eine gleichberechtigte Trichotomie der Gruppen Strepsirhini, Tarsioidea und Anthropoidea (Shoshani *et al.* 1996, Fleagle 1999, Niemitz 1999b). Untersuchungen an mtDNS legen eine Speziation der rezenten Tarsierarten vor etwa 10 Mio. Jahren nahe (Shekelle 2003).

Die Taxonomie der Koboldmakis ist momentan stark im Umbruch begriffen. Entdeckungen neuer Populationen sowie morphologische, genetische und vokalakustische Untersuchungen und die Aufarbeitung historischer Daten führen dazu, daß in den nächsten Jahren mit großer Wahrscheinlichkeit neue Koboldmakiarten beschrieben werden. Somit kann auch die Anzahl der rezenten Arten an dieser Stelle nicht mit Sicherheit benannt werden. Bislang sind sechs Spezies beschrieben worden, über deren Existenz sich die damit befaßten Wissenschaftler einig sind (Abb. 2-1, Erstautoren zit. nach Groves 2001): *T. syrichta* (Linnaeus 1758) auf den südlichen Philippinen, *T. bancanus* (Horsfield 1821) in Süd-Sumatra, auf Bangka, Belitung, Borneo und den Süd-Natuna-Inseln, *T. spectrum* (Pallas 1778), *T. diana*e und *T. pumilus* (Miller & Hollister 1921) auf Sulawesi sowie *T. sangirensis* (Meyer 1896/97) auf der nördlich

Sulawesis liegenden Großen Sangihe-Insel. Groves (1998, 2001) plädierte zudem für die Zuerkennung des vollen Artstatus für *T. spectrum pelengensis* (Sody 1949), ein Taxon auf Peleng östlich von Sulawesi. Niemitz (1977, 1984c) hingegen konnte anhand morphometrischer Daten keine Anhaltspunkte für die Ausweisung von *T. s. pelengensis*, *T. s. dentatus* und *T. s. sangirensis* als separate Unterarten finden.

In naher Zukunft sollen voraussichtlich fünf bis zehn neue Tarsierspezies auf Sulawesi oder nahegelegenen Inseln beschrieben werden (Burton, Groves, Merker, Nietsch, Shekelle unveröff.). Neue Erkenntnisse über die Typuslokalität deuten darauf hin, daß die Art *T. spectrum* ihren Namen verlieren wird (Groves, Shekelle pers. Mitt.). Auch für die hier untersuchte Spezies *T. diana*e gibt es einen nomenklatorischen Konflikt. Ob *T. s. dentatus* (Miller & Hollister 1921) und *T. diana*e synonym sind, ist noch nicht vollends geklärt, vieles spricht jedoch dafür (Shekelle *et al.* 1997). Der korrekte Name dieses Taxons wäre dann *T. dentatus* (Miller & Hollister 1921), das Senior-Synonym.

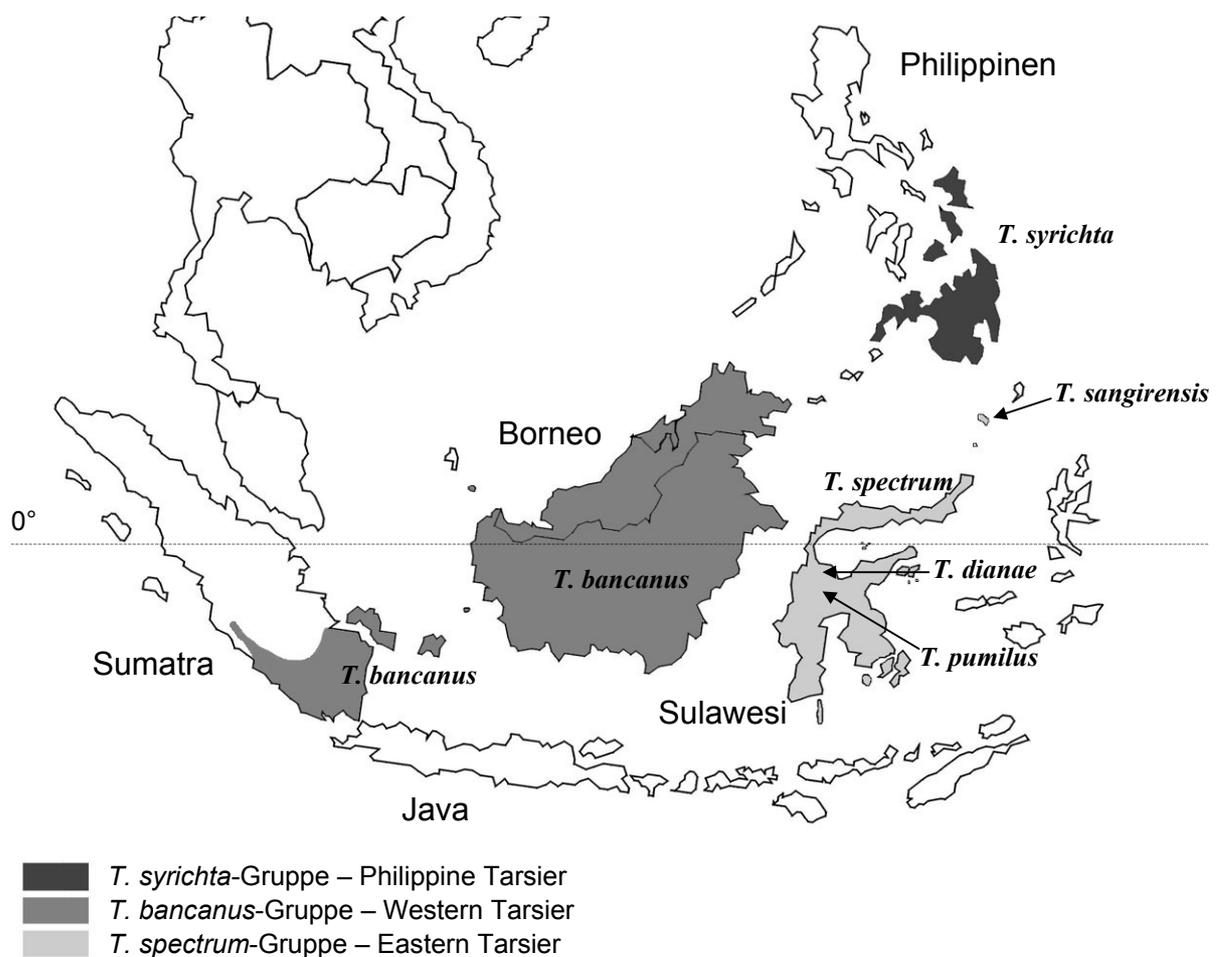


Abb. 2-1: Verbreitung der Gattung *Tarsius* – Aufgeführt sind die sechs derzeit anerkannten Arten, wobei insbesondere bei den sulawesischen Koboldmakis baldige Änderungen der Nomenklatur zu erwarten sind. Quellen: Niemitz (1984c), Musser & Dagosto (1987), Supriatna & Wahyono (2000), Groves (2001).

2.1.2 Morphologie und Verhalten der Gattung *Tarsius*

Mit etwa 12 cm Kopf-Rumpf-Länge und einer Körpermasse von 100-140 g gehören Koboldmakis zu den kleinsten Primaten der Welt. Der Sexualdimorphismus ist gering. Die Männchen sind etwa 10-20 % schwerer als die Weibchen (Niemitz 1977, 1979, 1984c, 1985, Nietsch 1993, diese Arbeit), aber nicht länger. Alle Tarsier sind nachtaktiv. Ihr auffälligstes Merkmal sind die extrem großen, frontal gerichteten Augen, die größten aller Primaten im Verhältnis zur Körpermasse (Castenholz 1984). Ein Tapetum lucidum, eine lichtreflektierende Membran hinter der Retina, ist – im Gegensatz zu nachtaktiven Feuchtnasenprimaten – nicht vorhanden. In Verbindung mit der Ausprägung einer zentralen Sehgrube (Fovea centralis) könnte dies auf eine Tagaktivität der Tarsiervorfahren hindeuten (Nietsch 1993, Niemitz 1999b). Als Rezeptorzellen der Netzhaut fungieren ausschließlich Stäbchen (Castenholz 1984). Die Augen sind kaum in den Orbitae beweglich, als Kompensation ist der Kopf jedoch um fast 180° drehbar.

Die einzeln beweglichen Ohren der Koboldmakis sind 25-40 mm lang (je nach Meßpunkt) und maximal 22 mm breit (Niemitz 1977, 1984c, Niemitz *et al.* 1991, Tremble *et al.* 1993, Merker unveröff.). Der etwa 24 cm lange „Tast-Stütz-Schwanz“ (Sprankel 1965) ist durch Papillarleisten an der Unterseite und terminale Behaarung gekennzeichnet. Die Länge und Ausprägung dieser Schwanzquaste variiert zwischen den verschiedenen Arten (Niemitz 1977, 1984c, Musser & Dagosto 1987, Niemitz *et al.* 1991, Nietsch 1993, Tremble *et al.* 1993, Merker unveröff.). Die Farbe des dichten Fells der Tarsier variiert zwischen gold-braun, dunkelbraun und grau, je nach Spezies und Alter der Tiere (Hill 1955, Niemitz 1977, 1984c). Die Hinterextremitäten der Koboldmakis sind von einer extrem verlängerten Fußwurzel (Tarsus) gekennzeichnet. Die Dimensionen von Calcaneus und Naviculare tragen dazu bei, daß Tarsier die im Verhältnis zur Wirbelsäule längsten Beine aller Primaten besitzen (Jouffroy *et al.* 1984). Die Finger und Zehen der Koboldmakis sind extrem lang („Spinnenfinger“, Niemitz 1977) und mit Terminalbeeren zur besseren Substrathaftung versehen. Der dritte Finger von *T. bancanus* mißt durchschnittlich 31,5 mm (Niemitz 1977, 1984c, 1985). Die extremen Maße der Gliedmaßen wurden von Niemitz (1977) als Adaptation an den nächtlich ausgeführten Beutesprung, welcher eine hohe Griffsicherheit verlangt, gedeutet. Jouffroy *et al.* (1984), Niemitz (1984d, 1999a), Peters & Preuschoft (1984) und Gebo (1987) beschrieben außerdem eine einzigartige Methode der Fußdrehung beim Sprung, welche auf spezifische Muskeln, Bänder und Gelenke zurückzuführen ist. Als „vertical clingers and leapers“ („Senkrechtklammerer und -springer“, Napier & Napier 1967)

sind Tarsier somit ausgezeichnet an die arborikole und springende Lebensweise angepaßt. An der zweiten und dritten Zehe befinden sich Putzklauen – ein unter Primaten ursprüngliches Merkmal –, die anderen Zehen und die Finger sind durch abgeflachte und distal spitz zulaufende Nägel geschützt.

Die Hauptnahrung der Koboldmakis stellen Insekten dar. Heuschrecken, Grillen, Zikaden, Tag- und vor allem Nachtfalter werden bevorzugt, aber auch Ameisen, Termiten, Käfer, Schaben und sogar kleine Vögel, Eidechsen und Schlangen werden gefressen. Tarsier sind die einzigen Primaten, welche sich ausschließlich von tierischer Kost ernähren. (Hill 1955, Fogden 1974, Niemitz 1979, 1984e, Maier 1984, Bearder 1987, Crompton & Andau 1987, Wright *et al.* 1987, Nietsch 1993, Tremble *et al.* 1993, Jablonski & Crompton 1994, Crompton *et al.* 1998, Gursky 2002a).

Über natürliche Feinde der Koboldmakis ist wenig bekannt. Gursky (2002b) registrierte eine erfolgreiche Prädation eines Tarsiers durch einen Netzpython (*Python reticulatus*), Shekelle (zit. nach Sussman 1999) beobachtete ebenfalls Fangversuche durch Schlangen und auch einen erfolgreichen Angriff durch einen Waran. In Anwesenheit von Schlangen, Waranen, Schleichkatzen und Raubvögeln (bzw. von Attrappen dieser Tiere) geben Tarsier Warnrufe von sich (Gursky 2002a, c, einger.). Weiterhin werden Koboldmakis möglicherweise von großen Eulen, verwilderten Hauskatzen und -hunden bedroht (Niemitz 1979, 1984e, MacKinnon & MacKinnon 1980, Nietsch 1993).

Die Sozialstrukturen unterscheiden sich zwischen den drei Artengruppen. Nach Niemitz (1979, 1984a) leben Männchen und Weibchen von *T. bancanus* synterritorial und gehen feste Paarbindungen ein. Wright *et al.* (1986a) konnten dies durch ihre Untersuchungen des Kopulationsverhaltens dieser Art bestätigen. Crompton & Andau (1987) hingegen beschrieben eine „Noyau“-Sozialstruktur (Bearder & Martin 1980) mit jeweils multiplen Männchen-Weibchen-Beziehungen. Alle von diesen Autoren beobachteten Tiere konnten ausschließlich solitär angetroffen werden. Die philippinischen *T. syrichta* leben polygyn und ohne feste Gruppenstrukturen (Dagosto & Gebo 1997, Neri-Arboleda *et al.* 2002). Sulawesische Koboldmakis kommen in Gruppen mit jeweils einem adulten Männchen, einem bis drei adulten Weibchen sowie deren Nachwuchs vor und können als fakultativ polygyn bezeichnet werden (MacKinnon & MacKinnon 1980, Nietsch & Niemitz 1992, Nietsch 1993, Tremble *et al.* 1993, Gursky 1995, 1998b, 2000a, b, 2002c, Merker 1999). Die Gruppenmitglieder jagen zwar solitär, verbringen die Tagesstunden in der Regel jedoch gemeinsam in einem Gruppenschlafbaum. Zu diesem Zweck werden die Höhlen und Spalten von Würgefeigen (*Ficus* spp.) bevorzugt, aber auch dicht umrankte Bäume, Bambusstände,

Gebüsch oder andere Schutz vor Regen und Räubern bietende Strukturen werden genutzt (MacKinnon & MacKinnon 1980, Nietsch 1993, Gursky 1998b, Merker 1999, Merker & Mühlenberg 2000). Bei Sonnenaufgang, seltener auch bei Sonnenuntergang, führen die adulten und subadulten Tiere eines Familienverbandes der Sulawesi-Tarsier sogenannte Gesangsduette auf, welchen sowohl territoriale als auch soziale Funktion zukommt. Die Duettgesänge unterscheiden sich zwischen den verschiedenen sulawesischen Tarsierarten, weswegen ihnen nach dem „mate recognition species concept“ von Paterson (1985) ein diagnostischer Wert bei der Artidentifikation zukommt. Männchen und Weibchen einer Spezies sind anhand der Rufe ebenfalls gut unterscheidbar (MacKinnon & MacKinnon 1980, Niemitz 1984b, Niemitz *et al.* 1991, Shekelle *et al.* 1997, Nietsch & Kopp 1998, Merker 1999, Nietsch 1999).

Koboldmakis markieren ihr Territorium oder Artgenossen durch Urin und Sekrete aus einer epigastrischen und einer circumoralen Drüse sowie durch das Reiben der Anogenitalregion am Substrat (Niemitz 1979, 1984a, MacKinnon & MacKinnon 1980, Nietsch 1993, eig. Beob.). Niemitz (1984a) wies diesem Verhalten eine klare territoriale Bedeutung zu.

Tarsier-Weibchen gebären maximal ein Junges pro Jahr. Die Tragzeit beträgt sechs Monate (Izard *et al.* 1985), die neonaten Koboldmakis sind 20-30 g schwer (Izard *et al.* 1985, Wright *et al.* 1987, Nietsch 1993, Roberts 1994, diese Arbeit.). Infantile Tarsier werden von ihren Müttern „geparkt“, während diese auf Nahrungssuche gehen (MacKinnon & MacKinnon 1980, Gursky 1994, 2000b, 2002c, Roberts 1994).

Koboldmakis leben im Unterholz verschiedener Waldtypen, sowohl in Primärwäldern als auch in anthropogen genutzten Waldgebieten. Nach MacKinnon & MacKinnon (1980) können sie Populationsdichten von bis zu 1000 Tieren/km² erreichen. Die Angaben der Aktionsraumgrößen der Tarsier schwanken zwischen 0,5 ha (Tremble *et al.* 1993) und 11,3 ha (Crompton & Andau 1986, 1987). Die Populationsdichten und Aktionsraumgrößen der verschiedenen Arten werden in Kap. 4.2.1 und 4.2.3 diskutiert. Sympatrisch lebende Koboldmakiarten konnten bisher noch nicht nachgewiesen werden.

Der älteste in Gefangenschaft lebende Tarsier (*T. syrichta*) wurde 12 Jahre alt (Ulmer 1960). Für in Freiheit lebende Tiere gibt es Hinweise, daß sie ebenfalls ein Alter von 10-15 Jahren erreichen können (Shekelle pers. Mitt.).

Für den erst in drei Exemplaren nachgewiesenen Zwerg-Koboldmaki *T. pumilus* sind keine an lebenden Tieren erhobenen Daten verfügbar. Mit etwa 9,5 cm Kopf-Rumpf-Länge und 60 g Körpermasse ist er jedoch deutlich kleiner als die anderen Tarsierspezies (Musser & Dagosto 1987, Maryanto und Yani pers. Mitt.).

2.1.3 Die Art *Tarsius diana*e

Die Art *T. diana*e wurde erst im vorigen Jahrzehnt als separate Spezies beschrieben (Niemitz *et al.* 1991). Von gleicher Größe wie die anderen Tarsierarten, unterscheidet sie eine Reihe morphologischer und anatomischer Merkmale, wie z. B. eine dunklere Pigmentierung des



Foto: S. Merker

Schwanzes, der Finger, Zehen und des Fells sowie die Form der Fingernägel, der Fingerballen, der Ohren, der Nase und des Unterkiefers, von den anderen auf Sulawesi heimischen Taxa. Der diagnostische Wert dieser und auch der von Niemitz *et al.* festgestellten Verhaltensunterschiede wurde jedoch von Shekelle *et al.* (1997) und Groves (1998, 2001) angezweifelt.

Abb. 2-2: Adultes Weibchen von *Tarsius diana*e – Etwa natürliche Größe. Weitere Fotos im Anhang.

Im Syntax der Vokalisationen, insbesondere der Duettgesänge, grenzt sich *T. diana*e jedoch deutlich von anderen Tarsierpopulationen ab (Niemitz *et al.* 1991, Shekelle *et al.* 1997, Nietsch & Kopp 1998, Nietsch 1999, eig. Beob.). Typuslokalität der Art ist Kamarora, das Studiengebiet der hier vorliegenden Arbeit. *T. diana*e ist wahrscheinlich die am weitesten verbreitete Koboldmakiart in Zentral-Sulawesi (Nietsch 1999) mit Verbreitungsgrenzen zwischen Marantale und Ampibabo im Norden und dem Lore-Lindu-Nationalpark im Westen (Merker unveröff.). Es gibt Hinweise, daß die Art auf der gesamten östlichen Halbinsel Zentral-Sulawesis anzutreffen ist (Gursky 1998b, Nietsch 1999, Burton pers. Mitt.). Die IUCN klassifiziert die Gefährdung von *T. diana*e als „lower risk – conservation dependent“ (Eudey *et al.* 2000), CITES (2003) führt die Art in Appendix II.

Tremble *et al.* (1993) radiotelemetrierten Mitglieder zweier Gruppen und bestimmten deren Aktionsräume sowie Verhaltensmodi. Gursky (1998a) stellte erste Schätzungen zur Populationsdichte der Art an, Merker (1999), Merker & Mühlberg (2000), Merker *et al.* (im Druck 2003), Yustian (2002) und Yustian *et al.* (einger.) untersuchten ihre Abundanzen in verschiedenen Habitaten. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen werden in Kap. 4.2.1 und 4.2.3 diskutiert.

2.2 Studiengebiet

2.2.1 Sulawesi

Sulawesi (Celebes), eine der Großen Sundainseln, liegt zwischen Borneo im Westen, den Philippinen im Norden, der Inselgruppe der Molukken im Osten und den Kleinen Sundainseln (inklusive Bali) im Süden. Einschließlich der nahegelegenen kleinen Inseln ist Sulawesi 189 200 km² groß und von einer 6100 km langen Küstenlinie umgeben (Knaus 1997). Die geologisch junge Insel ist sehr gebirgig, vor allem im Norden gibt es noch viele aktive Vulkane. Sulawesi entstand aus mehreren kollidierenden Mikroplatten (Hall 2001), wobei der westliche Teil der jetzigen Insel lange zu „Sundaland“ gehörte, also asiatischen Ursprungs ist und während des gesamten oder fast des gesamten Quartärs als Landmasse vorhanden war (Groves 1980, vgl. auch Hall 2001). Audley-Charles (1987, zit. nach Bynum, E. L. 1999) benannte das Mittlere Miozän (vor ca. 10-15 Mio. Jahren) als wahrscheinliche Zeit der Kollision der westlichen und östlichen Teile Sulawesis. Nach den Ergebnissen genetischer Untersuchungen von Shekelle (2003) haben sich die rezenten Tarsierarten etwa zu jener Zeit, vor ca. 10 Mio. Jahren, herausgebildet. Die bewegte Entstehungsgeschichte Sulawesis könnte ein Grund für die außerordentliche Radiation mancher Tiergruppen, wie z. B. der Ratten oder auch der Tarsier, sein. Die Differenzierung der Makaken (mindestens sieben Spezies, Fooden 1969), der einzigen anderen Primatengattung auf Sulawesi, fand deutlich später statt. Morales & Melnick (1998) gaben für die Sulawesi-Makaken ein Alter von 4-5 Mio. Jahren an, andere Autoren (Kawamoto *et al.* 1985, Delson 1980, zit. nach Bynum, E. L. 1999, Shekelle 2003) benannten ein deutlich jüngeres Datum für deren Speziation (vor 0,6-2 Mio. Jahren). Fooden (1969) beschrieb ein Szenarium eines pleistozänen Archipels, der durch das Ansteigen des Meeresspiegels in Warmperioden entstanden sei. Diese Verinselung könnte zur Evolution der Makaken beigetragen haben. Die späte Formierung Sulawesis aus kollidierenden Mikroplatten, die zeitweilige Isolation mancher Bereiche der Insel aufgrund von Veränderungen des Meeresspiegels sowie ihre topographische Vielfalt tragen dazu bei, daß sich hier eine einzigartige Fauna entwickeln konnte. Von den 127 bisher bekannten Säugetierarten sind 62 % für Sulawesi endemisch. Unter Nicht-Berücksichtigung der Fledermäuse kommen sogar 98 % der Säuger ausschließlich auf dieser Insel vor (Whitten *et al.* 1988). Zu den bekanntesten endemischen Tieren zählen der Anoa (Zwergbüffel, *Bubalus depressicornis* und *B. quarlesi*), das Babirusa (Hirscheber, *Babyrousa babirussa*), der Maleo (ein Hühnervogel, *Macrocephalon maleo*), zwei Hornvögel (*Rhyticeros cassidix* und

Penelopides exarhatus), die sieben Makakenarten und die Koboldmakis. Etwa 380 Vogelarten kommen in der Sulawesi-Region vor (Holmes & Phillipps 1996).

Die Insel ist Teil von Wallacea, einer Übergangszone zwischen zwei biogeographischen Regionen. Dieses Gebiet, welches durch Faunenelemente sowohl asiatischen als auch pazifisch-australischen Ursprungs charakterisiert ist, wird im Westen durch die Wallace-Linie – sie verläuft zwischen Borneo und Sulawesi – begrenzt, im Osten durch die Weber-Linie. Diese verläuft zwischen den Molukken und Sulawesi. Die Säugetierfauna Sulawesi ist größtenteils asiatischen Ursprungs. Klar der australischen Herkunft zuzuordnen sind zwei Beuteltiere: der Bärenkuskus (*Phalanger ursinus*) und der Zwergkuskus (*P. celebensis*).

Das Kronendach des 40-50 m hohen Tieflandregenwaldes Sulawesi wird von mehr als 100 Baumarten gebildet, im Unterholz wurden mehr als 300 Gehölzspezies gezählt (Musser & Dagosto 1987, Whitten *et al.* 1988). In Zentral-Sulawesi ist eine Reihe verschiedener Böden zu finden (Vulkan-, Granit-, Kalk-, Sand- und ultrabasische Böden), welche Grundlage für spezifische Vegetationstypen darstellen (Whitten *et al.* 1988). Im Jahr 1988 waren etwa 56 % der Landfläche bewaldet (Collins *et al.* 1991). Aufgrund der starken Abholzung der Regenwälder Sulawesi innerhalb der letzten Jahre ist allerdings heute mit einer deutlich geringeren Waldbedeckung zu rechnen. Je nach Nutzungsart können jedoch auch landwirtschaftliche Flächen bewaldet sein. Insbesondere das Unterholz von Kokos-Plantagen, Überstände für Kaffee- und Kakaopflanzungen oder Hecken zwischen kleinen Feldern sind hier zu nennen (Thiollay & Rahman 2002). Eine Liste der Baumarten in Kamarora ist im Anhang dieser Arbeit zu finden (Tab. 8-2).

2.2.2 Der Nationalpark Lore-Lindu

Der im Herzen Sulawesi liegende Nationalpark Lore-Lindu wurde im Oktober 1993 durch den Zusammenschluß dreier schon existierender Schutzgebiete gebildet. Der Park wurde von der UNESCO zur „Man and Biosphere Reserve“ (MAB) erklärt und ist durch internationale Organisationen, wie z. B. IUCN, WWF oder Birdlife International, als Zentrum der Pflanzen- und auch Vogeldiversität anerkannt. Etwa 90 % der 229 000 ha Nationalparkfläche liegen auf einer Höhe von über 1000 m üNN. Tiefland- und niederer Bergregenwald sind die meistverbreiteten Vegetationstypen im Park (Ellis 1998). Zu den prägenden Florenelementen des Lore-Lindu-Nationalparks gehören der Eukalyptusbaum *Eucalyptus deglupta*,

Zuckerpalmen *Arenga pinnata*, Würgefeigen *Ficus* spp. und Rotang (Rattan)-Palmen *Calamus* spp.

Eine Vielzahl von Vögeln, Fledermäusen, Ratten, Eichhörnchen, Schmetterlingen und anderen, größtenteils endemischen Tierarten bevölkern den Nationalpark. Die nachtaktive Schleichkatze *Macrogalidia musschenbroekii* – Sulawesi größter Karnivor –, die Hirschart *Cervus timorensis*, das Sulawesi-Wildschwein *Sus celebensis*, der Bärenkuskus *Phalanger ursinus*, der Zwergkuskus *P. celebensis*, Makaken (*Macaca tonkeana*) und wahrscheinlich drei Tarsierarten (*Tarsius diana*, *T. pumilus* und *T. spec.*) sind im Park anzutreffen. Die früher heimischen Anoa und Babirusa (s. o.) sind möglicherweise lokal ausgestorben. Netzpython (*Python reticulatus*) und Königskobra (*Ophiophagus hannah*) werden selten gesichtet, andere Schlangen deutlich häufiger. Der große Helmhornvogel *Rhyticeros cassidix* ist ein charismatischer Vertreter der Avifauna des Nationalparks.

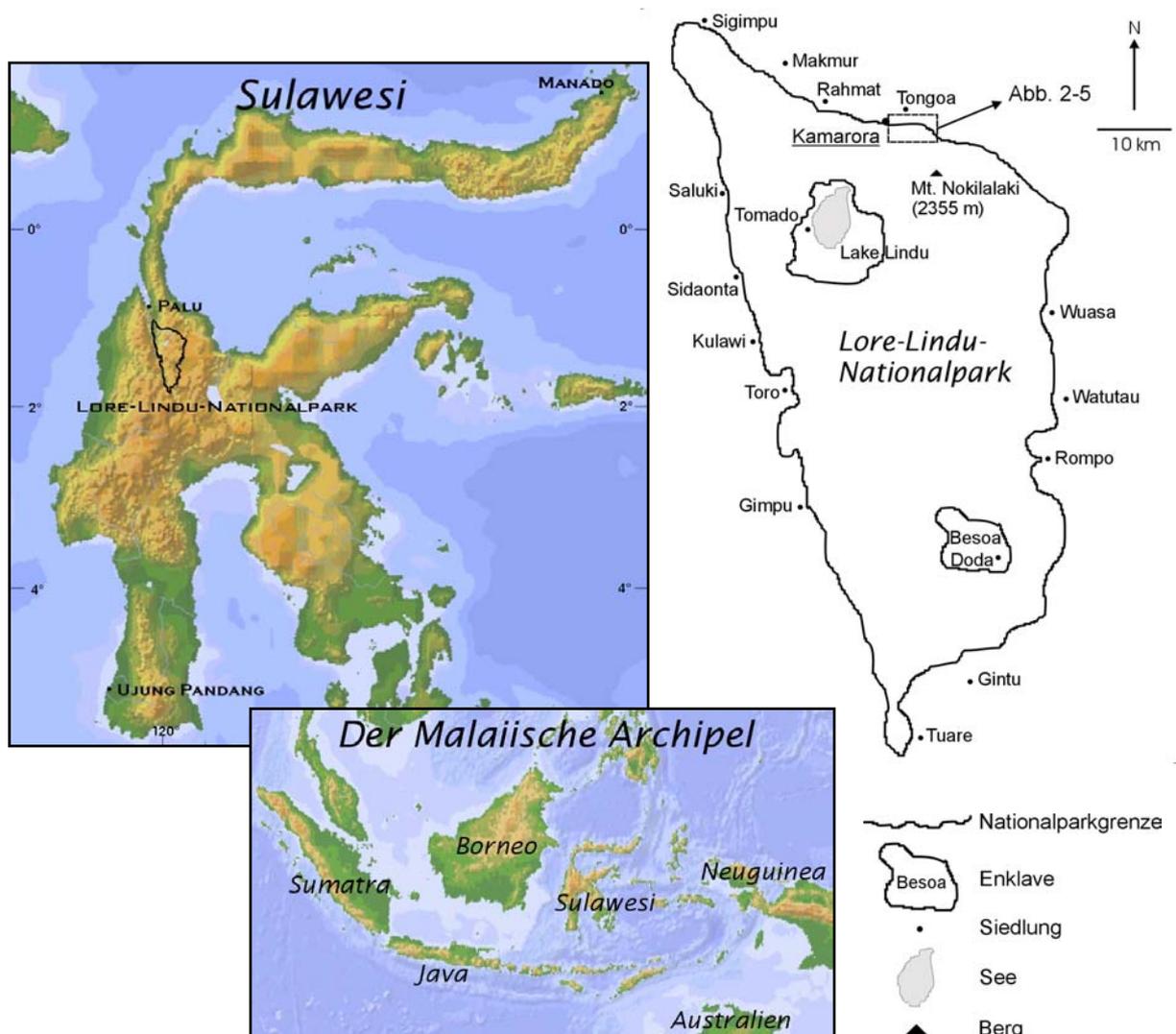


Abb. 2-3: Der Lore-Lindu-Nationalpark auf Sulawesi, Indonesien.

Im Nationalpark gibt es eine Vielzahl kleiner Waldplantagen, auf welchen hauptsächlich Kakao und Kaffee angebaut wird. Holz- und Rattan wird eingeschlagen, Früchte werden gesammelt und – sollte sich die seltene Gelegenheit ergeben – auch Tiere erlegt. Entlang der 664 km langen Grenze des Nationalparks (Ellis 1998) gibt es eine große Zahl von Siedlungen. Die Zahl der Bewohner dieser Orte steigt kontinuierlich an. Seit dem Jahr 2001 bestehen erhebliche Konflikte zwischen der Nationalparkverwaltung und der ortsansässigen Bevölkerung. Teile des Parks wurden vollständig abgeholzt und in Plantagen umgewandelt. Dies wirkte sich auch auf die Flächenauswahl für die vorliegende Studie aus.

2.2.3 Die Feldstation Kamarora und ihre Umgebung

Die Freiland-Untersuchungen wurden vom 10.07.-30.11.2000 und vom 10.02.-30.11.2001 durchgeführt. Örtliche Basis der Forschung war die Wildhüterstation Kamarora an der nord-östlichen Grenze des Nationalparks Lore-Lindu ($01^{\circ} 11' 50''$ S, $120^{\circ} 08' 18''$ O). Das gleichnamige Dorf liegt ca. 1 km nord-westlich. Kamarora ist die Typuslokalität der Art *Tarsius diana*. Im Jahr 1998 diente die Wildhüterstation dem Autor erstmalig als Ausgangspunkt zu einer sechsmonatigen Studie der Populationsdichten von *T. diana* in verschiedenen Habitaten (Merker 1999).

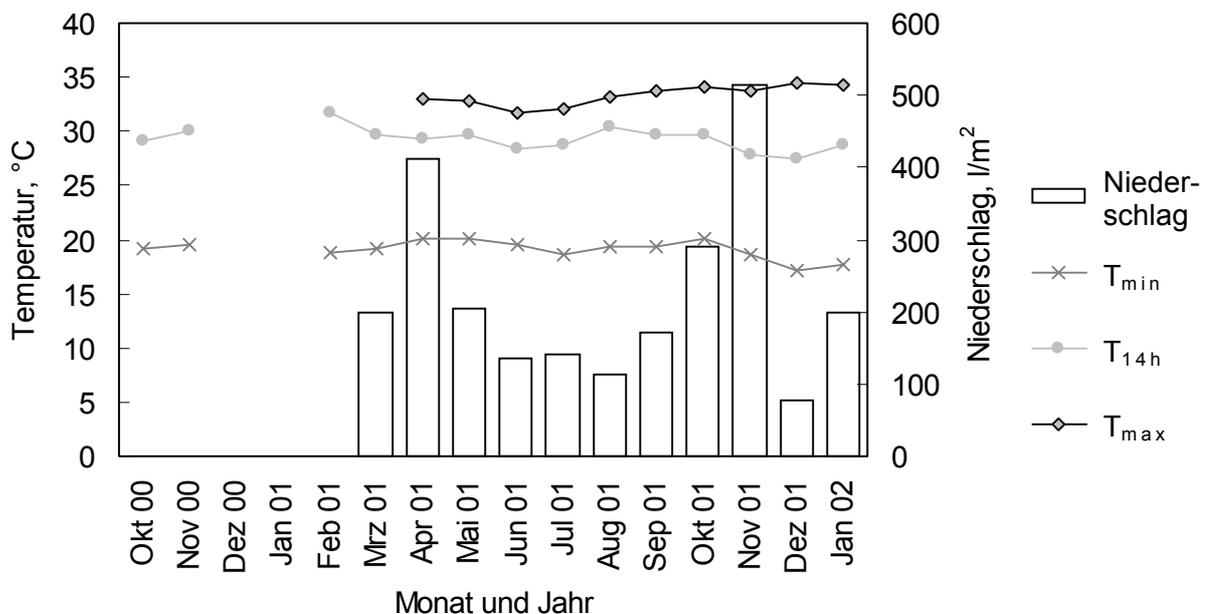


Abb. 2-4: Klimadaten für die Feldstation Kamarora, Lore-Lindu-Nationalpark, Sulawesi, für die Zeit von Oktober 2000 bis Januar 2002 – Dargestellt sind die Niederschlagsmenge sowie die Mittelwerte der täglichen minimalen, maximalen und der um 14.00 Uhr gemessenen Temperatur.

Das 660 m üNN. hoch gelegene Kamarora ist von ganzjährig konstanten Temperaturen und einer leicht saisonalen Verteilung der Niederschlagsmenge geprägt (Abb. 2-4). Nachts fällt die Temperatur regelmäßig und unabhängig von der Jahreszeit auf ca. 20 °C, die Tageshöchstwerte liegen bei ca. 35 °C. Zwar konnten zwischen Mai und Oktober 2001 nur vergleichsweise geringe Niederschläge registriert werden, eine deutliche Abgrenzung zwischen Regen- und Trockenzeit ist jedoch nicht ersichtlich. Die Periode geringer Regenmengen (Mai bis Oktober 2001) entspricht der ortsüblichen Benennung der Trockenzeit (Sapri, Yulisan pers. Mitt.). Im Jahr 2000 wurden keine Niederschlagsmessungen durchgeführt.

Der Wald in der Nähe der Feldstation ist durch verschiedenartige anthropogene Einflüsse charakterisiert. Ungestörter Wald in einer Höhe von weniger als 1000 m üNN. existierte zum Beginn der Untersuchungen erst in ca. 5 km Entfernung von der Station.

Drei Nationalpark-Wildhüter sowie mehrere einheimische Helfer begleiteten diese Studie.

2.2.4 Die Versuchsflächen

Es wurden fünf Flächen von je 10-20 ha Größe ausgewählt, welche unterschiedlich intensiv anthropogen genutzt wurden. Für die Klassifizierung des Störungsgrades diente vorerst der subjektive Eindruck, später wurden die menschlichen Einflüsse quantifiziert (siehe Kap. 2.3.5.4). Die Bezeichnung der Flächen orientierte sich an der ursprünglichen qualitativen Beurteilung des Störungsgrades. Habitat 1 ist ein Primärwald (als Kontrollfläche), H2 ein leicht gestörtes Gebiet, H3 und H4 wurden als mittelmäßig gestört eingestuft und H5 als stark gestört. Die Anordnung der Untersuchungsflächen ist aus Abb. 2-5 ersichtlich. Voraussetzung für die Auswahl der Flächen war ein homogenes Erscheinungsbild (Ausnahme: H5), eine gleichmäßige und kontinuierliche anthropogene Beeinflussung (bzw. für H1 deren Fehlen) und eine ausreichende Größe, um mindestens sechs Gruppen von Koboldmakis Raum zu bieten. Das Vorkommen der kleinen Primaten in diesen Waldgebieten war selbstverständlich die Grundvoraussetzung.

In den Habitaten 1, 2, 3 und 5 wurden die Schlafbäume exakt lokalisiert, Tarsier wurden gefangen, besendert und telemetriert. Das Habitat 4 wurde nach der Bestimmung der Schlafplätze der Tarsier plötzlich stark eingeschlagen, so daß eine weitere Datenaufnahme nicht mehr möglich und aufgrund der Veränderung der Nutzung auch nicht sinnvoll war. Für dieses Gebiet ist nur ein eingeschränkter Datensatz verfügbar, da die Tiere nicht gefangen und telemetriert wurden.

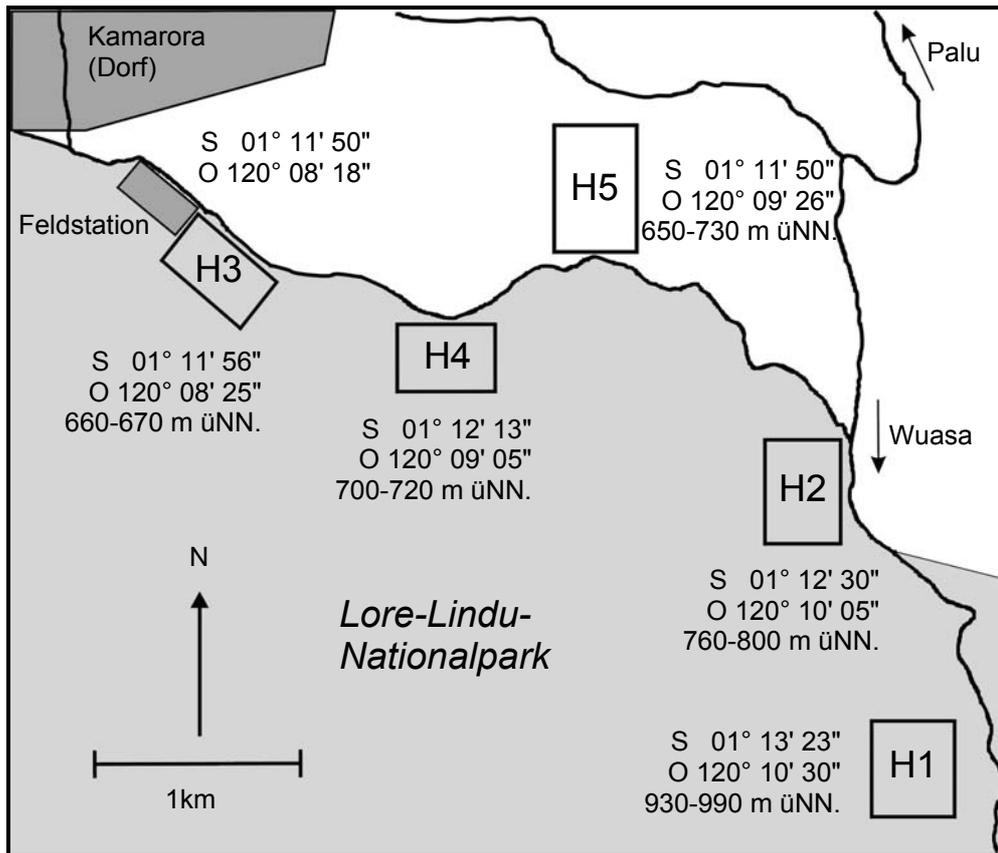


Abb. 2-5: Geographische Position und Höhe der fünf Untersuchungsflächen – Die Koordinaten gelten für den jeweiligen Mittelpunkt der Fläche. H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört. H1-H4 liegen innerhalb des Lore-Lindu-Nationalparks (hellgrau unterlegt), H5 außerhalb.

- Habitat 1 – ungestört

Außer einem alten, schmalen, diese Fläche durchziehenden Pfad und einigen in dessen unmittelbarer Nähe abgeschlagenen Stämmchen konnte kein Hinweis auf eine anthropogene Nutzung registriert werden. Trotzdem der Wald nicht mehr als unberührt gelten kann, wird er im folgenden als „ungestört“ oder „Primärwald“ bezeichnet. Nach dem Ermessen des Autors hat die lange zurückliegende, sehr geringe menschliche Beeinflussung des Gebietes keine Auswirkungen auf die Habitatnutzung durch die Tarsier. Die Fläche ist durch einen hohen Kronenschluß und eine hohe Strukturvielfalt der Gehölze charakterisiert. Lichteinfall aufgrund umgestürzter Bäume und der Topographie des Gebietes ermöglicht eine für primäre Verhältnisse ausgeprägte Strauchschicht. Mittels der Point-Centered-Quarter-Methode (siehe Kap. 2.3.5.1) wurden an 16 Zufallspunkten (n=64 Bäume) 37 Baumarten aus 22 Familien festgestellt, wobei *Ficus chrysolepis*, *Dysoxylum spec.*, *Elmerillia spec.*, *Cryptocarya infectoria* und *Pterospermum celebicum* das Erscheinungsbild dominieren (siehe Tab. 8-2).

- Habitat 2 – leicht gestört

Diese Fläche ist ein alter Sekundärwald mit einer hohen Strukturvielfalt und einer dichten Strauchschicht. Es gibt keine Waldplantagen, jedoch konnten geringe Spuren von aktuellem Holzeinschlag und von Rattan-Nutzung gefunden werden. 64 identifizierte Bäume gehören zu 34 Arten aus 19 Familien. *Elmerillia spec.*, *Palaquium spec.*, *Octomeles spec.*, *Cryptocarya infectoria* und *Ficus caulocarpa* sind die dominierenden Spezies (Tab. 8-2).

- Habitat 3 – mittelmäßig gestört

Das Gebiet liegt in unmittelbarer Nähe der Feldstation Kamarora und entspricht zu einem großen Teil der Fläche H2 von Merker (1999). Mehrere regelmäßig frequentierte Pfade durchziehen das Gebiet. In geringem Maße wird Holz selektiv eingeschlagen, Bambus und Rattan werden ebenfalls genutzt. Mehrere alte Kaffeeplantagen von jeweils 0,2-0,4 ha Größe sowie drei lichtere, ähnlich große Kakaopflanzungen prägen die Fläche. Das Unterholz des die Plantagen umgebenden Waldes ist dicht. 33 Baumarten aus 22 Familien wurden registriert. *Palaquium spec.*, *Pterospermum celebicum*, *Ficus annulata*, *F. callophylla* und *Horsfieldia glabra* sind die dominierenden Spezies (Tab. 8-2).

- Habitat 4 – mittelmäßig gestört

Habitat 4 ist durch im Vergleich zu H3 stärkeren selektiven Holzeinschlag sowie eine agroforstliche Nutzung charakterisiert. Das Gebiet entspricht zu einem großen Teil der Fläche H4 von Merker (1999). Es gibt mehrere kleine Lichtungen und bis zu 3 m breite Wege. Außer Kakao werden auf kleinen Flächen Bananen und Chili angebaut. Das Unterholz zwischen den genutzten Bereichen ist dicht, der Kronenschluß ist gering. Die 64 identifizierten Bäume gehören zu 27 Arten aus 16 Familien. Die dominierenden Spezies sind *Cryptocarya infectoria*, *Antidesma cumingii*, *Dysoxylum spec.*, *Elmerillia spec.* sowie *Palaquium spec.* (Tab. 8-2).

- Habitat 5 – stark gestört, Plantagen

Als stark gestörtes Tarsierhabitat gilt eine außerhalb des Nationalparks liegende Fläche, welche keinen Naturwald mehr aufweist, sondern durch aneinandergrenzende Plantagen mehrerer Besitzer gekennzeichnet ist. Große Kakaopflanzungen prägen das Gebiet, Maisfelder, Grasland, Gebüsch, Bambusdickichte und ein Sekundärwaldrest umgeben sie. In Kap. 3.5.4 ist die heterogene Fläche H5 detailliert beschrieben.

2.3 Datenaufnahme

2.3.1 Lokalisierung der Schlafbäume

Nachdem durch das Verhören der morgendlichen Duettgesänge der Tarsier ihre Existenz in einem bestimmten Gebiet verifiziert worden war, wurde ein übersichtliches und systematisches Pfadsystem angelegt, dieses mittels Kompaß und Maßband vermessen und eine maßstabsgetreue Karte der Studienfläche entworfen. Zwischen 4.45 Uhr und 6.30 Uhr postierten sich drei bis fünf Mitarbeiter an verschiedenen (bekannten) Punkten dieses Pfadsystems und notierten alle von ihnen gehörten Rufe der Koboldmakis. Aufgenommen wurde die Richtung, aus welcher der Ruf vernommen wurde, die exakte Uhrzeit, das Geschlecht des rufenden Tieres und eine Schätzung der Entfernung des Rufers. Die Ergebnisse aller Beobachter wurden schließlich auf die Karte übertragen und die genauen Positionen der vokalisierenden Koboldmakis trianguliert (siehe Mühlenberg 1993, S. 138). Da *Tarsius diana*e pro Morgen durchschnittlich drei- bis viermal duettiert und diese Duette in den meisten Fällen an verschiedenen Orten (fast niemals am Schlafbaum) aufgeführt werden, mußte dieses Vorgehen täglich wiederholt werden, bis eine gerichtete Bewegung und schließlich das Ziel der Tarsier ersichtlich war. Durch günstige Positionierung der Beobachter, welche jeweils auf den Ergebnissen der Vortage basierte, konnten die Tiere so letztendlich bis zu ihrem Schlafplatz verfolgt werden. Die exakte Bestimmung von sechs bis zehn Schlafbäumen pro Habitat nahm in der Regel drei bis vier Wochen in Anspruch. Dabei wurde darauf geachtet, daß alle auf der jeweiligen Studienfläche lebenden Gruppen erfaßt wurden.

Die Positionen der Schlafbäume wurden in die maßstabsgetreue Karte eingezeichnet, und für jede Tarsiergruppe wurden die Entfernungen zu den Schlafplätzen der drei nächsten Nachbargruppen gemessen.

2.3.2 Fang der Tiere

Zum Fang der Koboldmakis wurden insgesamt zehn Japannetze mit einer Länge von 6 m, 9 m und 12 m und einer Höhe von 2,10-2,70 m eingesetzt. Die Maschenweite betrug 19 mm, die Garnstärke 50-70 Denier, 2-fach, oder 110 Denier, 1-fach gezwirnt (Heindl-Versand, Detmold). Waren alle Schlafbäume der Tarsierpopulation erfaßt, wurde begonnen, die Tiere zu fangen, um eine ausreichende Anzahl von Individuen besondern und telemetrieren zu können. Hierfür wurden meist zwischen 16.00 und 17.00 Uhr in 5-30 m Entfernung vom Schlafbaum zwei bis fünf Japannetze aufgebaut. Diese wurden quer zu den üblichen Routen der Tarsier im Unterholz zwischen zwei Bambus- oder anderen Stangen aufgespannt. Die Netze wurden von 17.00 bis 19.00 Uhr geöffnet (bzw. bis zum erfolgreichen Fang aller Individuen einer Gruppe) und kontinuierlich überwacht. Kurz nach Sonnenuntergang konnte in vielen Fällen beobachtet werden, wie die Tarsier den Schlafbaum verließen. Nahmen sie einen anderen als den antizipierten Weg, wurde die Position der Netze am nächsten Tag angepaßt. Nicht nur abends, sondern auch morgens (4.30-6.45 Uhr), wenn die Tiere zu ihrem Schlafplatz zurückkehren wollten, wurden die Netze geöffnet. Tagsüber und im Verlaufe der Nacht wurden die Japannetze entweder geschlossen (zusammengeschoben) oder abgebaut und versteckt. Zwei Hand-Sprechfunkgeräte Stabo freecomm 300 (Stabo Elektronik GmbH, Hildesheim) erleichterten die Kommunikation zwischen den Mitarbeitern. Ein binokulares Nachtsichtgerät 4.0x Night Hawk (Night Owl Optics, New York) unterstützte die Beobachtung der Tiere.

Sprang ein Tarsier in ein Netz, wurde er von dem dieses überwachenden Mitarbeiter mit Arbeitshandschuhen (die Tiere beißen!) und Kopflampe sofort befreit und in einem Leinensäckchen verwahrt. Ebenfalls gefangene Fledermäuse und Vögel (siehe Kap. 8.3) wurden bestimmt und sofort freigelassen.

Etwa jeder dritte Fangversuch (Abend bzw. Morgen) war erfolgreich. Insgesamt konnten 71 Individuen von *T. diana*e 140 mal (inklusive der Wiederfänge) gefangen werden. In mehreren Fällen, als der genaue Schlafplatz der Tarsier bekannt und den Beobachtern zugänglich war, geschah dies auch tagsüber per Hand. Bei keinem der 140 Fänge wurde ein Koboldmaki verletzt oder getötet. Die Fangversuche wurden so lange fortgesetzt, bis die geplante Anzahl adulter Individuen mit Radiosendern versehen war bzw. die Sender wieder entfernt werden konnten (siehe Kap. 2.3.4).

2.3.3 Biometrische Untersuchungen

Nachdem die Netze geschlossen waren, wurden die gefangenen Tiere sofort untersucht. Dabei wurden sie nicht betäubt. Mittels eines Leinenbeutels und einer 300 g-Federwaage (Firma Kern, Albstadt, Modell 281-401) wurden die Tarsier gewogen. Während ein Mitarbeiter das jeweilige Tier in seiner Hand hielt, wurde das Geschlecht bestimmt, die Fellfarbe notiert, der allgemeine Gesundheitszustand eingeschätzt und die Anzahl der Ektoparasiten aufgenommen. Diese wurden in 70 %-igem Ethanol für eine spätere Identifikation konserviert. Weibchen wurden abgetastet, um fortgeschrittene Gravidität aufzudecken, und die Zitzen wurden untersucht, um einen Hinweis auf säugende Jungtiere zu erhalten. Bei Männchen wurde der Entwicklungsgrad der Hoden registriert. Mittels eines Meßschiebers mit einer Präzision von 0,1 mm und eines Lineals wurden etwa 20 morphometrische Daten pro Tier erhoben. Dazu gehören die Körper- und Kopflänge, die Dimensionen der Ohren, die Länge der Bein- und Armglieder, der Zehen und Finger sowie die Länge des Schwanzes und der Schwanzquaste. In der vorliegenden Arbeit ist ausschließlich die Kopf-Rumpf-Länge der Tarsier dargestellt (siehe Abb. 2-6). Sie gilt als Maß für die Körpergröße (Kap. 3.1.5.2).

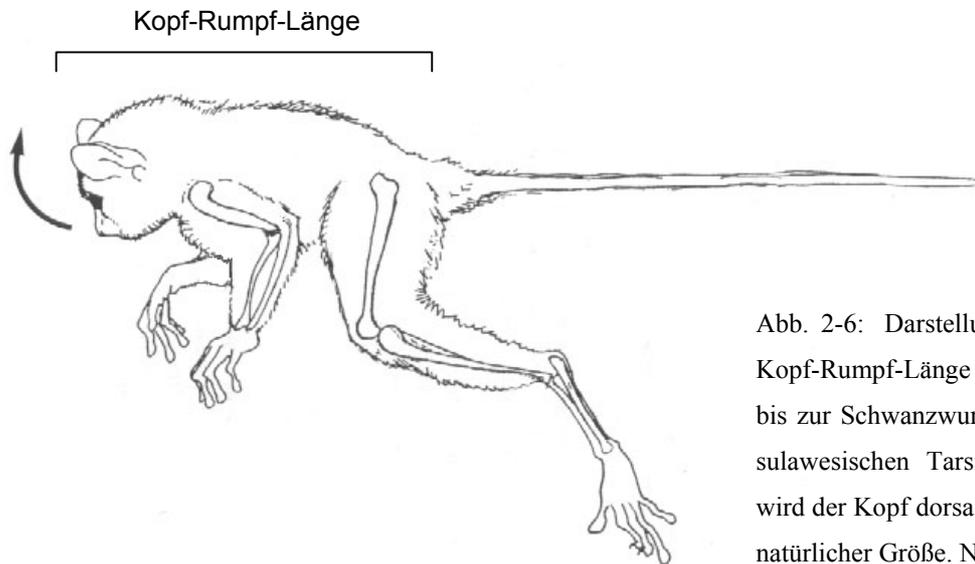


Abb. 2-6: Darstellung der Messung der Kopf-Rumpf-Länge (von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel) am Körper eines sulawesischen Tarsiers – Zur Messung wird der Kopf dorsal gehoben. Etwa 40 % natürlicher Größe. Nach Nietsch (1993).

Spezifische Merkmale der gefangenen Tiere, wie z. B. eingerissene Ohren, wurden notiert, und einige wurden mit einem um den Tarsus angebrachten Farbring mit einem Durchmesser von 6 mm markiert. Dies diente der Identifikation der Koboldmakis bei einem späteren Wiederauffang.

Das Alter der Tiere wurde anhand ihrer Körpermasse beurteilt. Hierfür wurden die von Niemitz (1977) für *Tarsius bancanus* – die Weibchen dieser Art sind etwas schwerer als jene von *T. diana*e – erstellten Kategorien wie folgt modifiziert:

	<i>T. diana</i> e (diese Arbeit)	<i>T. bancanus</i> (Niemitz 1977)
infantil	< 35 g	< 35 g
juvenil	< 60 g	< 65 g
subadulte Männchen	<100 g	< 105 g
subadulte Weibchen	< 90 g	< 100 g
adult	darüber	darüber

Zusätzlich wurden bei der Unterscheidung zwischen subadulten und adulten Tieren die Körpergrößen und der Entwicklungszustand der äußeren Genitalien hinzugezogen.

2.3.4 Radiotelemetrie

Insgesamt wurden 30 Tiere telemetriert – jeweils sechs Weibchen in vier Habitaten (H1, H2, H3 und H5), in H1 zusätzlich sechs Männchen.

Die Sender wurden von der Firma Holohil Systems Ltd., Carp, Ontario, Kanada, gefertigt (Typenbezeichnung PD-2C). Die Sendeeinheit und die Batterie waren wasserdicht ummantelt, die ringförmig um das Tier angebrachte Antenne diente gleichzeitig als Befestigung und wurde als Schutz vor Verletzung des Studienobjekts mit einem kleinen Plastikschlauch umgeben. Inklusiv selbstgefertigter, wiederverwendbarer Verschlüsse des Antennenrings hatten die Sender eine Gesamtmasse von 3,9 g. Dies entspricht 3,0-4,8 % der Körpermasse der telemetrierten Tarsier (siehe Kap. 4.2.1.1). Die Sendedauer betrug durchschnittlich sechs Monate, die Reichweite im Wald – je nach Habitattyp – etwa 100-200 m. Jeder Transmitter sendete auf einer unterschiedlichen Frequenz, so daß die Koboldmakis individuell unterschieden werden konnten. Insgesamt wurden 14 Radiosender verwendet, fünf Tiere konnten aufgrund des Ausfalls der Sender bzw. einer plötzlichen Auswanderung wegen der Zerstörung ihres Habitats nicht wieder lokalisiert und gefangen werden.

Die Empfangseinheit bildeten ein Stabo XR100-Radioscanner, welcher von der Gesellschaft für Telemetriesysteme (GFT) in Horst speziell für die Bedürfnisse der Telemetrie umgebaut worden war, sowie eine zusammenklappbare H-Antenne HB9CV, ebenfalls von der GFT gefertigt. Sende- und Empfangssystem waren auf Frequenzen von 150-151 MHz eingestellt.

Die Sender wurden um die Hüfte der Tarsier gelegt (siehe Abb. 8-4). Nach dem Anbringen bzw. dem Entfernen der Radiosender wurden die Tiere am Fangort wieder freigelassen.

Im Primärwald H1 wurden sechs adulte Männchen und sechs adulte oder subadulte Weibchen mit Radiosendern versehen. Die Tiere waren jeweils miteinander verpaart, d.h. aus jeder von sechs Gruppen wurde ein Männchen und ein Weibchen besendert und telemetriert. In den drei gestörten Gebieten H2, H3 und H5 wurden jeweils sechs adulte oder – in insgesamt drei Fällen – subadulte Weibchen ausgewählt. Voraussetzung war, daß bei den Tieren keine fortgeschrittene, d.h. ertastbare, Gravidität festgestellt werden konnte. Die noch nicht vollständig ausgewachsenen Tiere wurden besendert, falls in der betreffenden sozialen Gruppe kein älteres Weibchen gefunden werden konnte oder dieses trächtig war.

Vor der Telemetrie der Tiere wurden in Deutschland und Indonesien etwa 300 Peilungen der Sender in verschiedenen Waldtypen vorgenommen, um das System kennenzulernen. Diese Übungen beinhalteten sowohl die direktionale Peilung von nahen und weit entfernten, von dem Bediener sichtbaren sowie von durch Mitarbeiter versteckten Transmittern als auch die „Fuchsjagd“ („homing in“, White & Garrott 1990), das unmittelbare Auffinden eines versteckten Senders. Die Übungen wurden so lange fortgesetzt, bis in ca. 95 % der Fälle die Abweichungen der bestimmten von der tatsächlichen Richtung weniger als $\pm 5^\circ$ betrug.

Die Antenne wurde auf einem 2 m langen, geraden und senkrecht gehaltenen Holzstab befestigt. Ein Kompaß mit der exakten Angabe der Richtungszahl – in Grad als Abweichung von Norden – wurde verwendet, um entlang der Mittelachse der Antenne die Richtung des Signals zu bestimmen. Die Peilungen der mit Sendern bestückten Tarsier fanden von bekannten Fixpunkten auf dem Wegesystem aus statt. Dabei wurden unmittelbar nacheinander, in einem Abstand von weniger als 2 min, zwei Ortungen eines Tieres von zwei verschiedenen Punkten aus vorgenommen. Diese Punkte lagen mindestens 30 m voneinander entfernt und schlossen einen möglichst stumpfen Winkel mit der Position des Tieres ein. Die Richtungen der Peilungen wurden notiert und die Ergebnisse graphisch in der maßstabsgetreuen Karte des Studiengebietes aufgetragen. Diese Triangulation (Kenward 1987, White & Garrott 1990, siehe Kap. 2.3.1) ermöglichte die Bestimmung der Position des Tieres zum Zeitpunkt der Peilungen. Dabei wurde davon ausgegangen, daß sich die Koboldmakis zwischen den beiden Richtungsbestimmungen von verschiedenen Punkten aus nicht oder nur wenig gerichtet bewegten. Wenn dies offensichtlich dennoch der Fall war,

durch Sichtkontakt oder das Verhören der Rufe belegt, wurde die Ortung des Tieres verworfen.

Jedes der 30 Tiere wurde an sechs Morgen, drei Abenden und jeweils eine ganze Nacht hindurch telemetriert. Dabei wurden meist zwei bis sechs Tiere gleichzeitig verfolgt. Morgens konnten zwischen 04.00 Uhr und 06.15 Uhr etwa drei Lokalisationen pro Tarsier vorgenommen werden, abends zwischen 18.00 Uhr und 21.00 Uhr etwa vier. Die Ortungen eines Tieres wurden in einem zeitlichen Abstand von etwa 40 min durchgeführt. Diese Zeitspanne gewährleistet eine Unabhängigkeit der aufeinanderfolgenden Beobachtungen (Neri-Arboleda *et al.* 2002 für *T. syrichta*). Während der Ganz-Nacht-Telemetrie wurden jeweils zwei Tarsier von 18.00 Uhr bis 06.00 Uhr kontinuierlich verfolgt, und alle 15 min wurde eine Lokalisation pro Tier vorgenommen. Dieses Intervall wurde gewählt, um die Geschwindigkeit der Fortbewegung der Tarsier (Strecke/15 min) aufzunehmen und mit anderen Studien vergleichen zu können (z. B. Gursky 1998c, 2000c, Neri-Arboleda *et al.* 2002).

Die Peilungen der Tarsier wurden vom Autor dieser Arbeit ausnahmslos selbst durchgeführt. Insgesamt konnten für die 30 telemetrierten Koboldmakis durchschnittlich 75-80, mindestens jedoch 65 Ortungen pro Tier vorgenommen werden. Diese dienten als Basis für die Schätzung der Aktionsraumgröße (Kap. 3.1.1). Der Aktionsraum eines Tieres wurde durch ein Minimum Convex Polygon, welches alle festgestellten Aufenthaltsorte umfaßt, rekonstruiert (vgl. Bearder & Martin 1980, Kenward 1987, White & Garrott 1990).

Um saisonale Einflüsse auf die Aktionsraumgröße der Tarsier untersuchen zu können, wurden außerdem mehrere Tiere in verschiedenen Monaten telemetriert. Das Vorhaben, in einem Gebiet zwei Individuen über die gesamte Zeit der Studie zu verfolgen, konnte nicht verwirklicht werden, da diese Fläche (H1) im Sommer 2001 teilweise abgeholzt und die beiden entsprechenden Tiere aus ihren Territorien vertrieben wurden. Folgende Untersuchungen zur Saisonalität der Habitatnutzung wurden durchgeführt:

- in H1: Zwei Weibchen wurden innerhalb von drei Tagen im April 2001 an zwei Morgen und zwei Abenden telemetriert. Die genutzte Fläche wird als 3-Tages-Aktionsraum bezeichnet. Von den im Oktober 2000 an sechs Morgen und sechs Abenden erhaltenen Ortungen dieser Tiere (s. o.) wurden die Daten für die ersten beiden Morgen und Abende separat ausgewertet und die während dieser Zeit genutzten Flächengrößen mit jenen im April 2001 verglichen.

- in H3: Drei Weibchen wurden zusätzlich zu der habitatvergleichenden Aufnahme im Juli 2001 nochmals an sechs Morgen und drei Abenden im September 2001 telemetriert. Die während dieser Zeit genutzten Streifgebiete werden aufgrund der zeitlichen Verteilung der telemetrischen Untersuchungen 10-Tages-Aktionsräume genannt. Die äquivalenten Daten für Juli und September 2001 wurden miteinander verglichen.

Insgesamt wurde ca. 340 h lang telemetriert. Jedes der 30 Tiere konnte dabei durchschnittlich 36 h lang verfolgt werden.

2.3.5 Aufnahme von Habitatmerkmalen

Die Erhebungen der Habitatparameter fanden pro Untersuchungsgebiet an 16 Zufallspunkten statt. Diese wurden anhand einer der Gebietskarte überlagerten Koordinatensystems und der von Mühlenberg (1993) angebotenen Paare von Zufallszahlen durch Würfeln festgelegt.

2.3.5.1 Baumartenspektrum

In den vier Gebieten H1, H2, H3 und H4 wurden mittels der „Point-Centered-Quarter“ (PCQ)-Methode (Mueller-Dombois & Ellenberg 1974, zit. nach Mühlenberg 1993, Krebs 1999) jeweils vier Bäume mit einem dbh > 10 cm („diameter at breast height“, Durchmesser in Brusthöhe) an 16 Zufallspunkten ausgewählt. Von diesen 64 Bäumen pro Fläche wurden Blätter und, wenn möglich, Früchte gesammelt und später unter Beteiligung des Herbarium Bogoriense, Bogor, Indonesien und unter Mithilfe von Dr. P. Kessler, Universität Leiden, Niederlande, identifiziert. Eine Liste der Baumarten ist im Anhang (Tab. 8-2) zu finden. Diese Liste wurde von Indra Yustian erstellt, einem Studenten der Universität von Indonesien, Jakarta, welcher im Rahmen des hier beschriebenen Projektes und unter Betreuung des Autors seine Diplomarbeit über *T. diana* anfertigte (Yustian 2002).

2.3.5.2 Gehölzdichte

An den 16 Zufallspunkten wurden mittels der PCQ-Methode die Dichten von in Brusthöhe 1-4cm dicken vertikalen und horizontalen Gehölzstrukturen erfaßt. Als horizontal wurden

Substrate mit 0-20° Inklination in bezug zur Waagerechten gewertet, als vertikal Gehölze mit 70-90° Abweichung. Alle verholzten, nicht dornen- oder stachelbewehrten Strukturen in 0,2-5,0 m Höhe über dem Waldboden wurden in dieser Analyse berücksichtigt. Die Auswahl der Gehölzklassen und der weiteren Parameter orientierte sich an der durch Merker (1999) durchgeführten Habitatnutzungsanalyse von *T. diana*e (siehe auch Kap. 3.2.1.1).

2.3.5.3 Insektenabundanz

Insekten stellen die hauptsächliche Beute für Tarsier dar. Um die Nahrungsgrundlage der Koboldmakis in verschiedenen Habitaten vergleichen zu können, wurden an acht Zufallspunkten pro Habitat relative Insektendichten erfaßt. An jedem dieser Punkte wurden an jeweils drei Abenden zwischen 19.00 und 21.00 Uhr folgende Teiluntersuchungen durchgeführt:

- Eine Glühstrumpf-Petroleumlampe („Petromax“) wurde jeweils unter einem maximalen Gasdruck in 1,5 m Höhe über dem Waldboden aufgehängt, so daß die Lampe nach keiner Seite unmittelbar von Blattwerk abgeschirmt war. Eine Minute nach dem Aufhängen beginnend wurden genau 5 min lang alle sich bewegenden Insekten mit einer Körperlänge von $l > 1$ cm registriert. Die Zahl dieser Tiere war so gering, daß sie anhand ihrer Artzugehörigkeit und Größe individuell unterschieden werden konnten.
- Während dieser 5 min wurde die Individuenzahl der in einem Umkreis von $r = 10$ m akustisch signalisierenden Insekten geschätzt. Aufgrund der unterschiedlichen Laute der verschiedenen Klassen und auch Arten der Insekten sowie ihrer Positionen konnten sie individuell unterschieden werden.
- Mit einem Sennheiser HF-Kondensatormikrofon MKH70, einem Verstärker MZA14P48U und einem Sony WMD6C Professional-Walkman (eingestellte Empfindlichkeit 5, Position normal, ohne Dämpfungsglied) wurde, nachdem die Petroleumlampe abgenommen und entfernt worden war, standardisiert an jedem Punkt eine Minute lang der allgemeine Geräuschpegel aufgenommen. Dazu wurde das Mikrofon in 1,5 m Höhe gehalten und nach Norden ausgerichtet. Die Aufnahmen wurden mit dem Computerprogramm Cool Edit 96, Syntrillium Software, Phoenix, USA, in „wav“-Dateien umgewandelt, und der RMS („root mean square“)-Wert der mittleren 30 s der jeweiligen Aufnahmen wurde bestimmt. Dieser Wert ist ein Maß für den

Geräuschpegel. Nicht durch Insekten hervorgerufene Laute (z. B. fallender Ast, Vogel- und Froschrufe) wurden von der Analyse ausgeschlossen.

Diese Tonaufnahmen fanden in den Gebieten H1, H2, H3 und H5 statt, nicht in H4.

Die Aufnahmen zur Insektenabundanz fanden zeitlich parallel zur Telemetrie der Tarsier in dem jeweiligen Gebiet statt. Die beschriebenen drei Teilerhebungen lassen keinen Schluß auf die absolute Dichte der Insekten zu, erlauben jedoch einen Vergleich zwischen den Habitaten. In den zwei Untersuchungsgebieten, in welchen die Saisonalität der Habitatnutzung geprüft wurde (H1 und H3), wurden Insektenabundanzen – entsprechend der o. g. Methodik – in verschiedenen Monaten aufgenommen. Die durchschnittliche Summe der innerhalb von 5 min vom Licht angelockten und verhörten Insekten wurde in H1 zwischen den Monaten Mai und Oktober 2001 und im Gebiet H3 zwischen den Monaten Juli, September und Oktober 2001 verglichen.

2.3.5.4 Anthropogene Störungen

Um anthropogene Einflüsse zu quantifizieren, wurde ein Störungsindex S_i entwickelt, welcher die von Bynum, D. Z. (1999) für den Tieflandregenwald des Lore-Lindu-Nationalparks vorgeschlagenen Störungsindikatoren beinhaltet. Dazu gehören:

1. Anzahl der Baum- und Aststümpfe
2. Anzahl exotischer Gehölze (z. B. Kaffee, Kakao)
3. Anzahl von Rotangpalmen (Rattan) mit $l < 3$ m Länge
4. Anzahl von Rotangpalmen (Rattan) mit $l > 3$ m Länge
5. Anzahl großer Bäume ($dbh > 50$ cm)
6. Anzahl der Epiphyten in $h < 5$ m Höhe über dem Waldboden
7. maximale Höhe des Moosbewuchses

Die ersten vier Parameter sind direkte Indikatoren menschlicher Nutzung des Waldes. Die Variablen 5, 6 und 7 sind indirekte bzw. Waldstrukturanzeiger. Sie betreffen sekundäre Effekte der Nutzung, wie z. B. Lichteinfall und Feuchtigkeit, oder weisen auf einen menschlichen Einfluß in der Vergangenheit hin (Bynum, D. Z. 1999). Für die Parameter 1 und 2 zeigen hohe Werte einen starken anthropogenen Einfluß an. Bei den Indikatoren 3 bis 7 lassen hohe Werte auf ungestörte Verhältnisse schließen.

Rattan wurde für die Datenerhebung in die Kategorien „ $l > 3$ m“ und „ $l < 3$ m“ und zusätzlich noch in „kletternd“ oder „Busch“ unterteilt, in der Auswertung wurden jedoch diese vier Klassen als „Rattan“ zusammengefaßt. In den fünf Untersuchungsgebieten H1-H5 wurden an jedem der o. g. 16 Zufallspunkte ein 10x10 m-Quadrat angelegt und in dessen Grenzen die sieben Störungsparameter aufgenommen. Die Variablen 1-6 konnten direkt ausgezählt werden, für den Punkt 7, die Moosgrenze, wurde der Maximalwert geschätzt. Im Anhang, in Tab. 8-3 bis 8-9, sind die Ergebnisse der Erhebungen dargestellt. Die Berechnung des Störungsindex S_i kann in Kap. 2.4.2 nachvollzogen werden.

2.3.5.5 Strukturkartierung der Plantagen

Das stark gestörte Gebiet H5 ist ein Mosaik verschiedener Nutzungsformen und Vegetationsstrukturen. Zwecks einer Habitatnutzungsanalyse der Tarsier wurden diese Strukturen in acht Kategorien eingeteilt (siehe Kap. 3.5.4) und kartiert. Dies geschah mittels eines 50 m-Maßbandes und eines Kompasses. Die resultierende Habitatkarte von H5 ist als Abb. 3-30 wiedergegeben.

2.4 Datenauswertung

Im folgenden wird aufgezeigt, wie aus den Schlafbaumabständen die Populationsdichten errechnet und wie der Störungsindex S_i entwickelt wurde. Alle weiteren Methoden der Auswertung sind in einer Einheit mit den Ergebnissen in Kap. 3 dargestellt. Erläuterungen der Darstellungsformen und der statistischen Aufbereitung der Daten bilden den Abschluß dieses Kapitels.

2.4.1 Umrechnung von Entfernungen zu nächsten Nachbarn in Populationsdichte

Aufgrund der hohen Subjektivität der Auswahl der Flächenform und -größe bei der Bestimmung der Populationsdichte als Anzahl der Gruppen oder Tiere pro Gebiet wurde ein Verfahren verwendet, bei dem diese Auswahl bedeutungslos ist. Um die gemessenen Entfernungen zwischen den Tarsiergruppen und ihren drei nächsten Nachbarn in Populationsdichten umrechnen zu können, wurde folgende (Modell-) Anordnung der Schlafbäume zugrunde gelegt (Abb. 2-7):

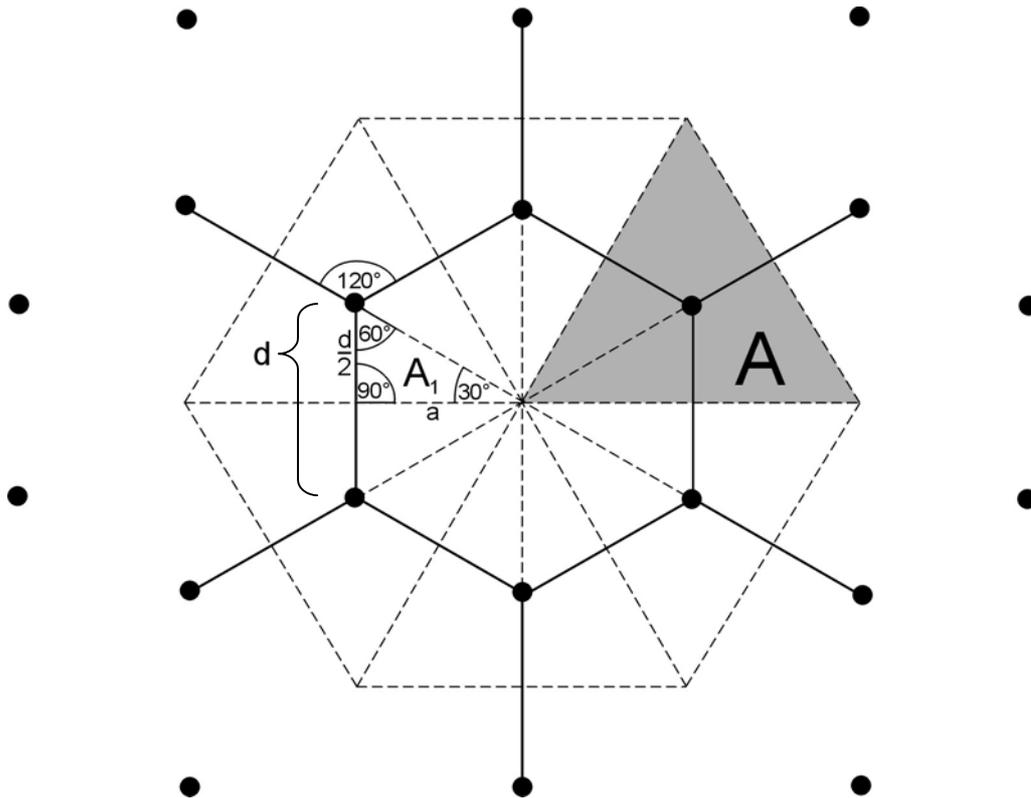


Abb. 2-7: Skizze zur Veranschaulichung der Umrechnung von Distanzen zwischen den Gruppen in Populationsdichten – Die Tarsierschlafbäume sind als schwarze Punkte gekennzeichnet, die Strecken zu den jeweils drei nächsten Nachbargruppen als schwarze, durchgezogene Linien („Delaunay triangulation“, Krebs 1999, nur für sechs Gruppen in der Mitte der Skizze dargestellt). Das grau hinterlegte gleichseitige Dreieck markiert den „imaginären Aktionsraum“ („Dirichlet tessellation“, Krebs 1999) einer Gruppe. Gestrichelte Linien und Bezeichnungen A_1 , a und $d/2$ sind Hilfsmittel zur Umrechnung der Distanzen in Dichte.

Auf der Basis der „Delaunay triangulation“ (Krebs 1999), wie in Abb. 2-7 dargestellt, lässt sich die relative Populationsdichte D (in Gruppen/10 ha) aus den mittleren Entfernungen der Tarsiergruppen zu ihren drei nächsten Nachbarn berechnen. Hierbei wird ein Modell zugrunde gelegt, bei dem diese drei Nachbargruppen einen gleichen Abstand d (in m), die vierten und weiteren Nachbarn eine größere Distanz als d zur jeweils betrachteten Gruppe besitzen. Dieser Abstand d ist bei allen Gruppen eines untersuchten Habitats gleich. Der mathematisch konstruierte „imaginäre Aktionsraum“ A („Dirichlet tessellation“, Krebs 1999) ist der jeder Gruppe exklusiv zur Verfügung stehende Raum, wobei es weder Überlappungen zwischen den Gruppen noch unbesetzte Gebiete gibt. Die relative Populationsdichte D ergibt sich aus der Anzahl der Gruppen pro Fläche:

$$D = \frac{\text{Anzahl der Gruppen}}{\text{Gesamtfläche}} = \frac{1 \text{ Gruppe}}{\text{imaginärer Aktionsraum einer Gruppe}} = \frac{1 \text{ Gruppe}}{A} \quad (1)$$

Aus Abb. 2-7 ergeben sich die Formeln (2), (3) und (4):

$$A = 6 \cdot A_1 \quad (2)$$

$$A_1 = \frac{1}{2} \cdot \frac{d}{2} \cdot a \quad (3)$$

$$a = \frac{d}{2} \cdot \frac{1}{\tan 30^\circ} = \frac{d}{2} \cdot \sqrt{3} \quad (4)$$

Eingesetzt in Formel (3) ergibt sich

$$A_1 = \frac{d^2 \cdot \sqrt{3}}{8} \quad (5)$$

Für A – siehe Formel (2) – bedeutet dies

$$A = \frac{3}{4} \cdot d^2 \cdot \sqrt{3} \quad (6)$$

Eingesetzt in die Ausgangsformel (1) ergibt sich somit die direkte Umrechnung der Distanz d in die Dichte D:

$$D = \frac{1 \text{ Gruppe}}{A} = \frac{4}{3} \cdot \frac{\text{Gruppe}}{\sqrt{3} \cdot d^2} = \frac{0,7698 \text{ Gruppen}}{d^2} \quad (7)$$

Jetzt kann noch mit 1 multipliziert werden (Klammer), um die Dichte mit der üblichen Einheit (Gruppen/10 ha) zu versehen:

$$D = \frac{0,7698 \text{ Gruppen}}{d^2} \cdot \left(\frac{100000 \text{ m}^2}{10 \text{ ha}} \right) \quad (8)$$

$$D = \frac{76980 \text{ m}^2}{d^2} \cdot \frac{\text{Gruppen}}{10 \text{ ha}} \quad (9)$$

2.4.2 Berechnung des Störungsindex S_i

Der Störungsindex S_i wurde auf folgende Weise berechnet (vgl. Tab. 8-8 und 8-9):

$$S_i = \frac{1}{n} \sum s_{ji} \quad (1)$$

S_i : Störungsindex für Habitat i

n : Anzahl der aufgenommenen Störungsparameter

j : Störungsparameter (1 ... n), z. B. Stümpfe

s_{ji} : relativer Störungsgrad für den Parameter j in Habitat i, z. B. 0,53 für Stümpfe in H3

v_{ji} : durchschnittl. absoluter Wert des Parameters j in Habitat i, z. B. 9,2 Stümpfe in H3
(Die angegebenen Beispielwerte für v_j gelten pro Zufallspunkt.)

$v_{j \max}$: Maximalwert für den Parameter j in allen Habitaten, z. B. 17,3 Stümpfe

$v_{j \min}$: Minimalwert für den Parameter j in allen Habitaten, z. B. 0,2 Epiphyten

Für Parameter, für die der Maximalwert $v_{j \max}$ maximale Störung anzeigt (z. B. Stümpfe), gilt

$$s_{ji} = \frac{v_{ji}}{v_{j \max}} \quad (2)$$

$$\text{Wenn } v_{j \min} = v_{j \max} = 0, \text{ dann gilt } s_{ji} \stackrel{\text{def}}{=} 0 \quad (3)$$

Für Parameter, für die der Minimalwert $v_{j \min}$ maximale Störung anzeigt (z. B. Epiphyten), gilt

$$s_{ji} = \frac{v_{j \min}}{v_{ji}} \quad (\text{wenn } v_{j \min} > 0) \quad (4)$$

$$s_{ji} = \frac{v_{j \max} - v_{ji}}{v_{j \max}} \quad (\text{wenn } v_{j \min} = 0) \quad (5)$$

$$\text{Wenn } v_{j \min} = v_{j \max} = 0, \text{ dann gilt } s_{ji} \stackrel{\text{def}}{=} 1 \quad (6)$$

Alle Störungsparameter wurden gleich stark gewichtet. Der Störungsindex S_i , wie hier beschrieben, ist nützlich, um Störungsintensitäten verschiedener Flächen innerhalb einer Studie vergleichen zu können. Soll er angewandt werden, um zwischen verschiedenen Untersuchungen zu vergleichen, müssen alle durchschnittlichen absoluten Werte v_{ji} verfügbar

sein, da S_i nicht unabhängig für jede Studie bestimmt werden kann. $v_{j \min}$ und $v_{j \max}$ sind dann Minimal- und Maximalwerte der entsprechenden Parameter für alle Untersuchungen.

2.4.3 Statistische Auswertung und Computerprogramme

Folgende Computerprogramme wurden bei der Erfassung, Auswertung und Darstellung der Daten verwendet (Hersteller in Klammern): Adobe Photoshop 5.0 (Adobe Systems), Cool Edit 96 (Syntrillium Software), Corel Draw 8 (Corel), Excel 97 (Microsoft), Paint (Microsoft), Statistica 99 (StatSoft), WinSTAT 3.1 (Kalmia) und Word 97 (Microsoft).

Alle Datenreihen wurden mit dem Kolmogoroff-Smirnoff-Test auf Normalverteilung geprüft. Bei einer Abweichung von der Normalverteilung ($p < 0,1$) oder bei sehr kleinen Stichprobengrößen wurden nicht-parametrische Tests zur Untersuchung von Unterschieden angewendet (Chi-Quadrat-Test, Kruskal-Wallis-Test, Mann-Whitney U-Test, Median-Test). Normalverteilte oder annähernd-normalverteilte Datenreihen wurden mittels parametrischer Verfahren ausgewertet (1-faktorielle ANOVA, 2-faktorielle ANOVA mit Meßwiederholung, t-Test, t-Test für verbundene Stichproben, Pearson-Korrelation und einfache lineare Regression). Multivariate Verfahren kamen aufgrund fehlender Voraussetzungen (Verhältnis Werte/Variablen) nicht zum Einsatz. Falls nicht anderweitig spezifiziert, wurden alle Prüfungen statistischer Signifikanz zweiseitig durchgeführt.

Falls nicht separat gekennzeichnet, sind bei der Darstellung von normalverteilten Datenreihen in Diagrammen und Tabellen immer Mittelwerte und Standardabweichungen angegeben. Statistisch signifikante Unterschiede zwischen Meßreihen sind durch Buchstaben a, b, c, d aufgezeigt. Sind zwei Stichproben signifikant verschieden (Irrtumswahrscheinlichkeit $p < 0,05$), dann werden sie durch unterschiedliche Buchstaben gekennzeichnet. Sind sie nicht verschieden ($p > 0,05$), stimmt mindestens ein Buchstabe bei der Kennzeichnung der Datenreihen überein. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen (SP = Stichprobe):

SP 1: a	SP 1 unterscheidet sich signifikant von SP 2 und SP 4, aber nicht von SP 3
SP 2: b	SP 2 unterscheidet sich signifikant von SP 1 und SP 4, aber nicht von SP 3
SP 3: ab	SP 3 unterscheidet sich signifikant von SP 4, aber nicht von SP 1 und SP 2
SP 4: c	SP 4 unterscheidet sich signifikant von SP 1, SP 2 und SP 3

3 Ergebnisse

3.1 Populationsparameter

3.1.1 Aktionsraumgröße

3.1.1.1 Vergleich der Aktionsräume der Männchen und Weibchen

Im Primärwald (H1) wurden sowohl sechs adulte Männchen als auch sechs mit diesen verpaarte adulte Weibchen telemetriert. Ihre durch die Minimum Convex Polygon-Methode rekonstruierten Aktionsräume sind aus Abb. 3-1 ersichtlich. Der Kern jedes Aktionsraumes besteht aus einem Areal, welches ausschließlich von Mitgliedern der eigenen sozialen Gruppe (im folgenden auch als Familie bezeichnet) genutzt wird. Die Aktionsräume von Männchen und Weibchen einer Gruppe überlappen stark untereinander, jedoch nur leicht mit den Streifgebieten von Individuen anderer Familien. Von dem Gebiet in der Mitte der Studienfläche (siehe Abb. 3-1) kann eine Besiedlung durch eine nicht erfaßte Gruppe ausgeschlossen werden, nicht jedoch die Nutzung durch einzelne Tiere. Diese von den zwölf telemetrierten Tarsiern während der Studiendauer nicht genutzte Fläche ist hauptsächlich durch einen Bach und seine Steilhänge charakterisiert.

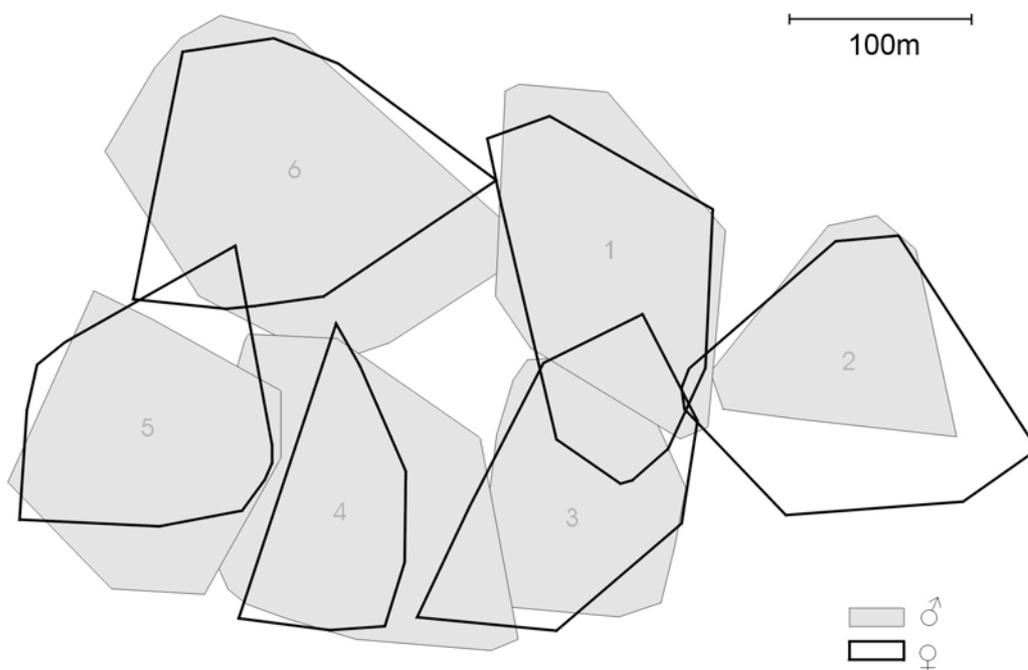


Abb. 3-1: Aktionsräume von sechs Paaren von *Tarsius diana* im Primärwald (H1).

Die Größen der Aktionsräume der verpaarten Männchen und Weibchen im Primärwald (H1) unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (t-Test für verbundene Stichproben, $t=0,665$, $FG=5$, $p=0,535$). Die Mittelwerte, Mediane und Standardabweichungen der Stichproben sind in Abb. 3-2 dargestellt, einzelne Aktionsraumgrößen in Tab. 3-1. Zwar nutzen Männchen (1,77 ha) und Weibchen (1,58 ha) ähnlich dimensionierte Flächen, jedoch ist die Varianz der Größe der Streifgebiete bei den Männchen deutlich höher als bei ihren Partnerinnen (siehe auch Tab. 3-1).

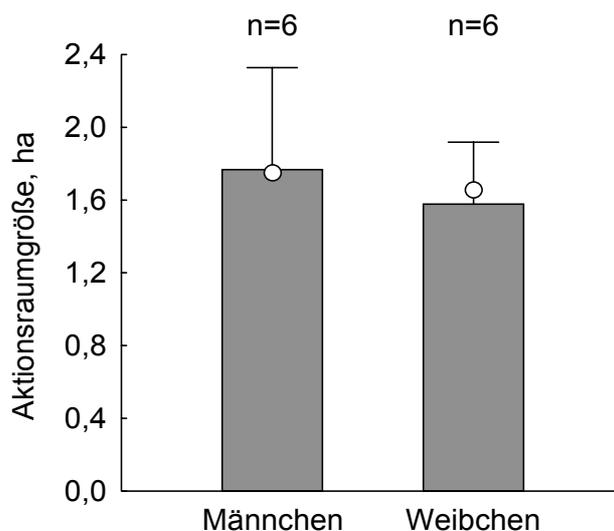


Abb. 3-2: Aktionsraumgrößen der Männchen und Weibchen von *Tarsius diana* im Primärwald (H1) – Zusätzlich zu Mittelwert (Säule) und Standardabweichung (Fehlerbalken) ist der Median (Kreis) angegeben.

Aus methodischen Gründen wurden in den drei weiteren Habitaten nur Mitglieder eines Geschlechts besendert. Um Aktionsraumgrößen in verschiedenen Gebieten vergleichen zu können, ist eine nur geringe Varianz der Stichproben vorteilhaft, damit die Effekte der individuellen Variabilität der Tarsier nicht die Auswirkungen der Habitatmerkmale überlagern. Die Habitatnutzung durch die Weibchen orientiert sich außerdem direkter an den verfügbaren Ressourcen als die der stärker territorialen Männchen (siehe Crompton & Andau 1986, 1987). Aus diesen Gründen wurden in den drei weiteren Gebieten nur adulte, nicht-hochträchtige Weibchen telemetriert.

Für den Vergleich von Aktionsräumen verschiedener Individuen mittels der Minimum Convex Polygon (MCP)-Methode ist nicht nur eine annähernd gleiche Anzahl von Ortungen nötig (White & Garrott 1990). Diese muß außerdem groß genug sein, um die tatsächlichen Streifgebiete wahrheitsgetreu rekonstruieren zu können. Je mehr Peilungen vorgenommen werden, desto größer wird der mit der MCP-Methode ermittelte Aktionsraum (Jennrich & Turner 1969), doch ist die Änderung der Streifgebietsgröße ab einer bestimmten Anzahl von

Peilungen nur noch minimal. Um die nötige Anzahl der Ortungen für einen sinnvollen Vergleich der Habitate bestimmen zu können, wurden nach jeder erfolgten Peilung (außer bei der Ganz-Nacht-Telemetrie, s. u.) die Aktionsraumgrößen der sechs telemetrierten Weibchen im Primärwald bestimmt und in Abb. 3-3 aufgetragen.

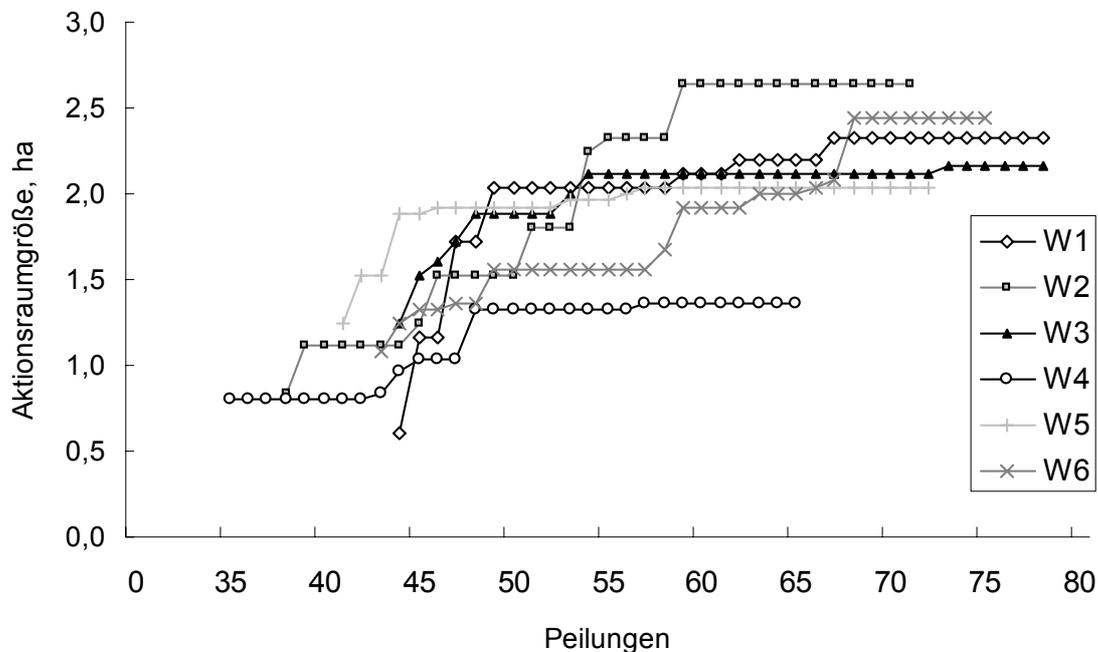


Abb. 3-3: Verhältnis zwischen berechneten Aktionsraumgrößen der sechs telemetrierten Weibchen (W1-W6) im Primärwald (H1) und Anzahl der Peilungen pro Tier – Die Daten für die Ganz-Nacht-Telemetrie sind berücksichtigt, aber nicht graphisch dargestellt. Als Aktionsraum gilt hier die Gesamtfläche der vom Minimum Convex Polygon umschlossenen oder berührten 20x20 m-Quadrate.

Zur Darstellung des Zusammenhangs zwischen der Anzahl der Ortungen eines Tieres und seiner Aktionsraumgröße wurde diese aus methodischen Gründen auf folgende Weise berechnet:

1. Alle Ortungen des Tieres während der Ganz-Nacht-Telemetrie wurden aufgetragen, die äußeren Punkte mit einem MCP verbunden, die von diesem Polygon eingeschlossenen oder berührten 20x20 m-Rasterquadrate gezählt und deren Gesamtfläche berechnet.
2. In chronologischer Reihenfolge wurden nun alle anderen Peilungen des Tieres berücksichtigt, nach jeder Auftragung eines Punktes das MCP konstruiert, wiederum die Rasterquadrate ausgezählt und die Gesamtfläche ermittelt.

In der Sättigungskurve (Abb. 3-3) ist die ansteigende Aktionsraumgröße nur für die unter Punkt 2 genannten Peilungen aufgeführt, da diese aufgrund der jeweils zwischen zwei Lokalisationen vergangenen Zeit voneinander unabhängig sind (Gursky 1998c, 2000c, Neri-Arboleda *et al.* 2002). Die während der Ganz-Nacht-Telemetrie durchgeführten Peilungen sind nicht voneinander unabhängig. Sie wurden nicht illustriert. In Abb. 3-3 ist die Größe des während der Ganz-Nacht-Telemetrie genutzten Raumes als Ausgangspunkt für die Auftragung dargestellt.

Nach ca. 70 Ortungen nehmen die Aktionsraumgrößen nicht mehr oder nur noch in sehr geringem Ausmaß zu. Daraus ergab sich das Ziel, bei der folgenden Telemetrie der Weibchen in den drei anderen Habitaten pro Tier ca. 80 Ortungen vorzunehmen.

3.1.1.2 Vergleich der Aktionsräume der Weibchen in verschiedenen Habitaten

Außer den sechs Männchen und sechs Weibchen im Primärwald (H1) wurden jeweils sechs Weibchen in drei weiteren Habitaten telemetriert (H2, H3, H5) und ihre Aktionsräume rekonstruiert. In Tab. 3-1 sind die mittels zweier verschiedener Methoden berechneten Streifgebietsgrößen aller 30 telemetrierten Tarsier aufgeführt. Die Auszählung der besetzten 20x20 m-Rasterquadrate und ihre Umrechnung in Fläche ergibt meist deutlich kleinere Aktionsräume als die Minimum Convex Polygon (MCP)-Methode. Die Ergebnisse weichen umso mehr voneinander ab, je größer die berechneten Streifgebiete sind. Soweit nicht anders erklärt, wird im folgenden ausschließlich auf die mittels der MCP-Methode berechneten Aktionsräume eingegangen.

Die Abb. 3-4 bis 3-7 zeigen die Aktionsräume der telemetrierten 24 Weibchen in den vier Habitaten. Im mittelmäßig (H3) und im stark (H5) gestörten Gebiet wurden jeweils zwei Weibchen untersucht, welche zur gleichen sozialen Gruppe gehören. Diese schliefen während der Beobachtungszeit oft im gleichen Baum und nutzten stark überlappende Streifgebiete.

Jede Gruppe nutzt bevorzugt einen gemeinsamen Schlafplatz, zu welchem sich die Familienmitglieder im Morgengrauen zurückziehen. Alternative Schlafbäume – davon hat fast jede Gruppe einen bis drei (siehe Abb. 3-4 bis 3-7) – werden hauptsächlich bei Störungen des normalen Schlafplatzes frequentiert (z. B. nach einem Fangversuch).

Tab. 3-1: Telemetriedaten der 30 besenderten Tarsier – H1-H5: Habitate, M: Männchen, W: Weibchen, MCP: Minimum Convex Polygon.

Individ.	Körper- masse, g	Störungs- grad	Anzahl der Peilungen	Zeitraum	Aktionsraumgröße, ha	
					MCP	Rasterquadrate
H1 M1	119	ohne	79	25.10. – 05.11.00	1,70	1,20
H1 M2	110	ohne	70	25.10. – 05.11.00	1,05	0,84
H1 M3	128	ohne	69	25.10. – 05.11.00	1,33	0,96
H1 M4	129	ohne	66	05.11. – 14.11.00	2,23	1,56
H1 M5	113	ohne	71	05.11. – 14.11.00	1,73	1,12
H1 M6	128	ohne	75	05.11. – 14.11.00	2,57	1,40
H1 W1	107	ohne	78	25.10. – 05.11.00	1,76	1,36
H1 W2	108	ohne	71	25.10. – 05.11.00	1,77	1,08
H1 W3	98	ohne	78	25.10. – 05.11.00	1,54	1,48
H1 W4	89	ohne	65	05.11. – 14.11.00	0,94	0,84
H1 W5	85	ohne	72	05.11. – 14.11.00	1,55	1,24
H1 W6	110	ohne	75	05.11. – 14.11.00	1,90	1,12
H2 W1	90	gering	78	26.03. – 21.04.01	0,58	0,76
H2 W2	109	gering	78	26.03. – 21.04.01	1,66	1,48
H2 W3	117	gering	77	26.03. – 21.04.01	1,40	1,32
H2 W4	104	gering	78	26.03. – 21.04.01	0,53	0,64
H2 W5	111	gering	78	26.03. – 21.04.01	1,23	1,16
H2 W6	102	gering	79	26.03. – 21.04.01	1,08	0,96
H3 W1	112	mittel	80	20.07. – 31.07.01	1,17	1,12
H3 W2	101	mittel	80	20.07. – 31.07.01	1,11	0,96
H3 W3	112	mittel	79	20.07. – 31.07.01	1,07	1,00
H3 W4	80	mittel	80	20.07. – 31.07.01	0,95	0,72
H3 W5	118	mittel	78	20.07. – 31.07.01	1,20	1,16
H3 W6	108	mittel	79	20.07. – 31.07.01	1,07	1,16
H5 W1	109	stark	76	15.09. – 27.09.01	0,91	1,08
H5 W2	128	stark	77	15.09. – 27.09.01	1,62	1,36
H5 W3	92	stark	78	15.09. – 27.09.01	1,48	1,08
H5 W4	106	stark	78	15.09. – 27.09.01	2,38	1,44
H5 W5	112	stark	78	15.09. – 27.09.01	2,00	1,64
H5 W6	103	stark	78	15.09. – 27.09.01	2,47	1,40

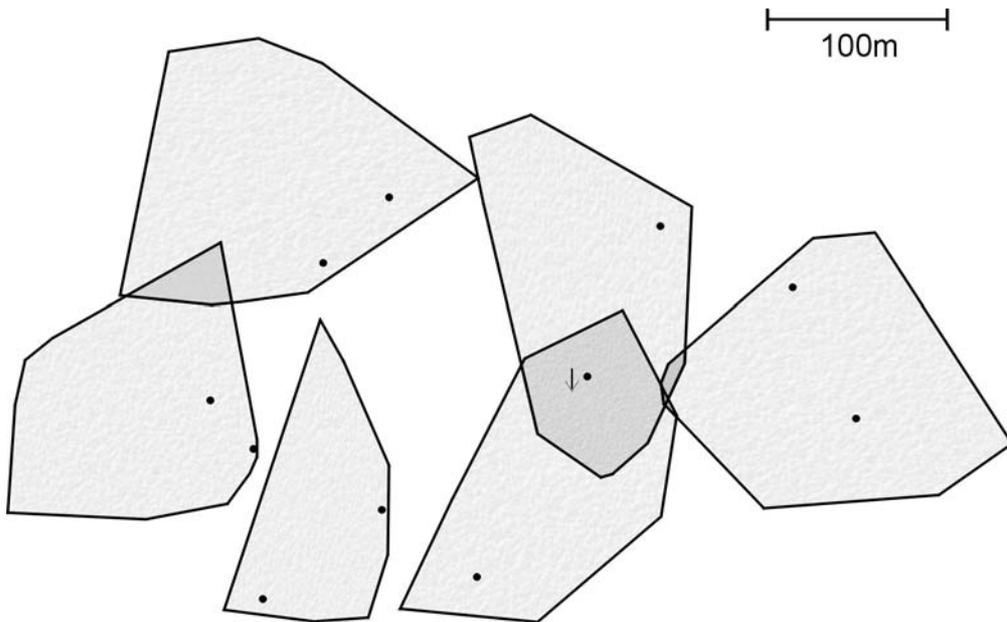


Abb. 3-4: Aktionsräume von sechs Weibchen von *Tarsius diana* im Primärwald (H1) – Alle sechs Tiere gehören verschiedenen sozialen Gruppen an. Schwarze Punkte markieren Schlafplätze, der Pfeil zeigt die Nutzung eines Schlafplatzes durch die in der Darstellung untere Gruppe an.

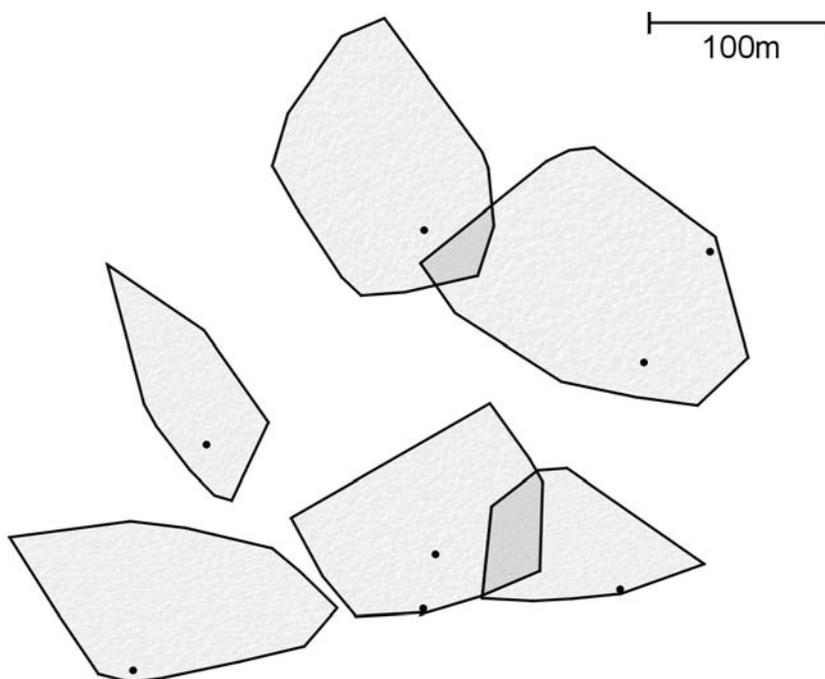


Abb. 3-5: Aktionsräume von sechs Weibchen von *Tarsius diana* im leicht gestörten Wald (H2) – Alle sechs Tiere gehören verschiedenen sozialen Gruppen an. Schwarze Punkte markieren Schlafplätze.

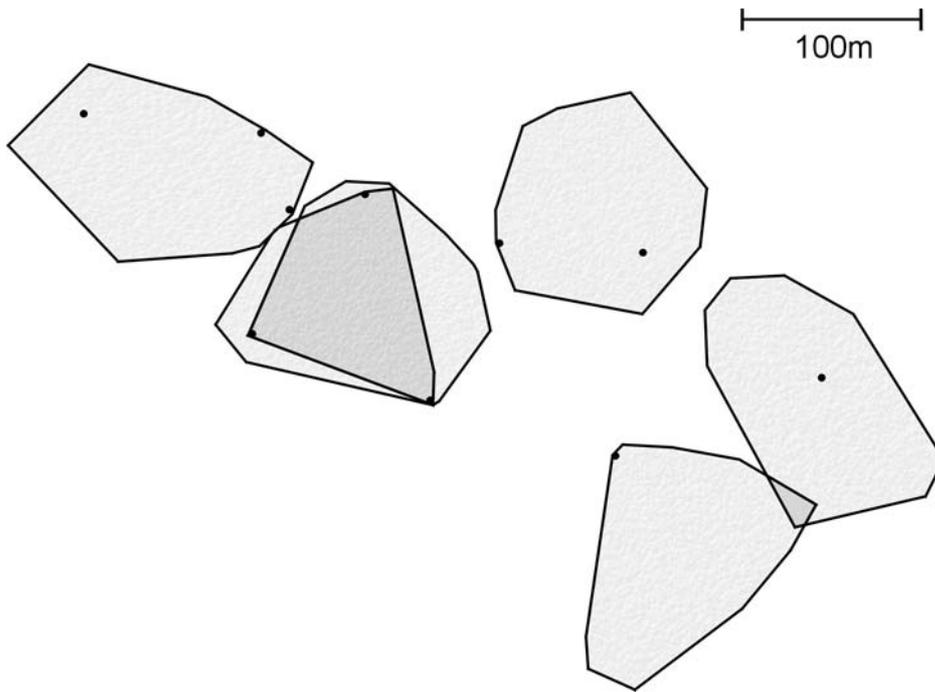


Abb. 3-6: Aktionsräume von sechs Weibchen von *Tarsius diana* im mittelmäßig gestörten Wald (H3) – Die sechs Tiere gehören fünf verschiedenen sozialen Gruppen an. Schwarze Punkte markieren Schlafplätze.

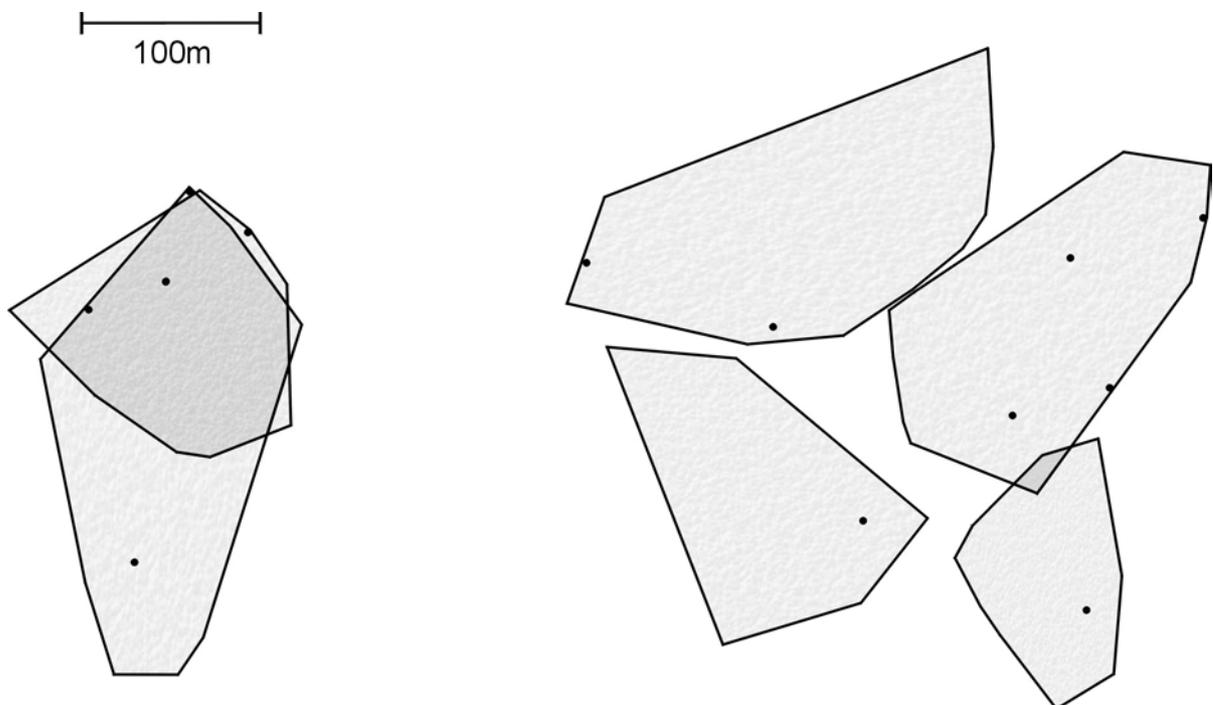


Abb. 3-7: Aktionsräume von sechs Weibchen von *Tarsius diana* im stark gestörten Wald (H5) – Die sechs Tiere gehören fünf verschiedenen sozialen Gruppen an. Schwarze Punkte markieren Schlafplätze.

Die Größen der Aktionsräume der Weibchen unterscheiden sich zwischen den vier untersuchten Habitaten (ANOVA, $F=4,657$, $FG=3$, 20 , $p=0,013$). Auf dem 5 %-Niveau signifikante Unterschiede sind in Abb. 3-8 dargestellt. Die Irrtumswahrscheinlichkeit für die Annahme unterschiedlich großer Aktionsräume der Weibchen in Habitat 1 und Habitat 3 beträgt $p=0,056$ (ANOVA, Least-Significant-Difference-Test).

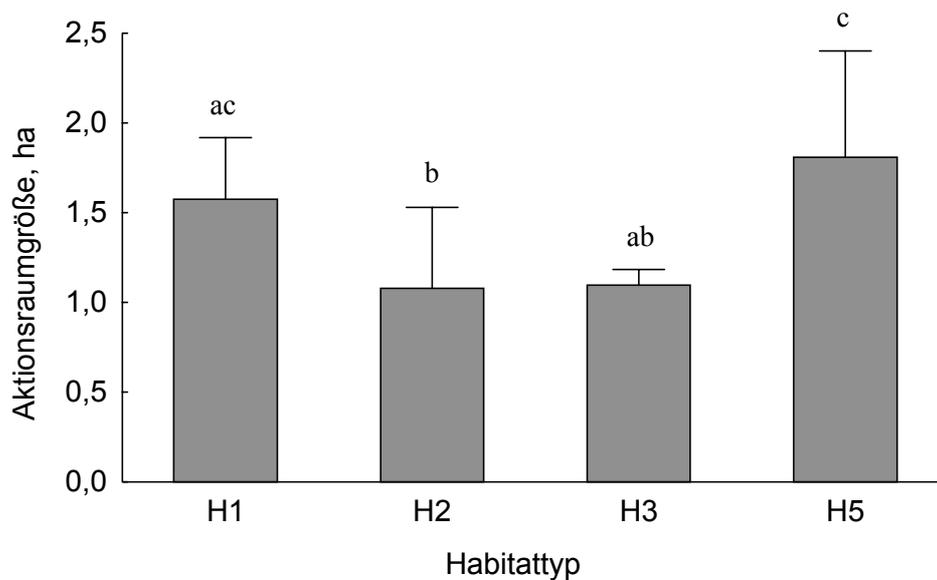


Abb. 3-8: Größen der Aktionsräume der Weibchen in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört. Verschiedene Buchstaben (a, b, c) kennzeichnen statistisch signifikante Unterschiede (ANOVA, Least-Significant-Difference-Test, $p<0,05$).

Mit 1,08 ha (H2) und 1,10 ha (H3) Größe weisen die Tarsier in den leicht und mittelmäßig gestörten Gebieten die kleinsten Aktionsräume auf. Die mittlere Streifgebietsgröße der Weibchen im Primärwald (H1) liegt mit 1,58 ha deutlich höher. Die größten Flächen werden von den Koboldmakis des stark gestörten Habitats (H5) genutzt (1,81 ha). Hier herrscht auch die größte individuelle Variabilität (für eine Habitatnutzungsanalyse in H5 siehe auch Kap. 3.5.4). Hingegen offenbaren die Weibchen in H3 die geringste Varianz der Größen ihrer Streifgebiete.

In Tab. 3-2 ist das Ausmaß der Überlappungen der Aktionsräume der Weibchen dargestellt. Hierbei konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den untersuchten Habitaten festgestellt werden (ANOVA, $F=2,578$, $FG=3$, 20 , $p=0,082$). Die Verwandtschaftsverhältnisse dieser Tiere untereinander und zu anderen Individuen des Studiengebietes sind nicht bekannt.

Tab. 3-2: Überlappung der Aktionsräume der Weibchen von *Tarsius diana*e – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört, n=6 für alle Kategorien.

Habitat	mittlere Überlappung mit	
	♀♀ einer fremden Gruppe	♂ der eigenen Gruppe
H1	0,12	0,81
H2	0,09	
H3	0,01	
H5	0,01	

3.1.2 Nächtliche Wegstrecke

Alle 30 besenderten Tarsier wurden jeweils auch eine volle Nacht hindurch telemetriert. Beginnend um 18.00 Uhr, wurde viertelstündlich eine Ortung vorgenommen. Die Summe der in diesen Zeitintervallen jeweils zurückgelegten Strecken bildet die „Nächtliche Wegstrecke“. Sie ist in Tab. 3-3 für alle 30 Tiere wiedergegeben.

Die von den Weibchen von *Tarsius diana*e während der nächtlichen Aktivitätsperiode zurückgelegten Strecken unterscheiden sich nicht signifikant zwischen den vier untersuchten Gebieten (ANOVA, $F=1,449$, $FG=3$, 20 , $p=0,259$). Der Unterschied zwischen dem Primärwald (H1) und dem stark gestörten Gebiet (H5) ist jedoch fast signifikant auf dem 5 %-Niveau (ANOVA, Least-Significant-Difference-Test, $p=0,058$). Zwischen Männchen und Weibchen im Primärwald ist eine statistisch signifikante Differenz der Länge der nächtlich zurückgelegten Strecken ebenfalls nicht nachzuweisen (t-Test für verbundene Stichproben, $t=0,262$, $FG=5$, $p=0,804$).

Tab. 3-3: Pro Nacht (18.00 Uhr bis 06.00 Uhr) zurückgelegte Strecke – Jedes der 30 Tiere wurde eine ganze Nacht hindurch telemetriert. H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Habitat	H1		H2	H3	H5
Geschlecht	♂	♀	♀	♀	♀
Nächtliche Weg-	964	991	1149	1105	1472
strecke der 30	783	718	1273	660	1630
telemetrierten	418	937	1304	1331	724
Tarsier, m	1101	814	626	728	1236
	846	1277	1015	877	1235
	1320	932	1121	1476	1283
Mittlere Strecke pro Nacht, m	905	945	1081	1030	1263

Zur Veranschaulichung der Daten sind die Mittelwerte der Wegstrecken der Weibchen als horizontale Balkengrafik dargestellt (Abb. 3-9). Die Weibchen im Primärwald legen pro Nacht den kürzesten Weg zurück, die Tiere im stark gestörten Wald springen in der gleichen Zeit durchschnittlich etwa 300 m weiter. Ähnlich wie bei den Aktionsraumgrößen ist auch bei den nächtlichen Wegstrecken die Varianz der Werte bei den Individuen im stark gestörten Gebiet am größten.

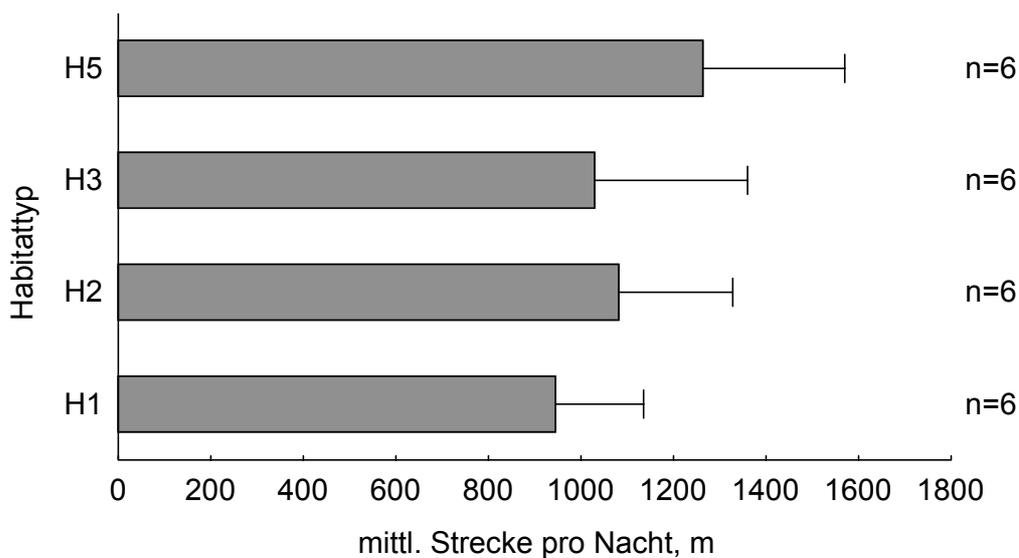


Abb. 3-9: Mittlere nächtliche Wegstrecken der Weibchen von *Tarsius diana* in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Bisher wurde dargestellt, wie weit die Tarsier pro Nacht springen, jedoch noch nicht, welchen (An-)Teil ihres Streifgebietes sie dabei nutzen. Abb. 3-10 verdeutlicht exemplarisch die Raumnutzung eines Männchens (H1M1) während einer Nacht. Stark frequentierte Bereiche, wie in Abb. 3-10 zu sehen, gibt es in allen 30 Streifgebieten (nicht dargestellt). Eine vollständig gleichmäßige Nutzung der Gebiete wurde in keinem Fall beobachtet.

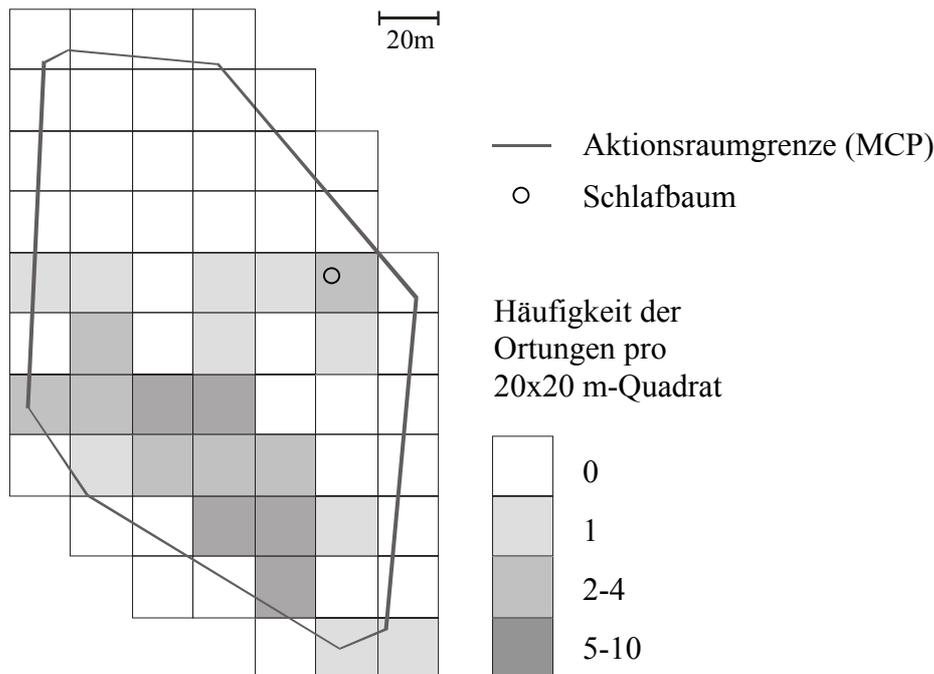


Abb. 3-10: Habitatnutzung durch ein Männchen von *Tarsius diana* (H1M1) im Primärwald (H1) während der Nacht vom 01./02.11.2000 (18.00 Uhr bis 06.00 Uhr) – Die eingefärbten 20x20 m-Quadrate wurden während dieser Nacht von dem Männchen genutzt.

Tab. 3-4 gibt wieder, wie groß der durchschnittliche Anteil ist, den die Weibchen in den vier Untersuchungsgebieten von ihren jeweiligen Aktionsräumen pro Nacht nutzen. Während die Tiere im Primärwald (H1) pro Nacht nur ein Viertel ihres Streifgebietes aufsuchen, beträgt der Anteil im leicht gestörten Wald (H2) fast die Hälfte. Die Unterschiede zwischen den Weibchen in den vier untersuchten Habitaten sind signifikant (ANOVA, $F=3,910$, $FG=3$, 20 , $p=0,024$, siehe Tab. 3-4). Männchen und Weibchen im Primärwald (H1) nutzen pro Nacht einen etwa gleich großen Anteil ihres jeweiligen Aktionsraumes (t-Test für verbundene Stichproben, $t=0,960$, $FG=5$, $p=0,381$).

Tab. 3-4: Pro Nacht genutzter Anteil des Aktionsraumes von *Tarsius diana*e in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Habitattyp / Geschlecht	Pro Nacht genutzter Anteil des (Gesamt-) Aktionsraumes ¹	Aktionsraum- größe ¹ , ha
H1 ♂ (n=6)	0,25 ± 0,07	2,38 ± 0,65
H1 ♀ (n=6)	0,30 ± 0,09 a	2,20 ± 0,48
H2 ♀ (n=6)	0,48 ± 0,09 b	1,53 ± 0,51
H3 ♀ (n=6)	0,41 ± 0,11 ab	1,63 ± 0,12
H5 ♀ (n=6)	0,35 ± 0,09 a	2,44 ± 0,66

¹ Gesamtfläche der vom Minimum Convex Polygon umschlossenen oder berührten 20x20 m-Quadrate.

² Unterschiedliche Buchstaben (a, b) markieren signifikante Unterschiede (ANOVA, Least-Significant-Difference-Test, $p < 0,05$).

3.1.3 Populationsdichte

3.1.3.1 Populationsdichten im Jahr 2001

Die relativen Populationsdichten sind im folgenden als Anzahl von Gruppen pro Fläche wiedergegeben. Absolute Dichten (Individuen pro Fläche) werden in Kap. 3.1.4 unter Bezugnahme auf die Größen der Gruppe dargestellt.

In fünf Habitaten (H1-H5) wurden die Abstände zwischen allen Tarsier-Schlafbäumen und ihren jeweils drei nächsten Nachbargruppen-Schlafplätzen gemessen. Mittels der eigens hierfür entwickelten Formel (siehe Kap. 2.4.1) konnten die Entfernungen in Dichten umgerechnet werden. Die mittleren Distanzen zwischen den Schlafplätzen sowie die relativen Populationsdichten sind aus Tab. 3-5 sowie Abb. 3-11 ersichtlich. Drei verschiedene Methoden der Umrechnung werden aufgezeigt: 1. nach Byth & Ripley (1980, zit. nach Krebs 1999) – diese Methode berücksichtigt nur die Entfernung zum nächsten Nachbarn, 2. nach Thompson (1956) – aufbauend auf den Entfernungen zum drittnächsten Nachbarn, und 3. nach der hier entwickelten Formel (siehe Kap. 2.4.1) – alle Entfernungen zu den drei nächsten Nachbarn integrierend. Im folgenden werden ausschließlich die mittels der eigenen Formel errechneten Gruppendichten berücksichtigt.

Tab. 3-5: Mittlere Abstände zwischen den Tarsier-Schlafbäumen und errechnete Gruppendichte – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

<u>Distanzen (d_i), m</u>	Habitat					
	H1 (n=6)	H2 (n=6)	H3 (n=6)	H4 (n=5)	H5 (n=5)	
d ₁ – zum 1. Nachbarn	91	132	123	133	186	
d ₂ – zum 2. Nachbarn	113	142	134	153	230	
d ₃ – zum 3. Nachbarn	145	162	171	172	284	
Mittl. Abstand zu drei nächsten Nachbargruppen	116	145	143	153	233	
<u>Gruppendichten (D), 10 ha⁻¹</u>						Formel zur Berechnung
Nach Byth & Ripley (1980) – zum 1. Nachbarn	3,7	1,8	2,1	1,8	0,7	$D = \frac{n}{\pi \sum (d_1^2)}$
Nach Thompson (1956) – zum 3. Nachbarn	4,2	3,4	3,0	3,0	1,1	$D = \frac{0,8789}{d_3^2}$
Eigene Formel – zu ersten drei Nachbarn	5,7	3,6	3,8	3,3	1,4	$D = \frac{0,7698}{d_{123}^2}$

Die Schlafbaumabstände und die daraus errechneten relativen Populationsdichten unterscheiden sich signifikant zwischen den fünf untersuchten Habitaten (ANOVA, F=3,408, FG=4, 23, p=0,025). Die Varianzanalyse (ANOVA) testet die Mittelwerte normalverteilter Datenreihen gegeneinander. Die durch sie aufgedeckten Unterschiede zwischen den Gebieten sind aus Abb. 3-11 ersichtlich. Wird der nicht-parametrische Mann-Whitney-U-Test – er basiert auf Rangsummen – angewendet, um Unterschiede zwischen jeweils zwei Habitaten aufzuzeigen, ergeben sich leicht andere Signifikanzen. Dieser Test offenbart signifikante Unterschiede zwischen H1 und allen anderen Gebieten sowie zwischen H2 und H5 und zwischen H3 und H5. Dies gilt sowohl für die Schlafbaumdistanzen als auch für die Gruppendichten.

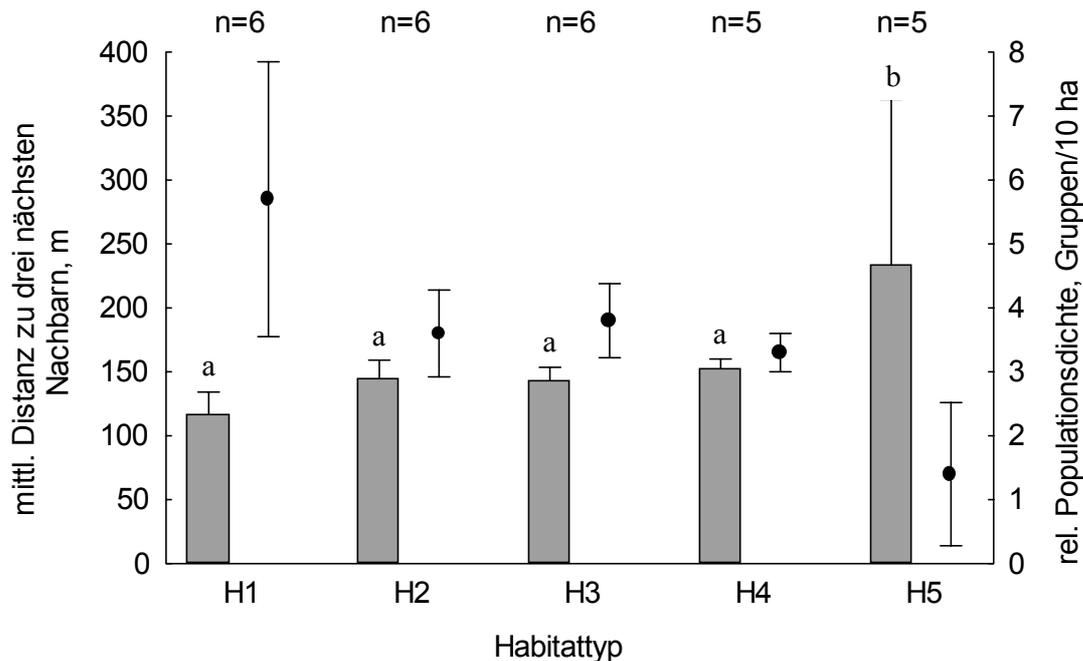


Abb. 3-11: Mittlere Entfernung zu den drei nächsten Nachbargruppen (Balken) und daraus berechnete relative Populationsdichte (Punkte) in fünf Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört. Verschiedene Buchstaben (a, b) markieren signifikant unterschiedliche Werte zwischen den einzelnen Habitaten (ANOVA, Least-Significant-Difference-Test, $p < 0,05$).

Die mittlere Entfernung einer Gruppe zu den drei nächsten Nachbarn ist im Primärwald (H1) am geringsten und im stark gestörten Gebiet (H5) am größten. Somit ist auch in H1 die höchste und in H5 die geringste relative Populationsdichte feststellbar. Zwischen den gering (H2) und mittelmäßig (H3 und H4) gestörten Flächen gibt es hingegen kaum Unterschiede.

3.1.3.2 Vergleich der Populationsdichten in den Jahren 1998 und 2001

Während einer Feldstudie in Kamarora im Jahr 1998 (Merker 1999) wurden Gruppendichten von *Tarsius diana* unter dem Einfluß verschiedener anthropogener Landnutzungsformen untersucht. Zwei der damaligen Studienflächen wurden auch in die hier präsentierte Arbeit im Jahr 2001 integriert, und die Dichten wurden nochmals bestimmt. Somit sind die Ergebnisse direkt vergleich- und die Veränderungen im Laufe der drei Jahre zwischen 1998 und 2001 dokumentierbar.

Es handelt sich hierbei um die Gebiete H3 und H4. H3 war 1998 von selektivem Holzeinschlag geprägt, 2001 wurde die Fläche hauptsächlich zum Anbau von Kakaopflanzen

in kleinen Waldgärten genutzt. Zwar fand somit eine Umwandlung, nicht jedoch eine erkennbare Intensivierung der Landnutzung statt. Das Gebiet H4 war 2001 wie 1998 durch Holzeinschlag und Waldgärten geprägt, jedoch in neuerer Zeit deutlich intensiver.

Die Veränderung der Populationsdichten der beiden Gebiete innerhalb der drei relevanten Jahre ist nicht einheitlich. Die Gruppendichte im Waldstück mit Waldgärten war 2001 etwa genauso groß wie 1998 (t-Test, $t=0,634$, $FG=12$, $p=0,538$), im Waldstück mit Holzeinschlag und Waldgärten war sie dagegen signifikant verschieden ($t=4,406$, $FG=11$, $p=0,001$). Hier gab es zwischen 1998 und 2001 eine Abnahme um 50 % (siehe Abb. 3-12). Die Dichten von 1998 wurden für diesen Vergleich aus den von Merker (1999) angegebenen Distanzwerten mittels der hier entwickelten Formel neu berechnet.

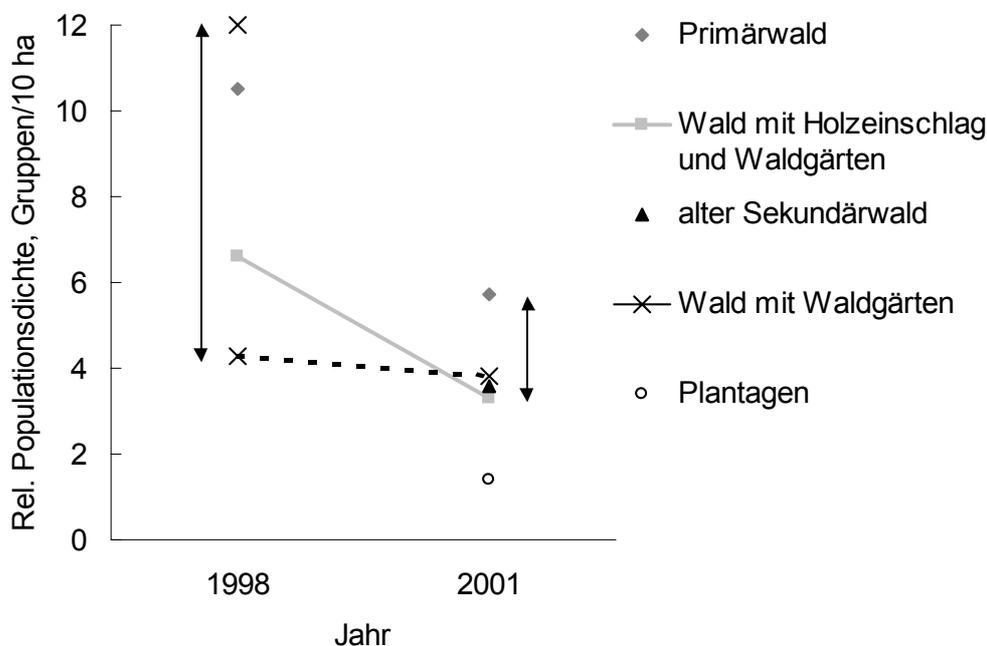


Abb. 3-12: Vergleich der Populationsdichten im Gebiet Kamarora zwischen 1998 und 2001 – Die Doppelpfeile markieren den Bereich verschiedener Habitattypen, die in beiden Untersuchungszeiträumen betrachtet wurden. Mit Linien verbundene Punkte stellen Populationsdichten auf denselben Flächen 1998 und 2001 dar. Daten für 1998 nach Merker (1999).

Nur wenige Schlafplätze waren sowohl 1998 als auch 2001 besetzt, bei der Habitataufteilung zwischen verschiedenen Gruppen (Aktionsräume 1998 nicht aufgenommen) waren jedoch 2001 noch ähnliche Strukturen wie 1998 erkennbar.

3.1.4 Gruppengrößen und -struktur

Absolute Populationsdichten können nur angegeben werden, wenn die Größe der sozialen Gruppen bekannt ist. In den vier Habitaten, in welchen Tarsier gefangen und telemetriert wurden, konnte anhand der Sichtungen, des Verhörens der Rufe und der Netzfänge die Zahl der Gruppenmitglieder bestimmt werden.

Die Gruppengrößen unterscheiden sich nicht signifikant zwischen den vier untersuchten Habitaten (Median-Test, $\chi^2= 3,660$, FG=3, $p=0,301$), jedoch wurde sowohl im Primärwald (H1) als auch im leicht gestörten Wald (H2) eine etwas größere Anzahl Individuen pro Gruppe als in den stärker gestörten Gebieten registriert (Abb. 3-13).

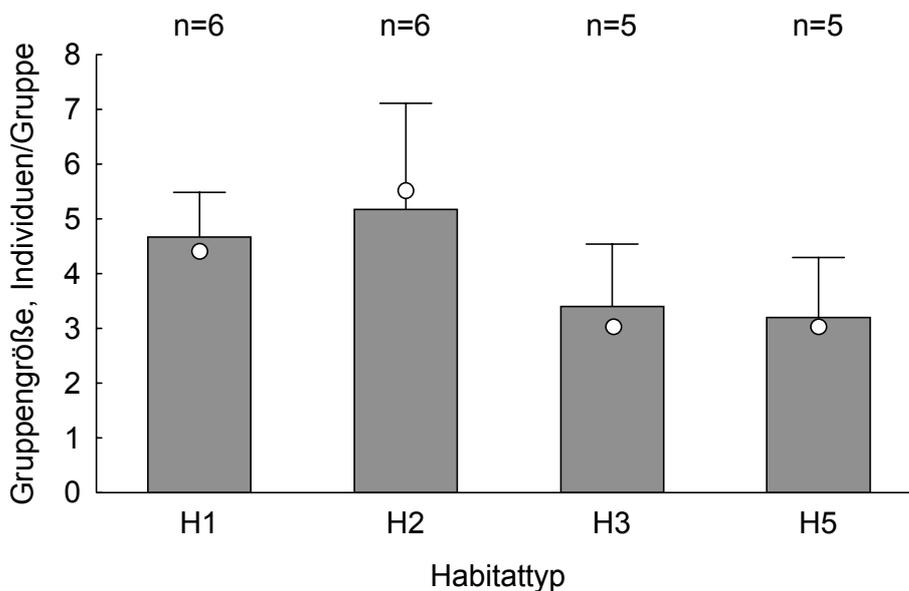


Abb. 3-13: Größen sozialer Gruppen von *Tarsius diana* in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört. Zusätzlich zu Mittelwert (Säule) und Standardabweichung (Fehlerbalken) ist der jeweilige Median (Kreis) angegeben.

In Tab. 3-6 ist die Struktur der Gruppen wiedergegeben. Pro Familie wurden nur ein adultes Männchen, d.h. ein Männchen mit abgestiegenen Hoden, ein bis drei adulte Weibchen sowie bis zu drei subadulte, juvenile oder infantile Tiere beobachtet. Die Verwandtschaftsverhältnisse sind nicht bekannt.

Tab. 3-6: Durchschnittliche Zusammensetzung sozialer Gruppen von *Tarsius diana*e in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Habitat	Adulte		Subadulte		Juvenile	Infantile	Gruppengröße (Median)	Gesamt
	♂	♀	♂	♀				
H1 (n=6)	1	1,7	1	0,5	0,2	0,3	4,5	28
H2 (n=6)	1	2,2	1	0,7	0,3	0	5,5	31
H3 (n=5)	1	1,4	0,4	0,6	0	0	3	17
H5 (n=5)	1	1,2	0,6	0,4	0	0	3	16

Die beiden infantilen Tiere wurden mit ihren Müttern im Netz gefangen. Dabei wurden sie offensichtlich von der jeweiligen Mutter – die vergrößerten Milchdrüsen identifizierten die adulten Weibchen als solche – transportiert, ob oral oder am Körper konnte nicht beobachtet werden. Die Masse der beiden Jungtiere (21 g und 27 g) läßt auf ein Alter von nur wenigen Tagen schließen. Beide infantilen Tarsier wurden im September 2000 gefangen. Gravide Weibchen konnten jedoch das ganze Jahr hindurch beobachtet werden. Sowohl im April/Mai als auch im September/Oktober der Jahre 2000 und 2001 wurden hochträchtige Weibchen registriert.

Zwischen den Habitaten war kein deutlicher Unterschied in der Anzahl der Jungen feststellbar. Zwar wurden im mittelmäßig (H3) und im stark (H5) gestörten Wald keine juvenilen und infantilen Tarsier gesichtet, doch war auch der Fangaufwand in diesen Gebieten geringer. Da Jungtiere auch nur selten am morgendlichen Duett teilnehmen und außerdem von der Mutter oft an bestimmten Orten „geparkt“ und später „abgeholt“ werden (Gursky 1994), sind sie besonders schwer zu entdecken. Trächtige Weibchen wurden in allen vier Habitaten gefangen. Über die tatsächliche Geburten- und vor allem die Überlebensrate können keine Aussagen getroffen werden.

Aus den ermittelten Gruppendichten (Kap. 3.1.3.1) und -größen können die absoluten Populationsdichten für die Gebiete H1, H2, H3 und H5 berechnet werden (Tab. 3-7). Sie nehmen mit steigender Störungsintensität der Gebiete kontinuierlich ab. Die meisten Tarsier pro Fläche gibt es im Primärwald (H1), die wenigsten im stark gestörten Gebiet (H5).

Tab. 3-7: Absolute Populationsdichten von *Tarsius diana* in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Habitat	Mittl. Gruppengröße, Ind./Gruppe	Gruppendichte, Gruppen/10 ha	Absol. Populationsdichte, Ind./10 ha
H1 (n=6)	4,7	5,7	26,8
H2 (n=6)	5,2	3,6	18,7
H3 (n=5)	3,4	3,8	12,9
H5 (n=5)	3,2	1,4	4,5

3.1.5 Körperliche Fitneß

Um den physischen Zustand der Tarsier beurteilen zu können bzw. diesbezügliche Unterschiede zwischen den Habitaten aufzudecken, wurden alle gefangenen Tiere gewogen und vermessen, und die Anzahl der Ektoparasiten wurde registriert.

3.1.5.1 Körpermasse

Die Masse der zwölf im Primärwald (H1) telemetrierten Tiere ist aus Abb. 3-14 und Tab. 3-1 ersichtlich. Die sechs adulten Männchen im Primärwald waren zum Zeitpunkt der Untersuchung signifikant schwerer als die mit ihnen verpaarten adulten Weibchen (t-Test für verbundene Stichproben, $t=5,595$, $FG=5$, $p=0,003$).

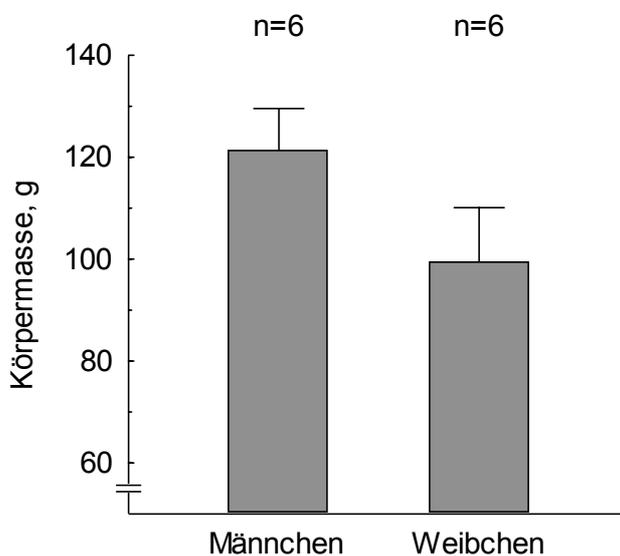


Abb. 3-14: Körpermasse der telemetrierten Koboldmakis im Primärwald (H1).

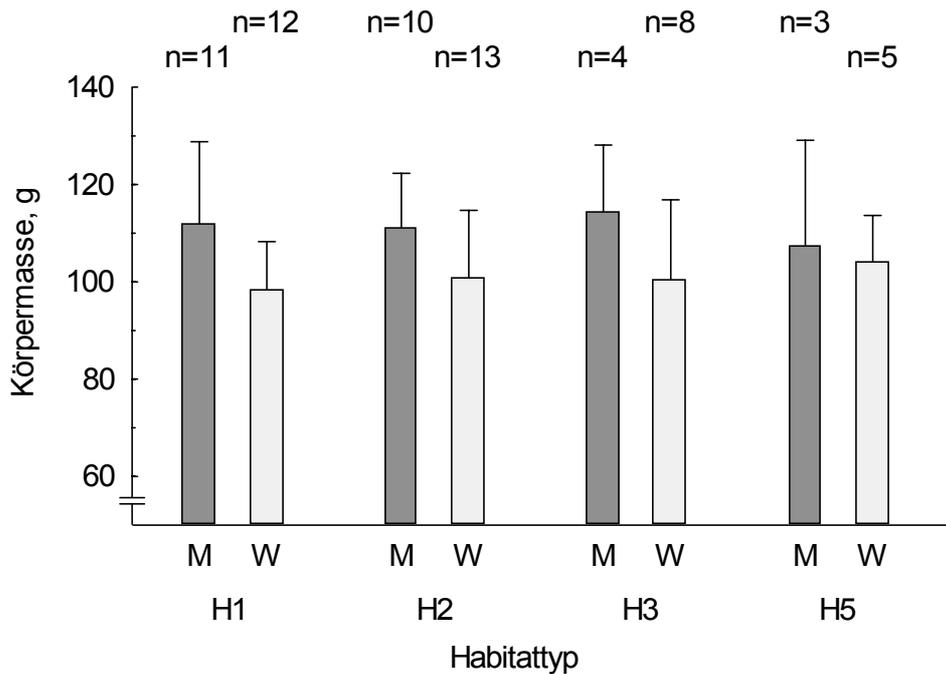


Abb. 3-15: Körpermasse der gefangenen subadulten und adulten Koboldmakis in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört, M: Männchen, W: Weibchen (ohne hochträchtige).

In Abb. 3-15 ist die durchschnittliche Körpermasse aller adulten und subadulten Tarsier (zusammengefaßt) in den vier Habitaten dargestellt. Nicht berücksichtigt wurden für diese Berechnung infantile und juvenile Tiere sowie Weibchen, bei denen eine fortgeschrittene Gravidität festgestellt werden konnte. Weder die Männchen (Kruskal-Wallis-Test, $H=0,341$, $FG=3$, $p=0,952$) noch die Weibchen (K-W-Test, $H=1,380$, $FG=3$, $p=0,710$) sind signifikant unterschiedlich schwer zwischen den verschiedenen Gebieten.

In einigen Fällen kam es vor, daß bestimmte Tiere abends und am nächsten oder übernächsten Morgen nochmals gefangen wurden. Adulte Tiere sind nach der nächtlichen Aktivitätsperiode meist 4-8 g schwerer als vor der Nahrungssuche. Bei solchen Tieren, welche morgens und abends gefangen und gewogen wurden, zählt der Mittelwert der Daten als Körpermasse. Bei adulten Individuen, welche nur abends gefangen wurden, wurden zum gemessenen Wert 3 g addiert (2 g bei juvenilen und subadulten Tieren), bei Morgenfängen wurden 3 g (bzw. 2 g) subtrahiert. Diese korrigierten Werte sind in Abb. 3-14 und 3-15 und in Tab. 3-1 wiedergegeben.

3.1.5.2 Körpergröße

An den Tieren wurden etwa 20 verschiedene Körpermaße genommen. In diesem Kapitel wird jedoch nur auf die Kopf-Rumpf-Länge als Maß für die Körpergröße eingegangen. Diese ist in Abb. 3-16 für alle adulten Tarsier in vier untersuchten Habitaten dargestellt.

Die Kopf-Rumpf-Länge von *Tarsius diana*e beträgt 12-13 cm. Dabei sind die Männchen (125,6 mm) und Weibchen (124,9 mm) etwa gleich lang (t-Test, $t=0,612$, $FG=52$, $p=0,544$). Die Kopf-Rumpf-Längen der Männchen unterscheiden sich nicht signifikant zwischen den vier Gebieten (Kruskal-Wallis-Test, $H=3,055$, $FG=3$, $p=0,383$), die Weibchen sind jedoch unterschiedlich groß (K-W-Test, $H= 8,601$, $FG=3$, $p=0,035$, siehe Abb. 3-16). Aufgrund der teilweise geringen Stichprobengröße wurde ein nicht-parametrisches Testverfahren gewählt.

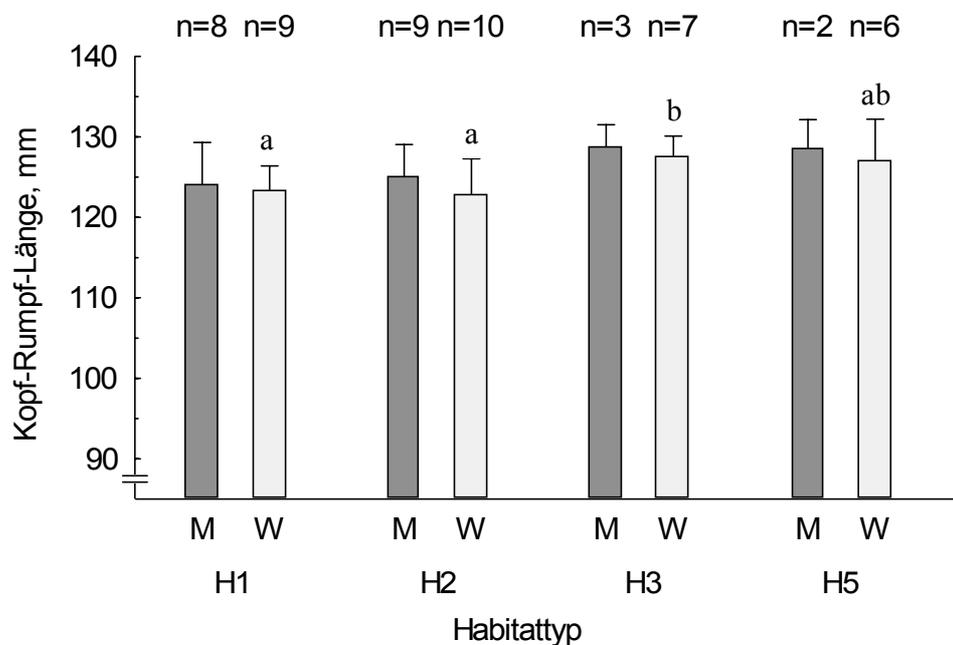


Abb. 3-16: Kopf-Rumpf-Länge der adulten Männchen und Weibchen von *Tarsius diana*e in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört, M: Männchen mit $m>100$ g, W: Weibchen mit $m>90$ g. Unterschiedliche Buchstaben (a, b) zeigen signifikante Unterschiede zwischen den Kopf-Rumpf-Längen der Weibchen in verschiedenen Habitaten an (Mann-Whitney-U-Test, $p<0,05$).

3.1.5.3 Parasitenbefall

Bei 27 adulten oder subadulten Tarsiern (von 68 Erstfängen) wurden insgesamt 48 Ektoparasiten festgestellt. Dabei handelte es sich ausschließlich um Zecken der Familie Ixodidae. Von 37 in 70 %-igem EtOH konservierten Zecken gehören 36 zur Gattung *Ixodes* und eine zur Gattung *Haemaphysalis* (LIPI Bogor pers. Mitt.). Die Anzahl der Ektoparasiten pro Tarsier-Erstfang ist in Abb. 3-17 dargestellt. Die gefundenen Zecken parasitierten ausnahmslos im Kopfbereich der Tarsier. Am häufigsten waren sie an der Innenseite der Ohrmuschel zu finden, aber auch außen am Ohr, unter den Augen oder auf dem Kopf.

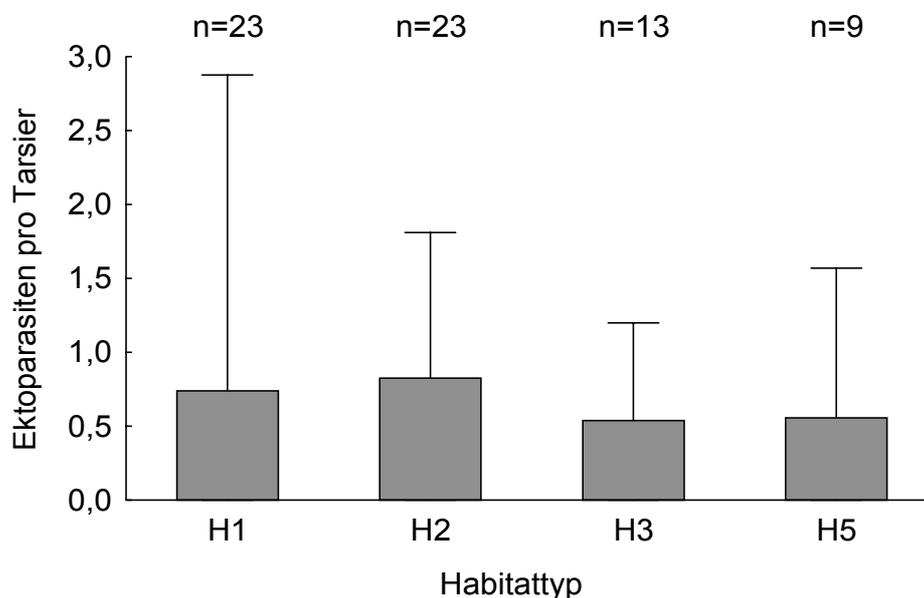


Abb. 3-17: Anzahl der Ektoparasiten pro adultem oder subadultem Individuum von *Tarsius diana* in vier Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Zwischen den verschiedenen Habitaten bestehen keine signifikanten Unterschiede im Parasitenbefall der Tarsier (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2=1,309$, FG=3, $p=0,727$). Männchen (n=28, 15 Zecken) und Weibchen (n=40, 33 Zecken) werden gleich stark parasitiert (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2=2,143$, FG=1, $p=0,143$).

3.2 Habitatparameter

Um die Variation der Populationsparameter in den verschiedenen Habitaten erklären zu können, wurden die Dichten der für die Koboldmakis als Lokomotionssubstrate wichtigen Gehölze sowie die Insektenabundanz und die Ausmaße anthropogener Störungen der vier Gebiete verglichen.

3.2.1 Gehölzdichte

3.2.1.1 Habitatnutzungsanalyse zur Bestimmung der Substratpräferenz

Um die für *Tarsius diana* wichtigen Gehölze bestimmen zu können, wurde 1998 eine Habitatnutzungsanalyse der Tarsier in Kamarora durchgeführt (Merker 1999). Das Angebot an Gehölzen verschiedener Größen- und Neigungsklassen und ihre Nutzung durch die Koboldmakis sind in Abb. 3-18 dargestellt.

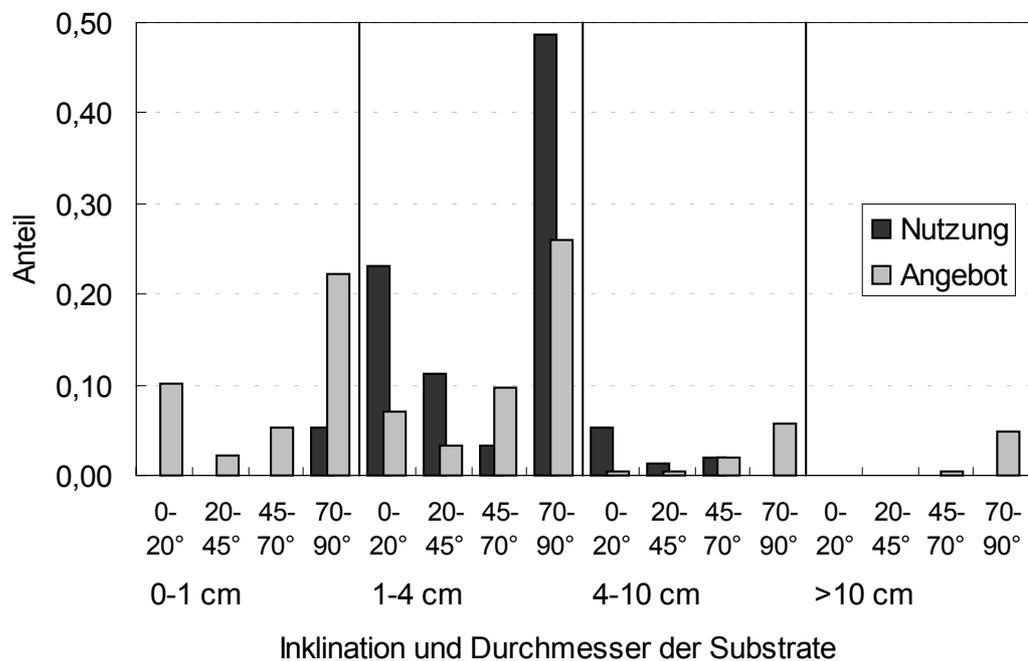


Abb. 3-18: Vergleich der Abundanz von Gehölzen unterschiedlicher Größen- und Neigungsklassen (n=365) mit deren Nutzung durch *Tarsius diana* (n=152) – Nur Strukturen in h=0,2-5,0 m Höhe über dem Waldboden wurden berücksichtigt. 0-20°: horizontal, 70-90°: vertikal. Nach Merker (1999).

Es ist eine klare Präferenz der Tarsier für bestimmte Gehölzklassen ersichtlich, die Nutzung der Substrate orientiert sich nicht hauptsächlich an deren Angebot im Habitat (Chi-Quadrat-Test, $\chi^2=245,361$, FG=15, $p<0,001$).

Am stärksten werden die 1-4cm dicken Gehölze genutzt. Ihr Anteil an der Gesamtzahl der aufgenommenen Strukturen beträgt 46 %, sie werden jedoch zu 86 % von den Tieren frequentiert. Substrate von weniger als 1 cm Durchmesser bilden zwar etwa 40 % des Angebots, werden aber nur zu 5 % genutzt – und dann ausschließlich die vertikalen. Von den dickeren Gehölzen werden vorwiegend die horizontalen in die Lokomotion der Tarsier eingebunden. Die meistfrequentierten Substrate innerhalb der 1-4 cm–Kategorie sind die horizontalen und vertikalen. In 72 % aller beobachteten Fälle wurden die Koboldmaki auf bzw. an ihnen angetroffen. Ähnlich wie die Gehölze mit 20-45° Inklination werden diese beiden Klassen bei weitem häufiger genutzt, als es bei zufälliger Substratwahl durch die Tiere zu erwarten wäre.

Aufgrund der prominenten Rolle der 1-4 cm dicken horizontalen und vertikalen Gehölze wurden die Dichten dieser Strukturen in den fünf Habitaten H1 bis H5 verglichen.

3.2.1.2 Vergleich der Gehölzdichten in den verschiedenen Habitaten

Die in den fünf Studiengebieten ermittelten Dichten der 1-4 cm dicken horizontalen und vertikalen Gehölze sind aus Tab. 3-8 ersichtlich, die graphische Veranschaulichung signifikanter Unterschiede findet sich in Abb. 3-19. Stachelige oder dornige Strukturen (z. B. Rattan) wurden nicht berücksichtigt.

Tab. 3-8: Dichte horizontaler und vertikaler, 1-4 cm dicker Gehölze in fünf Habitaten – Nur Strukturen in $h=0,2-5,0$ m Höhe über dem Waldboden wurden berücksichtigt.

Habitat / Störungsgrad	Horizontal, Substrate/100 m ²	Vertikal, Substrate/100 m ²	Gesamt, Substrate/100 m ²
H1 – ohne	8,24 ± 1,05	24,47 ± 3,11	32,71 ± 4,15
H2 – gering	50,00 ± 6,35	65,03 ± 8,06	115,03 ± 14,61
H3 – mittel	29,47 ± 3,74	37,73 ± 4,79	67,21 ± 8,54
H4 – mittel	37,80 ± 4,80	39,96 ± 5,07	77,76 ± 9,88
H5 – stark	9,94 ± 1,26	18,51 ± 2,35	28,45 ± 3,61

Die Gesamtdichten der horizontalen und vertikalen Gehölze mit einem Durchmesser von 1-4 cm unterscheiden sich signifikant zwischen den fünf untersuchten Habitaten (ANOVA, $F=11,170$, $FG=4, 75$, $p<0,001$, siehe Abb. 3-19).

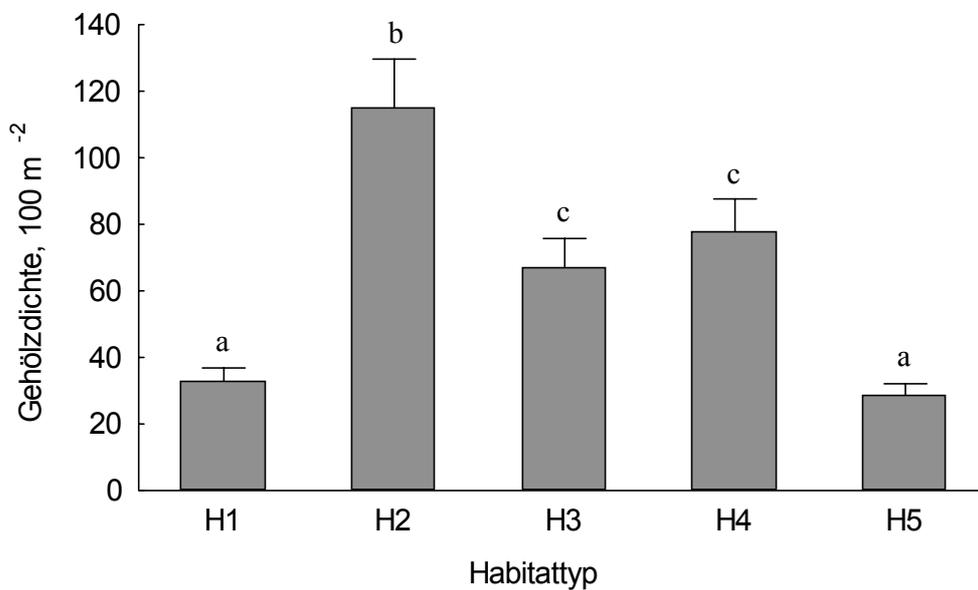


Abb. 3-19: Gesamtdichte horizontaler und vertikaler, 1-4 cm dicker Gehölze in fünf Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört. Nur Strukturen in $h=0,2-5,0$ m Höhe über dem Waldboden wurden berücksichtigt. Unterschiedliche Buchstaben (a, b, c) geben signifikante Unterschiede wieder (ANOVA, Least-Significant-Difference-Test, $p<0,05$).

3.2.2 Insektenabundanz

Die hier dargestellten Insektenabundanzen wurden parallel zu den Populationsparametern erhoben. Aufgrund der chronologischen Abfolge der Untersuchungen sind diese Werte nicht unmittelbar (für einem bestimmten Zeitpunkt) miteinander vergleichbar, sondern spiegeln ihre relative Größe zur Zeit der Datenaufnahme und somit den Einfluß auf die Populationsparameter wider. Der Einfluß der Jahreszeiten auf die Insektendichte ist in Kap. 3.4 erläutert.

Abb. 3-20 zeigt die relative Dichte großer ($l>1$ cm) Insekten in fünf untersuchten Habitaten zu den jeweiligen Zeiten der Datenerhebung. Dargestellt ist die Anzahl der von einer Lichtquelle angelockten sowie die der akustisch signalisierenden Insekten. Zusätzlich ist der mittels eines Mikrophons aufgenommene, von Insekten verursachte relative Geräuschpegel angegeben (siehe Kap. 2.3.5.3).

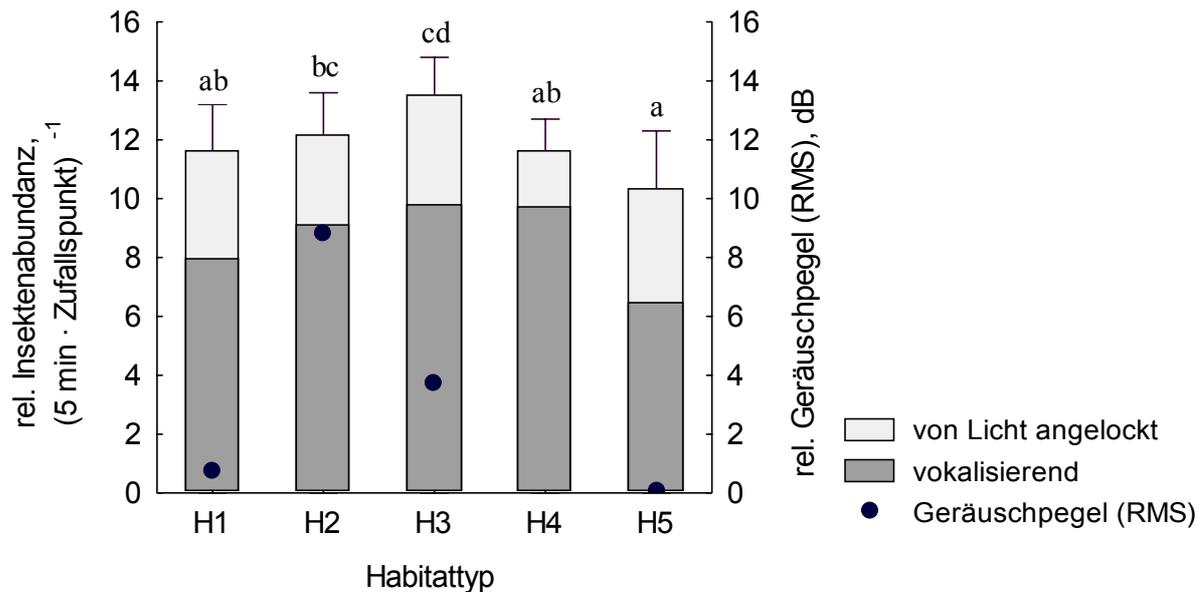


Abb. 3-20: Abundanz von Insekten in fünf Habitaten – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört. Aufnahme an je acht Zufallspunkten an je drei Abenden (19.00-21.00 Uhr). Geräuschpegelmessung (RMS, „root mean square“) pro Zufallspunkt und Abend je 30 s. Referenzwert für den Vergleich zwischen den Habitaten ist der mittl. Geräuschpegel in H5 ($\rightarrow 0$ dB). In H4 wurde keine RMS-Messung durchgeführt. Die Standardabweichung (Fehlerbalken) ist für die Summe aus vokalisierenden und von Licht angelockten Insekten angegeben. Unterschiedliche Buchstaben (a, b, c, d) geben signifikante Unterschiede wieder (2-faktorielle ANOVA, Least-Significant-Difference-Test, $p < 0,05$).

Eine Lichtquelle lockt hauptsächlich Nachtfalter (Lepidoptera) und geflügelte Termiten (Isoptera) an, selten auch Gottesanbeterinnen (Mantodea). Die akustischen Signale stammen von Heuschrecken und Grillen (Orthoptera) sowie Zikaden (Homoptera). Zwischen den Naturwaldgebieten H1-H4 gibt es keine Unterschiede im Spektrum der registrierten Insekten. In den Plantagen (stark gestörte Fläche H5) wird eine etwas höhere Anzahl von Lepidopteren als in H1-H4 angelockt, die Anzahl akustisch signalisierender Insekten und der Geräuschpegel sind jedoch deutlich geringer als in allen anderen untersuchten Gebieten. Die Insektdichten (Lichtfänge und Verhören) unterscheiden sich signifikant zwischen verschiedenen Habitaten (2-faktorielle ANOVA mit Meßwiederholung, $F=4,665$, $FG=4$, 33 , $p=0,004$, siehe Abb. 3-20). Das mittelmäßig gestörte H3 ist das insektenreichste, H5 das insektenärmste Gebiet. Es ist zu beachten, daß der RMS („root mean square“)-Wert des Geräuschpegels keine Aussage zur Anzahl der Insekten zuläßt, jedoch die Ergebnisse des Verhörens der Vokalisationen bestätigt (in H2 und H3 höhere Werte als in H1 und H5). Die Diskrepanz des Verhältnisses der mittels verschiedener akustischer Registrierungen gewonnenen Werte für H2 und H3 ist möglicherweise auf eine höhere Substratdichte in H2

(siehe Abb. 3-19) zurückzuführen. Je größer die Gehölzdichte ist, desto höher ist auch die Wahrscheinlichkeit, daß einzelne, sich nahe des Mikrophons befindliche Insekten den hohen gemessenen RMS-Wert verursachen.

Nach Tagen intensiven Regens vorgenommene Kontrollmessungen ergaben keinen deutlichen Unterschied zu Aufnahmen an trockenen Tagen. Sie wurden aus Gründen der Vergleichbarkeit der Aufnahmen dennoch verworfen. In den Habitaten H1 und H3 wurden Insektenabundanzen im Verlauf mehrerer Monate gemessen, um die Einflüsse der Jahreszeiten zu dokumentieren (siehe Kap. 3.4).

3.2.3 Anthropogene Störungen

Die Methodik der Quantifizierung der anthropogenen Störungen ist in Kap. 2.3.5.4 und Kap. 2.4.2 erläutert, die Daten sind im Anhang, Tab. 8-3 bis 8-7, dargestellt. Die bislang verwendete Kategorisierung der Gebiete als „ungestört“, „gering“, „mittelmäßig“ und „stark gestört“ ist unabhängig von den hier präsentierten Daten und dient der Habitatbeschreibung. Die gemessene Intensität der menschlichen Einflüsse, dargestellt als Störungsindex S_i , in den fünf Habitaten ist aus Abb. 3-21 ersichtlich.

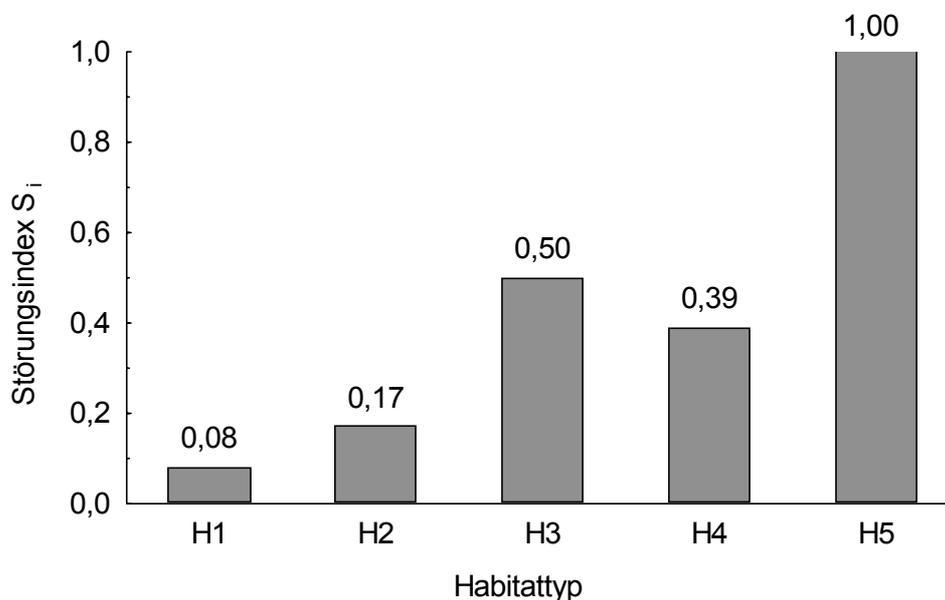


Abb. 3-21: Intensität anthropogener Störungen in fünf Habitaten – Die Berechnung des Störungsindex orientiert sich an der relativen Anzahl von Stümpfen, exotischen Gehölzen, großen Bäumen, Rattanpalmen und Epiphyten sowie der Moosgrenze in den Gebieten. Zur Vereinfachung wurden folgende Kategorien gewählt: H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3 und H4: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

Die stärksten Störungen wirken auf Habitat 5 ein. Jeder der gemessenen Parameter (siehe Kap. 2.3.5.4 und Anhang, Tab. 8-3 bis 8-9) zeigt für dieses Gebiet die am wenigsten natürlichen Verhältnisse an. Die Störung von H5 wird deshalb als 1, als 100 %, postuliert. Die Werte von H1-H4 geben den Grad der anthropogenen Einflüsse in diesen Gebieten im Vergleich zu H5 wieder. Daß der „ungestörte“ Primärwald H1 einen Störungsindex $S_i > 0$ aufweist, liegt zum einen an der Methodik der Berechnung (siehe Kap. 2.4.2), zum anderen an einer geringen Anzahl von Stümpfen entlang eines schmalen, alten Pfades.

3.3 Zusammenhang zwischen Populations- und Habitatparametern

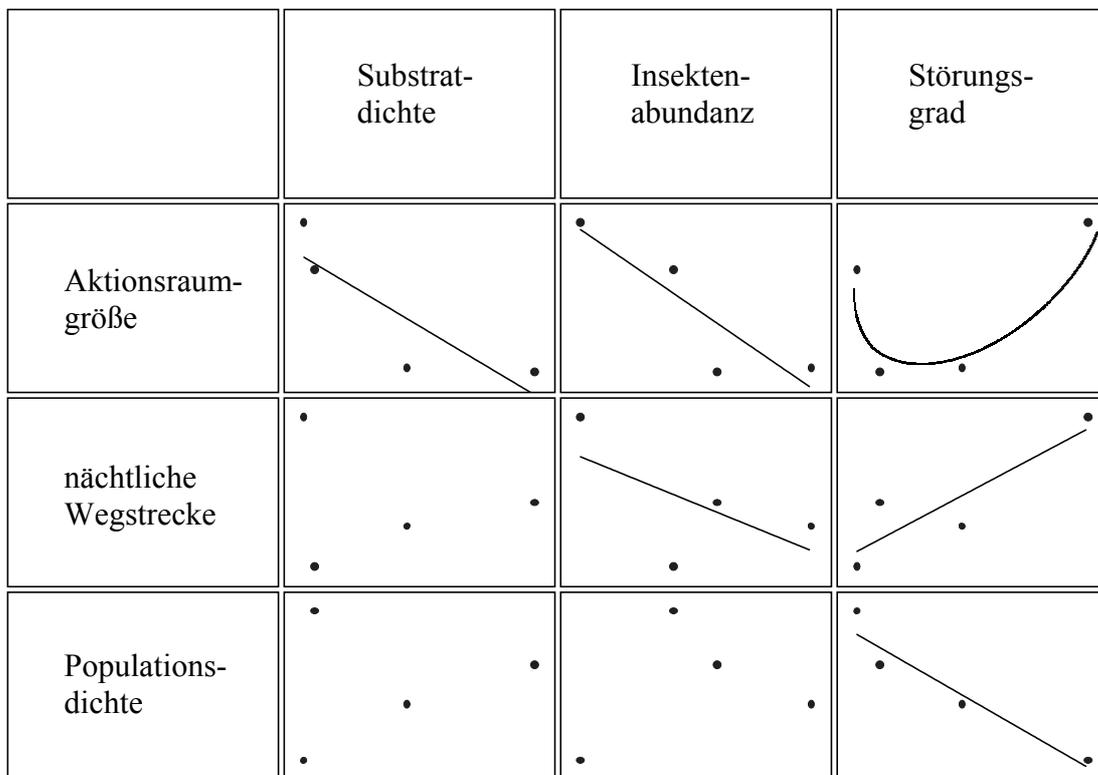


Abb. 3-22: Lineare Regression der Habitatparameter und der drei Populationsparameter Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke und Populationsdichte – Lineare Zusammenhänge mit einem Pearson-Korrelationskoeffizienten $|r| > 0,5$ sind durch Regressionsgeraden gekennzeichnet, die Anpassungskurve zwischen Störungsgrad und Aktionsraumgröße wurde per Hand eingezeichnet.

Um den Einfluß der Habitatcharakteristik auf das Leben der Tarsier beurteilen zu können, wurde die Korrelation der Populationsparameter Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke und Populationsdichte mit den Habitatmerkmalen Substratdichte, Insektenabundanz und Störungsgrad analysiert.

Tab. 3-9: Pearson-Korrelation der Habitatparameter Substratdichte, Insektenabundanz und Störungsgrad mit den Populationsparametern Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke und Populationsdichte – Aufgeführt (von oben nach unten) sind der Pearson-Korrelationskoeffizient r , die Stichprobenzahl n und das Signifikanzniveau p für die berechnete Korrelation (einseitig).

	Substrat- dichte	Insekten- abundanz	Störungs- grad
Aktionsraumgröße	- 0,864 4 0,068	- 0,891 4 0,054	keine lineare Beziehung
nächtliche Wegstrecke	- 0,148 4 0,426	- 0,619 4 0,190	0,881 4 0,060
Populationsdichte	0,173 4 0,414	0,294 4 0,353	- 0,957 4 0,022

Aus Abb. 3-21 (lineare Regression) und Tab. 3-9 (Korrelation) sind die Einflüsse der genannten Habitatspezifika auf die untersuchten Tarsier ersichtlich. Tab. 3-9 gibt die Stärke der Korrelationen der einzelnen Populations- mit den Habitatparametern wieder. Im einzelnen können folgende Aussagen getroffen werden:

- Die Aktionsräume sind umso größer, je kleiner die Substratdichte und das Insektenangebot sind. Kleine Streifgebiete werden bei mittleren Störungsgraden genutzt, größere im Primärwald, die größten im stark gestörten Wald.
- Die nächtlichen Wegstrecken korrelieren nicht mit der Substratdichte und negativ mit der Insektenabundanz. Je größer die anthropogene Störung des Gebietes ist, desto länger sind die nächtlich zurückgelegten Wege.
- Über den Zusammenhang der Populationsdichte mit dem Substrat- und Insektenangebot kann keine Aussage getroffen werden. Je intensiver die Störungen sind, desto geringer ist die Dichte der Tarsier.

Die Korrelationskoeffizienten spiegeln zwar die Stärke der Zusammenhänge zwischen den Parametern wider, lassen aber keine Aussagen bezüglich der Richtung der Beeinflussung zu (diese ist in den o. g. Fällen jedoch eindeutig). Auch muß keine direkte Beziehung bestehen. Die Habitatparameter sind nicht signifikant miteinander korreliert ($|r| < 0,5$, $p > 0,5$).

3.4 Saisonalität der Daten

Die verschiedenen Habitate H1-H5 wurden nacheinander, d.h. während verschiedener Monate und Jahreszeiten untersucht. Dieses Kapitel widmet sich der Klärung des Einflusses dieser Methodik auf die Daten. Sind die festgestellten Unterschiede der Nutzung der verschiedenen Gebiete durch die Koboldmakis tatsächlich auf Habitatmerkmale zurückzuführen, oder sind sie Artefakte der Methodik der Untersuchungen? Diese Frage soll anhand der Saisonalität des Klimas, des Nahrungsangebots und der Aktionsraumgrößen beantwortet werden.

3.4.1 Klima

Im Jahr 2001 war zwar eine deutlich ausgeprägte Saisonalität der Niederschlagsmengen zu verzeichnen (Abb. 3-23), jedoch fielen in Kamarora in keinem der Monate der Datenaufnahme weniger als 100 l/m^2 (mm) Regen. Mohr (1933, zit. nach Whitmore 1984) bezeichnete Monate mit mehr als 100 mm Niederschlag als „feucht“ (Niederschlag > Verdunstung), Monate mit weniger als 60 mm als trocken (Niederschlag < Verdunstung). Bei den Einheimischen in Kamarora gelten die Monate zwischen November und April als Regenzeit, vom Mai bis zum Oktober dauert die Trockenzeit. Dieses Muster ist sowohl bei den Daten für 2001 aus Kamarora als auch in den Niederschlägen im Jahr 2002 in Nopu, nur 6,3 km Luftlinie von Kamarora entfernt, zu erkennen (Oltchev, SFB552 STORMA pers. Mitt.).

3.4.2 Nahrungsangebot

Die Insektenabundanz im Primärwald H1 unterschied sich nicht zwischen den Monaten Mai und Oktober 2001 (2-faktorielle ANOVA mit Meßwiederholung, $F=0,005$, $FG=1$, 10 , $p=0,945$, Abb. 3-23). Im mittelmäßig gestörten Wald H3 konnte zwischen Juli und Oktober 2001 ebenfalls keine deutliche Änderung der Insektendichte beobachtet werden (2-faktorielle ANOVA mit Meßwiederholung, $F=0,413$, $FG=1$, 14 , $p=0,531$, Abb. 3-23).

3.4.3 Aktionsraumgrößen

Die Veränderung der Aktionsraumgrößen von fünf Weibchen von *Tarsius diana*e in zwei Habitaten im Laufe mehrerer Monate ist in Abb. 3-23 bis 3-25 dokumentiert.

Der 3-Tages-Aktionsraum des Weibchens W4 im Primärwald (H1) war im April 2001 etwa 40 % größer als im Oktober 2000, dem Zeitraum der für den Habitatvergleich relevanten Telemetrie, Weibchen W5 nutzte im April 2001 sogar 80 % mehr Fläche als im Oktober 2000 (Abb. 3-24). Es kann keine Aussage darüber getroffen werden, ob sich in diesem Zeitintervall tatsächlich die Gesamt-Aktionsraumgrößen der beiden Weibchen änderten oder nur der Anteil von deren Nutzung.

In Abb. 3-25 sind die 10-Tages-Aktionsräume der Weibchen W3, W4 und W5 im mittelmäßig gestörten Wald (H3) in den Monaten Juli 2001 und September 2001 dargestellt. Diese entsprechen den für den Habitatvergleich bestimmten Gesamt-Aktionsraumgrößen ohne Berücksichtigung der Ganz-Nacht-Telemetrie. Die Veränderung der Streifgebiete der drei Weibchen war dabei nicht einheitlich. Die Flächen von W3 und W4 wurden um 10-15 % größer, W5 nutzte im September ein um 35 % kleineres Gebiet als im Juli 2001. Es ist kein genereller Trend der Veränderung der Aktionsraumgrößen feststellbar.

Aufgrund der geringen Stichprobengrößen wurde auf die Prüfung statistischer Signifikanz verzichtet.

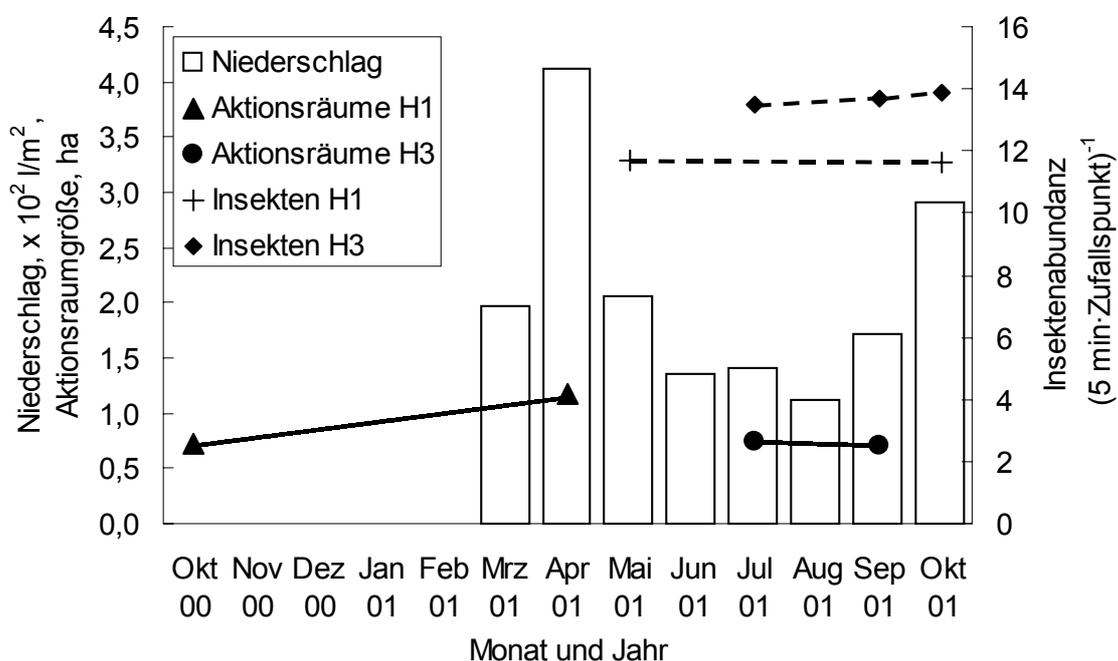


Abb. 3-23: Niederschlagsmenge, Insektenabundanz und Aktionsraumgrößen von *Tarsius diana* in Kamarora, Sulawesi, zwischen Oktober 2000 und Oktober 2001 – Die Aktionsraumgrößen wurden jeweils über drei Tage (H1, n=2) bzw. über zehn Tage (H3, n=3) bestimmt. H1: Primärwald, H3: mittelmäßig gestörter Wald.

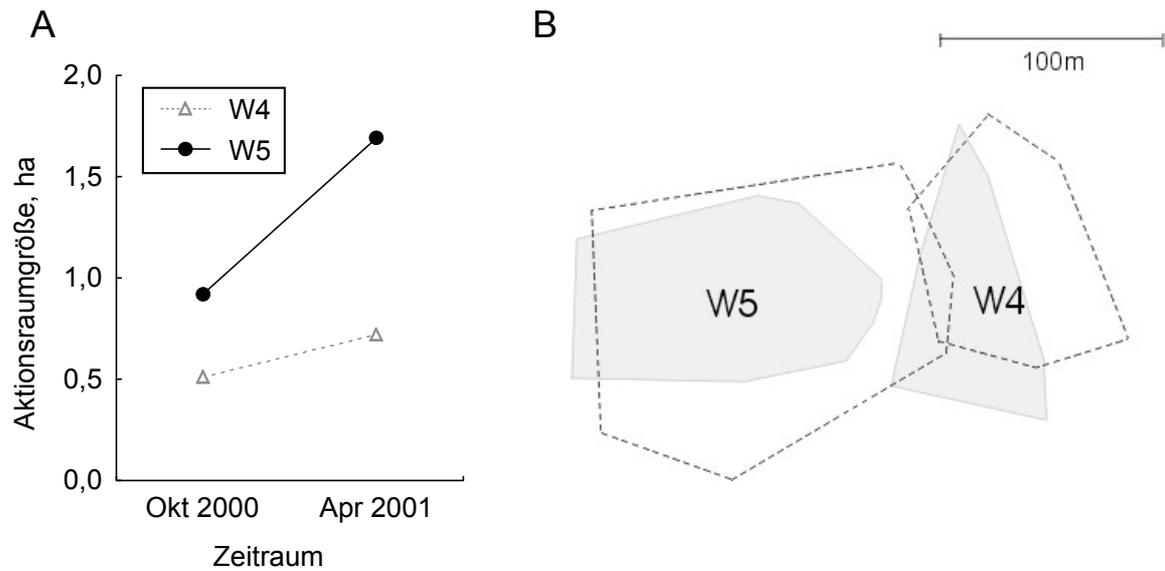


Abb. 3-24: a) Veränderung der 3-Tages-Aktionsraumgrößen zweier Weibchen (W4 und W5) von *Tarsius diana*e im Primärwald (H1) zwischen Oktober 2000 und April 2001; b) Darstellung der Aktionsräume – grau unterlegt: im Oktober 2000, gestrichelt: im April 2001.

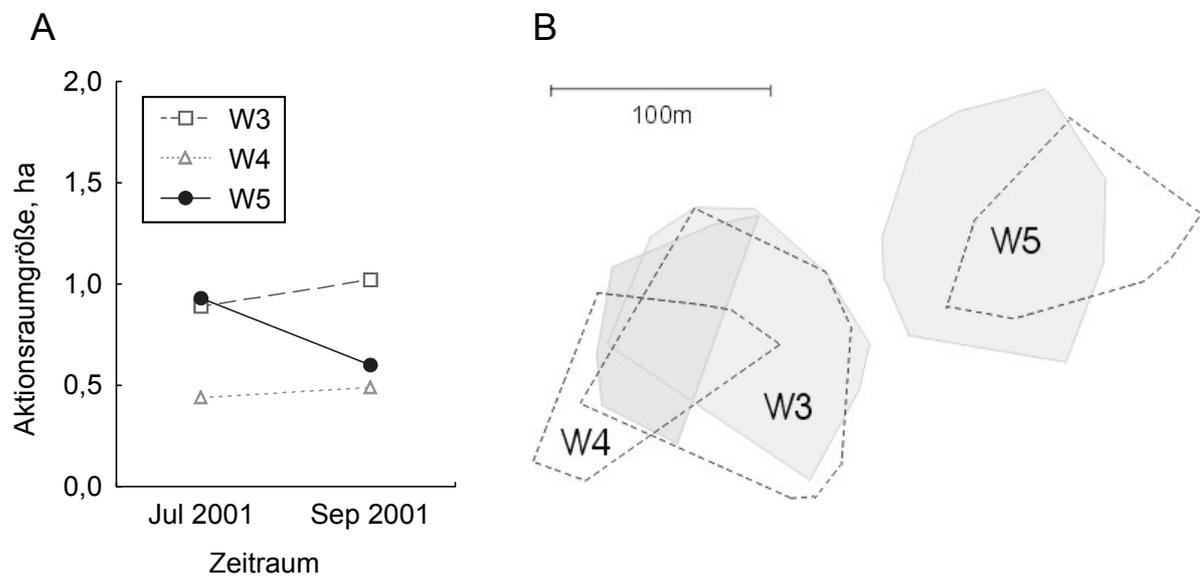


Abb. 3-25: a) Veränderung der 10-Tages-Aktionsraumgrößen dreier Weibchen (W3, W4 und W5) von *Tarsius diana*e im mittelmäßig gestörten Wald (H3) zwischen Juli und September 2001; b) Darstellung der Aktionsräume – grau unterlegt: im Juli 2001, gestrichelt: im September 2001.

3.5 Weitere Beiträge zur Biologie der Art

3.5.1 Aktivitätsrhythmus

Als Ausdruck der Aktivität der Tiere wurden die Strecken gemessen, welche sie während der Nacht in bestimmten Zeitintervallen zurücklegen. Diesen Daten wurden während der Ganz-Nacht-Telemetrie der Tarsier erhoben. Abb. 3-26 gibt die von einem *Tarsius diana*-Weibchen durchschnittlich zurückgelegte Strecke pro Stunde für die Zeit der normalen Aktivität (18.00 Uhr bis 06.00 Uhr) wieder.

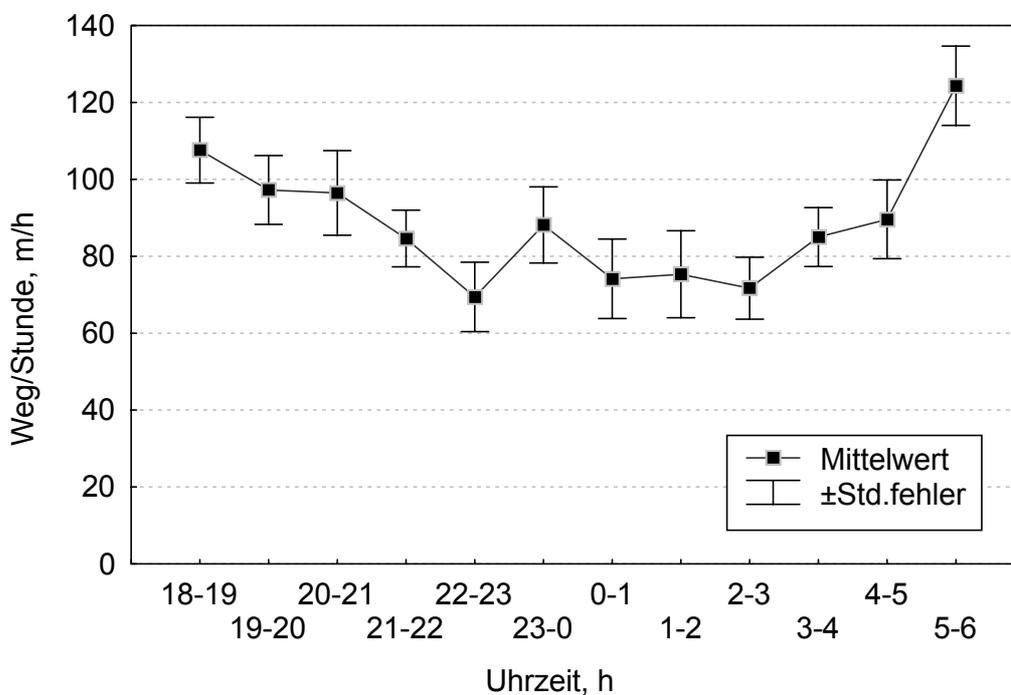


Abb. 3-26: Durchschnittlicher Aktivitätsrhythmus aller telemetrierten Weibchen von *Tarsius diana* – für vier untersuchte Habitate zusammengefaßt, n=24.

Zwei Aktivitätsmaxima sind erkennbar: zum einen legen die Weibchen kurz nach dem Verlassen des Schlafbaumes große Strecken zurück, zum anderen sind sie kurz vor Sonnenaufgang sehr aktiv. Eine für die Tiere einheitliche Ruhephase gibt es nicht. Abb. 3-26 basiert jedoch auf Durchschnittswerten und gibt somit Zeiten der Inaktivität einzelner Tiere nicht wieder. Bei fast allen telemetrierten Tarsiern konnten Phasen der Ruhe beobachtet werden. Es gibt keine deutlichen Unterschiede zwischen den Aktivitätsrhythmen der Männchen und der Weibchen (Abb. 3-27).

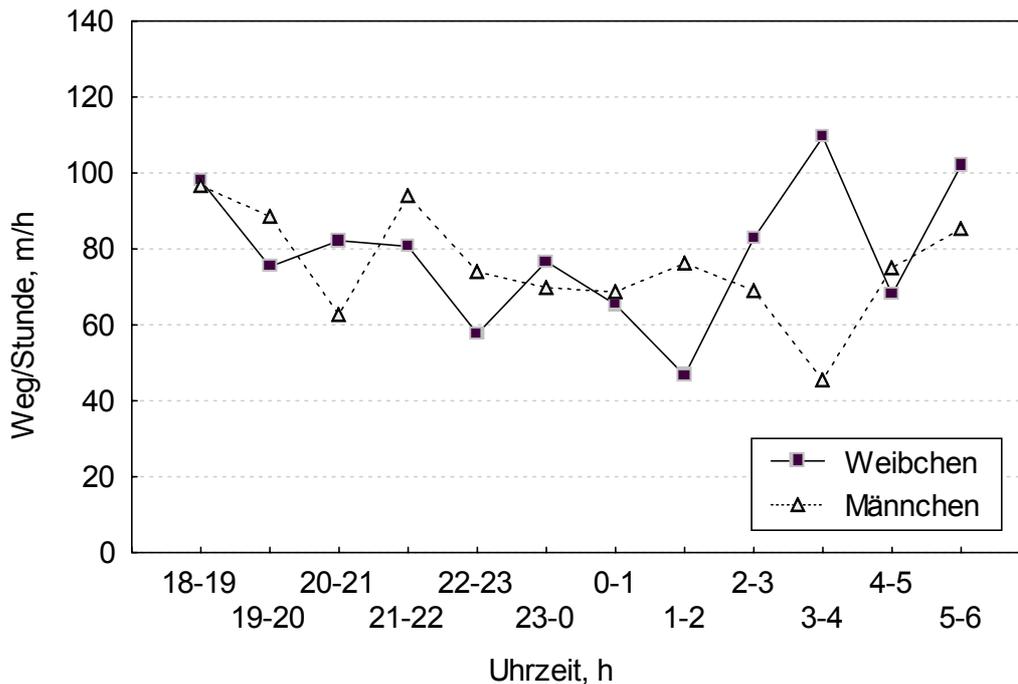


Abb. 3-27: Durchschnittlicher Aktivitätsrhythmus der telemetrierten Weibchen (n=6) und Männchen (n=6) von *Tarsius diana* im Primärwald (H1).

3.5.2 Abstand zwischen Männchen und Weibchen einer Gruppe während der Nacht

Männchen und Weibchen einer Gruppe von *Tarsius diana* verbringen die Tagesstunden in der Regel an einem gemeinsamen Schlafplatz (siehe Kap. 3.5.3). Kurz vor Sonnenaufgang werden die Gruppenmitglieder durch die morgendlichen Gesangsduette, welche bei *T. diana* normalerweise von den Weibchen initiiert werden, angeregt, zum Schlafplatz zurückzukehren (zur weiteren Funktion der Duette siehe Kap. 2.1.2). Es konnte generell eine vermehrte Aktivität der Tiere beobachtet werden, nachdem auf diese akustische Weise kommuniziert wurde. Zwar verbringen die Partner in den meisten Fällen die Tagesstunden gemeinsam, doch ist dies nicht immer so. Vor allem, wenn einzelne Individuen auf ihrem Rückweg zum Schlafplatz gestört werden, weichen sie auf Alternativplätze aus. In der Regel kehren sie am nächsten Morgen zum angestammten Schlafbaum zurück.

Zwar schlafen die Tiere meist gemeinsam, während der nächtlichen Beutesuche gehen sie jedoch getrennte Wege (Abb. 3-28). Nur selten treffen sie während der Nachtstunden zusammen.

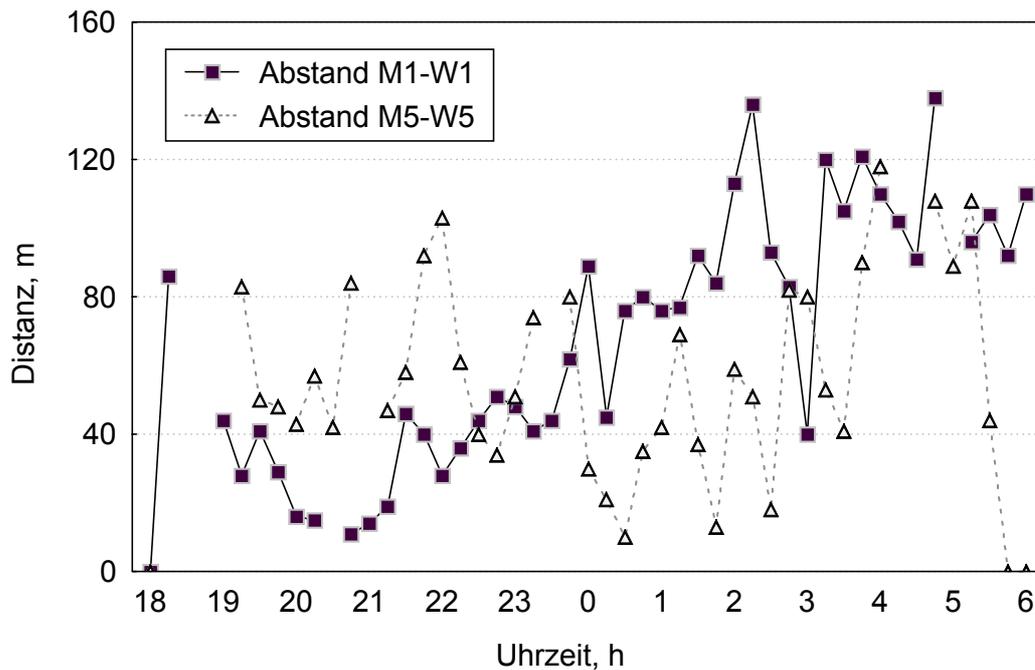


Abb. 3-28: Abstände zwischen verpaarten Männchen und Weibchen von *Tarsius diana* im Primärwald (H1) während der Nacht – Gruppe 1 (M1-W1) ist ein altes Paar (telemetriert am 01./02.11.2000), Gruppe 5 (M5-W5) ein junges (telemetriert am 12./13.11.2000). Lücken bedeuten Zeiten, zu welchen mindestens einer der Partner nicht lokalisiert werden konnte.

Aus Abb. 3-28 sind die Abstände zwischen verpaarten Männchen und Weibchen zweier Paare im Verlaufe jeweils einer Nacht ersichtlich. Die Peilungen der Tiere wurden alle 15 min vorgenommen. Was zwischen diesen Zeitpunkten passiert ist, kann nicht beurteilt werden. Geringe Abstände (z. B. <20 m) während der Ortungen könnten ein Hinweis auf ein Zusammentreffen der beiden Tiere sein. Das Paar M1-W1 in Abb. 3-28 bestand aus zwei Tieren, welche zum Zeitpunkt des Fanges schon mehrere Jahre alt waren. Die Wahrscheinlichkeit ist groß, daß dieses Paar schon seit längerer Zeit zusammenlebte. Während der betreffenden Nacht trafen diese beiden Tiere höchstens einmal zusammen. Den auf diese Nacht folgenden Tag verbrachten sie an mehr als 100 m voneinander getrennten Schlafplätzen. Das Paar M5-W5 setzte sich aus jungen Tieren zusammen, deren Bindung demnach zum Zeitpunkt der Untersuchungen noch nicht lange Bestand gehabt haben konnte. Sie trafen in der Nacht wahrscheinlich dreimal zusammen, und zogen sich auch morgens in einen gemeinsamen Schlafbaum zurück.

3.5.3 Schlafplatzwahl

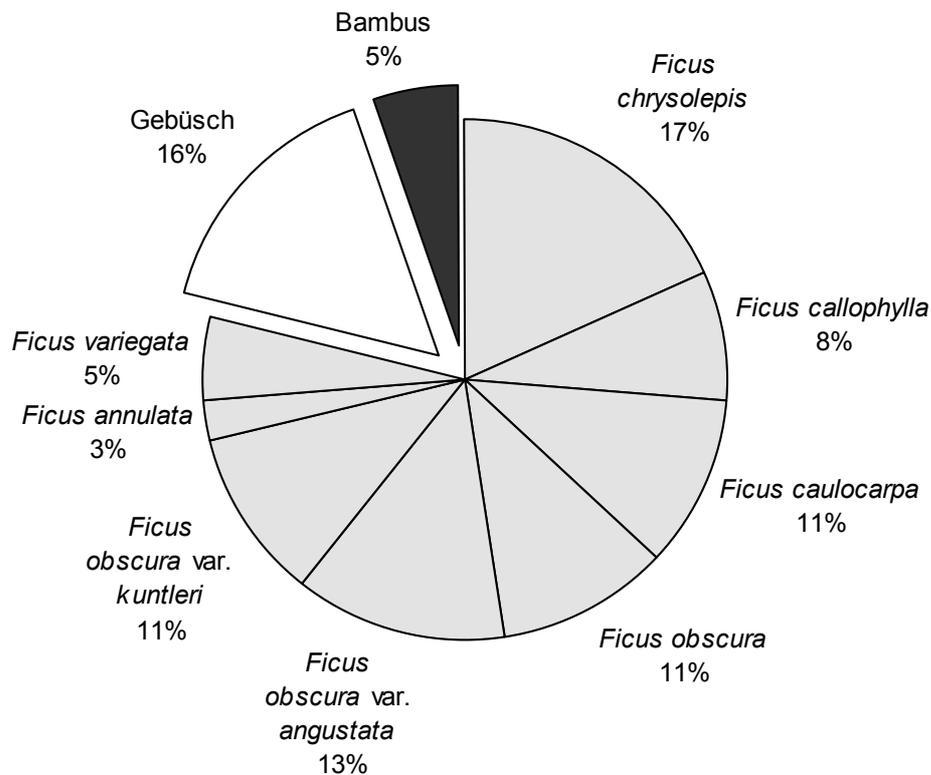


Abb. 3-29: Regelmäßige Schlafplätze von *Tarsius diana* im Gebiet um Kamarora, Sulawesi – n=38, für fünf Habitate zusammengefaßt.

Tarsius diana zeigt eine große Variabilität bezüglich der Wahl des Schlafplatzes. Im untersuchten Primärwald werden ausschließlich Würgefeigen (Gattung *Ficus*) als Schlafbäume genutzt. In den gestörten Gebieten werden – wo vorhanden – ebenfalls *Ficus*-Bäume bevorzugt, auch Bambusstände und dichtes Gebüsch dienen als Versteck und Ruheplatz für den Tag. In Abb. 3-29 ist das Spektrum der 38 Schlafplätze dargestellt, welche zum Zeitpunkt der Untersuchung bevorzugte Rückzugsorte (Haupt-Schlafbäume) der Tarsiergruppen waren. Würgefeigen stellen etwa vier Fünftel der registrierten regulären Schlafplätze dar. Die Koboldmakis schlafen in deren Spalten und Höhlen in 5-10 m Höhe. Lianen oder in der Nähe stehende kleinere Bäume dienen meist als Weg dorthin. Im stark gestörten Gebiet, auf den Plantagen, schlafen die Tarsier ausnahmslos in dichtem Gebüsch oder an der Basis von Bambusständen. Nur selten führen die Tarsier die morgendlichen Duettgesänge direkt am Schlafbaum auf.

3.5.4 Koboldmakis in Plantagen – eine Habitatnutzungsanalyse

Um die spezielle Raumnutzung der Koboldmakis im stark gestörten Gebiet H5 dokumentieren zu können, wurde für jedes der sechs telemetrierten Weibchen eine Habitatnutzungsanalyse durchgeführt.

Die in diesem Gebiet aufgenommenen Vegetationsstrukturen wurden in neun Kategorien zusammengefaßt (Abb. 3-30). In jedem Aktionsraum der Tarsier-Weibchen wurden der Flächenanteil dieser Strukturen (das Angebot) sowie die relative Häufigkeit ihrer Nutzung durch die Tiere dokumentiert (Abb. 3-31).

Die Vegetationsstruktur, welche auf Plantagen nur einen geringen Anteil der Aktionsräume ausmacht, aber überproportional stark von den Tarsiern frequentiert wird, ist dichtes Gebüsch. Bambuswald und Alang-Alang (das Gras *Imperata cylindrica* L.)-Felder mit Bambus und Büschen werden auch in der überwiegenden Zahl der Fälle häufiger genutzt, als es eine strikte Orientierung am Angebot vermuten ließe. Keinen deutlichen Unterschied zwischen Angebot und Nutzung gibt es bei Pflanzungen von *Gliricidia sepium* Steud. (Fabaceae), oft als Futterpflanze, natürlicher Zaun oder Schattenbaum angebaut, sowie bei Kakaoplantagen. Grasland und Maisfelder nehmen zwar einen bedeutsamen Abschnitt einiger Aktionsräume ein (z. B. W3, W6), jedoch übersteigt das Angebot deutlich die Nutzung durch die Tarsier.

Das Gebiet H5 ist keine einheitliche, nur von einer Großplantage geprägte Fläche, sondern ein Mosaik verschiedener anthropogener Landnutzungen (siehe Abb. 3-30) und Besitzverhältnisse. Reine Kakaoplantagen wechseln sich ab mit Grasland, dichtem Gebüsch oder einem Bambuswäldchen. Die dichten Strukturen dienen den Koboldmakis nicht nur als Versteck- und Schlafplatz, sondern auch als Jagdrevier. In aufgeräumten Großplantagen ohne natürliche Strukturen und ohne direkten Kontakt zu einer Waldfläche konnten keine Koboldmakis beobachtet werden.

Auf die reduzierte Abundanz von Heuschrecken, Grillen und Zikaden in H5 wurde in Kap. 3.2.2 hingewiesen. Zwar werden (nach Aussagen der Besitzer der Fläche) keine Insektizide ausgebracht, jedoch werden die Kakaoplantagen regelmäßig mit Herbiziden behandelt (2,4-D-Dimethylamin und Glyphosat-Isopropylamin). Direkte Auswirkungen auf die Tarsier, wie von Leksono *et al.* (1997) beobachtet – geringere Körpermasse, Entzündungen im Genitalbereich und an den Händen –, konnten bei *T. diana*e im stark gestörten Habitat 5 nicht registriert werden.

In Abb. 8-5 und 8-6 (im Anhang) sind zwei Ausschnitte aus dem Gebiet H5 fotografisch dargestellt.

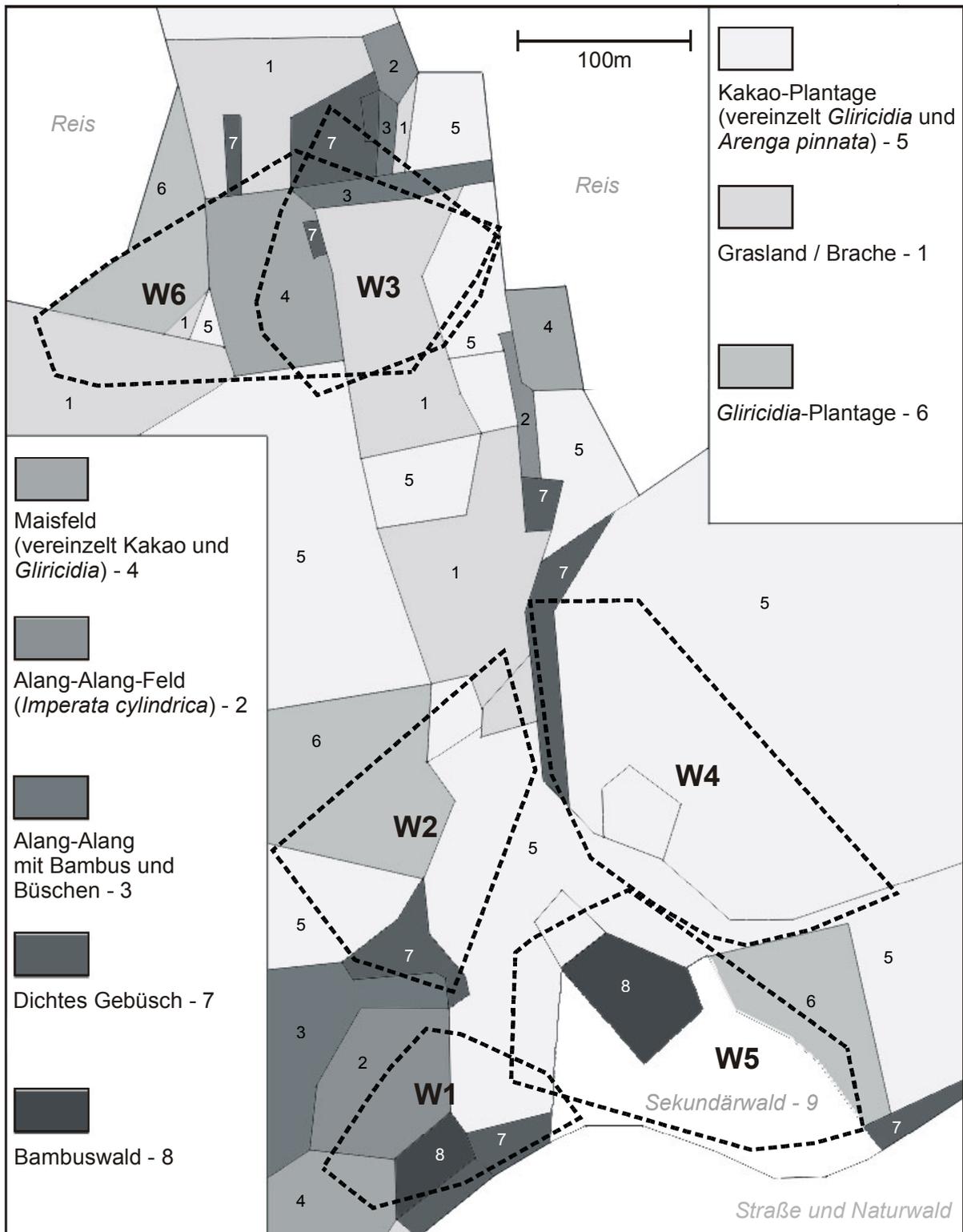


Abb. 3-30: Vegetationsstrukturen im stark gestörten Gebiet (H5) – Gestrichelte Linien markieren die Aktionsräume der sechs Tarsier-Weibchen W1-W6.

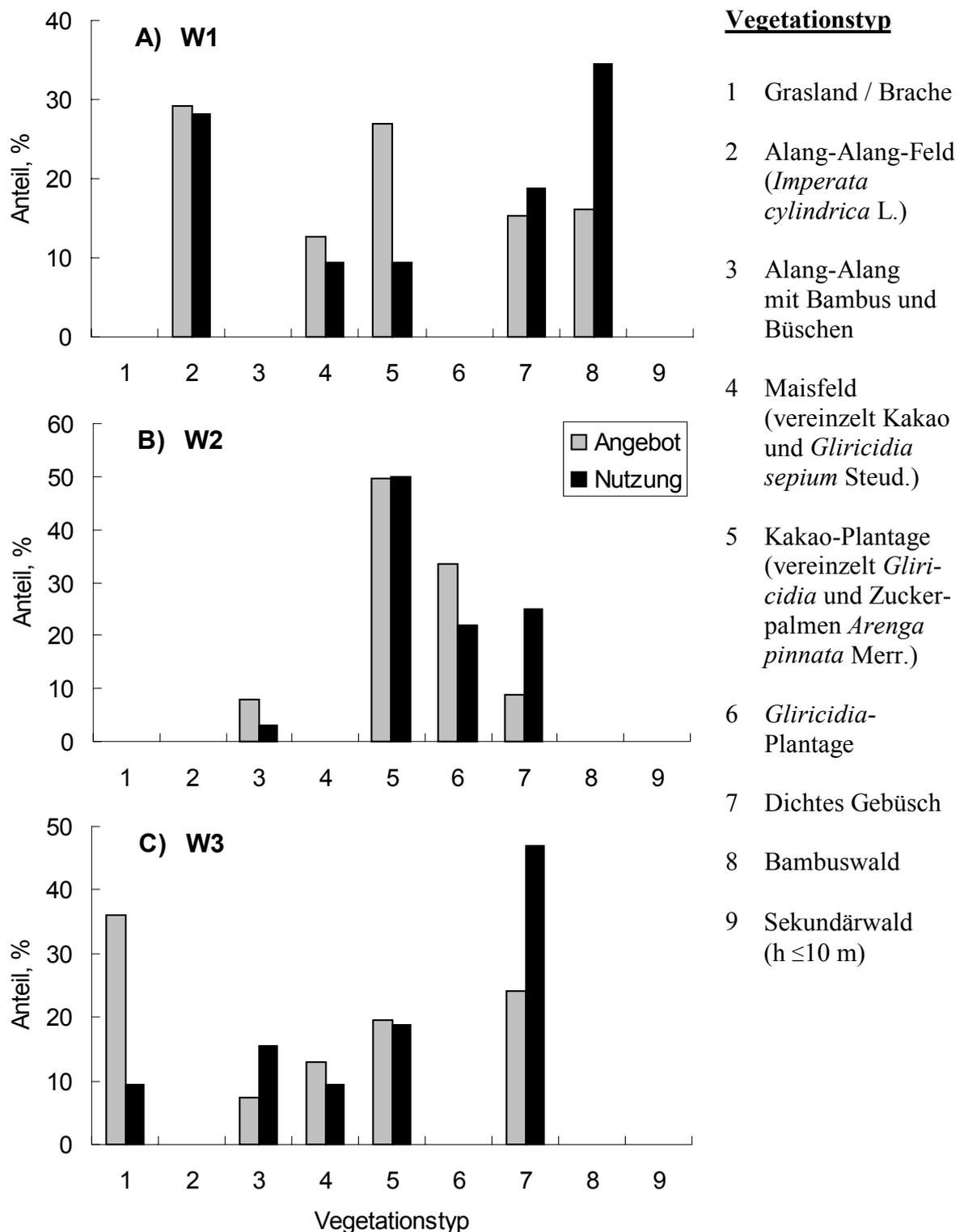


Abb. 3-31 (diese und folgende Seite): Abundanz bestimmter Vegetationsstrukturen im stark gestörten Gebiet (H5) und ihre Nutzung durch sechs Weibchen von *Tarsius diana* (W1-W6) – Als Angebot gilt der jeweilige Flächenanteil der Vegetationsstrukturen pro Tarsier-Aktionsraum, die Nutzung orientiert sich an der Anzahl der Peilungen der Tiere in diesem Gebiet.

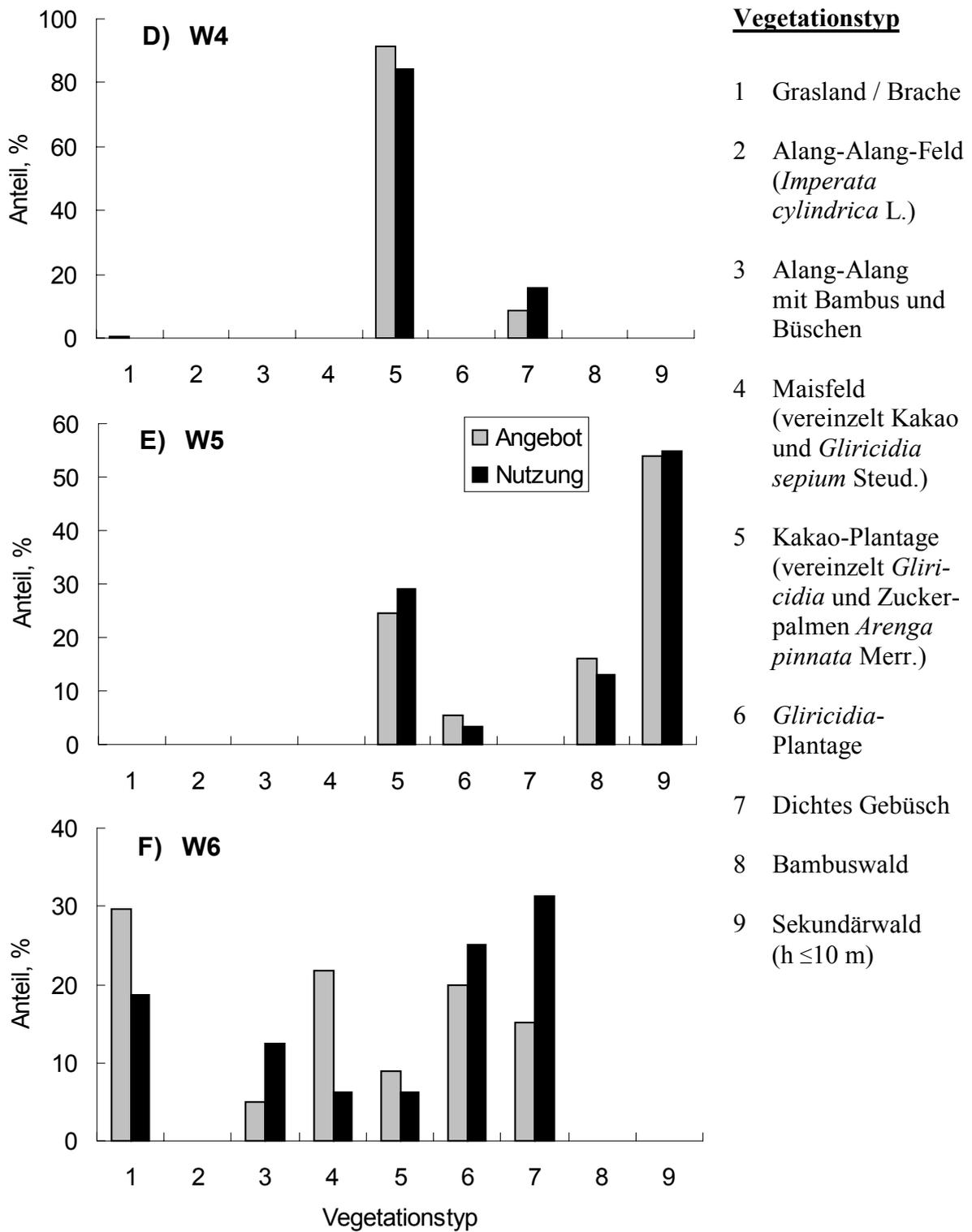


Abb. 3-31 fortgesetzt

4 Diskussion

4.1 Geschlechtsspezifische Habitatnutzung durch *Tarsius diana*

Im Primärwald (H1) wurden sowohl Männchen als auch Weibchen von *T. diana* telemetriert. Die adulten Männchen in H1 nutzen einen geringfügig größeren Aktionsraum als die mit ihnen verpaarten Weibchen, der Unterschied ist jedoch nicht signifikant. Maßgebliche Ursache für diese leicht unterschiedliche Raumnutzung ist vermutlich die Sozialstruktur der sulawesischen Koboldmakis. Die Annahme der Monogamie (MacKinnon & MacKinnon 1980) wurde zwar in jüngerer Zeit aufgegeben, doch gilt die feste Paarbindung im Rahmen einer fakultativen Polygynie weiterhin als soziale Einheit dieser Tiere (Nietsch & Niemitz 1992, Nietsch 1993, Gursky 1995, 1998b, 2000a). Um sich die Exklusivität der Reproduktion mit Weibchen der eigenen Gruppe zu sichern, muß das Männchen weitgehend die Streifgebiete dieser Weibchen in seinen eigenen Aktionsraum einschließen. Jedoch sind alle Tiere einer Gruppe weitgehend synterritorial, und für die Männchen sind ausgedehnte Streifgebiete nicht erforderlich, um die Weibchen zu monopolisieren. Größere Areale der männlichen Tarsier sind zu erwarten, wenn das dominante Männchen mit mehreren adulten Weibchen verpaart ist, welche sich nicht vollständig überlagernde Aktionsräume nutzen. Diese Annahme konnte hier jedoch weder bestätigt noch verworfen werden. Etwa 81 % der Fläche der Streifgebiete der Weibchen im Primärwald werden auch von den männlichen Partnern genutzt, ein Wert, welcher sich bei Nicht-Berücksichtigung des Männchens H1M2 noch erheblich vergrößern würde. Dieses Männchen ist zum Zeitpunkt der Telemetrie mit großer Wahrscheinlichkeit nicht das dominante Tier seiner Gruppe gewesen, Aktionsraum- und vor allem Körpergröße lassen dies vermuten. Aufgrund der größeren Körpermasse und somit eines höheren Energiebedarfs (Krebs & Davies 1981) der Männchen waren etwas größere Aktionsräume oder eine intensivere Nutzung der Gebiete zu erwarten.

Die Männchen engagieren sich mehr in der Revierverteidigung und -markierung als die Weibchen (Crompton & Andau 1986, Nietsch 1993). Viele der älteren Männchen weisen eingerissene Ohren und andere Kampfmale an Kopf und Gliedmaßen auf, Wunden, welche bei den Weibchen nur selten zu finden sind. Die Aktionsräume der Weibchen sind weniger abhängig vom sozialen Status bzw. von der Sicherstellung der Weitergabe der eigenen Gene. Die Streifgebietsgrößen der Weibchen orientieren sich mehr als die der Männchen an der Verfügbarkeit der Ressourcen des Habitats. Aus diesem Grund wurden in den drei anthropogen gestörten Gebieten H2, H3 und H5 nur Weibchen telemetriert.

4.2 Beurteilung der Habitatqualität anhand der Populationsparameter

4.2.1 Aktionsraumgröße

4.2.1.1 *Der Parameter*

Ein Aktionsraum („home range“) eines Tieres ist definiert als „that area traversed by the individual in its normal activities of food gathering, mating and caring for young“ (Burt 1943, zit. nach White and Garrott 1990, siehe auch Mühlenberg 1993, Bolen & Robinson 1995, Southwood & Henderson 2000, Sterling *et al.* 2000), also die Fläche, welche von dem Individuum normalerweise zur Nahrungssuche, zur Reproduktion und zur Aufzucht seines Nachwuchses durchquert wird. Burts Definition weist keinerlei zeitlichen Bezug auf. Als Aktionsraum könnte somit das Gebiet gelten, welches von dem Tier während seines gesamten Lebens genutzt wird („life range“), aber auch für kürzere Zeitabschnitte ist er bestimmbar (White & Garrott 1990, Mühlenberg 1993).

Ein Territorium ist ein von einem Tier verteidigtes Gebiet (Noble 1939, zit. nach Bolen & Robinson 1995). Die Verteidigung kann mittels optischer, olfaktorischer oder akustischer Signale oder durch direkte Kampfhandlungen geschehen (Bolen & Robinson 1995, Begon *et al.* 1998). Mindestens einige andere Individuen werden dabei von der Nutzung dieser Fläche ausgeschlossen (Southwood & Henderson 2000).

Für *Tarsius diana*e konnte kein räumlicher Unterschied zwischen dem Aktionsraum eines Tieres und seinem Territorium beobachtet werden. Die gesamte genutzte Fläche wird auch olfaktorisch markiert, und konspezifische Eindringlinge werden durch Vokalisationen oder unmittelbare Aggression in Form von Kampfhandlungen aus dem Gebiet vertrieben. Die festgestellten Überlappungen der Streifgebiete von Weibchen verschiedener Gruppen sind sehr gering und bestätigen damit die Exklusivität fast der gesamten durch eine Gruppe genutzten Fläche.

Die 30 Koboldmakis wurden jeweils über einen Zeitraum von etwa zehn Tagen telemetriert. In dieser Zeit konnten 70-80 Lokalisationen pro Tier vorgenommen werden. Es konnte gezeigt werden, daß sich nach dieser Anzahl von Peilungen die Aktionsräume der sechs weiblichen Tarsier im Primärwald nicht mehr oder nur noch geringfügig vergrößerten. Diese Angabe ist als „10-Tages-Aktionsraum von *Tarsius diana*e“ am aussagekräftigsten, jedoch haben die Tarsier, welche über mehrere Monate hinweg untersucht wurden (siehe Kap. 3.4.3),

gezeigt, daß sich die Aktionsräume auch über einen längeren Zeitraum hinweg kaum verschieben oder in ihrer Größe ändern.

Tremble *et al.* (1993) bestimmten die Aktionsraumgrößen eines telemetrierten adulten Weibchens und dreier subadulter Männchen von *T. diana*e in Kamarora mit 0,5-0,8 ha. Mit 0,5 ha war die Streifgebietsgröße des Weibchens deutlich geringer als die durchschnittliche Größe der Aktionsräume der während der hier vorgestellten Studie untersuchten Tiere. Von den 24 hier telemetrierten Weibchen nutzten nur zwei einen ähnlich kleinen Raum (H2W1: 0,58 ha, H2W4: 0,53 ha). Der von Tremble *et al.* verwendete Radiosender wog 11,5 g. Dies entsprach etwa 11 % der Körpermasse des Weibchens. In dieser Studie kamen Sender mit einer Masse von nur 3,9 g zum Einsatz (3,3-4,8 % der Körpermasse der Weibchen, 3,0-3,5 % der Masse der Männchen). Als Toleranzgrenze für die Zuladung wurden für die meisten kleinen Säugetiere und Vögel 5 % der Körpermasse angegeben (Hladik 1979, Petter-Rousseaux 1980, Kenward 1987, White & Garrott 1990, Mühlenberg 1993). Zwar fand Gursky (1998c) keinen signifikanten Unterschied zwischen den Auswirkungen von 3,5 g und 7 g schweren Sendern auf Verhaltensmuster von *T. spectrum*, und Müller-Stieß & Vaterlaus (1995) machten bei der Telemetrie von Haselmäusen (*Muscardinus avellanarius*) sogar gute Erfahrungen mit Transmittern, deren Masse 10-15 % der Körpermasse entsprach, doch trug die erhebliche Zuladung der von Tremble *et al.* untersuchten Tarsier mit großer Wahrscheinlichkeit zu der geringen Aktionsraumgröße der Tiere bei. Auch wurden die Tiere nur über einen kurzen Zeitraum telemetriert (Husen und Supriatna pers. Mitt.), eine genaue Angabe fehlt. Ein auf unterschiedlichen Habitatstrukturen beruhender Unterschied der von Tremble *et al.* und in dieser Studie festgestellten Aktionsraumgrößen kann ausgeschlossen werden. Die Tiere wurden im selben Gebiet untersucht, ohne daß sich das Habitat grundlegend verändert hatte. Da Tremble *et al.* auch für die telemetrierten Männchen deutlich kleinere Flächengrößen benannten, sind individuelle Verhaltensweisen der Tiere, z. B. eine hohe Effizienz des Beuteerwerbs, als Erklärung der Unterschiede ebenfalls kaum geeignet.

MacKinnon & MacKinnon (1980) schätzten die Streifgebietsgrößen verschiedener sozialer Gruppen von *T. spectrum* in Nord-Sulawesi auf ca. 1 ha, basierend auf Sichtungen der markierten Tiere. Niemitz (1984a) bestätigte diese Angabe. Gursky (1998b, c, 2000c) telemetrierte *T. spectrum* im selben Gebiet (Tangkoko-Naturreservat) und stellte mittlere Aktionsraumgrößen von 2,3 ha für Weibchen und 3,1 ha für Männchen fest. Dieser Unterschied spricht für die Radiotelemetrie als beste Methode, die Streifgebiete der nachtaktiven und schwer zu verfolgenden Koboldmakis zu bestimmen. Die Aktionsräume der

von Gursky untersuchten Tarsier beziehen sich auf einen Zeitraum von durchschnittlich fünf Wochen. Trotz dieses und anderer methodischer Unterschiede zur hier dokumentierten Studie – Gursky ortete die Tiere mittels der „Fuchsjagd“ („homing-in“), hier wurde trianguliert (White & Garrott 1990, Mühlenberg 1993, Sterling *et al.* 2000) – wird die Erfassungsmethodik nicht als Ursache der unterschiedlich großen Aktionsräume der Tarsier in Nord- und Zentral-Sulawesi angenommen. Vielmehr spielen Habitatunterschiede eine große Rolle. *T. spectrum* lebt in Wäldern, welche durch eine kurze Periode relativer Trockenheit ein leicht saisonales Klima aufweisen (Whitmore 1984, Bynum, E. L. 1999, Gursky 2000c), während Kamarora durch perhumide Bedingungen gekennzeichnet ist (Whitmore 1984, eig. Beob.). Das konstant hohe Insektenangebot im immerfeuchten Kamarora liefert für Tarsier stabilere Bedingungen als in Nord-Sulawesi. Nicht nur die Nahrungssuche, sondern auch die Reproduktion der Tarsier – beides Faktoren, welche sich auf die Aktionsraumgröße auswirken können – passen sich den jeweils vorhandenen Habitatressourcen an und sind somit stark vom Klima abhängig (Fogden 1974). Unterschiede in der Sozialstruktur oder im Verhalten der beiden Arten, auf welchen die verschiedenen Streifgebietsgrößen basieren könnten, sind bisher nicht bekannt.

Die Aktionsraumgröße von *T. bancanus* auf Borneo wurde von Fogden (1974) auf 2-3 ha, Niemitz (1979) auf 0,9-1,6 ha und Niemitz (1984a) auf 1-2 ha geschätzt, jeweils auf Sichtungen und Wiederfängen basierend. Andere Ergebnisse erbrachte die Studie von Crompton & Andau (1986, 1987). Mittels Telemetrie wurden von ihnen *T. bancanus*-Streifgebiete von 4,5-11,3 ha Größe rekonstruiert. Auch hier ist wieder ein starker Gegensatz zwischen den mit Hilfe unterschiedlicher Methoden gewonnenen Ergebnissen erkennbar. Der große Unterschied zwischen den Aktionsraumgrößen der Tarsier auf Sulawesi und Borneo liegt vermutlich hauptsächlich in der grundsätzlich anderen Struktur der Wälder beider Inseln begründet (Gursky 1998b). Ein solcher Unterschied wirkt sich deutlich auf die Verfügbarkeit von Ressourcen, wie z. B. der Beute, und entsprechend auf die Habitatnutzung durch die Tarsier aus. Eine weitere Ursache für die Diskrepanz könnte in den Sozialsystemen liegen. Während die Sulawesi-Tarsier in festen Paarbindungen leben, weist *T. bancanus* eine Art des „Noyau“-Sozialsystems auf, wobei die Streifgebiete der Weibchen von mehreren Männchen besucht werden (Fogden 1974, Crompton & Andau 1986, 1987). Nietsch (1993) nahm hauptsächlich soziale Faktoren als Ursache für die unterschiedliche Habitatnutzung durch Sulawesi- und Borneo-Tarsier an.

Dagosto & Gebo (1997) telemetrierten kurzzeitig zwei Männchen von *T. syrichta* und gaben deren Aktionsraumgrößen mit 0,6 ha bzw. 1,7 ha an. Neri-Arboleda *et al.* (2002) bestimmten

für diese Art Streifgebietsgrößen von 2,5 ha für die Weibchen und 6,5 ha für die Männchen. Diese Größen beziehen sich auf einen Zeitraum von acht Monaten. Unterschiedliche Habitatcharakteristika oder auch Sozialstrukturen der jeweiligen Tarsierpopulationen könnten die Differenzen der Ergebnisse der beiden Studien begründen – sie fanden auf verschiedenen Inseln der Philippinen statt –, der methodische Aspekt scheint wiederum ausschlaggebend.

Ein Vergleich der in dieser Studie bestimmten Aktionsraumgrößen von *Tarsius diana* mit denen anderer Prosimier der gleichen Größen- und Gewichtsklasse verdeutlicht, daß die Sulawesi-Tarsier nur kleine Streifgebiete nutzen. Ähnlich kleine Flächen durchqueren die Zwerggalagos *Galagoides demidoff* (Wolfheim 1983) und *G. zanzibaricus* (Harcourt & Nash 1986, Nash 1986a) und der Graue Mausmaki *Microcebus murinus* (Richard 1987, Fietz 1998, 1999a, Schmelting *et al.* 1999, Radespiel 2000), größere Gebiete werden von den Galagos (Buschbabys) *Galago alleni* (Charles-Dominique 1977), *G. moholi* (Harcourt & Bearder 1989), *G. senegalensis* und dem Riesengalago *Otolemur crassicaudatus* (Doyle & Bearder 1977), dem Fingertier *Daubentonia madagascariensis* (Andriamasimanana 1994) und dem Westlichen Fettschwanzmaki *Cheirogaleus medius* (Hladik *et al.* 1980) genutzt. Für *C. medius*, nur wenig größer als die Tarsier, fanden Müller (1998) und Fietz (1999b, c) aber auch Aktionsraumgrößen, welche denen der in dieser Studie für *Tarsius diana* ermittelten entsprechen. Schwab (2000) beschrieb für den Zwergmausmaki *Microcebus myoxinus* die Größe der alle Schlafplätze umfassenden Gebiete („minimum sleeping area“, Bearder & Martin 1980) mit durchschnittlich 1,2 ha für die Weibchen und 5,8 ha für die Männchen. Von den asiatischen Primaten hat nur der Schlanklori *Loris tardigradus* einen ähnlich kleinen Aktionsraum (Wolfheim 1983, Radhakrishna & Singh 2002).

Die meisten Arten höherer Primaten nutzen deutlich größere Streifgebiete. Für einige südamerikanische Krallenaffen sind jedoch auch Aktionsraumgrößen beschrieben worden, welchen denen der Tarsier ähneln. Dazu gehören das Weißbüscheläffchen *Callithrix jacchus* (Stevenson & Rylands 1981, zit. nach Buchanan-Smith 1991, Hubrecht 1985) und das Zwergseidenäffchen *Cebuella pygmaea* (Soini 1982). *C. pygmaea* wiegt etwa genauso viel wie *Tarsius diana* – und ist damit der kleinste südamerikanische Affe (Rowe 1996) –, nutzt aber mit 0,2-0,4 ha kleinere Streifgebiete. Möglicherweise ist dies auf die unterschiedliche Nahrungswahl der Tiere zurückzuführen. Stark spezialisierte Primaten beanspruchen bei gleicher Körpermasse größere Gebiete als weniger spezialisierte (Krebs & Davies 1981). Den omnivoren Zwergseidenäffchen reicht ein kleinerer Aktionsraum für den erfolgreichen Nahrungserwerb als den größtenteils insektivoren Koboldmakis.

4.2.1.2 Unterschiede zwischen den Habitaten

Alle Organismen müssen eine mindestens ausgeglichene Energiebilanz aufrechterhalten, um am Leben zu bleiben. Je mehr Energie Tiere verbrauchen, z. B. durch Bewegung, desto mehr Nahrung müssen sie zu sich nehmen. Je größer der Aktionsraum ist, desto höher sind auch die energetischen Kosten seiner Nutzung (White & Garrott 1990, Begon *et al.* 1998).

Die Streifgebiets- und Territoriengröße richtet sich nach der Ressourcenverfügbarkeit im Habitat (Brown & Orians 1970, zit. nach Southwood & Henderson 2000, Hovestadt *et al.* 1991, Mühlenberg 1993, Mühlenberg & Slowik 1997). Bei ausgiebigem Angebot nutzen und verteidigen Tiere kleinere Gebiete als bei Ressourcenmangel (Bolen & Robinson 1995, Heiduck 2002). Sind alle für das Leben der Tiere wichtigen Voraussetzungen auf kleinem Raum erfüllt, ist eine Verteidigung eines großen Gebietes nicht nötig, und der Verbrauch von Energie wird minimiert. So besteht ein direkter Zusammenhang zwischen der Aktionsraumgröße und der Habitatqualität. Je besser das Gebiet ist, desto kleiner sind die Aktionsräume.

Mit 1,08 ha (H2) und 1,10 ha (H3) nutzen die telemetrierten Weibchen von *Tarsius diana* in den leicht und mittelmäßig gestörten Gebieten die kleinsten Aktionsräume. Im Primärwald (H1) sind die Streifgebiete der Weibchen mit 1,58 ha deutlich größer. Die größten Flächen werden von den Koboldmakis des stark gestörten Habitats (H5) beansprucht (1,81 ha). Die besten Bedingungen finden die Tarsier somit in Gebieten vor, welche vom Menschen zu einem geringen Ausmaß beeinflusst werden. Offensichtlich finden die Tiere in den kleinen Aktionsräumen in H2 und H3 ausreichend lebensnotwendige Ressourcen.

Am wichtigsten ist in diesem Zusammenhang die Nahrungsgrundlage – je mehr Insekten auf einer kleinen Fläche erbeutet werden können, desto weniger müssen sich die Tarsier bewegen, um Energie aufzunehmen. Dies entspricht der Theorie des optimalen Nahrungserwerbs („optimal foraging theory“, MacArthur & Pianka 1966), welche von der Prämisse einer Energiemaximierung ausgeht. Durch eine hohe Nettoenergieaufnahme (Bruttoenergieaufnahme abzüglich der energetischen Kosten für ihren Erwerb) werden hohe Fitneßwerte erreicht (Krebs & Davies 1981, Begon *et al.* 1998), so daß die natürliche Selektion in Richtung einer hohen Effizienz des Nahrungserwerbs auf die Tiere einwirkt.

Das Gewinnen von Sexualpartnern zwecks der Weitergabe der eigenen Gene spielt im Leben der Tarsier eine wichtige Rolle, doch ist deren Einfluß auf die meist in festen Bindungen lebenden Tarsier nur in der Phase der Paarbildung, z. B. nach dem Tod des alten Partners,

bedeutsam. Auf das erstmalige Zueinanderfinden junger Paare übt die Größe des Aktionsraumes keinen Einfluß aus, da die Tiere zu diesem Zeitpunkt noch kein ausgeprägtes Territorium besitzen. Für die Aufzucht der Jungen und für soziale Aktivitäten, welche die Paarbindung festigen, z.B. Spielen oder gegenseitige Fellpflege („allogrooming“), ist der Raumbedarf nur gering. Eine weitere wichtige Voraussetzung für das Leben der Tarsier in einem Gebiet ist ein ausreichendes Angebot an Gehölzen, damit die Tiere der Nahrungssuche und sozialen Aktivitäten nachgehen können. Des Weiteren benötigen die Tarsier Strukturen, welche ihnen Schutz vor Räubern und Regen bieten. Ein Gebiet muß eine Auswahl möglicher Schlaf- und Versteckplätze aufweisen, damit die Tiere eventuellen Störungen ausweichen können.

Auf den Parameter Aktionsraumgröße bezogen, stellt Primärwald nur suboptimales Habitat für *T. diana* dar. Am niedrigsten ist die Habitatqualität der stark gestörten Fläche (H5), die Tiere müssen ein großes Streifgebiet nutzen, um „normal“ leben zu können. Die Ursachen dieser Konstellation und die Einflüsse der Habitatparameter Substratdichte, Insektenabundanz und Störungsintensität werden in Kap. 4.3 und 4.4 diskutiert.

Die große individuelle Variabilität bei der Raumnutzung durch die auf den Plantagen (H5) lebenden Tarsier ist auf die Heterogenität des Habitats zurückzuführen. Während H1, H2 und H3 durch ein homogenes Erscheinungsbild charakterisiert sind und alle Individuen eines Gebietes mehr oder weniger gleiche Bedingungen vorfinden, müssen sich die Tiere in H5 auf jeweils unterschiedliche Habitatstrukturen einstellen (siehe Kap. 3.5.4 und 4.6.4).

Die Abhängigkeit der Aktionsraumgröße vom Nahrungsangebot zeigte auch Gursky (2000c) für *T. spectrum* in Nord-Sulawesi. In ihrer Studie zu Einflüssen der Saisonalität auf Tarsier (siehe Kap. 4.5) konnte sie bei einem um die Hälfte reduzierten Insektenangebot in der Trockenzeit etwa ein Drittel größere Streifgebiete der Koboldmakis feststellen.

Pollock (1979, zit. nach Crompton & Andau 1987) dokumentierte für Indris auf Madagaskar eine enge Verbindung zwischen der Nutzung des Aktionsraumes und dem Nahrungsangebot. Heiduck (2002) beobachtete bei einer Gruppe von Masken-Springaffen *Callicebus personatus melanochir* eine verstärkte Nutzung des ungestörten Teiles ihres Aktionsraumes gegenüber gestörten Abschnitten. Hierfür wurde ebenfalls das Nahrungsangebot verantwortlich gemacht. Im Gegensatz dazu berichteten Nijssen & Sterck (1999) für Büscheläffchen *Callithrix* spp. und Tamarine *Saguinus* spp. von kleineren Aktionsräumen bei größerer anthropogener Beeinflussung. Dies ging einher mit einem großen Zuwachs der Populationsdichte bei

stärkerer Störung. Die Autorinnen machten physiologische Voraussetzungen dieser Arten für die hohe Attraktivität der gestörten Habitate verantwortlich.

Auch für Nicht-Primaten ist ein Zusammenhang zwischen der Raumnutzung und dem Ressourcenangebot nachgewiesen worden: bei Rehen kann die Aktionsraumgröße – je nach Habitatqualität – um den Faktor 4 variieren (Tufto *et al.* 1996). Größere Streifgebiete bei geringerem Nahrungsangebot konnten auch für Feldlerchen (Schläpfer 1988), Sperber (Newton 1986) und Turmfalken (Village 1982) gezeigt werden (alle zit. nach Mühlenberg & Slowik 1997).

Eine mögliche Erklärung für die Nutzung kleiner Aktionsräume wäre z. B. auch, daß sich die Tiere aufgrund der schlechten Ressourcenverfügbarkeit möglichst wenig bewegen und viel ruhen. So wird Energie gespart (Boinski 1987, Dunbar 1988). Eine Analyse der Aktivitätsbudgets in den verschiedenen Habitaten kann darüber Aufklärung bringen. Für die hier vorgestellte Arbeit über *T. diana*e wird diese Möglichkeit ausgeschlossen. Die Ganz-Nacht-Beobachtungen ließen keinen Unterschied im Anteil verschiedener Verhaltensweisen erkennen.

Mit nur einem gemessenen Merkmal kann noch nicht in ausreichendem Maße die Reaktion der Populationen auf Veränderung bzw. Störung charakterisiert werden. Eine Betrachtung mehrerer Parameter ist hierfür sehr viel besser geeignet. Um die Habitatqualität umfassend beurteilen zu können, wurden außer den Aktionsraumgrößen die nächtlichen Wegstrecken, die Populationsdichten, die Gruppengrößen und -strukturen sowie Körpergröße, Körpermasse und Parasitenbefall als Maße für die körperliche Fitneß der Koboldmakis hinzugezogen.

4.2.2 Nächtliche Wegstrecke

4.2.2.1 Der Parameter

Als nächtliche Wegstrecke gilt die Summe der zwischen aufeinanderfolgenden Lokalisationen von den Tieren zurückgelegten Distanzen. Dabei wurde zwischen den Ortungen eine geradlinige Bewegung vorausgesetzt, so daß die angegebene Strecke als „minimale nächtliche Wegstrecke“ zu werten ist.

White & Garrott (1990) maßen der zurückgelegten Strecke einen höheren Stellenwert beim Vergleich des Energieverbrauchs zweier Individuen bei als der Aktionsraumgröße. Ähnlich

wie für die Streifgebiete gilt auch hier: je mehr Energie verbraucht wird, desto ungünstiger ist die Ressourcenverfügbarkeit, je länger der Weg, desto „schlechter“ ist das Habitat.

Gursky (1998c, 2000c) bestimmte für *Tarsius spectrum* mittlere nächtliche Wegstrecken von 380-830 m, je nach Saison, Geschlecht der Tiere und Masse des Senders. Als mittlere Distanzen zwischen zwei im Abstand von 15 min erfolgten Ortungen nannte sie jedoch 24-46 m. Umgerechnet auf 12 h ergibt dies eine Gesamtstrecke von 1150-2200 m (eigene Berechnung). Der Grund dieser Diskrepanz ist unklar. Trotz der Angabe „distance traveled per night“ – pro Nacht zurückgelegte Strecke – legen diese Daten eine Beobachtungszeit von nur 4-5 h nahe. Die hier für *T. diana* ermittelten nächtlichen Strecken betragen im Durchschnitt 905 m für Männchen im Primärwald und 945-1263 m für Weibchen in verschiedenen Habitaten. Aufgrund des geschilderten Vorbehaltes ist ein direkter Vergleich zwischen den beiden Arten nicht möglich.

Crompton & Andau (1986, 1987) gaben für *T. bancanus* auf Borneo nächtliche Strecken von 2082 m für Männchen und 1448 m für Weibchen an. Vergleichbare Zahlen sind auch für *T. syrichta* auf den Philippinen bekannt – 1636 m für Männchen und 1119 m für Weibchen (Neri-Arboleda *et al.* 2002). Beim Vergleich mit *T. diana* zeigen sich bei den Weibchen kaum Unterschiede. Die deutlich differierenden Werte der Männchen sind wahrscheinlich auf die unterschiedlichen Sozialstrukturen der Arten zurückzuführen.

Dagosto & Gebo (1997) ermittelten für zwei telemetrierte Männchen von *T. syrichta* eine Strecke von 260 m und 342 m pro Nacht. Der Unterschied zu den o. g. Daten von Neri-Arboleda *et al.* liegt vermutlich in der unterschiedlichen Methodik der Aufnahmen begründet (Neri-Arboleda *et al.* 2002).

Angaben zu den nächtlichen Wegstrecken anderer Prosimier sind rar. Der Sansibar-Zwerggalago *Galagoides zanzibaricus*, nur wenig größer als *T. diana*, springt pro Nacht durchschnittlich etwa 1600-1900 m weit (Harcourt & Nash 1986). Der Senegal-Galago *Galago senegalensis*, fast doppelt so schwer wie Tarsier, legt pro Nacht eine Strecke von durchschnittlich 2100 m zurück, die deutlich größeren Großohrigen Riesengalagos *Otolemur crassicaudatus* etwa 1 km (Doyle & Bearder 1977). Fietz & Ganzhorn (1999) gaben für den Westlichen Fettschwanzmaki *Cheirogaleus medius* die während 6 h einer Nacht zurückgelegten Strecken mit 466-1207 m an. Diese Werte variierten dabei zwischen den

Geschlechtern und zwischen den auf Madagaskar, der Heimat dieser Art, sehr ausgeprägten Trocken- und Regenzeiten.

Die für *T. diana* ermittelten nächtlichen Wegstrecken entsprechen bisherigen Erkenntnissen, daß kleine, arborikole und nachtaktive Primaten etwa 1-2 km Weg pro Nacht zurücklegen.

Auch viele südamerikanische Krallenaffen laufen und springen pro Tag nur etwa 1-2 km weit. Buchanan-Smith (1991) stellte eine gute Übersicht über die Gattungen *Saguinus* und *Callithrix* zusammen. Interessant dabei ist, daß diese Affen in den meisten Fällen deutlich größere Aktionsräume nutzen als Tarsier. Dies liegt möglicherweise in unterschiedlichen Sozialstrukturen und Nahrungsquellen begründet. Krallenaffen suchen in größeren Gruppen nach Nahrung – vorwiegend Früchte. Dazu nutzen sie pro Tag mehrere fruchtende Bäume. Am nächsten oder übernächsten Tag ist diese Ressource verbraucht, und die Affen suchen sich andere Bäume im Streifgebiet. Wichtig ist, Zugang zu einer möglichst hohen Zahl ertragreicher Bäume zu haben, damit eine stabile Nahrungsgrundlage gewährleistet ist. Tarsier und andere nachtaktive Prosimier sind dagegen ganz oder größtenteils faunivor, suchen also nach mobiler, nicht an bestimmte Orte gebundene Beute. Die Gruppen sind klein, und sie jagen zudem fast ausschließlich solitär. Die Nahrung ist nicht in der nächsten Nacht aufgrund des vorhergehenden Beuteerwerbs lokal vermindert, sondern die Abundanz der Beutetiere gleicht sich schnell wieder aus. So kann dieselbe Stelle in aufeinanderfolgenden Nächten aufgesucht werden. Dies verdeutlicht: die nächtlichen Wegstrecken zeigen den für die Nahrungssuche nötigen Energieverbrauch pro Nacht an, die Aktionsraumgrößen hingegen die Fähigkeit des Habitats zur Wiederauffrischung der verbrauchten Ressourcen.

4.2.2.2 Unterschiede zwischen den Habitaten

Die Unterschiede zwischen den nächtlichen Wegstrecken der Weibchen von *Tarsius diana* in den vier Gebieten sind statistisch nicht signifikant, dennoch ist ein deutlicher Trend erkennbar. Im stark gestörten Wald (H5) legen die Weibchen einen um ein Drittel längeren Weg pro Nacht zurück als ihre Artgenossinnen im Primärwald (H1). Im leicht und im mittelmäßig gestörten Gebiet (H2 und H3) springen die Tarsier jeweils etwa gleich weit pro Nacht, etwas weiter jedoch als im ungestörten Wald und deutlich kürzer als auf der stark gestörten Fläche.

Am wenigsten Energie für die Fortbewegung verbrauchen die Tiere demnach unter den ungestörten Bedingungen, etwas mehr bei geringem und mittlerem Störungsgrad, und unter stark gestörten Verhältnissen ist ein hoher Energieaufwand nötig.

Auf den Parameter der nächtlichen Wegstrecke bezogen, kann dem Primärwald die höchste Habitatqualität zugeordnet werden, den leicht und mittelmäßig gestörten Gebieten eine etwas niedrigere und der stark gestörten Fläche (den Plantagen) die in diesem Vergleich deutlich geringste.

Gursky (2000c) beschrieb für *T. spectrum* eine negative Korrelation zwischen der Länge der nächtlichen Wegstrecke und der Insektenabundanz. In der Regenzeit, als Insektenzahl und -biomasse hoch waren, legten die Tarsier im Tangkoko-Naturreservat im Norden Sulawesi eine geringere nächtliche Wegstrecke zurück als in der Trockenzeit bei niedrigerem Insektenangebot (zur Saisonalität von *T. diana*e in Kamarora siehe Kap. 4.5). Gurskys Untersuchungen bezogen sich jedoch nicht auf Habitatunterschiede, sondern auf die differierende Qualität derselben Fläche zu verschiedenen Jahreszeiten. Für die anderen Tarsierarten sind keine den Zusammenhang zwischen der zurückgelegten Strecke und der Habitatqualität bzw. der Zugänglichkeit von Ressourcen betreffenden Ergebnisse verfügbar.

Harcourt & Nash (1986) registrierten für den Sansibar-Zwerggalago *Galagoides zanzibaricus* unterschiedlich lange nächtliche Wegstrecken in verschiedenen Gebieten. Etwa 20 % weiter sprangen die Buschbabies in einem Gebiet, welches als stärker gestört beschrieben wurde. Ein Zusammenhang zwischen Strecke und Störungsgrad wird von den Autoren jedoch nicht hergestellt.

Nash (1986b, zit. nach Harcourt & Nash 1986) beschrieb einen Einfluß der Intensität des Mondlichtes auf die Länge der nächtlichen Wegstrecken von *G. zanzibaricus*, Bearder *et al.* (2002) beobachteten das gleiche für *Galago moholi*, und Gursky (2002c) registrierte bei Vollmond veränderte Verhaltensweisen von *T. spectrum*. Dies kann auch für die hier präsentierte Studie nicht vollständig ausgeschlossen werden, doch wurde die Methodik der Aufnahmen so gewählt, daß die Mondphase keinen großen systematischen Einfluß auf die in den einzelnen Habitaten gewonnenen Ergebnisse ausüben konnte. Die zeitlichen Intervalle zwischen den Ganz-Nacht-Beobachtungen waren groß genug, um eine ausreichende Variabilität der Intensität des Mondlichtes zu gewährleisten.

4.2.3 Populationsdichte

4.2.3.1 Der Parameter

„Für die Bearbeitung ökologischer Probleme sollte immer eine Abundanzbestimmung der Populationen angestrebt werden“ (Mühlenberg 1993, S. 57).

Die Populationsdichte (oder Abundanz) ist definiert als Individuenzahl in einer Population pro Flächen- oder Raumeinheit (z. B. Remane *et al.* 1989, Wehner & Gehring 1995, Begon *et al.* 1998). Obwohl eine hohe Populationsdichte nicht immer naturnahe Verhältnisse anzeigt (Mühlenberg 1993), ist die Bestimmung der Abundanz einer Art in vielen Studien zur Prüfung der Habitateignung herangezogen worden (für Primaten z. B. Chapman 1987, Johns & Skorupa 1987, Ganzhorn 1999, Merker & Mühlenberg 2000). In Verbindung mit anderen aufgenommenen Populationsparametern ist sie ein wirksames Instrument, um die Habitatansprüche einer Zielart klären zu können. Dabei wird normalerweise davon ausgegangen, daß „gute“ Gebiete eine hohe Tragfähigkeit („carrying capacity“) aufweisen und eine hohe Individuendichte zulassen können. Die Ressourcen in „schlechteren“ Gebieten sind knapper und reichen somit nur für eine geringere Anzahl von Individuen pro Fläche aus. Dabei spielen jedoch noch weitere Faktoren eine wichtige Rolle. Mühlenberg (1993) benannte u. a. die Erfassung der Struktur der Population, des Anteils der Jungtiere, des numerischen Verhältnisses zwischen Männchen und Weibchen, der Schwankungen der Populationsgröße, der Konkurrenz zu ökologisch ähnlichen Arten und des dichtelimitierenden Grundes als wichtige Aspekte der Beurteilung der Häufigkeit einer Art. Die alleinige Angabe der Populationsdichte kann zu Fehlinterpretationen führen. So kann kurzzeitig eine große Gruppe von Tieren auf relativ engem Raum leben, wenn Immigranten aus einem in der Nachbarschaft zerstörten Habitat zu den ansässigen Individuen hinzukommen. Die Populationsentwicklung über einen längeren Zeitraum hinweg ist meist aussagekräftiger.

In der vorliegenden Studie wurde versucht, den o. g. Faktoren Rechnung zu tragen, indem außer der Abundanz der Tarsier die Entwicklung der Populationsdichten zwischen 1998 und 2001 und die Gruppenstrukturen erfaßt wurden. Diese Parameter werden in den nächsten Kapiteln behandelt.

Für *Tarsius diana*e wurden – je nach Habitattyp – Gruppendichten von 1,4-5,7 Gruppen/10 ha festgestellt. In Anbetracht der Gruppengrößen in den einzelnen Gebieten ergeben sich absolute Populationsdichten von 45-268 Individuen/km² (siehe Kap. 3.1.4). In Tab. 4-1 sind Dichten verschiedener Tarsierarten und anderer Prosimier der gleichen Größen- und

Gewichtsklasse dargestellt. Die hier ermittelten Werte für *T. diana*e zeigen, daß diese Spezies ähnlich abundant ist wie ihre Schwesterarten auf Sulawesi. Die Koboldmakis auf den Philippinen und auf Borneo sind – mit einer Ausnahme: Lagapa (1993, zit. nach Dagosto & Gebo 1997) zählte bei Transektbegehungen 1-3 Tiere/ha – jedoch bisher nur in geringeren Dichten als die Tarsier auf Sulawesi angetroffen worden (Quellenangaben in Tab. 4-1). Eine mögliche Erklärung dafür liefert die geographische Lage dieser Inseln bzw. Inselgruppen. Die Wallace-Linie, welche zwischen Sulawesi einerseits und Borneo und den Philippinen andererseits verläuft, markiert nicht nur eine Grenze zwischen unterschiedlichen Faunen, sondern trennt auch grundsätzlich verschiedene Waldtypen voneinander. So weist Sulawesi z. B. eine hohe Dichte von Feigenbäumen (Gattung *Ficus*) auf, die ganzjährig als stabile Nahrungsquelle für viele Tiere, auch für Insekten, dienen (Whitmore 1984, 1990, Kinnaird *et al.* 1999). Auf der orientalischen Seite der Wallace-Linie, von Sumatra bis zu den Philippinen, sind die Wälder durch eine hohe Anzahl von Bäumen aus der Familie Dipterocarpaceae charakterisiert, deren phänologische Besonderheiten (Massenblüte, „gregarious flowering“) auch das Nahrungsangebot der Tiere bestimmen (Whitmore 1984). Die Tarsier auf beiden Seiten der Wallace-Linie haben es folglich mit sehr unterschiedlichen Wäldern mit entsprechend variabler Ressourcenverfügbarkeit zu tun. Ethologische Charakteristika der Arten (siehe Kap. 2.1.2) könnten eine weitere Erklärung für die Differenz zwischen den Populationsdichten bieten. Die unterschiedlichen Abundanzen, welche in verschiedenen Studien für dieselbe Art gewonnen wurden, sind wahrscheinlich auf die Erfassungsmethoden zurückzuführen (z. B. MacKinnon & MacKinnon 1980 und Gursky 1998a, b). Neuere Studien bedienen sich des öfteren der Radiotelemetrie und eröffnen somit die Möglichkeit, eine Vielzahl genauerer Erkenntnisse über die Habitatnutzung durch die Tiere zu gewinnen. Zu den Unterschieden zwischen der vorliegenden Studie und Merker (1999) und Merker & Mühlenberg (2000) siehe Kap. 4.2.3.3.

Trotz der phylogenetischen Distanz der Tarsier zu den afrikanischen bzw. madegassischen Prosimiern sind die Populationsdichten vergleichbar. Die ökologische Einnischung der arborikolen, nachtaktiven Primaten von gleicher Größe wie die Koboldmakis – für die o. g. Arten spielen Insekten als hauptsächliche oder ergänzende Nahrung eine große Rolle – ermöglicht offensichtlich auch in verschiedenen Waldtypen in verschiedenen geographischen Regionen Dichten von mehreren hundert Individuen/km² (Tab. 4-1).

Tab. 4-1: Populationsdichten von Koboldmakis und ausgewählten arborikolen, nachtaktiven Halbaffen ähnlicher Größe wie *Tarsius* – Artnamen nach Rowe (1996).

Art	Populationsdichte	Quelle
<i>Tarsius diana</i>	14-57 Gruppen/km ² 45-268 Individuen/km ²	diese Studie
<i>Tarsius diana</i>	56-156 Gruppen/km ²	Merker 1999, Merker & Mühlenberg 2000
<i>Tarsius diana</i>	129 Individuen/km ²	Gursky 1998a
<i>Tarsius spectrum</i>	300-1000 Individuen/km ²	MacKinnon & MacKinnon 1980, Bearder 1987
<i>Tarsius spectrum</i>	56 Gruppen/km ² 156 Individuen/km ²	Gursky 1998a, b
<i>Tarsius syrichta</i>	100-300 Individuen/km ²	Lagapa 1993, zit. nach Dagosto & Gebo 1997
<i>Tarsius syrichta</i>	57 adulte Individuen/km ²	Neri-Arboleda <i>et al.</i> 2002
<i>Tarsius bancanus</i>	< 80 Individuen/km ²	Niemitz 1979
<i>Tarsius bancanus</i>	14-20 Individuen/km ²	Crompton & Andau 1987
<i>Cheirogaleus medius</i>	250 Individuen/km ²	Charles-Dominique 1977
<i>Cheirogaleus medius</i>	188-360 Individuen/km ²	Fietz 1999b
<i>Galago moholi</i>	87-500 Individuen/km ²	Bearder & Doyle 1974, Doyle & Bearder 1977
<i>Galago senegalensis</i>	> 31 Individuen/km ²	Bearder & Martin 1980
<i>Galagoides demidoff</i>	50-80 Individuen/km ²	Charles-Dominique 1977
<i>Galagoides zanzibaricus</i>	160-180 Individuen/km ²	Harcourt & Nash 1986

4.2.3.2 Unterschiede zwischen den Habitaten

Zwischen den fünf untersuchten Habitaten in Kamarora gibt es deutliche Unterschiede. Mit zunehmender Störungsintensität nimmt die Populationsdichte von *Tarsius diana* ab. Im ungestörten Wald (H1) ist die höchste Anzahl von Individuen pro Fläche zu finden. Im stark gestörten Gebiet (H5, den Plantagen) ist die Abundanz der Koboldmakis, verglichen mit den anderen untersuchten Habitaten, am geringsten. Auf einer der beiden mittelmäßig gestörten Flächen (H4) wurden zwar die Schlafplätze lokalisiert, aber keine Gruppengrößen festgestellt. Somit kann für dieses Gebiet nur die Gruppendichte angegeben werden, nicht aber die Anzahl der Individuen pro Fläche. Basierend auf dem Verhören der morgendlichen Duettgesänge wird jedoch angenommen, daß die Anzahl der Mitglieder der einzelnen Gruppen etwa der des anderen mittelmäßig gestörten Gebietes (H3) entspricht. Da sich auch die Gruppendichten nicht signifikant unterscheiden (Abb. 3-11), gibt es somit auf den beiden Flächen ähnliche absolute Populationsdichten. Aufgrund der größeren Anzahl von Mitgliedern pro sozialer

Gruppe im Habitat 2, dem leicht gestörten Wald (Tab. 3-7), ist die Individuendichte höher als auf den stärker anthropogen beeinflussten Flächen. Die möglichen Ursachen der Unterschiede sind in Kap. 4.3 und 4.4 geschildert.

Der Parameter Populationsdichte legt eine Bewertung des Primärwaldes als am besten für *T. diana*e geeignet nahe. Je größer die anthropogenen Einflüsse sind, desto schlechter wird das Gebiet.

Die Ergebnisse dieser Studie entsprechen nur zum Teil vorherigen Erkenntnissen über die Art *T. diana*e. Merker (1999) und Merker & Mühlenberg (2000) beschrieben ungestörten Wald als suboptimales Habitat für Tarsier. Die höchste Populationsdichte konnten sie auf Flächen, die durch kleine Waldgärten gekennzeichnet waren, feststellen. Im Primärwald registrierten sie eine etwas niedrigere Dichte der Gruppen. Für die Erklärung der Diskrepanz zwischen den Ergebnissen der verschiedenen Studien siehe Kap. 4.2.3.3.

Gursky (1998a) registrierte für *T. diana*e eine wesentlich höhere Populationsdichte im Sekundärwald als im Primärwald. Der Unterschied zwischen 250 Individuen/km² im Sekundärwald und 22 Individuen/km² im ungestörten Wald kann jedoch in dieser Form nicht bestätigt werden. Der Ort von Gurskys Kurzzeit-Untersuchungen ist nicht ausgewiesen, ebenso die Kriterien für die Kategorisierung der 1 ha-Quadrate als Primär- oder Sekundärwald. MacKinnon & MacKinnon (1980) schätzten für *T. spectrum* Populationsdichten in einer Reihe verschiedener Habitate, unterschieden jedoch nicht deutlich nach deren anthropogener Beeinflussung. Ihre Schätzung von bis zu 1000 Tieren/km² erscheint nach heutigen Erkenntnissen der Sozialstrukturen und der Habitatnutzung der Art zu hoch.

Während Hill (1955) und Fogden (1974) Primärwald als suboptimales Habitat für Tarsier beschrieben, konnten Crompton & Andau (1987) dies nicht verifizieren. Niemitz (1979) hingegen bestätigte Fogdens Beobachtungen und führte dafür sowohl eigene Ergebnisse als auch die Berichte anderer Autoren an, welche eine höhere Dichte von Koboldmakis in Sekundärvegetation beobachteten (LeGros Clark 1924, Fulton 1939, Davis 1962, Harrison 1963, alle zit. nach Niemitz 1979).

Ganzhorn (1995) traf bei Transektbegehungen auf Madagaskar nach selektivem Holzeinschlag mehr Lemuren verschiedener Arten an als vor der Störung. Er machte dafür die Anpassung der Habitatnutzung durch die Tiere verantwortlich, nicht einen Anstieg der Populationsgröße. Aufgrund des erhöhten Ressourcenangebots (in diesem Fall einer

verstärkten Fruchtproduktion der Bäume und einer höheren Proteinkonzentration in den Blättern) konnten die acht untersuchten (foli-, frugi- und omnivoren) Primatenarten in dem leicht gestörten Gebiet in höherer Dichte angetroffen werden. Eine Abnahme der Populationen verzeichnete Ganzhorn dagegen in einem stark gestörten Gebiet. Nicht nur die Populationsdichten, auch die Artenzahlen von Lemuren waren bei geringer Störung höher als bei intensiver und auch als bei ungestörten Verhältnissen (Ganzhorn 1995, 1999).

Für den Grauen Mausmaki *Microcebus murinus* stellten Ganzhorn & Schmid (1998) im Sekundärwald niedrigere Populationsdichten als im Primärwald fest. Dies ist teilweise auf ein reduziertes Nahrungsangebot und höheren Räuberdruck durch verringerten Schutz durch die Vegetation zurückzuführen. Aufgrund der Habitatunterschiede (Trockenwald vs. Regenwald) und der ökophysiologischen Besonderheiten der Mausmakis (Winterruhe, „hibernation“) ist ein Vergleich mit den Koboldmakis schwierig. Die Unterschiede der Tarsier-Populationsdichten in Kamarora beruhen jedoch zum Teil ebenfalls auf dem variablen Nahrungsangebot (siehe Kap. 4.3 und 4.4).

In einer guten Übersicht über die Auswirkungen anthropogener Störungen auf eine Vielzahl von Primatenarten zeigten Johns & Skorupa (1987) unterschiedliche Reaktionen der Tiere auf Störungen ihrer Habitate auf. Manche Arten sind erfolgreicher in gestörten Gebieten, bei anderen sinkt die Populationsdichte. Von ähnlich variablen Anpassungen berichteten auch Chapman & Lambert (2000) für sechs afrikanische Affenarten.

4.2.3.3 Vergleich der Populationsdichten in den Jahren 1998 und 2001

Alle im folgenden genannten Ergebnisse für das Jahr 1998 stammen aus Merker (1999) und Merker & Mühlenberg (2000). Dabei wurden die von diesen Autoren angegebenen Distanzen der Schlafbäume mittels der hier entwickelten Formel neu in Dichten umgerechnet.

Trotz der Unterschiede der Habitattypen ist deutlich erkennbar, daß die Populationsdichten von *Tarsius diana*e in Kamarora im Jahr 2001 generell niedriger waren als im Jahr 1998 (siehe Abb. 3-12). Während 1998 zwischen 4,3 und 12,0 Gruppen/10 ha registriert wurden, waren es 2001 nur noch 1,4-5,7 Gruppen/10 ha. 10,5 Gruppen/10 ha im Primärwald 1998 stehen 5,7 Gruppen/10 ha im ungestörten Gebiet 2001 gegenüber. Für die Unterschiede der Ergebnisse in den jeweiligen Primärhabitaten gibt es mehrere mögliche Ursachen: 1. Primärwald ist nicht gleich Primärwald. Die weitgehende Ungestörtheit durch den Menschen kennzeichnet zwar beide Flächen, doch sind natürliche Faktoren, wie z. B. die Höhe über dem

Meeresspiegel, die Topographie oder das lokale Klima – mit Auswirkungen auf die Vegetations- und Beutedichte – bei dieser Bezeichnung nicht berücksichtigt. Die 1998 untersuchte Primärwaldfläche liegt etwa 700 m üNN., die ungestörte Fläche von 2001 etwa 950 m üNN. Nach Whitmore (1984, 1990) befindet sich die erstgenannte Fläche noch im Tieflandregenwald, die andere gehört schon zum niederen Bergregenwald. Musser & Dagosto (1987) sahen den Übergang zwischen Tiefland- und niederem Bergregenwald in Zentral-Sulawesi jedoch erst bei 1300 m üNN., Whitten *et al.* (1988) gingen von 1000 m üNN. aus. Unter Berücksichtigung der Erscheinungsbilder beider Flächen wird dem Faktor der Höhenlage hier keine entscheidende Bedeutung beigemessen. 2. Interspezifische Konkurrenz, Räuberdruck oder stochastische Einflüsse auf die Demographie der Populationen könnten ebenfalls zu den unterschiedlichen Populationsdichten beitragen.

Zwar fanden die beschriebenen Untersuchungen alle in der Nähe von Kamarora statt, doch nur zum Teil auf denselben Flächen. Das ungestörte Gebiet, welches Merker (1999) beschrieb, war im Zeitraum der Datenaufnahme für die vorliegende Arbeit (in den Jahren 2000 und 2001) kein Primärwald mehr, sondern durch erheblichen Holzeinschlag gekennzeichnet.

Zwei Flächen wurden sowohl 1998 als auch 2001 untersucht. Auf der einen änderte sich die Populationsdichte nur geringfügig, auf der anderen war ein starker Rückgang zu verzeichnen. Obwohl selektiver Holzeinschlag und Waldgärten auch 1998 schon dieses Gebiet charakterisierte, hatte die Intensität dieser Landnutzungen bis zum Jahr 2001 erheblich zugenommen. Ein hoher Anteil der Fläche war in Kakaopflanzungen umgewandelt worden, und es wurde deutlich mehr Holz eingeschlagen.

Vier Wochen nach der Aufnahme der Populationsdichten der Tarsier wurde dieses Gebiet fast kahlgeschlagen. Alle Koboldmakis verschwanden. Im Zuge sozialer Unruhen kam es zur plötzlichen Zerstörung großer Teile des Randbereiches des Nationalparks. Die geplante Radiotelemetrie der Tarsier konnte somit nicht stattfinden, und für dieses Gebiet (H4) ist – im Vergleich zu den anderen Flächen – nur ein eingeschränkter Datensatz verfügbar.

Möglicherweise war das Jahr 1998 durch besonders gute Bedingungen für eine hohe Populationsdichte der Tiere geprägt. Allerdings sind die Tiere territorial, langlebig, und ein Weibchen zieht pro Jahr höchstens ein Junges groß. Deswegen sind Fluktuationen innerhalb solch kurzer Zeit nicht zu erwarten. Die Anzahl der Gruppenmitglieder war in beiden Zeiträumen etwa gleich, so daß keine Teilung oder Verschmelzung von Gruppen deren Zahl maßgeblich beeinflussen konnte.

Statt dessen wird eine hohe Mortalität oder eine starke Emigration der Tarsier in den letzten Jahren für den Rückgang verantwortlich gemacht. Der Zusammenhang zwischen schwindenden Koboldmaki-Populationen und der wachsenden Bevölkerungsdichte am Rande des Nationalparks sowie der damit einhergehenden Habitatzerstörung ist offensichtlich. Besonders die Befestigung einer Straße entlang der Grenze des Schutzgebietes zog viele Siedler nach sich – ein Beispiel für den negativen Einfluß anthropogener „Verbesserungen der Infrastruktur“ auf die Biodiversität.

4.2.4 Gruppengröße und -struktur

4.2.4.1 *Der Parameter*

In diesem Kapitel wird die habitatspezifische Demographie der Tarsier in den untersuchten Gebieten behandelt. Angaben zur Größe oder Dichte einer Population allein sagen nichts über die Überlebenswahrscheinlichkeit dieser Gruppe von Tieren aus. Sie können leicht zu Fehlinterpretationen führen, sollte nicht auch die Struktur, die Anzahl der reproduktiven Tiere und der Fortpflanzungserfolg innerhalb der Population bekannt sein (Mühlenberg 1993).

Das auf Levins (1969, zit. nach Meffe & Carroll 1997) zurückgehende Konzept der Metapopulation und die Unterscheidung in „Überschuß-“ („source-“) oder „Senken-“ („sink-“) Gebiete (Pulliam 1988, siehe auch Gilpin & Hanski 1991, Mühlenberg 1993, Mühlenberg & Slowik 1997) ist aufgrund in sich stabiler und kontinuierlicher Populationen für die untersuchten Koboldmakis nicht anwendbar. Das dieser Klassifizierung zugrundeliegende Studium des Reproduktionserfolges der Tiere in verschiedenen Habitaten kann jedoch auch für die Tarsier Zukunftsaussichten der betreffenden Populationen aufzeigen. Zu diesem Zweck sollte die Altersstruktur der Koboldmakigruppen geprüft werden.

Je mehr junge Tiere es gibt, desto höher ist bzw. war in letzter Zeit die Habitatqualität, ein Fehlen von Nachwuchs könnte das Überleben der Gruppe gefährden. Mehrere Punkte sind jedoch zu beachten: 1. Tarsier pflanzen sich nur langsam fort, die Geburtenrate kann sich kaum Veränderungen der Habitatqualität anpassen. Von größerer Bedeutung ist vielmehr die Überlebensrate des Nachwuchses. 2. Aufgrund der geringen Zahl der Jungen spielen stochastische Prozesse eine große Rolle. 3. Obwohl *Tarsius diana* nur eine leichte Saisonalität der Geburtenrate zeigt, könnte die Anzahl der Jungen durch die Jahreszeit beeinflußt sein. Dies würde die Ergebnisse der Aufnahmen beeinflussen.

Es kann verallgemeinert werden: größere Gruppen sind ein Hinweis auf höhere Tragfähigkeit des Lebensraumes. Dies gilt jedoch nur unter der Voraussetzung der Stabilität der Gruppen, der Möglichkeit der Emigration und der Konstanz anderer Parameter (z. B. Gesundheitszustand der Tiere, Populationsdichten, Größen der Gruppenstreifgebiete). Krebs & Davies (1981) beschrieben die Ernährung und den Feinddruck als die beiden wichtigsten Umweltfaktoren, welche die Gruppengröße beeinflussen. Aufgrund der solitären Jagd der Tarsier wird der Feindvermeidung in diesem Zusammenhang jedoch keine große Bedeutung beigemessen.

Je mehr reproduzierende Weibchen es gibt – die Anzahl adulter Männchen pro Gruppe ist konstant eins –, desto größer ist die effektive Populationsgröße, und desto besser sind die Zukunftsaussichten dieser Tiere. Über alternative Reproduktionsstrategien der Tarsier-Männchen (wie z. B. „floating males“ bei *Cheirogaleus medius*, Fietz 1999b, d, Fietz *et al.* 2000) bzw. der Weibchen ist bislang noch nichts bekannt.

Die Gruppengröße für *T. diana*e in Kamarora beträgt 2-7 Individuen. Ein adultes Paar bildet die kleinste Einheit, die größten Familien bestehen aus einem adulten Männchen, bis zu drei adulten Weibchen sowie deren subadultem, juvenilem oder infantilem Nachwuchs. Etwa jedes zweite erwachsene Männchen ist mit mehreren Weibchen verpaart, so daß der Begriff „fakultative Polygynie“ (Bearder 1987, Nietsch & Niemitz 1992, Nietsch 1993, Gursky 1998b, Neri-Arboleda *et al.* 2002) die Sozialstrukturen von *T. diana*e am besten beschreibt. Für *T. spectrum* wurden Familiengrößen von 2-8 (MacKinnon & MacKinnon 1980) bzw. 2-6 Individuen (Nietsch & Niemitz 1991, Nietsch 1993, Gursky 1995, 1998b, 2000a, b) angegeben. Gursky (1995, 1998b) stellte 2,8 Individuen/Gruppe als Mittelwert fest, Gursky (2000a) 3,1 und Nietsch (1993) 3,4 Individuen/Gruppe. Für *T. diana*e wurden hier durchschnittlich 4,2 Familienmitglieder registriert. Ähnlich wie die kleineren Aktionsräume in Kamarora könnten auch die größeren Familien auf eine höhere Qualität der Tarsierhabitate in Zentral- als in Nord-Sulawesi hinweisen. Ein anderes Sozialsystem wird nicht als Grund dieses Unterschiedes angesehen, ebensowenig ein Mangel an potentiellen Schlafplätzen, welcher große Gruppen begünstigen könnte (Harcourt & Nash 1986). Eine mögliche Erklärung bieten wiederum die unterschiedlichen Methoden der Datenaufnahmen.

4.2.4.2 Unterschiede zwischen den Habitaten

Zwischen den Gruppengrößen in den vier Gebieten H1, H2, H3 und H5 konnten keine statistisch signifikanten Unterschiede festgestellt werden. Die sozialen Gruppen im Primärwald H1 und auf der leicht gestörten Fläche H2 sind jedoch durchschnittlich etwas größer als die Familien im mittelmäßig gestörten Gebiet H3 und in den Plantagen H5. Dem Parameter Gruppengröße zufolge sind demnach die wenig gestörten Habitate besser für *Tarsius diana*e geeignet als die stärker gestörten. Jedoch ist dieser Faktor, ohne in Verbindung zu den anderen Parametern gesetzt zu werden, wenig aussagekräftig.

Im leicht gestörten Gebiet sind die Gruppen am größten. In diesem Habitat sind die Männchen mit durchschnittlich mehr als zwei adulten Weibchen verpaart, und die Anzahl der subadulten Tiere ist im Vergleich am größten. Die Zusammensetzung einiger Gruppen läßt darauf schließen, daß es in ihnen mindestens zwei reproduktive Weibchen gibt. Eine Analyse der genetischen Verwandtschaft der Tiere ist geplant. Insgesamt konnten nur zwei juvenile und drei infantile Tarsier beobachtet oder gefangen werden. Zwar geschah dies jeweils im ungestörten bzw. wenig gestörten Gebiet, doch ist die Zahl zu gering, um Unterschiede zwischen den Habitaten aufklären zu können. Gerade die wenig mobilen Jungtiere sind nur sehr schwer zu entdecken. Auch für die Gruppenstruktur gilt aber: auf den vom Menschen weniger beeinflussten Flächen gibt es mehr reproduzierende Tiere und mehr (subadulten) Nachwuchs als auf den stärker gestörten. Der aktuelle Fortpflanzungserfolg (die Zahl wenige Monate alter Tiere) kann nicht beurteilt werden.

Im leicht gestörten Wald und im mittelmäßig gestörten Gebiet wurden die geringsten Aktionsraumgrößen festgestellt. Unter Berücksichtigung der Gruppengrößen und der starken Überlappung der Aktionsräume der Individuen einer Gruppe gilt: das leicht gestörte Gebiet H2 weist die höchste Habitatqualität auf. Trotz der gemeinsamen Nutzung der Fläche mit mehreren anderen Familienmitgliedern sind die nötigen Aktionsräume sehr klein. Wird die Aktionsraumgröße der Weibchen durch die jeweilige Gruppengröße geteilt – obwohl die Mitglieder einer Gruppe nicht exakt die gleichen Streifgebiete nutzen, gibt dies trotzdem einen Hinweis auf die Tragfähigkeit der Gebiete –, wird deutlich, daß die einzelnen Tiere im leicht gestörten Wald die kleinsten „exklusiven“ Areale benötigen. Primärwald und mittelmäßig gestörter Wald unterscheiden sich unter diesem Gesichtspunkt kaum noch, die schlechtesten Voraussetzungen bietet wiederum das stark gestörte Habitat.

4.2.5 Körperliche Fitneß

Diesem Kapitel liegt die Annahme zugrunde, daß sich das Leben der Koboldmakis in verschiedenen Habitaten auch auf die Gesundheit der Tiere auswirkt. Die Parameter Körpermasse, Körpergröße und Befall durch Ektoparasiten wurden als Indikatoren für die körperliche Fitneß der Tiere aufgenommen. Ausgangshypothese war, daß sich der eventuelle Nahrungsmangel in manchen Gebieten auf den Körperbau und die Widerstandsfähigkeit der Tarsier gegenüber Parasiten auswirkt. Der leichtere Zugang zu Ressourcen in guten Habitaten könnte hingegen größere und schwerere Individuen zur Folge haben.

4.2.5.1 Die Parameter

Körpermasse und Körpergröße

Die festgestellte Körpermasse adulter *Tarsius diana*e entspricht den für diese Art und auch für *T. spectrum* angegebenen Werten (vgl. Niemitz *et al.* 1991, Tremble *et al.* 1993 für *T. diana*e, Nietsch & Niemitz 1992, Nietsch 1993, Gursky 1998b für *T. spectrum*). *T. bancanus* und *T. syrichta* sind im Mittel etwas schwerer (vgl. Niemitz 1984c, Wright *et al.* 1987, Kappeler 1991, Neri-Arboleda *et al.* 2002).

Die ausführlichsten morphometrischen Untersuchungen der Gattung *Tarsius* führte Niemitz (1977, 1984c) durch. Er verglich die bis dato bekannten Arten und Unterarten miteinander und stellte fest, daß sich die Kopf-Rumpf-Längen der verschiedenen Tarsierarten kaum voneinander unterscheiden. Musser & Dagosto (1987) und Nietsch (1993) bestätigten dies. Alle Autoren wiesen auf die Unterschiede der Extremitätenlängen und -proportionen als evolutive Anpassung an den Lebensraum hin. Die hier gemessene Kopf-Rumpf-Länge von *T. diana*e entspricht der anderer Tarsierarten (s. o.).

Habitatspezifische Differenzen der Massen und Größen von Tarsiern in verschiedenen Gebieten sind bislang noch nicht beschrieben worden.

Parasitenbefall

Hill *et al.* (1952, zit. nach Niemitz 1979), Hill (1955), Niemitz (1979, 1984e) und Brack & Niemitz (1984) beschrieben Endoparasiten der Gattung *Tarsius*. Zwar wurden in der hier dokumentierten Studie ebenfalls Kotproben für endoparasitologische Untersuchungen genommen, doch konnten diese wegen eines Ausfuhrverbots aus Indonesien bislang nicht untersucht werden. Über Ektoparasiten an *Tarsius* ist bisher wenig bekannt. Niemitz (1979)

und Brack & Niemitz (1984) fanden Milben (wahrscheinlich Fam. Psoroptidae) im Kopf- und Genitalbereich von *T. bancanus*. Des weiteren parasitierte eine Zecke (Fam. Ixodidae) ein als schwächlich aussehend beschriebenes Tarsier-Weibchen. Die o. g. Autoren verwiesen weiterhin auf die Bedeutung von Mücken als Krankheitsüberträger.

Über den unterschiedlichen Parasitierungsgrad von Tarsiern in verschiedenen Lebensräumen war bislang noch nichts bekannt.

4.2.5.2 Unterschiede zwischen den Habitaten

Körpermasse und Körpergröße

Es konnten keine habitatspezifischen Unterschiede bei den Körpermassen von *T. diana*e registriert werden. Dieser Parameter bietet somit keine Möglichkeit der qualitativen Unterscheidung der Gebiete.

Bezüglich der Kopf-Rumpf-Länge der Tarsier wurden leichte Unterschiede zwischen den Gebieten festgestellt. Die im mittelmäßig gestörten Wald gefangenen Weibchen sind signifikant länger als die Weibchen im ungestörten und im gering gestörten Gebiet. Die biologische Signifikanz dieser Feststellung wird jedoch angezweifelt. Der Unterschied der gemessenen Körpergrößen in den Habitaten beträgt nur maximal 4,5 mm, dies entspricht etwa 3,5 % der Kopf-Rumpf-Länge. Es wird davon ausgegangen, daß sich die Differenzen bei hohen Stichprobenzahlen minimieren. Die Körpergröße der Tarsier-Männchen ist unabhängig vom Typ der untersuchten Habitate. Eine genetische Determination der unterschiedlichen Körpergrößen wird ausgeschlossen. Eine Durchmischung der Teilpopulationen ist problemlos möglich, und das Alter der Landnutzungen reicht bei weitem nicht aus, um evolutive Mechanismen in Betracht zu ziehen. Die Ressourcenverfügbarkeit wird als der ausschlaggebende Faktor für Unterschiede in der körperlichen Konstitution der Tiere angesehen, doch ein kausaler Zusammenhang ist im Falle der hier präsentierten Ergebnisse nicht erkennbar. Insbesondere wird dies dadurch deutlich, daß die gemessenen Kopf-Rumpflängen der Weibchen im stark gestörten Gebiet H5 ebenfalls etwas größer sind als unter ungestörten Verhältnissen (nicht signifikant). Statt dessen werden individuelle Unterschiede in Zusammenhang mit einer relativ geringen Stichprobengröße als Ursache der leichten Diskrepanzen angenommen.

Parasitenbefall

Tarsius diana wird in den untersuchten Gebieten in etwa gleichem Maße (ekto-) parasitiert. Es konnte kein signifikanter Einfluß des Habitattyps auf die Zahl der festgestellten Ektoparasiten pro Koboldmaki registriert werden.

Weniger als die Hälfte der 68 untersuchten Tarsier waren zum Zeitpunkt des Fangs von Zecken befallen, in den meisten Fällen konnte dann auch nur ein Ektoparasit nachgewiesen werden. Einzig an einem Weibchen im Primärwald wurden zehn Zecken registriert. Alle parasitierten Tiere erschienen äußerlich vollkommen gesund. Ein direkter Zusammenhang zwischen dem Gesundheitsgrad und dem Befall durch Ektoparasiten kann anhand der hier gewonnenen Ergebnisse nicht bestätigt werden. Statt dessen werden lokal hohe Parasitendichten und Zufallsprozesse für den unterschiedlichen Befall der Tarsier verantwortlich gemacht.

Die taxonomischen Untersuchungen der Ektoparasiten sind noch nicht abgeschlossen, so daß über deren Wirtsspezifität, wie bei anderen Primaten nachgewiesen (z. B. Kuhn & Ludwig 1967), an dieser Stelle keine Aussage getroffen werden kann.

Die körperliche Fitneß der Tarsier, beurteilt durch Messungen von Körpergröße, Körpermasse und Befall durch Parasiten, ist nicht vom Habitattyp abhängig und somit als direkter Indikator für die Qualität der vier untersuchten Koboldmakihabitate ungeeignet. In Zusammenhang mit den anderen erhobenen Populationsparametern dienen die Ergebnisse jedoch der Beschreibung der qualitativen Unterschiede zwischen den Gebieten. So minimiert z. B. die Feststellung ähnlicher Körpergrößen und -massen die Möglichkeit, daß größere Aktionsräume oder nächtliche Wegstrecken nicht auf Habitatunterschiede, sondern auf verschiedene Energiebedürfnisse der Tiere zurückzuführen sind.

4.3 Einfluß von Habitatmerkmalen auf die Tarsier

Die Substratdichte, die Insektenabundanz und der Grad anthropogener Störungen eines Habitats wirken sich deutlich auf das Leben von *Tarsius diana* aus.

Je größer die Substratdichte ist, desto kleiner sind die Aktionsräume der Koboldmakis. Dies basiert zum einen auf dem Bedarf an Gehölzstrukturen als Lokomotionssubstrat. Sowohl das gesamte soziale Leben der Tarsier als auch der Beuteerwerb der arborikolen Jäger ist auf die Nutzung von Gehölzen abgestimmt. Zum anderen dienen die Strukturen ebenfalls als Substrat für Insekten und kleine Wirbeltiere, die Beute der Tarsier. Zum dritten bietet ein dichtes

Unterholz Versteckmöglichkeiten, welche die Tiere als Schlafplätze und auch als Schutz vor Regen und Räubern nutzen.

Zwischen der Substratdichte und der nächtlichen Wegstrecke konnte kein deutlicher Zusammenhang nachgewiesen werden. Ein auf der Möglichkeit der direkten Bewegung zwischen zwei Punkten beruhender Trend zu kürzeren Wegen bei höherer Substratdichte wäre zu erwarten gewesen.

Ähnlich schwach ist der Zusammenhang zwischen der Substratdichte und der Populationsdichte der Koboldmakis. Die Dichte des Unterholzes hat keine signifikanten Auswirkungen auf die Anzahl der Tarsier in einem Gebiet.

Je mehr große Insekten es pro Fläche gibt, desto kleiner sind die Aktionsräume der Koboldmakis. Dieser signifikante Zusammenhang ergibt sich aus energetischen Gründen (siehe Kap. 4.2.1.2). Können die Tiere auf kleinem Raum ihre Beute mit geringem Energieaufwand fangen, und kann sich die Beutepopulation innerhalb kurzer Zeit regenerieren, besteht keine Notwendigkeit der Nutzung einer größeren Fläche.

Die Insektenabundanz wirkt sich auch auf die nächtliche Wegstrecke der Tarsier aus. Je mehr Beutetiere es in einem Gebiet gibt, desto kürzer ist der pro Nacht zurückgelegte Weg. Der Energieaufwand für die Nahrungssuche wird so minimiert.

Der Einfluß des Insektenangebots auf die Populationsdichten der Tarsier ist vergleichsweise gering. Der ersichtliche Trend zu höheren Dichten bei einer größeren Beuteabundanz ist durch eine erhöhte Tragfähigkeit der Gebiete zu erklären.

Die Auswirkungen der anthropogenen Störungen auf die Tiere schlagen sich teilweise schon in den beiden genannten Habitatparametern nieder, da z. B. die Abholzung oder die agroforstliche Nutzung eines Gebietes direkt die Substrat- und Insektendichte beeinflussen. Jedoch ist keiner dieser Zusammenhänge signifikant.

Die Beziehung zwischen Störungsgrad und Aktionsraumgröße ist nicht linear. Die kleinsten Streifgebiete wurden bei geringem und mittelmäßig starkem anthropogenen Einfluß registriert. Eine leichte Störung des Habitats bewirkt oft eine erhöhte Strukturvielfalt, und kleine, durch Menschen verursachte Lücken im Naturwald oder auch Waldgärten können hohe Insektenabundanzen hervorrufen (Merker 1999). Bei starker Störung nehmen sowohl die Beutedichte als auch die Abundanz von Lokomotionssubstraten und die Zahl der Versteck- und Schlafplätze ab. Die Tiere müssen, um dies auszugleichen, ein größeres Streifgebiet nutzen. Aufgrund lautstarker Störungen wie Holzeinschlag meiden die Koboldmakis bestimmte Gebiete, was sich wiederum in einer Vergrößerung ihres Areals äußert.

Je stärker gestört eine Fläche ist, desto weiter bewegen sich die Koboldmakis pro Nacht. Dies ist zum einen nötig, den o. g. Insektenmangel in stark beeinflussten Gebieten auszugleichen, zum anderen werden somit möglicherweise intensiv gestörte Bereiche des Streifgebietes gemieden.

Bei steigendem Störungsgrad nimmt die Populationsdichte der Tarsier ab. Einerseits tragen die o. g. Unterschiede der Insektenabundanz zu den variierenden Tragfähigkeiten der Gebiete bei. Andererseits läßt die größte Populationsdichte der Tarsier im Wald ohne Störungen (jedoch auch mit vergleichsweise geringem Insektenangebot) auch direkte Einflüsse der anthropogenen Nutzungen vermuten. So ist es möglich, daß die Gruppen Mindestabstände der Schlafplätze zu besonders stark genutzten Arealen einhalten. Aufgrund der hohen Variabilität der Schlafplatzwahl (siehe Kap. 4.6.3) wird das Angebot potentieller Schlafbäume als limitierende Ressource im Naturwald ausgeschlossen. Im stark gestörten Gebiet H5 und allgemein auf Plantagen wird jedoch diesem Faktor eine große Bedeutung beigemessen.

Insgesamt ist deutlich, daß die Varianz der drei Populationsparameter Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke und Populationsdichte zwar in großem Maße, jedoch nicht vollständig durch die drei beschriebenen Habitatmerkmale erklärt werden kann. Weiteren, nicht quantifizierten Parametern kommt demnach ebenfalls eine populationsbeeinflussende Bedeutung zu.

4.4 Welches Habitat ist das beste? – Integration aller Parameter

Welches Habitat weist die für *Tarsius diana*e höchste Qualität auf? Die Beurteilung einzelner Populationsparameter läßt unterschiedliche Antworten auf diese Frage zu. Bezogen auf die Aktionsraumgrößen der Tiere, kann in leicht und mittelmäßig gestörten Gebieten auf die besten Bedingungen geschlossen werden. Die nächtlichen Wegstrecken und die Populationsdichten weisen auf eine hohe Qualität des ungestörten Waldes und eine erst leichte und dann starke Abnahme der Güte der Gebiete entlang eines Gradienten anthropogener Störungen hin. Die Gruppengröße läßt auf die besten Bedingungen im ungestörten und im gering gestörten Wald schließen. Welcher Parameter ist der wichtigste? Die Antwort liegt nicht in der Betrachtung eines einzelnen Kriteriums, sondern in der Integration mehrerer Populationsmerkmale.

Bezüglich der Aktionsraumgröße der Tarsier unterscheiden sich das gering (H2) und das mittelmäßig (H3) gestörte Gebiet kaum. Unter Berücksichtigung der mittleren Gruppengröße wird deutlich, daß sich die Tarsier in H2 ihre Streifgebiete mit mehr Individuen der eigenen Gruppe teilen als die Tiere in H3 (s. o.). Die Kombination dieser beiden Kriterien

veranschaulicht demnach eine etwas höhere Tragfähigkeit des gering gestörten Gebietes im Vergleich zum mittelmäßig gestörten. Da die Analyse der nächtlichen Wegstrecken, der Populationsdichten und des körperlichen Zustandes der Tiere keine weiteren Unterschiede zwischen diesen Habitaten aufzeigte, kann diese Erkenntnis auch verallgemeinert werden: Das gering gestörte Gebiet ist etwas besser für *T. diana*e geeignet als das mittelmäßig stark durch Menschen beeinflusste. Die schlechtesten Bedingungen finden die Koboldmakis auf der stark gestörten Fläche vor. Verglichen mit den anderen untersuchten Gebieten sind die Aktionsräume der Tarsier die größten, die nächtlichen Wegstrecken die längsten und die Populationsdichten die geringsten. Die Gruppen sind klein, der Reproduktionserfolg kann nicht beurteilt werden, und nur im körperlichen Zustand der Tiere gibt es keine Unterschiede. Schwieriger gestaltet sich der Vergleich des ungestörten mit dem gering gestörten Wald. Nächtliche Wegstrecken und Populationsdichten gegen Aktionsraumgröße? Es wird an dieser Stelle keinem einzelnen Kriterium der Habitatbeurteilung primäre Bedeutung beigemessen. Sowohl der Vergleich der spezifischen Aufnahmemethoden und der Ergebnisse anderer Untersuchungen als auch der subjektive Eindruck des Verfassers dieser Arbeit sehen die Aktionsraumgröße als wichtigen Faktor bei der Differenzierung der Habitate. Ihre Aufnahme allein reicht jedoch für eine Beurteilung der Gebiete nicht aus.

Insgesamt läßt sich feststellen: die Koboldmakis der Art *T. diana*e leben in leicht gestörten Wäldern genauso gut wie im Primärwald. Diesen beiden Habitaten wird die beste Habitatqualität zugeschrieben. Das untersuchte mittelmäßig stark vom Menschen beeinflusste Gebiet (eine Verallgemeinerung wird mit zunehmendem Grad und mit zunehmender Diversität der Einflüsse schwieriger) bietet ebenfalls gute Bedingungen für Tarsier. Es kommt auf die Art der anthropogenen Einflüsse an, wie die Tiere reagieren. Merker (1999) beschrieb die Auswirkungen unterschiedlicher Landnutzungsformen auf *T. diana*e. Von den hier untersuchten Tarsierhabitaten sind die Plantagen außerhalb des Naturwaldes deutlich am schlechtesten für diese Tiere geeignet. Trotz allem stellen sie wichtige Rückzugsflächen für die Koboldmakis dar. Im Gegensatz zum immer intensiver bewirtschafteten Wald ist ihre Nutzung über lange Zeit stabil, und sie könnten bei der späteren Re-Kolonisierung angrenzender Gebiete eine wichtige Rolle spielen (siehe Kap. 4.6.4).

Menschliche Nutzungen des Waldes verändern nicht nur das Nahrungsangebot, die Dichte kleiner Gehölze und die Anzahl potentieller Schlafbäume, sondern wirken auch auf andere, hier nicht behandelte Parameter wie Räuberdruck, interspezifische Konkurrenz oder den

psychischen Streß der Tiere bei der lautstarken Nutzung ihres Habitats ein (Merker 1999). Es ist das Ausmaß dieser Änderungen, welches bestimmt, wie gut sich die Tiere anpassen können. Leichte Störungen werden toleriert, da sie oft eine erhöhte Beute- und Substratdichte nach sich ziehen. Bei stärkerer Beeinflussung überwiegen die negativen Aspekte.

4.5 Alles nichts wert? – Einfluß der Saisonalität auf die Datenerhebung

Aufgrund des hohen Material- und Zeitaufwandes der Datenerfassung konnten die Koboldmakis nicht in allen Gebieten gleichzeitig untersucht werden. Die Erhebungen in den einzelnen Habitaten fanden nacheinander statt. Im Primärwald (H1) wurden die Tiere im Oktober/November 2000 telemetriert, im leicht gestörten Wald (H2) im April 2001. Der Fokus der Arbeiten lag im Juli 2001 auf den Tarsiern im mittelmäßig gestörten Gebiet (H3), und die Aktionsräume der Tiere auf der stark gestörten Fläche (H5) wurden im September 2001 untersucht. Dies birgt die Gefahr in sich, daß die festgestellten Unterschiede der Habitatnutzung durch die Tarsier nicht auf die Merkmale der Flächen, sondern vielmehr auf normale jahreszeitliche Schwankungen zurückzuführen sein könnten. Der Sinn der Arbeit wäre damit in Frage gestellt. Im folgenden wird erläutert, warum die Saisonalität keinen entscheidenden Einfluß auf die Tarsier in Kamarora ausübt (siehe Kap. 3.4).

4.5.1 Klima

Zwar gibt es in Kamarora regenreiche und regenarme Monate, doch ist der Wechsel zwischen Regen- und Trockenzeit bei weitem nicht so ausgeprägt, wie z. B. in Nord-Sulawesi (Groves 1980, Whitmore 1984, Whitten *et al.* 1988, Bynum, E. L. 1999, Ellis 1998). In keinem der Monate der Datenaufnahme fielen weniger als 100 mm (l/m^2) Niederschlag, und somit können alle Monate als feucht bezeichnet werden (Mohr 1933, zit. nach Whitmore 1984). Die jahreszeitlichen Schwankungen der Temperatur (siehe Abb. 2-4) und der Luftfeuchte sind sehr gering. In einer Studie von Gursky (2000c) zur Saisonalität von *Tarsius spectrum* in Nord-Sulawesi unterschritt die monatliche Niederschlagsmenge fünfmal pro Jahr die 100 mm-Grenze, vier Monate davon waren durch Trockenheit geprägt (<60mm Regen). *T. diana*e und *T. spectrum* unterliegen unterschiedlichen klimatischen Bedingungen, so daß die Erkenntnisse aus Gurskys Studie (s. u.) nicht für alle Sulawesi-Tarsier zutreffen. Trotz dieser

Einschränkungen werden im folgenden auch für Kamarora die Monate Mai-Oktober als Trockenzeit und die Monate November-April als Regenzeit bezeichnet (siehe Abb. 2-4).

4.5.2 Nahrungsangebot

Zwischen dem Anfang bzw. der Mitte der Trockenzeit 2001 und deren Ende wurde in den untersuchten Gebieten H1 und H3 keine Veränderung der Insektenabundanz festgestellt (Abb. 2-23). Somit können Unterschiede in der Habitatnutzung durch die Tarsier nicht auf jahreszeitliche Schwankungen der Beutedichte zurückgeführt werden.

4.5.3 Aktionsraumgrößen

Abb. 3-23, 3-24 und 3-25 verdeutlichen die Veränderung der Aktionsraumgrößen von insgesamt fünf Weibchen von *T. diana*e in Kamarora über jeweils mehrere Monate. Die unterschiedlichen Größen der Streifgebiete in den verschiedenen Habitaten lassen sich nicht auf jahreszeitliche Schwankungen zurückführen. Aus folgendem Grund:

1. In unterschiedlichen Habitaten wurden im April 2001 (in H2) und im Juli 2001 (in H3) jeweils signifikant oder fast signifikant kleinere Aktionsräume der Tiere registriert als im Oktober/November 2000 (in H1)(siehe Abb. 3-8). Bei der Kontrollmessung in H1 konnte zwischen Oktober/November 2000 und April 2001 jedoch eine Zunahme der Aktionsraumgrößen der beiden Kontrollindividuen festgestellt werden. Anstatt den Unterschied zwischen den für den Habitatvergleich aufgenommenen Streifgebietsgrößen zu erklären, schwächt ihn die geringe Saisonalität der Tiere leicht ab. Bei gleichzeitiger Telemetrie wären sogar noch etwas deutlichere Differenzen zu erwarten gewesen. Die Kontrollmessungen unterstützen die in den vorigen Kapiteln erläuterten Erkenntnisse.
2. Im Habitat 5 wurden im Oktober 2001 signifikant größere Aktionsräume der Weibchen festgestellt als im April und Juli 2001 in H2 und H3 (siehe Abb. 3-8). Die Kontrollmessungen bei drei Tieren in H3 (mittelmäßig gestörter Wald) verdeutlichten keine Veränderung der Streifgebietsgrößen zwischen Juli und September 2001. Die registrierten Unterschiede zwischen den Habitaten sind somit wiederum nicht auf die saisonalen Schwankungen der Habitatnutzung durch die Tarsier zurückzuführen.

Weiterführende Kontrollen der Insektdichten und Aktionsraumgrößen der Tarsier über einen Zeitraum eines halben bzw. ganzen Jahres konnten aufgrund unerwartet aufgetretener sozialer Probleme vor Ort und der daraus resultierenden Abholzung gerade dieser Gebiete (Teil von H1, H2) nicht durchgeführt werden. Die Tiere in H1 und H2 sollten über beide Jahre der Datenaufnahme hinweg regelmäßig telemetriert und diese Untersuchungen von Insektenaufnahmen begleitet werden. Die plötzliche Abholzung bzw. Veränderung der Gebiete machten eine regelmäßige Kontrolle unmöglich, so daß sich die in diesem Kapitel beschriebenen Studien aus diskontinuierlichen Vergleichen zusammensetzen. Die Erkenntnisse der Untersuchungen verdeutlichen dennoch, daß die unterschiedliche Habitatnutzung durch die Koboldmakis nicht durch jahreszeitliche Einflüsse erklärt werden kann.

4.6 Weitere Beiträge zur Biologie der Art

4.6.1 Aktivitätsrhythmus

Als Maß für die Aktivität der Tiere wurde die Länge des stündlich zurückgelegten Weges bestimmt. Außer der Lokomotion gingen keine weiteren Verhaltensformen in diese Aufnahme ein. Bewegungen, welche keinen deutlichen Ortswechsel nach sich zogen (z.B. Hin- und Zurück-Springen oder Ansitzjagd) wurden somit ebenfalls nicht erfaßt. Als Aktivität gilt hier ausschließlich die gerichtete Fortbewegung zum Zwecke des Ortswechsels.

Der durchschnittliche Aktivitätsrhythmus der Weibchen von *Tarsius diana*e ist durch ein Maximum zu Beginn der Nacht und eines zu deren Ende gekennzeichnet (Abb. 3-26). Während der Nacht wurden keine bei allen Tieren gleichermaßen ausgeprägte Ruhephasen beobachtet. Dabei ist jedoch zu beachten, daß Abb. 3-26 die Durchschnittswerte für 24 Weibchen wiedergibt. Bei fast allen Individuen – einzeln betrachtet – konnten zwischenzeitliche Phasen der Inaktivität registriert werden.

Die Tiere legen direkt nach dem Sonnenuntergang, zwischen 18 und 19 Uhr, schnell große Strecken zurück. Nach dem Verlassen des Schlafbaumes springen sie meist in einen entfernt liegenden Teil ihres Gesamt-Streifgebietes, welcher offensichtlich gute Voraussetzungen zur Jagd bietet. Dort jagen sie oft für mehrere Stunden oder die ganze Nacht, was sich meist in einem „Zick-Zack-Kurs“ niederschlägt. Kurz vor dem Sonnenaufgang, meist motiviert durch die Gesangsduette der Gruppe, legen sie dann nochmals weite Strecken zurück, um ihren Schlafplatz zu erreichen. Dabei können innerhalb von 15 min Distanzen von mehr als 100 m überbrückt werden. Dies gilt sowohl für Weibchen als auch für Männchen von *T. diana*e.

Ein ähnliches, zweigipfeliges Aktivitätsmuster beobachtete Nietsch (1993) bei *T. spectrum*. Niemitz (1979) beschrieb für *T. bancanus* ein Aktivitätsmaximum kurz vor dem Sonnenaufgang, Niemitz (1984f) und Crompton & Andau (1987) gaben für dieselbe Art eine zweigipfelige Verteilung an, und Neri-Arboleda *et al.* (2002) beobachteten für *T. syrichta* ein Bewegungsmaximum zu Beginn der Nacht. Harcourt & Nash (1986) fanden bei *Galagoide zanzibaricus* die größte lokomotorische Aktivität zu Beginn der Nacht und zu deren Ende.

4.6.2 Abstand zwischen Männchen und Weibchen einer Gruppe während der Nacht

Der Abstand zwischen den Weibchen und den mit ihnen verpaarten Männchen im Primärwald ist während der Nacht sehr variabel (Abb. 3-28). Während die Paare in den meisten Fällen zusammen in einem Schlafbaum die Tagesstunden verbringen, trennen sich nachts ihre Wege. Nur selten treffen sie dabei aufeinander. Der Abstand zwischen ihnen spielt dabei offensichtlich keine Rolle und ist nur durch die Streifgebietsgrenzen limitiert. Dieses Erkenntnis steht im Gegensatz zu den Beobachtungen von Gursky (2002c) für *Tarsius spectrum*. Sie beobachtete, daß sich die beiden Individuen eines Paares während 28 % der Nacht maximal 10 m voneinander entfernt aufhalten. Unterschiedliche Jagdstrategien der beiden Arten sind bei der Suche nach Insekten unwahrscheinlich. Der soziale Kontext, die Beutedichte oder Räubervermeidung könnten eine Rolle spielen. Weitergehende Untersuchungen sind nötig, um die Unterschiede verifizieren zu können.

In Abb. 3-28 sind die nächtlichen Abstände zwischen verpaarten Männchen und Weibchen von zwei Gruppen dargestellt. Die beiden Individuen der einen Gruppe waren zum Zeitpunkt der Telemetrie schon mehrere Jahre alt, also wahrscheinlich schon seit längerem verpaart. Während der betreffenden Nacht trafen sie höchstens einmal kurz aufeinander. Die Tiere eines deutlich jüngeren Paares – beide Tiere waren noch jung – begegneten sich wahrscheinlich dreimal während der telemetrierten Nacht. Dies könnte 1. Zufall sein oder 2. auf das Bestreben der beiden jungen Tiere zurückzuführen sein, die Paarbindung zu festigen.

4.6.3 Schlafplatzwahl

*Tarsius diana*e zeigt eine klare Präferenz für Würgefeigen (Gattung *Ficus*) als Schlafplatz. Die *Ficus*-Art spielt dabei keine Rolle, in Kamarora werden mindestens sechs Würgefeigenpezies als Tagesversteck von den Tarsiern genutzt. Vielmehr machen sich die Tiere die aus der speziellen Wuchsform der Bäume dieser Gattung resultierenden Höhlen und Spalten zunutze. Diese bieten guten Schutz vor Witterungseinflüssen, Räubern und dem Tageslicht. Lianen oder nahestehende kleinere Bäume dienen den Koboldmakis meist als Substrate, auf denen sie bis auf die Höhe der betreffenden Spalte nach oben klettern und von dort aus zum *Ficus* hinüberwechseln.

Würgefeigen stellen für frugivore Vögel und auch für *Macaca nigra* in Nord-Sulawesi eine limitierende Ressource dar (Kinnaird *et al.* 1999), doch sind diese Tiere auf die Früchte der Bäume als Nahrungsgrundlage angewiesen.

Trotz der Bevorzugung von *Ficus* als Schlafbaum von *T. diana*e spielt die Abundanz dieser Bäume keine entscheidende Rolle für das Vorkommen von Koboldmakis in einem Gebiet. In gestörten Habitaten, welche durch eine geringe Dichte von Würgefeigen gekennzeichnet sind, nutzen die Tarsier andere Strukturen als Schlafplatz. Dichtes Gebüsch und Bambusstände dienen oft als Versteck

Jede Gruppe von *T. diana*e nutzt bevorzugt einen bestimmten Schlafbaum, in welchen sie sich zum Sonnenaufgang zurückzieht. Der Schlafplatz wird dabei im Normalfall nicht zwischen den Tagen gewechselt. Dies steht im Gegensatz zu den Angaben von Niemitz *et al.* (1991), bestätigt jedoch die Beobachtungen von Tremble *et al.* (1993) und Merker (1999). Sollte eine Gruppe gestört werden, z. B. durch menschliche Nutzung des Waldes oder auch aufgrund der Anwesenheit des Forscherteams, wird ein Alternativ-Schlafplatz aufgesucht. Pro Gruppe konnten meist ein oder zwei solcher selten genutzten Schlafstätten festgestellt werden. Dies stimmt mit Beobachtungen für *T. spectrum* überein (Gursky 2000a).

Für *T. bancanus* (Crompton & Andau 1987) und *T. syrichta* (Neri-Arboleda *et al.* (2002) – beide Arten sind nicht-soziale Schläfer – haben Würgefeigen keine herausragende Bedeutung als Schlafplatz. Für Sulawesi-Tarsier hingegen wurde in einer Vielzahl von Studien eine starke Frequentierung von *Ficus*, jedoch auch eine große Variabilität in der Schlafplatzwahl beschrieben (MacKinnon & MacKinnon 1980, Nietsch 1993, Tremble *et al.* 1993, Leksono *et al.* 1997, Gursky 1998b, 2000a und Merker 1999). Dies findet seine vollständige Bestätigung in den hier gewonnenen Erkenntnissen.

4.6.4 Koboldmakis in Plantagen – eine Habitatnutzungsanalyse

Über das Leben von Koboldmakis in intensiv anthropogen genutzten Gebieten ist kaum etwas bekannt. Leksono *et al.* (1997) fanden Sulawesi-Tarsier in vielen verschiedenen Habitaten, berichteten jedoch vom lokalen Aussterben auf intensiv landwirtschaftlich bearbeiteten Flächen. Dafür machten sie das Fehlen potentieller Schlafmöglichkeiten und die Anwendung chemischer Pestizide auf den Plantagen verantwortlich. Über die spezifische Habitatnutzung durch Tarsier auf solchen Flächen war bis dato nichts bekannt. Die hier vorgestellten Untersuchungen legten nicht nur erstmalig die Aktionsraumgröße, die nächtliche Wegstrecke, Populationsdichten und Gruppengrößen der Koboldmakis auf Plantagen dar, sondern lieferten die Grundlage für eine Habitatnutzungsanalyse, bei welcher die Bedeutung bestimmter Strukturen geklärt werden konnte. Für diese Analyse wurden für jedes der sechs besenderten Weibchen die prozentualen Anteile verschiedener Vegetationsstrukturen am Aktionsraum bestimmt und mit der durch die Telemetrie bestimmten Aufenthaltshäufigkeit der Tarsier in diesen Strukturen verglichen (Abb. 3-30 und 3-31).

Die in Kap. 3.5.4 dargestellten Ergebnisse der Habitatnutzungsanalyse unterstreichen die große Bedeutung von dichtem Unterholz für *Tarsius diana*. Die telemetrierten Tiere wurden deutlich häufiger in dichtem Gebüsch lokalisiert, als es der prozentuale Flächenanteil dieser Strukturen bei gleichmäßiger Nutzung der vorhandenen Vegetationstypen vorgeben würde. Auch zwischen den Kakaopflanzungen liegende Bambusdickichte und Alang-Alang-Felder (*Imperata cylindrica*, ein hohes, stabiles Gras) werden überproportional stark frequentiert. Hingegen werden von Menschen angepflanzte Gehölze (Kakao und *Gliricidia sepium*, Abb. 8-5 und 8-6) nur in einem dem Flächenanteil entsprechenden Ausmaß genutzt. Selten werden Tarsier auch in Maisfeldern oder Grasland gefunden, doch werden diese Flächen meistens gemieden. Nachdem die Aufnahmen der Aktionsraumgrößen, Populationsdichten etc. aufgezeigt haben, daß das stark gestörte Habitat 5 im Vergleich zu den anderen Gebieten die schlechtesten Bedingungen für *T. diana* bietet, verdeutlicht die Habitatnutzungsanalyse, daß auch auf dieser Fläche die naturnahen Vegetationsstrukturen die Lebensgrundlage für Koboldmakis bilden. Die Wahl der sechs Schlafplätze der Tiere – dreimal Gebüsch, zweimal Bambus und eine Würgefeige in einem Restwaldfragment – unterstreicht dies.

Das hier beschriebene Plantagenmosaik ist kein Einzelfall, sondern prägt das Bild großer Bereiche Zentral-Sulawesis. Mehrere Kleinbauern besitzen relativ kleine Parzellen Land,

pflanzen dort Kakao oder andere „cash crops“, lassen aber häufig ihre Fläche von wilder Vegetation zum Nachbargrundstück abgrenzen – ein Glücksfall für die Tarsier. Auch vereinzelte Bambusstände oder kleine Dickichte werden nicht beseitigt, um hin und wieder – Bambus wird oft als Baumaterial verwendet – Stangen einschlagen zu können. Dies bedeutet zwar zeitweise eine immense Störung der Tiere, unterstützt jedoch ihren Fortbestand. Der Gegensatz zu den Mischplantagen kann oft auf Großgrundstücken gefunden werden. Viele Kakaoplantagen sind „sauber“, d.h. die natürliche Vegetation wurde vollständig beseitigt, und außer der „cash crop“ gibt es nur noch angepflanzte Schattenbäume zur Sicherung der Ernte. Zwar gäbe es genügend Lokomotionssubstrate für Tarsier, doch fehlt es trotz der hohen Flexibilität der Tiere an potentiellen Schlafplätzen.

Ein weiteres Problem stellen die eingesetzten Pestizide dar. Leksono *et al.* (1997) berichteten von direkten Effekten der an den Bäumen haftenden toxischen Substanzen auf die Tarsier. Diese konnten hier nicht festgestellt werden. Insektizideinsatz wurde auf der untersuchten Fläche nicht registriert, Herbizide wurden hingegen auf fast allen Plantagen ausgebracht. Die dadurch resultierende Reduktion der Nahrungsgrundlage bestimmter Insekten, d.h. der Beute der Tarsier, übt somit auch einen Einfluß auf die Ressourcenverfügbarkeit für die Primaten aus. Die Besitzer der Plantagen kennen zwar Koboldmakis, meinen jedoch, daß diese nicht Insekten, sondern die angebauten Früchte verzehren. So werden viele Schlafplätze der Tarsier absichtlich zerstört, um die Tiere zu vertreiben. Daß die hauptsächlich insektivoren Koboldmakis sogar eine Rolle als biologische Schädlingsbekämpfer übernehmen könnten (Leksono *et al.* 1997), ist gemeinhin unbekannt.

Es ist ungeklärt, ob die Tarsierpopulationen in Plantagen ohne Kontakt zu weniger gestörten Gebieten überleben könnten oder ob sie ohne die Einwanderung aus „Überschußhabitaten“, d.h. Gebieten mit höherer Geburten- als Mortalitätsrate (s. o.), langfristig aussterben würden. Unabhängig davon kommt auch diesen stark gestörten Gebieten beim Erhalt der Koboldmakis in einer Region eine große Bedeutung zu. Sie tragen nicht nur zur Gesamt-Populationsgröße der Tarsier bei, sondern können als Trittsteine für den Austausch von Individuen zwischen voneinander isolierten Waldgebieten fungieren. Werden Naturwaldgebiete eingeschlagen und somit vorläufig alle Primaten vertrieben, können nahegelegene Plantagen Rückzugsraum bieten und eine spätere Wiederbesiedlung der Sukzessionsflächen ermöglichen.

Folgende, den realen Verhältnissen vor Ort angepaßte Empfehlungen für die tarsierfreundliche Bewirtschaftung von Plantagen können gegeben werden:

- Beibehalten möglichst vieler naturnaher Strukturen (Gebüsche, Bambus etc.), welche mosaikartig über das Gebiet verstreut sind
- Anlegen oder Beibehalten eines Gebüschaumes entlang der Plantagengrenze
- Konservierung von Würgefeigen
- Minimierung des Pestizideinsatzes
- Verbund der Fläche mit Naturwald oder anderen Tarsierhabitaten, möglicherweise durch Hecken oder Alang-Alang-Felder

Eine weitere Möglichkeit zur Stützung der Koboldmakipopulationen wäre die Ausbringung von Schlafkästen auf schlafplatzarmen Flächen. In Gefangenschaft gehaltene Tarsier nehmen solche Kästen an, für das Freiland liegen keine diesbezüglichen Erkenntnisse vor. Des weiteren wäre ein Informationsblatt der Naturschutzbehörde PHPA, ausgegeben an die Bürgermeister („Kepala desa“) und andere Dorfoberhäupter („Kepala dusun“) von ländlichen Siedlungen denkbar. Dieses könnte neben einem Foto einige Details zum Leben der Tarsier enthalten, insbesondere aber ihre Bedeutung als mögliche biologische Insektenbekämpfer herausstellen. Ein Wandel der Wahrnehmung dieser Tiere durch die Bevölkerung ist notwendig.

4.7 Vom Aussterben bedroht oder anpassungsfähig?

Die Ergebnisse dieser Arbeit unterstreichen, daß das Vorkommen der Koboldmakis *Tarsius diana* nicht auf Primärwälder beschränkt ist, sondern daß diese Tiere anthropogene Störungen ihrer Habitate innerhalb gewisser Grenzen tolerieren oder sogar ausnutzen können. Zwar bieten ungestörte Wälder gute Voraussetzungen für das Leben der Tarsier, doch bedeutet eine geringe Nutzung durch den Menschen keine Verschlechterung der Habitatqualität für die Koboldmakis. Bei intensivierter Landnutzung, wie z. B. verstärktem Holzeinschlag, sinkt die Tragfähigkeit des Lebensraumes, und die Populationsgrößen nehmen stark ab, doch können sich die Tiere an die meisten der menschlichen Aktivitäten anpassen. Wichtig ist: Tarsier brauchen Unterholz und Schlafplätze. Außer auf intensiv bewirtschafteten Flächen mit Insektizideinsatz stellt sich die nötige Nahrungsgrundlage dann von selbst ein. In Gebieten, welche unterholzfrei sind – z. B. in Siedlungen, Reis- und Maisfeldern, Grasland oder aufgeräumten Großplantagen – kommen Tarsier nicht permanent vor. Die beschriebenen Nutzungen des Waldes in Zentral-Sulawesi sind weit verbreitet, und auch Plantagen

außerhalb des Naturwaldes können den Tieren Lebensraum bieten. Dies läßt hoffen, daß die Art auch die nächsten Jahrzehnte überstehen wird. Gesichert sind die Populationen jedoch nicht. Die starke Abholzung des Tieflandregenwaldes auf Sulawesi hat dazu geführt, daß es unterhalb 500 m ü.N.N. kaum noch Wald gibt und auch Tarsier dort selten anzutreffen sind. Tief gelegene, ebene Flächen werden meist für den Reisanbau genutzt und bieten dann keine Existenzmöglichkeit für Koboldmakis. Die Zerstörung der Habitate schreitet weiter voran und arbeitet sich mittlerweile sogar in den Bergregenwald vor. Dabei ist zu bedenken, daß *T. diana* bisher nur in Höhen bis zu 1200 m ü.N.N. nachgewiesen wurde (eig. Beob.), sich die Tiere also nicht beliebig weit in die Berge flüchten können. Die demonstrierte rückläufige Entwicklung der Populationsdichten in Kamarora ist ein Ausdruck der Degradierung der Tarsierhabitate. Bei fortschreitender Abholzung des Waldes, auch im Nationalpark Lore-Lindu, ist eine Fragmentierung des Optimallebensraumes der Koboldmakis nicht auszuschließen. Die Untersuchungen haben jedoch gezeigt, daß die Tiere auch auf intensiv genutzten – aber noch ausreichend bewaldeten – Flächen leben können. Dies verringert die Wahrscheinlichkeit einer Isolation einzelner Teilpopulationen durch menschliche Einflüsse. Solange im tiefer gelegenen Zentral-Sulawesi noch Wald unter naturnahen Verhältnissen existiert, und solange die lokale Bevölkerung ihre traditionellen Landnutzungsformen nicht aufgibt, ist mit großer Wahrscheinlichkeit das Überleben der Tarsier gesichert. Es ist nicht abzusehen, welcher Zukunft die Natur Sulawesi entgegenseht, doch kann für den Moment die Frage „Vom Aussterben bedroht oder anpassungsfähig?“ zugunsten von *T. diana* beantwortet werden. Die Art ist nicht unmittelbar gefährdet, und es ist zu erwarten, daß sich dies aufgrund der hohen Toleranz gegenüber anthropogenen Einflüssen in den nächsten Jahren auch nicht ändern wird. Die verschiedenen Tarsierarten auf Sulawesi sind sich ökologisch und soziobiologisch ähnlich, so daß mit vergleichbaren Reaktionen auf menschliche Nutzungen ihrer Lebensräume zu rechnen ist. Der Status jeder Art muß jedoch separat und unter regionalen Gesichtspunkten geprüft werden.

Koboldmakis sind derzeit nicht vom Aussterben bedroht, die lokal und regional schrumpfenden Populationen machen trotzdem Schutzmaßnahmen unerlässlich. Das hohe Potential dieser Tiere, der Bevölkerung und lokalen Behörden Einnahmen durch den Ökotourismus zu generieren, prädestiniert *T. diana* als Flaggschiffart des Naturschutzes in Zentral-Sulawesi. Von deren zielgerichtetem Schutz könnte der gesamte Biotop profitieren.

Es besteht berechtigte Hoffnung, daß die Menschen auch in vielen Jahren noch Koboldmakis kennenlernen können, diese Äffchen mit den großen Augen – die Koblode der Nacht.

5 Zusammenfassung

Die Zerstörung und Degradierung der tropischen Regenwälder schreitet immer schneller voran, und viele Primatenarten stehen deswegen am Rande des Aussterbens. Ziel dieser Arbeit sollte sein, über die Beurteilung der Anpassungsfähigkeit des sulawesischen Koboldmakis *Tarsius diana* an anthropogene Störungen seines Lebensraumes die Zukunftsaussichten dieser Art zu umreißen und eine wissenschaftliche Basis für eventuelle Schutzbemühungen zu schaffen. In einer 15-monatigen Freilandstudie dieser kleinen, nachtaktiven Primaten in den Jahren 2000 und 2001 wurden am Rande des Lore-Lindu-Nationalparks in Zentral-Sulawesi, Indonesien, fünf verschiedene Flächen entlang eines Gradienten menschlicher Nutzung einer tierökologischen Bewertung unterzogen. Diese bediente sich der Populationsparameter Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke, Populationsdichte, Gruppengröße sowie Körpermasse, Körpergröße und Parasitenbefall. Auf allen Flächen wurden die Schlafbäume der Koboldmakis lokalisiert und die Populationsdichten bestimmt. In vier Gebieten wurden insgesamt 71 Individuen 140 mal mittels Japannetzen gefangen. 24 Weibchen, d.h. sechs je Fläche, und sechs Männchen wurden radiotelemetriert, um die Streifgebiete und nächtlich zurückgelegten Distanzen zu bestimmen.

- Die Aktionsraumgrößen von *T. diana* betragen zwischen 1,1 und 1,8 ha und variieren zwischen den Habitaten. Die Streifgebiete der Weibchen sind dabei geringfügig kleiner als die der Männchen. Die Weibchen auf den leicht und mittelmäßig gestörten Flächen nutzen signifikant kleinere Gebiete als die Weibchen im ungestörten Wald und in intensiv durch den Menschen beeinflussten Plantagen. Die kleinen Aktionsräume korrelieren mit einer hohen Dichte von dünnen Gehölzen und Insekten – der Hauptbeute der Koboldmakis. Unter Berücksichtigung der Aktionsraumgrößen kann den leicht und mittelmäßig gestörten Gebieten die in diesem Vergleich höchste Habitatqualität zugeschrieben werden.
- Die Koboldmakis in einem ungestörten Wald legen die im Habitatvergleich geringste Strecke pro Nacht zurück – etwa 950 m. Im stark gestörten Gebiet – den Plantagen – springen die Tiere durchschnittlich 300 m weiter. Die Unterschiede der Wegstrecken zwischen den nicht-, leicht und mittelmäßig gestörten Flächen sind mit etwa 100 m gering. Bezogen auf die nächtliche Wegstrecke, kann dem ungestörten Wald die höchste, den Plantagen die geringste Habitatqualität zugeordnet werden. Während die zurückgelegte Strecke den Energieverbrauch der Tiere anzeigt, wird die Aktionsraumgröße als Maß für die Fähigkeit des Habitats, Ressourcen schnell zu ersetzen, angesehen.

- Die Populationsdichten der Koboldmakis nehmen mit steigender Störungsintensität ab. Sie sind im ungestörten Wald mit etwa 270 Individuen/km² am größten. In den Plantagen siedeln 45 Tiere/km². Die hohe Tragfähigkeit des ungestörten Waldes weist diesen als Optimalhabitat für *T. diana* aus.
- Die sozialen Gruppen sind unter nicht- und leicht gestörten Verhältnissen größer als unter mittelmäßig und stark gestörten.
- Bezüglich der Masse, der Größe und des Ektoparasitenbefalls der Koboldmakis gibt es keine habitatspezifischen Unterschiede.

Ohne einzelne Parameter zu wichten, wird deutlich, daß *T. diana* in leicht gestörten Gebieten ebenso gut leben kann wie in ungestörtem Wald. Die Plantagen stellen das in diesem Vergleich schlechteste Habitat dar, ihnen könnte aber als stabiler Lebensraum eine wichtige Bedeutung als Trittstein oder eventueller Ausgangspunkt einer Re-Kolonisierung zukommen. Im Vergleich zu einer Pilotstudie im Jahr 1998 wurden 2001 auf denselben Flächen geringere Populationsdichten der Koboldmakis festgestellt. Trotz dieser rückläufigen Bestandsentwicklung ist das Aussterberisiko der Art aufgrund ihrer hohen Anpassungsfähigkeit an traditionelle anthropogene Landnutzungsformen aus heutiger Sicht gering. Auf den Ergebnissen dieser Arbeit basierende Empfehlungen sollen zur zusätzlichen Stützung der Populationen von *T. diana* in der den Wald umgebenden Landschaftsmatrix beitragen.

6 Summary

The worldwide destruction and degradation of tropical rain forests make many primate species face extinction. The major goal of this study was to evaluate the adaptability of Sulawesi tarsiers *Tarsius diana* to anthropogenic disturbance of their habitat. This knowledge was to be used to assess future prospects of the species and to propose possible conservation measures. In the years 2000 and 2001, a 15-month-field research on these small, nocturnal primates was conducted near the border of Lore-Lindu National Park, Central Sulawesi, Indonesia. Five study plots along a gradient of human disturbance were set up, with primary rain forest as one, and plantations outside of the natural forest as the other extreme. The following parameters were used to evaluate the well-being of tarsiers in these different areas: home range size, nightly path length, population density, group size, body weight, body size, and the degree of ectoparasitism. On each of the five study plots, between six and ten tarsier family sleeping trees were located and population densities determined. On four of these plots, 71 individuals were captured a total of 140 times using mist-nets. To estimate home range sizes and nightly path length, 24 females (six individuals from each of the four areas), and six males roaming undisturbed forest were radio-tracked.

- Home range sizes of *T. diana* vary between 1.1 and 1.8 ha depending on habitat. Female ranges are slightly smaller than male ranges. Females in forests characterized by slight and medium disturbance regimes use significantly smaller areas than do females under pristine and under heavily disturbed conditions. Small home ranges are correlated with a high locomotor support density and a high abundance of insects, the tarsier's favourite prey. Regarding home range sizes, areas with slight or medium anthropogenic influences can be considered best-quality sites for tarsiers.
- Nightly path lengths of female *T. diana* are smallest in undisturbed forest – about 950 m. On heavily disturbed plantations, they travel approximately 300 m farther per night. Females on patches with slight or medium human disturbance cover between 1000 and 1100 m a night. Regarding travel distance, undisturbed forest can be rated best for tarsiers, worst conditions among the compared patches are found on plantations. While path length can be taken as a direct indicator for energy expenditure of the animals, home range sizes are considered to reflect the capability of habitats to quickly replenish resources.
- Population densities of *T. diana* decrease with increasing disturbance, with approximately 270 individuals/km² under pristine conditions, and 45 individuals/km² in

heavily disturbed habitat. Hence, looking at this parameter of population densities, a high carrying capacity of pristine forest indicates best conditions for tarsiers when undisturbed.

- In pristine and slightly disturbed areas, family groups are bigger than on patches with a medium or heavy disturbance level.
- Regarding body weight, body size, and the number of ectoparasites per tarsier, no difference between the areas could be detected.

In summary: neither of the habitats can be rated as the one best quality site for *T. diana*. The animals do not seem to clearly discriminate between pristine and slightly disturbed areas. Both provide good living conditions for tarsiers. Plantations outside of the natural forest comprise marginal habitat for this species, nevertheless, might act as an important stepping-stone or source of re-colonization in the future. Compared to a preliminary study at the same site in 1998, population densities have declined. In spite of the negative population trends, the risk of extinction of *T. diana* in the near future is slim because this species is adaptable to widespread human land-use forms in Central Sulawesi. Additionally, distinct actions to safeguard tarsiers in the forest-surrounding matrix are outlined.

7 Literaturverzeichnis

- Andriamasimanana, M. (1994): Ecoethological Study of Free-Ranging Aye-Ayes *Daubentonia madagascariensis* in Madagascar. *Folia Primatol* 62: 37-45.
- Audley-Charles, M. G. (1987): Dispersal of Gondwanaland: Relevance to Evolution of the Angiosperms. In: Whitmore, T. C. (Hrsg.): *Biogeographical Evolution of the Malay Archipelago*. Clarendon Press, Oxford: 5-25.
- Bearder, S. K. (1987): Lorises, Bushbabies, and Tarsiers: Diverse Societies in Solitary Foragers. In: Smuts, B., Cheney, D., Seyfarth, R., Wrangham, R. & Struhsaker, T. (Hrsg.): *Primate Societies*. University of Chicago Press, Chicago: 11-24.
- Bearder, S. K & Doyle, G. A. (1974): Ecology of *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus* With Some Notes on Their Social Behaviour in the Field. In: Martin, R. D., Doyle, G. A. & Walker, A. C. (Hrsg.): *Prosimian Biology*. University of Pittsburgh Press, Pittsburgh: 109-130.
- Bearder, S. K. & Martin, R. D. (1980): The Social Organization of a Nocturnal Primate Revealed by Radio-Tracking. In: Amlaner, C. J. & MacDonald, D. W. (Hrsg.): *A Handbook on Biotelemetry and Radio-Tracking*. Pergamon Press, Oxford: 633-648.
- Bearder, S. K., Nekaris, K. A. I. & Buzzell, C. A. (2002): Dangers in the Night: Are Some Nocturnal Primates Afraid of the Dark? In: Miller, L. (Hrsg.): *Eat or Be Eaten: Predator Sensitive Foraging*. Cambridge University Press, Cambridge: 21-43.
- Begon, M. E., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1998): *Ökologie*. Spektrum, Akad Verl, Heidelberg, Berlin.
- Boinski, S. (1987): Habitat Use by Squirrel Monkeys (*Saimiri oerstedii*) in Costa Rica. *Folia Primatol* 49: 151-167.
- Bolen, E. G. & Robinson, W. L. (1995): *Wildlife Ecology and Management*. 3. Aufl., Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Brack, M. & Niemitz, C. (1984): The Parasites of Wild-Caught Tarsiers (*Tarsius bancanus*). In: Niemitz, C. (Hrsg.): *Biology of Tarsiers*. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 77-84.
- Brower, J., Zar, J. & von Ende, C. (1990): *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. 3. Aufl., Brown, Dubuque.
- Brown, J. L. & Orians, G. H. (1970): Spacing Patterns in Mobile Animals. *Ann Rev Ecol Syst* 1: 239-262.
- Buchanan-Smith, H. M. (1991): A Field Study on the Red-Bellied Tamarin, *Saguinus l. labiatus*, in Bolivia. *Int J Primatol* 12: 259-276.

- Burt, W. H. (1943): Territoriality and Home Range Concepts As Applied to Mammals. *J Mammal* 24: 346-352.
- Bynum, D. Z. (1999): Assessment and Monitoring of Anthropogenic Disturbance in Lore Lindu National Park, Central Sulawesi, Indonesia. *Trop Biodiv* 6: 43-57.
- Bynum, E. L. (1999): Biogeography and Evolution of Sulawesi Macaques. *Trop Biodiv* 6: 19-36.
- Byth, K. & Ripley, B. D. (1980): On Sampling Spatial Patterns By Distance Methods. *Biometrics* 36: 279-284.
- Castenholz, A. (1984): The eye of *Tarsius*. In: Niemitz, C. (Hrsg.): *Biology of Tarsiers*. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 303-318.
- Chapman, C. A. (1987): Selection of Secondary Groth Areas by Vervet Monkeys (*Cercopithecus aethiops*). *Am J Primatol* 12: 217-221.
- Chapman, C. A. & Lambert, J. E. (2000): Habitat Alteration and the Conservation of African Primates: Case Study of Kibale National Park, Uganda. *Am J Primatol* 50: 169-185.
- Charles-Dominique, P. (1977): *Ecology and Behaviour of Nocturnal Primates*. Duckworth, London.
- Chiarelli, A. B. (1972): *Taxonomic Atlas of Living Primates*. Academic Press, London, New York.
- Chiarelli, A. B. (1973): *Evolution of the Primates*. Academic Press, London, New York.
- CITES (2003): Appendices I, II and III. CITES Secretariat, http://www.cites.org/eng/append/latest_append.shtml
- Collins, N. M., Sayer, J. A. & Whitmore, T. C. (Hrsg.)(1991): *The Conservation Atlas of Tropical Forests: Asia and the Pacific*. IUCN, Macmillan Press, London.
- Conroy, G. C. (1990): *Primate Evolution*. W. W. Norton, New York, London.
- Crompton, R. H. & Andau, P. M. (1986): Locomotion and Habitat Utilization in Free-Ranging *Tarsius bancanus*: A Preliminary Report. *Primates* 27: 337-355.
- Crompton, R. H. & Andau, P. M. (1987): Ranging, Activity Rhythms, and Sociality in Free-Ranging *Tarsius bancanus*: A Preliminary Report. *Int J Primatol* 8: 43-71.
- Crompton, R. H., Savage, R. & Spears, I. R. (1998): The Mechanics of Food Reduction in *Tarsius bancanus* – Hard-Object Feeder, Soft-Object Feeder or Both? *Folia Primatol* 69(suppl 1): 41-59.
- Dagosto, M. & Gebo D. L. (1997): Preliminary Study of the Philippine Tarsier in Leyte. *Asian Primates* 6: 4-8.

- Davis, D. D. (1962): Mammals of the Lowland Rain-Forest of North-Borneo. Bull Nat Mus Singapore 31: 53-57.
- Delson, E. (1980): Fossil Macaques, Phyletic Relationships, and a Scenario of Deployment. In: Lindburg, D. G. (Hrsg.): The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution. Van Nostrand, New York: 10-30.
- Dunbar, R. (1988): Primate Social Systems. Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Doyle, G. A. & Bearder, S. K. (1977): 1. The Galagines of South Africa. In: His Serene Highness Prince Rainier III of Monaco & Bourne, G. H. (Hrsg.): Primate Conservation. Academic Press, New York: 1-35.
- Ellis, C. (1998): A Visitor's Guide to Lore Lindu National Park, First Draft. The Nature Conservancy, Palu, Jakarta.
- Eudey, A. & Members of the Primate Specialist Group (2000): *Tarsius diana*. In: 2002 IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.redlist.org>>. Downloaded on 02 March 2003.
- Fietz, J. (1998): Body Mass in Wild *Microcebus murinus* Over the Dry Season. Folia Primatol 69(suppl1): 183-190.
- Fietz, J. (1999a): Mating System of *Microcebus murinus*. Am J Primatol 48: 127-133.
- Fietz, J. (1999b): Demography and Floating Males in a Population of *Cheirogaleus medius*. In: Rakotosamimanana, B., Rasaminanana, H., Ganzhorn, J. U. & Goodman, J. M. (Hrsg.): New Directions in Lemur Studies, Kluwer Academic/Plenum, New York: 159-172.
- Fietz, J. (1999c): Monogamy As a Rule Rather Than Exception in Nocturnal Lemurs: The Case of the Fat-Tailed Dwarf Lemur, *Cheirogaleus medius*. Ethology 105: 259-272.
- Fietz, J. (1999d): Populationsökologie und Soziale Organisation des Fettschwanzmakis (*Cheirogaleus medius*). Dissertation, Eberhard-Karls-Universität Tübingen.
- Fietz, J. & Ganzhorn, J. U. (1999): Feeding Ecology of the Hibernating Primate *Cheirogaleus medius*: How Does It Get So Fat? Oecologia 121: 157-164.
- Fietz, J., Zischler, H., Schwiegk, C., Tomiuk, J., Dausmann, K. H. & Ganzhorn, J. U. (2000): High Rates of Extra-Pair Young in the Pair-Living Fat-Tailed Dwarf Lemur, *Cheirogaleus medius*. Behav Ecol Sociobiol 49: 8-17.
- Fleagle, J. G. (1999): Primate Adaptation and Evolution. 2. Aufl., Academic Press, San Diego, London.
- Fogden, M. P. L. (1974): A Preliminary Field Study of the Western Tarsier, *Tarsius bancanus* Horsfield. In: Martin, R. D., Doyle, G. A., Walker, A. C. (Hrsg.): Prosimian Biology. Duckworth, London: 151-165.

- Fooden, J. (1969): Taxonomy and Evolution of the Monkeys of Celebes. *Biblioteca Primatol* 10: 1-148.
- Fulton, J. F. (1939): A Trip to Bohol in Quest of *Tarsius*. *Yale J Biol Med* 11: 561-573.
- Ganzhorn, J. U. (1987): A Possible Role of Plantations for Primate Conservation in Madagascar. *Am J Primatol* 12: 205-215.
- Ganzhorn, J. U. (1994): Lemurs as Indicators for Habitat Change. In: Thierry, B., Anderson, J. R., Roeder, J. J. & Herrenschildt, N. (Hrsg.): *Current Primatology: Ecology and Evolution*, Vol. 1. Université Louis Pasteur, Strasbourg.
- Ganzhorn, J. U. (1995): Low-Level Forest Disturbance Effects on Primary Production, Leaf Chemistry, and Lemur Populations. *Ecology* 76: 2084-2096.
- Ganzhorn, J. U. (1999): Lemurs as Indicators for Assessing Biodiversity in Forest Ecosystems of Madagascar: Why It Does Not Work. In: Kratochwil, A. (Hrsg.): *Biodiversity in Ecosystems*. Kluwer Academic, Dordrecht: 163-174.
- Ganzhorn, J. U. & Schmid, J. (1998): Different Population Dynamics of *Microcebus murinus* in Primary and Secondary Deciduous Dry Forests of Madagascar. *Int J Primatol* 19: 785-796.
- Gebo, D. L. (1987): Functional Anatomy of the Tarsier Foot. *Am J Phys Anthropol* 73: 9-31.
- Geissmann, T. (2003): *Vergleichende Primatologie*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Gilpin, M. & Hansky, I. (Hrsg.)(1991): *Metapopulation Dynamics: Empirical and Theoretical Investigations*. Academic Press, Dan Diego.
- Goodman, M., Bailey, W. J., Hayasaka, K., Stanhope, M. J., Slightdom, J. & Czelusniak, J. (1994): Molecular Evidence on Primate Phylogeny From DNA Sequences. *Am J Phys Anthropol* 94: 3-24.
- Goodman, M., Porter, C. A., Czelusniak, J., Page, S. L., Schneider, H., Shoshani, J., Gunnell, G. & Groves, C. P. (1998): Toward a Phylogenetic Classification of Primates Based on DNA Evidence Complemented by Fossil Evidence. *Mol Phylogenet Evol* 9: 585-598.
- Groves, C. P. (1980): Speciation in *Macaca*: the View from Sulawesi. In: Lindburg, D. G. (Hrsg.): *The Macaques: Studies in Ecology, Behavior and Evolution*. Van Nostrand, New York: 84-124.
- Groves, C. P. (1989): *A Theory of Human and Primate Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Groves, C. P. (1998): Systematics of Tarsiers and Lorises. *Primates* 39: 13-27.
- Groves, C. P. (2001): *Primate Taxonomy*. Smithsonian Institution, Washington D. C., London.

- Gursky, S. (1994): Infant Care in the Spectral Tarsier (*Tarsius spectrum*), Sulawesi, Indonesia. *Int J Primatol* 15: 843-853.
- Gursky, S. (1995): Group Size and Composition in the Spectral Tarsier, *Tarsius spectrum*, Sulawesi, Indonesia: Implications for Social Organization. *Trop Biodivers* 3: 57-62.
- Gursky, S. (1998a): The Conservation Status of Two Sulawesi Tarsier Species: *Tarsius spectrum* and *Tarsius diana*. *Prim Conserv* 18: 88-91.
- Gursky, S. (1998b): Conservation Status of the Spectral Tarsier *Tarsius spectrum*: Population Density and Home Range Size. *Folia Primatol* 69(suppl.1): 191-203.
- Gursky, S. (1998c): Effects of Radio Transmitter Weight on a Small Nocturnal Primate. *Am J Primatol* 46: 145-155.
- Gursky, S. (1999): The Tarsiidae: Taxonomy, Behavior, and Conservation Status. In: Dolhinow, P. & Fuentes, A. (Hrsg.): *The Nonhuman Primates*. Mayfield, Mountain View: 140-145.
- Gursky, S. (2000a): Sociality in the Spectral Tarsier, *Tarsius spectrum*. *Am J Primatol* 51: 89-101.
- Gursky, S. (2000b): Allocare in a Nocturnal Primate: Data on the Spectral Tarsier, *Tarsius spectrum*. *Folia Primatol* 71: 39-54.
- Gursky, S. (2000c): Effect of Seasonality on the Behavior of an Insectivorous Primate, *Tarsius spectrum*. *Int J Primatol* 21: 477-495.
- Gursky, S. (2002a): Determinants of Gregariousness in the Spectral Tarsier (Prosimian: *Tarsius spectrum*). *J Zool* 256: 401-410.
- Gursky, S. (2002b): Predation on a Wild Spectral Tarsier (*Tarsius spectrum*) by a Snake. *Folia Primatol* 73: 60-62.
- Gursky, S. (2002c): The Behavioral Ecology of the Spectral Tarsier, *Tarsius spectrum*. *Evolutionary Anthropology* 11: 226-234.
- Gursky, S. (einger.): Predation Experiments on Infant Spectral Tarsiers, *Tarsius spectrum*. *Folia Primatol*.
- Gursky, S., Wright, P. & Simons, E. (Hrsg.)(im Druck 2003): *The Tarsiiformes: Origins, Taxonomy, Behavioral Ecology and Conservation*. Rutgers University Press, New Jersey.
- Hall, R. (2001): Cenozoic Reconstructions of SE Asia and the SW Pacific: Changing Patterns of Land and Sea. In: Metcalfe, I., Smith, J. M. B., Morwood, M. & Davidson, I. D. (Hrsg.): *Faunal and Floral Migrations and Evolution in SE Asia-Australasia*. A. A. Balkema (Swets & Zeitlinger) Lisse: 35-56.
- Harcourt, C. S. & Nash, L. T. (1986): Social Organization of Galagos in Kenyan Coastal Forests: I. *Galago zanzibaricus*. *Am J Primatol* 10: 339-355.

- Harcourt, C. S. & Bearder, S. K. (1989): Comparison of *Galago moholi* in Southern Afrika with *Galago zanzibaricus* in Kenya. *Int J Primatol* 10: 35-45.
- Harrison, B. (1963): Trying to Breed *Tarsius*. *Malay Nat J* 17: 218-231.
- Heiduck, S. (2002): The Use of Disturbed and Undisturbed Forest by Masked Titi Monkeys *Callicebus personatus melanochir* is Proportional to Food Availability. *Oryx* 36: 133-139.
- Hill, W. C. O. (1955): *Primates. Vol. 2: Haplorhini, Tarsioidea*. University Press, Edinburgh.
- Hill, W. C. O., Porter, A. & Southwick, M. D. (1952): The Natural History, Endoparasites and Pseudo-Parasites of the Tarsiers (*Tarsius carbonarius*) Recently Living in the Society's Menagerie. *Proc Zool Soc Lond* 122: 79-119.
- Hladik, C. M. (1979): Diet and Ecology of Prosimians. In: Doyle, G. A. & Martin, R. D. (Hrsg.): *The Study of Prosimian Behaviour*. Academic Press, New York: 333-337.
- Hladik, C. M., Charles-Dominique, P. & Petter, J. J. (1980): Feeding Strategies of Five Nocturnal Prosimians in the Dry Forest of the West Coast of Madagascar. In: Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, C. M., Pages, E., Pariente, G. F., Petter-Rousseaux, A., Petter, J. J. & Schilling, A. (Hrsg.): *Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology and Behaviour*. Academic Press, New York: 41-74.
- Holmes, D. & Phillipps, K. (1996): *The Birds of Sulawesi*. Oxford University Press, New York.
- Horsfield, J. (1821): *Zoological Researches in Java and in the Neighbouring Islands*. Kingsbury, Parbury & Allen, London.
- Hovestadt, T., Roeser, J. & Mühlenberg, M. (1991): Flächenbedarf von Tierpopulationen – als Kriterien für Maßnahmen des Biotopschutzes und als Datenbasis zur Beurteilung von Eingriffen in Natur und Landschaft. *Berichte aus der Ökologischen Forschung 1*, Forschungszentrum Jülich GmbH, Projektträger Biologie, Energie, Ökologie (Hrsg.), Jülich.
- Hubrecht, R. C. (1985): Home-Range Size and Use and Territorial Behavior in the Common Marmoset, *Callithrix jacchus jacchus*, at the Tapacura Field Station, Recife, Brazil. *Int J Primatol* 6: 533-550.
- IUCN (2002): 2002 IUCN Red List of Threatened Species. <<http://www.redlist.org>>. Downloaded on 06 March 2003.
- Izard, M. K., Wright, P. C. & Simons, E. L. (1985): Gestation Length in *Tarsius bancanus*. *Am J Primatol* 9: 327-331.
- Jablonski, N. & Crompton, R. H. (1994): Feeding Behavior, Mastication, and Tooth Wear in the Western Tarsier (*Tarsius bancanus*). *Int J Primatol* 15: 29-59.
- Jennrich, R. I. & Turner, F. B. (1969): Measurement of Non-Circular Home Range. *J Theor Biol* 22: 227-237.

- Johns, A. D. & Skorupa, J. P. (1987): Responses of Rain-Forest Primates to Habitat Disturbance: A Review. *Int J Primatol* 8: 157-191.
- Jouffroy, F.-K., Berge, C. & Niemitz, C. (1984): Comparative Study of the Lower Extremity in the Genus *Tarsius*. In: Niemitz, C. (Hrsg.): *Biology of Tarsiers*. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 167-190.
- Kappeler, P. M. (1991): Patterns of Sexual Dimorphism in Body Weight among Prosimian Primates. *Folia Primatol* 57: 132-146.
- Kawamoto, Y., Takenaka, O., Suryobroto, B. & Brotoisworo, E. (1985): Genetic Differentiation of Sulawesi Macaques. *Kyoto University Overseas Research Report of Studies on Asian Non-Human Primates* 5: 41-61.
- Kenward, R. (1987): *Wildlife Radio Tagging: Equipment, Field Techniques and Data Analysis*. Academic Press, Cambridge, New York.
- Kinnaird, M. F., O'Brien, T. G. & Suryadi, S. (1999): The Importance of Figs to Sulawesi's Imperiled Wildlife. *Trop Biodiv* 6: 5-18.
- Knaus, K. (1997): *Sulawesi*. 3. Aufl., Reise-Know-How Peter Rump, Bielefeld.
- Krebs, C. J. (1999): *Ecological Methodology*. 2. Aufl., Benjamin Cummings, Menlo Park, California.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. (1981): *An Introduction to Behavioural Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Kuhn, H.-J. & Ludwig, H.-W. (1967): Die Affenläuse der Gattung *Pedicinus*. *Z Zool Syst Evolutionsforschung* 5: 144-297.
- Lagapa, E. P. G. (1993): Population Density Estimate and Habitat Analysis of the Philippine Tarsier (*Tarsius syrichta*, Linnaeus) in Bohol. Bachelors Thesis, University of the Philippines, Los Banos.
- LeGros Clark, W. E. (1924): Notes on the Living Tarsier (*Tarsius spectrum*). *Proc Zool Soc London* 94: 217-223.
- Leksono, S. M., Masala, Y. & Shekelle, M. (1997): Tarsiers and Agriculture: Thoughts on an Integrated Management Plan. *Sulawesi Primate Newsletter* 4: 11-13.
- Levins, R. (1969): Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control. *Bull Entomol Soc Am* 15: 237-240.
- Linnaeus, C. (1758): *Systema Naturae Homiae*, ed. 10. Salvi, Stockholm, 29.
- MacArthur, R. H. & Pianka, E. R. (1966): On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am Naturalist* 100: 603-609.
- MacKinnon, J. & MacKinnon, K. (1980): The Behavior of Wild Spectral Tarsiers. *Internat J Primatol* 1: 361-379.

- MacPhee, R. D. E. & Cartmill, M. (1986): Basicranial Structures and Primate Systematics. In: Swindler, D. R. & Erwin, J. (Hrsg.): Comparative Primate Biology, Vol. 1: Systematics, Evolution and Anatomy. Alan R. Liss, New York: 219-275.
- Maier, W. (1984): Functional Morphology of the Dentition of the Tarsiidae. In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 303-318.
- Martin, R. D. (1990): Primate Origins and Evolution – A Phylogenetic Reconstruction. Chapman & Hall, London.
- Meffe, G. K. & Carroll, C. R. (Hrsg.)(1997): Principles of Conservation Biology. 2. Aufl., Sinauer Associates, Sunderland.
- Merker, S. (1999): Der Einfluß traditioneller Landnutzungsformen auf die Populationsdichten des Koboldmakis *Tarsius diana* im Regenwald Sulawesi. Diplomarbeit, Georg-August-Universität Göttingen.
- Merker, S. & Mühlenberg, M. (2000): Traditional Land Use and Tarsiers – Human Influences on Population Densities of *Tarsius diana*. Folia Primatol 71: 426-428.
- Merker, S., Yustian, I. & Mühlenberg, M. (im Druck 2003): Losing Ground But Still Doing Well - *Tarsius diana* in Human-Altered Rainforests of Central Sulawesi, Indonesia. In: Gerold, G., Fremerey, M., Guhardja, E. (Hrsg.): Land Use, Nature Conservation and the Stability of Rainforest Margins in Southeast Asia. Springer, Berlin.
- Meyer, A. B. (1896/97): Säugethiere vom Celebes- und Philippinen-Archipel. I. Abh u Ber d K Zool u Anthr-Ethn Mus Dresden 6: 1-36.
- Miller, G. S. & Hollister, F. (1921): A Review of *Tarsius spectrum* from Celebes. Proc Biol Soc Washington 34: 103.
- Mohr, E. C. J. (1933): De Bodem der Tropen in Het Algemeen en die van Ned.-Indië in Het Bijzonder. Meded Kon Ver Kol Inst A'dam Handelsmuseum 31: Dl. 1, Eerste Stuk.
- Morales, J. C. & Melnick, D. J. (1998): Phylogenetic Relationships of the Macaques Cercopithecidae: *Macaca*, as Revealed by High Resolution Restriction Site Mapping of Mitochondrial Ribosomal Genes. J of Human Evol. 34: 1-23.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974): Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons, New York, London, Sydney, Toronto.
- Mühlenberg, M. (1993): Freilandökologie. 3. Aufl., Quelle & Meyer, Heidelberg, Wiesbaden.
- Mühlenberg, M. & Hovestadt, T. (1992): Das Zielartenkonzept. NNA-Berichte 5: 36-41.
- Mühlenberg, M. & Slowik, J. (1997): Kulturlandschaft als Lebensraum. Quelle & Meyer, Wiesbaden.

- Müller, A. E. (1998): A Preliminary Report on the Social Organization of *Cheirogaleus medius* (Cheirogaleidae; Primates) in North-West Madagascar. *Folia Primatol* 69: 160-166.
- Müller-Stieß, H. & Vaterlaus, C. (1995): Telemetrie von Bilchen (Myoxidae). In: Stubbe, M., Stubbe, A. & Heidecke, D. (Hrsg.): Methoden feldökologischer Säugetierforschung, Bd. 1. Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Halle/Saale: 335-344.
- Musser, G. G. & Dagosto, M. (1987): The Identity of *Tarsius pumilus*, a Pygmy Species Endemic to the Montane Mossy Forests of Central Sulawesi. *Am Mus Novit* 2867: 1-53.
- Napier, J. R. & Napier, P. H. (1967): A Classification of Primate Locomotor Behavior. In: Napier, J. R. & Napier, P. H. (Hrsg.): A Handbook of Living Primates. Academic Press, New York, London: 385-391.
- Nash, L. T. (1986a): Social Organization of Two Sympatric Galagos at Gedi, Kenya. In: Else, J. G. & Lee, P. C. (Hrsg.): Primate Ecology and Conservation, Bd. 2. Cambridge University Press, Cambridge: 125-132.
- Nash, L. T. (1986b): Influence of Moonlight Level on Travelling and Calling Patterns in Two Sympatric Species of *Galago* in Kenya. In: Taub, D. M. & King, F. A. (Hrsg.): Current Perspectives in Primate Social Dynamics. Van Nostrand Reinhold, New York: 357-367.
- Neri-Arboleda, I., Stott, P. & Arboleda, N. P. (2002): Home Ranges, Spatial Movements and Habitat Associations of the Philippine tarsier (*Tarsius syrichta*) in Corella, Bohol. *J Zool* 257: 387-402.
- Newton, J. (1986): The Sparrowhawk. Poyser, Carlton.
- Niemitz, C. (1974): A Contribution to the Postnatal Behavioural Development of *Tarsius bancanus* Horsfield, 1821, Studied in Two Cases. *Folia Primatol* 21: 250-276.
- Niemitz, C. (1977): Zur Funktionsmorphometrie und Biometrie der Gattung *Tarsius* Storr, 1780 – Herleitung von Evolutionsmechanismen bei einem Primaten. *Cour Forsch-Inst Senckenberg* 25: 1-161.
- Niemitz, C. (1979): Outline of the Behavior of *Tarsius bancanus*. In: Doyle, G. A. & Martin, R. D. (Hrsg.): The Study of Prosimian Behavior, Academic Press, New York: 631-660.
- Niemitz, C. (1984a): An Investigation and Review of the Territorial Behaviour and Social Organisation of the Genus *Tarsius*. In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 117-127.
- Niemitz, C. (1984b): Vocal Communication of Two Tarsier Species (*Tarsius bancanus* and *Tarsius spectrum*). In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 129-141.

- Niemitz, C. (1984c): Taxonomy and Distribution of the Genus *Tarsius* Storr, 1780. In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 1-16.
- Niemitz, C. (1984d): Locomotion and Posture of *Tarsius bancanus*. In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 191-225.
- Niemitz, C. (1984e): Synecological Relationships and Feeding Behaviour of the Genus *Tarsius*. In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 59-75.
- Niemitz, C. (1984f): Activity Rhythms and Use of Space in Semi-Wild Bornean Tarsiers, with Remarks on Wild Spectral Tarsiers. In: Niemitz, C. (Hrsg.): Biology of Tarsiers. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 85-115.
- Niemitz, C. (1985): Leaping Locomotion and the Anatomy of the Tarsier. In: Kondo, S. (Hrsg.): Primate Morphophysiology, Locomotor Analyses and Human Bipedalism. University of Tokyo Press, Tokyo: 235-250.
- Niemitz, C. (1999a): Der Weltmeister im Rückwärtssprung – Höchstleistungen im Springen. In: Ganslöfer, U. (Hrsg.): Die unglaublichen Fähigkeiten der Tiere. Filander, Fürth: 239-254.
- Niemitz, C. (1999b): Frühe Vorläufer – Affen und Hominiden. In: Brockhaus Mensch, Natur, Technik (Hrsg.): Vom Urknall zum Menschen. F. A. Brockhaus GmbH, Leipzig, Mannheim.
- Niemitz, C., Nietsch, A., Warter, S. & Rumpler, Y. (1991): *Tarsius diana*: A New Primate Species from Central Sulawesi (Indonesia). Folia Primatol 56: 105-116.
- Nietsch, A. (1993): Beiträge zur Biologie von *Tarsius spectrum* in Sulawesi. Dissertation, Freie Universität Berlin.
- Nietsch, A. (1999): Duet Vocalizations Among Different Populations of Sulawesi Tarsiers. Int J Primatol 20: 567-583.
- Nietsch, A. & Kopp, M.-L. (1998): Role of Vocalization in Species Differentiation of Sulawesi Tarsiers. Folia Primatol 69(suppl. 1): 371-378.
- Nietsch, A. & Niemitz, C. (1991): Use of Habitat and Space in Free-Ranging *Tarsius spectrum*. Abstracts of the 2nd Congress of the GfP, Primate Report 31: 27-28.
- Nietsch, A. & Niemitz, C. (1992): Indication for Facultative Polygamy in Free-Ranging *Tarsius spectrum* Supported by Morphometric Data. Int Primatol Soc Abstracts, Strasbourg: 318.
- Nijssen, E. C. & Sterck, E. H. M. (1999): Effects of Human Disturbance on Callitrichid Social Organization. Posterpräsentation, 6. Kongreß der Gesellschaft für Primatologie, 18.-21. August 1999, Utrecht.

- Noble, G. K. (1939): The Role of Dominance in the Social Life of Birds. *Auk* 56: 263-273.
- Pallas, P. S. (1778): *Nov. spec. quad. et glirium ordinae, cum illustrationibus variis complurium ex hoc ordine animalium*. Walther, Erlangen: 275.
- Paterson, H. E. H. (1985): The Recognition Concept of Species. In: Vrba, E. S. (Hrsg.): *Species and speciation*. Transvaal Museum, Pretoria: 21-29.
- Peters, A. & Preuschoft, H. (1984): External Biomechanics of Leaping in *Tarsius* and its Morphological and Kinematic Consequences. In: Niemitz, C. (Hrsg.): *Biology of Tarsiers*. Gustav Fischer, Stuttgart, New York: 303-318.
- Petter-Rousseaux, A. (1980): Seasonal Activity Rhythms, Reproduction, and Body Weight Variations in Five Sympatric Nocturnal Prosimians, in Simulated Light and Climatic Conditions. In: Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, C. M., Pages, E., Pariente, G. F., Petter-Rousseaux, A., Petter, J. J. & Schilling, A. (Hrsg.): *Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology and Behaviour*. Academic Press, New York: 137-152.
- Petter, J.- J. & Petter-Rousseaux, A. (1979): Classification of the Prosimians. In: Doyle, G. A. & Martin, R. D. (Hrsg.): *The Study of Prosimian Behavior*. Academic Press, New York: 1-37.
- Pocock, R. I. (1918): On the External Characters of the Lemurs and of *Tarsius*. *Proc Zool Soc London*: 19-53.
- Pollock, J. I. (1979): Spatial Distribution and Ranging Behavior in Lemurs. In: Doyle, G. A. & Martin, R. D. (Hrsg.): *The Study of Prosimian Behavior*. Academic Press, New York: 359-409.
- Primack, R. B. (1995): *Naturschutzbiologie*. Spektrum, Akad Verl, Heidelberg, Berlin, Oxford.
- Pulliam, H. R. (1988): Sources, Sinks and Population Regulation. *Am Naturalist* 132: 652-661.
- Radespiel, U. (2000): Sociality in the Gray Mouse Lemur (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. *Am J Primatol* 51: 21-40.
- Radhakrishna, S. & Singh, M. (2002): Home Range and Ranging Patterns in the Slender Loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*). *Primates* 43: 237-248.
- Remane, A., Storch, V. & Welsch, U. (1989): *Kurzes Lehrbuch der Zoologie*. 6. Aufl., Gustav Fischer, Stuttgart, New York.
- Richard, A. F. (1987): Malagasy Prosimians: Female Dominance. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W. & Struhsaker, T. T. (Hrsg.): *Primate Societies*, University of Chicago Press, Chicago: 25-33.

- Roberts, M. (1994): Growth, Development, and Parental Care in the Western Tarsier (*Tarsius bancanus*) in Captivity: Evidence for a "Slow" Life-History and Nonmonogamous Mating System. *Int J Primatol* 15: 1-27.
- Rowe, N. (1996): *The Pictorial Guide to the Living Primates*. Pogonias Press, East Hampton, New York.
- Schläpfer, A. (1988): Populationsökologie der Feldlerche *Alauda arvensis* in der intensiv genutzten Agrarlandschaft. *Der Ornith Beobachter* 85: 309-371.
- Schmelting, B., Ehresmann, P., Lutermann, H., Randrianambinina, B. & Zimmermann, E. (1999): Reproduction of Two Sympatric Mouse Lemur Species (*Microcebus murinus*, *M. ravelobensis*) in North-West Madagascar. First Results of a Long Term Study. Posterpräsentation, 6. Kongreß der Gesellschaft für Primatologie, 18.-21. August 1999, Utrecht.
- Schmitz, J., Ohme, M. & Zischler, H. (2001): SINE Insertions in Cladistic Analyses and the Phylogenetic Affiliations of *Tarsius bancanus* to Other Primates. *Genetics* 157: 777-784.
- Schmitz, J., Ohme, M. & Zischler, H. (2002): The Complete Mitochondrial Sequence of *Tarsius bancanus*: Evidence for an Extensive Nucleotide Compositional Plasticity of Primate Mitochondrial DNA. *Mol Biol Evol* 19: 544-553.
- Schwab, D. (2000): A Preliminary Study of Spatial Distribution and Mating System of Pygmy Mouse Lemurs (*Microcebus cf myoxinus*). *Am J Primatol* 51: 41-60.
- Schwartz, J. H. (1986): Primate Systematics and a Classification of the Order. In: Swindler, D. R. & Erwin, J. (Hrsg.): *Comparative Primate Biology*, Vol. 1: Systematics, Evolution and Anatomy. Alan R. Liss, New York: 1-41.
- Shekelle, M. (2003): *Taxonomy and Biogeography of Eastern Tarsiers*. PhD-Dissertation, Washington University, Saint Louis, USA.
- Shekelle, M. (im Druck 2003): Distribution of Tarsier Acoustic Forms, North and Central Sulawesi: With Notes on the Primary Taxonomy of Sulawesi's Tarsiers. In: Gursky, S., Wright, P. & Simons, E. (Hrsg.): *The Tarsiiformes: Origins, Taxonomy, Behavioral Ecology and Conservation*. Rutgers University Press, New Jersey.
- Shekelle, M., Leksono, S. M., Ichwan, L. L. S. & Masala, Y. (1997): The Natural History of the Tarsiers of North and Central Sulawesi. *Sulawesi Primate Newsletter* 4(2): 4-11
- Shoshani, J., Groves, C. P., Simons, E. L. & Gunnell, G. F. (1996): Primate Phylogeny: Morphological vs. Molecular Results. *Mol Phylogenet Evol* 5: 102-154.
- Sody, H. J. V. (1949): Notes on Some Primates, Carnivora and the Babirusa from the Indo-Malayan and Indo-Australian Regions. *Treubia* 20: 138-143.
- Soini, P. (1982): Ecology and Population Dynamics of the Pygmy Marmoset, *Cebuella pygmaea*. *Folia Primatol* 39: 1-21.

- Southwood, T. R. E. & Henderson, P. A. (2000): *Ecological Methods*. 3. Aufl., Blackwell, Oxford.
- Sprankel, H. (1965): Untersuchungen an *Tarsius*. I. Morphologie des Schwanzes nebst ethologischen Bemerkungen. *Folia Primatol* 3: 153-188.
- Sterling, E. J., Nguyen, N. & Fashing, P. (2000): Spatial Patterning in Nocturnal Prosimians: A Review of Methods and Relevance to Studies of Sociality. *Am J Primatol* 51: 3-19.
- Stevenson, M. F. & Rylands, A. B. (1981): The Marmosets, Genus *Callithrix*. In: Mittermeier, R. A. & Coimbra-Filho, A. F. (Hrsg.): *Ecology and Behaviour of Neotropical Primates*, Vol. 2. Academia Brasileira de Ciencias, Rio de Janeiro: 131-222.
- Supriatna, J. & Wahyono, E. H. (2000): *Panduan Lapangan Primata Indonesia*. Yayasan Obor Indonesia, Jakarta.
- Sussman, R. (1999): *Primate Ecology and Social Structure*, Vol. 1: Lemurs, Lorises and Tarsiers. Pearson Custom, New York.
- Thiollay, J.-M. & Rahman, Z. (2002): The Raptor Community of Central Sulawesi: Habitat Selection and Conservation Status. *Biol Conserv* 107: 111-122.
- Thompson, H. R. (1956): Distribution of Distance to *n*th Nearest Neighbour in a Population of Randomly Distributed Individuals. *Ecology* 37: 391-394.
- Tremble, M., Muskita, Y. & Supriatna, J. (1993): Field Observations of *Tarsius diana*e at Lore Lindu National Park, Central Sulawesi, Indonesia. *Trop Biodivers* 1: 67-76.
- Tufto, J., Andersen, R. & Linnell, J. (1996): Habitat Use and Ecological Correlates of Home Range Size in a Small Cervid: the Roe Deer. *J Anim Ecol* 65: 715-724.
- Ulmer, F. A. (1960): A Longevity Record for the Mindanao Tarsier. *J Mammal* 41: 512.
- Village, A. (1982): The Home Range and Density of Kestrels in Relation to Vole Abundance. *J Anim Ecol* 51: 413-428.
- Wehner, R. & Gehring, W. (1995): *Zoologie*. 23. Aufl., Thieme, Stuttgart, New York.
- White, G. C. & Garrott, R. A. (1990): *Analysis of Wildlife Radio-Tracking Data*. Academic Press, San Diego.
- Whitmore, T. C. (1984): *Tropical Rain Forests of the Far East*. 2. Aufl., Oxford University Press, Oxford.
- Whitmore, T. C. (1990): *An Introduction to Tropical Rain Forests*. Oxford University Press, Oxford.
- Whitten, A. J., Mustafa, M. & Henderson, G. S. (1988): *The Ecology of Sulawesi*. Gadjah Madah University Press, Yogyakarta.

- Wilson, E. O. (1995): Der Wert der Vielfalt. Piper, München.
- Wolfheim, J. H. (Hrsg.) (1983): Primates of the World: Distribution, Abundance, and Conservation. University of Washington Press, Seattle.
- Wright, P. C., Toyama, L. M. & Simons, E. L. (1986a): Courtship and Copulation in *Tarsius bancanus*. Folia Primatol 46: 142-148.
- Wright, P. C., Izard, M. K. & Simons, E. L. (1986b): Reproductive Cycles in *Tarsius bancanus*. Am J Primatol 11: 207-215.
- Wright, P. C., Haring, D., Simons, E. L. & Andau, P. (1987): Tarsiers: A Conservation Perspective. Prim Conserv 8: 51-54.
- Yustian, I. (2002): Pohon Tempat Tidur dan Kepadatan Relatif Populasi *Tarsius diana* Niemitz et al. 1991 Pada Habitat Yang Terpengaruh Aktivitas Manusia di Taman Nasional Lore Lindu, Sulawesi Tengah. M.Sc. Thesis, Universitas Indonesia, Jakarta.
- Yustian, I., Merker, S., Supriatna, J. & Andayani, N. (einger.): Relative Population Densities of *Tarsius diana* Niemitz et al. 1991 in Man-Influenced Habitats of Lore Lindu National Park, Central Sulawesi, Indonesia. Am J Primatol.

8 Anhang

8.1 Tabellenverzeichnis

Tab. 3-1: Telemetriedaten der 30 besenderten Tarsier	38
Tab. 3-2: Überlappung der Aktionsräume der Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e	42
Tab. 3-3: Pro Nacht (18.00 Uhr bis 06.00 Uhr) zurückgelegte Strecke	43
Tab. 3-4: Pro Nacht genutzter Anteil des Aktionsraumes von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	45
Tab. 3-5: Mittlere Abstände zwischen den Tarsier-Schlafbäumen und errechnete Gruppendichte	46
Tab. 3-6: Durchschnittliche Zusammensetzung sozialer Gruppen von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	50
Tab. 3-7: Absolute Populationsdichten von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	51
Tab. 3-8: Dichte horizontaler und vertikaler, 1-4 cm dicker Gehölze in fünf Habitaten	56
Tab. 3-9: Pearson-Korrelation der Habitatparameter Substratdichte, Insektenabundanz und Störungsgrad mit den Populationsparametern Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke und Populationsdichte	61
Tab. 4-1: Populationsdichten von Koboldmakis und ausgewählten arborikolen, nachtaktiven Halbaffen ähnlicher Größe wie <i>Tarsius</i>	86
Tab. 8-1: Individuenzahlen und Fangraten (Fänge/12 h /12 m Netz) von Vögeln in vier unterschiedlich gestörten Habitaten des Lore-Lindu-Nationalparks	129
Tab. 8-2: Liste der in den Naturwaldgebieten (H1-H4) mittels der PCQ-Methode an je 16 Zufallspunkten pro Habitat registrierten Baumarten (dbh>10 cm)	131
Tab. 8-3: Störungsparameter H1 (Primärwald)	133
Tab. 8-4: Störungsparameter H2 (leicht gestörter Wald)	133
Tab. 8-5: Störungsparameter H3 (mittelmäßig gestörter Wald)	134
Tab. 8-6: Störungsparameter H4 (mittelmäßig gestörter Wald)	134
Tab. 8-7: Störungsparameter H5 (stark gestörter Wald)	135
Tab. 8-8: Durchschnittliche absolute Werte für Störungsparameter pro 10x10 m-Quadrat	135
Tab. 8-9: Relative Größe der einzelnen Störungsparameter und Umrechnung in den Störungsindex S_i	135

8.2 Abbildungsverzeichnis

Abb. 2-1: Verbreitung der Gattung <i>Tarsius</i>	8
Abb. 2-2: Adultes Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e	12
Abb. 2-3: Der Lore-Lindu-Nationalpark auf Sulawesi, Indonesien.	15
Abb. 2-4: Klimadaten für die Feldstation Kamarora, Lore-Lindu-Nationalpark, Sulawesi, für die Zeit von Oktober 2000 bis Januar 2002	16
Abb. 2-5: Geographische Position und Höhe der fünf Untersuchungsflächen	18
Abb. 2-6: Darstellung der Messung der Kopf-Rumpf-Länge (von der Nasenspitze bis zur Schwanzwurzel) am Körper eines sulawesischen Tarsiers	22
Abb. 2-7: Skizze zur Veranschaulichung der Umrechnung von Distanzen zwischen den Gruppen in Populationsdichten	30
Abb. 3-1: Aktionsräume von sechs Paaren von <i>Tarsius diana</i> e im Primärwald (H1)	34
Abb. 3-2: Aktionsraumgrößen der Männchen und Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e im Primärwald (H1)	35
Abb. 3-3: Verhältnis zwischen berechneten Aktionsraumgrößen der sechs telemetrierten Weibchen (W1-6) im Primärwald (H1) und Anzahl der Peilungen pro Tier	36
Abb. 3-4: Aktionsräume von sechs adulten Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e im Primärwald (H1)	39
Abb. 3-5: Aktionsräume von sechs adulten Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e im leicht gestörten Wald (H2)	39
Abb. 3-6: Aktionsräume von sechs adulten Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e im mittelmäßig gestörten Wald (H3)	40
Abb. 3-7: Aktionsräume von sechs adulten Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e im stark gestörten Wald (H5)	40
Abb. 3-8: Größen der Aktionsräume der Weibchen in vier Habitaten	41
Abb. 3-9: Mittlere nächtliche Wegstrecken der Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	43
Abb. 3-10: Habitatnutzung durch ein Männchen von <i>Tarsius diana</i> e (H1M1) im Primär- wald (H1) während der Nacht vom 01./02.11.2000 (18.00 Uhr bis 06.00 Uhr)	44
Abb. 3-11: Mittlere Entfernung zu den drei nächsten Nachbargruppen (Balken) und daraus berechnete relative Populationsdichte (Punkte) in fünf Habitaten	47
Abb. 3-12: Vergleich der Populationsdichten im Gebiet Kamarora zwischen 1998 und 2001	48
Abb. 3-13: Größen sozialer Gruppen von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	49
Abb. 3-14: Körpermasse der telemetrierten Koboldmakis im Primärwald (H1).	51
Abb. 3-15: Körpermasse der gefangenen subadulten und adulten Koboldmakis in vier Habitaten	52
Abb. 3-16: Kopf-Rumpf-Länge der adulten Männchen und Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	53
Abb. 3-17: Anzahl der Ektoparasiten pro adultem oder subadultem Individuum von <i>Tarsius diana</i> e in vier Habitaten	54
Abb. 3-18: Vergleich der Abundanz von Gehölzen unterschiedlicher Größen- und Neigungsklassen (n=365) mit deren Nutzung durch <i>Tarsius diana</i> e (n=152)	55
Abb. 3-19: Gesamtdichte horizontaler und vertikaler, 1-4 cm dicker Gehölze in fünf Habitaten	57
Abb. 3-20: Abundanz von Insekten in fünf Habitaten	58
Abb. 3-21: Intensität anthropogener Störungen in fünf Habitaten	59
Abb. 3-22: Lineare Regression der Habitatparameter und der drei Populationsparameter Aktionsraumgröße, nächtliche Wegstrecke und Populationsdichte	60

Abb. 3-23: Niederschlagsmenge, Insektenabundanz und Aktionsraumgrößen von <i>Tarsius diana</i> e in Kamarora, Sulawesi, zwischen Oktober 2000 und Oktober 2001	63
Abb. 3-24: a) Veränderung der 3-Tages-Aktionsraumgrößen zweier Weibchen (W4 und W5) von <i>Tarsius diana</i> e im Primärwald (H1) zwischen Oktober 2000 und April 2001; b) Darstellung der Aktionsräume	64
Abb. 3-25: a) Veränderung der 10-Tages-Aktionsraumgrößen dreier Weibchen (W3, W4 und W5) von <i>Tarsius diana</i> e im mittelmäßig gestörten Wald (H3) zwischen Juli und September 2001; b) Darstellung der Aktionsräume	64
Abb. 3-26: Durchschnittlicher Aktivitätsrhythmus aller telemetrierten Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e	65
Abb. 3-27: Durchschnittlicher Aktivitätsrhythmus der telemetrierten Weibchen (n=6) und Männchen (n=6) von <i>Tarsius diana</i> e im Primärwald (H1)	66
Abb. 3-28: Abstände zwischen verpaarten Männchen und Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e im Primärwald (H1) während der Nacht	67
Abb. 3-29: Regelmäßige Schlafplätze von <i>Tarsius diana</i> e im Gebiet um Kamarora, Sulawesi	68
Abb. 3-30: Vegetationsstrukturen im stark gestörten Gebiet (H5)	70
Abb. 3-31: Abundanz bestimmter Vegetationsstrukturen im stark gestörten Gebiet (H5) und ihre Nutzung durch sechs Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e (W1-W6)	71
Abb. 8-1: Individuenzahlen verschiedener (systematischer) Familien gefangener Fledermäuse in vier unterschiedlich gestörten Habitaten des Lore-Lindu-Nationalparks	129
Abb. 8-2: Relative Größen als Störungsanzeiger gewählter Habitatparameter in fünf Tarsier-Habitaten des Lore-Lindu-Nationalparks, Sulawesi	135
Abb. 8-3: <i>Tarsius diana</i> e	137
Abb. 8-4: Weibchen von <i>Tarsius diana</i> e (H3W4) mit Sender	137
Abb. 8-5: Kakaopflanzung	138
Abb. 8-6: Kakaopflanzung mit <i>Gliricidia sepium</i> als Schattenspender	138

8.3 Avi- und Fledermausfauna

Tab. 8-1: Individuenzahlen und Fangraten (Fänge/12 h/12 m Netz) von Vögeln in vier unterschiedlich gestörten Habitaten des Lore-Lindu-Nationalparks – Nomenklatur nach Holmes & Phillipps (1996).

Habitat - Störungsgrad	H1 - ohne	H2 – gering	H3 - mittel	H5 - stark
Zeitaufwand, h/12 m	640	320	140	120
Black-faced Munia <i>Lonchura molucca</i>				1 (0,10)
Crimson Sunbird <i>Aethopyga siparaja</i>				1 (0,10)
Hair-crested Drongo <i>Dicrurus hottentottus</i>			1 (0,09)	
Mangrove Blue Flycatcher <i>Cyornis rufigastrea</i>	5 (0,09)	1 (0,04)		
Red-backed Thrush <i>Zoothera erythronota</i>		1 (0,04)		
Red-bellied Pitta <i>Pitta erythrogaster</i>		1 (0,04)		
Rufous-throated Flycatcher <i>Ficedula rufigula</i>	9 (0,17)	7 (0,26)	1 (0,09)	1 (0,10)
Rusty-bellied Fantail <i>Rhipidura teysmanni</i>	3 (0,06)	1 (0,04)		
Speckled Boobook <i>Ninox punctulata</i>	1 (0,02)			1 (0,10)
Sulawesi Babbler <i>Trichastoma celebense</i>	2 (0,04)	1 (0,04)	4 (0,34)	1 (0,10)
Sulawesi Dwarf Kingfisher <i>Ceyx fallax</i>	1 (0,02)	1 (0,04)		
Sulphur Bellied Whistler <i>Pachycephala sulfuriventer</i>	1 (0,02)	1 (0,04)		

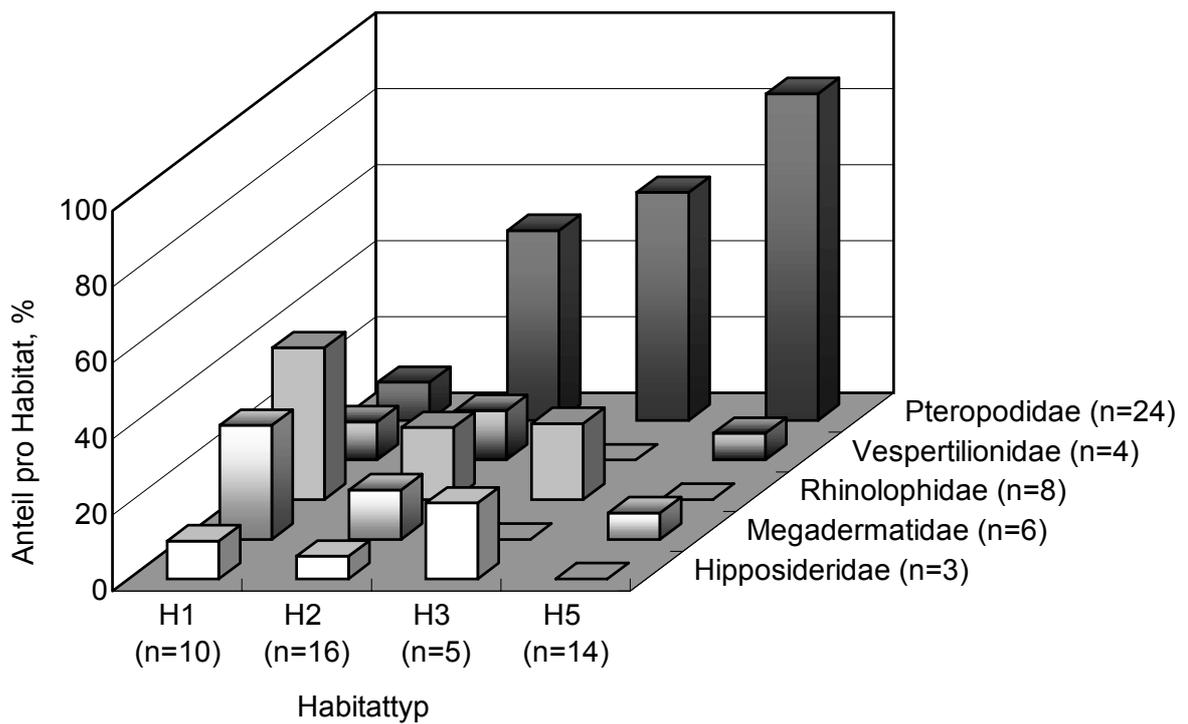


Abb. 8-1: Individuenzahlen verschiedener (systematischer) Familien gefangener Fledermäuse in vier unterschiedlich gestörten Habitaten des Lore-Lindu-Nationalparks – H1: ungestört, H2: leicht gestört, H3: mittelmäßig gestört, H5: stark gestört.

8.4 Baumartenspektrum in H1-H4

Tab. 8-2 (diese und folgende Seite): Liste der in den Naturwaldgebieten (H1-H4) mittels der PCQ-Methode an je 16 Zufallspunkten pro Habitat registrierten Baumarten (dbh>10 cm) – Der Importance Value Index (IVI) wurde nach Brower et al. (1990) berechnet.

Nr.	Art	Familie	Importance Value Index (IVI)			
			H1	H2	H3	H4
1	<i>Acalypha caturus</i>	Euphorbiaceae			3,46	6,87
2	Annonaceae sp.1	Annonaceae	3,56			
3	<i>Anthocephalus</i> sp.	Rubiaceae			4,93	
4	<i>Antidesma cumingii</i>	Euphorbiaceae		4,03	6,57	19,90
5	<i>Areca vestaria</i>	Arecaceae	3,45			
6	<i>Arenga pinnata</i>	Arecaceae			9,52	12,01
7	<i>Bambusa</i> sp.	Poaceae			10,28	11,80
8	<i>Calophyllum</i> sp. A	Hypericaceae	10,46	7,50		12,75
9	<i>Calophyllum</i> sp. B	Hypericaceae		4,10		
10	<i>Cananga odorata</i>	Annonaceae		11,77	7,95	10,31
11	<i>Capparis pubiflora</i>	Capparaceae	6,80	6,90		
12	<i>Caryota</i> sp.	Arecaceae	3,43			
13	<i>Chionanthus cordulatus</i>	Oleaceae		3,41		
14	<i>Cryptocarya infectoria</i>	Lauraceae	17,11	16,59	10,61	20,59
15	<i>Dendrocnide</i> sp.	Urticaceae	3,50			
16	<i>Didymocheton nutans</i>	Meliaceae	8,85	3,70		
17	<i>Dillenia serrata</i>	Dilleniaceae		3,53	8,49	
18	<i>Dillenia</i> sp. A	Dilleniaceae		3,50		
19	<i>Duabanga moluccana</i>	Sonneratiaceae	5,60			
20	<i>Dysoxylum</i> sp.	Meliaceae	27,76	18,71	7,66	18,67
21	<i>Elmerillia</i> sp.	Magnoliaceae	25,12	32,02	7,54	18,38
22	<i>Endiandra sulawesii</i>	Lauraceae	9,13	10,71		5,35
23	<i>Erythrina variegata</i>	Fabaceae			8,18	
24	<i>Ficus annulata</i>	Moraceae			15,82	
25	<i>Ficus callophylla</i>	Moraceae			15,82	
26	<i>Ficus caulocarpa</i>	Moraceae		16,19		
27	<i>Ficus chrysolepis</i>	Moraceae	30,13	4,31		
28	<i>Ficus miquelli</i>	Moraceae			3,31	
29	<i>Ficus obscura</i>	Moraceae				13,69
30	<i>Ficus obscura</i> var. <i>angustata</i>	Moraceae			3,24	
31	<i>Ficus obscura</i> var. <i>kuntleri</i>	Moraceae		3,48		
32	<i>Ficus variegata</i>	Moraceae			7,34	
33	<i>Garcinia segmentata</i>	Clusiaceae			10,71	
34	<i>Horsfieldia glabra</i>	Myristicaceae	3,46	15,85	14,16	11,72
35	<i>Lansium</i> sp.	Meliaceae		7,93		
36	<i>Lepiniopsis ternatensis</i>	Apocynaceae	11,52	3,95		
37	Liliaceae sp. 1	Liliaceae	7,74			
38	<i>Litsea densiflora</i>	Lauraceae	3,52	4,54		8,05
39	<i>Litsea</i> sp. A	Lauraceae	4,58			
40	<i>Macaranga hispida</i>	Euphorbiaceae		4,39		

Tab. 8-2 fortgesetzt

Nr.	Art	Familie	Importance Value Index (IVI)			
			H1	H2	H3	H4
41	<i>Macaranga mappa</i>	Euphorbiaceae		3,41	6,73	8,16
42	<i>Macaranga</i> sp. A	Euphorbiaceae				3,43
43	<i>Mallotus</i> sp.	Euphorbiaceae				11,72
44	<i>Manilkara celebica</i>	Sapotaceae	4,68			
45	<i>Mussaendopsis beccariana</i>	Rubiaceae	4,13			
46	<i>Myristica koordersii</i>	Myristicaceae	6,25	8,18	12,36	6,59
47	<i>Myrtaceae</i> sp.1	Myrtaceae	3,47			
48	<i>Nauclea obtusa</i>	Rubiaceae		3,78	11,15	
49	<i>Nauclea orientalis</i>	Rubiaceae		3,89	7,45	14,43
50	<i>Octomeles</i> sp.	Datiscaceae	14,48	17,04	13,69	12,69
51	<i>Orophea celebica</i>	Annonaceae	13,07	3,63	3,39	6,99
52	<i>Oroxylum indicum</i>	Bignoniaceae			9,29	
53	<i>Palaquium</i> sp. A	Sapotaceae	3,90	31,49	23,34	17,96
54	<i>Palaquium</i> sp. B	Sapotaceae	5,76	8,73	11,63	4,07
55	<i>Pandanus</i> sp	Pandanaceae	3,43			3,35
56	<i>Pangium edule</i>	Flacourtiaceae			3,28	
57	<i>Pentaspadon montleyi</i>	Anacardiaceae			8,87	
58	<i>Phoebe cuneata</i>	Lauraceae	3,53	5,70		9,07
59	<i>Pinanga</i> sp.	Arecaceae	3,46			
60	<i>Pisonia umbellifera</i>	Nyctaginaceae	6,90		3,37	
61	<i>Pterospermum celebicum</i>	Sterculiaceae	15,74	11,12	23,07	
62	<i>Syzygium</i> sp. A	Myrtaceae	3,52	4,51		11,55
63	<i>Syzygium</i> sp. B	Myrtaceae	3,51		3,25	10,17
64	<i>Syzygium</i> sp. C	Myrtaceae	3,43	6,91		
65	<i>Syzygium</i> sp. D	Myrtaceae	3,75			
66	<i>Turpinia</i> sp.	Staphyleaceae	4,37	4,48		
67	<i>Vitex glabrata</i>	Verbenaceae			3,54	
68	<i>Zanthoxylum rhetsa</i>	Rutaceae	6,89			9,70
		Summe	300,00	300,00	300,00	300,00

8.5 Berechnung des Störungsgrades

Tab. 8-3: Störungsparameter H1 (Primärwald) – Daten für 16 zufällig ausgewählte 10x10 m-Quadrate.

Zufalls- punkt	Stümpfe	Exotische Gehölze	Rattan >3 m		Rattan <3 m		Moos- grenze, m	Bäume mit dbh>50 cm	Epiphyten in h<5 m
			kletternd	Busch	kletternd	Busch			
1	0	0	0	4	0	7	15	1	4
2	0	0	2	2	2	6	18	1	2
3	8	0	1	0	0	7	10	0	3
4	0	0	0	2	0	4	5	0	3
5	3	0	2	4	4	3	9	1	2
6	0	0	1	3	1	7	15	0	5
7	0	0	1	3	1	1	12	0	4
8	0	0	0	7	1	11	20	1	6
9	0	0	3	0	2	17	11	1	6
10	11	0	2	5	1	9	5	0	1
11	0	0	2	3	2	13	8	1	3
12	0	0	0	3	1	3	12	1	2
13	0	0	1	3	1	7	12	1	1
14	0	0	3	1	14	16	17	1	5
15	13	0	1	1	1	5	14	0	4
16	5	0	0	0	1	2	12	1	2

Tab. 8-4: Störungsparameter H2 (leicht gestörter Wald) – Daten für 16 zufällig ausgewählte 10x10 m-Quadrate.

Zufalls- punkt	Stümpfe	Exotische Gehölze	Rattan >3 m		Rattan <3 m		Moos- grenze, m	Bäume mit dbh>50 cm	Epiphyten in h<5 m
			kletternd	Busch	kletternd	Busch			
1	0	0	0	2	3	11	6	0	1
2	0	0	0	1	0	8	8	0	2
3	10	0	3	0	2	7	8	1	1
4	3	0	0	0	0	0	8	0	0
5	4	11	1	0	3	6	5	1	0
6	0	6	1	0	5	8	12	0	1
7	2	0	3	1	2	4	5	0	0
8	4	7	2	0	1	10	9	0	6
9	2	0	0	0	3	4	6	0	4
10	3	5	3	0	6	7	6	0	0
11	0	3	1	0	1	4	15	1	2
12	16	0	2	0	6	9	15	1	3
13	4	0	1	0	6	7	12	1	2
14	2	0	2	1	6	11	10	0	4
15	0	0	1	0	2	6	8	0	0
16	6	3	0	0	1	5	20	1	2

Tab. 8-5: Störungsparameter H3 (mittelmäßig gestörter Wald) – Daten für 16 zufällig ausgewählte 10x10 m-Quadrate.

Zufalls- punkt	Stümpfe	Exotische Gehölze	Rattan >3 m		Rattan <3 m		Moos- grenze, m	Bäume mit dbh>50 cm	Epiphyten in h<5 m
			kletternd	Busch	kletternd	Busch			
1	17	3	0	0	0	0	6	0	0
2	4	10	0	0	0	2	8	1	3
3	8	14	0	0	5	8	5	1	7
4	11	4	0	0	0	0	2	1	1
5	0	8	0	0	0	2	5	0	2
6	11	25	0	0	0	0	1	1	0
7	0	20	0	0	0	0	4	0	0
8	2	4	0	0	0	0	0	0	0
9	4	7	0	0	0	3	3	0	0
10	4	2	3	1	1	3	2	0	0
11	43	1	0	0	0	0	5	0	0
12	8	27	1	0	1	0	1	1	0
13	9	6	0	0	1	0	4	0	0
14	2	12	0	0	0	0	0	0	0
15	10	9	0	0	0	1	2	1	4
16	14	12	0	0	0	0	1	0	0

Tab. 8-6: Störungsparameter H4 (mittelmäßig gestörter Wald) – Daten für 16 zufällig ausgewählte 10x10 m-Quadrate.

Zufalls- punkt	Stümpfe	Exotische Gehölze	Rattan >3 m		Rattan <3 m		Moos- grenze, m	Bäume mit dbh>50 cm	Epiphyten in h<5 m
			kletternd	Busch	kletternd	Busch			
1	8	9	0	2	1	5	2	0	0
2	9	0	1	1	7	6	5	1	0
3	6	9	0	0	0	0	4	0	0
4	5	0	2	2	6	16	9	0	0
5	12	7	0	0	3	2	12	0	6
6	20	6	0	1	0	2	2	0	1
7	16	2	0	0	0	4	0	1	0
8	2	1	0	1	0	3	2	0	0
9	5	7	0	0	4	0	7	1	3
10	15	8	0	1	0	2	3	0	3
11	29	4	0	1	0	0	2	0	2
12	6	5	0	0	0	5	1	0	0
13	15	9	0	0	1	0	10	1	2
14	6	7	0	0	4	3	2	0	3
15	22	4	3	0	9	6	6	0	1
16	8	0	0	1	5	5	2	0	0

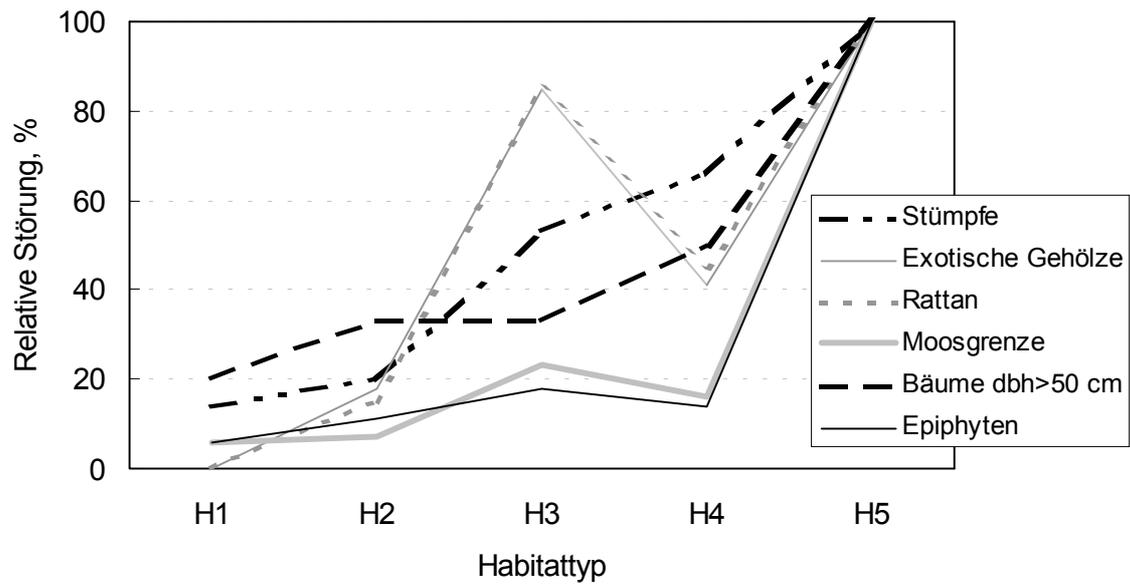


Abb. 8-2: Relative Größen als Störungsanzeiger gewählter Habitatparameter in fünf Tarsier-Habitaten des Lore-Lindu-Nationalparks, Sulawesi – Als maximale Störung wird der jeweils höchste (Stümpfe, exotische Gehölze) bzw. niedrigste (Rattan, Bäume dbh>50 cm, Epiphyten, Moosgrenze) durchschnittliche Wert eines Parameters in den fünf Gebieten gezählt.

8.6 Fotografien



Abb. 8-3: *Tarsius diana* – Links: Weibchen H1F5, rechts: Männchen H1M5.



Abb. 8-4: Weibchen von *Tarsius diana* (H3W4) mit Sender.

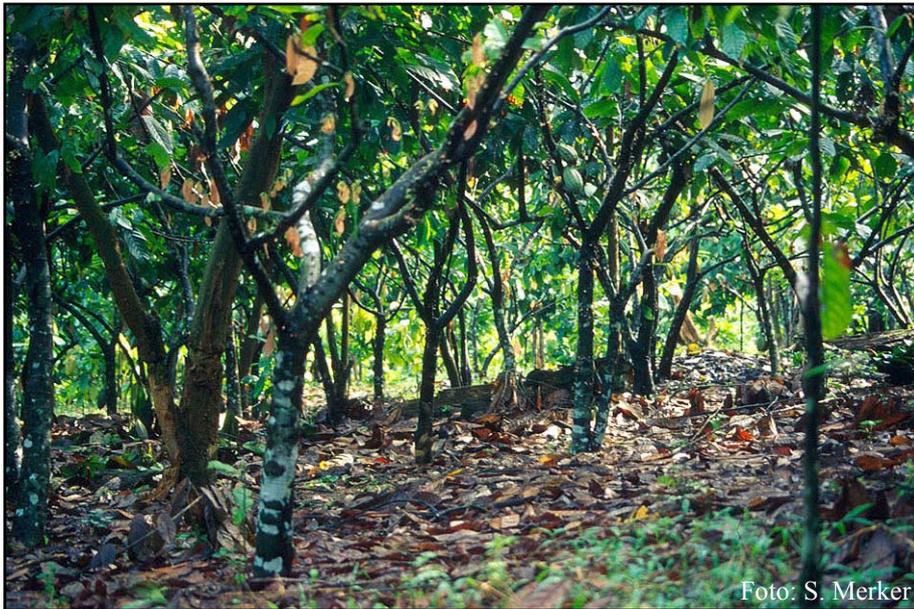


Foto: S. Merker

Abb. 8-5: Kakaopflanzung – H5: stark gestörtes Tarsierhabitat.



Foto: S. Merker

Abb. 8-6: Kakaopflanzung mit *Gliricidia sepium* als Schattenspenden – H5: stark gestörtes Tarsierhabitat.

Lebenslauf

Name: Stefan Merker

Geburtsdatum: 12.12.1973

Geburtsort: Erfurt

Staatsangehörigkeit: deutsch

Schulbildung:

1980 – 1990 Polytechnische Oberschule Straußfurt

1990 – 1992 Institut zur Vorbereitung auf ein Auslandsstudium in Halle/Saale,
LK Biologie, Chemie und Russisch

06/1992 Abitur

Wehrdienst

07/1992 – 06/1993 Grundwehrdienst, Bad Salzungen

Studium

09/1993 – 06/1995 Biologiestudium an der Georg-August-Universität zu Göttingen
06/1995 Vordiplom Biologie

08/1995 – 07/1996 Studium an der University of California, Santa Barbara, USA

08/1996 – 05/1998 Biologiestudium an der Georg-August-Universität zu Göttingen

02/1997 – 03/1999 Förderung durch die Studienstiftung des deutschen Volkes

06/1998 – 06/1999 Diplomarbeit am Zentrum für Naturschutz der Georg-August-Universität zu Göttingen, Titel: „Der Einfluß traditioneller Landnutzungsformen auf die Populationsdichten des Koboldmakis *Tarsius diana*e im Regenwald Sulawesi“

07/1999 Diplom Biologie
Hauptfach: Zoologie, Nebenfächer: Biologischer Naturschutz, Physikalische Chemie

09/1999 – 03/2003 Promotion am Zentrum für Naturschutz der Georg-August-Universität zu Göttingen, Titel: „Vom Aussterben bedroht oder anpassungsfähig? – Der Koboldmaki *Tarsius diana*e in den Regenwäldern Sulawesi“, gefördert durch Promotionsstipendien des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) und der Studienstiftung des deutschen Volkes