

Erklärungshypothese zum Zusammenhang von Körpergewicht, Fettreserven und Ovulationsrate in nichtäquatorialen Cerviden

Von W. T. FLUECK, Bariloche/Argentinien

1 Einleitung

Nichtäquatoriale freilebende Cerviden sind generell polyöstrisch (GUINNESS u. a. 1971, ASHER 1985a, FISHER u. FENNESSY 1985, VERME u. a. 1987). Da der Nährwert von Futter saisonbedingt ändert, hat eine solche Strategie adaptive Vorteile. Zwei Typen von Umwelteinflüssen optimieren den Zeitpunkt des Ovulationszyklus. Einige liefern konsistente, voraussagbare Stimuli und fungieren als generelle Zeitgeber, welche die jährliche Vorbereitung der Ovarien während einer vorteilhaften Saison einleiten. Der zuverlässigste Stimulus für nichtäquatoriale Regionen ist die sich ändernde Photoperiode. Folglich, je weiter weg man geht vom Äquator, desto ausgeprägter wird saisonale Brunft, und desto präziser wird der Zeitpunkt der Brunft (FOLLETT 1985, TYLER 1987b, LOUDON u. BRINKLOW 1992). Die andere Gruppe von Stimuli repräsentieren Regulierungsfaktoren, welche den Zeitpunkt der Ovulation so modulieren, daß er den unmittelbaren Umweltverhältnissen angepaßt ist.

Die Fortpflanzungsleistung der weiblichen Population zeigt sich als Produktivität der Herde und ist stark von der Fähigkeit, die saisonal zur Verfügung stehende Energie optimal aufzuteilen, abhängig. Somit erscheint der höchste Energiebedarf (Laktation) zur gleichen Zeit der höchsten Futterproduktion (LOUDON u. KAY 1984). Zusätzlich haben nichtäquatoriale Cerviden eine Strategie der Fettdeponierung im Herbst und Fettabbau im Winter und Frühling entwickelt, um primär den Winter zu überbrücken und sekundär die Fortpflanzung zu optimieren. Diese Arbeit soll neues Licht auf dieses Thema werfen, da in der Praxis, je nach Land, Behörde oder Biologe, doch immer noch alle der vier Jahreszeiten als kritische Zeiten behandelt werden oder als offenes Fragezeichen hingestellt werden (WHITE 1983).

Im folgenden werde ich die möglichen Zusammenhänge zwischen saisonalen physiologischen Änderungen in weiblichen Cerviden und der Fortpflanzungsleistung diskutieren und plausible hormonbedingte Kontrollmechanismen beschreiben.

2 Zusammenhang von Körpergewicht, Kondition und Ovulationsrate

Es besteht wenig Information über biochemische Mechanismen, welche die Reproduktionsrate freilebender Cerviden regulieren. Es soll deshalb ein hypothetisches Szenario eines solchen Mechanismus in Cerviden beschrieben werden, obwohl es auch für andere freilebende wilde Ruminanten anwendbar sein dürfte.

Es bestehen etliche Verhaltensweisen und physiologische Adaptionen in nichtäquatorialen Cerviden, welche eine Strategie der Fettdeponierung im Herbst und Fettabbau im Winter und Frühling bezwecken (DAUPHINE 1976, MITCHELL u. a. 1976, ATZLER 1984, PETRAK 1984, BAMBERG 1986, WHITE u. FANCY 1986). Z. B. ist Lipogenesis in Jungtieren obligatorisch, sogar wenn Fütterung reduziert wird (VERME u. ULLREY 1972, VERME u. OZOGA 1980). Dadurch wird weiteres Wachstum aufgegeben, um Deponierung von Fettreserven für den Winter zu fördern. Endogene Kontrolle für Lipogenesis und spätere

Mobilisierung bei gleichzeitiger Gewichtsabnahme auch unter ad libitum Fütterung wurde auch von anderen Autoren bestätigt (ULLREY u. a. 1967, MOER u. SEVERINGHAUS 1981, LOUDON u. BRINKLOW 1992).

Die jahreszeitliche Schwankung im Körpergewicht mit Maximum im Herbst ist ausführlich in der Literatur beschrieben. In ausgewachsenen weiblichen Cerviden kommt die Gewichtszunahme primär von angelegtem Fett. Das Körpergewicht in der Brunftzeit beeinflusst zudem die Wahrscheinlichkeit einer Ovulation sehr stark, vor allem in Jungtieren und Jährlingen (*Cervus elaphus*: VERME u. ULLREY 1972, MITCHELL u. BROWN 1973, WEGGE 1975, BLAXTER u. HAMILTON 1980, ALBON u. a. 1987; *Dama dama*: ASHER 1985b, LANGBEIN u. PUTMAN 1992; *Odocoileus hemionus*: TABER u. DASMAN 1957, JULANDER u. a. 1961; *Odocoileus virginianus*: VERME 1969, OZOGA 1987; *Rangifer tarandus*: DAUPIINE 1976, PARKER 1981, REIMERS u. a. 1983).

Bei Unterernährung von führenden Tieren werden diese oft nicht das minimale Gewicht für Ovulation erreichen und werden nur alle zwei Jahre aufnehmen (MITCHELL u. LINCOLN 1973, CLUTTON-BROCK u. a. 1982, REIMERS 1983, LOUDON u. KAY 1984).

Unterernährung ist wahrscheinlich auch für eine Verzögerung der Setzzeit von etwa drei Wochen (1987) in einer Herde von ca. 10 000 Schwarzwedelhirschen (*Odocoileus hemionus columbianus*) verantwortlich. Kontinuierliche Trockenheit und dadurch schlechte Futterverhältnisse haben außerdem verhindert, daß Schmatiere in 1986 aufnehmen konnten (W. T. FLUECK, unveröff.). Andere Autoren haben ebenfalls Verzögerungen der Brunft und folgenden Setzzeit durch Unterernährung festgestellt (NIEVERGELT 1966, MITCHELL u. LINCOLN 1973, HOLTHE 1975, CLUTTON-BROCK u. a. 1982, WHITE 1992). In diesem Zusammenhang muß das Praktizieren von „flushing“ erwähnt werden. Weibliche Wiederkäuer werden dabei wenige Wochen vor dem erwarteten Östrus auf Fütterung gebracht, welche von viel besserer Qualität ist. Das Niveau dieser Aussetzung zu gutem Futter bewirkt eine höhere Ovulationsrate (Dose-abhängig) in multiovulierenden Species (RATTRAY u. a. 1981, SMEATON u. a. 1981, SMITH u. a. 1983, WILSON 1984), aber nur wenn die Tiere vorher in schlechter Kondition gewesen waren (CLARK 1934, RANSOM 1967, RATTRAY u. a. 1981). Es ist auch eindeutig erwiesen, daß es die energieproduzierenden Nahrungskomponenten sind und daß dadurch die Ovulationsrate von Glucose- bzw. Acetatmetabolismus abhängen (TELENI u. a. 1989). Extensive Fettreserven in adulten *O. virginianus* zu Beginn der Brunft scheinen Voraussetzung für Zwillingegeburten statt einem Jungen zu sein, und zugleich haben Tiere mit frühem Östrus am meisten Fett (COYHRAN u. a. 1987, OZOGA 1987). In ähnlicher Weise ovulierten Kälber (*O. virginianus*) unter energiereichem Futter im Herbst im Gegensatz zu Kälbern unter energiearmem Futter (unabhängig vom Protein) (ABLER u. a. 1976). VERME u. OZOGA (1987) berichten, daß eine Verlängerung der langen Tage (16L:8D) im Vergleich zu Naturbelichtung im Herbst keine Erhöhung der Fertilität bei Kälbern erzeugte. Hingegen, diejenigen Kälber, welche (unabhängig von der Lichtsituation) trächtig wurden, waren durchschnittlich 3,3 kg schwerer während der Brunft als Nichtträchtige. Bei einer Gewichtszunahme von 10 % wurde in Karibous eine Erhöhung der Wahrscheinlichkeit einer Konzeption von praktisch null auf 95 % beschrieben (THOMAS 1982, REIMERS 1983), während eine Gewichtszunahme von 50 % in Rotwild die Zahl der Geburten und überlebenden Kälber bis September verdoppelte (BLAXTER u. HAMILTON 1980). Starke Korrelationen zwischen Fettreserven, Reproduktionsrate und Pubertätsalter wurden auch bei Roosevelt Wapitis festgestellt (HARPER 1971).

Auch wenn Fertilität offensichtlich mit Körpergewicht stark zusammenhängt, kommen doch bis zu 50 % Abweichungen der Reproduktionsrate bei einem gegebenen Gewicht vor (LENVIK u. a. 1982, REIMERS 1983, TYLER 1987a). Solch große Abweichungen müssen erklärbar sein, und es ist meine Vermutung, daß die Erklärung bei unterschiedlichen Fettreserven zu finden ist, jedoch waren bei den oben genannten Arbeiten dafür keine Data vorhanden. Das heißt, bei gleichem Körpergewicht können Tiere verschiedene Anteile von

Fettmassen haben und auf dessen Einfluß wird im nächsten Abschnitt eingegangen. Auch Alter (2 Jahre und älter) wurde als beeinflussende (confounding) Variable bezeichnet (DAUPHINÉ 1976, PARKER 1981), aber andere Autoren fanden nicht, daß Alter ein Faktor in der Fortpflanzungsleistung ist (ALBON u. a. 1983, REIMERS 1983).

3 Regulierungsmechanismen der Ovulation

Saisonalen Östrus in nichtäquatorialen Cerviden ist spontan und nicht durch Koitus induziert und ist durch die sich ändernde Tageslänge kontrolliert (WEBSTER u. BARRELL 1985, KENNAWAY u. a. 1987). Cerviden sind während der kurzen Tage brunftig, aber nur, wenn die Tageslichtlänge abnehmend ist (Herbst) (ROBINSON u. KARSCH 1987). Lichtstimuli auf der Retina bestimmen über das Zentralnervensystem die circadiane Sekretion von Melatonin (ARENDE 1979), welches dann das Muster der Sekretion von Gonadotropin kontrolliert (LINCOLN 1984, FOLLETT 1985). Diese Mechanismen sind verantwortlich, daß die Tiere einmal pro Jahr auf Ovulation vorbereitet werden (KENNAWAY u. a. 1982, POULTON u. a. 1987, POULTON u. ROBINSON 1987, ROBINSON u. KARSCH 1987). Künstliche Reduktion der Photoperiode oder eine Melatoninbehandlung resultiert in einer Vorverschiebung des Östrus in gut ernährten Cerviden (BUDE 1983; WEBSTER u. BARRELL 1985; ADAM u. a. 1986, 1987). Dagegen hatte Melatoninbehandlung in Rotwild unter Laktation keinen Effekt (NOWAK u. a. 1985). Dennoch scheint es ein weiteres Regulierungssystem zur Feinstimmung der Fortpflanzung zu geben (WAYNE u. a. 1988). Denn z. B. nicht alle weiblichen Cerviden ovulieren in der Brunft, und Laktation moduliert den Zeitpunkt des Östrus (HARPER 1971, LOUDON u. KAY 1984, ADAM u. a. 1985, FINK 1986, MILNE u. a. 1987, EMERY 1988).

Zuerst muß die Endokrinologie der Ovulation erläutert werden. Ein zum Wachstum stimuliertes ovarisches Follikel wird die Produktion und Sekretion von Estrogen und damit den Blutspiegel von Estrogen steigern. Das Follikel beginnt unter dem Einfluß des eigenen Estrogen auf pituitäre Gonadotropin (LH und möglicherweise FSH) zu reagieren (GEMZELL 1977, BAHR u. a. 1977, BRODIE 1979), wird rasch größer, und ovarische Produktion von Estrogen wird erhöht (BRODIE 1979). Ovulation wird durch eine große Erhöhung (Welle) von LH und FSH im Blut ausgelöst (BAHR u. a. 1977, PLOTKA u. a. 1980, ASHER u. a. 1986). Um eine Ovulation zu erreichen, ist es wichtig, daß die Gonadotropin-Welle erst erfolgt, wenn das Follikel auch dazu bereit ist. Der richtige Zeitpunkt wird durch eine zunehmende Konzentration von Estrogen im Blut erreicht (FINK 1986, MORI u. a. 1987). Demgemäß wird auch in Cerviden eine Zunahme von endogenem Estrogen vor der ovulationsauslösenden Gonadotropin-Welle bestätigt (BAHR u. a. 1977, BAIRD u. SHORT 1977, SCHWARTZ u. a. 1977, PLOTKA u. a. 1980, KELLY u. a. 1985).

3.1 Hypothetische biochemische Regulierung der Ovulation

Die Abhängigkeit von Ovulation an Estrogen scheint ein Hauptmechanismus für die Regulierung der Fortpflanzung zu sein. Spezifisch, wenn sich Estrogen im Blut über einer kritischen Konzentration und für eine kritische Zeitspanne befindet, wird die kurzfristige, aber intensive Gonadotropin-Welle induziert und führt dann zur Ovulation (BRODIE 1979, SCHWARTZ u. a. 1977, FINK 1986, BAIRD u. SHORT 1977, MORI u. a. 1987). Dieser Ablauf erfolgt auch in ovariektomisierten Schafen mit subkutanen Einpflanzungen, welche konstant Estrogen abgeben (WORTHY u. a. 1985), was aber auf zusätzliche Quellen für endogenes Estrogen hindeutet. Nebst der Funktion von Estrogen in der Modulation der Gonadotropin-Sekretion hat es auch einen Einfluß auf die Reifung der Oozyten (BAHR u. a. 1977). In der Tat kann nun eine Assoziation zwischen Körpergewicht und Ovula-

tionsrate hergestellt werden, da nämlich die Fettmasse für die Menge von endogenem Estrogen verantwortlich sein könnte. In der Humanmedizin konnte die Ovulationsrate mit dem Verhältnis von fettfreier Körpermasse zu Fettmasse am besten erklärt werden (FRISCH 1980, 1984, 1988). Zudem ist es nun erwiesen, daß Fett nicht ein metabolisch unbedeutendes Gewebe ist, sondern ein sehr aktives. So metabolisiert (aromatisiert) es u. a. Androgens zu Estrogens (SITTEI 1982, 1990).

Welche Hinweise bestehen, um die Hypothese, daß die Fettmasse in weiblichen Cerviden die Fortpflanzung durch Änderung des hormonalen Milieus reguliert, zu untermauern? In Gebieten, wo sich das Futterangebot jahreszeitlich ändert, synchronisieren Cerviden die Brunft, so daß sie vor dem Winter stattfindet (KLEIN 1985, VERME u. a. 1987). Das wurde durch den Effekt von Ernährung an Körpergewicht erklärt (MITCHELL u. BROWN 1973, ALBON u. a. 1983, SKOGLAND 1986, TYLER 1987a, b). Eine verfeinerte Einsicht kam mit den beobachteten Beziehungen zwischen Fettreserven oder dem Verhältnis von fettfreier Körpermasse zu Fettmasse und Ovulationsrate (HARPER 1971, LENVIK u. a. 1982, DAUPHINÉ 1976, KLEIN u. WHITE 1978, PARKER 1981, THOMAS 1982, ALBON u. a. 1986, COTHIRAN u. a. 1987, OZOGA 1987, VERME u. OZOGA 1987). Gewichtszunahme im Herbst korreliert gut mit den angelegten Fettreserven und ist damit konsistent mit der Hypothese (ANDERSON u. MEDIN 1965, MITCHELL u. BROWN 1973, MOEN 1973, ANDERSON u. a. 1974, STOCKLE u. a. 1978, REIMERS u. a. 1982, JOHNS u. a. 1984, KOPF u. a. 1984, BAMBERG 1985, COTHIRAN u. a. 1987, TYLER 1987b). Fett auf der anderen Seite ist als Produzent von Estrogen erwiesen. Extraovarisches Estrogen kann u. a. von Adipozyten des Abdomen, Omentum und Knochenmarks hergestellt werden und beträgt etwa 30 % des zirkulierenden Estrogens in premenopausalen und 100 % in postmenopausalen Frauen (SCHINDLER u. a. 1972, NIMROD u. RYAN 1975, LONGCOPE u. a. 1978, FORNEY u. a. 1981, KIRSCHNER u. a. 1982, FRISCH 1988). Zunehmende Korpulenz in Frauen resultiert in erhöhter Produktion von Androgen und in einer erhöhten Rate der peripheralen Aromatisierung zu Estrogen (KIRSCHNER u. a. 1982, SITTEI 1990). Injektionen von Androgen in nichtträchtiges Rotwild führte zu Östrus innerhalb weniger Tage (SHORT 1979).

Zusätzliche, aber mit Fettmetabolismus nicht direkt verbundene Mechanismen können ebenfalls den Zeitpunkt des Östrus beeinflussen. Reaktionen auf diverse Verhaltensweisen können das endokrinelle Milieu beeinflussen. So verursacht die Präsenz von brunftigen Hirschen eine Vorverschiebung des Östrus (MOORE 1985, MOORE u. COWIE 1986, FISHER u. FENNESSY 1987, MCCOMB 1987, VERME u. a. 1987).

4 Diskussion

Saisonale Voraussagbarkeit des Futterangebotes könnte die formende Kraft hinter der saisonalen Reproduktionsstrategie, wie wir sie in nichtäquatorialen Cerviden vorfinden, gewesen sein. Die Änderung der Photoperiode bestimmt im Generellen (Melatonin) den Zeitpunkt für die physiologische Vorbereitung für Östrus. Jedoch sind es vielleicht letztlich die Fettreserven, welche vor der Brunft deponiert worden sind und welche schließlich das hormonale Milieu (Estrogen) für eine erfolgreiche Ovulation bestimmen. Solch ein biochemischer Mechanismus würde die Wahrscheinlichkeit einer Ovulation so regulieren, daß nur Tiere aufnehmen können, wenn ihre Körperreserven eine Trächtigkeit und Laktation ohne Schaden erlauben. Es wäre eine Verschwendung maternaler Energie, Junge, die praktisch keine Chance zum Überleben haben, zu produzieren (THOMAS 1982, ALBON u. a. 1983). Nur ein kleiner Prozent der Fettreserven werden für die Produktion des Foeten verwendet, 3,5 % für einen weiblichen Foetus und 9 % für zwei weibliche Foeten (COTHIRAN u. a. 1987). Der größte Anspruch auf Energie kommt während der Laktation, wenn Fettreserven weiterhin mobilisiert werden müssen.

Ein früher Östrus bringt mehrere Vorteile. Eine Vorverschiebung von 35 Tagen erhöhte

Lebendgewicht von Rotwildkälbern um 49,7 kg (z. Z. des Entwöhnens) im Vergleich zu Kontrollkälbern (BLAXTER u. HAMILTON 1980, ADAM u. a. 1986, ADAM u. MOIR 1987, MILNE u. a. 1987). Im Gegensatz pflanzen sich tropische Cerviden das ganze Jahr durch fort, aber wenn sie in saisonale Gegenden verpflanzt werden, sterben die meisten Jungen, die im Winter geboren wurden (ENGLISH 1981, MACKENZIE 1985).

TYLER (1987b) erklärt die Fettreserven in Rentieren als Förderung der Reproduktion und nicht als Maßnahme gegen die Strapazen des Winters. Dieses Argument beruht auf seinen Berechnungen, wonach mindestens 75 % des Energiebedarfs im Winter von Futtereinnahmen kommen muß, ähnlich wie es MAUTZ (1978) für andere Cerviden beschrieben hat. Trotzdem fand TYLER (1987b) 82 % aller Winter-Abgänge durch Verhungern verursacht, und in manchem Winter war die Sterblichkeitsrate der Herde über 25 %, auch wenn Rentiere viel mehr Fett deponieren als andere Cerviden. Hohe Wintersterblichkeit in Cerviden wurde schon öfters beschrieben, und wenn auch Fettreserven wichtig sind für Überwinterung (MAUTZ 1978, HOBBS 1989), so scheinen sie nur als Supplement zu fungieren. Hingegen benutzen Cerviden ohne genügende Regulierung durch Prädatoren oder Jäger Sommerstände in solchem Ausmaße, daß hohe Wintersterblichkeitsraten des öfteren vorkommen und nicht, um den weiblichen Stücken optimale Fettreserven für optimale Reproduktion zu gewähren (KLEIN 1985), d. h., es besteht kein eigener Regulationsmechanismus der Populationsdichte, der optimale Fettdeponierung gewährleistet. Somit sind also Fettreserven vor der Brunft durchaus als mögliche Regulatoren der Reproduktion anzusehen, aber die primäre Funktion dürfte die Supplementierung der kargen Winterernährung sein.

Es ist nicht erwiesen, ob das beschriebene Szenario von Ovulationsregulierung auf Cerviden oder auf andere wilde Wiederkäuer zutrifft, aber die gegebenen Hinweise können zur Formulierung einer testbaren Hypothese hingezogen werden. Die Konsequenz für das Management von Cerviden wäre klar: Damit hohe Reproduktionsraten bestehen können, müssen die weiblichen Populationen solche Futterqualität und Habitatsstruktur, ggf. durch Einregulierung der Bestandsdichte, vorfinden, daß die Tiere optimale Fettreserven während des Spätsommers und Herbstes anlegen können.

Danksagung

Ich möchte mich herzlich bei Dr. R. E. FRISCH, Harvard University, Dr. W. W. MAUTZ, University of New Hampshire und J. M. SMITH-FLUECK, Universidad Nacional del Comahue, für kritische Kommentare an früheren Entwürfen bedanken.

Zusammenfassung

Nichtäquatoriale freilebende Cerviden besitzen eine saisonale Reproduktionsstrategie, die dem jährlichen Pflanzenwachstum angepaßt ist. Es bestehen Verhaltensweisen und physiologische Adaptionen, die zur Fettdeponierung im Herbst und zum Fettabbau im Winter führen. Diese Fettdeponierung bestimmt zum größten Teil das Körpergewicht der weiblichen Stücke. Unter allen nichtäquatorialen Cerviden besteht eine starke Korrelation zwischen Körpergewicht, Ovulationsrate und Zeitpunkt des Östrus, die aber bei Anwendung von Fettmasse statt Körpergewicht noch besser ausfällt. Die Tatsache, daß Ernährung durch Beeinflussung der Fettmasse und daher des Körpergewichtes der hauptsächliche Modulator der Reproduktion ist, ist gut dokumentiert. Hingegen wird in der Literatur ausschließlich das Körpergewicht als ausschlaggebender Faktor betrachtet. Anhand von Erkenntnissen in der Humanmedizin schlage ich eine Hypothese vor, die einen biochemischen Mechanismus beschreibt. Fettgewebe sind metabolisch sehr aktiv und aromatisierten u. a. Androgen zu Estrogen. Der Zeitpunkt der Ovulation wird indirekt durch die Blutkonzentration von Estrogen bestimmt, indem es die für die Ovulation benötigte Welle der Hormone LH und FSH auslöst. Es ist deshalb möglich, daß die Blutkonzentration von endogenem Estrogen durch Fettmetabolismus so erhöht wird, bis Ovulation erfolgt. Der Beitrag von Estrogen durch Fettmetabolismus ist etwa 30 % in prämenopausalen und 100 % in post-menopausalen Frauen. Die Fettmasse ist natürlich proportional zum Beitrag von Estrogen. Um in Cerviden hohe Reproduktionsraten zu erzielen, ist es eine Voraussetzung

zung, daß die weibliche Population mit einer entsprechenden Futterqualität und Habitatstruktur versehen werden, so daß optimale Fettreserven während des Spätsommers und Herbstes angelegt werden können.

Summary

Relationship between body weight, lipid reserves, and ovulation rate in non-equatorial cervids: a hypothesis

Non-equatorial free-ranging cervids exhibit a seasonal reproductive strategy which is synchronous with the yearly growth pattern of plants. Behavioral and physiological adaptations in cervids result in lipid deposition in autumn and lipid mobilization in winter. This lipid deposition is primarily responsible for the autumn body weight gain of adult females. Strong correlations between body weight, ovulation rate, and timing of estrus exist amongst all non-equatorial cervids. However, better correlations have been achieved when body weight was replaced by a measure of lipid status. The fact that nutrition is the principal modulator of reproduction by influencing lipid mass and consequently body weight, is well documented. However, much of the literature considers body weight to be the determining factor of reproductive success. Based on knowledge from human medicine I propose a hypothesis describing a biochemical mechanism. Adipose tissue is metabolically very active and aromatizes androgen to estrogen among other things. The timing of ovulation is determined directly by blood concentrations of estrogen which initiates the preovulatory surge of the hormones LH and FSH. Therefore, it is possible that adipocyte metabolism elevates endogenous estrogen blood concentrations until ovulation occurs. The contribution of estrogen from adipocytes is about 30% in premenopausal and 100% in postmenopausal women, proportional to lipid mass. The proposed relationships would support the concept that female populations need quality forage and habitat structure which would allow them to obtain adequate lipid reserves in late summer and autumn to successfully breed at the optimal time of the year.

Transl.: W. T. FLUECK

Résumé

Hypothèse explicative de la relation existant entre la masse corporelle, les réserves en graisse et le taux d'ovulation chez des Cervidés non-équatoriaux

Les Cervidés sauvages non-équatoriaux disposent d'une stratégie de reproduction saisonnière adaptée au développement annuel de la végétation. Il existe des comportements et des adaptations physiologiques qui conduisent à des dépôts de graisse en automne et à leur résorption en hiver. Ce dépôt de graisse détermine dans une large mesure la masse corporelle des sujets femelles. Parmi tous les Cervidés non-équatoriaux, il existe une forte corrélation entre la masse corporelle, le taux d'ovulation et le moment où se manifeste l'œstrus, laquelle est encore meilleure si l'on fait appel à la masse de matières de réserve plutôt qu'à la masse corporelle. Le fait que l'alimentation, comme facteur déterminant de la masse de matières de réserve plutôt qu'à la masse corporelle. Le fait que l'alimentation, comme facteur déterminant de la masse de matières de réserve et par là même de la masse corporelle, agisse sur la reproduction est bien documenté. La littérature, par contre, considère que c'est la masse corporelle à elle seule qui est déterminante. Sur base d'indications recueillies en médecine humaine, l'Auteur propose une hypothèse qui rend compte d'un mécanisme biochimique. Les tissus adipeux sont métaboliquement très actifs et «aromatisent» notamment l'androgène en œstrogène. Le moment de l'ovulation est indirectement déterminé par la concentration d'œstrogène dans le sang en ce qu'elle déclenche l'onde des hormones LH et FSH nécessaires à l'ovulation. Il est dès lors possible que la concentration d'œstrogène endogène dans le sang se met à croître du fait du métabolisme des graisses dans des proportions telles qu'ovulation s'ensuive. La contribution de l'œstrogène résultant du métabolisme des graisses est d'environ 30% chez les femmes en pré-ménopause et 100% chez les femmes en post-ménopause. La masse de graisse contribue naturellement de façon proportionnelle à la production d'œstrogène. Afin de provoquer chez les Cervidés des taux de reproduction élevés, il est une condition préalable, à savoir que la population femelle dispose de ressources alimentaires de qualité ainsi que d'une structure d'habitat telles que que des réserves de graisse optimales puissent être emmagasinées au cours de la fin de l'été et de l'automne.

Trad. S. A. DE CROMBRUGGHE

Literatur

- ABLER, W. A.; BUCKLAND, D. E.; KIRKPATRICK, R. L.; SCANLON, P. F., 1976: Plasma Progestins and Puberty in Fawns as Influenced by Energy and Protein. *J. Wildl. Manage.* 40, 442-446.
 ADAM, C. L.; MOIR, C. E., 1987: A note on the effect of birth date on the performance of suckled red deer calves and their dams on low-ground pasture. *Anim. Prod.* 44, 330-332.

- ADAM, C. L.; ATKINSON, T.; MOIR, C. E., 1987: Melatonin lowers plasma prolactin levels in female red deer (*Cervus elaphus*). *J. Pineal Res.* 4, 13-20.
- ADAM, C. L.; MOIR, C. E.; ATKINSON, T., 1985: Plasma concentrations of progesterone in female red deer (*Cervus elaphus*) during the breeding season, pregnancy and anoestrus. *J. Reprod. Fert.* 74, 631-636.
- ADAM, C. L.; MOIR, C. E.; ATKINSON, T., 1986: Induction of early breeding in red deer (*Cervus elaphus*) by melatonin. *J. Reprod. Fert.* 76, 569-573.
- ALBON, S. D.; CLUTTON-BROCK, T. H.; GUINNESS, F. E., 1987: Early Development and Population Dynamics in Red Deer. II. Density-Independent Effects and Cohort Variation. *J. Anim. Ecol.* 56, 69-81.
- ALBON, S. D.; MITCHELL, B.; STAINES, B. W., 1983: Fertility and body weight in female red deer: a density-dependent relationship. *J. Anim. Ecol.* 52, 969-980.
- ALBON, S. D.; MITCHELL, B.; HUBY, B. J.; BROWN, D., 1986: Fertility in female red deer (*Cervus elaphus*): the effects of body composition, age and reproductive status. *J. Zool., Lond.* 209, 447-460.
- ANDERSON, A. E.; MEDIN, D. E., 1965: Two condition indices of the Cache La Poudre mule deer herd and their application to management. Colo. Dept. Nat. Resources, Div. Game, Fish and Parks, Game Information Leaflet No. 23.
- ANDERSON, A. E.; MEDIN, D. E.; BOWDEN, D. C., 1974: Growth and Morphometry of the Carcass, selected Bones, Organs, and Glands of Mule Deer. *Wildl. Monogr.* 39, 122.
- ARNDT, J., 1979: Radioimmunoassayable melatonin: Circulating patterns in man and sheep. *Prog. Brain Res.* 52, 249-258.
- ASHER, G. W., 1985a: Oestrous cycle and breeding season of farmed fallow deer, *Dama dama*. *J. Reprod. Fert.* 75, 521-529.
- ASHER, G. W., 1985b: Reproduction of farmed fallow deer (*Dama dama* L.). *Proc. Deer Course for Veterinarians. New Zealand Vet. Assoc.* 2, 107-125.
- ASHER, G. W.; BARRELL, G. K.; PETERSON, A. J., 1986: Hormonal changes around oestrus of farmed fallow deer, *Dama dama*. *J. Reprod. Fert.* 78, 487-496.
- ATZLER, R., 1984: Nahrungsangebot und Wanderverhalten von Rothirschen in den Ammergauer Bergen. *Z. Jagdwiss.* 30, 73-81.
- BAHR, J. M.; ROSS, G. T.; NALBANDOV, A. V., 1977: Hormonal regulation of the development, maturation, and ovulation of the ovarian follicle. *Frontiers in reproduction and fertility control.* R. O. GREEP and M. A. KOBLINSKY, F.5.P., London: The MIT Press.
- BAIRD, D. T.; SHORT, R. V., 1977: The endocrinology of ovulation and corpus luteum formation, function, and luteolysis in women. *Frontiers in reproduction and fertility control.* R. O. GREEP and M. A. KOBLINSKY, F.5.P., London: The MIT Press.
- BAMBERG, F., 1985: Untersuchungen von gefangenschaftsbedingten Verhaltensänderungen beim Damwild (*Cervus dama*). *Beiträge zur Wildbiologie.* Kiel: G. Hartmann.
- BAMBERG, F., 1986: Ruheverhalten des Damwildes (*Cervus dama*) als Anpassung an den ernährungsphysiologischen Winterengpaß. *Z. Jagdwiss.* 32, 133-140.
- BLAXTER, K. L.; HAMILTON, W. J., 1980: Reproduction in Farmed Red Deer: 2. Calf Growth and Mortality. *J. Agric. Sci., Camb.* 95, 275-284.
- BRODIE, A. M. H., 1979: Recent advances in studies on estrogen biosynthesis. *J. Endocrinol. Invest.* 2, 445-460.
- BUDDE, W. S., 1983: Effects of photoperiod on puberty attainment of female white-tailed deer. *J. Wildl. Manage.* 47, 595-604.
- CLARK, R. T., 1934: Studies on the Physiology of Reproduction in the Sheep. I. The Ovulation Rate of the Ewe as affected by the Plane of Nutrition. *Anat. Rec.* 60, 125-134.
- CLUTTON-BROCK, T. H.; GUINNESS, F. E.; ALBON, S. D., 1982: *Red Deer: Behavior and Ecology of two Sexes.* Chicago: The University of Chicago Press.
- COTHRAN, E. G.; CHESSER, R. K.; SMITH, M. H.; JOHNS, P. E., 1987: Fat levels in female white-tailed deer during the breeding season and pregnancy. *J. Mammal.* 68, 111-118.
- DAUPHINÉ, T., 1976: Biology of the Kaminuriak Population of Barren Ground Caribou. Part 4. Growth, Reproduction and Energy Reserves. *Can. Wildl. Serv. Rep. Series* 38, 1-71.
- EMERY, R. S., 1988: Feed intake and change in body composition of lactating mammals. *ISI Atlas of Science: Animal and Plant Sciences:* 51-54.
- ENGLISH, A. W., 1981: The diseases of deer in New South Wales. *Wildlife diseases of the Pacific Basin and other countries.* *Proc. Int. Conf. Wildl. Disease Assoc.* 4, 200-205.
- FINK, G., 1986: The endocrine control of ovulation. *Sci. Prog., Oxf.* 70, 403-423.
- FISHER, M. W.; FENNESSY, P. F., 1985: Reproductive physiology of female red deer and Wapiti. *Proc. Deer Course for Veterinarians. New Zealand Vet. Assoc.* 2, 88-100.
- FISHER, M. W.; FENNESSY, P. F., 1987: Manipulation of reproduction in female deer. *Proc. Deer Course for Veterinarians, New Zealand Vet. Assoc.* 4, 38-44.
- FOLLETT, B. K., 1985: The environment and reproduction. Pages 103-132 in Austin, C. R. and R. V. Short, eds. *Reproduction in mammals. Book 4. Reproductive fitness.* London: Cambridge

- FORNEY, J. P.; MUEWICH, L.; CHEN, G. T.; GARLOCK, J. L.; SCHWARZ, B. E.; EDMAN, C. D.; MAC DONALD, P. C., 1981: Aromatization of androstenedione to estrone by human adipose tissue in vitro. Correlation with adipose tissue mass, age, and endometrial neoplasia. *J. Clin. Endocrinol. Metab.*, **53**, 192-199.
- FRISCH, R. E., 1980: Pubertal adipose tissue: is it necessary for normal sexual maturation? Evidence from the rat and human female. *Fed. Proc.* **39**, 2395-2399.
- FRISCH, R. E., 1984: Body fat, puberty and fertility. *Biol. Rev.* **59**, 161-188.
- FRISCH, R. E., 1988: Fatness and fertility. *Sci. Amer.* **258**, 88-95.
- GRMZELL, C., 1977: Induction of ovulation. In: *Frontiers in reproduction and fertility control*. R. O. GREEP and M. A. KOHLINSKY, E.S.P., England: The MIT Press, London.
- GUINNESS, F.; LINCOLN, G. A.; SHORT, R. V., 1971: The reproductive cycle of the female red deer, *Cervus elaphus* L. *J. Reprod. Fert.* **27**, 427-438.
- HARPER, J. A., 1971: Ecology of Roosevelt Elk. Oregon State Game Commission, Portland, Oregon.
- HOBBS, N. T., 1989: Linking energy balance to survival in mule deer: development and test of a simulation model. *Wildl. Monogr.* **101**, 39 pp.
- HOLTHE, V., 1975: Calving season in different populations of wild reindeer in South Norway. *Proc. Int. Reindeer Caribou Symp.* **1**, 194-198.
- JOHNS, P. E.; SMITH, M. H.; CHESSEY, R. K., 1984: Annual cycles of the kidney fat index in a southeastern white-tailed deer herd. *J. Wildl. Manage.* **48**, 969-973.
- JULANDER, O.; ROBINETTE, W. L.; JONES, D. A., 1961: Relation of Summer Range Condition to Mule Deer Herd Productivity. *J. Wildl. Manage.* **25**, 54-60.
- KELLY, R. W.; MCNATTY, K. P.; MOORE, G. H., 1985: Hormonal changes about oestrus in female Red Deer. In: *Biology of deer production*. FENNESSY, P. F. and K. R. DREW, eds. The royal society of New Zealand, Bulletin 22, New Zealand.
- KENNAWAY, D. J.; DUNSTAN, E. A.; STAPLES, L. D., 1987: Photoperiodic control of the onset of breeding activity and fecundity in ewes. *J. Reprod. Fert., Suppl.* **34**, 187-199.
- KENNAWAY, D. J.; GILMORE, T. A.; SEAMARK, R. F., 1982: Effect of melatonin feeding on serum prolactin and gonadotrophic levels and the onset of seasonal estrous cyclicity in sheep. *Endocrinology*, **110**, 1766-1772.
- KIRSCHNER, M. A.; SCHNEIDER, G.; ERTEL, N. H.; WORTON, E., 1982: Obesity, androgens, estrogens, and cancer risk. *Cancer Res. (Suppl.)* **42**, 3281s-3285s.
- KLEIN, D. R., 1985: Population ecology: the interaction between deer and their food supply. In: *Biology of Deer Production*. P. F. Fennessy and K. R. Drew, eds. The Royal Soc. New Zealand, Bull. **22**, 13-22.
- KLEIN, D. R.; WHITE, R. G., 1978: Parameters of caribou population ecology in Alaska. *Biol. Pap. Univ. Alaska, Spec. Rep.* No. 3.
- KOPF, V.; BROWN, R. D.; DRAWE, D. L., 1984: Prediction of Protein intake in White-Tailed Deer in South Texas. *J. Wildl. Manage.* **48**, 518-526.
- LANGBEIN, J.; PUTMAN, R., 1992: Reproductive success of female fallow deer in relation to age and condition. In: BROWN, R. D.: *The biology of deer*. New York: Springer Verlag.
- LENVIK, D.; GRANEFJELL, O.; TAMNES, J., 1982: Kalvetap fra en ny synsvinkel. Pages 62-72 in Tap av rein. Samnordisk reinforskningskonferanse, Hemavan 1981. Rangifer Suppl. No. 1-82.
- LINCOLN, G. A., 1984: The pineal gland. In: *Reproduction in mammals*. Book 3. Hormonal control of reproduction. Austin, C. R. and R. V. Short. London: Cambridge University Press.
- LONGCOPE, C.; PRACT, J. H.; SCHNEIDER, S. H.; FINEBERG, S. E., 1978: Aromatization of androgens by muscle and adipose tissue in vivo. *J. Clin. Endocrinol. Metab.*, **46**, 146-152.
- LOUDON, A. S.; KAY, R. N. B., 1984: Lactational Constraints on a Seasonally Breeding Mammal: The Red Deer. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **51**, 233-252.
- LOUDON, A. S.; BRINKLOW, B. R., 1992: Reproduction in deer: adaptations for life in seasonal environments. In: BROWN, R. D.: *The biology of deer*. New York: Springer Verlag.
- MACKENZIE, A. R., 1985: Reproduction of farmed Rusa deer (*Cervus timorensis*) in South-east Queensland, Australia. In: *Biology of deer reproduction*. FENNESSY, P. F. and P. F. DREW, eds. The Royal Society of New Zealand. Bulletin 22.
- MAUTZ, W. W., 1978: Nutrition and carrying capacity. In: *Big Game of North America*. SCHMIDT, J. L. and D. L. GUERRETT. Harrisburgh: Stackpole Books.
- MCCOMB, K., 1987: Roaring by red deer stags advances the date of oestrus in hinds. *Nature* **330**, 648-649.
- MILNE, J. A.; SIBBALD, A. M.; MCCORMACK, H. A.; LOUDON, A. S., 1987: The influences of nutrition and management on the growth of red deer calves from weaning to 16 months of age. *Anim. Prod.* **45**, 511-522.
- MITCHELL, B.; BROWN, D., 1973: The Effects of Age and Body Size on Fertility in Female Red Deer (*Cervus elaphus* L.). *Proc. Int. Congr. Game Biologists* **11**, 89-98.
- MITCHELL, B.; LINCOLN, G. A., 1973: Conception dates in relation to age and condition in two populations of Red deer in Scotland. *J. Zool., Lond.* **171**, 141-152.

- MITCHELL, B.; MCCOWAN, D.; NICHOLSON, I. A., 1976: Annual Cycles of body weight and condition in Scottish red deer (*Cervus elaphus*). *J. Zool., Lond.* **180**, 107-127.
- MOEN, A. N., 1973: *Wildlife Ecology: an analytical approach*. San Francisco: W. H. FREEMAN and Co.
- MOER, A. N.; SEVERINGHAUS, C. W., 1981: The annual weight cycle and survival of white-tailed deer in New York. *New York Fish and Game J.* **28**, 162-177.
- MOORE, G. H., 1985: Management - Mating, calving, lactation, weaning. *Proc. Deer Course for Veterinarians. New Zealand Vet. Assoc.* **2**, 155-168.
- MOORE, G. H.; COWIE, G. M., 1986: Advancement of breeding in non-lactating adult red deer hinds. *Proc. N. Z. Anim. Prod.* **46**, 175-178.
- MORI, Y.; TANAKA, M.; MAEDA, K.; HOSHINO, K.; KANO, Y., 1987: Photoperiodic modification of negative and positive feedback effects of oestradiol on LH secretion in ovariectomized goats. *J. Reprod. Fert.* **80**, 523-529.
- NIEVERGELT, B., 1966: Unterschiede in der Setzzeit beim Alpensteinbock (*Capra ibex* L.). *Rev. Suisse. Zool.* **73**, 446-454.
- NIMROD, A.; RYAN, K. J., 1975: Aromatization of androgens by human abdominal and breast fat tissue. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* **40**, 367-379.
- NOWAK, R.; ELMHIRST, R. N.; RODWAY, R. G., 1985: A note on the initiation of ovarian activity and on plasma prolactin levels in lactating and non-lactating red deer hinds. *Anim. Prod.* **40**, 515-518.
- OZOGA, J. J., 1987: Maximum fecundity in supplementally-fed northern Michigan white-tailed deer. *J. Mamm.* **68**, 878-879.
- PARKER, G. R., 1981: Physical and reproductive characteristics of an expanding woodland caribou population (*Rangifer tarandus caribou*) in northern Labrador. *Can. J. Zool.* **59**, 1929-1940.
- PETRAK, M., 1984: Strategien einer Rothirschpopulation (*Cervus elaphus*) in der Eifel zur Realisierung ihrer Lebensansprüche. *Schriften des Arbeitskreises für Wildbiologie und Jagdwissenschaft an der Justus-Liebig-Universität Giessen. Heft 13*. Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart. 133 pp.
- PLOTKA, E. D.; SEAL, U. S.; VERME, L. J.; OZOGA, J. J., 1980: Reproductive steroids in deer. III. Luteinizing hormone, estradiol and progesterone around estrus. *Biol. Reprod.* **22**, 576-581.
- POULTON, A. L.; ROBINSON, T. J., 1987: The Response of rams and ewes of three breeds to artificial photoperiod. *J. Reprod. Fert.* **79**, 609-626.
- POULTON, A. L.; SYMONS, A. M.; KELLY, M. I.; ARENDT, J., 1987: Intraruminal soluble glass boluses containing melatonin can induce early onset of ovarian activity in ewes. *J. Reprod. Fert.* **80**, 235-239.
- RANSOM, A. B., 1967: Reproductive biology of white-tailed deer in Manitoba. *J. Wildl. Manage.* **31**, 114-123.
- RATTRAY, P. V.; JAGUSCH, K. T.; SMITH, J. F.; WINN, G. W.; MACLEAN, K. S., 1981: Effect of genotype, liveweight, pasture type, and feeding level on ovulation responses in ewes. *Proc. N. Z. Anim. Prod.* **41**, 174-182.
- REIMERS, E., 1983: Reproduction in wild reindeer in Norway. *Can. J. Zool.* **61**, 211-217.
- REIMERS, E.; KLEIN, D. R.; SORUMGARD, R., 1983: Calving time, growth rate, and body size of Norwegian reindeer on different ranges. *Arctic and Alpine Res.* **15**, 107-118.
- REIMERS, E.; RINGBERG, T.; SORUMGARD, R., 1982: Body composition of Svalbard reindeer. *Can. J. Zool.* **60**, 1812-1821.
- ROBINSON, J. E.; KARSCH, F. J., 1987: Photoperiodic history and a changing melatonin pattern can determine the neuroendocrine response of the ewe to daylength. *J. Reprod. Fert.* **80**, 159-165.
- SCHINDLER, A. E.; EBERT, A.; FREDERICK, F., 1972: Conversion of androstenedione to estrone by human fat tissue. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* **35**, 627-630.
- SCHWARTZ, N. B.; DIERSCHKE, D. J.; MCCORMACK, C. E.; WALTZ, P. W., 1977: Feedback regulation of reproductive cycles in rats, sheep, monkeys, and humans, with particular attention to computer modeling. In: *Frontiers in reproduction and fertility control*. R. O. GREEP and M. A. KOBLINSKY, E.S.P. London: The MIT Press.
- SHORT, R. V., 1979: Sexual behavior in red deer. In: *Animal reproduction*. H. W. HAWK, E.A.P. Monclair: Allanheld, Osmun & Co.
- SIITERI, P. K., 1982: Review of studies on estrogen biosynthesis in the human. *Cancer Res. (Suppl.)* **42**, 3269s-3273s.
- SIITERI, P. K., 1990: Obesity and peripheral estrogen synthesis. *Prog. Reprod. Biol. Med.* **14**, 70-84.
- SKOGLAND, T., 1986: Density dependent Food Limitation and maximal Production in wild Reindeer Herds. *J. Wildl. Manage.* **50**, 314-319.
- SMEATON, D. C.; KNIGHT, T. W.; WINN, G. W., 1981: Problems in flushing ewes on North Island Hill Country. *Proc. N.Z. Anim. Prod.* **41**, 183-188.
- SMITH, J. F.; JAGUSCH, K. T.; FARQUHAR, P. A., 1983: The effect of the duration and timing of flushing on the ovulation rate of ewes. *Proc. N.Z. Soc. Anim. Prod.* **43**, 13-16.
- STOCKLE, A. W.; DOSTER, G. L.; DAVIDSON, W. R., 1978: Endogenous Fat as an Indicator of Physical Condition of Southeastern Whitetail Deer. *Proc. Ann. Conf. S. E. Assoc. Fish and Wildl.*

- Agencies 32, 269-279.
- TABER, R. D.; DASMANN, R. F., 1957: The Dynamics of three natural Populations of the Deer *Odocoileus hemionus columbianus*. *Ecology*, 38, 233-246.
- TELENI, E.; ROWE, J. B.; CROKER, K. P.; MURRAY, P. J.; KING, W. R., 1989: Lupins and energy-yielding nutrients in ewes. II. Responses in ovulation rate in ewes to increased availability of glucose, acetate and amino acids.
- THOMAS, D. C., 1982: The relationship between fertility and fat reserves of Peary caribou. *Can. J. Zool.* 60, 597-602.
- TYLER, N. J. C., 1987a: Fertility in female reindeer: the effects of nutrition and growth. *Rangifer* 7, 37-41.
- TYLER, N. J. C., 1987b: Body composition and energy balance of pregnant and non-pregnant Svalbard reindeer during winter. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 57, 203-229.
- ULLREY, D. E.; YOUATT, W. G.; JOHNSON, H. E.; FAY, L. D.; BRADLEY, B. J., 1967: Protein requirements of white-tailed deer fauns. *J. Wildl. Manage.* 31, 679-685.
- VERME, L. J., 1969: Reproductive Patterns of White-Tailed Deer Related to Nutritional Plane. *J. Wildl. Manage.* 33, 881-887.
- VERME, L. J.; OZOGA, J. J., 1980: Effects of Diet on Growth and Lipogenesis in Deer Fawns. *J. Wildl. Manage.* 44, 315-324.
- VERME, L. J.; OZOGA, J. J., 1987: Relationship of photoperiod to puberty in doe fawn white-tailed deer. *J. Mammal.* 68, 107-110.
- VERME, L. J.; ULLREY, D. E., 1972: Feeding and Nutrition of Deer. In: *Digestive Physiology and Nutrition of Ruminants*. Vol. 3, practical Nutrition. D. C. CHURCH, E. Corvallis: Oregon State University.
- VERME, L. J.; OZOGA, J. J.; NELLIST, J. T., 1987: Induced estrus in penned white-tailed deer does. *J. Wildl. Manage.* 51, 54-56.
- WAYNE, N. L.; MALPAUX B.; KARSCH, F. J., 1988: How does melatonin code for day length in the ewe: duration of nocturnal melatonin release or coincidence of melatonin with a light-entrained sensitive period? *Biol. Reprod.* 39, 66-75.
- WEBSTER, J. R.; BARRELL, G. K., 1985: Advancement of reproductive activity, seasonal reduction in prolactin secretion and seasonal pelage changes in pubertal red deer hinds (*Cervus elaphus*) subjected to artificially shortened daily photoperiod or daily melatonin treatments. *J. Reprod. Fert.* 73, 255-260.
- WEGGE, P., 1975: Reproduction and Early Calf Mortality in Norwegian Red Deer. *J. Wildl. Manage.* 39, 92-100.
- WHITE, R. G., 1983: Foraging Patterns and Their Multiplier Effects on Productivity of Northern Ungulates. *Oikos* 40, 377-384.
- WHITE, R. G., 1992: Nutrition in relation to season, lactation, and growth of north temperate deer. In: BROWN, R. D.: *The biology of deer*. New York: Springer Verlag.
- WHITE, R. G.; FANCY, S. G., 1986: Nutrition and energetics of indigenous northern ungulates. In: *NATO Advanced Research Workshop on Grazing Research at Northern Latitudes*. New York: Plenum Press.
- WILSON, P. R., 1984: Nutrition and Reproduction of Farmed Deer. In: *Refresher Course for Veterinarians. Deer Refresher Course. Proceedings No. 72*. University of Sydney.
- WORTHY, K.; HARESIGN, W.; DODSON, S.; McLEOD, B. J.; FOXCROFT, G. R.; HAYNES, N. B., 1985: Evidence that the onset of the breeding season in the ewe may be independent of decreasing plasma prolactin concentrations. *J. Reprod. Fert.* 75, 237-246.

Anschrift des Autors: Dr. W. T. FLUECK, Universidad Nacional del Comahue, Departamento de Ecología C. C. 1336, Lab. Ecotono, 8400 Bariloche, Argentinien