

Aus dem Institut für Zoologie  
der Tierärztlichen Hochschule Hannover

---

**Einfluß unterschiedlicher Gruppenkonstellationen auf Verhalten,  
Reproduktionsbiologie, Testosteron- und Kortikosteroid-Ausscheidung bei  
Mausmakimännchen (*Microcebus murinus*)**

INAUGURAL-DISSERTATION  
zur Erlangung des Grades einer  
DOKTORIN DER VETERINÄRMEDIZIN  
(Dr. med. vet.)  
durch die Tierärztliche Hochschule Hannover

Vorgelegt von  
**Elisabeth Labes**  
aus Köln

Hannover 2003

Wissenschaftliche Betreuung: Univ.-Prof. Dr. Elke Zimmermann

1. Gutachterin: Univ.-Prof. Dr. Elke Zimmermann

2. Gutachter: Univ.-Prof. Dr. Hans-Otto Hoppen

Tag der mündlichen Prüfung: 26.05.2003

*Für all' diejenigen, die wir studieren,  
mögen sie erblühen  
und lange in der Zukunft  
überleben.*

F.B. Bercovitch



## Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung .....	1
2. Literaturübersicht .....	2
2.1 Reproduktionsstrategien männlicher Primaten.....	2
2.2 Hormonelle Funktionskreise.....	5
2.2.1 Definition des Begriffs „Hormon“ .....	6
2.2.2 Chemische Struktur, Biosynthese und Abbau der Steroidhormone .....	7
2.2.3 Gonadale und periphere Androgen- und Östrogensynthese.....	8
2.2.4 Kortikoidsynthese.....	9
2.2.5 Neuroendokrine Regulation der Hodenfunktion .....	12
2.2.6 Neuroendokrine Regulation der Nebennierenrindenfunktion .....	12
2.2.7 Funktion der Androgene und Glukokortikoide .....	13
2.2.8 Grundlagen biologischer Rhythmen.....	14
2.3 Beziehung zwischen sozialem Kontext, physischer Körpermerkmale und Hormonstatus.....	15
2.4 Biologie des Grauen Mausmaki .....	26
2.5 Nicht-invasive Methoden in der Hormonforschung.....	33
2.6 Fragestellung .....	36
3. Entwicklung einer nicht-invasiven Methode zur Hormonbestimmung bei männlichen Mausmakis.....	38
3.1 Material und Methoden .....	38
3.1.1 Demographische Daten der Versuchstiere und Zusammensetzung der Gruppen.....	38
3.1.2 Haltung.....	40
3.1.3 Sammeln und Aufbewahren der Proben für die endokrinologischen Analysen .....	42
3.1.4 Injektionsstudie zur Bestimmung der Stoffwechselaktivität.....	43
3.1.5 Aufbereitung der Proben für die Analyse .....	47
3.1.6 Analyse der Proben .....	51
3.1.6.1 Hochdruckflüssigkeitschromatographie.....	52

3.1.6.2	Enzymimmunologische Nachweisverfahren.....	54
3.1.7	Validierung der Tests .....	61
3.1.7.1	Richtigkeit ( <i>accuracy</i> ).....	61
3.1.7.2	Reproduzierbarkeit ( <i>precision</i> ) .....	64
3.1.7.3	Spezifität ( <i>specificity</i> ) .....	65
3.1.7.4	Parallelität ( <i>parallelism</i> ).....	66
3.1.8	Kotproben aus 1999.....	69
3.1.8.1	Aufbereitung der Kotproben .....	69
3.2	Ergebnisse .....	70
3.2.1	Bezugssystem für die nicht-invasive endokrinologische Methodik.....	70
3.2.1.1	Testosteron- und Kortikosteroidausscheidung in Kot und Serum in Abhängigkeit vom Injektionszeitpunkt .....	70
3.2.1.2	Erstellung des Hormonprofils mittels HPLC .....	78
3.2.1.3	Veränderungen der Hormonkonzentrationen in Serum und Kot in Abhängigkeit vom Reproduktionszustand .....	81
3.2.2	Veränderungen der Hormonkonzentration im Kot über eine Reproduktionssaison bei Männchen in sozialen Konstellationen.....	87
3.2.2.1	Androgene .....	87
3.2.2.2	Kortikosteroide .....	90
3.2.3	Veränderungen der Hormonkonzentration im Kot im weiblichen Nicht-Östrus und Östrus .....	93
3.2.3.1	Männchen-Dyaden ohne Weibchen .....	93
3.2.3.2	Männchen-Dyaden mit Weibchen .....	96
3.2.4	Ergebnisse der Test-Validierung.....	98
4.	Laborexperimentelle Studie zum Reproduktionsverhalten männlicher Mausmakis.....	102
4.1	Material und Methoden .....	102
4.1.1	Demographische Daten der Versuchstiere und Zusammensetzung der Gruppen .....	102
4.1.2	Haltung.....	102
4.1.3	Beobachtungszeiten.....	102
4.1.4	Beobachtungsmethoden und Ethogramm.....	103
4.1.5	Auswertung des beobachteten Verhaltens.....	107
4.1.6	Bildung der Paare und Gruppen .....	115

4.1.7	Aufnahme und Berechnung von Körpergewicht und Hodenvolumen .....	116
4.1.8	Bestimmung des Reproduktionszustandes der Weibchen .....	117
4.2	Datenverarbeitung und Statistik .....	118
4.2.1	Datenverarbeitung .....	118
4.2.2	Statistische Verfahren .....	118
4.3	Ergebnisse .....	119
4.3.1	Physische Charakterisierung der untersuchten Mausmakimännchen .....	119
4.3.1.1	Veränderungen von Körpergewicht und Hodenvolumen über eine Reproduktionssaison .....	119
4.3.1.2	Beobachtungsabschnitte .....	124
4.3.1.3	Beziehung zwischen Körpergewicht und Hodenvolumen .....	125
4.3.2	Einzel gehaltene Männchen .....	126
4.3.2.1	Aktivitätsbudget .....	126
4.3.3	Männchen-Dyaden ohne Weibchen .....	128
4.3.3.1	Aktivitätsbudget .....	128
4.3.3.2	Häufigkeit und Verteilung agonistischer Situationen .....	131
4.3.3.3	Dominanzverhältnisse .....	132
4.3.3.4	Sexualverhalten .....	134
4.3.3.5	Affiliatives Verhalten .....	134
4.3.4	Männchen-Dyaden mit Weibchen .....	136
4.3.4.1	Aktivitätsbudget .....	137
4.3.4.2	Häufigkeit und Verteilung agonistischer Situationen .....	139
4.3.4.3	Sexualverhalten .....	149
4.3.4.4	Affiliatives Verhalten .....	152
4.3.5	Einfluß von Alter und Östrus auf Körpergewicht und Hodenvolumen .....	156
4.3.6	Einfluß der Versuchssituation auf die Intervallhäufigkeit .....	159
4.3.7	Einfluß von Weibchen auf das Verhalten der Männchen in sozialen Konstellationen .....	161
4.3.8	Beziehung zwischen Alter, Verwandtschaft und Verhalten der Männchen ...	161
5.	Diskussion .....	164
5.1	Entwicklung einer nicht-invasiven Methode zur Hormonbestimmung .....	164
5.1.1	Problematik der hormonanalytischen Untersuchung .....	164

5.1.1.1	Versuchsdesign der Injektionsstudie.....	164
5.1.1.2	Aufbereitung und Extraktion der Proben .....	168
5.1.1.3	Chromatographisches Verfahren .....	170
5.1.1.4	Enzymimmunologische Methoden .....	171
5.1.1.5	Bestimmung von Stoffwechselrate und Metabolisierungswegen .....	172
5.2	Einfluß von Weibchen auf die Hormonsekretion der Männchen und die Bedeutung von sozialem Stress.....	174
5.3	Laborexperimentelle Studie zum Reproduktionsverhalten der Männchen .....	179
5.3.1	Einfluß von Photoperiodik und Östrus auf Körpergewicht und Hodenvolumen .....	180
5.3.2	Einfluß der Versuchssituation auf das Verhalten einzeln gehaltener Männchen .....	185
5.3.3	Einfluß der Weibchen auf das Verhalten der Männchen in sozialen Konstellationen .....	186
5.3.4	Einfluß des Alters auf Agonistik und Sexualverhalten .....	198
5.3.5	Einfluß der Verwandtschaft auf Agonistik und Sexualverhalten .....	200
5.3.6	Einfluß der Versuchssituation auf affiliatives Verhalten.....	201
5.3.7	Einfluß der Versuchssituation auf stereotypes Verhalten.....	206
6.	Ausblick .....	209
7.	Zusammenfassung .....	211
8.	Summary.....	216
9.	Literaturverzeichnis.....	220
10.	Anhang .....	248

## Abkürzungsverzeichnis

Abb.	Abbildung
ABTS®	2,2-Azino-di-[3-äthyl-benzthiazolin-sulfonsäure(6)]-diammoniumsalz
a.i.	ante injectionem
BSA	Bovines Serum Albumin
°C	Grad Celsius
Cpm	counts per minute
Da.	Daniel
H <sub>2</sub> O	<i>hier</i> : destilliertes Wasser
Do.	Don
Em.	Emil
Ed.	Eddie
Eg.	Ego
g	Gramm
Ge.	Gelo
H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	Schwefelsäure
I1-I3	Versuchstier 1 bis 3
Jo.	Joe
Ka.	Kali
K1-K3	Kontrolltier 1 bis 3
K:HRP	Kortisol-Meerrettich-Peroxidase
L/D	Licht-Dunkel-Rhythmus
Max	Maximum
Median value	Medianwert
µg	Mikrogramm (= 10 <sup>-6</sup> Gramm)
µl	Mikroliter (= 10 <sup>-6</sup> Liter)
ml	Milliliter
mm	Millimeter
Min	Minimum
min	Minute
MM	Männchen-Dyade(n)
MW	Männchen-Weibchen-Dyade(n)
NaCl	Natriumchlorid
ng	Nanogramm (= 10 <sup>-9</sup> Gramm)
nm	Nanometer (= 10 <sup>-9</sup> Meter)
PBS	Phosphate-buffered-saline
pg	Picogramm (= 10 <sup>-12</sup> Gramm)
p.i.	post injectionem
Rd.	Rodriguez
Rf.	Raffaello
Rh.	Rhodos
RI.	Ralf
R4	R4
StD	Standardabweichung
Std	Stunde(n)
Tab.	Tabelle
T:HRP	Testosteron-Meerrettich-Peroxidase
U/min	Umdrehungen pro Minute



## 1. Einleitung

Die Lemuren Madagaskars stellen eine stammesgeschichtlich sehr alte Primatengruppe dar und stehen evolutiv am Anfang der Entwicklung der Primaten. Die Erforschung ihrer Arten ermöglicht Einblicke in die Entstehungsweise sozialer Organisationsformen und deren Abgrenzung von ausschließlich solitären Lebensformen. Erkenntnisse über die sozialen Selektionsfaktoren beim Grauen Mausmaki, *Microcebus murinus*, und bei den anderen Familien der Lemuren Madagaskars tragen dazu bei, die Evolution dieser Primatengruppe zu rekonstruieren. Darüber hinaus unterstützt die Erforschung ihrer hormonellen Funktionskreise den Erhalt dieser durch Zerstörung ihrer Umwelt zunehmend bedrohten Arten.

Aufgrund fehlender Langzeituntersuchungen konnten bislang nur begrenzt Aussagen zum Sozialsystem des Grauen Mausmaki gemacht werden. Das komplexe Sozialgefüge innerhalb einer dispersen Mehr-Weibchen-Mehr-Männchen-Gesellschaft wurde in jüngster Vergangenheit jedoch erstmals beschrieben (RADESPIEL 1998). Die Weibchen bilden darin Schlafgemeinschaften und ziehen ihre Jungtiere gemeinsam auf, während die Männchen über *scramble*, *contest* und *sperm competition* um den Zugang zu rezeptiven Weibchen miteinander zu konkurrieren scheinen. Die Reproduktionsstrategien männlicher Mausmakis sind jedoch bisher nicht ausreichend verstanden. Unklar ist auch, inwieweit ihre Lebensweise als solitär bzw. sozial zu bezeichnen ist. Die Aussagen in der Literatur bezüglich der Stabilität gebildeter Rangfolgen und ihrer Bedeutung für den Reproduktionserfolg sind widersprüchlich (SCHILLING & PERRET 1987, PERRET 1992, LINDEMANN 1996). Auch sind die Fragen nach der Art der Beziehung zwischen Fortpflanzungsverhalten, Reproduktionsbiologie und den auf sie einwirkenden Steroidhormonen nicht ausreichend beantwortet. Männliche reproduktive Strategien entstehen jedoch aus dem Zusammenspiel von Physiologie und Verhalten (BERCOVITCH 1999).

Der endokrinologische Status ist bei Mausmakis derzeit nur invasiv bestimmbar. Wiederholte Blutentnahmen können jedoch als Stressoren das Verhalten und die Hormonwerte beeinflussen und sind an freilebenden Tieren kaum durchführbar. Das Stoffwechselsystem dieser Art ist nicht erforscht. Entsprechende Befunde zu den Metabolisierungsprodukten und Sekretionswegen von Steroidhormonen bei männlichen Mausmakis liegen nicht vor.

Mit dieser Arbeit soll erstmals versucht werden, 1) eine nicht-invasive hormonphysiologische Methode für männliche Mausmakis zur Bestimmung der Testosteron- und Kortikosteroidkonzentration aus Faeces zu entwickeln, und 2) das Verhalten und den physischen Körperzustand von Männchen in unterschiedlichen Gruppenkonstellationen zu erfassen und mit den hormonphysiologischen Daten in Beziehung zu setzen mit dem Ziel, den Grad der Wechselwirkung zwischen sozialer Umwelt, Hormonsystem, physischem Körperzustand und Reproduktionsverhalten bei dieser ursprünglichen Primatenart besser zu verstehen.

## 2. Literaturübersicht

### 2.1 Reproduktionsstrategien männlicher Primaten

Im Kontext der sexuellen Selektion ist zwischen zwei grundlegenden Mechanismen zu unterscheiden: Bei der intrasexuellen Konkurrenz, die bei Säugetieren in der Regel zwischen Männchen ausgeprägt ist (*male-male competition*), konkurrieren Tiere eines Geschlechts um den Zugang zu Angehörigen des anderen Geschlechts. Bei der intersexuellen Konkurrenz wählen Tiere des einen Geschlechts, bei Säugern eher die Weibchen, ihre Paarungspartner nach bestimmten Merkmalen aus (*female mate choice*). Ihren Ursprung haben diese geschlechtsspezifischen Unterschiede im unterschiedlichen Investment der Geschlechter (TRIVERS 1972).

Weibchen produzieren mit großem Energieaufwand relativ wenige Eizellen und haben damit meist eine geringere potentielle Reproduktionsrate (CLUTTON-BROCK & PARKER 1992). Sie erhöhen ihren Reproduktionserfolg durch Investition in die Qualität ihres Nachwuchses. Weibchen benötigen im allgemeinen nur eine oder wenige Paarungen für die Befruchtung ihrer Eizellen. Limitierender Faktor ihres Fortpflanzungserfolges ist daher nicht die Anzahl der Paarungspartner, sondern vielmehr die genetische Qualität des Vaters sowie ökologische Faktoren, wie Nahrungsressourcen oder sichere Nistgelegenheiten, um die Nachkommenaufzucht zu gewährleisten (VAN SCHAİK 1989).

Bei Männchen limitiert der reproduktive Zugang zu Weibchen den Paarungserfolg (EMLEN & ORING 1977, CLUTTON-BROCK 1989, DAVIES 1991). Männchen konkurrieren daher um Weibchen und um deren Monopolisierbarkeit (ALTMANN 1990). Diese ist wiederum begrenzt durch den Grad der Synchronisation ihrer Östrusphasen (DUNBAR 1988). Befruchtungsfähige Weibchen nehmen daher für Männchen eine Schlüsselstellung ein. Die Produktion vieler Spermien ist bei ihnen mit einem vergleichsweise geringen Energieaufwand verbunden (BATEMAN 1948). Bei dem Wettbewerb der Männchen um den Reproduktionserfolg ist zwischen präkopulativem und postkopulativem Wettbewerb zu unterscheiden.

*Präkopulativer Wettbewerb* findet bei vielen Arten über direkte aggressive Auseinandersetzungen zwischen Männchen um den Zugang zu Weibchen statt (*contest competition*) und führt zu einer Dominanzhierarchie, in der das dominante Männchen häufig bevorzugten Zugang zu den Weibchen hat (CLUTTON-BROCK *et al.* 1982, DEWSBURY 1982, BERCOVITCH & NÜRNBERG 1996). *Contest competition* ist oftmals mit der Ausbildung von Geschlechtsdimorphismus verbunden, da durch intrasexuelle Selektion Merkmale verstärkt werden, durch die ein Individuum physische Stärke und Überlegenheit erlangt, wie z.B. die Körpergröße und/oder Waffen in Form größerer Eckzähne oder Geweihe (CLUTTON-BROCK & HARVEY 1978). Dominante Männchen sollten außerdem rezep tive Weibchen monopolisieren können (CLUTTON-BROCK 1984), um mögliche weitere Verpaarungen zu verhindern. Ein Beispiel für ausgeprägte Monopolisierung sind Haremsbildungen bei polygynen Paarungssystemen mit mehreren Weibchen und einem Männchen (CLUTTON-BROCK 1991). Kleine Aktionsräume von Weibchen begünstigen zudem ihre Monopolisierung durch Männchen.

Eine alternative Strategie zu direkten Auseinandersetzungen ist die aktive Suche nach Paarungspartnern. Bei dieser *scramble competition* (WELLS 1977) wird der Paarungserfolg nicht primär durch physische Parameter gewährleistet, sondern durch räumliche Faktoren wie der Aktionsraumgröße und dem Aufspüren von östrischen Weibchen (SCHWAGMEYER 1994, vgl. FISHER & LARA 1999). Das Absuchen eines größeren Gebietes oder häufige Kontrollen bekannter Aufenthaltsorte von Weibchen erhöhen die Wahrscheinlichkeit, zur richtigen Zeit am richtigen Ort zu sein. Auch promiske Paarungssysteme fördern einen intensiven Wettbewerb unter den Männchen. Bei solitär lebenden Arten sind rezep tive Weibchen meist räumlich weit verteilt und die Östren nicht vorhersehbar, so daß das aktive Aufspüren für den Paarungserfolg der Männchen entscheidend sein kann (TRIVERS 1972). Die Dynamik der Aktionsraumgröße kann daher, vor allem bei sich saisonal fortpflanzenden Arten, Hinweise auf die Paarungsaktivität geben. So sind die Aktionsräume der Männchen von *Microcebus murinus* während der Reproduktionssaison nicht nur deutlich größer als außerhalb der Saison, sondern sie

überlappen sich auch mit denen der Weibchen (PETERS 1999, RADESPIEL 2000). Entsprechend gibt auch die zurückgelegte Wegstrecke der Männchen während der Paarungszeit Auskunft über einen möglichen Paarungserfolg (PETERS 1999). Je höher die Weibchendichte in einem bestimmten Gebiet ist, desto größer ist die Konkurrenz der Männchen. Dies kann auch bei solitär lebenden Arten zur Bildung von Männchenkoalitionen führen. Langzeitassoziationen bei Carnivoren können einerseits den Zugang zu Weibchen ermöglichen, andererseits aber auch zu Unterschieden im Fortpflanzungserfolg der Koalitionspartner führen (PACKER & PUSEY 1982, CARO 1994). Koalitionen definieren sich als jedes Ereignis, in dem Individuen ihre Kräfte verbinden, wobei ein Individuum dem anderen Hilfe leistet oder zwei bzw. mehrere Individuen direkte Aggression auf das gleiche Ziel zur gleichen Zeit richten (NOE 1986). Auch bei Primaten werden sowohl Langzeit- als auch kurzzeitige Koalitionen gefunden (NOE 1986, HARCOURT 1992), wobei diese oft an eine verwandtschaftliche Beziehung vor allem zwischen Männchen gebunden sind (HARCOURT & DE WAAL 1992, VAN SCHAIK 1996). Die Männchen können dabei z.B. sehr enge Beziehungen mit Groomingpartnern ausbilden (VAN HOOFF & VAN SCHAIK 1992, 1994). Koalitionen treten aber nur selten bei solitären Primatenarten auf (SMUTS 1987). Sie dienen vor allem der Erhöhung der individuellen Fitness. So können z.B. Nahrungsquellen gemeinsam erschlossen, geteilt und verteidigt werden (KREBS & DAVIES 1996, VAN HOOFF & VAN SCHAIK 1992). Arten mit solchen Assoziationen verfügen meist über ein promiskues Paarungssystem mit ausgeprägter Spermienkonkurrenz (HARCOURT 1996).

Zum *postkopulativen Wettbewerb* zählen alle Verhaltensweisen oder Eigenschaften eines Männchens, die die Wahrscheinlichkeit seines eigenen Fortpflanzungserfolges nach der Paarung erhöhen. Die sexuelle Selektion wirkt hier über die Quantität und Qualität der Spermien, die Genitalmorphologie und über das Verhalten der Männchen (MØLLER 1988, MØLLER & BIRKHEAD 1989, DIXSON 1991). Hierzu zählen einmal Spermienkonkurrenz (*sperm competition*) und zum anderen *mate guarding*, bei dem ein Weibchen nach der erfolgten Paarung bewacht wird (DEWSBURY 1988). Spermienkonkurrenz kommt vor, wenn sich ein Weibchen mit

mehreren männlichen Partnern paart (CURTSINGER 1991). Ein Männchen kann seinen Fortpflanzungserfolg dadurch erhöhen, indem es möglichst viele Spermien in den Wettbewerb bringt, einmal über möglichst viele bewegliche Spermien pro Ejakulat (MØLLER 1988), zum anderen über die zeitliche Ausdehnung und Wiederholung von Kopulationen (DIXSON 1991). Die Spermienzahl ist proportional zur Anzahl der Sertolizellen, die wiederum als kritische biologische Bestimmungsgröße für die Hodengröße gilt (BARDIN *et al.* 1994, SETCHELL *et al.* 1994, SHARPE 1994). Indikator für Spermienkonkurrenz ist die Hodengröße, die im Verhältnis zur Körpergröße relativ groß sein sollte (HARCOURT *et al.* 1981, HARVEY & HARCOURT 1984, MØLLER 1988, KAPPELER 1996). Die Messung der Hodengröße ist daher die verlässlichste Methode zur indirekten Bestimmung der Spermienproduktion. Die Methode weist moderate bis hohe Korrelationskoeffizienten zwischen Hodengröße und Spermatogenese auf (AMANN 1970, CURTIS & AMANN 1981, SWANEPOEL *et al.* 1993, WALKDEN-BROWN *et al.* 1994). Es besteht eine Beziehung zwischen dem Paarungssystem und der Hodengröße. Unabhängig von der Paarungszeit haben Männchen in promisken oder polyandrischen Paarungssystemen signifikant größere Hodenvolumina in Relation zur Körpergröße als Männchen in polygynen Paarungssystemen (HARCOURT *et al.* 1995). In beiden Systemen ist der intrasexuelle Selektionsdruck sehr intensiv. Ist eine kurze Reproduktionszeit verbunden mit einer hohen Anzahl von Kopulationen, z.B. bei sich saisonal fortpflanzenden Arten, so ist eine Selektion auf hohe Spermienproduktion zu erwarten, was wiederum eine Selektion von großen Hoden nach sich zieht. Konkurrieren mehrere Männchen um ein oder mehrere Weibchen und sind die Weibchen nicht monopolisierbar, ist postkopulativer Wettbewerb mit großen Hoden zu erwarten (CLUTTON-BROCK & HARVEY 1978, CLUTTON-BROCK 1991, KAPPELER 1996).

## 2.2 Hormonelle Funktionskreise

Reproduktionsverhalten und Reproduktionsbiologie stehen beim Säugerorganismus in Wechselbeziehung mit dem endokrinen System und werden teilweise von diesem reguliert. Gemeinsam mit dem Nervensystem dient es der funktionellen Integration

und Koordination der verschiedenen Organsysteme mit der Umwelt. Mit beiden Systemen werden auf neuronalem bzw. hormonalem Weg Signale übermittelt, die der Steuerung des Stoffwechsels bzw. der Regelung des „inneren Milieus“, der Homöostase, dienen (MENDOZA *et al.* 2000). Darüber hinaus steuern sie auch die zur Fortpflanzung notwendigen Organfunktionen sowie das Verhalten. In diese Steuerung greifen Reize aus der Umwelt, psychisch-emotionale Faktoren und Rückkopplungsfaktoren innerhalb des Organismus ein.

### 2.2.1 Definition des Begriffs „Hormon“

Der Begriff „Hormon“ leitet sich aus dem Griechischen ab und bedeutet „errege, treibe an“. Diese Definition enthält bereits eine Kernaussage über die Eigenschaften derartiger Substanzen. Aufgrund der Vielfalt der heute als „Hormon“ bekannten Substanzen und ihrer großen Struktur- und Wirkungsunterschiede lassen sich die Hormone umfassend entsprechend der Definition von DÖCKE (1981) charakterisieren: „Hormone sind interzellulär wirksame chemische Boten unterschiedlicher Struktur, die in spezifisch differenzierten Zellen gebildet werden oder enzymatisch veränderte Bluteiweiße darstellen und lokal oder in entfernt gelegenen Zellen spezifische biologische Wirkungen ausüben. Nach der Bindung an Zellmembran- oder intrazelluläre Rezeptoren steuern sie über Zyklasen und intrazelluläre chemische Boten oder über eine Beeinflussung der Genexpression unterschiedlichste Zellfunktionen, insbesondere aber die Bildung und Aktivierung von Enzymen“.

Die Wechselwirkungen mit intrazellulären Rezeptorproteinen sind für alle Steroidhormone vergleichbar. Nach einer Komplexbildung mit diesen Proteinen wandern sie in den Zellkern ein. Dort regulieren sie am aktiven Teil des Chromatins die Transkription spezifischer m-RNA. Nach einer längeren, für die Steroidhormone typischen Latenzzeit erfolgt das Erscheinen spezifischer Proteine als Genprodukte im Zytoplasma (SCHLATTERER 1978).

### 2.2.2 Chemische Struktur, Biosynthese und Abbau der Steroidhormone

Den Steroiden gemeinsam ist das Steran-Grundgerüst. Sie erfüllen sehr unterschiedliche Aufgaben und werden je nach Anzahl an Kohlenstoffatomen (C-Atome) eingeteilt in Sterine, Gallensäuren und Steroidhormone. Letztere werden, ebenfalls nach der Anzahl ihrer C-Atome, in drei Gruppen unterteilt:

Die Kortikoide und Gestagene mit 21 C-Atomen (Steroide der Nebennierenrinde), die Androgene mit 19 C-Atomen (männliche Sexualhormone der Gonaden und Nebennierenrinde) und die Östrogene mit 18 C-Atomen (weibliche Sexualhormone der Gonaden und Plazenta). Aus der Art, Anzahl, Stellung und Konfiguration der Substituenten sowie aus der Anzahl und Stellung von Doppelbindungen am Ringsystem des Grundgerüsts ergeben sich die unterschiedlichen biologischen Aktivitäten der einzelnen Hormone (JAKUBKE & JESCHKEIT 1980).

Die Biosynthese der Steroidhormone erfolgt über Cholesterin, das in der Leber und den endokrinen Drüsen über mehrere Zwischenstufen aus Acetyl-CoA gebildet wird (KARLSON 1988). Die nur in geringen Mengen an ihrem Produktionsort gespeicherten Steroidhormone müssen bei Bedarf aus dem zellulären Cholesterinvorrat synthetisiert werden (KOLB 1989). Aus Cholesterin entsteht über Zwischenstufen Pregnenolon, aus dem alle Steroidhormone gebildet werden können. Welches Hormon anschließend entsteht, ob Kortikoid, Gestagen, Androgen oder Östrogen, entscheidet das Vorhandensein spezifischer Enzyme in den jeweiligen hormonbildenden Organen.

Der größte Teil der im Blut zirkulierenden Steroidhormone wird an Albumine und Globuline gebunden, die in der Leber synthetisiert werden (DÖCKE 1981). Es werden dabei biologisch inaktive Hormonkomplexe gebildet, die dem Transport und der Speicherung der Steroide dienen. Eine rasche Dissoziation ermöglicht die Hormonbereitstellung für die Erfolgsorgane. Durch die Bildung des Steroid-Protein-Komplexes wird das betreffende Hormon vor Inaktivierung und vorzeitiger Ausscheidung durch Verringerung der metabolischen Clearance Rate (MCR) geschützt (WESTPHAL *et al.* 1978). Der Transport der Glukokortikosteroide erfolgt über die Bindung an Transkortin, oder *corticosteroid binding globulin* (CBG), und

Albumin, der Transport von Testosteron über die Bindung an Sexualhormon bindendes Globulin (SHBG). Beim Mann sind 66% des Plasma-Testosterons an das SHBG, 30% an Albumin und 2% an Transkortin gebunden. Biologisch aktiv sind die ungebundenen 2% (SCHMIDT 1983).

Die Verstoffwechslung der freien, nicht an Proteine gebundenen Steroidhormone erfolgt primär in der Leber. Dort werden über zahlreiche Reduktions- und Hydroxylierungsvorgänge die Hormone in biologisch inaktive Formen überführt. Die Ausscheidung über den Urin und via Galle über die Faeces wird durch eine Glukoronid- bzw. Sulfatkonjugation ermöglicht. Als Abbauprodukte der Androgene und des Kortisols sind im Urin 17-Ketosteroide meßbar (BUDDECKE 1980). Während der Darmpassage kann eine Rückresorption über den enterohepatischen Kreislauf stattfinden, nach der einige der Metabolite biogen aktiv werden können.

### 2.2.3 Gonadale und periphere Androgen- und Östrogensynthese

Testosteron ist ein zentrales Produkt der Androgensynthese (Abbildung 1). Es entsteht aus Pregnenolon über Dehydroepiandrosteron (DHEA), das artenabhängig über Androstendiol oder Androstendion umgesetzt werden kann. Testosteron wird zu seiner eigentlichen gewebeaktiven Form, dem  $5\alpha$ -Dihydrotestosteron ( $5\alpha$ -DHT), durch das Enzym  $5\alpha$ -Reduktase reduziert. Dieser Schritt kann entweder im Hoden selbst (FOLMAN *et al.* 1972) oder peripher in androgenabhängigen Organen wie der Prostata erfolgen (WILSON & GLOYNA 1970).

Östrogene werden beim männlichen Säuger sowohl testikulär als auch peripher synthetisiert. 50% des beim Mann produzierten Östradiol- $17\beta$  entstehen durch periphere Konversion des Östrons mit Androstendion als Präkursor; 40% durch Aromatisierung des im Blut zirkulierenden Testosterons und 10% direkt über die Aromatisierung von Testosteron im Hoden (WILSON 1980). Gleiche Verhältnisse werden für den Rüden beschrieben (POULET 1985). In den Gonaden des Hengstes stellen Androstendion, Testosteron und Östron die Hauptprodukte der Steroidsynthese dar. Die dort meßbaren, im Artenvergleich hohen

Östronkonzentrationen entstehen über Hydroxylierung und Aromatisierung aus Androstendion (BEDRAK & SAMUELS 1969).

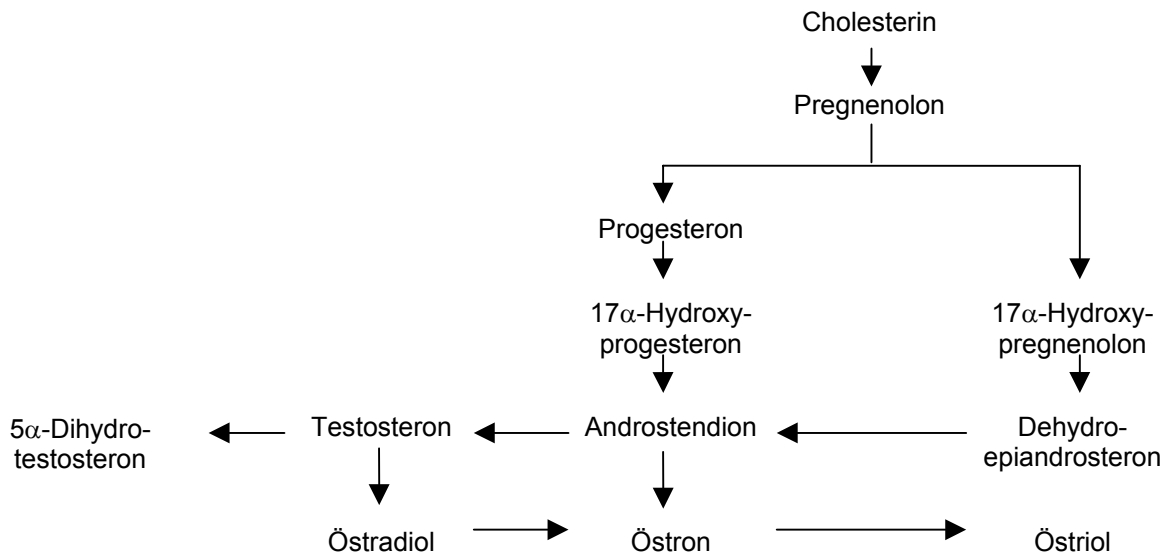


Abb. 1 Syntheseweg der gonadalen Steroidhormone (nach SCHMIDT *et al.* 2000)

#### 2.2.4 Kortikoidsynthese

Die Kortikoide werden in der Nebennierenrinde synthetisiert und lassen sich in die Mineralokortikoide und die Glukokortikoide unterteilen. Aus Cholesterin entsteht über Pregnenolon das Progesteron (Abbildung 2). Aus diesem kann durch Hydroxylierung unterschiedlicher C-Atome des Moleküls einerseits über 11-Desoxykortikosteron, Kortikosteron, 18-Hydroxykortikosteron das Aldosteron oder andererseits über 17 $\alpha$ -Hydroxyprogesteron und 11-Desoxykortisol das Kortisol gebildet werden. Wichtigste Vertreter der Glukokortikoide sind Kortisol und Kortikosteron (KARLSON 1988, WUTTKE 2000).

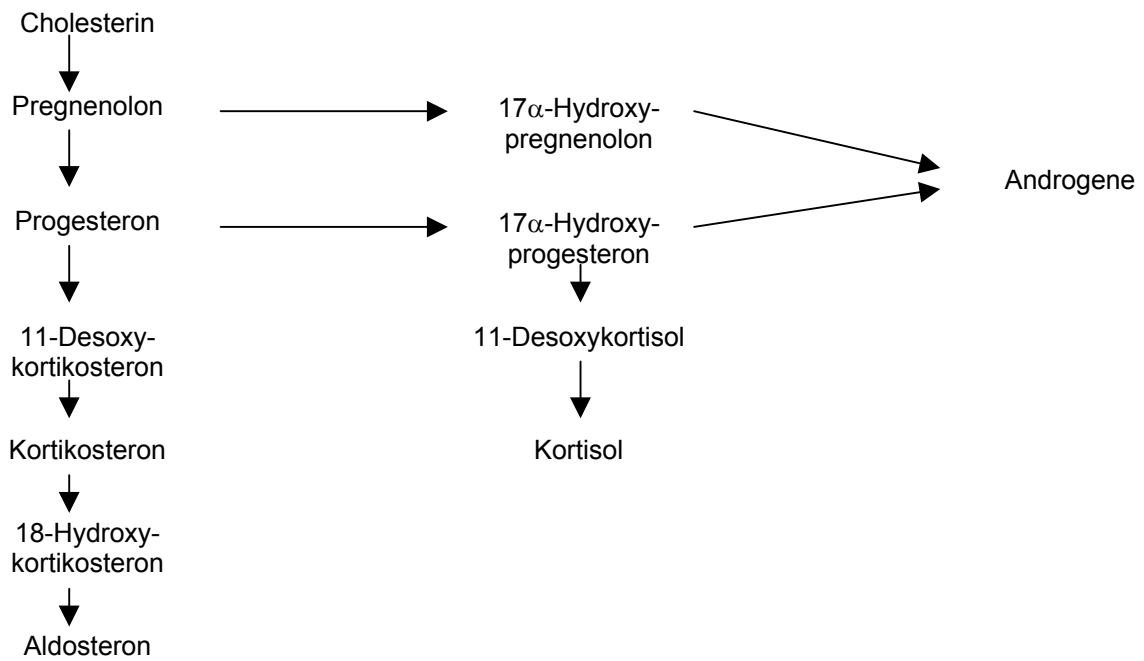
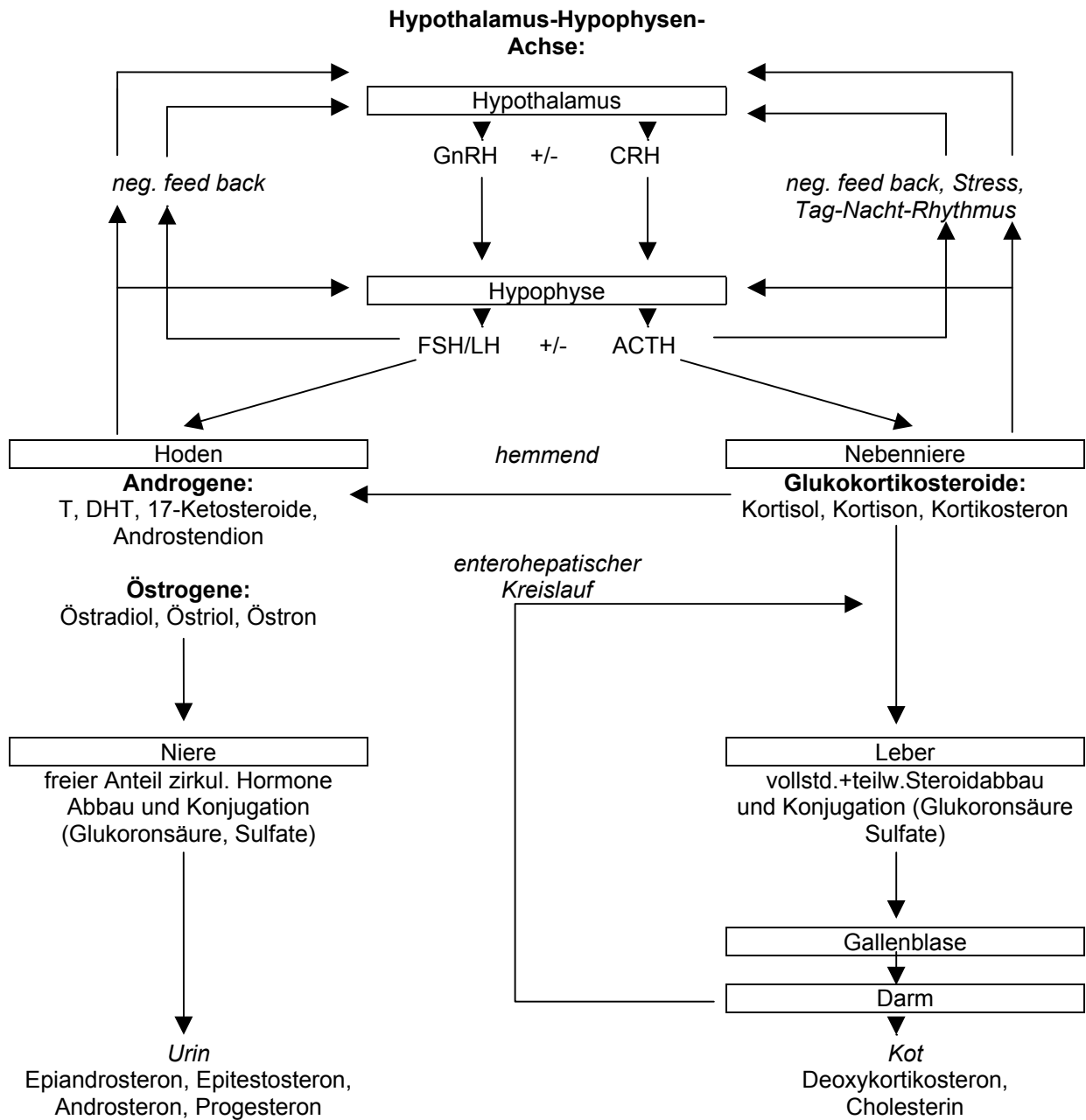


Abb. 2 Synthese adrener Steroide aus Cholesterin (nach SCHMIDT *et al.* 2000)



CRH: Kortikotropes-Releasing Hormon; GnRH: Gonadotropes Releasing Hormon; ACTH: Adrenokortikotropes Hormon; FSH: Follikelstimulierendes Hormon; LH: Luteinisierungs Hormon; T: Testosteron; DHT: Dihydrotestosteron; +/-: jeweils steigende bzw. sinkende Konzentration

Abb. 3 Sekretion und Metabolisierung der Sexual- und Glukokortikosteroide (nach SAPOLSKY 1987 & IMMELMANN *et al.* 1996)

### 2.2.5 Neuroendokrine Regulation der Hodenfunktion

Das als „Hypothalamus-Gonadenachse“ bezeichnete System der an der Reproduktion beteiligten Hormone stellt einen in sich geschlossenen Funktionskreis innerhalb eines hierarchisch aufgebauten Systems dar (Abbildung 3). Exogene und endogene Reize stimulieren über das Zentrale Nervensystem unter anderem die Freisetzung des hypothalamischen Gonadotropin Releasing Hormons (GnRH) (DÖCKE 1981) aus den hormonbildenden Nervenzellen, die über das Hypothalamus-Hypophysen-Pfortadersystem in die Adenohypophyse gelangen. Dort stimuliert GnRH die Ausschüttung der Gonadotropine Follikelstimulierendes Hormon (FSH) und Luteinisierungs Hormon (LH). Die Sekretion der Gonadotropine erfolgt pulsatil (KARLSON 1988). FSH und LH gelangen auf humoralem Weg in die Gonaden, auf die sie in synergistischer Weise wirken (FRANCHIMONT *et al.* 1975). LH fördert beim männlichen Geschlecht die Testosteron-Ausschüttung aus den Leydigischen Zwischenzellen des Hodens, während FSH die Bildung eines Androgenbindungsproteins in den Sertolischen Stützzellen des Hodens stimuliert. Geschlossen wird dieser neuroendokrine Funktionskreis durch die gonadalen Sexualhormone in Form eines negativen *feed back*-Mechanismus. Hierbei stellen die Sexualsteroiden die Regelgröße und das Hypothalamus-Hypophysensystem den Regler dar. Danach bewirkt ein Anstieg im Blut zirkulierender Sexualsteroiden eine Hemmung der Gonadotropinfreisetzung und -synthese, während ein Absinken der Keimdrüsenhormonkonzentration diese stimuliert (DÖCKE 1981). Daneben existieren sogenannte *short loop*-Mechanismen, bei denen ein Anstieg der Hormonproduktion in der Hypophyse eine Hemmung der Releasing Hormon-Freisetzung bewirkt (MOTTA *et al.* 1969). Die gonadalen Sertolizellen produzieren außerdem das nichtsteroidale Glykoprotein Inhibin, das selektiv inhibierend auf Synthese und Freisetzung des FSH wirkt (FRANCHIMONT *et al.* 1975).

### 2.2.6 Neuroendokrine Regulation der Nebennierenrindenfunktion

Die Regulation der adrenalen Glukokortikoidsekretion erfolgt über das ebenfalls übergeordnete Hypothalamisch-Hypophysäre-Adrenokortikale System (Abbildung 3). Körperfremde oder -eigene Stimuli bewirken in den hormonbildenden Nervenzellen

des Hypothalamus eine Freisetzung von Kortikotropin-Releasinghormon (CRH), das über das vaskuläre Hypophysen-Pfortader-System in die Adenohypophyse gelangt und dort eine Ausschüttung von Adrenokortikotropem Hormon (ACTH) aus den basophilen Zellen induziert. ACTH wird aus Pro-Opiomelanokortin (POMC) gebildet und fördert die Bildung und Freisetzung der Glukokortikoide in der Zona fasciculata und Zona reticularis der Nebennierenrinde. Daneben sorgt es für die Bereitstellung der Hormonausgangssubstanz Cholesterin.

Entsprechend den Sexualsteroiden beeinflusst die Glukokortikoidkonzentration im Plasma über einen negativen *feed back*-Mechanismus die CRH- und damit ACTH-Freisetzung im Gehirn. Für ACTH wird ebenfalls eine *short loop*-Kontrolle vermutet, durch die das ACTH seine eigene Sekretion über einen direkten *feed back* auf die hypothalamische Freisetzung von Kortikotropin-Releasinghormon (CRH) beeinflusst (MOTTA *et al.* 1969). Die ACTH-Ausschüttung kann umgekehrt durch die Katecholamine des Nebennierenmarks erhöht werden (positiver *feed back*) mit der Folge einer erhöhten Sekretion von Glukokortikosteroiden.

### 2.2.7 Funktion der Androgene und Glukokortikoide

Für die Wechselbeziehung zwischen sexueller Aktivität, reproduktivem Erfolg und den im Blut zirkulierenden Hormonen sind beim männlichen Säuger die Androgene von zentraler Bedeutung. Sie wirken auf die Spermiogenese, steuern die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale (KOLB 1989) und bilden die Voraussetzung für die physiologischen Abläufe des Sexualverhaltens. Hierzu zählen eine normale *Libido* (Geschlechtstrieb), *Potentia generandi* (Zeugungsfähigkeit) und *Potentia coeundi* (Begattungsfähigkeit) (KRAUSE 1990). FSH und intratestikulär gebildete Androgene beeinflussen die Spermatogenese in den Samenkanälchen der Testes. Der gesamte Prozeß der Spermatogenese dauert beim Mann etwa 70 Tage (WUTTKE 2000). Testosteron wirkt außerdem anabol (KARLSON 1988) und steht über das Zentrale Nervensystem mit bestimmten Verhaltensweisen in Wechselbeziehung. Beispielsweise wird das Aggressionsverhalten bei männlichen Säugern vorrangig von genetischen Einflüssen bestimmt, die pränatal über Testosteron die für den Ausdruck des Aggressionsverhaltens involvierten

zentralnervösen Strukturen modifizieren (VON HOLST 1998). Östrogene und Androgene wirken auf die Reifung der Spermatozyten ein (WUTTKE 2000). Anabol wirkende Androgene werden hauptsächlich in der Nebennierenrinde gebildet, wie z.B. beim Mann Dehydroepiandrosteron.

Das Verhalten vor allem von in sozialen Gruppen lebenden Säugern steht weiterhin in Beziehung mit den Glukokortikoiden, die unter normalen Bedingungen unter anderem den Kohlenhydratstoffwechsel (Glukosebereitstellung), Herz und Kreislauf (über Bildung von Adrenalin und Angiotensinogen; Verstärkung der Herzkraft und periphere Gefäßkonstruktion), die Niere (Wasserausscheidung) und das Gehirn (Wirkung auf Hypothalamus) beeinflussen und eine antientzündliche Wirkung haben. In sozialen Gruppen können als Stressoren wirkende Ereignisse eine Alarmreaktion bei den Tieren auslösen. Glukokortikoide dienen dann der Anpassung an diese Reaktion, u.a. durch eine mögliche Inhibition der Androgensekretion. Gerade bei männlichen Säugern, deren Sozialsystem durch die Etablierung einer Dominanzhierarchie zum Zeitpunkt der Paarungssaison gekennzeichnet ist, wirken sich vor allem agonistische Interaktionen auf die Sekretion der Androgene und Kortikosteroide aus. Deren resultierende Konzentrationen können stimulierend oder inhibierend auf die sexuelle Aktivität eines Männchens wirken und damit seinen Zugang zu fertilen Weibchen mitbeeinflussen.

### 2.2.8 Grundlagen biologischer Rhythmen

Organisation und Regulation biologischer Systeme beruhen auf dem Prinzip der Homöostase. Sie bewirkt bei den grundsätzlich variablen biologischen Funktionen eine Aufrechterhaltung wiederkehrender Schwankungen um einen Mittelwertsbereich, der sich in Form eines Rhythmus darstellt. Es wird zwischen exogenen und endogenen Rhythmen unterschieden. Zu ersteren zählen einmal die zirkadianen Rhythmen, die unter natürlichen Bedingungen durch äußere, periodische einwirkende Zeitgeber auf 24 Stunden synchronisiert werden. Zum anderen ist der zirkanniale Rhythmus zu nennen, bei dem ein jahreszeitlich sich verändernder Wechsel von Licht- und Dunkelphasen als Zeitgeber wirkt (ASCHOFF 1978). Für ACTH, CRH und Kortisol gibt es einen Tag-Nacht-Rhythmus, mit beim Menschen

höchsten Konzentrationen am frühen Morgen und niedrigsten Werten gegen Mitternacht. Bei nachtaktiven Tieren, wie der Ratte, werden Maximalwerte von Kortisol hingegen am frühen Abend gemessen (KRIEGER 1979). Die Nebennieren schütten Kortisol episodenhaft aus, bedingt durch eine ebenfalls episodische ACTH-Ausschüttung. Beim Menschen treten diese Episoden nachts und in den frühen Morgenstunden häufiger auf und führen dadurch zu höheren Kortisolspiegeln (WUTTKE 2000).

Viele wildlebende und domestizierte Säuger weisen eine von der Tageslichtlänge abhängige Saisonalität in ihrem Fortpflanzungsverhalten auf. Zur Gruppe der sogenannten *long day breeder* gehören beispielsweise die Wildcaniden. Bei ihnen setzt die fortpflanzungsaktive Phase mit zunehmender Tageslichtlänge ein (NALBANDOV 1975). Auch bei saisonal sich fortpflanzenden Säugern bestehen jahreszeitliche Zyklen in der testikulären Aktivität, die unter den Primaten auch bei einigen Lemurenarten gefunden werden (DIXSON 1998). Bei männlichen Japan-Makaken (*Macaca fuscata*) steigt der Testosteronspiegel während der Paarungssaison um ca. das dreifache an (DIXSON 1998).

### 2.3 Beziehung zwischen sozialem Kontext, physischen Körpermerkmalen und Hormonstatus

#### Einfluß der sozialen Konstellation auf Körpergewicht, Hodenvolumen und Steroidhormone

Der Einfluß von intrasexueller Konkurrenz und Rangstruktur auf das Verhältnis zwischen sexualdimorphen Merkmalen und Steroidhormonsekretion bei Männchen wird nur in relativ wenigen Untersuchungen gemeinsam erfaßt. Die gegenseitige Abhängigkeit dieser Parameter kann aber zwischen den verschiedenen Säugerarten deutlich variieren. Bei Nagern wurde eine positive Korrelation zwischen Dominanzstatus, Körpergewicht und Testosteronspiegel, jedoch nicht mit der Kortisolkonzentration nachgewiesen (*Heterocephalus glaber*: CLARKE & FAULKES 1998). Bei wilden Antilopenarten korreliert ein großes Hodenvolumen mit hohem Testosteronspiegel (*Damaliscus dorcas*: ILLIUS *et al.* 1983). Unter den Primaten ist bei Javaneraffen (*Macaca fascicularis*) eine hohe Rangposition signifikant korreliert

mit einem hohen Körpergewicht, ohne gleichzeitig bestehenden eindeutigen Zusammenhang zwischen Rangposition, Testosteron- und Kortisolwerten (MORGAN *et al.* 2000). Dagegen führt der Erwerb der alpha-Position bei Mandrillmännchen (*Mandrillus sphinx*) zu größeren Hodenvolumina und höheren Testosteronkonzentrationen bei gleichbleibendem Körpergewicht. Nach Verlust der ranghohen Stellung sinken diese Parameter wieder ab (SETCHELL & DIXSON 2001).

### Einfluß der Saisonalität auf die Steroidhormonsekretion

Saisonale Reproduktion ermöglicht Tieren eine Anpassung an wechselnde Umweltbedingungen, die sich nachteilig auf ihre Fitness auswirken können. Der Selektionsprozeß, der zu einer Konzentration der reproduktiven Aktivität während optimaler jahreszeitlicher Bedingungen führt, wird als ursprünglicher Grund saisonaler Fortpflanzung angesehen (LINDBURG 1987). Photoperiodische Faktoren scheinen deshalb gegenüber klimatischen Faktoren, wie Umgebungstemperatur oder Niederschlag, die entscheidenden exogenen Parameter für die Stimulation der Hypothalamus-Hypophysen-Nebennieren-Achse zu sein (ROSTAL *et al.* 1986). Eine bestimmte geographische Distanz zum Äquator gilt als Voraussetzung dafür, daß photoperiodische Faktoren sich maßgebend auf die Synchronisation und den Beginn des Paarungsverhaltens bei Primaten auswirken, während bei in Äquatornähe lebenden Arten klimatische Parameter wie die jahreszeitliche Niederschlagsmenge relevanter sein sollen (vgl. LINDBURG 1987). Die Paarungszeit liegt gewöhnlich innerhalb der Trockenzeit, so daß die Geburten in die nahrungsreiche Regenzeit fallen (ROWELL & DIXSON 1975).

Der Einfluß der Saisonalität auf die Androgenkonzentration im Plasma freilaufender Rotgesichts-Makaken (*Macaca fuscata*) drückt sich während der Paarungszeit in steigenden Testosteronspiegeln noch vor Beginn des Kopulationsverhaltens, zum Teil bereits 1 bis 2 Monate vor Beginn der sexuellen Aktivität, aus (ROSTAL *et al.* 1986). Gleichzeitig löst die erhöhte Testosteronsekretion die Ausprägung sekundärer Geschlechtsmerkmale in Form einer Rotfärbung von Skrotum und Perinealhaut aus. Neben Testosteron ist bei Rotgesichts-Makaken auch  $5\alpha$ -DHT biogen aktiv

(ROSTAL *et al.* 1986). Beide Androgene steigen zeitgleich mit der Zunahme der Tageslichtlänge an. Die Koordination endokriner mit saisonaler Aktivität durch die Photoperiodik innerhalb sozialer Gruppen kann jedoch eine zusätzliche Feinabstimmung durch soziale Faktoren beinhalten. ROWELL & DIXSON (1975) beobachteten bei freilebenden Zwergmeerkatzen (*Miopithecus spp.*) eine Synchronisation des Beginns der Paarungssaison innerhalb, aber nicht zwischen Gruppen desselben Gebiets.

Neben der grundsätzlichen Bedeutung einer saisonalen Veränderung der Tageslichtlänge scheint es zumindest bei einigen Arten einen für die Auslösung reproduktiver Aktivität entscheidenden Zeitraum zu geben. Bei *Lemur catta* reicht eine Verlängerung der Tageslichtlänge von 30 Minuten aus, um bei den Männchen eine Vergrößerung des Hodenvolumens auszulösen (VAN HORN & EATON 1979).

Eine grundlegende Beziehung zwischen Hormonstatus und Verhalten von in sozialen Gruppen lebenden männlichen Primaten besteht demnach in der Weise, daß der Anstieg der Geschlechtshormone eine bestimmte Zeit vor Beginn der reproduktiven Funktion bzw. des Paarungsverhaltens eintritt. Der Hormonanstieg und die sexuelle Aktivität findet zwischen den Männchen einer Gruppe synchronisiert statt. Diese Synchronisation erfolgt entweder noch während oder mit bzw. direkt nach der jahreszeitlichen Umstellung auf langes Tageslicht (eine Übersicht hierzu liefert DIXSON 1998).

#### Einfluß der sozialen Konstellation auf die Steroidhormonsekretion

Bei der Interaktion zwischen Hormonen und sozialem Kontext stellen die Hormone grundsätzlich einen der Regulatoren dar, die die Aktivität eines Tieres modifizieren und es an eine bestimmte Situation innerhalb eines Zeitrahmens anpassen (BERNSTEIN *et al.* 1983). Verschiedene Autoren maßen deshalb die Veränderungen der Testosteronwerte bei männlichen Tieren in Abhängigkeit von verschiedenen Gruppenzusammensetzungen. Nach GORDON *et al.* (1978) benötigen männliche Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) keinen direkten, taktilen Kontakt zu Weibchen, damit Veränderungen in ihrem Verhalten und Hormonstatus auftreten können. Bei

Männchen in unisexuellen Paaren löst allein der visuelle Kontakt zu Weibchen die gleichen Veränderungen sowie sexuelles Verhalten zwischen den Männchen aus (vgl. GORDON *et al.* 1978 und BERNSTEIN *et al.* 1983). In heterosexuellen Gruppen steigen bei allen Männchen die Testosteronspiegel synchronisiert vor den Kopulationen an und erreichen maximale Werte während der Kopulationen. Das Hinzusetzen bzw. die Trennung eines Weibchens von einer Gruppe führt bei den Männchen zu einem signifikanten Testosteronanstieg bzw. -absinken. GORDON *et al.* (1978) werten den Hormonanstieg aber nicht als Funktion der Bildung heterosexueller Gruppen. Verteidigungsverhalten könnte den Plasmatestosteronspiegel der Männchen ebenso beeinflussen wie sexuelle Stimulation. Nach Hinzusetzen mehrerer oder einzelner männlicher Rhesusaffen zu einer Gruppe von Weibchen attackieren diese die Männchen und lösen zwischen mehreren Männchen Konflikte aus mit der Folge konstant bleibender oder sinkender Testosteronwerte unterhalb der normalen Basiskonzentrationen. Diese steigen aber nach Hinzusetzen der Männchen zu anderen Weibchen sofort wieder an (GORDON *et al.* 1978). Auch am Ende bzw. außerhalb der Paarungssaison konnte in ähnlichen Versuchen diese Depression der Testosteronwerte gemessen werden, woraus die Autoren schlossen, daß defensives Verhalten bei den Männchen zu jeder Jahreszeit zu einer hormonellen Depression führt.

Die isolierte Haltung von in sozialen Gruppen lebenden Tieren führt zu Abweichungen ihrer physiologischen Reaktionen, die zwischen den einzelnen Arten unterschiedlich sein können. Einzel gehaltenen Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) weisen eine eindeutige saisonale Abhängigkeit der Zu- und Abnahme adrenaler Hormonkonzentrationen sowie arttypische Veränderungen des Körpergewichts (SCHIML *et al.* 1999) auf. Die Korrelation adrenaler und gonadaler Steroidveränderungen ist jedoch im Vergleich mit in Gruppen gehaltenen Männchen untypisch, da der Anstieg der Testosteron- und Kortisolwerte nicht synchronisiert erfolgt, sondern hohe Testosteronkonzentrationen außerhalb derjenigen Phasen auftreten, in denen Veränderungen von Kortisolwerten und Körpergewicht gemessen werden. Die Zunahme des Körpergewichts ist assoziiert mit einem Anstieg von

Kortisol und tritt, wie bei Männchen in sozialen Gruppen, schon vor der Paarungssaison auf. Im Gegensatz zu diesen steigen die Testosteronwerte isolierter Männchen nicht zeitlich parallel zu dem Auftreten sexueller Aktivität in benachbarten Gruppen an. Demnach scheinen bei männlichen Totenkopffäffchen direkte physische Interaktionen nicht erforderlich für das jahreszeitliche Auftreten der Paarungsbereitschaft zu sein. Diese wird vielmehr durch olfaktorische Signale der Weibchen ausgelöst. Für eine vollständige Synchronisation der zirkannalen hormonellen Veränderungen bei isolierten Männchen wird hingegen die Notwendigkeit eines taktilen Kontaktes zu Weibchen vermutet. Bei *Peromyscus aztecus*, einer nichttropischen Nagerart, scheinen soziale Stimuli entscheidender für Zunahmen des Hodenvolumens und steigende Testosteronkonzentrationen zu sein als photoperiodische Faktoren (DEMAS & NELSON 1998). Isoliert gehaltene Männchen zeigen unter langem oder kurzem Tageslichteinfluß keine Unterschiede in der Größe der Testes. Die Tiere haben aber signifikant kleinere Hodenvolumina und niedrigere Testosteronspiegel als in heterosexuellen Gruppen gehaltene Männchen. Die Ergebnisse werden deshalb von den Autoren als Hinweis auf eine eher flexible Paarungsstrategie bei dieser Art im Vergleich zu einer streng photoperiodisch gesteuerten Fortpflanzungsphysiologie gedeutet.

Einen Hinweis auf die mögliche Aussagekraft von bestimmten Verhaltensparametern für den potentiellen Rangstatus einzeln gehaltener Männchen liefert eine Untersuchung von MORGAN *et al.* (2000) an Javaneraffen. Danach tendieren Männchen mit einer hohen lokomotorischen Aktivität eher dazu, später eine subdominante Stellung einzunehmen.

#### Individuelle Schwankungen der sexuellen Aktivität in Abhängigkeit von der Hormonkonzentration

Individuelle Schwankungen des Plasma-Testosteronspiegels korrelieren nicht mit Unterschieden in der sexuellen Aktivität männlicher Rhesusaffen (ROBINSON *et al.* 1975), Bärenmakaken (SLOB *et al.* 1979) und Ratten (DAMASSA *et al.* 1977). Die sexuelle Potenz bei den Männchen einiger Arten scheint vielmehr von einem bestimmten Schwellenwert abhängig zu sein, wobei Individuen einer Art

unterschiedlich reagieren können. Kastrierte Ratten zeigen normales Begattungsverhalten, wenn ihr Plasma-Testosteronspiegel mindestens ein Drittel der zirkulierenden Hormonmenge von nicht-kastrierten Männchen erreicht (DAMASSA *et al.* 1977). Männliche Rhesusaffen können eventuell unterschiedlich sensibel entweder gegenüber der peripheren Hormonwirkung (z.B. Fähigkeit zur Einführung des Penis in die Vagina) oder der zentralen Wirkung (sexuelles Interesse) reagieren. In einer Untersuchung von MICHAEL *et al.* (1984) zeigten einige Männchen mit steigender Testosteronkonzentration eine steigende Ejakulationshäufigkeit, bei anderen stieg diese bei einer bestimmten Schwellenkonzentration an Testosteron an und blieb dann auf dieser Frequenz („Alles-oder-Nichts“-Antwort).

#### Einfluß verschiedener Sexualsteroiden auf das Verhalten der Männchen

Für das Verständnis der Beziehung zwischen Verhalten und Hormonwirkung einer Art ist es wichtig zu wissen, ob Testosteron selbst oder ein anderes Sexualsteroid bzw. ein entsprechender Metabolit mit einer bestimmten Art des Verhaltens (z.B. Aggression, Sexualverhalten oder Kommunikation) bei der betreffenden Art in Wechselbeziehung steht. Zwei wichtige biogene Metabolite des Testosterons stellen  $5\alpha$ -DHT und Östradiol dar (DIXSON 1998). Nur wenige Primatenarten wurden bisher auf die Wirkung metabolisierter bzw. aromatisierter Androgene untersucht. Die biogene Bedeutung von  $5\alpha$ -DHT bei den verschiedenen Primatenspezies ist zudem umstritten. Es kann bei kastrierten männlichen Rhesusaffen (*Macaca mulatta*), nicht aber bei kastrierten Javaneraffen (*Macaca fascicularis*) und Bärenmakaken (*Macaca arctoides*) zu einer Zunahme der Ejakulationshäufigkeit und des Körpergewichts führen (MICHAEL *et al.* 1986). Bei Javaneraffen wird ein vermittelnder Effekt von Östradiol bei der Wirkung von Testosteron auf das Sexualverhalten vermutet (ZUMPE *et al.* 1993).

Die Bedeutung von Östradiol bei der Wiederherstellung des Sexualverhaltens konnte hingegen bei verschiedenen kastrierten Nagerspezies nachgewiesen werden (Swiss-Webster-Mäuse: LUTTGE & HALL 1973; Meerschweinchen: ASLUM & GOY 1974; King-Holtzman-Ratten: OLSEN & WHALEN 1984).

Warum die zentrale Aromatisierung von Testosteron zu Östradiol in die Kontrolle der männlichen sexuellen Libido und Ejakulation bei einigen Arten (z.B. Ratten, Damhirsch und Frettchen) evolutiv einbezogen wurde und bei anderen nicht, ist nach wie vor ungeklärt (DIXSON 1998). Intromission und Ejakulation stellen die am stärksten Androgen-sensitiven Komponenten innerhalb des Begattungsverhaltens dar.

### Beziehung zwischen Steroidhormonen und Dominanz bei Männchen

Es ist zunächst grundsätzlich zwischen sozialen Arten mit einer stabilen und solchen mit einer instabilen Rangordnung zu unterscheiden: Bei vielen Primatenarten, deren Männchen eine *stabile* Rangordnung ausbilden, korreliert die basale Testosteronkonzentration nicht notwendigerweise mit dem Dominanzstatus (*Macaca mulatta*: GORDON *et al.* 1976; *Papio spp.*: SAPOLSKY 1982; *Cercopithecus spp.*: RALEIGH & MCGUIRE 1990). Die Testosteronwerte im Plasma vor der Bildung neuer Gruppen korrelieren nicht mit dem in der Gruppensituation erworbenen Rang eines Männchens (*Macaca mulatta*: ROSE *et al.* 1975; *Saimiri sciureus*: MENDOZA *et al.* 1979; *Miopithecus spp.*: EBERHART & KEVERNE 1979), denn es besteht kein einfaches Ursache-Wirkung-Prinzip zwischen Testosteron und Aggression bei männlichen Primaten wie es z.B. zwischen Androgenen und Kopulationsverhalten der Fall ist (siehe oben). Niedrige Testosteronwerte sagen daher nichts über zukünftiges aggressives oder submissives Verhalten eines männlichen Primaten aus (DIXSON 1980).

Bei Arten mit *instabilen* Hierarchien besteht eine Beziehung zwischen zirkulierenden Testosteronwerten und aggressivem Verhalten der Männchen: Dominante, aggressive Männchen tendieren zu erhöhten Testosteronspiegeln, während die Werte bei subdominanten Männchen absinken (SAPOLSKY 1993). Dies trifft zum Beispiel auf männliche Rhesusaffen zu, bei denen die Gewinner von Konflikten in instabilen sozialen Gruppen erhöhte und die Verlierer erniedrigte Testosteronspiegel haben (ROSE *et al.* 1975, BERNSTEIN *et al.* 1974). Die überlegenen neuroendokrinen Anpassungsmechanismen dominanter Tiere in Stresssituationen könnten auch zu ihrem Überleben und zu ihrem größeren reproduktiven Erfolg

beitragen. Zum Beispiel scheint der Plasma-Testosteronspiegel dominanter männlicher Anubis-Paviane (*Papio anubis*) resistenter gegenüber unterdrückenden Einflüssen zu sein als derjenige von subdominanten Männchen (SAPOLSKY 1987). Ursache hierfür bei dominanten Männchen ist zum einen die erhöhte Aktivität des sympathischen Nervensystems und zum anderen die höhere Resistenz gegenüber der negativen Wirkung stressinduzierter Glukokortikoidsekretion auf die testikuläre Funktion. Hohe Kortisolkonzentrationen vermindern die testikuläre Sensibilität gegenüber LH, wodurch die Testosteronsekretion abnimmt (Abbildung 3). Dieser Wirkmechanismus soll bei submissiven Männchen ausgeprägter als bei dominanten Tieren sein (SAPOLSKY 1985). Die erhöhte Kortisolsekretion während bedrohlicher bzw. stressauslösender Situationen ist eine Anpassungsreaktion, da Glukokortikoide die Glukosereserven mobilisieren und die Herzleistung erhöhen in Situationen, die eine *fight or flight*-Antwort erfordern (SAPOLSKY 1993). Rangniedrige männliche Primaten in stabilen sozialen Gruppen weisen oft höhere Kortisolwerte im Plasma auf als dominante Männchen (*Saimiri sciureus*: MANOGUE *et al.* 1975; *Miopithecus spp.*: KEVERNE *et al.* 1982). Dominante Männchen können besser auf stressauslösende Situationen durch zusätzliche Kortisolsekretion antworten und kehren danach wieder auf die Basiswerte zurück. Bei ranghohen Männchen gehen außerdem niedrigere Basalwerte der Glukokortikoide einher mit einem stabileren Immunsystem (SAPOLSKY 1993; *Macaca fascicularis*: SHIVELY & KAPLAN 1984).

Sozialer Stress in Mehrmännchen-Gruppen kann jedoch außer zu einer Suppression von Testosteron und Erhöhung von Glukokortikoiden bei subdominanten Männchen auch zu einer Unterdrückung bzw. Verzögerung der Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale führen. Trotzdem konnten in einer Untersuchung von DIXSON (1998) an *Mandrillus sphinx* solche Männchen sexuell aktiv sein, indem sie sich opportunistisch paarten und ejakulierten. Wurden die dominanten Männchen aus der Gruppe entfernt, stiegen bei den unterlegenen Männchen Körpergewicht, Hodengröße und Testosteronspiegel an, ihre Haut färbte sich intensiv und ihr sexuelles Verhalten nahm zu. Die intensiven aggressiven Auseinandersetzungen zwischen den Männchen in der Paarungssaison könnten somit in einer verzögerten

Ausprägung sekundärer Geschlechtsmerkmale zusammen mit verminderter sexueller Aktivität resultieren (DIXSON 1998). Um Schäden durch häufige Konflikte zu vermeiden, könnte die Strategie dieser Männchen darin liegen, ihr Investment in energetisch aufwendige sekundäre Geschlechtsmerkmale hinauszuzögern und sich bietende Gelegenheiten zur Paarung zu nutzen.

#### Beziehung zwischen Fortpflanzungsverhalten, sozialem Stress und Hormonstatus bei männlichen Primaten

Die Faktoren, die das Verhalten von Tieren bei der Beantwortung von Stress kontrollieren, sind komplex und setzen sich zusammen aus einerseits der Motivation und andererseits der neurophysiologischen Basis des Verhaltens. Das Verhalten, das Tiere in einer Stresssituation zeigen, dient zur Bewältigung von Stress bzw. der Art des Stressors. Eine einzige grundsätzliche Art des Verhaltens als Reaktion auf Stress ist daher unwahrscheinlich (RUSHEN 1993). Verhalten und Physiologie sind miteinander verbunden auf einer neuroendokrinen Achse, deren verschiedene Wirkstoffe in komplexer Weise auf zentraler und peripherer Ebene interagieren und die Reaktion auf einen individuellen Stressor modulieren. Experimentelle Manipulation des neuroendokrinen Systems zusammen mit der Beobachtung der resultierenden Effekte auf das Verhalten ermöglichen Einblicke in die der Stressantwort zugrundeliegenden Mechanismen. Sowohl das Verhalten als auch die physiologische Antwort auf Stress wird zumindest teilweise vom gleichen zentralen neuroendokrinen System gesteuert (RUSHEN 1993). Stress bewirkt eine zentrale Sekretion von CRH, die sowohl die peripheren physiologischen Reaktionen (z.B. Zunahme der lokomotorischen Aktivität und Vokalisation infolge erhöhter ACTH- und Kortikosteroidsekretion) als auch die Verhaltensantwort auslöst (MORIMOTO *et al.* 1993). Bei chronischem Stress lassen diese Reaktionen jedoch nach infolge einer Adaption an die Situation, bei Ratten bereits nach zwei Tagen (BUWALDA *et al.* 1997).

Darüber hinaus sind bei sozial lebenden Primatenarten die Art und Frequenz eines Stressors abhängig von der Form des Sozialsystems der betreffenden Art. Die

Auswirkung der Formation unterschiedlicher sozialer Gruppen auf die Sekretion von Stresshormonen kann dabei sehr unterschiedlich sein. Die Bildung unisexueller Gruppen mit anschließendem Hinzusetzen eines andersgeschlechtlichen Tieres kann zu einem mehrwöchigen Absinken des Kortisolspiegels führen. Auch die Bildung heterosexueller Gruppen kann sinkende Kortisolkonzentrationen auslösen, die unter denen einzeln gehaltener Individuen liegen, und die sich trotz steigender Konzentrationen vor Beginn der Reproduktionssaison den Werten einzeln gehaltener Tiere erst nach längerer Zeit angleichen. Dies konnte an Totenkopffaffen (*Saimiri sciureus*) gezeigt werden, die über ein polygynes Paarungssystem verfügen (MENDOZA *et al.* 2000). Die Autoren definieren daher niedrige Kortisolwerte als die Phase sozialer Instabilität nach Bildung neuer Gruppen. Der Eintritt der Paarungssaison und die sich daran anschließende soziale Reorientierung kehren die niedrigen Hormonwerte um, induziert durch die nun eingetretene soziale Stabilität. Auch bei Rhesusaffen führt das wiederholte Zusammensetzen mit bekannten (stabile Situation) oder stetig wechselnden, fremden Artgenossen (instabile Situation) in beiden Fällen zunächst zu einem Absinken des Kortisolspiegels und im ersten Fall nach einigen Wochen zu einer Erholung der Werte, während diese im zweiten Fall weiterhin sinken. Erst nach ca. sechs Monaten gleichen sich die Werte einander an (MENDOZA *et al.* 2000). Kortisolkonzentrationen spiegeln demnach nicht akute Wirkungen von sozialen Erfahrungen wider, sondern die sozialen Bedingungen über einen langen Zeitraum bewirken vielmehr Veränderungen der Hypothalamus-Hypophysen-Nebennieren-Regulation (MENDOZA *et al.* 2000).



Abb. 4 Der Graue Mausmaki (Photo: U. RADESPIEL)

## 2.4 Biologie des Grauen Mausmaki

### Systematik

Die systematische Einordnung von *Microcebus murinus* stellt sich wie folgt dar (nach YODER 1997):

Klasse:	<i>Mammalia</i>
Ordnung:	<i>Primates</i>
Unterordnung:	<i>Strepsirrhini</i>
Überfamilie:	<i>Lemuroidea</i>
Familie:	<i>Cheirogaleidae</i>
Gattung:	<i>Microcebus</i>
Art:	<i>M. murinus</i>

Innerhalb der Unterordnung *Strepsirrhini* gehört die Gattung *Microcebus* zu den ursprünglichsten heute lebenden Primaten (DUTRILLAUX 1979). Der Graue Mausmaki (Abbildung 4) kommt endemisch auf Madagaskar vor, wo er in den trockenen Waldgebieten im Westen und Süden Madagaskars die sogenannte *fine branch niche* bewohnt (MARTIN 1972b). Als Anpassung an die nächtliche Lebensweise ist bei *M. murinus* wie bei den meisten *Strepsirrhini* ein *Tapetum lucidum* als reflektierende Schicht hinter der Retina des Auges vorhanden (MARTIN 1973). Adulte Tiere sind homogen graubraun gefärbt, durchschnittlich 60 g schwer und haben eine Körperlänge von 12 bis 13 cm und eine Schwanzlänge von etwa 13 cm (MARTIN 1973, TATTERSALL 1982, ZIMMERMANN *et al.* 1998). Die Ernährungsweise von *M. murinus* ist omnivor und verändert sich saisonal in Anpassung an sich verändernde Nahrungsbedingungen (PETTER-ROUSSEAU & HLADIK 1980, SIMMEN & HLADIK 1988, 1998, SARIKAYA 1999). Im Freiland besteht ihre Nahrung vor allem aus Früchten, Insekten, Baumharzen und Blättern (HLADIK *et al.* 1980, BARRE *et al.* 1988). Mausmakis leben arboreal in allen Höhenlagen des Waldes und werden dort sowohl in großen Gebieten und Fragmenten des Primärwaldes als auch in Sekundärwäldern gefunden. Im

natürlichen Habitat der Grauen Mausmakis gibt es eine Trennung in eine etwa viermonatige Regenzeit von Dezember bis März und eine etwa achtmonatige Trockenzeit von April bis November (HLADIK *et al.* 1980). Vor Beginn der Trockenzeit kommt es bei den Tieren zu einer Einlagerung von Körperfett vor allem in der Schwanzregion, das als Energievorrat während der nahrungsarmen Zeit dient (MARTIN 1972a, PETTER-ROUSSEAU 1980, GLATSTON 1981). Während der Trockenzeit treten Mausmakis in den Trockenschlaf (Torpor) ein, senken ihre Körpertemperatur und Stoffwechselrate stark ab und zehren vor allem von dem während der Regenzeit angefahrenen Fettgewebe.

### Reproduktionsbiologie und Paarungssystem

Auch die Paarungsaktivitäten von *M. murinus* werden durch die Saisonalität beeinflusst. Die Hauptpaarungszeit liegt in Ampijoroa, Nordwest-Madagaskar, zwischen Mitte September und Anfang Januar (RADESPIEL 1998, 2000, PETERS 1999, SARIKAYA 1999) mit zwei zeitlich klar voneinander getrennten Paarungszeiten (September bis Mitte Oktober und Mitte November bis Anfang Januar) und entsprechenden Geburtszeiten (PETERS 1999, SCHMELTING 2000). Nach zwei Monaten Tragzeit (in Gefangenschaft etwa 60 bis 62 Tage) gebären die Weibchen

1 bis 4 Junge (PERRET 1982, WROGEMANN *et al.* 2001). Die Weibchen sind saisonal polyöstrisch: Bei nicht-konzipierten Weibchen können in Gefangenschaft im Abstand von 45 bis 55 Tagen bis zu drei weitere Östren nach dem ersten Östrus auftreten (PETTER-ROUSSEAU 1962, GLATSTON 1979, PERRET 1982, WROGEMANN *et al.* 2001). Als Folge des photoperiodisch gesteuerten Fortpflanzungsbeginns weisen die Weibchen einen hohen Grad an Östrussynchronisation auf (Eintritt der Östren innerhalb 10 bis 21 Tagen) (GLATSTON 1979, PERRET 1982, RADESPIEL & ZIMMERMANN 2000) und werden in Gefangenschaft innerhalb eines Monats nach der Umstellung auf lange Tageslichtzeiten östrisch (PERRET 1982). Obwohl sich die Vagina für 1 bis 11 Tage öffnet (GLATSTON 1979, WROGEMANN *et al.* 2001, eigene Beob.), sind die

Weibchen nur am Anfang des Östrus rezeptiv (LEBEC 1984: 2-4 Stunden, WROGEMANN *et al.* 2001: 1-2 Tage).

Der Graue Mausmaki lebt in einem dispersen Mehr-Männchen/Mehr-Weibchen-System und hat ein promiskues Paarungssystem (MARTIN 1972b, RADESPIEL 1998). Im Freiland konkurrieren die Männchen während der Paarungssaison indirekt über *scramble competition* (WELLS 1977) um den Zugang zu fertilen Weibchen. Die Aktionsräume der Männchen sind während der Reproduktionssaison signifikant größer als außerhalb dieser Zeit und überlappen sich mit denen der Weibchen (RADESPIEL 2000, SCHMELTING 2000). Die Männchen durchstreifen das Gebiet und suchen es aktiv nach dispersen rezeptiven Weibchen ab. In einer mehrmonatigen Untersuchung von RADESPIEL (1998) variierten darüber hinaus die Aktionsräume der Männchen bei gleichmäßiger räumlicher Verteilung der Weibchen und Männchen im Untersuchungsgebiet. Männchen mit größeren Aktionsräumen konnten mehr Weibchen erreichen als Männchen mit kleinen Aktionsräumen. RADESPIEL (2000) vermutet zudem das Vorhandensein alternativer Paarungsstrategien für die Männchen in Abhängigkeit von den physischen Voraussetzungen, der Mobilität und den kognitiven Möglichkeiten, wie z.B. räumlichem Erinnerungsvermögen. Auch könnte das Alter eines Männchens über seine Erfahrung in den Reproduktionserfolg einfließen, indem ältere residente Männchen größere Aktionsräume haben, die Umgebung sowie die in ihr lebenden philopatrischen Weibchen besser kennen und somit ein größeres Gebiet leichter nach rezeptiven Weibchen durchstreifen bzw. gezielt weiter entfernte Weibchen aufsuchen können (SCHMELTING 2000).

Aufgrund von Beobachtungen aus Gefangenschaftshaltungen wurde bei *M. murinus* zunächst auf ein polygynes Paarungssystem geschlossen (PERRET 1977, 1985). Zahlreiche Untersuchungen unter kontrollierten Bedingungen im Labor über Fortpflanzung und Sozialstruktur ergaben zum Teil widersprüchliche Ergebnisse (PERRET 1977, SCHILLING & PERRET 1987, PERRET 1992, LINDEMANN 1996). Nach PERRET (1992) bilden die Männchen Rangfolgen aus, die über die

Paarungssaison konstant bleiben. Unterlegene Männchen werden von dominanten Männchen und Weibchen in ihrer Fortpflanzung inhibiert. KUGEL (1993) beschreibt eine lineare Rangfolge unter den Männchen, bei der jedoch keines der Tiere in seiner Fortpflanzung inhibiert zu sein scheint. LINDEMANN (1996) konnte nachweisen, daß unter Laborbedingungen Rangwechsel zwischen den Männchen auch während der Reproduktionssaison auftreten können und vermutet, daß unterschiedliche Haltungsformen wie Käfig-, Gruppengröße und Verwandtschaftsgrade zu verschiedenen Ergebnissen führen können. LINDEMANN (1996) beschreibt Paarungen sowohl bei dominanten als auch bei subdominanten Männchen, jedoch verlaufen nur bei den dominanten Männchen Paarungen ungestört. Dominante und subdominante Männchen könnten daher verschiedene Strategien verfolgen und sich Situationen flexibel anpassen, um ihren Paarungserfolg zu erhöhen. Die Laborergebnisse und neuere Untersuchungen im Freiland deuten darauf hin, daß ein Zusammenhang zwischen Körpergewicht, Hodenvolumen und sozialem Status eines Männchens besteht (PERRET 1992, LINDEMANN 1996, PETERS 1999). Von PERRET (1992) werden unter Laborbedingungen rangabhängige Unterschiede der physischen Merkmale beschrieben, wonach dominante Männchen größere Testes und ein höheres Körpergewicht als unterlegene Männchen haben sollen. LINDEMANN (1996) konnte dagegen mit zunehmender Tageslichtdauer bei allen Männchen einen Verlust des Körpergewichts gemeinsam mit einer Zunahme des Hodenvolumens nachweisen.

Bei dem Hodenvolumen können Maximalwerte in zeitlicher Nähe vor bzw. nach einem weiblichen Östrus gemessen werden, so daß die Testesgröße ein fitneßrelevantes Merkmal darstellt. Männliche Mausmakis weisen ein größeres Hodenvolumen auf als für einen Säuger dieser Körpergröße zu erwarten wäre (KAPPELER 1996, FIETZ 1999). Das läßt häufige und wiederholte Kopulationen und damit das Vorhandensein von *Spermienkonkurrenz* (HARCOURT *et al.* 1995, HARCOURT 1996, SCHMID & KAPPELER 1998, FIETZ 1999) vermuten, das typisch für promiske Paarungssysteme ist (HARVEY & HARCOURT 1984, MØLLER 1988, DIXSON 1998). RADESPIEL *et al.* (2001) fanden in einer

Langzeituntersuchung an in Gefangenschaft gehaltenen Mausmakis multiple Paarungen in drei von sieben Östruszzyklen sowie einen Fall von multipler Vaterschaft, bei dem in einem Wurf drei Jungtiere von zwei verschiedenen Männchen gezeugt wurden. Die genetische Analyse ergab, daß die Nachkommen sowohl von dominanten als auch subdominanten Männchen abstammten. Rangfolgen konnten entweder nicht bestimmt werden oder waren stabil, wobei das ältere das jüngere Männchen dominierte. Dennoch wurden Kopulationen bei allen Männchen unabhängig von der Rangposition oder dem Vorhandensein einer Dominanzhierarchie beobachtet.

#### Einfluß der Photoperiodik auf physische Merkmale der Männchen

Saisonale Veränderungen der Tageslichtlänge scheinen ein verantwortlicher Faktor für die Synchronisation biologischer Rhythmen zu sein (DARK & ZUCKER 1986, BARTNESS & WADE 1989, ELLISON *et al.* 1992, NAGY & NEGUS 1993, BARTNESS 1996, KRIEGSFELD & NELSON 1996). Bei männlichen Mausmakis drückt sich Saisonalität in jahreszeitlichen Schwankungen des Hodenvolumens (PETTER-ROUSSEAU 1975, PERRET 1977, GLATSTON 1979, WROGEMANN *et al.* 2001) und des Körpergewichts aus (PERRET 1977, 1992, WROGEMANN *et al.* 2001). Als entscheidender Faktor für die Zunahme des Hodenvolumens und Abnahme des Körpergewichts wird der Wechsel von kurzen zu langen Tageslichtlängen genannt (PETTER-ROUSSEAU 1975, 1980, PERRET & AUJARD 2001). Die Aufnahme der reproduktiven Funktion der Männchen konnte im Freiland und im Labor noch vor den ersten Östren der Weibchen nachgewiesen werden, die erst mit Einsetzen langer Tageslichtlängen auftreten (PETERS 1999, PERRET & AUJARD 2001, WROGEMANN *et al.* 2001). Bei wilden Populationen im Nordwesten (RADESPIEL 1998) und im Westen (FIETZ 1998) Madagaskars stieg das Hodenvolumen innerhalb eines Monats vor den ersten weiblichen Östren an.

PERRET & AUJARD (2001) übertragen diese Befunde auf das natürliche Habitat in der Weise, daß das Körpergewicht der Männchen vor Beginn der weiblichen Östren abnehmen soll, da durch eine intensive Spermienproduktion und die Etablierung von Aktionsräumen in Gebieten mit hoher Weibchendichte ein hoher Energieverbrauch

entsteht. Da mit Zunahme der Tageslichtlänge die Weibchen synchron östrisch werden, müssen die Männchen rechtzeitig große Mengen an Ejakulat produzieren. Das Ende reproduktiver Aktivität am Ende langer Tageslichtlängen interpretieren PERRET & AUJARD (2001) als Adaptation an eine energiesparende Strategie, da die Paarungssaison beendet und es daher energetisch nicht mehr sinnvoll ist, in einer direkten oder indirekten Form mit potentiellen Gegnern zu konkurrieren bzw. hohe Spermienmengen zu produzieren.

Die Ergebnisse der Laboruntersuchung von LINDEMANN (1996) weisen jedoch auf eine mögliche zusätzliche Stimulation des Hodenwachstums durch das Auftreten weiblicher Östren hin. Demnach könnten auch bei männlichen Mausmakis soziale Stimuli die Veränderungen der physischen Merkmale mitbeeinflussen. Unbekannt ist jedoch, ob für diese Stimulation olfaktorische Signale östrischer Weibchen ausreichen oder ob die Männchen hierfür einen taktilen Kontakt zu den Weibchen benötigen.

#### Beziehung zwischen sozialer Umwelt und Hormonsystem

Die soziale Umwelt beeinflusst auch die im Blut zirkulierenden Hormone, von denen für die Untersuchung von Sozial- und Paarungssystemen besonders die Sexualhormone und Glukokortikoide von Bedeutung sind. Der Zusammenhang zwischen Paarungsaktivität und Hormonstatus bei männlichen Mausmakis wurde bisher jedoch nur in wenigen Arbeiten erfaßt. PERRET (1984) konnte bei Männchen mit verschiedenen Rangpositionen voneinander abweichende Testosteron- und Kortikosteroidkonzentrationen messen. Die Position eines Männchens innerhalb einer etablierten Dominanzhierarchie soll sich in unterschiedlichen Hormonwerten widerspiegeln. Werden Männchen zu Beginn der weiblichen Fortpflanzungsperiode in Gruppen zusammengesetzt, können bei sozial hoch stehenden Männchen hohe Testosteronspiegel gefunden werden mit Maxima parallel zum weiblichen Östrus (PERRET 1985). Alle subdominanten Männchen weisen niedrige Werte, mit zeitlich zum weiblichen Östrus verzögerten Maximalwerten auf. Subdominante Männchen sollen im Vergleich mit dominanten Männchen ein verzögert einsetzendes Sexualverhalten zeigen und damit ihrem Konkurrenten gegenüber nur geringe

Fortpflanzungsmöglichkeiten haben (PERRET 1977, PERRET 1985). Bei isoliert oder in heterosexuellen Paaren gehaltenen Tieren, bei denen intrasexuelle Konkurrenz fehlt, werden während der Paarungssaison gleichbleibend hohe Spiegel, vergleichbar denen der dominanten Männchen gefunden, mit zeitlich auf den Östrus der Weibchen fallenden Maxima.

Tabelle 1 stellt die in der Literatur für männliche Mausmakis angegebenen Plasmawerte während der Paarungssaison und Ruheperiode dar. Im Vergleich mit den verschiedenen Spezies der Neu- und Altweltprimaten weisen Mausmakis in Bezug zu ihrem geringen Körpergewicht eine relativ hohe Konzentration an zirkulierendem Kortisol und besonders an Testosteron auf (eine Übersicht hierzu liefern COE *et al.* 1992).

Tab. 1 Plasma-Testosteron- und -Kortisol-Konzentrationen bei männlichen Mausmakis (PERRET 1985, PERRET & PREDINE 1984)

Soziale Konstellation	Testosteron (ng/ml)	Kortisol (ng/ml)
Männchen in heterosex. Paaren	65,6	140
Heterosexuelle Gruppen:		
Dominantes Männchen	58,7 – 80	300
Unterlegene Männchen	39 – 60	300
Isoliert gehaltene Männchen	64,8	190
Ruheperiode	3,8 – 6	5 - 10

Für die divergierenden Testosteronwerte der Männchen werden unterschiedliche Ursachen verantwortlich gemacht:

1) Die Zusammenstellung neuer Gruppen führt bei Primaten zu einem sofortigen Anstieg aggressiver Interaktionen und des Kortisolspiegels als Antwort auf sozialbedingten Stress (KEVERNE *et al.* 1982). Diese Reaktionen gehen gewöhnlich nach 1 bis 3 Monaten zurück, bleiben aber bei Mausmakis über 17 Monate nach Bildung der Gruppen bestehen (PERRET & PREDINE 1984). Bei in heterosexuellen Gruppen gehaltenen Männchen ist nach PERRET (1992) sozialbedingter Stress über eine Aktivierung der Nebennierentätigkeit mitverantwortlich für erniedrigte Testosteronspiegel bei den subdominanten Männchen. Dominante und submissive Männchen zeigen erhöhte Kortisolspiegel, die signifikant höher liegen als die isoliert

gehaltener Männchen. Kortikosteroide reflektieren bei männlichen Mausmakis daher das Ausmaß an sozialem Druck (PERRET 1992).

2) Bei isoliert gehaltenen nicht dominanten Männchen kann ein Abfall der Testosteronkonzentration im Plasma durch den Uringeruch dominanter Männchen induziert werden (SCHILLING *et al.* 1984, PERRET & SCHILLING 1987). Chemische Signale in Form von Duftstoffen im Urin dominanter Männchen gelten nach PERRET (1989) als wesentliche Faktoren zur Aufrechterhaltung von Aktionsräumen und sollen von nachtaktiven Spezies mit einer Sozialstruktur ähnlich der von *M. murinus* vor allem an den Grenzen der Aktionsräume gesetzt werden.

## 2.5 Nicht-invasive Methoden in der Hormonforschung

Die genaue Bestimmung des Reproduktionszustandes bei männlichen Tieren bildet die Grundlage vieler ethologischer und biomedizinischer Fragestellungen, beispielsweise bei ethologischen Untersuchungen zu Fortpflanzungsstrategien als Bestandteil von Sozialsystemen, beim Zucht- und Handlungsmanagement von Zoo-, Haus- und Versuchstieren, sowie für die Bestimmung des Einflusses von Stress auf Verhalten und Hormonsekretion.

Der Fortpflanzungsstatus männlicher Tiere ist anhand der primären Geschlechtsmerkmale (u.a. Hodenvolumen, Spermienqualität, Ausbildung der akzessorischen Geschlechtsdrüsen), der teilweise artspezifisch variablen sekundären Geschlechtsmerkmale (z.B. Körperbau, Hautfärbung, Vokalisation), über den Geschlechtstrieb, die Zeugungs- und Begattungsfähigkeit und über die Messung von Gonadotropinen und Steroidhormonen bestimmbar. Für das Verständnis der Fortpflanzungsstrategien und der Auswirkung von sozialem Stress auf Sexualverhalten und Reproduktionserfolg bei männlichen Primaten ist jedoch nur ein Teil der oben genannten Parameter anwendbar. Die Untersuchung des Verhaltens zusammen mit der zeitlichen Quantifizierung zirkulierender Steroide ist daher Mittel der Wahl, da alle reproduktionsethologischen und -physiologischen Vorgänge mit Veränderungen des endokrinologischen Status in Wechselbeziehung stehen und von den verantwortlichen Hormonen bzw. Metaboliten mitgesteuert werden. Objektive und damit zuverlässige Daten können durch endokrinologische Messungen erhalten

werden. Invasive Methoden zur Hormonbestimmung stellen jedoch nur einen bedingt geeigneten Ansatz zur Bestimmung des Reproduktionszustandes dar, weil die damit verbundenen physischen und psychischen Belastungen der Tiere selber als Stressoren auf die Hypothalamus-Hypophysen-Nebennieren-Achse wirken und die Ergebnisse beeinflussen können (REINHARDT *et al.* 1991, FOWLER 1995, SAPOLSKY & SHARE 1998, BAHR *et al.* 2000). Dies gilt besonders für freilebende Arten, bei denen wiederholtes Einfangen und Blutentnahme kaum oder gar nicht durchführbar sind (REINHARDT *et al.* 1991, SAPOLSKY & SHARE 1998) bzw. Artenschutzbestimmungen dem entgegenstehen.

Die Bestimmung von Kortikosteroiden ist ein weit verbreiteter und nützlicher Indikator für die Messung von Stress (Überblick bei TSAI 1999) sowohl unter Laborbedingungen als auch im Freiland. WASSER *et al.* (2000) unterstellen der nicht-invasiven Analyse faecaler Glukokortikoide ein großes Potential bei der Untersuchung von Stress im Kontext umweltbedingter Störungen bei wildlebenden Spezies. In Studien zum Einfluß von physischem und psychischem Stress auf Reproduktionsverhalten und -physiologie männlicher Primaten konnte gezeigt werden, daß Stress Libido, Testosteronsekretion und Spermatogenese bei Männchen unterdrücken kann (*Papio hamadryas*: GONCHAROV *et al.* 1979, SAPOLSKY 1987; *Macaca mulatta*: NORMAN 1993). Kortisol- und Testosteronmessungen in Plasma zur Untersuchung von Stress wurden inzwischen für eine Vielzahl von Arten durchgeführt (*Kortisol*: SALTZMAN *et al.* 1994, JOHNSON *et al.* 1996; *Testosteron*: REPCEKOVA & MIKULAJ 1977, MOORE *et al.* 1991, HEIBLUM *et al.* 2000; *Kortisol und Testosteron*: ARMARIO & CASTELLANOS 1984, LANCE & ELSEY 1986, NORMAN & SMITH 1992, PLACE & KENAGY 2000). Nicht-invasive Methoden werden vor allem mit Urin- und Kotproben durchgeführt. So liegen auch für verschiedene nichtmenschliche Primatenarten inzwischen Studien über Kortisol und Testosteron in diesen Medien vor (*Macaca fascicularis*: CROCKETT *et al.* 1993; *Callithrix kuhli*: SMITH & FRENCH 1997a; *Gorilla gorilla gorilla*: BAHR *et al.* 1998; *Brachyteles arachnoides*: STRIER *et al.* 1999; *Saguinus oedipus*: ZIEGLER *et al.* 2000). Für Kortikosteroidmessungen im Kot als Stressparameter bei Primaten gibt es insgesamt aber noch wenige Beispiele (*Pan troglodytes*: WHITTEN *et al.* 1998, *Cebus apella*: BOINSKI *et al.* 1999, *Brachyteles arachnoides*: STRIER *et al.* 1999).

Für Primaten gibt es allerdings kaum Informationen über das quantitative Verhältnis von ursprünglichem Kortisol im Verhältnis zu seinen metabolischen Analogen (BAHR *et al.* 2000). Kortisol kann darüber hinaus bei einigen Arten in Urin und Kot quantitativ nur von geringer Bedeutung sein, wie z.B. bei der Katze (GRAHAM & BROWN 1996). Auch für nicht-invasive Bestimmungen von Testosteron bei Primaten liegen erst wenige Studien vor (EPPLÉ *et al.* 1991, MÖHLE *et al.* 1998, STRIER *et al.* 1999, ZIEGLER *et al.* 2000). Nur wenige Studien beziehen sich auf die Unterordnung *Strepsirrhini* (*Propithecus verreauxi*: BROCKMAN *et al.* 1998, KRAUS *et al.* 1999, *Lemur catta*: CAVIGELLI & PEREIRA 2000). Bei *Microcebus murinus* werden Kortisol und Testosteron derzeit nur im Plasma bestimmt (PERRET & PREDINE 1984, PERRET 1992). Untersuchungen im Blut werden jedoch durch die kleine Körpergröße dieser Art mit einem Gesamtblutvolumen von 6 ml begrenzt. Häufige Blutentnahmen können zur Beeinträchtigung des Allgemeinzustandes führen und damit das normale Verhalten der Tiere zusätzlich einschränken (GV-SOLAS 1999). Obwohl die chemische Struktur der Steroidhormone sehr konservativ ist, können der bevorzugte Abbauweg und die chemische Struktur ihrer Stoffwechselprodukte auch bei nahe verwandten Arten sehr unterschiedlich sein (vgl. MÖHLE *et al.* 1998, BAHR *et al.* 2000, ZIEGLER *et al.* 2000). Für jede neu untersuchte Art muß daher eine genaue Validierung der Bestimmungsmethoden vorgenommen werden. Bevor also Aussagen über das Verhalten gemacht werden können, müssen die biogen wirksamen Hormone bzw. Metabolite bekannt sein (ZIEGLER *et al.* 1997). Derzeit liegen keinerlei Erkenntnisse über Stoffwechselrate, Metabolisierungswege und Abbauprodukte von Glukokortikoiden und gonadalen Androgenen bei männlichen Mausmakis vor. Die Angaben der Literatur über die Auswirkung von sozialem Stress auf den Reproduktionserfolg und den Hormonstatus von in Gefangenschaft gehaltenen Männchen (SCHILLING *et al.* 1984, PERRET 1985, PERRET & PREDINE 1984, PERRET & SCHILLING 1987) erfordern darüber hinaus aufgrund der unter stark artifiziellen Bedingungen durchgeführten Experimente weiterführende Untersuchungen. Diese sollten an in menschlicher Obhut gehaltenen Tieren so durchgeführt werden, daß eine normale Reproduktion der Tiere gewährleistet wird und die Messung der Zielhormone eine Belastung der Tiere mit nachfolgender Beeinflussung der Hormonspiegel ausschließt. Schließlich

kann die Entwicklung einer nicht-invasiven endokrinologischen Meßmethode der Bestimmung der Auswirkung umwelt- bzw. sozialinduzierter Stressoren auf die Reproduktion der Tiere im Freiland, insbesondere auch emigrierter, unerfahrener Männchen dienen. Bei der Entwicklung eines solchen Tests sollte deshalb auf einfache, auch unter Freilandbedingungen durchführbare Extraktionsverfahren geachtet werden.

## 2.6 Fragestellung

Die Beziehungen zwischen unterschiedlichen Gruppenkonstellationen, Verhalten und Hormonsystem männlicher Mausmakis sind bisher erst wenig verstanden. Die Aussagen in der Literatur bezüglich Dominanzverhältnissen und Paarungssystem sind widersprüchlich und bedürfen einer weiteren Klärung. Ebenso liegen bisher keine eindeutigen Daten über die Hormonsituation der Männchen während der Reproduktionsphase vor.

Mit dieser Arbeit soll deshalb erstmals versucht werden, 1) eine nicht-invasive hormonphysiologische Methode für Mausmakis zu entwickeln, mittels derer die Testosteron- und Kortikosteroidkonzentration aus Faeces bestimmt werden kann, und 2) das Verhalten und den physischen Körperzustand von Männchen in unterschiedlichen Gruppenkonstellationen zu erfassen und mit den hormonphysiologischen Daten in Beziehung zu setzen, um damit den Grad der Wechselwirkung zwischen sozialer Umwelt, Hormonsystem, physischem Körperzustand und Reproduktionsverhalten bei dieser ursprünglichen Primatenart besser zu verstehen.

Folgende Fragestellungen wurden bearbeitet:

A) Entwicklung einer nicht-invasiven Methode zur Hormonbestimmung

1. Läßt sich analog der bei höheren Primaten ausgearbeiteten Verfahren eine nicht-invasive Methode entwickeln, mittels derer Testosteron und Kortikosteroide aus dem Kot männlicher Mausmakis bestimmt werden können?
2. Wenn ja, welche Ausscheidungsprodukte der Steroidhormone sind im Kot meßbar und welche zeitliche Beziehung besteht zu im Blut gemessenen Konzentrationen?

B) Beziehung zwischen sozialer Konstellation und Hormonstatus

1. Wie verhalten sich die Konzentrationen von Testosteron und Kortikosteroiden im Kot der Männchen in Zweiergruppen ohne Weibchen?
2. Inwiefern verändern sich die Konzentrationen dieser Hormone nach der Gruppenbildung mit Weibchen?
3. Wie verhalten sich dementsprechend die Hormonspiegel einzeln gehaltener Männchen?

C) Physische Charakterisierung der Männchen

Besteht eine Wechselbeziehung zwischen sozialer Konstellation, Körpergewicht und Hodenvolumen der Männchen und, wenn ja, von welchen Parametern wird diese beeinflusst?

D) Beziehung zwischen Dominanz und Reproduktionsverhalten

1. Führt die Bildung unisexueller Paare zu einer Dominanzhierarchie unter den Männchen?
2. Beeinflusst die Bildung heterosexueller Gruppen die Dominanzhierarchie und das Reproduktionsverhalten der Männchen – ist der Rangstatus eines Männchens korreliert mit dem Zugang zu rezeptiven Weibchen?
3. Wie verhalten sich im Vergleich dazu voneinander isolierte Männchen, die keinen taktilen Kontakt zu den Weibchen haben?
4. Besteht eine Beziehung zwischen Alter und Verwandtschaftsgrad der Männchen und ihrem Reproduktionsverhalten?

E) Korrelation der untersuchten Parameter

Welcher Zusammenhang besteht zwischen Verhalten, Körpergewicht, Hodenvolumen und Hormonstatus der Männchen in den unterschiedlichen Haltungsformen?

### 3. Entwicklung einer nicht-invasiven Methode zur Hormonbestimmung bei männlichen Mausmakis

#### 3.1 Material und Methoden

##### 3.1.1 Demographische Daten der Versuchstiere und Zusammensetzung der Gruppen

Die Untersuchung wurde an insgesamt dreizehn in Gefangenschaft geborenen männlichen Grauen Mausmakis durchgeführt. Aus sechs dieser Männchen wurden mit sechs Weibchen zum Zeitpunkt der weiblichen Östren drei Gruppen gebildet (Tabelle 2 bis 4). Neun Männchen (Gruppen 1, 4, 5 und 6) und zwei Weibchen (Gruppe 1) stammen aus der Zucht Zimmermann, vier Männchen und vier Weibchen (Gruppen 2 und 3) aus einer Pariser Zucht.

##### Abstammung der Tiere aus der Zucht Zimmermann

Daliah bildete, mit zwei Ausnahmen, die Stammutter der in Abbildung 5 aufgeführten Tiere. Cara, die Mutter von Emil und den Brüdern Don und Daniel, und Trixie, die Mutter von Ego, stammen aus dem Zoo Rotterdam. Der Verwandtschaftsgrad ist aufgrund der kleinen Gründerpopulation zwischen allen Tieren sehr hoch, jedoch ist der genaue Verwandtschaftskoeffizient wegen diverser unklarer Vaterschaften nicht eindeutig bestimmbar (RADESPIEL 1998). Die soziale Vorerfahrung der Tiere war sehr unterschiedlich. Joe und Julia hatten vorher bereits einmal miteinander gezüchtet; Joe und Eva kannten sich vor der Gruppenbildung nicht. Gelo befand sich zwei Jahre vorher zusammen in einer Gruppe mit seinem Bruder und zwei Weibchen, hatte jedoch mit letzteren nicht gezüchtet. Emil, Eddie und Ego wurden ohne Mutter aufgezogen und bildeten 1996 eine gemeinsame Gruppe. Don und Daniel hatten bisher außer zu ihrer Mutter keinen Kontakt zu anderen Weibchen. Kali hatte bereits viele weibliche und männliche Sozialpartner, darunter zwei Jahre vor der Gruppenbildung Julia. Mit zwei Männchen hatte er wiederholt Konflikte, weshalb er ab Januar 1997 allein gehalten wurde. Ralf wuchs zusammen mit seinen Brüdern auf und hatte keine Kontakte zu Weibchen.

### Abstammung der Tiere aus der Pariser Zucht

Alle Tiere wuchsen gemeinsam mit ihrer Mutter auf. Die Mütter wurden zur Zeit der Geburt und während der Aufzucht isoliert gehalten. Mütter und Väter der Tiere sind unbekannt. Die Brüder Rodriguez und Raffaello sowie Rhodos, R4, Rhapsodie und Ruby waren Gaben an den Parc Zoologique de Paris. Rapunzel und Rosalie sind Schwestern und wurden im Parc Zoologique de Paris geboren. Alle Tiere wurden vor Abgabe an die Arbeitsgruppe Zimmermann in gleichgeschlechtlichen Gruppen gehalten.

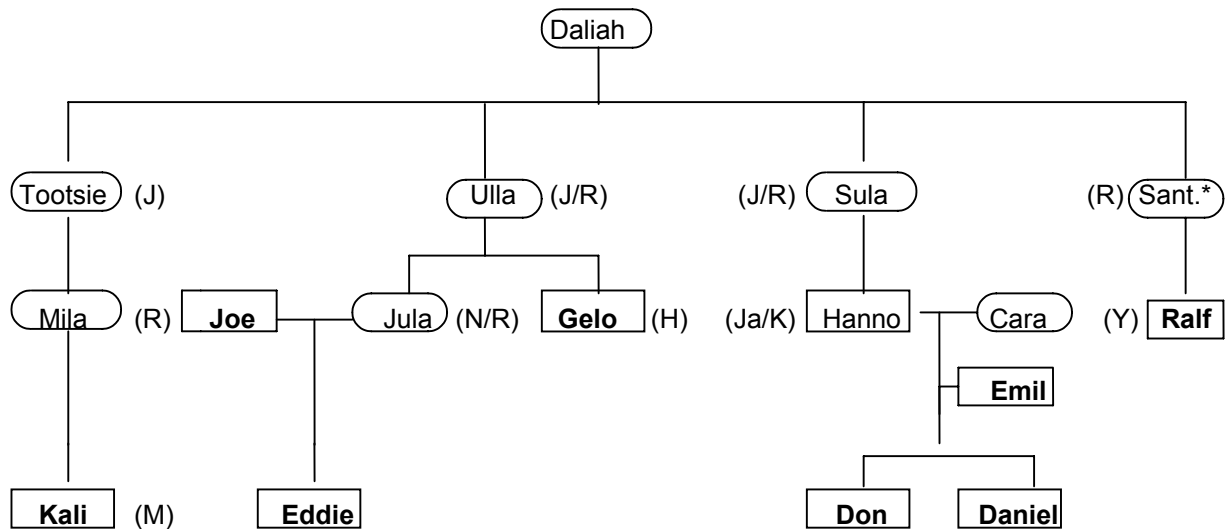


Abb. 5 Matrilineare Abstammungsverhältnisse der Beobachtungstiere (fett gedruckt) aus deutscher Zucht. Die Väter sind in Klammern angegeben. H: Hanno, Ja: Jahri, J: Jesse, K: Knirps, M: Malu, N: Nanu, R: Ronni, Y: Yahri; Sant.\*: Santana

Das Alter der Männchen aus beiden Zuchten schwankte zwischen ein und sieben Jahren. Die Weibchen jeder Gruppe hatten, mit Ausnahme von Eva, das gleiche Alter wie die Männchen.

Tab. 2 Paarbildung ohne Weibchen

Gruppe	Männchen	Alter	Verwandt	Ort der Beobachtung
Gruppe 1	Joe, Gelo	6, 4 Jahre	Nein	Raum 4
Gruppe 2	Rodriguez, Raffaello	jeweils 3 Jahre	Ja	Raum 4
Gruppe 3	Rhodos, R4	jeweils 3 Jahre	Nein	Raum 3

Gruppe	Männchen	Alter	Verwandt	Ort der Beobachtung
Gruppe 4	Don, Daniel	jeweils 1 Jahr	Ja	Raum 2
Gruppe 5	Kali, Ralf	7, 5 Jahre	Nein	Raum 2

Tab. 3 Gruppenbildung mit Weibchen

Gruppe	Männchen	Weibchen	Weibchen Verwandt *	Alter der Weibchen	Ort der Beobachtung
Gruppe 1	Joe, Gelo	Jula, Eva	Nein	6, 2 Jahre	Raum 4
Gruppe 2	Rodriguez, Raffaelo	Rapunzel, Rosalie	Ja	jeweils 3 Jahre	Raum 4
Gruppe 3	Rhodos, R4	Rhapsodie, Ruby	Nein	jeweils 3 Jahre	Raum 3

\*: untereinander verwandt

Tab. 4 Einzel gehaltene Männchen

Gruppe	Männchen	Alter	Verwandt
Gruppe 6	Emil	2 Jahre	Nein
	Eddie	2 Jahre	
	Ego	2 Jahre	

### 3.1.2 Haltung

Alle Tiere wurden während der gesamten Beobachtungsperiode in drei Räumen des Tierhauses des Instituts für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover gehalten. Die Gruppen 1 und 2, 3 und 6 sowie 4 und 5 befanden sich jeweils in demselben Raum. Die Käfige der Gruppen 1, 3 und 6 bestanden aus fünf hintereinander geschalteten Käfigelementen (Breite jeweils 50 cm), die über Schiebetüren miteinander verbunden waren (Gesamtgröße Breite 250 cm x Höhe 130 cm x Tiefe 80 cm) (Abbildung 6). Die Männchen der Gruppe 6 befanden sich getrennt in Einzelkäfigen (Größe jeweils Breite 50 cm x Höhe 130 cm x Tiefe 80 cm), die durch je einen gleich großen leeren Käfig voneinander getrennt waren. Die Gruppen 4 und 5 befanden sich in 180 x 140 x 80 cm großen Holzschränken mit Glas- und Drahtgitterwänden. In den Käfigen der Gruppen 1 bis 5 befanden sich jeweils vier Schlafboxen, in denen der Gruppe 6 jeweils eine oder zwei. Alle Tiere eines Raumes hatten optischen, olfaktorischen und akustischen Kontakt miteinander.



Abb. 6 Käfiganlagen in zwei Versuchsräumen. Links: hintereinander geschaltete Käfigelemente, rechts: Holzschrankkäfig (Photos: D. WROGEMANN)

Die Räume des Tierhauses enthalten keine Fenster. Alle Tiere wurden unter einem reversen Licht-Dunkel-Rhythmus gehalten, der eine Beobachtung tagsüber ermöglichte (künstliche Nacht Rotlicht-Neonröhren, künstlicher Tag Neonröhre (Philipps, Helligkeit max. 20 Lux). Dabei bestand während der Paarungszeit der Tiere ein Licht-Dunkel-Verhältnis von 14 zu 10 Stunden. Die Dunkelphase in Raum 2 dauerte von 11.00 bis 21.00 Uhr, in Raum 3 von 14.00 bis 24.00 Uhr und in Raum 4 von 10.00 bis 20.00 Uhr. Dies ermöglichte die Beobachtung von zwei Gruppen pro Tag während desselben Zeitsegmentes der Dunkelphase. Die Dauer des Licht-Rhythmus simuliert die saisonalen Veränderungen des Tageslichts unter natürlichen Bedingungen auf Madagaskar bei gleichzeitiger Anpassung an die nördliche Hemisphäre. Die Periode mit kurzen Tagen (10/14 Stunden Hell/Dunkel) während des Winters 1996/1997 endete am 27.01.1997, die langen Tage (14/10 Stunden Hell/Dunkel) begannen am 21.02.1997 und endeten am 22.09.1997. Zwischen dem 28.01.1997 und 20.02.1997 wurde das Lichtregime sukzessive jeden dritten bis vierten Tag um eine halbe Stunde verschoben. Daher erfolgte die Bildung des ersten

Männchen-Paare am 19.02.1997 bei einem 13,5/10,5-Stunden Licht-Dunkel-Rhythmus, während die Periode mit langem Tageslicht am 25.3.1997, dem ersten Beobachtungstag, bereits etabliert war.

Die Raumtemperatur wurde in allen Räumen zwischen 24 und 26 °C gehalten. Die relative Luftfeuchte betrug 40 bis 60%.

Die Tiere wurden einmal pro Tag gefüttert mit einer Diät aus abwechselnd Früchten/Gemüse/Mehlwürmern und Brei. Wasser stand in Form einer an der Käfigvorderseite angebrachten Flasche ad libitum zur Verfügung. Die Fütterung fand in jeder Gruppe 30 Minuten nach Beginn der Dunkelphase statt.

### 3.1.3 Sammeln und Aufbewahren der Proben für die endokrinologischen Analysen

Während der Reproduktionssaison (Februar bis Juli 1997) sowie zum Zeitpunkt der Beobachtungen der Paare, Gruppen und einzeln gehaltenen Männchen wurden den Mausmakimännchen Kot- bzw. Blutproben entnommen, um deren Hormongehalt, zusammen mit den Proben der Injektionsstudie (siehe 3.1.4) chromatographisch (HPLC) und enzymimmunologisch (ELISA) zu bestimmen und um eine nicht-invasive Meßmethode für die Zielhormone zu entwickeln:

#### Kotproben

Von allen Männchen der Gruppen 1 bis 6 wurden etwa dreimal pro Woche Kotproben gesammelt. Die Tiere wurden dazu circa eine Stunde vor Beginn der Dunkelphase in den Schlafkästen gefangen und anschließend mit einer Hand gehalten. In der Regel gaben die Tiere ohne Stimulation Kot ab. Die gewonnenen Kotmengen variierten zwischen 0,002 bis 0,2 g, häufig in Abhängigkeit von dem jeweiligen Tier. Der Kot wurde in Reaktionsgefäße mit 1,5 ml Fassungsvermögen (Eggers GmbH) gesammelt, die Röhrchen mit Parafilm verschlossen und das Material anschließend bei -20 °C tiefgefroren.

#### Blutproben

Um eine sichere Bestimmung der Zielhormone durchführen zu können, wurden parallel zu den im Kot sezernierten Testosteron- und Kortisolderivaten die Serum-

Hormonwerte bestimmt und Vergleichskurven erstellt. Zur Blutentnahme wurden den drei einzeln gehaltenen Männchen der Gruppe 6 (Emil, Eddie und Ego) jeweils ein- bis zweimal pro Woche 75 bis 150  $\mu$ l Blut durch Punktion der Vena saphena entnommen. Die Vena saphena stellt bei *Microcebus murinus* das einzige gut sichtbare und leicht erreichbare Blutgefäß dar, so daß hier eine Blutentnahme relativ schnell und komplikationslos durchgeführt werden kann. Sie verläuft entlang der Rückseite beider Hinterextremitäten und ist am rasierten und gestreckten Bein leicht zu finden. Die Blutentnahme erfolgte eine Stunde vor Beginn der Dunkelphase zum jeweils gleichen Zeitpunkt, um den Effekt diurnaler Schwankungen der Hormonkonzentration auszuschließen. Zur Vermeidung zusätzlicher Belastung wurde die Rückseite beider Hinterbeine der verwendeten Männchen einige Tage vor der ersten Punktion rasiert. Am Tag der Entnahme wurden die Tiere in ihren Schlafboxen eingefangen, die Venenwand mit einer sterilen Kanüle (0,45 x 25 mm) durchstoßen und die austretenden Blutropfen mit einem NH<sub>4</sub>-heparinisierten Mikro-Hämatokritröhrchen (Brand GmbH) aufgefangen. Falls erforderlich, wurde eine auftretende Blutung mit Wundwatte gestoppt. Anschließend wurde die Punktionsstelle mit Heparinsalbe bestrichen. Der gesamte Prozeß der Blutentnahme dauerte etwa 3 Minuten. Nach Beendigung der Entnahme wurden die Tiere zurück in ihre Käfige gesetzt. Die Hämatokritröhrchen wurden am äußeren Ende mit Kapillarenverschußmasse verkittet (Heraeus Instruments GmbH), über 30 Minuten bei 4 °C gekühlt und anschließend für 10 Minuten bei 6000 U/min zentrifugiert. Nach der Zentrifugation wurden die Hämatokritröhrchen an der Grenze Serum - Blutkuchen vorsichtig gebrochen und das Serum in einem Reaktionsgefäß (1,5 ml) aufgefangen. Die Gefäße wurden mit Parafilm abgedichtet und das Probenmaterial bei -20 °C bis zur Analyse tiefgefroren.

#### 3.1.4 Injektionsstudie zur Bestimmung der Stoffwechselaktivität

Ziel war zum einen die Entwicklung einer nicht-invasiven Methode, mittels derer Testosteron, Kortikosteroide und ihre jeweiligen Metabolite aus Faeces bei männlichen Mausmakis bestimmt werden können. Zum anderen sollte versucht werden, das Verhalten und den physischen Zustand von Männchen in

unterschiedlichen Gruppenkonstellationen zu erfassen und zu den gemessenen Hormonkonzentrationen in Beziehung zu setzen.

Zur Bestimmung des für die Ausprägung des sexuellen Verhaltens und der daran beteiligten Körperfunktionen verantwortlichen Testosterons bzw. Androgenmetaboliten bei Mausmakis in Blut und Kot ist die Kenntnis der spezifischen Molekülstruktur der biogen wirksamen Substanz erforderlich. Gleiches gilt für die Bestimmung des für die Stressverarbeitung mitverantwortlichen und die Testosteron-Ausschüttung beeinflussenden Kortisols bzw. Kortisolmetaboliten. Durch die einmalige Applikation einer physiologischen oder hyperphysiologischen Dosis an Testosteron bzw. des die Kortisolsekretion auslösenden ACTH kommt es zum Anstieg der zu untersuchenden Hormone selbst bzw. ihrer Metabolisierungsprodukte. Anschließend können diese in den gewonnenen Proben chromatographisch ermittelt und ihre Konzentration enzymimmunologisch gemessen werden.

Die Injektionen und Probenahmen erfolgten prinzipiell wie von ZIEGLER *et al.* (2000) beschrieben und wurden außerhalb der Reproduktionssaison vom 18.10.97 bis 24.10.97 (Testosteronmessung) bzw. vom 01.11.97 bis 07.11.97 (Kortikosteroidmessung) durchgeführt (Aktenzeichen 604i-42502-97/994 des Genehmigungsbescheides der Bezirksregierung Hannover vom 07.10.1997). In diesem Zeitraum erfolgte der Lichtrhythmus in einem zehn Stunden Helligkeit - vierzehn Stunden Dunkelheit – Wechsel (L/D 10:14). Die Injektionen und die Entnahmen von Blut und Kot fanden jeweils eine Stunde vor Beginn der Dunkelphase statt. Aufgrund des Vergleichs mit den Ausscheidungsraten gonadaler Steroide im Kot bei Neuweltaffen (bei *Saguinus oedipus* 48 Stunden nach i.m.-Injektion von radioaktiv markiertem Östradiol: ZIEGLER *et al.* 1989) wurden die Zeitpunkte der Probenahmen auf den jeweils ersten, zweiten und dritten Tag vor bzw. nach dem Tag der Injektion sowie zusätzlich am Tag der Injektion direkt vor sowie noch einmal sechs Stunden nach der Hormonapplikation festgesetzt. Die Testosteron- und Kortisolkonzentrationen vor der Injektion dienten als Referenzwerte zu den post injectionem gemessenen Hormonwerten. Aus Belastungsgründen

können kleinen Tieren keine großen Blutmengen entnommen werden. Als Faustzahl gilt, daß einem Versuchstier bei täglich wiederholten Blutentnahmen pro Tag maximal 1% des Blutvolumens entnommen werden darf (GV-SOLAS 1999). Dies stellte ein Problem dar, da Mausmakis über ein Gesamtblutvolumen von etwa 6 ml verfügen, pro Entnahme jedoch 120-180 µl Blutvolumen je Männchen benötigt wurden, um bei der späteren Analyse der Proben über eine ausreichende Menge an Serum zu verfügen. Daher wurde bei der Injektion von Testosteron auf diejenige Blutprobe, welche am dritten Tag vor der Injektion genommen werden sollte, verzichtet. Dadurch konnte dennoch der Gesamtzeitraum von insgesamt sieben Tagen eingehalten werden. Bei der Injektion von ACTH zwei Wochen später wurde diese Probe genommen, dafür jedoch das Blutvolumen insgesamt reduziert. Die Blutentnahme erfolgte wie unter 3.1.3. beschrieben. Kot wurde während der Blutentnahme in der Regel spontan abgesetzt und in Reaktionsgefäßen aufgefangen. Alle Proben wurden bis zur Analyse bei -20 °C tiefgefroren. Beide Injektionen wurden an insgesamt sechs Männchen durchgeführt. Drei der Männchen, Emil, Eddie und Ego, erhielten das in Cyclodextrin gelöste Hormon (I1-3 = isoliert gehaltenes Tier 1 bis 3 = Versuchstiere). Drei weiteren Männchen, Rhodos, Don und Daniel (K1-3 = Kontrolltier 1 bis 3), wurde als Placebo ein Cyclodextrin-Wassergemisch appliziert. Alle Männchen stammten aus den Gruppen, an denen während der Reproduktionsphase die Beobachtungsstudie durchgeführt worden war. Emil, Eddie und Ego wurden gewählt, da von ihnen während der Beobachtungsabschnitte bereits Blutproben zur Validierung der Hormonbestimmung genommen wurden, und damit Vergleichswerte für die Serumkonzentrationen aus der Reproduktionsphase vorlagen. Das Körpergewicht der Tiere lag zwischen 59,9 und 90,6 g. Die Hoden hatten sich bereits zurückgebildet und waren nicht mehr meßbar.

### Testosteron

Bei dem applizierten Hormon handelte es sich um ein synthetisch hergestelltes, wasserlösliches Testosteron (Bestellnr. T 5035, Sigma-Aldrich Chemie GmbH). Die Wasserlöslichkeit wurde durch Koppelung an den Trägerstoff 2-Hydroxypropyl-β-

Cyclodextrin erreicht, der das Hormon bei Einwirkung der Körperinnentemperatur freisetzt. Diese lag bei den Männchen zum Injektionszeitpunkt bei rund 35 °C. Jedes Männchen erhielt intramuskulär eine einmalige Dosis von 500 ng reinem Testosteron, das vorher in 200 bzw. 100 µl sterilem, pyrogenfreien Wasser gelöst wurde. Dies entspricht 83,3 ng Testosteron pro ml Blut. Die drei Kontrolltiere erhielten ein Placebo, das aus der gleichen Menge und Konzentration des Cyclodextrin-Wassergemisches bestand (2-Hydroxypropyl-β-Cyclodextrin, Bestellnr. C 0926, Sigma-Aldrich Chemie GmbH), wie es in der Testosteronlösung enthalten war. Jedes dieser Männchen erhielt eine Dosis von 0,0216 mg reinem Cyclodextrin, gelöst in 200 bzw. 100 µl sterilem Wasser. Der Zubereitungsvorgang entsprach dem des Testosteron-Cyclodextringemisches. Durch 1:10-Verdünnung wurde die benötigte Menge erreicht.

Da zum Zeitpunkt der Studie zu wenige Erfahrungswerte für intramuskulär applizierbare Höchstmengen bei dieser Spezies dokumentiert waren, wurde zunächst von einer Gesamtmenge von 200 µl Lösung pro Tier ausgegangen. Vor den Injektionen wurde den Männchen das Fell auf Höhe des Oberschenkels an beiden Hinterextremitäten rasiert. Kurz vor der Injektion wurde jeweils ein Männchen aus seinem Käfig genommen, Blut und Kot entnommen und anschließend die Haut mit Alkohol desinfiziert. Nach flachem Einstich der Kanüle in die Muskulatur wurde jedem Männchen in die Glutealmuskulatur beider Oberschenkel jeweils 100 µl der Lösung injiziert. Aufgrund der damit verbundenen Belastung und den reaktiven Abwehrbewegungen des Tieres wurde die Lösung noch einmal verdünnt, und den beiden nachfolgenden Männchen jeweils einmalig 100 µl in die Glutealmuskulatur gesetzt.

#### Adrenokortikotropes Hormon

Bei dem applizierten Hormon handelte es sich um ein synthetisch hergestelltes, humanes ACTH (Bestellnr. A 0423, Sigma-Aldrich Chemie GmbH). Die Trockensubstanz enthielt zu 71% das Protein, 29% bestanden aus Wasser und Salzen. Es wurde eine Stammlösung aus 0,1 g Trockensubstanz und 2,36 ml

isotoner Kochsalzlösung hergestellt. Von dieser Menge erhielten Emil, Eddie und Ego jeweils 100 µl der Lösung subkutan. Dies entspricht einer Menge von 3 µg reinem ACTH pro Tier. Rhodos, Don und Daniel erhielten subkutan 100 µl des Placebos, d.h. der reinen isotonen Kochsalzlösung. Für die Applikation wurde jedes Männchen einzeln aus seinem Käfig herausgenommen. Nach Blut- und Kotentnahme wurde die Haut mit Alkohol desinfiziert, eine Hautfalte zwischen den Schulterblättern gezogen und die vorher aufgezogene Menge nach senkrechtem Einstich mit der Kanüle unter die Haut gesetzt.

### 3.1.5 Aufbereitung der Proben für die Analyse

#### Kotproben

Die Aufbereitung der Proben erfolgte für alle Kotproben, und damit für die Testosteron- und Kortikosteroidbestimmungen, gleich und wird daher im folgenden für beide Hormongruppen gemeinsam beschrieben. Bestehende Unterschiede werden anschließend gesondert aufgeführt.

#### A) Abwiegen der Proben

Die tiefgefrorenen Kotproben wurden bis auf Raumtemperatur aufgetaut, das Probenmaterial in jedem Reaktionsgefäß homogen vermischt, jeweils 0,1 g abgewogen, und das restliche Material anschließend wieder tiefgefroren.

#### B) Extraktion der Proben

Die in der vorliegenden Arbeit verwendete Methode zur Extraktion der Steroide aus den Kotproben folgte prinzipiell dem von ZIEGLER *et al.* (1997b) bzw. SOUSA & ZIEGLER (1998) beschriebenen Ansatz. Zu den abgewogenen 0,1 g der einzelnen Proben wurden jeweils 2,5 ml H<sub>2</sub>O und 2,5 ml 100%iges Äthanol pipettiert, das Gemisch über 5 Minuten geschüttelt und für 10 Minuten bei 3000 U/min zentrifugiert. Das Extrakt wurde in Reaktionsgefäße (Research Products International) pipettiert und anschließend tiefgefroren. In einem weiteren Schritt wurden von jedem Extrakt 500 µl in Extraktionsgefäße (Fisher Scientific) abpipettiert, mit 5 ml Äthylazetat extrahiert, das Gemisch 5 Minuten auf einem Schüttler vermengt und 3 Minuten lang bei 1500 U/min zentrifugiert. Nach Abpipettieren des die Steroide enthaltenden

Äthylazetat in Reagenzgläser wurde dieses vollständig evaporiert, in 500 µl Äthanol resuspendiert und die Reagenzgläser in den Kühlschrank verbracht.

### C) Solvolyse

Die solvolytische Behandlung des Probenmaterials erfolgte im wesentlichen nach dem von ZIEGLER *et al.* (1996) beschriebenen Prinzip. Die Kotproben wurden wie unter A) und B) beschrieben abgewogen und mit Äthanol/Wasser extrahiert. Nach zehnmütiger Zentrifugation bei 3000 U/min wurde von jedem Extrakt 500 µl in ein Extraktionsgefäß (Fisher Scientific) pipettiert und jeweils 50 µl 2,5 M H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>, 100 µl gesättigte 0,6 M NaCl sowie 5 ml Äthylazetat addiert. Nach 5 minütigem Schütteln wurden die so behandelten Proben für etwa 18 Stunden in ein 40 °C warmes Wasserbad gesetzt. Nach Herausnahme wurden zu jeder Probe 2,5 ml H<sub>2</sub>O gegeben, die Proben 5 Minuten geschüttelt und für 3 Minuten bei 1500 U/min zentrifugiert. Das Äthylazetat mit den Steroiden wurde in ein Reagenzglas abpipettiert, das Äthylazetat evaporiert und die Steroide in 500 µl Äthanol resuspendiert. Nach kurzem Durchschütteln wurden die Proben bis zur Messung im Kühlschrank gekühlt.

### D) Anlage eines Validierungspools

Für die Validierung des immunbiologischen Nachweisverfahrens wurde ein Pool aus je einer Kotprobe von sechs Männchen aus dem Zeitraum Februar bis Juli 1997 angelegt. Diesen Proben wurde eine größere Menge entnommen und mit einem Mörser homogen miteinander vermischt. Für die Analysen der Proben (siehe 3.1.6) wurden aus dieser Menge jeweils 0,1 g abgewogen.

## Testosteron

### 1) Extraktion versus Solvolyse und ELISA mit Volumenbestimmung

Um zu prüfen, ob eine Dekonjugierung der verstoffwechselten Hormone erforderlich war, und zur Volumenbestimmung für den Enzymtest wurde dem Validierungspool eine größere Menge Kot entnommen, in ein Kunststoffgefäß (Fisher Scientific) gefüllt, homogen vermischt, dreimal 0,1 g abgewogen und extrahiert (Anhang A Abbildung1). Von jedem Extrakt wurden zweimal 500 µl in insgesamt sechs Extraktionsgefäße (Fisher Scientific) pipettiert. Drei Extrakte wurden solvolytisch

behandelt (Gruppe 1). Die drei anderen Extrakte dienten als Referenzproben (Gruppe 2) und wurden nicht weiter behandelt. Anschließend wurden von jedem Extrakt jeweils 25, 50 und 100 µl auf ihren Hormongehalt im ELISA bestimmt (siehe 3.1.6.2 Testosteron 1)).

#### 2) Testosteron-Injektionsstudie

Es wurden von allen Proben der Versuchs- und Kontrolltiere 0,1 g abgewogen und extrahiert (Anhang A Abbildung 2). 25 µl jeder Probe wurden anschließend im ELISA gemessen (siehe 3.1.6.2 Testosteron 2)).

#### 3) Konzentration des Probenmaterials zur chromatographischen Auftrennung

Anhand von zwei Kotproben aus der Injektionsstudie, die direkt vor der Hormoninjektion bzw. zwei Tage danach genommen worden waren, wurde geprüft, ob die enthaltenen Steroide von dem verwendeten HPLC-System erfaßt werden. Dazu wurden die abgewogenen Probenmengen extrahiert und zentrifugiert (Anhang A Abbildung 3). Das die Steroide enthaltende Äthylazetat wurde abpipettiert, jeweils 500 µl in vier gläserne Extraktionsgefäße (Fisher Scientific) pipettiert, solvolytisch behandelt, anschließend mit 2,5 ml H<sub>2</sub>O versetzt, 5 Minuten geschüttelt und für 3 Minuten bei 1500 U/min zentrifugiert. Nun wurde nacheinander das die obere Schicht bildende Extrakt aller vier 500 µl einer Probe in dasselbe Reagenzglas pipettiert und jeweils evaporiert. In derselben Weise wurde anschließend mit der zweiten Probe in einem zweiten Reagenzglas verfahren. Damit standen je vorbehandelter Probe 2 ml für die weitere Aufarbeitung zur chromatographischen Trennung bereit (siehe 3.1.6.1 Testosteron 1)).

#### 4) Extraktion und Solvolyse konzentrierter Proben mit HPLC und ELISA

Extrahierte, solvolytisch behandelte und konzentrierte Proben wurden chromatographisch aufgetrennt und die Fraktionen im Enzymtest gemessen. Zur Vorbereitung wurde insgesamt je eine Kotprobe von vier verschiedenen Männchen aus unterschiedlichen sozialen Konstellationen (1. Paarhaltung vor Auftreten der weiblichen Östren, 2. Haltung in gemischtgeschlechtlichen Gruppen während eines weiblichen Östrus [Beobachtungsabschnitt „Östrus“] und 3. Einzelhaltung außerhalb der beiden Beobachtungsabschnitte) genommen. Von jeder Kotprobe wurde einmal 0,1 g Kot entnommen und mit Äthanol/H<sub>2</sub>O extrahiert (Anhang A Abbildung 4).

Anschließend wurden von jeder Probe viermal 500 µl in jeweils ein Extraktionsgefäß pipettiert, solvolytisch behandelt, evaporiert und in 100 µl Äthanol resuspendiert. Nach der chromatographischen Auftrennung (siehe 3.1.6.2 Testosteron 2)) wurde jede Fraktion in je 1 ml Äthanol gelöst und aus dieser Menge je 250 µl im ELISA gemessen (siehe 3.1.6.2 Testosteron 3)).

## Kortikosteroide

### 1) Volumenbestimmung

Aufgrund des insgesamt vergleichsweise geringen zur Verfügung stehenden Probenmaterials wurde zunächst das für den Enzymtest benötigte Probenvolumen bestimmt. Von 18 Kotproben, die zwischen Februar und Juli 1997 von insgesamt 13 Männchen genommen wurden, wurden jeweils 0,1 g abgewogen, extrahiert und zu je 10 und 50 µl im ELISA eingesetzt (Anhang A Abbildung 5; 3.1.6.2 Kortikosteroide 1)).

### 2) Konzentrationsvergleich vor und nach Hormongabe

Zwei Kotproben wurden chromatographisch auf den Gehalt an Hormonen und Metaboliten analysiert. Die erste Probe wurde während der Injektionsstudie am zweiten Tag nach der Injektion von einem der Männchen genommen, dem ACTH injiziert worden war. Die zweite Probe stammte von einem der Männchen gegen Ende der Paarungssaison. Beide Proben wurden abgewogen, extrahiert, zentrifugiert und danach wie unter 3.1.5 Testosteron 3) weiterbehandelt, so daß je Extrakt 2 ml bereit standen (Anhang A Abbildung 6; 3.1.6.1 Kortikosteroide 1)).

### 3) Extraktion versus Solvolyse mit HPLC und ELISA

Ziel war der Konzentrationsvergleich extrahierter und solvolytisch behandelter Proben und die Untersuchung der Bindungsspezifität des eingesetzten Antikörpers. Als Vorbereitung wurde insgesamt je eine Kotprobe der schon unter 3.1.5 Testosteron 4) genannten Männchen aus unterschiedlichen sozialen Konstellationen genommen. Von jeder Kotprobe wurden dreimal 0,1 g Kot entnommen, diese in drei Gruppen geteilt und wie folgt behandelt (Anhang A Abbildung 7): Alle drei Gruppen wurden mit Äthanol/H<sub>2</sub>O extrahiert. Die erste Gruppe wurde zusätzlich mit Äthylazetat extrahiert, evaporiert und in 500 µl Äthanol resuspendiert. 100 µl von dieser Menge gingen anschließend in den ELISA ein. In der zweiten Gruppe wurden

einmalig 500 µl entnommen, solvolytisch behandelt, evaporiert und in jeweils 500 µl Äthanol resuspendiert. 100 µl pro Probe wurden im anschließenden ELISA eingesetzt (siehe 3.1.6.2 Kortikosteroide 3)). In der dritten Gruppe wurden von jeder Probe viermal 500 µl in jeweils ein Extraktionsgefäß pipettiert, anschließend wie die zweite Gruppe solvolytisch behandelt, evaporiert und in 100 µl Äthanol resuspendiert. Nach der chromatographischen Auftrennung wurden jeweils 250 µl im Enzymtest gemessen (siehe 3.1.6.1 Kortikosteroide 2)).

#### 4) Vergleich der Probenkonzentrationen der Versuchs- und Kontrolltiere

Von allen Proben der Versuchs- und Kontrolltiere wurden 0,1 g abgewogen und extrahiert (Anhang A Abbildung 8). 100 µl jeder Probe wurden mit 300 µl K:HRP versetzt und anschließend im Kortisol-Test gemessen.

#### Blutproben

##### Extraktion der Proben zur Bestimmung von Kortikosteroiden und Testosteron

Die tiefgefrorenen Blutproben, die während der Reproduktionssaison und der Injektionsstudie genommen worden waren, wurden bis auf Raumtemperatur aufgetaut und anschließend jede Probe einzeln gewogen. Nach Zugabe von je 1 ml H<sub>2</sub>O und 5 ml Äthylazetat wurden die Proben 5 Minuten auf einem Schüttler vermischt und für 3 Minuten bei 1500 U/min zentrifugiert. Das Äthylazetat mit den Steroiden wurde in ein Reagenzglas abpipettiert, evaporiert und in 500 µl Äthanol gelöst. Nach Anlage eines 50 µl Pools aus je 25 µl zweier Serumproben für die Messung der Parallelität und eines 100 µl Pools aus je 20 µl von fünf Serumproben für die Bestimmung der Richtigkeit wurde die Validierung der Tests für beide Zielhormone vorgenommen.

#### 3.1.6 Analyse der Proben

In dieser Arbeit kamen die Hochdruckflüssigkeitschromatographie (HPLC) und ein enzymimmunologisches Nachweisverfahren unter Einsatz polyklonaler Antikörper zur Anwendung.

### 3.1.6.1 Hochdruckflüssigkeitschromatographie

Das durch die Extraktion vorbehandelte Probenmaterial wurde anschließend nach dem Prinzip der Umkehrphasen-Hochdruckflüssigkeitschromatographie (*reversed phase chromatography*, RP-Chromatographie) bei Raumtemperatur aufgetrennt (STRIER *et al.* 1999). Die Retentionszeiten verschiedener bekannter Steroide sind in Tabelle 5 dargestellt. Ihre Identifikation war bereits vor Durchführung der vorliegenden Arbeit erfolgt, die Methode wurde aber erst zu einem späteren Zeitpunkt veröffentlicht (STRIER *et al.* 1999). Die chromatographische Bestimmung diente ausschließlich der qualitativen Bestimmung der im Probenmaterial enthaltenen Steroidhormone und ihrer Metabolite, um anschließend im enzymimmunologischen Test die Kreuzreaktivität mit den verwendeten Antikörpern zu messen. Da in der von mir durchgeführten Arbeit auf die bekannten Retentionszeiten Bezug genommen wurde, wurde auf den Einsatz von Reinsubstanzen verzichtet.

Das kommerzielle Kartuschensystem bestand aus einer Vorsäule (RP-Ultrasphäre-ODS-Vorsäule, 4,6 mm x 4,5 cm, Partikeldurchmesser 5 µm) und einer Hauptsäule (RP-Ultrasphäre-ODS-Hauptsäule, 4,6 mm x 25 cm, Porengröße 5 µm), jeweils aus Edelstahl (Beckman Instruments). Das Säulenmaterial bestand aus Silicagel (Säulen-Ultrasphäre-C-18-Silica, Beckman Instruments). Der eingesetzte UV-Detektor hatte ein Absorptionsspektrum von 190 bis 600 nm (Pumpenmodul 126, Beckman Instruments). Die Auswertung erfolgte durch ein integriertes Softwareprogramm (35 Karat-System Gold Chromatography, Version 8, Beckman Instruments). Als mobile Phase wurde eine Lösung aus 40:60% Azetonitril:Wasser (v/v) zusammen mit Karbamazepin als internem Standard eingesetzt. Die Fließrate betrug in den ersten 25 min 1 ml/min und stieg dann bis zum Ende (40 Minuten) auf 1,5 ml/min an, zusammen mit einer Umstellung auf 50:50% Azetonitril:Wasser (v/v).

Tab. 5 Retentionszeiten der Steroidhormone (nach STRIER *et al.* 1999)

Systematischer Name	HPLC Retentionszeit (Minuten)
Östriol	4,33
Kortisol	5,05
Kortison	5,63
Kortikosteron	8,4
Aldosteron	10,42
Östradiol	15,42
Testosteron	17,79
Deoxykortikosteron	19,28
Androstenedion	23
Östron	22,7
Dihydroandrosteron	26
Epiandrosteron	27,53
Dihydrotestosteron	28
Epitestosteron	23,20
Etiocholanolon	30,43
Androsteron	32,2
Progesteron	39,5
Cholesterin	40,2

### Bestimmung des Metabolitanteils

Das Verfahren zur Bestimmung des Metabolitanteils erfolgte für Testosteron und die Kortikosteroide gleich und wird deshalb für die Zielhormone gemeinsam beschrieben. Unterschiede im weiteren Ablauf werden anschließend für beide Hormongruppen getrennt aufgeführt.

Am Tag der Analyse wurden 100 µl Karbamazepin (aus 10 µg Karbamazepin/ml 40:60% Azetonitril:H<sub>2</sub>O) in jedes Reagenzglas mit dem unter 3.1.5 beschriebenen vorbehandelten Probenmaterial gegeben, das Gemisch über mehrere Sekunden geschüttelt, evaporiert, in 110 µl einer 40:60% Azetonitril:H<sub>2</sub>O-Lösung gelöst und 10 Minuten auf dem Schüttler vermengt. 100 µl der Lösung wurden in ein Kunststoffgefäß gefüllt und standen damit zur Injektion bereit. Als Leerprobe wurden 100 µl Karbamazepin in einem Reagenzglas evaporiert, 110 µl der 40:60% Azetonitril:H<sub>2</sub>O-Lösung hinzugegeben und das Gemisch einige Sekunden lang

geschüttelt. Es wurden jeweils 20 µl zunächst der Leerprobe und anschließend der Probenlösung per Automatik in den Chromatographen injiziert.

### Testosteron

#### 1) Konzentration des Probenmaterials zur chromatographischen Auftrennung

Aus den jeweils 2 ml des nach 3.1.5 Testosteron 3) vorbehandelten Probenmaterials wurden nach Hinzugabe der Azetonitril/H<sub>2</sub>O-Lösung 20 µl in das chromatographische System injiziert.

#### 2) Extraktion und Solvolyse konzentrierter Proben mit HPLC und ELISA

Von dem nach 3.1.5. Testosteron 4) vorbehandelten Probenmaterial wurden nach Zusatz der Azetonitril/H<sub>2</sub>O-Lösung jeweils 20 µl in das chromatographische System injiziert.

### Kortikosteroide

#### 1) Konzentrationsvergleich vor und nach Hormongabe

Nach Zugabe von 100 µl Karbamazepin zu jedem nach 3.1.5 Kortikosteroide 2) vorbehandeltem Extrakt und Verdunstung wurden jeweils 150 µl der 40:60% Azetonitril/H<sub>2</sub>O-Lösung addiert. Daraus wurden jeweils 20 µl in das chromatographische System injiziert.

#### 2) Extraktion versus Solvolyse mit HPLC und ELISA

Aus dem nach 3.1.5 Kortikosteroide 3) vorbehandelten Probenmaterial wurden nach Zusatz der Azetonitril/H<sub>2</sub>O-Lösung jeweils 20 µl in das chromatographische System injiziert.

### 3.1.6.2 Enzymimmunologische Nachweisverfahren

Die Enzymimmunotests verliefen für die zu messenden Steroide im wesentlichen nach dem von ZIEGLER *et al.* (1995) für Kortisol und ZIEGLER *et al.* (2000) für Testosteron beschriebenen Prinzip und stellen Modifikationen der Techniken von MUNRO & STABENFELDT (1984) dar.

Für die Auswertung der Enzymimmuntests wurden parallel für jedes zu messende Hormon die Nicht Spezifische Bindung, der Bindungsnullwert, Standardkurvenpunkte und der Inter-Test Pool, jeweils im Doppelansatz, mitbestimmt. Jede vorbehandelte Probe wurde im Doppelansatz bestimmt.

#### 1) Nicht Spezifische Bindung (NSB-Wert)

Die Messung der Nicht Spezifischen Bindung wird genutzt, um die Effizienz der Trennung der freien von den gebundenen Anteilen des Tests zu bestimmen. Sie dient als Korrektur für jede andere mögliche Bindung des enzymmarkierten Hormons als mit dem spezifischen Antikörper. Die Nicht Spezifische Bindung enthielt Probenmaterial, Äthylazetat, Pufferlösung und ABTS®:H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>.

#### 2) Maximale Bindung (Bindungsnullwert, B<sub>0</sub>-Wert)

Diese Größe beschreibt die maximale Menge an enzymmarkiertem Hormon, die der Antikörper in Abwesenheit des zu untersuchenden Materials bindet, und dient zur Berechnung der Kreuzreaktivität. Nach Trennung der gebundenen von den ungebundenen Anteilen weist sie die höchste Konzentration an hydrolysiertem Chromogen auf. Die maximale Bindung enthielt Äthylazetat, enzymmarkiertes Hormon und ABTS®:H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>.

#### 3) Standard

Der Standard besteht aus einer Reihe definierter ansteigender Konzentrationen desjenigen Hormons, das gemessen werden soll, und dient als Referenzkurve zur Bestimmung der Hormonkonzentration im Probenmaterial.

#### 4) Inter-Test-Pool (IAP-Wert)

Der Inter-Test-Pool besteht aus Aliquoten eines angelegten Probenpools, der demselben Material entstammt, das im Test gemessen werden soll. Der Inter-Test-Pool dient bei der Test-Validierung der Bestimmung der Intra- und Inter-Assay-Varianz.

### Ablauf der durchgeführten Testosteron- und Kortisol-Tests

Der Ablauf des verwendeten ELISA wird im folgenden für beide Medien (Kot- und Blutproben) und Hormongruppen gemeinsam beschrieben. Anschließend werden die spezifischen Unterschiede unter dem betreffenden Hormon bzw. Medium aufgeführt.

Alle Proben wurden auf EIA-Mikrotiterplatten (Nunc-Immuno-Platten Maxisorb F96) analysiert. Die Mikrotiterplatten waren bereits vor der von mir durchgeführten Untersuchung mit einem jeweiligen polyklonalen Antikörper in einer Menge von 100 µl pro Vertiefung beschichtet worden, über sechs Stunden bei Raumtemperatur stehen gelassen und anschließend für zwei Tage bei 4 °C gekühlt. Als Schutz während der Tiefgefrierung waren die Antikörper mit Phosphatpuffer (150 µl Phosphat-gepufferte Salzlösung, 0,1 M, pH 7,0, 0,1% BSA) beschichtet worden.

Am Tag der Analyse wurden die mit Antikörper beschichteten Platten für etwa zwei Stunden in einer Inkubationskammer (Fisher Scientific) aufgetaut. Die einzelnen Proben wurden zunächst in einem Evaporator (Organomation Associates Inc.) verdampft und danach mit 300 µl Hormon-gekoppelter Meerrettich-Peroxidase (T:HRP im Testosteron-Test bzw. K:HRP im Kortisol-Test; University of California, Davis) versetzt. Die einzelnen Standardkonzentrationen, die NSB-, B<sub>0</sub>- und die IAP-Werte erhielten jeweils 250 µl Äthylazetat, das nach Evaporation mit 300 µl T:HRP bzw. K:HRP versetzt wurde. Die NSB-Werte enthielten anstelle der 300 µl T:HRP bzw. K:HRP 300 µl Phosphatpuffer. Das so vorbereitete Material wurde zu je 100 µl in die einzelnen Plattenvertiefungen gebracht. Nach 5 minütigem Schütteln auf einem Plattenschüttler (VWR Scientific Products) wurden die Platten für zwei Stunden in der Inkubationskammer (Fisher Scientific) inkubiert und anschließend fünfmalig in einem Plattenwaschgerät (Dynatech Laboratories, Inc.) gewaschen. Die Vertiefungen erhielten jeweils 100 µl Farbsubstrat (aus 80 µl 0,5 M H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> mit 250 µl 40 mM ABTS® in 24,67 ml Zitratpuffer). Nach 5 minütigem Schütteln und etwa einstündiger (Testosteron) bzw. 30 minütiger (Kortikosteroide) Inkubation wurde der Farbumschlag (farblos nach grün) mit einem automatischen Plattenleser (Spectramax 340, Molecular Devices Corp.) photometrisch bei einer Wellenlänge von 410 nm (Referenzfilter 570, Dynatec MR 5000) gemessen. Durch ein integriertes Softwareprogramm (softMAX, Molecular Devices Corp.) wurden über die Standardkurve die jeweiligen Hormonkonzentrationen in ng/g Faeces bzw. ng/ml Serum errechnet.

KotprobenTestosteron

Die Vertiefungen der Mikrotiterplatten enthielten einen polyklonalen Antikörper (R156/7, Kaninchen anti-Testosteron-6-carboxymethyl Oxin-BSA entwickelt von Stabenfeldt, University of California, Davis) in einer Lösung von 1:27.000 mit 50 mM Bikarbonatpuffer, pH 9.6. Der Standard (4-Androsten-17 $\beta$ -ol-3-on, Bestellnr. T1500, Sigma-Aldrich Chemie GmbH) wurde in einer achtstufigen Reihe mit einer Konzentration von 1 pg bis 250 pg/100  $\mu$ l Äthanol eingesetzt. Die T:HRP lag in einer Lösung von 1:100.000 aus 20  $\mu$ l Peroxidase in 20 ml EIA-Puffer vor.

1) Extraktion versus Solvolyse und ELISA mit Volumenbestimmung

Von den nach 3.1.5 Testosteron 1) vorbehandelten Proben wurden jeweils 25, 50 und 100  $\mu$ l evaporiert, je 300  $\mu$ l T:HRP hinzugegeben und jeweils 100  $\mu$ l in die Plattenvertiefungen pipettiert. Um die benötigte Menge für die nachfolgenden Tests zu bestimmen, wurden im Anschluß an den Test die Werte des Hormon-Standards überprüft. Erwünscht war eine 50%ige Bindung der T:HRP bzw. eine Hormonkonzentration in jeder Test-Vertiefung, die dem mittleren Wert der Standardkurve entsprach. Es zeigte sich jedoch, daß sich die mit Solvolyse behandelten Proben in ihren gemessenen Konzentrationen nicht von denen der Referenzproben unterschieden, so daß auf eine weitere solvolytische Behandlung der Proben verzichtet werden konnte. Als benötigtes Volumen zur Hormonbestimmung in den übrigen Einzelproben wurden 25  $\mu$ l bestimmt. Das Volumen von Kotproben mit einem Gewicht unterhalb 0,1 g wurde berechnet entsprechend der Formel:

$$\text{Volumen } (\mu\text{l}) = \frac{0,1}{\text{Gewicht (g)}} \times 25 \mu\text{l} \quad (\text{Gl.1})$$

25  $\mu$ l = im Enzymtest ermitteltes Probenvolumen

Gewicht (g) = Gewicht der zu berechnenden Probe

## 2) Extraktion und Solvolyse konzentrierter Proben mit HPLC und ELISA

Von jeder nach 3.1.5 Testosteron 2) extrahierten Probe gingen 25 µl in 300 µl T:HRP in den Test ein.

## 3) HPLC-Fraktionsmessung

Die aus der HPLC erhaltenen Fraktionen (3.1.6.1 Testosteron 2)) wurden evaporiert und in jeweils 1 ml Äthanol gelöst. Von dieser Menge wurden 250 µl entnommen, nochmals evaporiert und 300 µl T:HRP hinzugegeben. Der Standard, der Nullstandard und der NSB-Wert erhielten jeweils 250 µl einer 40:60%igen Azetonitril:H<sub>2</sub>O-Lösung sowie 5 ml Äthylazetat, wurden danach evaporiert, mit 300 µl T:HRP bzw. EIA-Puffer versetzt und in einem Volumen von 250 µl im Test gemessen.

## Kortikosteroide

Die Vertiefungen der Mikrotiterplatten enthielten einen polyklonalen Antikörper (R4866, anti-cortisol BSA entwickelt von Stabenfeldt, University of Davis, USA) in einer Lösung von 1:22.000 mit 50 mM Bikarbonatpuffer, pH 9.6. Der Standard (Hydrokortison, Bestellnr. H4001, Sigma-Aldrich Chemie GmbH) wurde in einer fünfstufigen Reihe mit einer Konzentration von 3,162 pg bis 1000 pg/16,67 µl Äthanol eingesetzt. Die K:HRP lag in einer Lösung von 1:150.000 aus 20 µl Peroxidase in 20 ml EIA-Puffer vor.

### 1) Volumenbestimmung

Zur Volumenbestimmung wurden die 18 nach 3.1.5 Kortikosteroide 1) extrahierten Proben in einer Konzentration von jeweils 10 bzw. 50 µl pro Probe im Enzymtest gemessen. Da der überwiegende Teil der Ergebnisse aus der Doppelbestimmung nicht übereinstimmend war, wurden zur Abklärung der Ursache extrahierte mit solvolytisch behandelten Proben in einem weiteren Test verglichen (siehe 3.1.5. Kortikosteroide 3) und hier 3)).

### 2) HPLC-Test und ELISA

Es wurden je 266 µl der bei der HPLC getrennten Fraktionen nach Evaporierung und Resuspendierung in je 300 µl K:HRP im Enzymtest gemessen.

### 3) Extraktion versus Solvolyse mit HPLC und ELISA

Die chromatographisch aufgetrennten Fraktionen der dritten Aliquote wurden evaporiert, in jeweils 1 ml Äthanol resuspendiert, und in einem Volumen von jeweils 250 µl nach nochmaliger Evaporierung und Beschichtung mit je 300 µl K:HRP in einem Kortisol-ELISA gemessen. Da die Proben chromatographisch vorbehandelt wurden, erhielt die Standardreihe außer 5 ml Äthylazetat zusätzlich 250 µl einer 40:60%igen Azetonitril:H<sub>2</sub>O-Lösung.

Die vorbehandelten Proben der ersten und zweiten Gruppe wurden in einem Volumen von jeweils 100 µl im Test gemessen. Da der Konzentrationsunterschied zwischen extrahierten und solvolytisch behandelten Proben unter 50% lag wurde auf eine routinemäßige Solvolyse der übrigen Einzelproben verzichtet. Es wurden 100 µl als benötigtes Volumen zur Hormonbestimmung in den Einzelproben bestimmt. Das entsprechende Volumen von Kotproben mit einem Gewicht unterhalb von 0,1 g wurde analog der Gleichung 1 berechnet, wobei nun mit 100 µl multipliziert wurde.

## Blutproben

### Kortikosteroide

#### 1) Volumenbestimmung

Zur Bestimmung des benötigten Test-Volumens wurde für Kortisol und Testosteron zuerst ein ELISA mit 5 bzw. 25 µl Probenflüssigkeit durchgeführt. Die große Volumendifferenz wurde mit dem Zweck deutlich unterscheidbarer Ergebnisse gewählt.

Aufgrund der geringen zur Verfügung stehenden Probenmengen wurde, basierend auf den im Tests zur Volumenbestimmung gemessenen pg-Konzentrationen, auf die tatsächlich im Test verwendete Serummenge zurückgerechnet entsprechend der Formel:

(Gl.2)

$$\frac{(\text{Test-Volumen} \times 3)}{500 \mu\text{l Äthanol}} \times (\text{gemessenes Probenvolumen}) = \text{eingesetztes Serumvolumen}$$

So wurden beispielsweise bei 5 µl einer Probe, die ein Gesamtvolumen von 80 µl besaß, 65 pg pro Vertiefung gemessen, daraus folgt:

$$5 \mu\text{l} \times 3 = 15 \mu\text{l} \Rightarrow 65 \times 3 = 195 \text{ pg/Vertiefung}$$

$$\frac{15 \mu\text{l}}{500 \mu\text{l}} \times 80 = 2,4 \mu\text{l Serum}$$

Da die Standardkurve für Kortisol bis 1000 pg Kortisol reichte und sich der gemessene Wert von 195 pg somit im unteren Bereich der Standardkurve befand, wurde das benötigte Test-Volumen anhand einer fiktiven Serumgröße von 4 anstatt von der realen Größe von 2,4 berechnet. Damit wurde ein Kompromiß eingegangen zwischen einerseits dem Ziel, mit den gemessenen Kortisolwerten etwa in der Mitte der Standardreihe zu liegen, d.h. eine 50%ige Antikörperbindung zu erreichen, und andererseits ausreichend Probenvolumen für die Bestimmung von Testosteron zurückzubehalten. Ausgehend von der Größe 4 wurde für jede Probe aus der Reproduktionssaison und der Injektionsstudie das Test-Volumen berechnet.

## Testosteron

### 1) Volumenbestimmung

Entsprechend der Messung der Kortikosteroide wurde ein erster Test zur Festlegung des benötigten Test-Volumens durchgeführt. Zehn Proben mit relativ hohem Probenvolumen wurden ausgewählt und in einem Volumen von jeweils 5 und 25 µl im Test gemessen. Zu jeder Stufe der Standardreihe wurde vorher jeweils 0,1 ml Äthylazetat addiert.

Bei denjenigen Proben, die in einem Test-Volumen von 5 µl gemessen worden waren und nun sehr geringe Hormonkonzentrationen aufwiesen, wurde in einem weiteren ELISA 90% des übriggebliebenen Probenvolumens verwendet und zunächst jede zweite Probe im Test gemessen, um zu überprüfen, ob die Werte innerhalb des validierten Standardbereichs lagen. Anschließend wurden die restlichen Proben auf dieselbe Weise gemessen. Von den Proben, deren Konzentrationen nicht in diesem Bereich lagen, oder deren Werte in der Doppelbestimmung nicht übereinstimmten bzw. eine Peroxidasebindung von unter

10% aufwiesen, wurden die verbleibenden 10% des Probevolumens gemessen und das Ergebnis berechnet entsprechend der Formel:

(Gl.3)

$$\frac{\text{Volumen Äthanol}}{500} \times \text{Menge Serumvolumen (90\%)} = \text{eingesetzte Menge im Test}$$

(Verdünnung 1:1). Nach diesem Prinzip wurden nun die restlichen Proben der Reproduktionssaison und der Injektionsstudie bestimmt.

### 3.1.7 Validierung der Tests

#### 3.1.7.1 Richtigkeit (*accuracy*)

Bei analytischen Messungen wird die Richtigkeit definiert als die Abweichung eines gemessenen Durchschnittswertes von einem tatsächlichen Wert. In diesem Test wird ein bestimmtes Probenvolumen zu den verschiedenen Stufen einer Standardkurve addiert. Der Test beinhaltet außerdem eine nicht behandelte Standardkurve und eine entsprechende Menge an Probenvolumen, die ebenfalls ohne weitere Behandlung gemessen wird. Die mathematische Summe der Dosis der Standardkurve plus dem unbehandelten Probenpool ergibt den Erwartungswert, der verglichen wird mit dem „beobachteten“ Wert der aufgestockten Kombination. Die Abweichung vom Erwartungswert wird proportional in Form eines Prozentwertes angegeben. Da der Hormongehalt des Probenpools und der Standardlösung bekannt waren, konnte die prozentuale Wiederfindungsrate für das betreffende Steroid ermittelt werden. Die Prozentwerte wurden über alle eingesetzten Konzentrationen gemittelt und so die prozentuale Wiederfindungsrate des Tests errechnet. Die einzelnen Wiederfindungsraten sollten sich dabei idealerweise zwischen 80 und 110% befinden, so daß der Durchschnittswert am Ende zwischen 90 und 100% liegt.

## Kotproben

### Testosteron

#### 1) Bestimmung der Richtigkeit ohne Aktivkohle

Neben der normalen Standardkurve wurde eine zweite Standardkurve unter Zugabe von jeweils 25 µl Poolsubstanz pro Konzentrationsstufe eingesetzt sowie vier NSB-Werte, die jeweils ausschließlich 25 µl des Probenpools enthielten. Zu beiden Standardkurven sowie zu den NSB-Werten wurden nach Evaporierung je 300 µl T:HRP addiert.

#### 2) Extraktion mit Aktivkohle

Da die Untersuchung auf Richtigkeit bei der Validierung des Tests sich zunächst als problematisch erwies, wurde, um mögliche interferierende Substanzen aus dem zu analysierenden Medium herauszunehmen, gewaschene und getrocknete Aktivkohle zu Poolaliquoten hinzugegeben. Neun Aliquote des Pools à 500 µl (zusammen 4,5 ml) wurden in neun Extraktionsgefäße pipettiert, mit jeweils 5 ml Äthylazetat extrahiert, fünf Minuten geschüttelt und drei Minuten bei 1500 U/min zentrifugiert. Der Überstand wurde in Reagenzgläser abpipettiert, evaporiert, in jeweils 500 µl Äthanol gelöst und etwa 10 Sekunden geschüttelt. 112,5 mg gewaschene und getrocknete Aktivkohle wurden zusammen mit den 4,5 ml Probenmaterial in ein Reaktionsgefäß gegeben und für etwa eine Stunde auf einem Magnetrührer (VWR Scientific Products) bei geringer Geschwindigkeit und Raumtemperatur vermischt. Anschließend wurde das Gemisch auf vier Reaktionsgefäße (1,5 ml) verteilt, über zehn Minuten bei 13.000 U/min zentrifugiert und in einen Spritzenkörper gefüllt, der an einem sterilen Mikrofilter (Acrodisc®, Fisher Scientific GmbH) angeschlossen war. Durch diesen wurde das Gemisch in ein weiteres Reaktionsgefäß gedrückt. In den Gefäßen des Bindungsnullwertes, des Hormonstandards und des NSB-Wertes wurden jeweils 250 µl Äthylazetat evaporiert, der Standard und zusätzlich pro Gefäß 25 µl des mit Aktivkohle behandelten Probenmaterials addiert, das Gemisch für einige Sekunden geschüttelt, evaporiert und anschließend weiter verfahren, wie unter 3.1.7.1 1) beschrieben; zu der zweiten Standardreihe und vier NSB-Werten wurden pro Gefäß 25 µl unbehandelte Poolflüssigkeit addiert.

### 3) Bestimmung der Richtigkeit mit zweifach Aktivkohle-behandeltem Probenpool

Da trotz dieser Behandlung die Wiederfindungsrate wiederum nicht innerhalb des gewünschten Bereichs von 90 bis 100% lag, wurden nochmals weitere neun Aliquote à 500 µl aus dem bereits mit Aktivkohle vorbehandelten Probenpool wie oben beschrieben mit Aktivkohle vorbehandelt. Am Tag des Tests wurden dann acht Aliquote à 500 µl (zusammen 4 ml) des unbehandelten Probenpools in acht Reagenzgläser pipettiert, mit je 5 ml Äthylazetat extrahiert, fünf Minuten lang auf einem Schüttler vermischt, über drei Minuten bei 1500 U/min zentrifugiert, der Überstand abpipettiert, evaporiert und in jeweils 500 µl Äthanol resuspendiert. Nach nochmaligem kurzem Durchschütteln wurde der Test wie oben dargestellt wiederholt.

### Kortikosteroide

Für die Bestimmung der Richtigkeit von Kortisol im Kot erhielt die normale Standardkurve 1 ml Äthylazetat, zu den vier NSB-Werten sowie zu jeder Stufe der zweiten Standardkurve wurden 100 µl einer Probe mit niedriger Hormon-Konzentration addiert. Nach Evaporierung und Hinzugabe von jeweils 300 µl K:HRP gingen die einzelnen Bestandteile in einem Volumen von jeweils 100 µl in den Test ein. Der Test mußte wiederholt werden, da im ersten Ergebnis nicht die niedrigen Stufen der Standardkurve validiert werden konnten, sich in diesem Bereich aber die meisten Konzentrationen der Proben bewegten. Es wurden daher aus den bisherigen Tests fünf Proben mit Konzentrationen um jeweils 10 pg ausgewählt, denen jeweils 100 bzw. 250 µl entnommen und diese gepoolt wurden, so daß eine Gesamtmenge von 1,1 ml entstand. Von dieser wurden je 100 µl zur zweiten Standardreihe und zu den vier NSB-Werten addiert und anschließend im Test gemessen.

### Blutproben

#### Testosteron

Es wurden eine normale Standardreihe sowie ein NSB- und B<sub>0</sub>-Wert unter Zugabe von je 1 ml Äthylazetat angelegt. Jeweils 10 µl eines Pools von insgesamt 1,1 ml

(10 x 110 µl) wurden zu der zweiten Standardreihe mit zwei weiteren NSB-Werten addiert und diese danach in einem Volumen von jeweils 100 µl im Test eingesetzt.

### Kortikosteroide

Von fünf Proben mit geringer Hormonkonzentration wurden je 20 µl gepoolt und daraus jeweils 10 µl zur Standardreihe sowie zu zwei NSB-Werten hinzugegeben. Zusätzlich wurde eine zweite, nicht aufgestockte Standardreihe mit jeweils 100 µl Äthylazetat angelegt. Jeweils 10 µl wurden mit K:HRP versetzt und im Test gemessen. Da die Hormonkonzentrationen zu stark divergierten, mußte die Untersuchung wiederholt werden mit einmalig 100 µl einer Probe mit niedriger Hormonkonzentration.

#### 3.1.7.2 Reproduzierbarkeit (*precision*)

### Kotproben

Um die Inter- und Intra-Test-Varianz berechnen zu können, wurde parallel zu den Probenextraktionen die genaue Extraktionseffizienz der einzelnen Proben bestimmt. Hierbei wird generell die Effizienz der verwendeten Extraktionsverfahren gemessen. Idealerweise sollten zwischen 80 und 100% des im Probenmedium befindlichen Hormonanteils gemessen werden können (prozentuale Extraktionsrate). Die Bestimmung der Extraktionseffizienz erfolgte gemeinsam für Testosteron und Kortisol und wird daher im folgenden für beide Hormone zusammen beschrieben.

Die Messungen wurden insgesamt fünf Mal mit jeweils sechs Aliquoten Kot à 0,1 g (je drei Aliquote für Testosteron bzw. Kortisol) durchgeführt, verteilt über alle Männchen und Daten der Probenahme. Auf jedes Aliquot wurden 100 µl einer <sup>3</sup>H-Testosteron- bzw. <sup>3</sup>H-Kortisol-Lösung (2500 Cpm pro 100 µl PBS) gegeben und anschließend etwa acht Sekunden lang geschüttelt. Jede Probe wurde mit 2,4 ml (da bereits 100 µl radioaktive Substanz addiert wurden) destilliertem Wasser und 2,5 ml Äthanol extrahiert, fünf Minuten lang auf dem Schüttler vermischt und über zehn Minuten bei 3000 U/min zentrifugiert. Von der abpipettierten, das Extrakt enthaltenden oberen Schicht wurden jeweils 500 µl in sechs Reaktionsgefäße

pipettiert. Nach Zugabe von je 5 ml Bio-Safell-Cocktail (Research Products International) wurden die Substanzen über Nacht in einem Betazähler (Isocap 300, Nuclear Chicago) gemessen. Außer den Proben wurde ein Gefäß zur Messung der Nicht Spezifischen Bindung und ein Standard, bestehend aus sechs Gefäßen (drei pro Hormon) gezählt. Der NSB-Wert enthielt neben 250 µl destilliertem Wasser und 250 µl Äthanol 5 ml des Bio-Safell-Cocktails. In drei Gefäße des Standards wurden jeweils 100 µl der <sup>3</sup>H-Testosteron- bzw. <sup>3</sup>H-Kortisol-Lösung gegeben, 150 µl H<sub>2</sub>O und 250 µl Äthanol sowie 5 ml Bio-Safell-Cocktail addiert, und alle Gefäße anschließend in den Zähler gesetzt. Alle Gefäße wurden vor Einsatz in den Betazähler gut durchgeschüttelt. Der Bio-Safell-Cocktail diente zu Aktivierung der Elektronen bei der Messung der Radioaktivität. Die PBS diente der Einstellung des pH-Wertes.

#### Blutproben

Es wurden für die Serumproben nur externe Bestimmungen der Extraktionseffizienz durchgeführt. Für Testosteron und Kortisol wurden in jeweils fünf Extraktionsgefäße 100 µl einer <sup>3</sup>H-Testosteron- bzw. <sup>3</sup>H-Kortisol-Lösung (2500 Cpm pro Minute/100 µl PBS) pipettiert, je 500 µl H<sub>2</sub>O und 5 ml Äthylazetat addiert, die Gemische fünf Minuten lang auf einem Schüttler vermengt und anschließend 2 Minuten lang bei 1500 U/min zentrifugiert. Das Äthylazetat wurde in Reaktionsgefäße abpipettiert, evaporiert und je 100 µl PBS sowie 5 ml Bio-Safell-Cocktail dazugegeben. Als Standard wurden je drei Reaktionsgefäße pro Hormon mit 100 µl radioaktiver Substanz versetzt und 5 ml des Bio-Safell-Cocktails addiert. Das Gefäß zur Messung der Nicht Spezifischen Bindung erhielt nur 5 ml des Bio-Safell-Cocktails. Alle Substanzen wurden zunächst gut geschüttelt und anschließend über Nacht im Betazähler gezählt.

#### 3.1.7.3 Spezifität (*specificity*)

Die Spezifität eines Antikörpers zu einem Antigen wird durch den Begriff der Kreuzreaktivität charakterisiert, der die spezifischen Eigenschaften des verwendeten Antikörpers bezüglich seiner Affinität zu dem fremden Antigen angibt. Die Spezifität der Antigen-Antikörper-Wechselwirkung ist sehr hoch, dennoch zeigen vor allem

polyklonale Antikörper eine gewisse Querempfindlichkeit bzw. Kreuzreaktion zu strukturell verwandten Verbindungen des Targetanalyten. Aufgrund der Struktur der Immunogene ist damit zu rechnen, daß außer der gewünschten Zielstruktur noch Varianten erkannt werden. Als häufigste Definition für die Kreuzreaktion konnte sich ein massenbezogener Vergleich der Testmittelpunkte nach ABRAHAM (1969) durchsetzen.

$$\text{KR [\%]} = \frac{C_{\text{Analyt}}}{C_{\text{KR}}} \times 100 \quad (\text{Gl.4})$$

KR [%] = Kreuzreaktion

$C_{\text{Analyt}}$  = Testmittelpunkt des Zielanalyten

$C_{\text{KR}}$  = Testmittelpunkt der kreuzreagierenden Substanz

Aus den Test-Ergebnissen der Proben, die während der Injektionsstudie und während unterschiedlicher Gruppenkonstellationen innerhalb der Beobachtungsstudie genommen und über die HPLC fraktioniert wurden, wurde die Kreuzreaktivität berechnet.

#### 3.1.7.4 Parallelität (*parallelism*)

Für jeden Test-Typ, d.h. jede mögliche Kombination aus Probenmaterial und Hormonart, wurde eine Verdünnungsreihe eines Probenpools und des entsprechenden Hormonstandards auf Parallelität hin geprüft. Eine bestehende Parallelität zwischen den Kurven des Pools und des Standards verweist auf das Fehlen interferierender unspezifischer Substanzen im Probenmaterial. Die Erfassung des Hormons im Test erfolgt somit korrekt, unabhängig von der Konzentration des analysierten Materials. Die Spannweite des Bereichs, in dem die Kurven parallel zueinander verlaufen, repräsentiert die validierte Standardkurve, d.h. daß der Test für alle Messungen in diesem Bereich sensitiv ist.

### Kotproben

Standardaufstockung: Da die Hormonkonzentration in den Proben sehr niedrig war, wurde eine hohe Konzentration des Hormonstandards zum Probenpool addiert, damit dessen Konzentration vergleichbar zur Standardkonzentration war und im Test gemessen werden konnte. Zur Herstellung des Pools wurden Proben mit einer relativ hohen Konzentration gewählt. Um die richtige Menge an Hormon-Standard zur Aufstockung des Pools herauszufinden, wurde die benötigte zusätzliche Hormonmenge kalkuliert und anschließend einem hergestellten Pool aus Proben mit einer bekannten hohen Hormonkonzentration hinzugegeben.

### Testosteron

Für Testosteron in Kot wurde die Verdünnungsreihe für die Proben aus 150  $\mu\text{l}$  Probenpool und Zugabe von 2,13  $\mu\text{l}$  eines 1000 pg/ $\mu\text{l}$  Testosteron-Standards, und für den Standard aus 150  $\mu\text{l}$  Probenpool und Zugabe von 2,25  $\mu\text{l}$  eines 1000 pg/ $\mu\text{l}$  Testosteron-Standards angesetzt. In den Test gingen anschließend 50  $\mu\text{l}$  aus jeder Stufe der aufgestockten Proben- bzw. der Standardreihe ein.

### Kortikosteroide

Die Messung der Parallelität erfolgte für Kortisol entsprechend, jedoch wurden im ersten Ansatz 100  $\mu\text{l}$  einer im ersten ELISA zur Volumenmessung verwendeten Probe mit 7,5  $\mu\text{l}$  aus 10 ng/ml des Hydrokortison-Standards aufgestockt, evaporiert und in 500  $\mu\text{l}$  Äthanol resuspendiert. Aus dieser Ausgangssubstanz wurde eine achtstufige Verdünnungsreihe angelegt: Sieben leere Reagenzgläser erhielten zunächst jeweils 250  $\mu\text{l}$  Äthanol. Von der Ausgangssubstanz wurden nun 250  $\mu\text{l}$  in die nächste Stufe pipettiert und so bis zur stärksten Verdünnung weiterverfahren. Aus jeder Stufe wurden 200  $\mu\text{l}$  evaporiert, 300  $\mu\text{l}$  K:HRP addiert und je 100  $\mu\text{l}$  als Doppelbestimmung in die Test-Vertiefungen gegeben. Für den Standard wurde ebenfalls eine achtstufige Verdünnungsreihe angelegt mit 1 ml Äthylazetat und 7,5  $\mu\text{l}$  Hydrokortison-Standard als Ausgangssubstanz. Die Verdünnungsmenge war ebenfalls 250  $\mu\text{l}$ , das im Test eingesetzte Volumen 200  $\mu\text{l}$  in 300  $\mu\text{l}$  K:HRP. Die

Berechnung der Daten ergab einen divergierenden Kurvenverlauf im niedrigen Konzentrationsbereich, so daß die Messung wiederholt werden mußte. Bei dieser Wiederholung wurde aus je 100 µl von drei Proben eines Männchens mit relativ hohen Hormonkonzentrationen ein Pool angelegt (zusammen 1620 pg Kortisol), 300 µl entnommen und diese mit 7,4 µl aus einer 1:10-Lösung von 10 µl Hydrokortison-Standard und 90 µl Äthanol aufgestockt. Aus dieser Konzentration wurde eine zehnstufige Verdünnungsreihe angelegt mit jeweils 150 µl Äthanol (bis herunter auf 1,953) und aus jeder Stufe 100 µl für den anschließenden Test entnommen. Der Standard erhielt 3 ml Äthylazetat und wurde mit 9 µl aus einer 1:10-Lösung von 10 µl Hydrokortison-Standard und 90 µl Äthanol aufgestockt, und daraus pro Stufe 100 µl für den Test entnommen.

### Blutproben

#### Kortikosteroide

Standardaufstockung: Aus dem ersten Test zur Volumenbestimmung wurde ein Pool aus je 10 µl von den fünf Proben mit den höchsten Werten gebildet und mit 10 µl einer 1:10 Lösung (10 µl Kortisol-Standard und 90 µl Äthanol) versetzt. Daraus wurde eine neunstufige Verdünnungsreihe angelegt und davon jeweils 15 µl im Test eingesetzt. Die Standardreihe wurde aus 10 µl derselben, für den Probenpool verwendeten Kortisol-Lösung und 40 µl Äthanol angelegt, von der ebenfalls jeweils 15 µl im Test eingesetzt wurden. Alle Volumen gingen in den Test als Doppelbestimmung ein. Da die Konzentrationen in den Doppelbestimmungen der Probenreihe zu stark voneinander abwichen, mußte die Untersuchung auf Parallelität wiederholt werden mit einem Pool aus je 25 µl der zwei verwendeten Proben mit den höchsten Konzentrationen und einer zehnstufigen Verdünnungsreihe. Der weitere Verlauf der Untersuchung entsprach den oben gemachten Angaben.

#### Testosteron

Für Testosteron wurde eine zehnstufige Verdünnungsreihe angelegt und aus dem ersten Test zur Volumenbestimmung zehn Proben mit hohen Hormonkonzentrationen ausgewählt, aus denen mit jeweils 25 µl ein Pool aus 250 µl

erstellt wurde. Dieser wurde mit 18 µl Testosteron-Standard aufgestockt. In den Test gingen 100 µl pro Verdünnungsstufe ein.

### 3.1.8 Kotproben aus 1999

Aufgrund der unbefriedigenden Ergebnisse der mittels HPLC erhaltenen Hormonfraktionen wurden während des Jahres 1999 noch einmal 100 Kotproben gesammelt. 47 dieser Proben wurden während der Reproduktionssaison zwischen dem 25.05. und 16.06.1999 von 16 verschiedenen Männchen genommen, davon stammten 35 Proben von Männchen, bei denen sich entweder in ihrem Käfig oder aber in demselben Raum ein östrisches Weibchen befand. 12 weitere Proben wurden von Männchen zu einem Zeitpunkt genommen, an dem keines der Weibchen im selben Käfig oder Raum östrisch war. Nach Abschluß der Fortpflanzungssaison wurden zwischen dem 04.11. und 12.11.1999 die übrigen 53 Proben von insgesamt acht Männchen genommen. Sie gehörten zu denjenigen Männchen, von denen während der Reproduktionssaison dieses Jahres bereits Kotproben gesammelt worden waren.

Das Sammeln und Aufbewahren der Kotproben, sowie der Tageszeitpunkt der Probenentnahme erfolgten wie unter 3.1.3 beschrieben. Zur Versendung in die USA wurden die Proben zu kleinen Gruppen mit Kunststoff eingewickelt und in mit Trockeneis gefüllten Styroporkartons verpackt. Die Proben wurden in tiefgefrorenem Zustand in das Wisconsin Regional Primate Research Center geschickt und dort ihr Hormon- und Metabolitgehalt chromatographisch mittels HPLC bestimmt.

#### 3.1.8.1 Aufbereitung der Kotproben

Die Proben wurden in drei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe enthielt die Proben, die in Anwesenheit eines östrischen Weibchens genommen wurden, die zweite Gruppe bestand aus den Proben aus der Reproduktionssaison ohne östrisches Weibchen und die dritte Gruppe enthielt die Proben aus der inaktiven Periode.

#### Extraktion, Solvolyse und HPLC

Zu jeder Probe wurde jeweils 2 ml Äthanol und 2 ml H<sub>2</sub>O gegeben und das Gemisch auf dem Schüttler vermengt, bis sich der Kot auflöste. Der Überstand wurde

abpipettiert und für 10 Minuten bei 3000 U/min zentrifugiert. Jeweils 100 µl des extrahierten Materials wurden in ein Extraktionsgefäß pipettiert, bis sich in diesem 2 ml befanden, dann wurde ein neues Extraktionsgefäß entsprechend gefüllt. Dies erfolgte für jede Gruppe getrennt. Die so erhaltenen Mengen wurden anschließend solvolytisch behandelt. Es folgte die Extraktion mit 5 ml Äthylazetat. Nach Abpipettieren des Äthylazetat, Evaporation und Resuspension in Äthanol wurden die Extrakte einer jeden Gruppe gepoolt, um die Konzentration an Hormonen bzw. Metaboliten im Vergleich zu den Untersuchungen von 1998 noch einmal zu erhöhen. Daraus ergaben sich drei Volumina von 3500 ml, 1200 ml und 5300 ml. Zu diesen Gruppen wurde jeweils 130 µl einer 40:60% Azetonitril:H<sub>2</sub>O-Lösung als mobile Phase addiert und anschließend 50 µl pro Gruppe in das System injiziert.

## 3.2 Ergebnisse

### 3.2.1 Bezugssystem für die nicht-invasive endokrinologische Methodik

#### 3.2.1.1 Testosteron- und Kortikosteroidausscheidung in Kot und Serum in Abhängigkeit vom Injektionszeitpunkt

##### Testosteron in Blutproben

Tabelle 6 und Abbildung 7 stellen die Ergebnisse der Testosteron-Injektion im Serum jeweils für die drei Männchen, die das Hormon erhielten (I1-I3 = isoliert gehaltenes Tier 1 bis 3), sowie für die drei Kontrolltiere (K1-K3) dar. Weder sechs Stunden nach der Injektion noch innerhalb der ersten drei Tage post injectionem konnte ein Anstieg des Testosteronwertes bei den drei Versuchstieren festgestellt werden. Die Werte p.i. lagen mit rund 0,2 bis 1,5 ng pro ml Serum unter den Hormonwerten ante injectionem (rund 0,4 bis 3,1 ng) und entsprachen damit eher den Werten 15 Minuten vor der Injektion. Vor allem die Hormonkonzentrationen von I1 lagen vor der Injektion deutlich über den Hormonwerten nach der Injektion.

Die Resultate der drei Kontrolltiere entsprachen diesem Verlauf insofern, als daß sechs Stunden bzw. in den ersten drei Tagen p.i. ebenfalls kein Testosteronanstieg im Kot meßbar war. Die Werte der drei Tiere bewegten sich p.i. zwischen rund 0,04 und 3,4 ng pro ml Serum im Vergleich zu etwa 0,4 bis 8 ng ante injectionem. Wie bei den Versuchstieren gab es ein Männchen (K3), dessen Hormonwerte vor der

Injektion deutlich über den p.i. bei ihm gemessenen Konzentrationen lag. Seine Werte waren auch höher als die der Versuchstiere, und zwar sowohl vor als auch nach der Injektion.

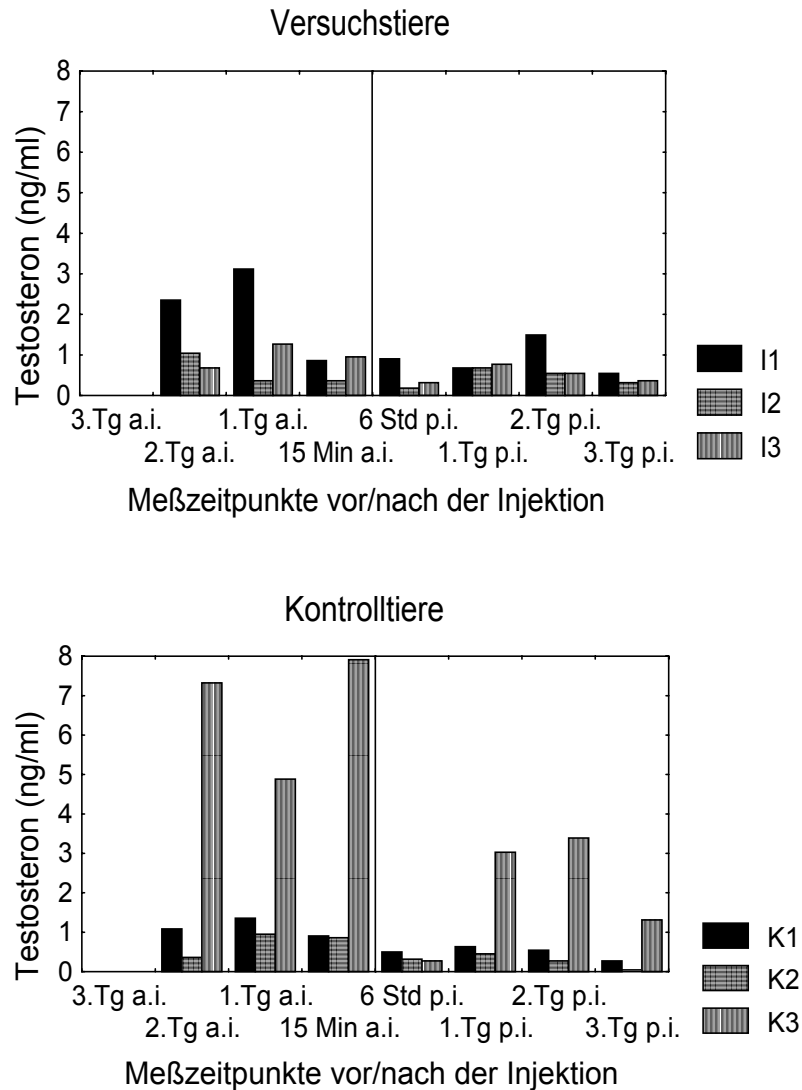


Abb. 7 Ausscheidungsprofil von Testosteron im Serum vor und nach der Applikation (Tg: Tag; Min: Minute; Std: Stunde; durchgezogene Linie: Injektionszeitpunkt; I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-K3: Kontrolltier 1-3)

Tab. 6 Testosteronkonzentrationen im Serum der Versuchs- und Kontrolltiere vor und nach der Hormonapplikation

Tage	Testosteron (ng/ml Serum)							
	I1	I2	I3	d I1-I3	K1	K2	K3	d K1-K3
2. Tg a.i.	2,38	1,02	0,7	1,02	1,1	0,37	7,34	1,1
1. Tg a.i.	3,11	0,38	1,28	1,28	1,38	0,95	4,81	1,38
15 Min a.i.	0,88	0,37	0,94	0,88	0,91	0,88	7,92	0,91
6 Std p.i.	0,89	0,19	0,31	0,31	0,52	0,31	0,28	0,31
1. Tg p.i.	0,7	0,67	0,78	0,7	0,63	0,47	3,02	0,63
2. Tg p.i.	1,49	0,53	0,54	0,53	0,53	0,25	3,39	0,53
3. Tg p.i.	0,56	0,33	0,37	0,37	0,27	0,04	1,33	0,27

I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-3: Kontrolltier 1-3; d: Median jeweils Versuch- bzw. Kontrolltiere; Tg: Tag; a.i.: ante injectionem; p.i.: post injectionem

### Androgene in Kotproben

Die Androgenwerte der drei Versuchstiere bewegten sich vor der Hormonapplikation im Bereich von rund 46 bis 216 ng pro g Kot und fielen p.i. auf etwa 14 bis 131 ng ab (Tabelle 7 und Abbildung 8). Vom dritten bis ersten Tag a.i. kam es zu einem Absinken der Hormonwerte, bei I1 und I2 dann kurz vor der Injektion zu einem deutlichen Anstieg. Sechs Stunden nach der Applikation waren die Androgenkonzentrationen bei allen drei Männchen am niedrigsten und stiegen anschließend bis zum zweiten Tag p.i. an, um am dritten Tag p.i. wieder leicht abzufallen. Ein Anstieg der Androgene post injectionem konnte somit innerhalb dieser Zeiteinheiten nicht nachgewiesen werden.

Bei den Kontrolltieren war die Situation vergleichbar, die Hormonwerte lagen mit rund 71 bis 183 ng pro g Kot a.i. bzw. 15 bis 140 ng p.i. im Rahmen der Werte der drei Versuchstiere. Auch bei den Kontrolltieren kam es zu einem Anstieg der Androgenwerte bis kurz vor die Hormonapplikation. Sechs Stunden p.i. wurde ebenfalls der niedrigste Wert gemessen. Somit konnte auch bei den Kontrolltieren kein Androgenpeak p.i. gemessen werden. Sowohl bei den Versuchs- als auch bei den Kontrolltieren wurden im Kot sehr viele höhere Konzentrationen gemessen als im Serum.

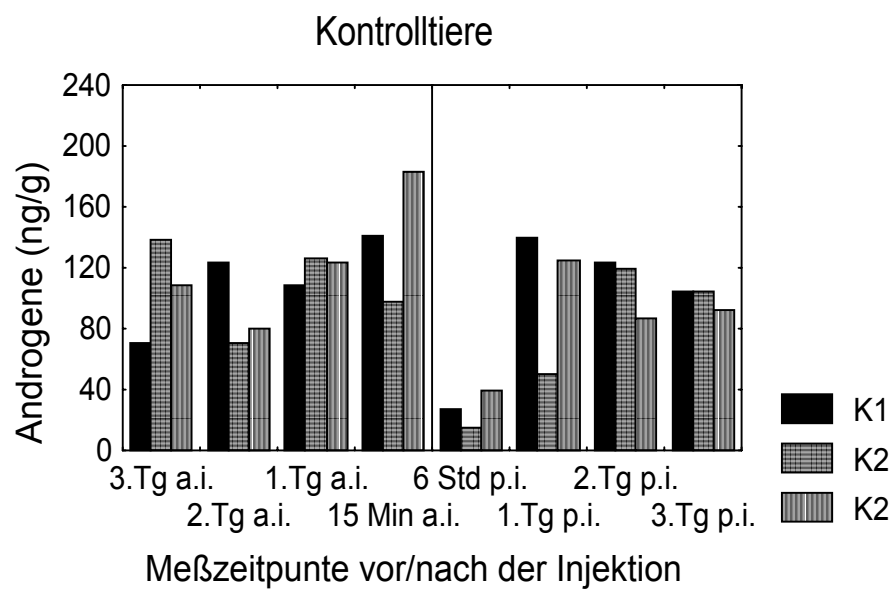
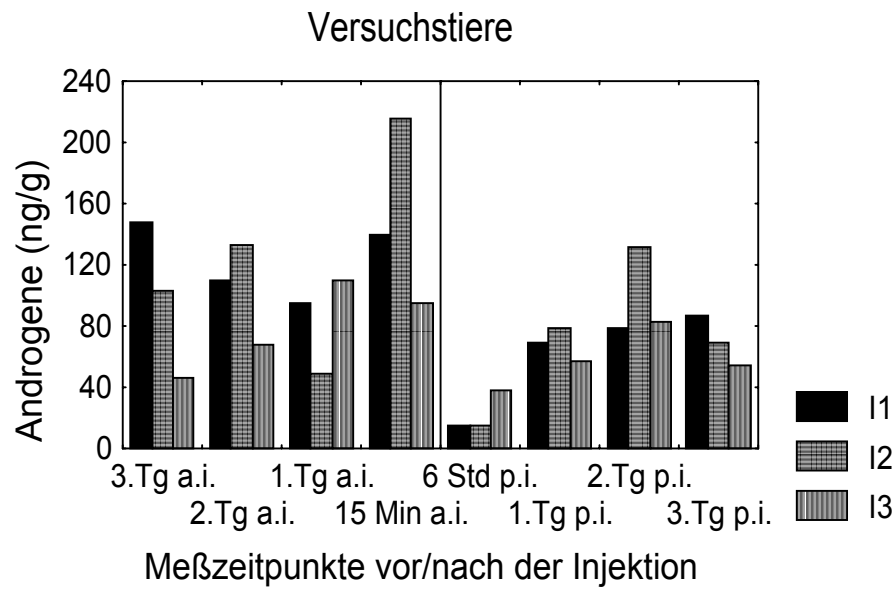


Abb. 8 Ausscheidungsprofil der Androgene im Kot vor und nach der Applikation (Tg: Tag; Min: Minute; Std: Stunde; durchgezogene Linie: Injektionszeitpunkt; I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-K3: Kontrolltier 1-3)

Tab. 7 Androgenkonzentrationen im Kot der Versuchs- und Kontrolltiere vor und nach der Hormonapplikation

Tage	Androgene (ng/g Faeces)							
	I1	I2	I3	d I1-I3	K1	K2	K3	d K1-K3
3. Tg a.i.	147,9	102,7	45,5	102,7	70,5	138,3	109,0	109,0
2. Tg a.i.	110,2	133,1	67,5	110,2	123,2	70,5	80,2	80,2
1. Tg a.i.	94,7	48,4	109,9	94,7	108,3	125,5	124,0	124,0
15 Min a.i.	139,5	216,2	94,6	139,5	140,6	97,7	182,5	140,6
6 Std p.i.	14,7	14,3	37,8	14,7	27,3	14,5	39,8	27,3
1. Tg p.i.	68,5	78,0	56,8	68,5	139,5	50,5	124,3	124,3
2. Tg p.i.	79,0	131,3	83,4	83,4	123,2	119,5	87,2	119,5
3. Tg p.i.	86,4	69,2	54,0	69,2	104,0	103,8	92,4	103,8

I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-3: Kontrolltier 1-3; d: Median jeweils Versuch- bzw. Kontrolltiere; Tg: Tag; a.i.: ante injectionem; p.i.: post injectionem

### Kortikosteroide in Blutproben

Sechs Stunden nach der Gabe von ACTH konnte im Serum der drei Versuchstiere kein eindeutiger Anstieg der Kortisolkonzentration gemessen werden (Tabelle 8 und Abbildung 9). Der Median aller drei Männchen war am 1.Tag a.i. am höchsten und erreichte nach Hormongabe diese Niveau nicht mehr. Über den gesamten Zeitraum von sieben Tagen gesehen unterschieden sich die Hormonwerte der Männchen zum Teil erheblich voneinander. Während es bei I1 und I3 p.i. zu einem Konzentrationsanstieg bis zum 2. Tag und einem anschließenden Absinken der Werte kam, schwankten diese bei I2 innerhalb dieses Abschnitts von einem Tag zum anderen.

Auch bei den Kontrolltieren konnte sechs Stunden post injectionem weder ein Kortisolanstieg festgestellt werden, noch war über die sieben Tage bei allen drei Tieren ein klares Muster der Hormonwerte erkennbar. Nur bei K1 wurde am 2. Tag p.i. ein deutlicher Anstieg gegenüber den Meßwerten a.i. gemessen. Bei diesem Männchen und schwächer ausgeprägt auch bei K2 kam es zu einem Absinken der Werte bis zu Tag 1 a.i. und einem Anstieg kurz vor der Applikation, um dann wieder bis zu 2.Tag p.i. anzusteigen. Bei K1 sank der Wert danach erneut ab.

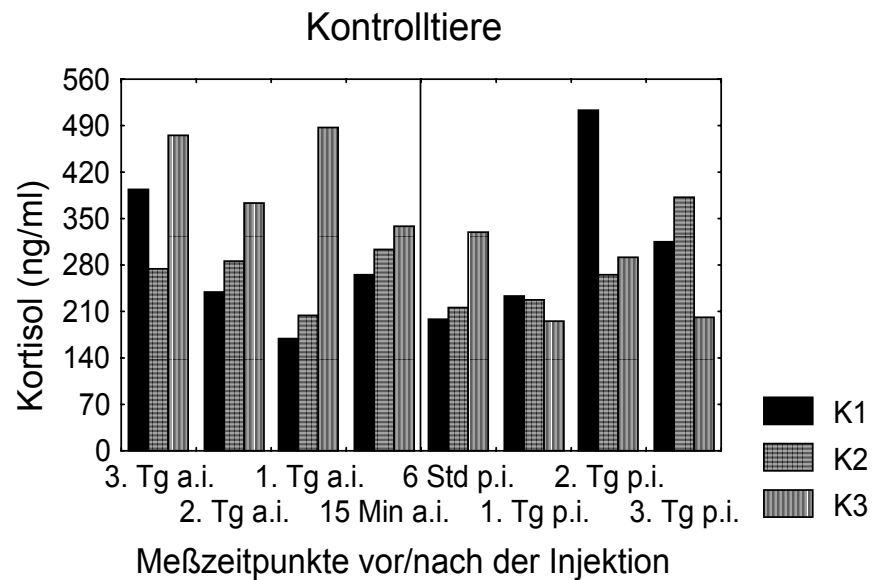
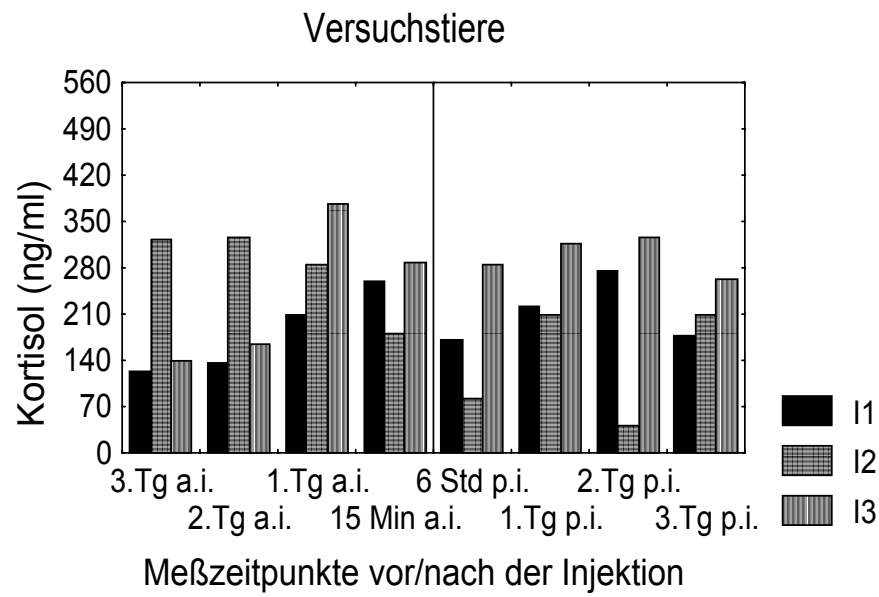


Abb. 9 Ausscheidungsprofil von Kortisol im Serum vor und nach der ACTH-Applikation (Tg: Tag; Min: Minute; Std: Stunde; durchgezogene Linie: Injektionszeitpunkt; I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-K3: Kontrolltier 1-3)

Tab. 8 Kortisolkonzentrationen im Serum der Versuchs- und Kontrolltiere

Tage	Kortisol (ng/ml Serum)							
	I1	I2	I3	d I1-I3	K1	K2	K3	d K1-K3
3. Tg a.i.	123,2	323,4	140,2	140,2	392,8	274,8	474,9	392,8
2. Tg a.i.	136,5	325,4	164,0	164,0	238,6	285,9	374,5	285,9
1. Tg a.i.	209,8	283,8	376,3	283,8	167,8	205,7	487,6	205,7
15 Min a.i.	258,8	179,4	287,1	258,8	264,1	302,6	337,8	302,6
6 Std p.i.	170,6	81,2	283,8	170,6	197,7	217,3	330,4	217,3
1. Tg p.i.	222,6	207,8	316,5	222,6	233,7	226,8	195,8	226,8
2. Tg p.i.	276,3	40,7	324,5	276,3	514,7	265,7	290,6	290,6
3. Tg p.i.	176,0	208,6	261,9	208,6	316,5	382,2	201,3	316,5

I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-3: Kontrolltier 1-3; d: Median jeweils Versuch- bzw. Kontrolltiere; Tg: Tag; a.i.: ante injectionem; p.i.: post injectionem

### Kortikosteroide in Kotproben

Bei allen drei Versuchstieren kam bei der ersten Messung post injectionem zu einem deutlichen Anstieg der Kortikosteroidkonzentration (Tabelle 9 und Abbildung 10). Bezogen auf den Median betrug die Differenz zu dem 6 Stunden a.i. gemessenen Wert 14,91 ng/g Kot. Danach sanken die Werte von I1 und I2 auf das Niveau vor der Applikation herab und veränderten sich kaum noch. Nur I3 wies am Tag 2 p.i. einen deutlich abgesetzten Hormonwert auf.

Auch bei den drei Kontrolltieren wurden sechs Stunden p.i. die höchsten Hormonspiegel gemessen, die Differenz des Medians betrug zur letzten Messung a.i. 19 ng/g Kot. An den darauffolgenden drei Tagen fielen die Werte auf das Niveau vor der Injektion herab. Im Gegensatz zu den Androgenkonzentrationen lagen die Kortikosteroidwerte im Serum beider Versuchsgruppen über den Werten im Kot.

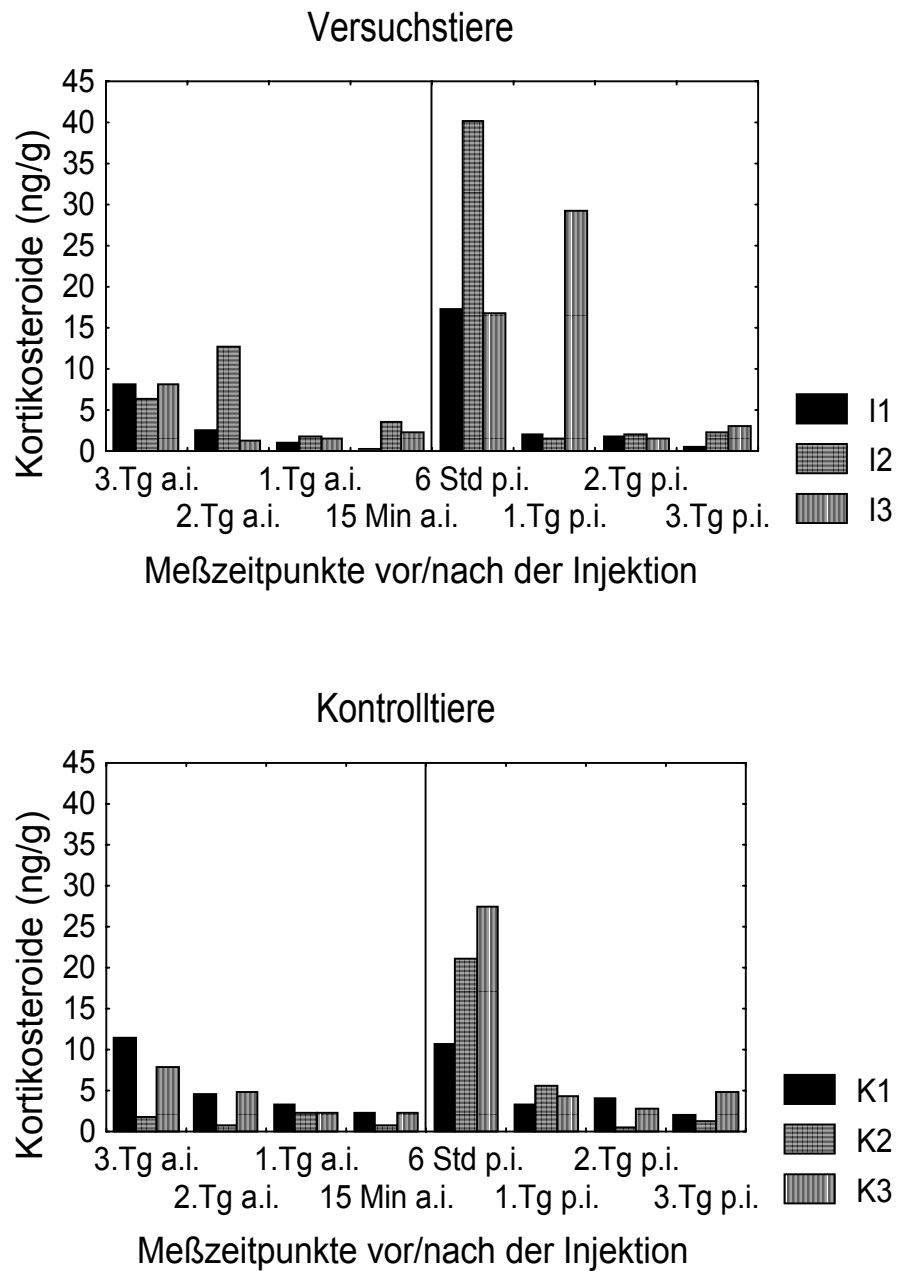


Abb. 10 Ausscheidungsprofil der Kortikosteroide im Kot vor und nach der ACTH-Applikation (Tg: Tag; Min: Minute; Std: Stunde; durchgezogene Linie: Injektionszeitpunkt; I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-K3: Kontrolltier 1-3)

Tab. 9 Kortikosteroidkonzentrationen im Kot der Versuchs- und Kontrolltiere

Tage	Kortikosteroide (ng/g Faeces)							
	I1	I2	I3	d I1-I3	K1	K2	K3	d K1-K3
3. Tg a.i.	8,03	6,34	8,25	8,03	11,34	1,69	7,9	7,9
2. Tg a.i.	2,65	12,61	1,26	2,65	4,65	0,65	4,86	4,65
1. Tg a.i.	0,95	1,89	1,48	1,48	3,41	2,2	2,3	2,3
15 Min a.i.	0,38	3,62	2,3	2,3	2,19	0,88	2,3	2,19
6 Std p.i.	17,21	40,06	16,69	17,21	10,66	21,18	27,33	21,18
1. Tg p.i.	2,0	1,65	29,2	2,0	3,21	5,54	4,35	4,35
2. Tg p.i.	1,83	2,16	1,54	1,83	4,15	0,5	2,84	2,84
3. Tg p.i.	0,56	2,3	3,14	2,3	1,93	1,25	4,84	1,93

I1-I3: Versuchstier 1-3; K1-3: Kontrolltier 1-3; d: Median jeweils Versuch- bzw. Kontrolltiere; Tg: Tag; a.i.: ante injectionem; p.i.: post injectionem

### 3.2.1.2 Erstellung des Hormonprofils mittels HPLC

#### Androgene

Abbildung 11 stellt die Hormonprofile der mit dem Testosteron-Test gemessenen HPLC-Fractionen dar. Die einzelnen Kurven repräsentieren die unterschiedlichen sozialen Konstellationen, in denen die Männchen beobachtet wurden. Allen Kurven gemeinsam ist ein relativ hohes Anfangsmaximum für die Fraktionen 3 bis 9, 16, 23 sowie in den Konstellationen Einzelhaltung, Paarsituation („Nicht-Östrus“), bei den Männchen Rodriguez und, schwächer ausgeprägt, Raffaello für die Fraktion 28. Die Ergebnisse der gemessenen relativen Testosteronaktivität sind in Tabelle 22 dargestellt. Mit dem in dieser Arbeit verwendeten System war eine Zuordnung von Steroidhormonen bzw. Metaboliten nicht zu allen Retentionszeiten möglich (siehe Tabelle 5). Zum Vergleich mit den im ELISA gemessenen Hormonprofilen stellt Abbildung 9 im Anhang A beispielhaft Chromatogramme von Steroidhormonen aus dem behandelten Probenmaterial dar.

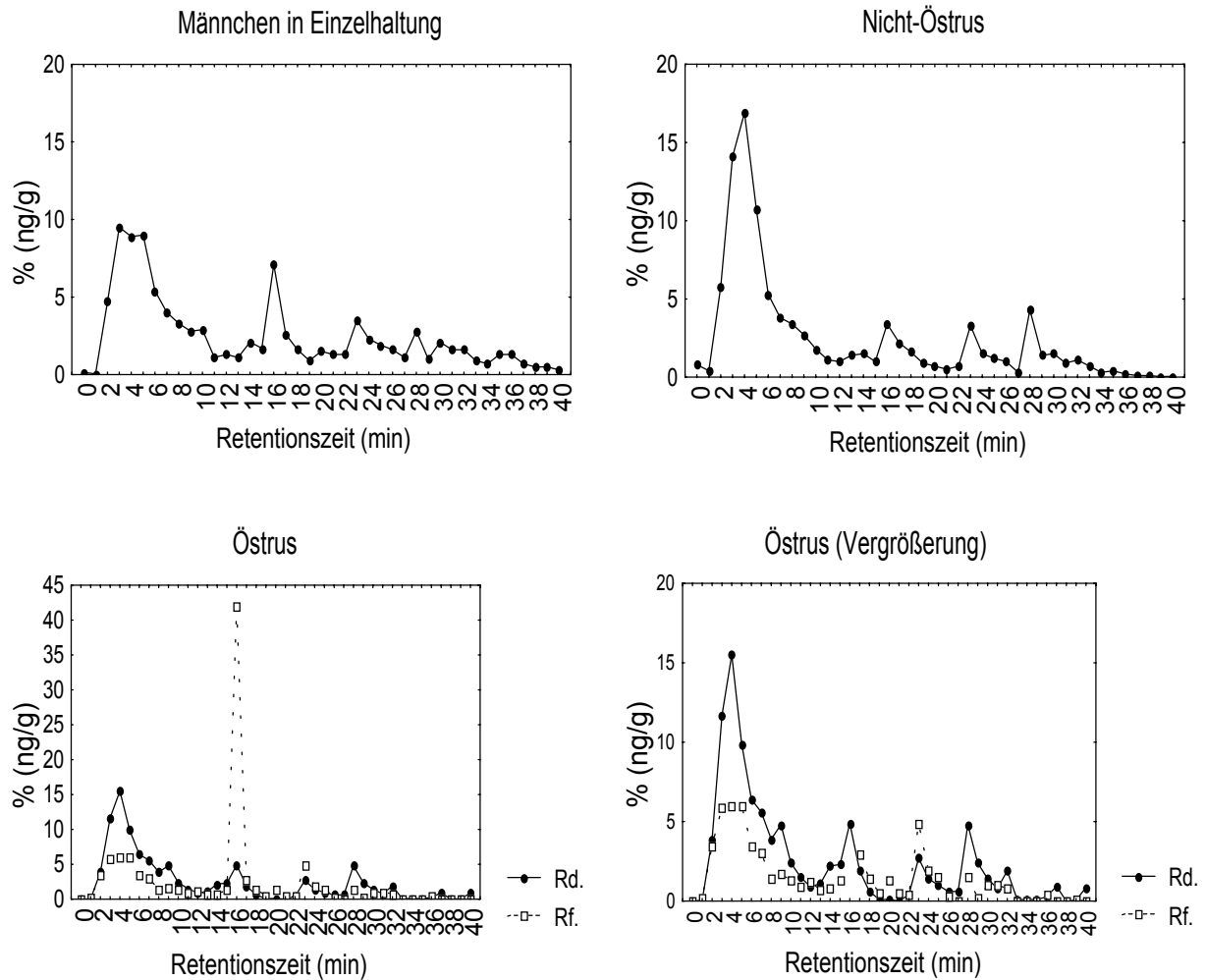


Abb. 11 Hormonprofile der im Testosteron-ELISA gemessenen HPLC-Fractionen

### Kortikosteroide

Die Hormonprofile der mit dem Kortisol-Test gemessenen HPLC-Fractionen sind in Abbildung 12 dargestellt. In allen Zeitabschnitten sowie 2 Tage post injectionem trat ein Maximum über der 5. Fraktion (Kortisol, Kortison) auf. In den Abschnitten „Nicht-Östrus“, „Östrus“, bei dem Männchen in Einzelhaltung und am Ende der Reproduktionssaison traten Maxima über den Fraktionen 3 und 4 (Östriol) auf. Im „Östrus“ bestanden bei Rodriguez außerdem Maxima über den Fraktionen 6 und 7, bei Raffaello über 8 (Kortikosteron) und 20 (Deoxykortikosteron). Die gemessene relative Kortisolaktivität ist in Tabelle 25 aufgeführt. In der Abbildung 10 des Anhang

A sind beispielhaft Chromatogramme von Steroidhormonen aus dem vorbehandelten Probenmaterial dargestellt.

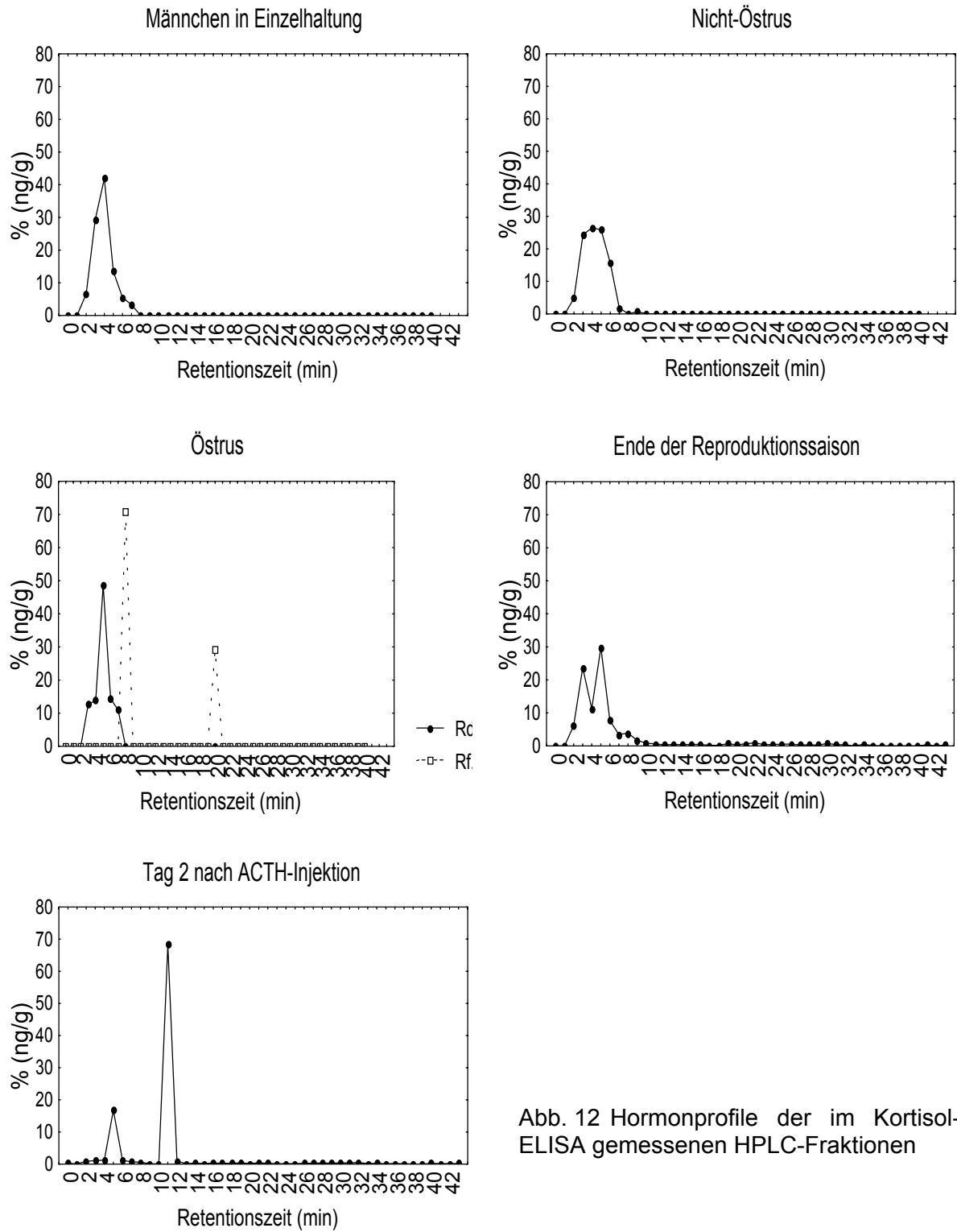


Abb. 12 Hormonprofile der im Kortisol-ELISA gemessenen HPLC-Fractionen

### 3.2.1.3 Veränderungen der Hormonkonzentrationen in Serum und Kot in Abhängigkeit vom Reproduktionszustand

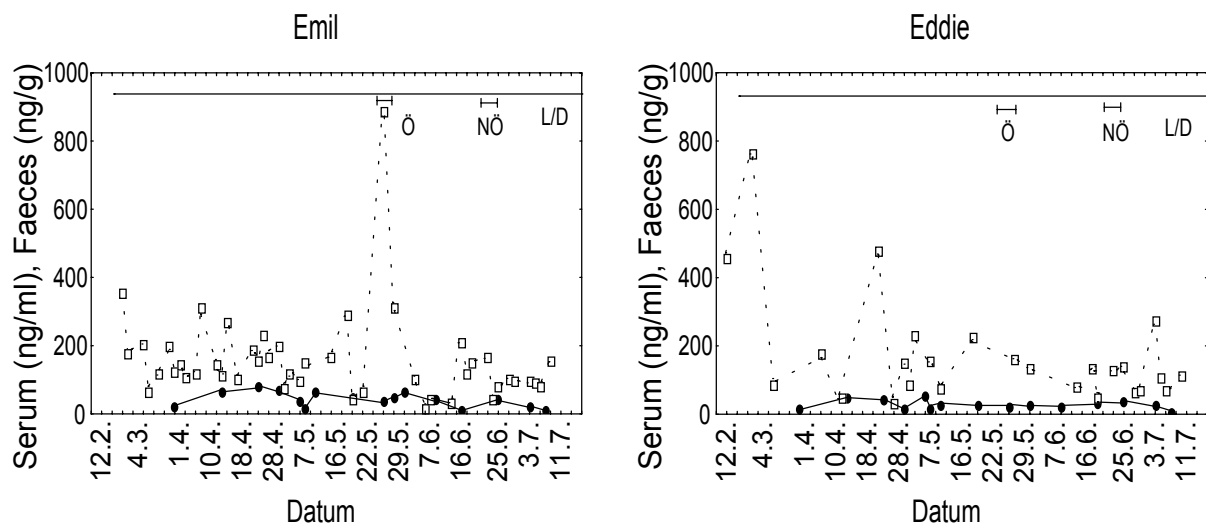
In die Untersuchung gingen die gemessenen Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen in Serum und Kot für die jeweiligen drei Tage der beiden Beobachtungsabschnitte „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ ein (zur Definition der Beobachtungsabschnitte siehe 4.1.3). Jedes der Beobachtungstiere wurde während der Reproduktionssaison jeweils einmal drei Tage während des Nicht-Östrus und Östrus eines Weibchens beobachtet. Im Abschnitt „Nicht-Östrus“ wurden die Blutproben wegen der zunächst vermuteten Belastung der Tiere erst am 4. Tag genommen. Die in den Tabellen und Abbildungen präsentierten Daten beziehen sich somit auf diese beiden Zeiträume. Zur besseren Darstellung werden im folgenden, getrennt nach Zielanalyten, die Werte für beide Medien direkt miteinander in Beziehung gesetzt und gemeinsam beschrieben. Die Abbildungen 13 bis 16 stellen die Veränderungen der Hormonwerte in Gruppe 6 über eine Reproduktionssaison dar.

#### Androgene

Über alle drei Männchen gesehen lag der Gesamtmedian der Serum-Androgenkonzentration für den Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ bei  $37,37 \pm 16,9$  ng/ml und im Abschnitt „Östrus“ bei  $38,86 \pm 25,5$  ng/ml. In den Faeces lag er im Abschnitt „Nicht-Östrus“ bei  $81,44 \pm 54,6$  ng/g und im Abschnitt „Östrus“ bei  $119,89 \pm 395,25$  ng/g. Damit lagen die Werte im Serum in beiden Abschnitten über dem Gesamtmittelwert von  $36,8 \pm 7,56$  ng/ml Serum der einzelnen Werte während der Paarungssaison. In den Faeces lagen sie in den Abschnitten „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ jeweils unter dem Gesamtmittelwert von  $144,3 \pm 40$  ng/g Kot.

Im Serum konnte nur bei Ego während des weiblichen Östrus ein Anstieg der Testosteronkonzentration gemessen werden (Tabelle 10). Er wies zudem während des weiblichen Nicht-Östrus den niedrigsten Androgenwert in beiden Medien auf. Bei Emil war die Differenz zwischen den Hormonwerten beider Zeitabschnitte im Kot am größten. Die Serumwerte von Emil und Eddie lagen dagegen im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ sogar unter den Konzentrationen des Abschnitts

„Nicht-Östrus“. Umgekehrt wurden im Kot während des weiblichen Östrus bei allen drei Männchen höhere Androgenmengen als während des weiblichen Nicht-Östrus nachgewiesen. Auch waren diese Werte, mit Ausnahme von Ego am dritten Östrustag des Weibchens, insgesamt höher als im Serum. Während der Unterschied dieser Werte zwischen Serum und Kot in beiden Beobachtungsabschnitten bei Ego relativ gering war, war er bei den beiden anderen Männchen jeweils sehr hoch. Eine eindeutige Beziehung zwischen den Werten im Serum und im Kot ließ sich für die Androgene nicht herstellen. Auch geben die einzelnen Werte im Kot für die jeweiligen Tage eines Beobachtungsabschnitts keine klare Auskunft über den Zusammenhang zwischen der Androgenkonzentration und jeweils einem der beiden Beobachtungsabschnitte. Die Daten schwankten während des weiblichen Nicht-Östrus bzw. Östrus über die drei Männchen gesehen sehr stark. Schließlich konnte auch für die gesamte Reproduktionssaison kein eindeutiger Zusammenhang zwischen den Konzentrationsverläufen in beiden Probenmedien gefunden werden (Abbildung 13 und Abbildung 14). Bei den meisten Meßzeitpunkten lagen die Hormonwerte im Kot über den Konzentrationen im Serum. Die schwach ausgeprägten Maximalwerte im Serum spiegelten sich aber bei keinem der Männchen in Form entsprechend zeitlich verzögerter Maxima in den Faeces wider. Geringe Hormonschwankungen im Serum standen somit hohen Hormonschwankungen im Kot gegenüber. Die ausgeprägten Konzentrationsspitzen im Kot schienen unabhängig von denen im Serum zu bestehen.





Tab. 10 Gemessene Androgenkonzentrationen in Serum und Kot während des weiblichen Nicht-Östrus und Östrus in Gruppe 6

Tage	Emil		Eddie		Ego	
	Serum	Kot	Serum	Kot	Serum	Kot
Nicht-Östrus						
Tag 1						
Tag 2		164,36		128,38		36,89
Tag 3		45,12				81,44
Tag 4	41,75		37,37		10,55	
<i>Median</i>	-	104,74	-	-	-	59,17
Östrus						
Tag 1						
Tag 2	38,86	886,07	21,37		71,66	80,94
Tag 3				158,83		60,58
<i>Median</i>	-	-	-	-	-	70,76

Serum: ng/ml; Kot: ng/g

### Kortikosteroide

Über alle drei Männchen gesehen lagen die Gesamtmediane im Serum mit  $288,4 \pm 132,9$  ng/ml im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ und  $264,9 \pm 48,9$  ng/ml im Abschnitt „Östrus“ über dem aus allen Einzelmessungen während der Paarungssaison errechneten Gesamtmittelwert von  $261,2 \pm 51,4$  ng/ml Serum. In den Faeces lag der Gesamtmedian im Abschnitt „Nicht-Östrus“ mit  $11,8 \pm 4,5$  ng/g und im Abschnitt „Östrus“ mit  $21,7 \pm 57,0$  ng/g jeweils unter dem Gesamtmittelwert von  $95,3 \pm 67,5$  ng/g Kot.

Die Serumwerte für Kortisol lagen während der beiden Beobachtungsabschnitte zwischen 187 und 511 ng pro ml und damit über den im Kot gemessenen Kortikosteroidwerten (Tabelle 11). Die Kortikosteroidspiegel im Kot lagen im Schnitt unter den entsprechenden Androgenkonzentrationen. Im Serum konnte nur bei Emil zum Zeitpunkt des weiblichen Östrus ein Anstieg der Kortisolkonzentration nachgewiesen werden. Die Differenz betrug jedoch nur 2,61 ng/ml. Ego wies außerhalb des weiblichen Östrus einen auffallend hohen Kortisolwert im Serum auf (bei gleichzeitig niedrigstem Testosteronwert im Serum). Die Hormonwerte im Kot lagen bei Emil und Eddie im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ über den Mengen im

Abschnitt „Nicht-Östrus“, bei Ego kam es zu einer Abnahme. Es konnte auch diesmal keine eindeutige Beziehung zwischen den einzelnen Werten und Tagen eines jeden Beobachtungsabschnittes hergestellt werden. Über die gesamte Beobachtungsperiode von Mitte Februar bis Mitte Juli wichen die Kurvenverläufe sowohl zwischen allen Männchen als auch zwischen beiden Medien deutlich voneinander ab (Abbildung 15 und 16). Die Serumwerte lagen die meiste Zeit über (Emil und Ego) oder innerhalb (Eddie) der Konzentrationen im Kot. Die Maximalwerte im Serum führten nicht zu entsprechenden Hormonanstiegen im Kot. Es konnte keine klare Beziehung zwischen den Kortisolkonzentrationen in Serum und Kot hergestellt werden.

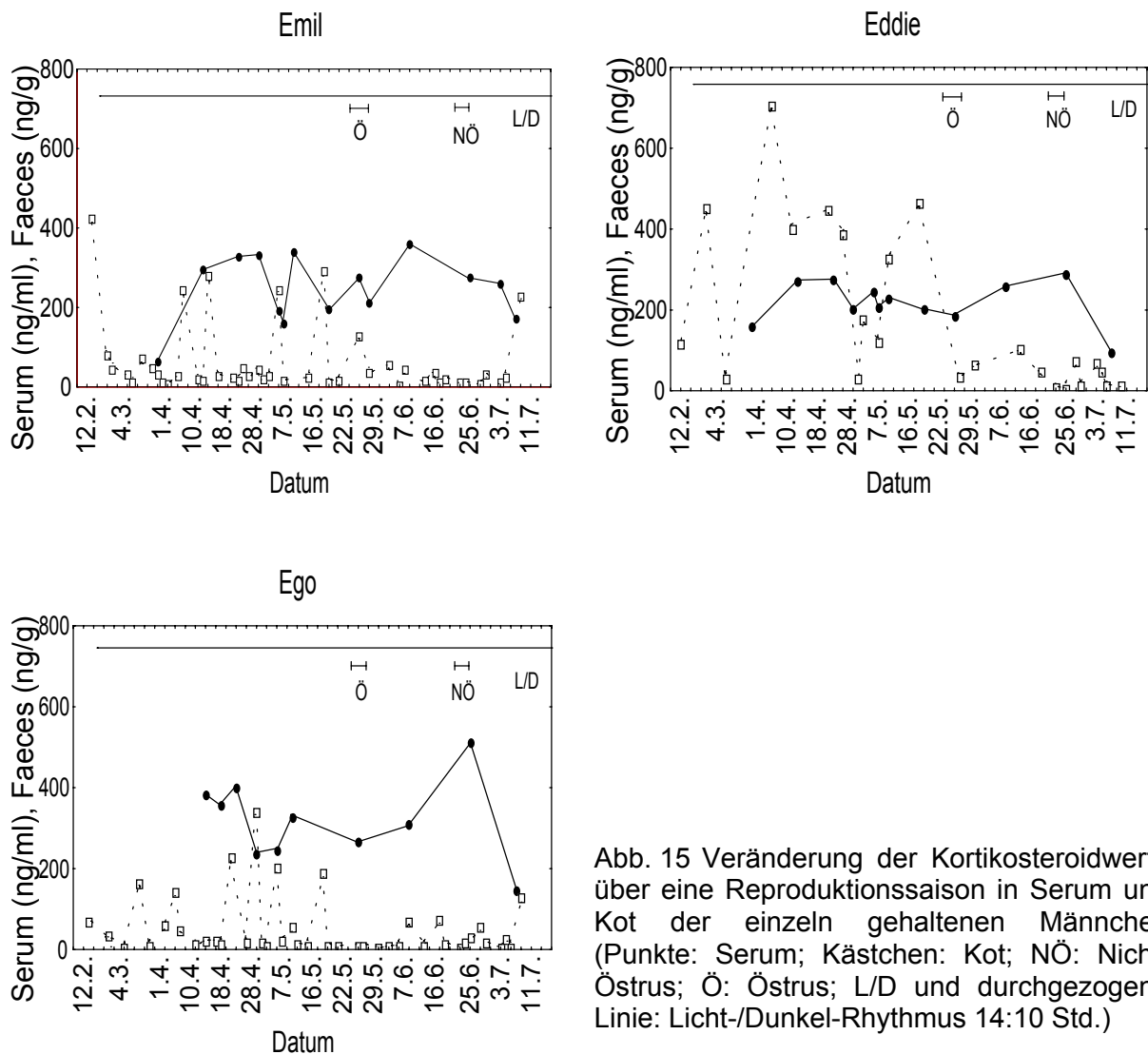


Abb. 15 Veränderung der Kortikosteroidwerte über eine Reproduktionssaison in Serum und Kot der einzeln gehaltenen Männchen (Punkte: Serum; Kästchen: Kot; NÖ: Nicht-Östrus; Ö: Östrus; L/D und durchgezogene Linie: Licht-/Dunkel-Rhythmus 14:10 Std.)

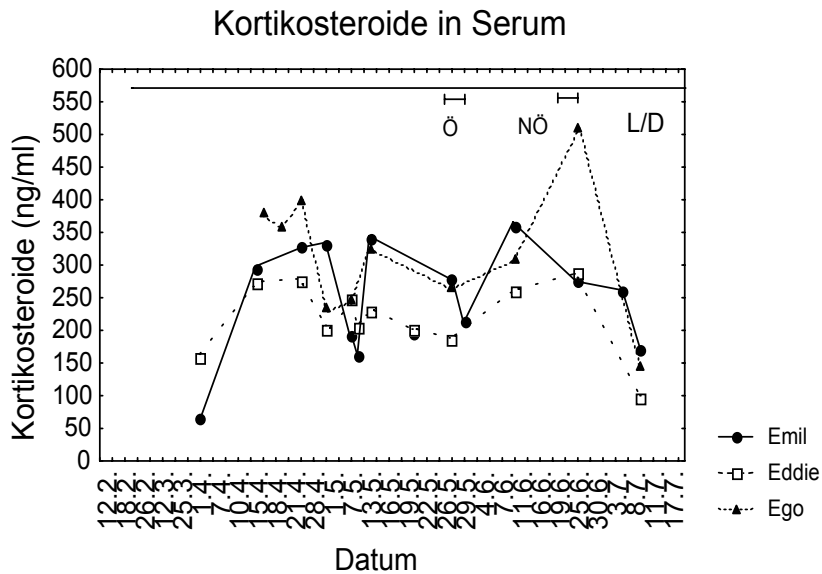


Abb. 16 Verlaufskurven für Kortikosteroide im Serum der drei einzeln gehaltenen Männchen während einer Reproduktionssaison

Tab. 11 Gemessene Kortikosteroidkonzentrationen in Serum und Kot während des weiblichen Nicht-Östrus und Östrus in Gruppe 6

Tage	Emil		Eddie		Ego	
	Serum	Kot	Serum	Kot	Serum	Kot
Nicht-Östrus						
Tag 1						
Tag 2		11,81		7,82		5,09
Tag 3		13,01				16,55
Tag 4	274,64		288,36		511,36	
<i>Median</i>	-	12,41	-	-	-	10,82
Östrus						
Tag 1						
Tag 2	277,25	129,33	187,14		264,94	9,25
Tag 3				33,13		10,18
<i>Median</i>	-	-	-	-	-	9,72

Serum: ng/ml; Kot: ng/g

### 3.2.2 Veränderungen der Hormonkonzentration im Kot über eine Reproduktionssaison bei Männchen in sozialen Konstellationen

#### 3.2.2.1 Androgene

Abbildung 17 stellt die Veränderungen der Androgenkonzentrationen im Verlauf der Reproduktionssaison vom 12.02. bis 17.07.1997 dar. Wie bei den einzeln gehaltenen Männchen wichen die Kurvenverläufe der Männchen verschiedener Gruppen deutlich voneinander ab. Zwischen den Männchen einer Gruppe gab es jedoch zum Teil Übereinstimmungen. Die Androgenwerte von Joe und Gelo (Gruppe 1) sanken nach einem anfänglichen Anstieg (rund 311 bzw. 147 ng/g Kot) relativ zeitgleich bis auf rund 100 ng/g Kot, stiegen bei Joe wieder bis auf 157 ng/g Kot an, und fielen anschließend bei beiden Tieren auf einen Tiefstwert von rund 56 ng (Joe) bzw. 28 ng (Gelo) pro g Kot ab. Zwischen dem 02. und 19.04. (letzte Messung Gelo) lagen die Hormonwerte bei 128 ng (Joe) bzw. 123 ng (Gelo) pro g Kot. Bei Joe stieg die Hormonkonzentration nach den drei ersten Östrustagen von Eva (18. – 20.04.97) bis auf 237 ng wieder an. Einzige Ausnahme bildete ein Maximum von 449 ng bei Joe, der zeitlich zwischen den beiden Beobachtungsabschnitten lag. Ihm folgte keine entsprechende Konzentrationserhöhung bei Gelo.

Die Verlaufskurven der Androgenwerte von Rodriguez und Raffaello (Gruppe 2) bewegten sich zwischen 64 und 771 ng/g Kot und zeichneten sich durch eine hohe Anzahl von Maximalwerten aus, wobei diejenigen von Raffaello die von Rodriguez meist an Höhe übertrafen. Beide Männchen hatten Mitte Februar niedrige Ausgangswerte (rund 68 ng). Danach folgte der Anstieg der Androgenkonzentration von Rodriguez meist dem von Raffaello in einem Abstand von etwa ein bis vier Tagen. Nur bei Raffaello traten zwei prominente Maxima von rund 589 ng bzw. 771 ng/g Kot auf. Am Ende der Reproduktionssaison lagen die beiden Verlaufskurven bei 164 ng bzw. 432 ng/g Kot und somit über den Ausgangswerten.

Die Androgenverlaufskurven von Rhodos und R4 lagen zwischen ca. 31 ng und 804 ng/g Kot. Die Ausgangs- und Endwerte betragen bei Rhodos 79 bzw. 122 ng und bei R4 36 ng bzw. 175 ng. Bei beiden Männchen wurde während des ersten

Beobachtungsabschnitts („Nicht-Östrus“) ein deutlicher Hormonanstieg gemessen, der bei Rhodos über dem von R4 lag. Während des weiblichen Östrus wurde auch bei R4 ein Maximum gemessen; bei Rhodos folgte erst eine Woche später ein entsprechender Hormonanstieg. Nach dem 28. April schwankten die Hormonwerte beider Männchen im Durchschnitt zwischen 100 bis 300 ng/g Kot, wobei die Werte von Rhodos diejenigen von R4 meist übertrafen. Die dabei auftretenden kleineren Maximalwerten bei Rhodos waren meist von einer entsprechenden Konzentrationserhöhung bei R4 begleitet.

Bei Don und Daniel (Gruppe 4) wurden zu Beginn der Hormonbestimmung Androgenwerte von rund 176 bzw. 105 ng, und am Ende von etwa 133 bzw. 137 ng/g Kot gemessen. Während des weiblichen Nicht-Östrus wies die Verlaufskurve von Don einen ausgeprägten Hormonanstieg von rund 875 ng auf, während bei Daniel ein schwächer ausgeprägter Anstieg bis auf etwa 195 ng/g Kot gemessen wurde. Darüber hinaus glichen sich beide Kurven in ihrer Verlaufsform, d.h. die Differenz zwischen den Mittelwerten betrug nur 28,62 ng/g Kot. Die Maximalwerte der beiden Männchen traten entweder zeitgleich oder kurz nacheinander auf.

Bei Kali und Ralf (Gruppe 5) wurden Ausgangswerte von rund 73 bzw. 59 ng und am Ende der Hormonbestimmung rund 71 bzw. 120 ng/g Kot gemessen. Ralf hatte vor den drei Beobachtungstagen einen ausgeprägten Hormonanstieg von etwa 628 ng/g Kot. Auch folgte den Maximalwerten bei Ralf meist ein entsprechender Hormonanstieg bei Kali, der jedoch nur geringere Werte erreichte.

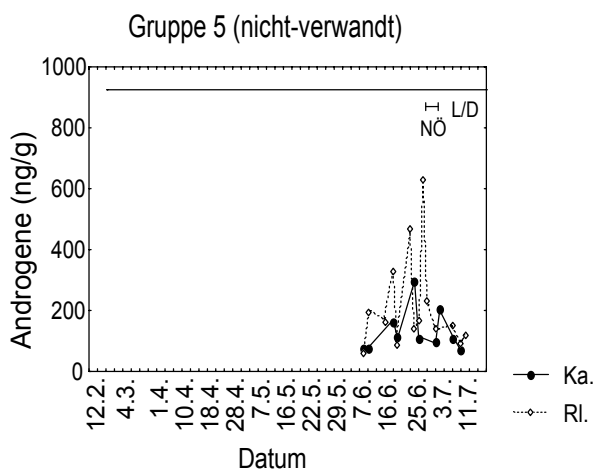
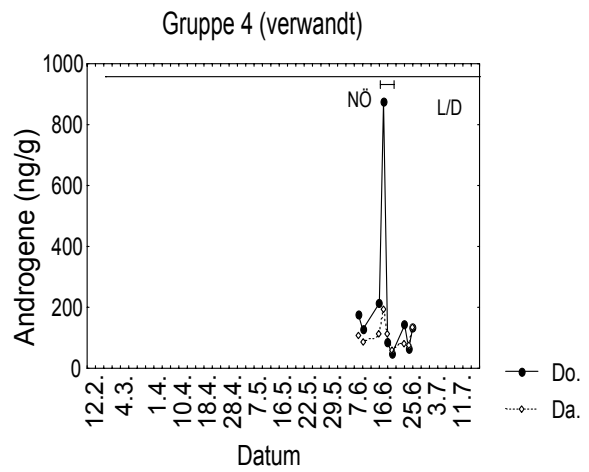
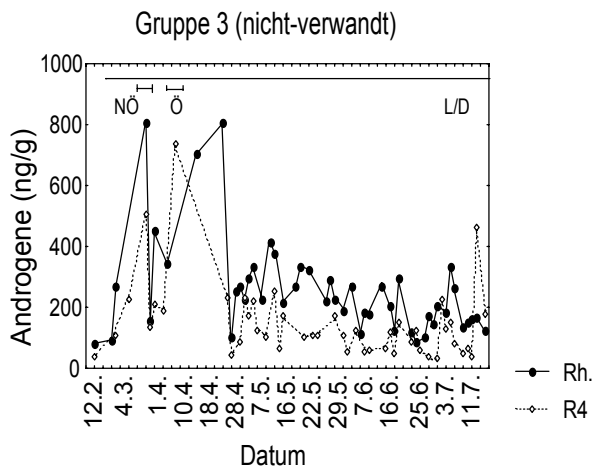
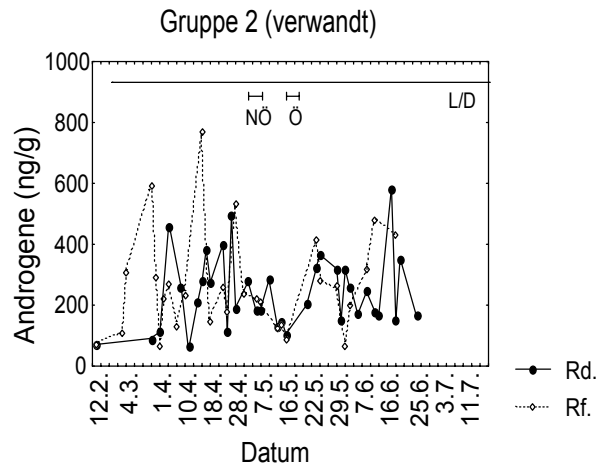
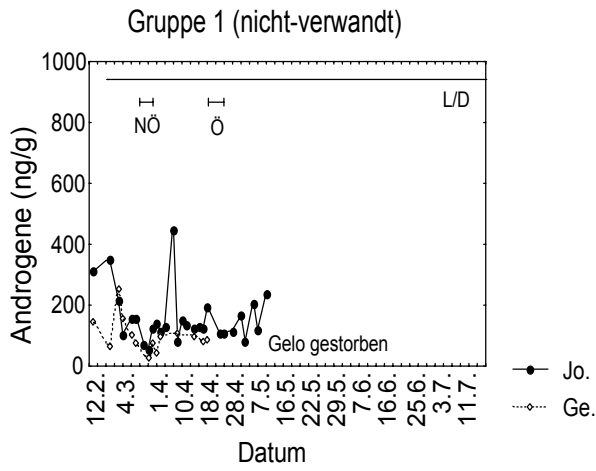


Abb. 17 Androgenkonzentrationen in den Gruppen 1 bis 5 während einer Reproduktionsaison (NÖ: Nicht-Östrus; Ö: Östrus; L/D und durchgezogene Linie: Licht-Dunkel-Rhythmus 14:10 Std.)

### 3.2.2.2 Kortikosteroide

Insgesamt wies die Verlaufskurve der Kortikosteroide jedes einzelnen Männchens eine ausgeprägte zeitliche Parallelität zu derjenigen der Androgene auf.

Die Kortikosteroidkonzentrationen der Männchen in Gruppe 1 schwankten zwischen rund 3 ng und 125 ng pro g Kot (Abbildung 18). Bei Gelo wurde zu Beginn ein sehr viel höhere Kortikosteroidwert (rund 147 ng) gemessen, während der Wert von Joe bei 10,8 ng lag. Bis zum 08.04.97 verliefen beide Kurven mehr oder weniger parallel, dann zeigte die Kortikosteroidkurve von Joe zwei ausgeprägte Maxima, während bei Gelo ab diesem Zeitpunkt nur noch Hormonwerte von unter 50 ng/g Kot gemessen wurden.

In Gruppe 2 lagen die Ausgangswerte bei rund 63 ng und 57 ng/g Kot, während zum Schluß rund 21 ng bzw. 181 ng/g Kot gemessen wurden. Bis zum 26.05.97 konnte keine Übereinstimmung der beiden Verlaufskurven festgestellt werden. Nach den drei Beobachtungstagen während des weiblichen Östrus folgte dem Konzentrationsanstieg bei Rodriguez aber ebenfalls ein, zum Teil höherer, Kortikosteroidanstieg bei Raffaello. Im weiblichen Nicht-Östrus wurde nur bei Rodriguez ein deutlicher Anstieg der Kortikosteroidkonzentration gemessen.

Bei Rhodos und R4 wurden Anfangs- und Endkonzentrationen von rund 32 und 10 ng bzw. 19 und 22 ng/g Kot. Rhodos wies in seiner Verlaufskurve häufiger und ausgeprägtere Kortikosteroidanstiege als R4 auf. Das prominenteste Maximum trat bei R4 zum Zeitpunkt des Abschnitts „Östrus“ auf (850,62 ng/g Kot), während ein entsprechender Anstieg bei Rhodos erst nach den drei Beobachtungstagen gemessen wurde. Die Verlaufskurven beider Männchen stimmten nur teilweise überein. Je länger der weibliche Östrus zurück lag, desto geringer wurden bei beiden Männchen die Konzentrationen. Dabei konnten bei Rhodos Maxima zwischen 209 und 632 ng gemessen werden. Über den gesamten Meßzeitraum hinweg schwankten die Werte zwischen 3 ng und 851 ng pro g Kot.

Bei Don (Gruppe 4) war die Kortikosteroidkonzentration während des weiblichen Nicht-Östrus am höchsten. Insgesamt bewegten sich die Werte der beiden Männchen zwischen rund 1,8 und 352 ng/g Kot. Die Differenz zwischen beiden Mittelwerten betrug nur 5,56 ng/g Kot. Damit verliefen die Kurven fast parallel zueinander.

Bei Kali und Ralf (Gruppe 5) begannen die Verlaufskurven mit niedrigen Konzentrationen (rund 30 bzw. 14 ng/g Kot), stiegen danach leicht an und mündeten bei Ralf noch vor dem Nicht-Östrus der Weibchen in ein Maximum von rund 474 ng. Bei ihm wurde anschließend ein zweites Maximum von rund 233 ng/g Kot gemessen. Die Werte von Kali überstiegen 80 ng nicht und wiesen Maxima auf, die zeitlich jedoch kurz vor denen von Ralf lagen. Zum Abschluß wurden bei Kali Werte von 77,2 ng und bei Ralf von 96,7 ng/g Kot gemessen.

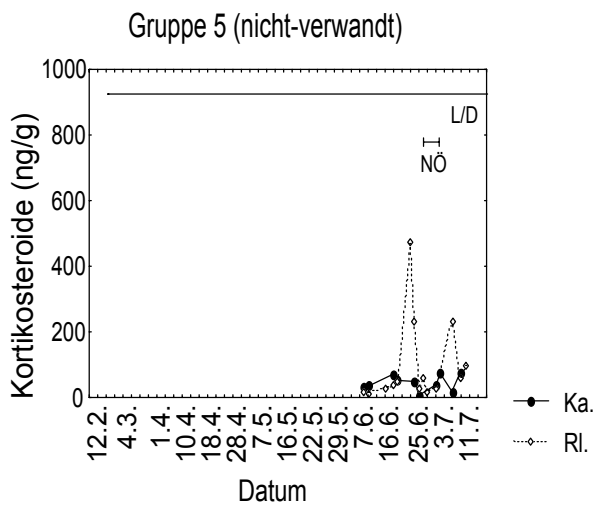
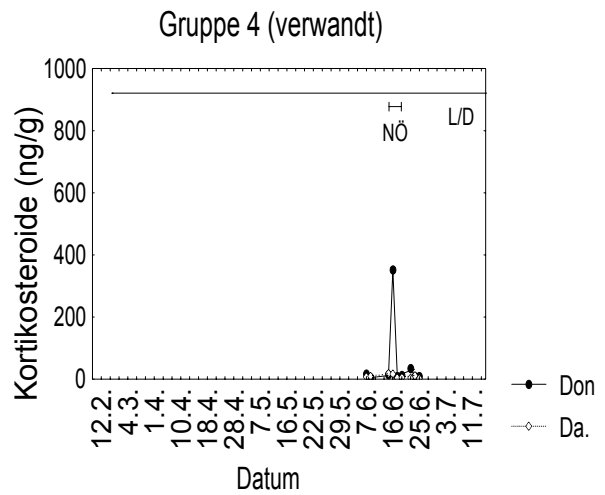
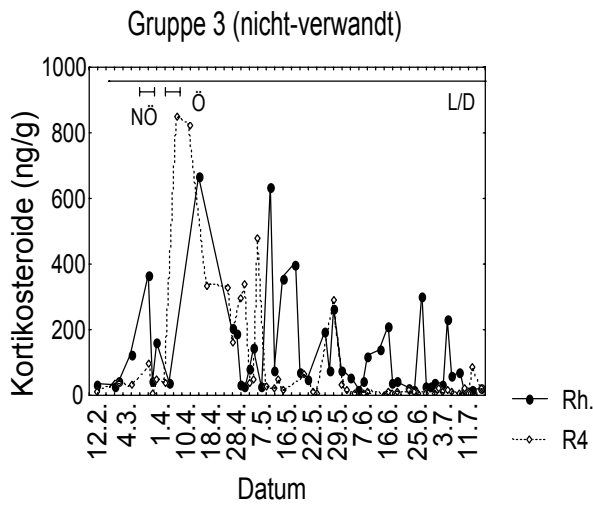
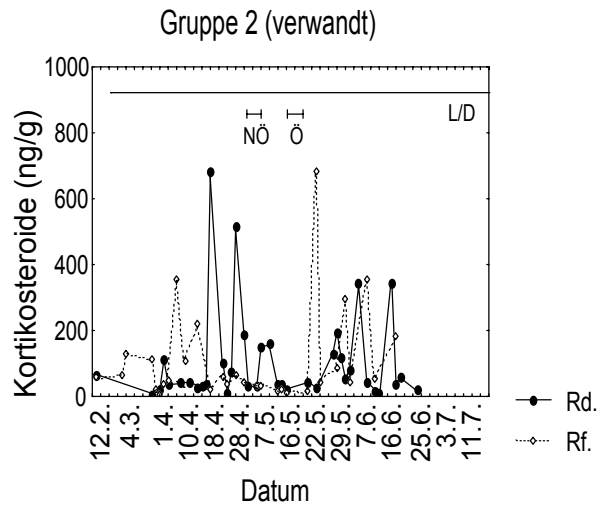
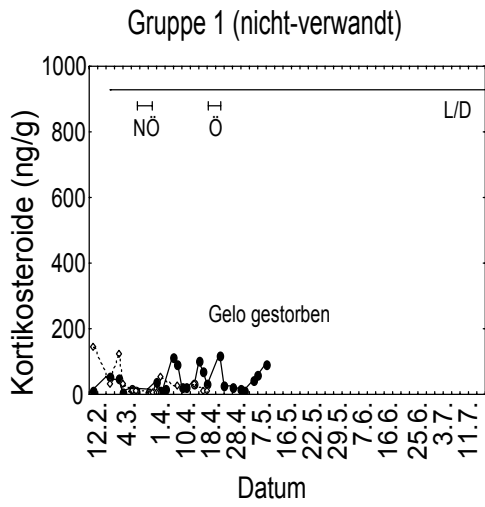


Abb. 18 Kortikosteroidkonzentrationen in den Gruppen 1 bis 5 während einer Reproduktionsaison (NÖ: Nicht-Östrus; Ö: Östrus; L/D und durchgezogene Linie: Licht-Dunkel-Rhythmus 14:10 Std.)

### 3.2.3 Veränderungen der Hormonkonzentration im Kot im weiblichen Nicht-Östrus und Östrus

#### 3.2.3.1 Männchen-Dyaden ohne Weibchen

##### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 1

Die Androgenkonzentrationen von Joe und Gelo lagen während des weiblichen Nicht-Östrus im Bereich von 28 bis 123 ng pro g Kot (Tabelle 12). Bei beiden Tieren schwankten die Werte innerhalb der drei Tage mit den niedrigsten Konzentrationen am zweiten Tag.

Die Kortikosteroidwerte lagen jeweils deutlich unter den Androgenspiegeln und waren im Nicht-Östrus eines Weibchens bei beiden Tieren etwa gleich hoch. Joe wies jedoch diesmal am dritten Tag den niedrigsten Wert auf. Somit unterschied sich die Beziehung zwischen gemessenen Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen bei Joe und Gelo.

Tab. 12 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Nicht-Östrus in Gruppe 1

Abschnitt	Joe		Gelo	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1	72,4			
Tag 2	56,2	6,4	28,1	2,7
Tag 3	123,7	3,9	75,5	7,8
<i>Median</i>	72,4	5,15	51,8	5,25

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

##### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 2

In Gruppe 2 wies Raffaello während des Nicht-Östrus eines Weibchens höhere Androgenkonzentrationen als sein Bruder Rodriguez auf (Tabelle 13). Die Differenz des Medians betrug 33,45 ng/g Kot. Während der Hormonwert bei Rodriguez vom zweiten zum dritten Tag hin anstieg, kam es bei Raffaello zu einem Absinken des Wertes.

Die Kortikosteroidwerte lagen bei beiden Männchen unter den Androgenwerten und waren bei Raffaello niedriger als bei Rodriguez. Bei beiden Tieren kam es am dritten

Tag des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ zu einem Anstieg der Kortikosteroidkonzentration, der bei Rodriguez sehr ausgeprägt war.

Insgesamt gesehen wurden bei dieser Gruppe deutlich höhere Hormonkonzentrationen gemessen als bei Gruppe 1.

Tab. 13 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Nicht-Östrus in Gruppe 2

Abschnitt	Rodriguez		Raffaello	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1				
Tag 2	180,7	31,9	219,2	30,8
Tag 3	181,2	149,8	209,6	33,5
<i>Median</i>	<i>180,95</i>	<i>90,85</i>	<i>214,4</i>	<i>32,15</i>

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 3

Auffällig sind bei beiden Männchen die hohen Androgenkonzentrationen am zweiten Tag des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ (Tabelle 14). Danach fallen die Hormonkonzentrationen auf Werte ab, die auch bei den anderen Gruppen gemessen wurden. Die Spiegel lagen bei Rhodos über den Konzentrationen von R4.

Letzteres galt auch für die Kortikosteroide, jedoch war die Differenz des Median zwischen den beiden Männchen größer (153 ng Kortikosteroide zu 161,4 ng Androgene pro g Kot). Auch für die Kortikosteroide wurden am Tag 2 des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ höhere Mengen gemessen als am dritten Tag.

Die Korrelation zwischen den Androgenen und den Kortikosteroiden war somit für die Tiere gleich.

Tab. 14 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Nicht-Östrus in Gruppe 3

Abschnitt	Rhodos		R4	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1				
Tag 2	804,1	366,5	505,4	98,8
Tag 3	156,2	41,4	132,1	3,2
<i>Median</i>	<i>480,2</i>	<i>204,0</i>	<i>318,8</i>	<i>51,0</i>

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

#### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 4

Am Tag 2 des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ wurde auch bei Don ein sehr hoher Androgenwert im Kot gemessen (Tabelle 15). Entsprechend lag bei ihm der Median der Androgenspiegel mit einer Differenz von 101,8 ng/g Kot über demjenigen von Daniel. Bei beiden Männchen kam es zunächst zu einem Anstieg der Hormonwerte, jedoch am dritten Tag zu einer Abnahme, bei Don unter den Wert des ersten Tages.

Die Kortikosteroidkonzentrationen wichen zwischen den zwei Tieren deutlich voneinander ab. Bei Don wurde im Vergleich zu den beiden anderen Tagen am zweiten Tag eine sehr hohe Hormonkonzentration gemessen. Bei Daniel war der Hormonwert am ersten Tag am höchsten und sank danach bis zum dritten Tag.

Die Beziehung zwischen gemessenen Androgen- und Kortikosteroidwerten war somit für beide Männchen unterschiedlich.

Tab. 15 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Nicht-Östrus in Gruppe 4

Abschnitt	Don		Daniel	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1	215,9	15,2	111,0	17,6
Tag 2	874,6	352,3	194,6	16,9
Tag 3	84,5	8,7	114,1	3,6
<i>Median</i>	<i>215,9</i>	<i>15,2</i>	<i>114,1</i>	<i>16,9</i>

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 5

Bei Ralf wurde am Tag 1 des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ eine hohe Androgenkonzentration gemessen, die am dritten Tag abfiel, jedoch noch über dem Meßwert von Kali für diesen Tag lag (Tabelle 16). Insgesamt wies Ralf damit eine höhere Androgenkonzentration als Kali auf.

Der Kortikosteroidwert stieg bei Ralf zwischen dem ersten und dritten Tag an. Dennoch blieb die Konzentration unter dem bei Kali an diesem Tag gemessenen Wert.

Bei diesen Männchen bestand somit ebenfalls eine voneinander abweichende Beziehung zwischen gefundenen Androgen- und Kortikosteroidwerten.

Tab. 16 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Nicht-Östrus in Gruppe 5

Abschnitt	Kali		Ralf	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1			229,3	15,8
Tag 2				
Tag 3	95,7	36,0	141,1	29,5
<i>Median</i>	-	-	185,2	22,7

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

### 3.2.3.2 Männchen-Dyaden mit Weibchen

#### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 1

Bei Joe und Gelo kam es im weiblichen Östrus in beiden Hormongruppen zu einem Anstieg der Konzentrationen (Tabelle 17). Joe wies dabei sowohl für die Androgene als auch für die Kortikosteroide einen höheren Spiegel als Gelo auf. Die Differenz der Androgen- und Kortikosteroidspiegel zwischen den Abschnitten „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ war bei Joe ausgeprägter als bei Gelo (Androgene: Joe 119,6 ng, Gelo 36,1 ng/g; Kortikosteroide: Joe 25,32 ng, Gelo 5,85 ng/g Kot).

Tab. 17 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Östrus in Gruppe 1

Abschnitt	Joe		Gelo	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1	192,0	30,5	87,9	11,1
Tag 2				
Tag 3				
<i>Median</i>	-	-	-	-

Androgenkonzentration jeweils ng/g Kot

### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 2

Während des Östrus eines Weibchens wurde bei Rodriguez eine höhere Androgen- und Kortikosteroidkonzentration gemessen als bei seinem Bruder Raffaelo (Tabelle 18). Die Differenz der Konzentration beider Hormone zwischen den Brüdern lag für die Androgene bei 14,07 ng und für die Kortikosteroide bei 13,48 ng/g Kot.

Im Vergleich zum Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ kam es im Abschnitt „Östrus“ bei Rodriguez und Raffaelo zu einem Absinken der Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen. Dieser Unterschied betrug bei Rodriguez für die Androgene 78,69 ng und für die Kortikosteroide 66,86 ng/g Kot, während er bei Raffaelo für die Androgene 126,21 ng und für die Kortikosteroide 21,64 ng/g Kot ausmachte.

Tab. 18 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Östrus in Gruppe 2

Abschnitt	Rodriguez		Raffaelo	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1	102,3	24,0	88,2	10,5
Tag 2				
Tag 3				
<i>Median</i>	-	-	-	-

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

### Androgene und Kortikosteroide in Gruppe 3

Während des Östrus eines Weibchens wurde bei R4 ein deutlich höherer Androgen- bzw. Kortikosteroidwert als bei Rhodos gemessen (Tabelle 19). Die Differenz zwischen beiden Männchen betrug 396,9 ng für die Androgene bzw. 811,9 ng/g Kot

für die Kortikosteroide. Im Vergleich zum errechneten Medianwert der im weiblichen Nicht-Östrus gemessenen Konzentrationen lag der Androgenwert bei Rhodos um 138,1 ng niedriger und bei R4 um 420,1 ng/g Kot höher. Der Kortikosteroidspiegel lag bei Rhodos im Östrus eines Weibchens um 165,3 ng unterhalb und bei R4 um 799,6 ng/g Kot über dem im weiblichen Nicht-Östrus errechneten Medianwert der gemessenen Konzentrationen.

Tab. 19 Gemessene Androgen- und Kortikosteroidkonzentrationen im Kot während des weiblichen Östrus in Gruppe 3

Abschnitt	Rhodos		R4	
	Androgene	Kortikosteroide	Androgene	Kortikosteroide
Tag 1	342,1	38,7		
Tag 2				
Tag 3			738,9	850,6
<i>Median</i>	-	-	-	-

Hormonkonzentration jeweils ng/g Kot

### 3.2.4 Ergebnisse der Test-Validierung

#### Testosteron

Der Testosteron-Test wurde für den Bereich von 1 bis 250 ng/g Kot bzw. ng/ml Serum validiert.

#### 1) Untersuchung auf Richtigkeit (*accuracy*)

Die Wiederfindungsrate für Androgene im Kot lag bei rund 91 bzw. 102%. Die Wiederfindungsrate im Serum betrug rund 92% (Tabelle 20).

Tab. 20 Wiederfindungsraten für Androgene

Medium	Wiederfindungsrate (%)
Faeces	91,07 ± 5,44
	102,28 ± 1,7
Serum	91,55 ± 3,52

#### 2) Untersuchung auf Reproduzierbarkeit (*precision*) und Parallelität (*parallelism*)

Die Extraktionsrate der Androgene betrug im Kot 91,3% und im Serum 92,8%. Die Ergebnisse der Inter- und Intra-Test-Varianz für die Test-Validierung der Kot- und Blutproben sind in Tabelle 21 dargestellt.

Tab. 21 Inter- und Intra-Test-Variationskoeffizient (CV) für Androgene

	Inter-Test-Varianz	Intra-Test-Varianz	Parallelität
<i>Faeces</i>			
n	13	13	
Durchschnittswert	19,5	19,5	
StD	2,05	1,37	
CV (%)	10,5	3,51	ja
<i>Serum</i>			
n	5	5	
Durchschnittswert	24,6	24,6	
StD	3,01	1,66	
CV (%)	12,24	3,37	ja

### 3) Untersuchung auf Spezifität (*specificity*)

Die gemessene relative Testosteronaktivität mit dem verwendeten Antikörper ist in Tabelle 22 wiedergegeben.

Tab. 22 Gemessene relative Testosteronaktivität (%) zu unterschiedlichen saisonalen Zeiten

soz. Konstellation/ Beobachtungs- abschnitt	Steroid					
	Östradiol	Testosteron	Androsten- -dion	Dihydro- androsteron	Dihydro- testosteron	Epi- testosteron
Einzelhaltung	7,1 %	1,6 %	3,5 %	1,6 %	2,8 %	2,3 %
unisexuelles Paar	4,65 %	1,6 %	3,4 %	5,05 %	2,5 %	1,5 %
Gruppe/Östrus	23,45 %	1,4 %	3,8 %	0,45 %	3,15 %	1,65 %

soz. Konstellation: soziale Konstellation; Gruppe/Östrus: heterosexuelle Gruppe während des weiblichen Östrus

### Kortikosteroide

Der Kortisol-Test wurde für den Bereich von 3,16 bis 1000 ng/g Kot bzw. ng/ml Serum validiert.

#### 1) Untersuchung auf Richtigkeit (*accuracy*)

Die Wiederfindungsrate für Kortikosteroide lag im Kot bei rund 105% und im Serum bei rund 103% (Tabelle 23).

Tab. 23 Wiederfindungsraten für Kortikosteroide

Medium	Wiederfindungsrate (%)
Faeces	104,77 ± 4,63
Serum	102,68 ± 2,28

### 2) Untersuchung auf Reproduzierbarkeit (*precision*) und Parallelität (*parallelism*)

Die Extraktionsrate der Kortikosteroide betrug im Kot 87,8% und im Serum 94,7%. Die Ergebnisse der Inter- und Intra-Test-Varianz für die Test-Validierung der Kot- und Blutproben sind in Tabelle 24 dargestellt.

Tab. 24 Inter- und Intra-Test-Variationskoeffizient (CV) für Kortikosteroide

	Inter-Test-Varianz	Intra-Test-Varianz	Parallelität
<i>Faeces</i>			
n	12	12	
Durchschnittswert	41,7	41,7	
StD	5,73	1,64	
CV (%)	13,72	1,96	ja
<i>Serum</i>			
n	4	4	
Durchschnittswert	419,1	419,1	
StD	36,98	30,42	
CV (%)	8,82	3,63	ja

### 3) Untersuchung auf Spezifität (*specificity*)

Tabelle 25 stellt die gemessene relative Kortisolaktivität mit dem verwendeten Antikörper dar.

Tab. 25 Gemessene relative Kortisolaktivität (%) zu unterschiedlichen saisonalen Zeiten

soz. Konstellation/ Beob.abschnitt/ Injektionsstudie	Steroid					
	Östriol	Kortisol	Kortison	Kortikosteron	Aldosteron	Deoxykorti- kosteron
Einzelhaltung	41,88 %	13,46 %	5,54 %	0,0 %	0,0 %	0,0 %
unisexuelles Paar	26,52 %	25,82 %	15,66 %	0,0 %	0,0 %	0,0 %
Gruppe/Östrus	6,92 %	24,25 %	7,17 %	35,45 %	0,0 %	14,55 %
Ende Paargssaison	11,3 %	29,82 %	7,68 %	3,91 %	0,58 %	0,37 %
Tag 2 p.i.	1,26 %	16,75 %	1,23 %	0,6 %	68,3 %	0,2 %

soz. Konstellation: soziale Konstellation; Beob.abschnitt: Beobachtungsabschnitt; Gruppe/Östrus: heterosexuelle Gruppe während des weiblichen Östrus; Paargssaison: Paarungssaison; p.i.: post injectionem

## 4. Laborexperimentelle Studie zum Reproduktionsverhalten männlicher Mausmakis

### 4.1 Material und Methoden

#### 4.1.1 Demographische Daten der Versuchstiere und Zusammensetzung der Gruppen

Die demographischen Daten der Versuchstiere entsprachen den unter 3.1.1. gemachten Angaben.

#### 4.1.2 Haltung

Die Haltung der Tiere entsprach den unter 3.1.2. gemachten Angaben.

#### 4.1.3 Beobachtungszeiten

Die Beobachtung der Gruppen 1, 2, 3 und 6 wurde jeweils an drei Tagen während des weiblichen Nicht-Östrus, d.h. am Anfang der Reproduktionssaison (unisexuelle Paare) und während des Östrus der Weibchen (heterosexuelle Gruppen) durchgeführt. Die Gruppen 4 und 5 wurden über drei Tage während des weiblichen Nicht-Östrus beobachtet. Die Begriffe „weiblicher Nicht-Östrus bzw. Östrus“, „Nicht-Östrus bzw. Östrus eines Weibchens“ und „Beobachtungs-/Abschnitt Nicht-Östrus bzw. Östrus“ werden synonym verwendet. Die präsentierten Daten stellen die Summen der absoluten Häufigkeiten aus den jeweiligen drei Tagen jedes Beobachtungsabschnitts dar. Die Männchen-Paare in den Beobachtungsabschnitten „Nicht-Östrus“ bzw. „Östrus“ werden synonym als „Männchen-Dyaden ohne Weibchen“ bzw. „Männchen-Dyaden mit Weibchen“ bezeichnet.

Der Beginn des Östrus wurde bestimmt anhand morphologischer Veränderungen an der Vulva. Als Tag 1 des Östrus wurde der erste Tag definiert, an dem die Vagina eines Weibchens geöffnet war (siehe 4.1.8.). Die Männchen-Dyaden ohne Weibchen und die einzeln gehaltenen Männchen wurden jeweils an drei, die Männchen-Dyaden mit Weibchen ab ersten Tag des Östrus ebenfalls über drei aufeinanderfolgende Tage beobachtet. Pro Tag erfolgte die Datenaufnahme bei den Männchen-Dyaden insgesamt über zwei, bei den einzeln gehaltenen Männchen insgesamt über eineinhalb Stunden, immer mit Beginn der Dunkelphase. Ein Beobachtungsprotokoll

dauerte 30 Minuten, ein Beobachtungsintervall eine Minute. Für die Weibchen der Gruppen 1 und 2 war der erste Gruppenöstrus gleichzeitig der zweite Östrus innerhalb der gesamten Reproduktionsperiode, in der Gruppe 3 handelte es sich um den ersten Östrus innerhalb dieses Zeitraums. In der Gruppe 1 begann der zweite Östrus von Eva zwei Tage nach Östrusbeginn von Jula. Damit war der dritte Östrustag von Jula gleichzeitig der erste Östrustag von Eva. Er wurde als Tag 1 von Eva gewertet.

#### 4.1.4 Beobachtungsmethoden und Ethogramm

Um über die Männchen in den einzelnen Gruppensituationen möglichst umfassende Daten zu erhalten, wurden zwei Beobachtungsmethoden ausgewählt, mit denen sowohl das direkte, meist taktile soziale Verhalten von Paaren und Gruppen in definierten Protokollkontexten als auch das Verhalten einzelner Focusmännchen erfaßt werden konnte. Verhaltensweisen, die nicht im Zusammenhang mit direktem sozialem Verhalten standen, wurden als Solitärverhalten zusammengefaßt (Tabelle 27). „Beobachten“ wurde als Verhaltensweise gesondert aufgeführt, da ein Tier damit nicht nur auf andere Tiere reagierte, sondern auch auf seine Umgebung allgemein oder auf artifizielle Geräusche, z.B. durch Pfleger.

Die Aufnahme des Verhaltens erfolgte kombiniert nach der „event-sampling-„ und „focal-sampling“-Beobachtungsmethode (ALTMANN 1974, MARTIN & BATESON 1992): Das „event-sampling“ dient bei Paaren und Gruppen der Aufnahme schnell und kurzfristig ablaufender Verhaltensweisen, die vorher festgelegten Protokollkontexten (nach RADESPIEL 1998) zugeordnet wurden. Anschließend wurde die Häufigkeit einer Verhaltenseinheit innerhalb einer definierten Zeit berechnet. Die Festlegung von Protokollkontexten ermöglicht eine systematische Kategorisierung und damit Auswertung des beobachteten Verhaltens. Die „event-sampling“-Methode wurde bei den Paar- und Gruppenbeobachtungen eingesetzt. Die Definition der Protokollkontexte ist in Tabelle 26 aufgeführt.

Tab. 26 Definition der Protokollkontexte (nach RADESPIEL 1998)

Protokollkontext	Beginn des Kontextes	Ende des Kontextes
Agonistik (spontan)	Ein Tier zeigt spontan agonistisches Verhalten gegenüber einem anderen Tier	Ende der agonistischen Interaktionen zwischen den beteiligten Tieren
Futter	Ein Tier kommt an den Futternapf	Ein Tier verläßt den Futternapf
Futterstehlen	Ein Tier hält ein Stück Futter zwischen den Händen, ein zweites Tier nähert sich und versucht, das Futterstück zu übernehmen	Die Übernahme des Futters gelingt oder mißlingt; eines der beiden Tiere entfernt sich
Schlafkasten	Ein Tier ist in einem Schlafkasten, ein anderes Tier nähert sich bis zum Eingang des Kastens	Eines der Tiere entfernt sich vom Kasten
Körperkontakt (außerhalb des Schlafkastens und entfernt vom Futternapf)	Ein Tier nimmt zu einem anderen Tier einen (zunächst) nicht-agonistischen Körperkontakt auf	Ende der erkennbaren Interaktionen zwischen beiden Tieren

Beim „focal-sampling“ wird ein Individuum, als Einzeltier oder in Gruppen, beobachtet. Neben der Frequenz wird vor allem die Dauer einer Verhaltenseinheit erfaßt. Mit ihm wurde das Solitärverhalten erfaßt. Es fand daher neben dem „event-sampling“ Anwendung bei den Paaren und Gruppen, und als ausschließliche Aufnahmemethode bei den einzeln gehaltenen Männchen.

Tab. 27 Erfasste Verhaltenseinheiten (Ethogramm)

Verhaltensbereich	Bezeichnung	Definition	E					F
			S	K	N	P	X	
<b>direktes Sozialverhalten</b>								
Im Kontext mit affiliativem oder agonistischem Verhalten	Beschnuppern	Ein Tier sitzt neben einem anderen Tier und beschnuppert es oder zwei Tiere beschnuppern sich gegenseitig		+		+	+	
Affiliativ	Körperkontakt	Nicht-agonistischer physischer Kontakt zwischen zwei Tieren		+	+	+	+	
	Annähern/ Entfernen	Ein Tier nimmt zu einem anderen Tier physischen Kontakt auf/beendet den Kontakt		+	+	+	+	

Verhaltensbereich	Bezeichnung	Definition	E					F
			S	K	N	P	X	
	Aufforderung zum Allogrooming	Ein Tier stößt ein anderes Tier mit der Schnauze an; Vorkommen zusammen mit Allogrooming		+				
	Allogrooming	Ein Tier putzt ein anderes Tier		+			+	
	Kontaktsitzen	Ein Tier sitzt neben einem anderen Tier (mit Körperkontakt)		+	+			
	Spielen	Zwei Tiere hängen kopfunter an einem Ast, schlagen, greifen und schnappen nacheinander		+				
Agonistisch - aggressiv	Jagen	Ein Tier verfolgt ein anderes Tier (zusammen mit Fliehen)	+	+	+	+	+	
	Beißen		+	+	+	+	+	
	Beißkampf	Zwei Tiere sind ineinander verbissen	+	+	+	+	+	
	Futterstehlen	Ein Tier nimmt einem anderen Tier Futter weg (aus Maul oder Händen)			+			
Agonistisch - submissiv	Fliehen	Ein Tier läuft vor einem anderen Tier weg (gekoppelt mit Jagen)	+	+	+	+	+	
	Ausweichen	Ein Tier läuft vor einem anderen Tier weg (ohne gerichtetes Verhalten vom andern Tier)	+	+	+	+	+	
Vokalisation Agonistisch – unspezifisch	Tsäk-Laut	Agonistischer Soziallaut n. Zimmermann (1995)	+	+	+	+	+	+
Sexualverhalten/ sexuelles Verhalten	Aufreiten	Ein Tier steigt einem andern Tier auf und hält sich mit den Vorderbeinen fest				+	+	
	Kopulationsversuch	Ein Tier reitet bei einem anderen Tier auf, mit Beckenstößen				+	+	
	Kopulation	Ein Tier reitet bei einem anderen Tier auf, Intromission, evtl. Allogrooming des Rückens				+	+	
	Genitallecken	Ein Tier leckt sein Genital (nach Kopulation) oder das eines anderen Tieres				+	+	
	Beschnupern des Genitale	Ein Tier beschnuppert das Genital eines anderen Tieres		+			+	
<b>Solitärverhalten</b>								
	Autogrooming	Ein Tier putzt sich						+
	Fressen	Fressen am Futternapf						+
	Fressen woanders	Ein Tier nimmt vom Futternapf ein Objekt, entfernt sich und frißt woanders						+

Verhaltensbereich	Bezeichnung	Definition	E					F
			S	K	N	P	X	
	Trinken							+
	Beobachten	Ein Tier bewegt sich nicht von der Stelle und beobachtet ein anderes Tier/die Umgebung/ein Substrat						+
	Ruhen	Ein Tier sitzt ohne sichtbare Kontaktaufnahme zur Umgebung/mit geschlossenen Augen						+
	Ruhen unter Papier	Ein Tier ruht unter der Papierabdeckung am Käfigboden						+
	Lokomotion	Ein Tier bewegt sich von einem Punkt zu einem anderen ohne gleichzeitige andere Aktivität						+
	Stereotype Bewegung	a) am Käfigboden von einer Ecke zur anderen b) zwischen zwei Ästen und einer Käfigseite						+

E: event-sampling; F: focal-sampling; S: Spontane Agonistik; K: Körperkontakt; N: Futtersituation; P: Schlafplatzsituation; X: Sexualkontakte

„Event-„ und „focal-sampling“ wurden bei den Paaren und Gruppen innerhalb der zwei Beobachtungsstunden abgewechselt. Beide Methoden wurden über die drei Tage der Beobachtungsabschnitte „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ nach dem Zufallsprinzip so verteilt, daß jeder Protokolltyp gleich häufig vorkam und jedes Männchen einmal pro Tag im „focal-sampling“ als Focustier beobachtet wurde. Die Verteilung der Protokollmethoden über den gesamten Zeitraum ist in den Tabellen 28 und 29 dargestellt.

Tab. 28 Zeitliche Verteilung der Beobachtungsprotokolle im weiblichen Nicht-Östrus  
Tag 1-3 Nicht-Östrus

Tag	Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3	Gruppe 4	Gruppe 5	Gruppe 6
1	event	event	event	event	event	Ego focus
	Joe focus	Rd. focus	R4 focus	Da. focus	Kali focus	Eddie focus
	event	event	event	event	event	Emil focus
	Gelo focus	Rf. focus	Rh. focus	Don focus	Ralf focus	
2	Gelo focus	Rf. focus	Rh. focus	Don focus	Ralf focus	Emil focus
	event	event	event	event	event	
	Joe focus	Rd. focus	R4 focus	Da. focus	Kali focus	Eddie focus
	event	event	event	event	event	Ego focus
3	event	event	event	event	event	Eddie focus
	Joe focus	Rd. focus	R4 focus	Da. focus	Kali focus	
	event	event	event	event	event	Ego focus
	Gelo focus	Rf. focus	Rh. focus	Don focus	Ralf focus	Emil focus

Tab. 29 Zeitliche Verteilung der Beobachtungsprotokolle im weiblichen Östrus  
Tag 1-3 Östrus

Tag	Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3			Gruppe 6
1	event	event	event			Ego focus
	Joe focus	Rf. focus	R4 focus			Eddie focus
	event	event	event			Emil focus
	Gelo focus	Rd. focus	Rh. focus			
2	Gelo focus	Rd. focus	Rh. focus			Ego focus
	event	event	event			
	Joe focus	Rf. focus	R4 focus			Eddie focus
	event	event	event			Emil focus
3	event	event	event			Emil focus
	Joe focus	Rd. focus	Rh. focus			Ego focus
	event	event	event			Eddie focus
	Gelo focus	Rf. focus	R4 focus			

#### 4.1.5 Auswertung des beobachteten Verhaltens

##### Einfluß der Versuchssituation auf das Aktivitätsbudget

Anhand der Daten aus den Focus-Protokollen wurde untersucht, ob sich die Männchen in Abhängigkeit von der Versuchssituation und dem Beobachtungsabschnitt in ihrem Aktivitätsbudget für bestimmte Verhaltensweisen unterschieden und ob hierbei bestimmte Muster erkennbar waren. Vor allem sollte die Frage geklärt werden, ob und, wenn ja, in welcher Form sich das Vorhandensein

eines gleichgeschlechtlichen bzw. mehrerer gemischtgeschlechtlicher Sozialpartner auf das Aktivitätsmuster eines Männchens auswirkte. Dazu wurde die Dauer jeder einzelnen interessierenden Verhaltenseinheit aus der Anzahl an Intervallen, in denen diese durchgehend vorkam, ausgezählt. Somit entsprechen die in den Tabellen aufgeführten Intervallhäufigkeiten der Dauer der betreffenden Verhaltenseinheit. Die in Tabelle 27 aufgeführten Formen der „stereotypen Bewegung“ wurden für die Darstellung des Aktivitätsbudgets zusammengefaßt und als „Stereotypie“ bezeichnet. Falls bei den gemischtgeschlechtlichen Gruppen die Rangfolge der Männchen nicht klar bestimmbar war und die Tiere nicht in „dominant“ und „submissiv“ eingeteilt werden konnten, wurde untersucht, ob statt dessen eine Einteilung in „aktive“ und „passive“ Männchen möglich war. Zu diesem Zweck wurden direktes Sozialverhalten, „Beobachten“, die Zeit am Futternapf, „Lokomotion“, „Stereotypie“ und „Autogrooming“ als aktive Verhaltensweisen und „Ruhen“, „Ruhen unter Papier“ und der Aufenthalt im Schlafkasten als passive Verhaltensweisen definiert. So konnte geprüft werden, ob es pro Gruppe ein aktives und ein passives Männchen gab, und ob sich eine Beziehung zu den Kontakten dieser Männchen zu den Weibchen im Abschnitt „Östrus“ herstellen ließ, also ein aktives, offensives Männchen auch dasjenige war, das leichteren Zugang zu einem Weibchen hatte. Synonym zu den Begriffen „aktiv“ bzw. „Aktivität“ wurden die Termini „agil“ bzw. „Agilität“ verwendet.

### Agonistische Situationen und Dominanz

Um das Vorkommen, die Häufigkeit und die Verteilung aggressiver Auseinandersetzungen über die einzelnen Kontexte untersuchen zu können, wurden in Anlehnung an RADESPIEL (1998) folgende Definitionen gewählt:

1) Agonistische Situation: Eine zeitlich zusammenhängende Folge aggressiver und/oder submissiver Interaktionen zwischen zwei Tieren. Triadische Interaktionen wurden aufgelöst in dyadische Interaktionen. Jede Situation kann einem spezifischen agonistischen Kontext zugeordnet werden.

2) Agonistischer Kontext: Entsprechend den definierten Protokollkontexten (Tabelle 26) und den darin aufgenommenen Verhaltenseinheiten (Tabelle 27) lassen sich 5 unterschiedliche agonistische Kontexte beschreiben: „Körperkontakt“, „Sexualkontakt“, „Spontane Agonistik“, „Futtersituation“ und „Schlafplatzsituation“. Vorgehend wurden diese Kontexte zusammengefaßt, um die Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen zu untersuchen. Da das Verhalten der Tiere innerhalb des Schlafkastens wegen dessen Abgeschlossenheit nicht vollständig erfaßbar war, wurden nur die beobachteten Verhaltenssequenzen vor dem Schlafkasten bzw. an seiner Öffnung ausgewertet. Weil damit nur ein Teil der notwendigen Informationen verfügbar war, wird der Kontext „Schlafplatzsituation“ gesondert behandelt, wenn dort Agonistik beobachtet wurde. Getrennt vom Kontext „Futtersituation“ wurde die Verhaltenseinheit „Futterstehlen“ untersucht, um zu prüfen, ob sie die gezeigte Dominanzrichtung bestätigte und somit selbst ein Indikator für Dominanz zwischen zwei Tieren war.

3) Entschiedener Konflikt/nicht-entschiedener Konflikt:

Ein Konflikt galt als entschieden, wenn

1. nur von einem der beiden Konfliktpartner aggressives Verhalten und vom anderen submissives Verhalten gezeigt wurde, oder
2. kein aggressives Verhalten, aber von einem der Konfliktpartner submissives Verhalten gezeigt wurde (PEREIRA & KAPPELER 1997).

Ein Konflikt galt als nicht-entschieden, wenn

1. beide Partner aggressives Verhalten zeigten, oder
2. ein Tier aggressives Verhalten gegenüber einem zweiten Tier zeigte, das zweite darauf jedoch nicht sichtbar reagierte.

4) Dominanz: Das Dominanzverhältnis wurde für jeden einzelnen Tag des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ bzw. „Östrus“ bestimmt. Ein Tier war dabei über ein anderes Tier dominant, wenn

1. mindestens zwei entschiedene Konflikte zwischen diesen beiden Tieren vorlagen, und

2. das dominante Tier mindestens zwei entschiedene Konflikte mehr als das submissive Tier gewann, und
3. das submissive Tier insgesamt nicht mehr als einen entschiedenen Konflikt gewann.

Zur Bestimmung der Dominanzverhältnisse zwischen Männchen bzw. Männchen und Weibchen wurden diese zunächst in die Kategorien „entschieden“ und „nicht-entschieden“ unterteilt. Anschließend wurde für jeden Tag ermittelt, ob Dominanz nach oben genannter Definition vorlag oder ob das Dominanzverhältnis ungeklärt war.

Auf der Grundlage dieser Ergebnisse konnte geprüft werden, ob und in welcher Richtung innerhalb der einzelnen Dyaden Dominanz ausgeprägt war, und darüber hinaus für die Männchen-Dyaden die zeitliche Stabilität der Dominanz bestimmt werden.

#### Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen und Verteilung der Agonistik auf die einzelnen Kontexte

Zur Beantwortung der Frage, inwieweit sich die Gruppenzusammensetzung und der Östrus von Weibchen auf das Auftreten und die Häufigkeit des agonistischen Verhaltens auswirken, wurden Vorkommen, Häufigkeit und Muster agonistischer Interaktionen bei den Männchen entsprechend der „event-sampling“-Methode für die beiden Beobachtungsabschnitte „Nicht-Östrus“ (Männchen-Dyaden) und „Östrus“ (Männchen-Dyaden und Männchen-Weibchen-Dyaden) untersucht. Da alle Beobachtungsabschnitte, in denen nach der „event-sampling“-Methode protokolliert wurde, gleich lang waren, wurden die Berechnungen auf der Grundlage absoluter Häufigkeiten durchgeführt. Die drei einzeln gehaltenen Männchen wurden für jeden der beiden Beobachtungsabschnitte zusammengefaßt, die absoluten Häufigkeiten agonistischer Situationen aus den jeweiligen drei Tagen eines Beobachtungsabschnitts addiert und aus den Daten der einzelnen Tage für die zusammengefaßten Dyaden der Median berechnet. Entsprechend wurden die Männchen-Dyaden der Gruppen 1 bis 5 („Nicht-Östrus“) bzw. 1 bis 3 („Östrus“) zusammengefaßt und mit ihren Daten verfahren. Anschließend wurden die Anzahlen

und Mediane für die einzelnen Männchen bzw. jede Dyade und beide Zeitabschnitte getrennt dargestellt und zuletzt die Verteilung der einzelnen Häufigkeiten über die Kontexte untersucht.

### Sexualverhalten

Die Begriffe „Paarungsverhalten“ und „Sexualverhalten“ werden in der Literatur meist ohne einheitliche Definition und damit Abgrenzung voneinander verwendet. Dabei bestehen Unterschiede nicht nur zwischen den einzelnen wissenschaftlichen Disziplinen, sondern auch zwischen dem englischen und deutschen Sprachraum. In der deutschen Literatur wird der englische Begriff *mating behaviour* mit dem Term „Balzverhalten“ übersetzt, der als „Sammelbezeichnung für alle Verhaltensweisen, die eine Paarung (Kopulation) einleiten oder einleiten können“ (IMMELMANN 1982) verstanden wird. Dieser Begriff wird häufig weiter gefaßt und auf die Gesamtheit aller Verhaltensweisen der Begattungseinleitung, Paarbildung und Paarbindung ausgedehnt. Entsprechend wird bei Säugern üblicherweise von „Paarungsverhalten“ oder „Werbe- bzw. Brunstverhalten“ gesprochen (IMMELMANN 1982).

Als Sexualverhalten wird hingegen der eigentliche Paarungsvorgang, bestehend aus Begattung, Besamung und Befruchtung, zusammengefaßt (IMMELMANN *et al.* 1996), also diejenigen sexuellen Verhaltensweisen, die sich dem „Paarungsverhalten“ in der Regel anschließen. KRAUSE (1990) zählt zum Sexualverhalten auch die *Libido sexualis*, die Geschlechtslust, der sich die sogenannte Paarungsreflexkette anschließt. Diese wird definiert über das Verhalten des männlichen Tieres und reicht unter anderem von der *Excitation sexualis* (Vorspiel) über den *Ascensus* (Aufsprung auf den weiblichen Partner), die *Adiustatio* (Suchbewegung mit dem erigierten Penis), die *Imissio penis* (Einführung des Penis in die Vagina) und die *Eiaculation* (Samenerguß) bis zum *Descensus* (Absteigen vom weiblichen Partner) und der *Calmatio sexualis* (Nachspiel). Das „Wörterbuch der Tiermedizin“ (WIESNER & RIBBECK 1991) hingegen definiert Sexualverhalten als „Brunst- und Deckverhalten eines männlichen oder weiblichen Tieres (Fortpflanzungsverhalten)“.

Der Begriff Fortpflanzungsverhalten wird in der Literatur ebenfalls unterschiedlich weit gefaßt. Er kann sich nur auf das Balz- bzw. Paarungsverhalten und die Paarbildung beziehen oder Revierbildung, Nestbau und Brutpflege miteinschließen (IMMELMANN 1982).

Zur Vereinfachung der Anwendung der drei Termini wird im folgenden der Begriff „Sexualverhalten“ bzw. „sexuelles Verhalten“ einheitlich verwendet. Er bezieht sich auf die Verhaltenseinheiten „Aufreiten“, „Kopulationsversuch“, „Kopulation“, „Genitallecken“ und „Beschnupern des Genitale“, deren Definition in Tabelle 27 zu finden ist. Der Term „Reproduktionsverhalten“ wird in dieser Arbeit weiter gefaßt und beinhaltet auch nicht direkt mit dem Sexualverhalten in Zusammenhang stehende Verhaltenseinheiten wie das affiliative Verhalten.

Um zu prüfen, ob eine Beziehung zwischen der Versuchssituation und dem Sexualverhalten der Männchen bestand, wurden zunächst jeweils getrennt für die Männchen- und Männchen-Weibchen-Dyaden die betreffenden Dyadengruppen für jeden Beobachtungsabschnitt zusammengefaßt, die absoluten Häufigkeiten an gezeigtem Sexualverhalten addiert und für die beiden Beobachtungsabschnitte „Nicht-Östrus“ bzw. „Östrus“ jeweils der Median berechnet. Anschließend wurden die gefundenen Werte für jede Dyadenkombination und in den jeweiligen Kontexten dargestellt. Für den Abschnitt „Östrus“ wurde außerdem die Verteilung des Sexualverhaltens auf die einzelnen weiblichen Östrustage und das Verhältnis gestörter zu ungestörter Paarungen untersucht. Schließlich wurde der Unterschied der Häufigkeiten des sexuellen Verhaltens der Männchen im Abschnitt „Nicht-Östrus“ (Paarsituation) mit den Häufigkeiten des Sexualverhaltens in den Männchen-Weibchen-Dyaden im Abschnitt „Östrus“ auf Signifikanz getestet.

#### Gestörte und ungestörte Paarungen

Nur die dominanten Männchen sollen sich ungestört mit Weibchen paaren können (LINDEMANN 1996). Da sich in der vorliegenden Arbeit nur das dominante Männchen erfolgreich paarte, wurde geprüft, ob bei diesen Paarungen auch

ungestörte Kopulationen auftraten, und, wenn ja, wie hoch ihr Anteil an der Gesamthäufigkeit ungestörter und gestörter Paarungen war.

### Affiliatives Verhalten

Um das Vorkommen und die Häufigkeit an affiliativem Verhalten in den Männchen-Dyaden in beiden Beobachtungsabschnitten vergleichen zu können, wurden die Gruppen 1 bis 5 („Nicht-Östrus“) bzw. 1 bis 3 („Östrus“) jeweils zusammengefaßt, aus den absoluten Häufigkeiten der Median berechnet und gemeinsam mit diesem die Minimal- und Maximalwerte für beide Zeitabschnitte dargestellt. Die angegebenen Zahlen beziehen sich auf die Kontexte „Körperkontakt“, „Sexualkontakt“, „Futtersituation“ und „Schlafkasten“. Die Daten des zuletzt genannten Kontextes beruhen auf dem beobachteten Verhalten an der Schlafkastenöffnung. In den Kontexten „Spontane Agonistik“ und „Futterstehlen“ wurde kein affiliatives Verhalten beobachtet. Anschließend wurde die Verteilung auf die einzelnen Kontexte untersucht, um zu überprüfen, ob affiliatives Verhalten mit der Konkurrenz um Ressourcen und damit mit einer Rangfolge in Beziehung stand, und ob das Vorhandensein von Weibchen während des Abschnitts „Östrus“ einen Einfluß auf die Verteilung von affiliativem Verhalten ausübte. Ließen sich die Dominanzverhältnisse nicht klären, wurde untersucht, ob Muster in Bezug auf Aktivität und Passivität im Verhalten der Männchen erkennbar waren.

### Einfluß der Versuchssituation auf die Intervallhäufigkeit

Um den Einfluß der sozialen Konstellation auf das Aktivitätsbudget zu analysieren, wurde die Verteilung der Intervallhäufigkeiten auf die untersuchten Verhaltenseinheiten der einzeln gehaltenen Männchen und der Männchen-Dyaden ohne Weibchen („Nicht-Östrus“) bzw. mit Weibchen („Östrus“) miteinander verglichen. Dazu wurden die Männchen der Paare, der Gruppen und die einzeln gehaltenen Männchen zusammengefaßt und aus ihren Einzelwerten für jede Verhaltenskategorie der Median berechnet. Für den statistischen Vergleich der Männchen in sozialen Konstellationen mit einzeln gehaltenen Männchen wurde anschließend aus den Medianen der Paare bzw. Gruppen und den dem jeweiligen

Beobachtungsabschnitt entsprechenden Medianen der einzeln gehaltenen Männchen über den  $\chi^2$ -Test der Erwartungswert berechnet und die beobachteten mit den erwarteten Werten auf Signifikanz getestet. Abschließend wurde das Signifikanzniveau mittels Standard Bonferroni-Technik der Anzahl der durchgeführten Tests angepaßt.

#### Einfluß von Weibchen auf das Verhalten der Männchen in sozialen Konstellationen

Zusätzliche Punkte bezüglich des Einflusses von östrischen Weibchen auf das Verhalten der Männchen untereinander sowie in der Interaktion mit Weibchen werden im Unterkapitel 4.3.7 aufgeführt.

#### Beziehung zwischen Alter, Verwandtschaft und Verhalten der Männchen

Der Einfluß des Alters eines Männchens auf die Häufigkeit, mit der es agonistisches, sexuelles und affiliatives Verhalten zeigte, konnte aufgrund des geringen Stichprobenumfangs nur für die Interaktionen in den Männchen-Weibchen-Dyaden während des weiblichen Östrus untersucht werden. Für die Berechnung der Männchen-Weibchen-Dyaden wurde aus den absoluten Häufigkeiten einer Verhaltensweise zwischen einem Männchen mit beiden Weibchen einer Gruppe der Median berechnet, so daß insgesamt 6 Medianwerte (zwei Mediane pro Gruppe) in die Analyse gingen. Anschließend wurde über den Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten der Grad der Beziehung zwischen dem Verhalten und dem Alter der Männchen bestimmt.

Für die Analyse des Einflusses von Verwandtschaft auf agonistisches, sexuelles und affiliatives Verhalten wurden die Paar- bzw. Gruppenmännchen zunächst in zwei Gruppen (verwandt – nicht-verwandt) eingeteilt. Die absoluten Häufigkeiten jedes Männchen für die betreffenden Verhaltensweisen wurden getrennt aus den drei Tagen des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ bzw. „Östrus“ ausgezählt, diese Zahlen jeweils für die Gruppe „nicht-verwandt“ bzw. „verwandt“ zusammengefaßt und anschließend die Medianwerte berechnet. Weil wegen des geringen

Stichprobenumfangs eine statistische Analyse nicht möglich war, wurden die Werte für beide Gruppen tabellarisch aufgeführt und miteinander verglichen.

Durch diese Analysen soll die Frage geklärt werden, ob Alter und Verwandtschaft indirekt das Konkurrieren um Weibchen beeinflussen, d.h. ob zwischen älteren und jüngeren bzw. nicht-verwandten und verwandten Männchen Unterschiede bezüglich der Häufigkeit des agonistischen, sexuellen und affiliativen Verhaltens im Nicht-Östrus und Östrus der Weibchen festgestellt werden können. Die in dieser Arbeit verwendeten Begriffe „Verwandtschaft“ bzw. „verwandt“ und „nicht-verwandt“ beziehen sich ausschließlich darauf, daß die Männchen einiger Gruppen Brüder waren und in anderen nicht.

#### Einfluß von Alter und Östrus auf Körpergewicht und Hodenvolumen

Um zu untersuchen, ob zwischen dem Alter eines Männchens bzw. dem Auftreten des weiblichen Östrus und den Veränderungen der physischen Kondition eine Beziehung bestand, wurden die Männchen tabellarisch in absteigender Altersstufe aufgeführt und zusammen mit ihren körperbezogenen Daten während des Abschnitts „Östrus“ dargestellt. Anschließend wurde mit Hilfe des Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten die Beziehung zwischen Alter und Körpergewicht bzw. Hodenvolumen bestimmt.

#### 4.1.6 Bildung der Paare und Gruppen

Vor der Bildung der heterosexuellen Gruppen waren die Männchen und Weibchen einer Gruppe durch einen leeren Käfig und eine optische Blende aus Papier in der Mitte der fünf Käfigelemente von einander getrennt.

Die Männchen und Weibchen der Gruppe 1 und 2 befanden sich zu Beginn der Beobachtungen noch in Einzelkäfigen, die durch eine verschlossene Schiebetür von einander getrennt waren, und wurden jeweils ab Februar 1997 zu gleichgeschlechtlichen Dyaden zusammengesetzt. Die Männchen und Weibchen der Gruppe 3 saßen bereits jeweils zusammen, ebenso das Männchenpaar der Gruppe 4. Das Paar der Gruppe 5 wurde nach Ende der dreitägigen

Beobachtungsblöcke der Gruppen 1 bis 3 gebildet. Ab März 1997 erfolgte die Bildung der drei gemischtgeschlechtlichen Gruppen. Der Ablauf der Paar- und Gruppenbildung ist in den Tabellen 30 und 31 zusammengefaßt. Die Paar- und Gruppenbildung fand zu Beginn der Dunkelphase statt. Kurz vor Beginn der Dunkelphase wurde die Sichtblende zwischen den Käfigen der Männchen und Weibchen entfernt und mit Erlöschen des künstlichen Tageslichts die Schiebetüren zwischen den fünf Käfigelementen geöffnet.

Tab. 30 Beobachtungszeitraum der Gruppen 1 bis 5

Gruppe	Paarbildung ohne Weibchen ("Nicht-Östrus")	Gruppenbildung mit Weibchen ("Östrus")
Gruppe 1	25.-27.03.97	18.-20.04.97
Gruppe 2	05.-07.05.97	16.-18.05.97
Gruppe 3	25.-27.03.97	07.-09.04.97
Gruppe 4	16.-18.06.97	-
Gruppe 5	30.06.-02.07.97	-

Tab. 31 Beobachtungsabschnitte der einzeln gehaltenen Männchen ohne Weibchen

Gruppe	Beobachtungsabschnitt "Nicht-Östrus"	Beobachtungsabschnitt "Östrus"
Gruppe 6	23.-25.06.97	26.-28.05.97

#### 4.1.7 Aufnahme und Berechnung von Körpergewicht und Hodenvolumen

Die Werte für die Körpergewichts- und Hodendaten in den Beobachtungsabschnitten „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ ergaben sich aus insgesamt 44 wöchentlichen Messungen, verteilt über die gesamte Reproduktionssaison vom 05.02.97 bis 22.07.97.

Die Mausmakimännchen wurden einmal pro Woche gewogen und ihre Hodengröße mit einer Schublehre gemessen (Länge jeweils links und rechts, Breite jeweils links, rechts und gesamt), um

- a) die Beziehung der Versuchssituation zu den fitneßrelevanten Merkmalen Körpergewicht und Hodengröße, und
- b) das Verhältnis von Körpergewicht bzw. Hodengröße und Hormonstatus überprüfen zu können.

Aus den gemessenen Hodendaten wurde entsprechend der Formel von BERCOVITCH (1989) das Hodenvolumen berechnet:

$$V = \frac{3,14 \times \text{Breite gesamt} \times (\text{mittlere Länge})^2}{6} \quad (\text{Gl.5})$$

#### Beziehung zwischen Körpergewicht und Hodenvolumen

Zur Berechnung des statistischen Zusammenhangs zwischen Körpergewicht und Hodenvolumen während der Reproduktionssaison wurde für jedes Männchen aus einer Gesamtzahl von 44 wöchentlichen Messungen der Mittelwert ermittelt und diese über den Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten korreliert. Anschließend wurde die gleiche Korrelation getrennt für den Nicht-Östrus und Östrus der Weibchen aus den während der beiden Beobachtungsabschnitte gemessenen Daten durchgeführt und die Ergebnisse miteinander verglichen.

#### 4.1.8 Bestimmung des Reproduktionszustandes der Weibchen

Während des Zeitraums vom ersten bis zum letzten Auftreten der Östren wurden die Weibchen an drei Tagen pro Woche auf ihren Östruszustand hin untersucht. Der Reproduktionszustand weiblicher Mausmakis läßt sich anhand ihrer Vulvamorphologie bestimmen (GLATSTON 1979, LINDEMANN 1996). Morphologisch ist der Übergang vom Proöstrus zum Östrus durch eine intensive Rotfärbung der Perinealhaut gegen Ende der Follikelphase und eine deutliche Schwellung der Vulva zu erkennen. Diese Schwellung mündet am ersten Tag des Östrus in eine Öffnung der Vagina, die ca. drei bis sechs Tage besteht und sich anschließend wieder schließt. Der Zeitpunkt der Ovulation wird für den ersten oder zweiten Tag nach der Vaginaöffnung vermutet (PERRET 1986). In dieser Zeit sind die Weibchen nur über zwei Stunden bis etwa einen Tag für eine Befruchtung empfänglich (LEBEC 1984, WROGEMANN *et al.* 2001).

Für die Beurteilung der Vulvamorphologie und der Vaginalöffnung wurden diese in drei Stadien eingeteilt:

1. geschlossene Vagina, keine Schwellung der Vulva
2. geschlossene Vagina, Schwellung der Vulva
3. Vagina geöffnet, Östrus

War ein Weibchen östrisch, erfolgte die Kontrolle bis zum Östrusende.

## 4.2 Datenverarbeitung und Statistik

### 4.2.1 Datenverarbeitung

Die Datenverarbeitung sowie alle statistischen Analysen wurden mit den Programmen Word 97, Excel 97, Power Point 97 und Statistica for Windows 5.0 durchgeführt.

### 4.2.2 Statistische Verfahren

Die verwendeten statistischen Testmethoden zur Überprüfung der Aussagekraft der Daten sind in den entsprechenden Kapiteln des Ergebnisteils angegeben. Es wurden ausschließlich nicht-parametrische Testverfahren angewendet, da die Voraussetzung für parametrische Verfahren in der Regel nicht gegeben waren. Für alle in dieser Arbeit durchgeführten Tests gilt eine angenommene Irrtumswahrscheinlichkeit von  $\alpha = 0,05$  als Signifikanzgrenze, d.h. daß bei allen Ergebnissen mit  $p < 0,05$  die Nullhypothese zurückgewiesen wurde. Als Trend wurden Werte von  $p$  zwischen 0,05 und 0,1 angesehen.

Mit Hilfe des Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten wurde die Beziehung zwischen zwei Variablen beschrieben, die mindestens Ordinalniveau (SIEGEL 1987) besaßen.

## 4.3 Ergebnisse

### 4.3.1 Physische Charakterisierung der untersuchten Mausmakimännchen

Die körperliche Verfassung jedes Männchens wurde bestimmt, um die Beziehung zwischen physischer Kondition und Gruppenkonstellation charakterisieren zu können.

#### 4.3.1.1 Veränderungen von Körpergewicht und Hodenvolumen über eine Reproduktionssaison

##### Körpergewicht

Die männlichen Mausmakis wogen im Mittel während der Reproduktionssaison zwischen 60,6 g (Daniel) und 107,3 g (Raffaello) (Anhang B Tabelle 1). Der Gesamtmittelwert für die sechs Gruppen lag bei  $77,49 \pm 14,99$  g. Die Mittelwerte des Körpergewichts lagen bei den verwandten Männchen (Gruppen 2 und 4) bei  $78,4 \pm 21,91$  g, bei den nicht-verwandten Männchen in sozialen Konstellationen (Gruppen 1, 3 und 5) bei  $81,6 \pm 12,74$  g und bei den nicht-verwandten Männchen in Einzelhaltung (Gruppe 6) bei  $68,0 \pm 5,91$  g. Mit 78,18 g und 80,71 g lagen die Mittelwerte für die Männchen in den Abschnitten „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ jeweils im Bereich des Gesamt-Gruppenmittelwertes der Reproduktionssaison.

Abbildung 19 stellt die Veränderungen des Körpergewichts während der Reproduktionssaison dar. Die Beobachtungsabschnitte sind mit „NÖ“ für den Abschnitt „Nicht-Östrus“ und „Ö“ für den Abschnitt „Östrus“ in den Diagrammen markiert. Die meisten Männchen hatten vor Ende der Tageslichtumstellung am 21. Februar ihr höchstes Körpergewicht, das nach Umstellung auf das endgültige Licht-Dunkel-Verhältnis innerhalb von 2 (Ego) bis 12 (Rhodos, R4) Wochen abfiel, um anschließend auf einem niedrigen Niveau zu bleiben. Ausnahmen hiervon bildeten Don, Daniel und Ralf, deren Körpergewicht über den gesamten Zeitraum niedrig blieb, sowie Joe, R4, Kali und Eddie, die zum Teil schon vor dem Nicht-Östrus bzw. nach dem Östrus der Weibchen wieder an Gewicht zunahmen. Die Gewichtskurven der jeweils in einer Gruppe lebenden Männchen verliefen in der Regel parallel. Nur die beiden Männchen der Gruppe 5 hatten ein deutlich voneinander abweichendes Körpergewicht, das sich aber im Verlauf der Zeit

aneinander angeschlossen. Ein Zusammenhang zwischen dem Absinken des Körpergewichts und dem Auftreten der weiblichen Östren konnte nicht festgestellt werden. Die Östren der Weibchen, innerhalb derer die Verhaltensbeobachtungen der Männchen erfolgten, traten zu Zeitpunkten auf, in denen das Körpergewicht entweder noch sehr hoch war (Gruppe 3), schon auf einem niedrigen Niveau lag (Gruppen 1 und 2) oder wieder leicht angestiegen war (Gruppe 6).

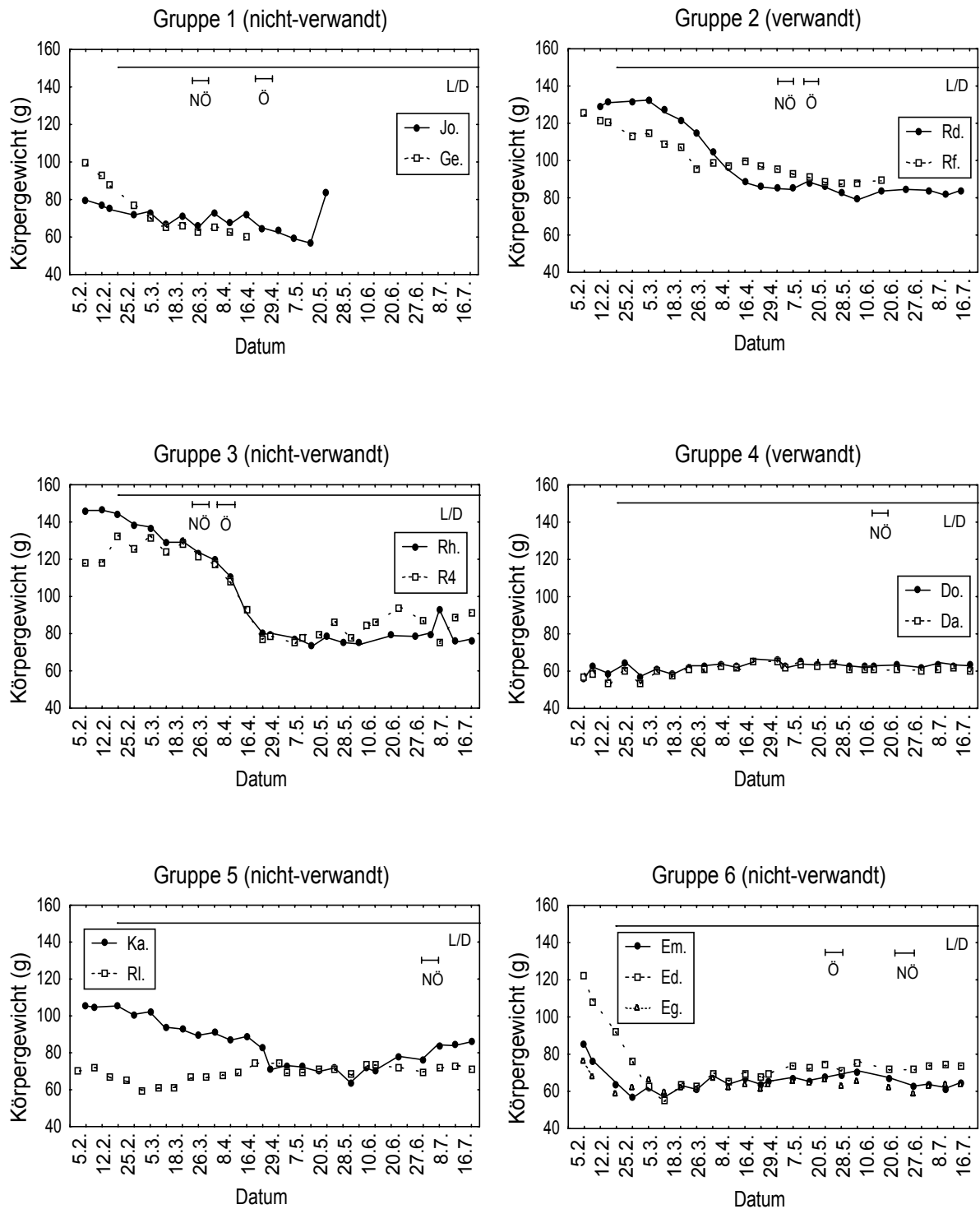


Abb. 19 Entwicklung des Körpergewichts in den Gruppen 1 bis 6 vom 05.02. – 22.07.1997 (NÖ: Nicht-Östrus; Ö: Östrus; L/D und durchgezogene Linie: Licht-Dunkel-Rhythmus 14:10 Std.)

### Hodenvolumen

Das Hodenvolumen der Männchen lag während der Reproduktionssaison im Mittel zwischen  $1228,61 \text{ mm}^3$  (Gelo) und  $3288,83 \text{ mm}^3$  (Rodriguez) (Anhang B Tabelle 2). Der Gesamtmittelwert für alle Gruppen für diesen Zeitraum betrug  $2178,41 \pm 549,31 \text{ mm}^3$ . Die Hodenvolumina der verwandten Männchen (Gruppen 2 und 4) wiesen einen Mittelwert von  $2415,03 \pm 684,09 \text{ mm}^3$ , die der nicht-verwandten Männchen in sozialen Konstellationen einen Mittelwert von  $2217,06 \pm 620,57 \text{ mm}^3$  auf. Bei den nicht-verwandten Männchen in Einzelhaltung wurde ein Mittelwert von  $1888,14 \pm 80,45 \text{ mm}^3$  gemessen. Mit  $3006,12 \text{ mm}^3$  und  $3306,96 \text{ mm}^3$  lagen die Mittelwerte für die Männchen im Nicht-Östrus und Östrus der Weibchen jeweils über dem Gruppen-Gesamtmittelwert der Reproduktionssaison. Abbildung 20 stellt die Entwicklung des Hodenvolumens der Männchen während der Reproduktionssaison dar. Zu Beginn der Meßperiode waren die Hoden der Männchen entweder gar nicht meßbar oder kaum entwickelt. Während der Umstellung des Licht-Dunkel-Rhythmus auf L/D 14:10 Stunden nahmen die Volumina jedoch stark an Größe zu und erreichten etwa einen Monat später ihr erstes Maximum. Bei den meisten Männchen, die in Gruppen mit einem östrischen Weibchen gehalten wurden, kam es innerhalb von wenigen Tagen bzw. etwa zwei Wochen vor Auftritt des weiblichen Östrus zu einem Abfall des Hodenvolumens. Davor sowie nach dem Östrus der Weibchen konnte jeweils ein Anstieg der Hodengröße festgestellt werden. In den Gruppen 1 und 3 trat vor dem weiblichen Östrus jeweils ein großes Maximum auf, das zeitlich relativ dicht am Östrus des Weibchens lag, in den Gruppen 2 und 6 gab es mehrere kleinere Maxima, von denen das letzte ebenfalls kurz vor Eintritt des weiblichen Östrus auftrat. R4, Emil und Ego wiesen zwar auch Maxima zum Zeitpunkt des Östrus des Weibchens auf, diese lagen jedoch jeweils sehr nah hinter den drei ersten Östrustagen. Mit Ausnahme der Gruppe 1 nahmen die Hoden ab Juli deutlich an Volumen ab, zum Teil bis in den nicht meßbaren Bereich. Die Hoden der Männchen waren somit über drei bis dreieinhalb Monate voll entwickelt. Unabhängig von den einzelnen Maxima bestanden die Kurvenverläufe der Gruppen 1, 3, 4 und 5 insgesamt gesehen aus zwei, und die der Gruppen 2 und 6 aus drei bzw. vier deutlichen übergeordneten Maxima, die sich bei Gruppe 6 besser als ein Plateau

beschreiben lassen. Die Maxima der Hodenvolumen der dreizehn Männchen lagen zwischen 2631,63 mm<sup>3</sup> (Gelo) und 6906,01 mm<sup>3</sup> (Rhodos). Die Differenz zu den Minimalwerten variierte zwischen 0,8 und knapp 2 mm<sup>3</sup>.

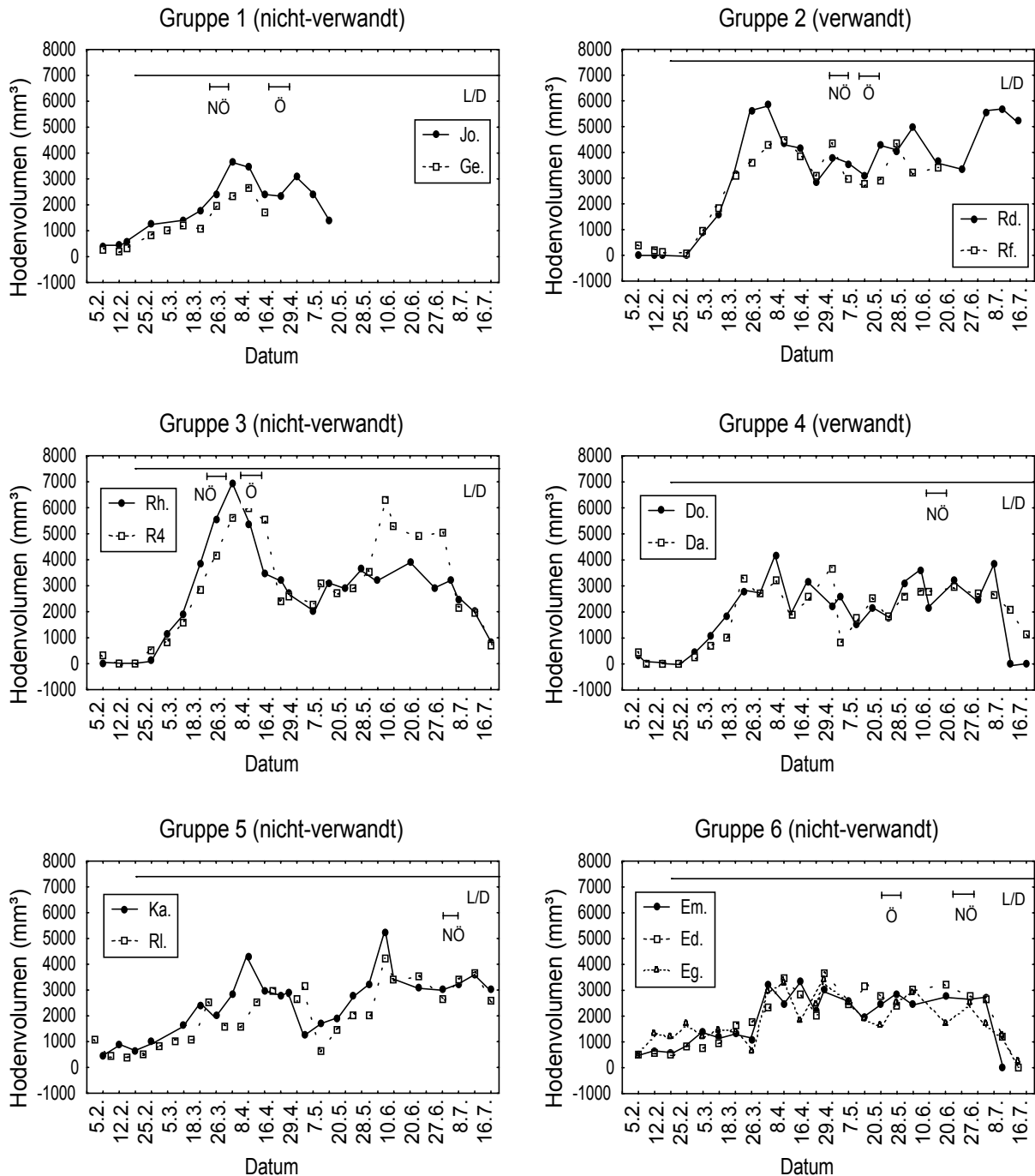


Abb. 20 Entwicklung des Hodenvolumens in den Gruppen 1 bis 6 vom 05.02 – 22.07.1997 (NÖ: Nicht-Östrus; Ö: Östrus; L/D und durchgezogene Linie: Licht-Dunkel-Rhythmus 14:10 Std.)

## 4.3.1.2 Beobachtungsabschnitte

Tabelle 32 stellt die Daten der Männchen für beide Beobachtungsabschnitte dar. Während des Abschnitts „Östrus“ lag das Körpergewicht bei vier der dreizehn Männchen das Körpergewicht über und bei fünf Männchen unter den gemessenen Werten im Abschnitt „Nicht-Östrus“. Die Männchen aus der Pariser Zucht waren außerdem insgesamt schwerer als die Tiere Hannoveraner Abstammung.

Im Östrus der Weibchen war das Hodenvolumen bei fünf Männchen größer und bei vier Männchen kleiner als im Abschnitt „Nicht-Östrus“. R4 war das einzige Männchen, bei dem die Veränderungen der morphologischen Parameter divergierten: Bei ihm kam es im Abschnitt „Östrus“ zur Abnahme des Körpergewichts bei gleichzeitiger Vergrößerung des Hodenvolumens. Bei den übrigen Männchen verhielten sich die beiden Parameter im Abschnitt „Östrus“ gleich.

Die Unterschiede zwischen beiden Zeitabschnitten waren nicht signifikant (Wilcoxon-Vorzeichenrangtest, Körpergewicht:  $Z=0,42$ ,  $p=0,68$ ; Hodenvolumen:  $Z=0,18$ ,  $p=0,86$ ;  $n=9$ ).

Tab. 32 Körpergewicht und Hodenvolumen der Männchen im weiblichen Nicht-Östrus und Östrus

Gruppe	Männchen	Alter (Jahre)	Nicht-Östrus		Östrus	
			KGW (g)	HV (mm <sup>3</sup> )	KGW (g)	HV (mm <sup>3</sup> )
1	Joe	6	65,7	2411,5	68,3	2386,1
	Gelo	4	62,5	1928,4	60,2	1736,7
2	Rodriguez	3	85,0	3560,8	87,0	3690,1
	Raffaello	3	92,6	2988,1	89,8	2846,2
3	Rhodos	3	123,0	5544,7	110,3	5333,5
	R4	3	121,8	4150,8	107,8	5984,1
4	Don	1	63,0	2176,4		
	Daniel	1	60,6	2766,1		
5	Kali	7	76,4	2998,1		
	Ralf	5	69,2	2646,1		
6	Emil	2	64,9	2755,1	68,8	2831,1
	Eddie	2	71,7	3021,2	71,4	2413,9
	Ego	2	59,9	2132,3	62,8	2540,9
	<b>X</b> ± StD		<b>78,18</b> ± <b>21,9</b>	<b>3006,12</b> ± <b>969,55</b>	<b>80,71</b> ± <b>18,89</b>	<b>3306,96</b> ± <b>1438,65</b>

KGW: Körpergewicht; HV: Hodenvolumen; x: Mittelwert; ± StD: Standardabweichung

#### 4.3.1.3 Beziehung zwischen Körpergewicht und Hodenvolumen

Eine signifikante Beziehung zwischen Körpergewicht und Hodenvolumen bestand nur während der Beobachtungsabschnitte „Nicht-Östrus“ und „Östrus“, jedoch nicht zu Beginn und am Ende der Paarungssaison (Abbildung 21 und Tabelle 33). In die Messung am Ende der Paarungssaison (Juli 1997) gingen nur zehn Männchen ein, da drei Männchen zu dem Zeitpunkt verstorben waren.

Tab. 33 Ergebnisse der Analyse mittels Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient

Abschnitt	n	R	T(N-2)	p
Februar 1997	13	-0,33	-1,15	0,27
Nicht-Östrus	13	0,85	5,39	0,00022 *
Östrus	9	0,88	4,99	0,0016 *
Juli 1997	10	0,36	1,1	0,3

n: Anzahl Männchen pro Beobachtungsabschnitt; \*: signifikant

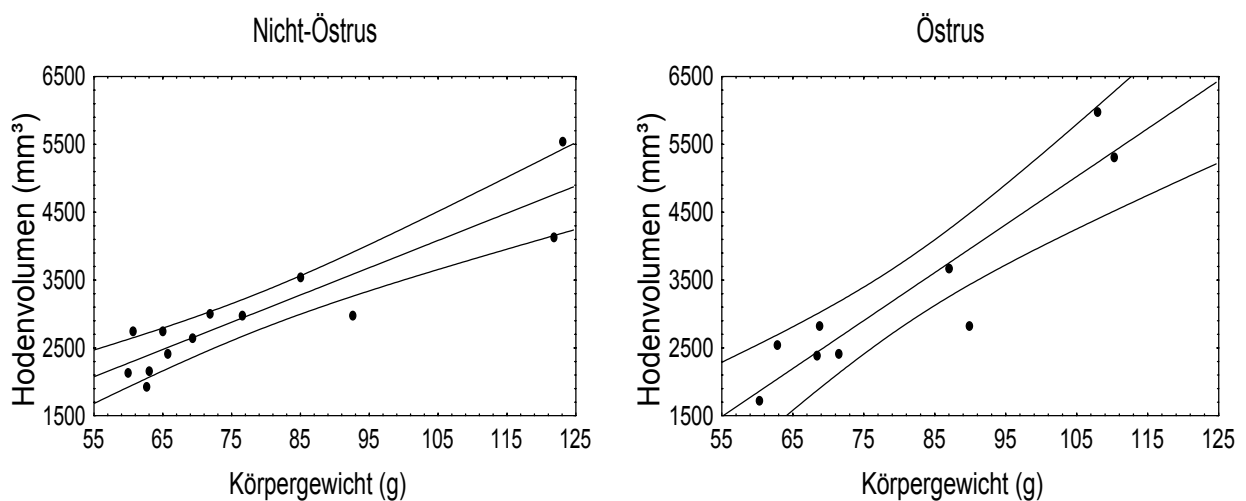


Abb. 21 Beziehung zwischen Körpergewicht und Hodenvolumen im weiblichen Nicht-Östrus und Östrus

### 4.3.2 Einzel gehaltene Männchen

#### 4.3.2.1 Aktivitätsbudget

In den folgenden Tabellen zum Aktivitätsbudget sind zur besseren Übersicht alle Werte größer als 20 durch Fettdruck hervorgehoben.

#### Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“

Tabelle 34 führt die absolute und daraus berechnete prozentuale Intervallhäufigkeit im Aktivitätsbudget der einzeln gehaltenen Männchen (Gruppe 6) auf. Den proportional längsten Anteil der Zeit verbrachten die drei Männchen in absteigender Reihenfolge mit „Lokomotion“, „Beobachten“ und „stereotyper Bewegung“. Es handelte sich also bei den einzeln gehaltenen Männchen vor allem um Verhaltensweisen, die mit Bewegung sowie visueller Informationsaufnahme verbunden waren. Werden Stereotypen und Lokomotion zusammengezählt, so traten sie in über 50% aller Intervalle auf. Die wenigste Zeit wurde mit „Ruhem unter Papier“ und im Schlafkasten verbracht.

Tab. 34 Absolute und prozentuale Intervallhäufigkeit im Aktivitätsbudget der einzeln gehaltenen Männchen während des weiblichen Nicht-Östrus

Tier	affil. Kontkt	agon. Kontkt	sex. Kontkt	Beobachten	Futternapf	Auto-groom	Ruhen	unter Papier	Lokomotion	Stereotypie	Schlafkasten
Emil	-	-	-	<b>40</b>	8	16	14	0	<b>41</b>	0	1
Eddie	-	-	-	<b>64</b>	1	5	2	1	<b>70</b>	<b>55</b>	3
Ego	-	-	-	<b>40</b>	19	10	4	1	<b>71</b>	<b>52</b>	2
Σ	-	-	-	<b>144</b>	<b>28</b>	<b>31</b>	<b>20</b>	2	<b>182</b>	<b>107</b>	6
Σ (%)	0	0	0	<b>27,7</b>	5,4	6,0	3,8	0,4	<b>35,0</b>	<b>20,6</b>	1,2

affil./agon./sex. Kontkt: affiliativer/agonistischer/sexueller Kontakt; Autogroom: Autogrooming; unter Papier: Ruhem unter Papier; Σ/Σ (%): Summe absolut/in Prozent

Alle drei einzeln gehaltenen Männchen verbrachten mehr Zeit mit aktiven Verhaltensweisen als mit passiven (Tabelle 35). Aktive Verhaltensweisen waren somit bestimmend. Eddie und Ego hatten proportional höhere Zeitanteile an aktiven Verhaltensweisen, während Emil sich länger passiv verhielt.

Tab. 35 Absolute Intervallhäufigkeiten aktiver und passiver Verhaltensweisen der einzeln gehaltenen Männchen während des weiblichen Nicht-Östrus

Gruppe	Männchen	aktiv	passiv
6	Emil	105	15
	Eddie	195	6
	Ego	192	7

aktiv/passiv: Intervallhäufigkeit aktiver bzw. passiver Verhaltensweisen

### Beobachtungsabschnitt „Östrus“

Während des weiblichen Östrus veränderte sich das Aktivitätsmuster der Männchen kaum (Tabelle 36). „Lokomotion“, „Beobachten“ und „stereotype Bewegung“ waren wie im Nicht-Östrus der Weibchen die Kategorien mit den höchsten Intervallhäufigkeiten, wenn diese auch insgesamt unterhalb der Werte des Abschnitts „Nicht-Östrus“ lagen. Emil zeigte jetzt stereotypes Verhalten, jedoch weniger als die beiden anderen Männchen. Etwas mehr Zeit wurde insgesamt mit „Ruhem“, „Ruhem unter Papier“ und im Schlafkasten verbracht. Der Schwerpunkt der Aktivität veränderte sich im Östrus der Weibchen nicht. Emil, Eddie und Ego glichen sich in ihrem Aktivitätsbudget während des Beobachtungsabschnitts „Östrus“ mehr als im Abschnitt „Nicht-Östrus“. Unterschiede bestanden vorwiegend zwischen Emil und Ego in der verbrachten Zeit am Futternapf, mit „Ruhem“, „Ruhem unter Papier“ und im Schlafkasten.

Tab. 36 Absolute und prozentuale Intervallhäufigkeit im Aktivitätsbudget der einzeln gehaltenen Männchen während des weiblichen Östrus

Tier	affil. Kontkt	agon. Kontkt	sex. Kontkt	Beobachten	Futternapf	Autogroom	Ruhem	unter Papier	Lokomotion	Stereotypie	Schlafkasten
Emil	-	-	-	<b>27</b>	6	6	<b>23</b>	0	<b>47</b>	18	<b>25</b>
Eddie	-	-	-	<b>59</b>	6	7	6	0	<b>50</b>	<b>24</b>	2
Ego	-	-	-	<b>28</b>	12	8	2	16	<b>51</b>	<b>43</b>	0
Σ	-	-	-	<b>114</b>	<b>24</b>	<b>21</b>	<b>31</b>	<b>16</b>	<b>148</b>	<b>85</b>	<b>27</b>
Σ (%)	0	0	0	<b>24,5</b>	5,2	4,5	6,7	3,4	<b>31,8</b>	18,2	5,8

affi./agon./sex. Kontkt: affiliativer/agonistischer/sexueller Kontakt; Autogroom: Autogrooming; unter Papier: Ruhem unter Papier; Σ/Σ (%): Summe absolut/in Prozent

Die Verhältnisse bezüglich der Verteilung von „aktiven“ und „passiven“ Verhaltensweisen im Abschnitt „Nicht-Östrus“ spiegelten sich auch im Abschnitt „Östrus“ wider. Emil verbrachte im Abschnitt „Östrus“ proportional weniger Zeit mit aktivem Verhalten als die beiden anderen Männchen und hatte einen relativ höheren Anteil an passiven Verhaltensweisen (Tabelle 37). Bei allen Männchen nahm die Häufigkeit für passive Verhaltensweisen im Östrus der Weibchen leicht zu.

Tab. 37 Absolute Intervallhäufigkeiten aktiver und passiver Verhaltensweisen der einzeln gehaltenen Männchen während des weiblichen Östrus

Gruppe	Männchen	aktiv	passiv
6	Emil	104	48
	Eddie	146	8
	Ego	142	18

aktiv/passiv: Intervallhäufigkeit aktiver bzw. passiver Verhaltensweisen

#### 4.3.3 Männchen-Dyaden ohne Weibchen

Die in diesem Unterkapitel präsentierten Daten beziehen sich auf den Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“.

##### 4.3.3.1 Aktivitätsbudget

Das Aktivitätsmuster der fünf Gruppen im Abschnitt „Nicht-Östrus“ war unterschiedlich, wies jedoch auch gemeinsame Schwerpunkte auf (Tabelle 38). Ähnlich den einzeln gehaltenen Männchen fielen die höchsten Intervallhäufigkeiten zu unterschiedlichen Anteilen auf „Lokomotion“ (inklusive „Stereotypie“), „affiliatives Verhalten“, „Beobachten“ und den Schlafkasten. „Lokomotion“ machte mit bis zu rund 32% in den einzelnen Gruppen einen hohen Anteil der Zeit aus. Die Männchen der Gruppe 3 hielten sich darüber hinaus lange Zeit im Schlafkasten auf und in Gruppe 1 trat „Stereotypie“ häufig auf (zusammen mit „Lokomotion“ in über 65% aller Intervalle).

Über alle Dyaden gesehen machten direkte soziale Verhaltensweisen rund 18% aus, davon „affiliatives Verhalten“ allein rund 16%. In Gruppe 1 lag „affiliatives“ vor „agonistischem Verhalten“, jedoch verhielt sich Joe seinem Partner gegenüber längere Zeit agonistisch, während dieser ihm gegenüber längere Zeit affiliatives

Verhalten zeigte. In Gruppe 3 fand das meiste „affiliative Verhalten“ im Zusammenhang mit dem Schlafkasten statt, d.h. die beiden Männchen verbrachten dort über die Hälfte ihrer Zeit zusammen. „Affiliatives Verhalten“ kam in Gruppe 4 auch häufig vor, fiel jedoch prozentual weniger ins Gewicht. „Agonistisches Verhalten“ und „Sexualverhalten“ stellten in den Dyaden insgesamt nur geringe Anteile dar, die mit 11 bzw. 4 Intervallen in Gruppe 1 am längsten waren. „Beobachten“ machte für die Gruppen 1 bis 5 jeweils zwischen 2 und 34% ihrer Gesamtzeit aus. Innerhalb des Solitärverhaltens wurden am seltensten „Autogrooming“ und „Ruhen unter Papier“ beobachtet.

Auch zwischen den Männchen einer Gruppe bestanden Unterschiede darin, womit sie ihre Zeit verbrachten: So verbrachte z.B. in Gruppe 1 Joe viel mehr Zeit am Futternapf und mit Stereotypen, während Gelo länger unter dem Papierboden ruhte oder sich im Schlafkasten aufhielt. Ähnlich war das Verhältnis in Gruppe 3, in der Rhodos mehr Zeit mit Futteraufnahme, „Lokomotion“ und „Stereotypen“ verbrachte, R4 sich aber in allein 80 von insgesamt 180 Intervallen affiliativ gegenüber seinem Partner verhielt. Rodriguez (Gruppe 2) hielt sich lange am Futternapf auf, verbrachte aber im Gegensatz zu seinem Gruppenpartner viel Zeit mit „Ruhen unter Papier“ und im Schlafkasten. Am ähnlichsten verbrachten die Brüder Don und Daniel (Gruppe 4) ihre Zeit. Nur Don hielt sich viel länger im Schlafkasten auf als Daniel. Bei Kali und Ralf (Gruppe 5) gab es Divergenzen in den Kategorien „affiliativer Kontakt“, „Futternapf“, „Ruhen“ und „Lokomotion“.

Tab. 38 Absolute und prozentuale Intervallhäufigkeit im Aktivitätsbudget der Männchen-Dyaden ohne Weibchen („Nicht-Östrus“)

Tier	affil. Kontkt	agon. Kontkt	sex. Kontkt	Beobachten	Futternapf	Auto-groom	Ruhen	unter Papier	Lokomotion	Stereotypie	Schlafkasten
<b>Gp1</b>											
Joe	10	8	2	6	10	2	2	0	<b>35</b>	<b>82</b>	0
Gelo	7	3	2	16	0	1	4	10	<b>49</b>	<b>42</b>	<b>25</b>
$\Sigma$	<b>17</b>	<b>11</b>	<b>4</b>	<b>22</b>	<b>10</b>	<b>3</b>	<b>6</b>	<b>10</b>	<b>84</b>	<b>124</b>	<b>25</b>
$\Sigma$ (%)	5,4	3,5	1,3	7,0	3,2	0,9	1,9	3,2	<b>26,6</b>	<b>39,2</b>	7,9
<b>Gp2</b>											
Rodr.	<b>35</b>	0	0	18	<b>21</b>	4	8	16	<b>56</b>	10	<b>45</b>
Raff.	<b>27</b>	0	0	16	4	15	<b>39</b>	7	<b>40</b>	0	11
$\Sigma$	<b>62</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>34</b>	<b>25</b>	<b>19</b>	<b>47</b>	<b>23</b>	<b>96</b>	<b>10</b>	<b>56</b>
$\Sigma$ (%)	16,7	0	0	9,1	6,7	5,1	12,6	6,2	<b>25,8</b>	2,7	15,1
<b>Gp3</b>											
Rhod.	<b>66</b>	0	0	2	8	2	9	1	<b>34</b>	<b>20</b>	<b>68</b>
R4	<b>80</b>	2	0	0	1	1	5	0	11	0	<b>79</b>
$\Sigma$	<b>146</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>9</b>	<b>3</b>	<b>14</b>	<b>1</b>	<b>45</b>	<b>20</b>	<b>147</b>
$\Sigma$ (%)	<b>37,5</b>	0,5	0	0,5	2,3	0,8	3,6	0,3	11,6	5,1	<b>37,8</b>
<b>Gp4</b>											
Don	15	6	0	<b>38</b>	3	9	11	0	<b>42</b>	13	15
Dan.	10	2	0	<b>40</b>	3	10	9	0	<b>53</b>	14	0
$\Sigma$	<b>25</b>	<b>8</b>	<b>0</b>	<b>78</b>	<b>6</b>	<b>19</b>	<b>20</b>	<b>0</b>	<b>95</b>	<b>27</b>	<b>15</b>
$\Sigma$ (%)	8,5	2,7	0	<b>26,6</b>	2,0	6,5	6,8	0	<b>32,4</b>	9,2	5,1
<b>Gp5</b>											
Kali	7	0	0	7	<b>22</b>	2	<b>50</b>	0	<b>22</b>	0	<b>49</b>
Ralf	13	0	0	17	5	2	10	0	<b>69</b>	0	<b>24</b>
$\Sigma$	<b>20</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>24</b>	<b>27</b>	<b>4</b>	<b>60</b>	<b>0</b>	<b>91</b>	<b>0</b>	<b>73</b>
$\Sigma$ (%)	6,7	0	0	8,0	9,0	1,3	<b>20,1</b>	0	<b>30,4</b>	0	<b>24,4</b>
$\Sigma$ 1-5	<b>270</b>	<b>21</b>	<b>4</b>	<b>160</b>	<b>77</b>	<b>48</b>	<b>147</b>	<b>34</b>	<b>411</b>	<b>181</b>	<b>316</b>

Gp1-Gp5: Gruppe 1-Gruppe 5; affi./agon./sex. Kontkt: affiliativer/agonistischer/sexueller Kontakt; Autogroom: Autogrooming; unter Papier: Ruhen unter Papier;  $\Sigma/\Sigma$  (%): Summe absolut/in Prozent;  $\Sigma$  1-5: Summe absolut Gruppen 1 - 5

Betrachtet man die Unterschiede zwischen den Dyaden über alle Gruppen zusammen, so scheint es vor allem unterschiedliche Intervallhäufigkeiten bezüglich aktiver und passiver Verhaltensweisen zu geben. Mit Ausnahme von Kali kam bei jedem Männchen aktives Verhalten häufiger vor als passives (Tabelle 39). Darüber hinaus scheint eine Tendenz dahingehend zu bestehen, daß jeweils ein Männchen

einer Dyade relativ aktiver als sein Partner war. Dies waren die Männchen Joe, Rodriguez, Rhodos, Daniel und Ralf.

Tab. 39 Absolute Intervallhäufigkeiten „aktiver“ und „passiver“ Verhaltensweisen der Paarmännchen während des weiblichen Nicht-Östrus

Gruppe	Männchen	„aktiv“	„passiv“
1	Joe	155	2
	Gelo	120	39
2	Rodriguez	144	69
	Raffaello	102	57
3	Rhodos	132	78
	R4	95	84
4	Don	126	26
	Daniel	132	9
5	Kali	60	99
	Ralf	106	34

„aktiv“/„passiv“: Intervallhäufigkeit aktiver bzw. passiver Verhaltensweisen

#### 4.3.3.2 Häufigkeit und Verteilung agonistischer Situationen

Nur in drei von fünf Gruppen trat Agonistik auf (Tabelle 40). Im Nicht-Östrus der Weibchen traten agonistische Situationen nur im Zusammenhang mit „Futterstehlen“, „Spontaner Agonistik“ und weniger häufig am Futternapf auf (Tabelle 41 und Abbildung 22). Die Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen lag pro Gruppe während des Nicht-Östrus der Weibchen zwischen 0 und 13 Mal.

Tab. 40 Gesamthäufigkeiten und Mediane agonistischer Situationen der Männchen-Dyaden im weiblichen Nicht-Östrus

Gruppe	Dyade	abs. Häufigkeit	Median	Minimum	Maximum
1	Joe-Gelo	11	1	1	10
2	Rodr.-Raff.	0	-	-	-
3	Rhodos-R4	2	0	0	2
4	Don-Daniel	13	3	0	10
5	Kali-Ralf	0	-	-	-

abs. Häufigkeit: absolute Häufigkeit; Median jeweils aus drei Tagen

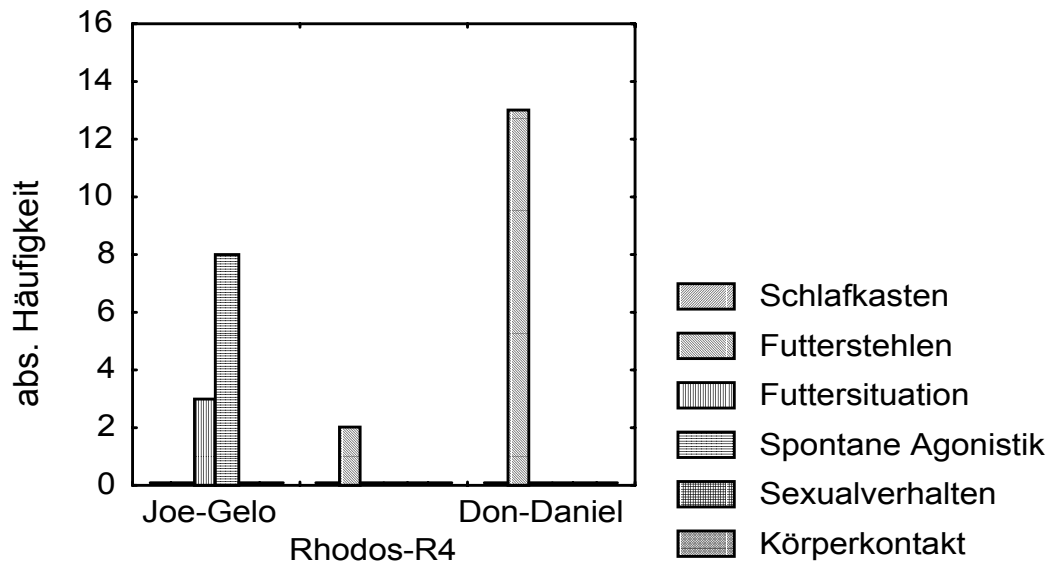


Abb. 22 Absolute Häufigkeit des agonistischen Verhaltens in den Männchen-Dyaden im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“

Tab. 41 Verteilung der Häufigkeit agonistischer Situationen auf die einzelnen Kontexte während des weiblichen Nicht-Östrus

Gruppe	Agonistischer Kontext	Median	Minimum	Maximum
1	Spontane Agonistik	1	0	7
	Futtersituation	0	0	3
3	Futterstehlen	0	0	2
4	Futterstehlen	3	0	10

#### 4.3.3.3 Dominanzverhältnisse

Da es zwischen den Männchen der Gruppen 2 bis 5 keine Agonistik gab, die Rückschlüsse auf die Dominanz zuließ, konnte nur das Paar Joe-Gelo der Gruppe 1 auf Dominanz untersucht werden (Tabelle 42): Beide Männchen verhielten sich während der drei Tage des Beobachtungsabschnitts „Nicht-Östrus“ gleich häufig aggressiv. Joe zeigte insgesamt vier Mal, Gelo sieben Mal submissives Verhalten. Die Rangfolge zwischen diesen beiden Männchen war somit nicht bestimmbar.

Tab. 42 Verteilung entschiedener Konflikte zwischen den Männchen der Gruppe 1

Abschnitt	Gesamt	Aggressor Joe	Aggressor Gelo	Submissiv Joe	Submissiv Gelo	Entschieden Joe	Entschieden Gelo
Tag 1 NÖ	1	1	0	0	1	1	0
Tag 2 NÖ	0	0	0	0	0	0	0
Tag 3 NÖ	10	3	4	4	6	6	4
<b>Summe</b>	<b>11</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>4</b>	<b>7</b>	<b>7</b>	<b>4</b>

Tag 1-3 NÖ: Tag 1-3 des Nicht-Östrus; Entschieden Joe/Gelo: Anzahl entschiedener Konflikte für Joe bzw. Gelo

### Futterstehlen

Die Häufigkeit und Verteilung der Verhaltenseinheit „Futterstehlen“ auf die einzelnen Dyaden ist in Tabelle 43 dargestellt.

In Gruppe 3 versuchte nur ein Männchen (Rhodos), seinem Partner Futter wegzunehmen, war darin jedoch nicht erfolgreich. Don und Daniel versuchten etwa gleich häufig, vom Partner das Objekt zu übernehmen, und konnten jeweils über die Hälfte dieser Versuche erfolgreich für sich entscheiden.

Tab. 43 Absolute Häufigkeit und Verteilung des Futterstehens in den Männchen-Dyaden

Gruppe	Dyade	absolute Häufigkeit	Median	Initiative Rh/Do	Initiative R4/Da	Erfolgreich Rh/Do	Erfolgreich R4/Da
3	Rhodos-R4	2	0	2	0	0	0
4	Don-Daniel	13	3	7	6	5	4
<b>Summe</b>		<b>15</b>		<b>15</b>		<b>11</b>	

Über einen Zusammenhang zwischen der Dominanz zwischen zwei Männchen und dem Auftreten von Futterstehlen kann nicht entschieden werden, da in den betreffenden Dyaden keine Dominanz festgestellt werden konnte.

### Zeitliche Stabilität der Dominanz

Während der drei Beobachtungstage blieben die Dominanzverhältnis zwischen den Männchen der fünf Gruppen ungeklärt. Da keine Dominanz in den Gruppen festgestellt werden konnte, kann auch über ihre Dynamik nicht entschieden werden.

#### 4.3.3.4 Sexualverhalten

Sexualverhalten zwischen Männchen kam im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ insgesamt achtmal vor. Die Verteilung der Sexualkontakte über die Männchen-Dyaden im weiblichen Nicht-Östrus ist in Tabelle 44 dargestellt. Zu Kontakten kam es nur in den Gruppen 1 und 2, ohne Verbindung mit Agonistik. In Gruppe 2 beendete dreimal das sexuell passive Männchen den Kontakt, in Gruppe 3 dreimal das jeweils aktive Männchen. Alle Kontakte fanden im Zusammenhang mit Körperkontakt statt.

Tab. 44 Gesamthäufigkeit und Median des Sexualverhaltens in den Männchen-Dyaden ohne Weibchen im Abschnitt „Nicht-Östrus“

Gp.	Dyade	abs. H.	Median	Aufreiten	Kop.versuch	Kontaktende
1	Joe-Gelo	4	2	0	2-2	3-1
2	Rodriguez-Raffaello	4	0	4-0	0	3-1
3	Rhodos-R4	0	-	-	-	-
4	Don-Daniel	0	-	-	-	-
5	Kali-Ralf	0	-	-	-	-

Gp.: Gruppe; abs.H.: absolute Häufigkeit; Kop.versuch: Kopulationsversuch; verbundene Zahlen: jeweils die Häufigkeit des ersten bzw. zweiten Männchens

#### 4.3.3.5 Affiliatives Verhalten

Zwischen den Männchen aller Männchen-Dyaden wurde insgesamt 172 Mal (Minimum 12, Maximum 80, Median 29, n=5) affiliatives Verhalten beobachtet. In Tabelle 45 sind die absoluten Häufigkeiten und die Verteilung der verschiedenen affiliativen Verhaltensweisen über die einzelnen Männchen-Dyaden aufgeführt. Affiliatives Verhalten kam in den Gruppen 2, 4 und 5 am häufigsten vor (Gruppe 4 allein mit rund 47% der Gesamthäufigkeit).

Die häufigste Verhaltenseinheit war das „Beschnupern“ eines Partners bzw. das gegenseitige Beschnupern in Verbindung mit direkt im Anschluß auftretenden affiliativen Verhaltensweisen. „Beschnupern“ wurde insgesamt 82 Mal beobachtet, davon in der Mehrzahl ebenfalls in den Gruppen 2, 4 und 5. In den Gruppen 2 und 4 traten vermehrt „Kontaktsitzen“ und „Allogrooming“ auf. „Spielen“ trat nur zwischen Don und Daniel auf und wurde hier relativ häufig beobachtet. Alle Verhaltensweisen traten am seltensten in den Dyaden Joe-Gelo und Rhodos-R4 auf. Die Männchen dieser Dyaden waren nicht miteinander verwandt.

Tab. 45 Vorkommen des affiliativen Verhaltens zwischen den Männchen aus vier Kontexten ohne Weibchen im Abschnitt „Nicht-Östrus“

Gruppe	Dyade	gesamt	Beschnupern	Kontaktsitzen	Allogrooming	Spielen
1	Joe-Gelo	18	11	0	7	0
2	Rodr.-Raffaello	33	19	10	4	0
3	Rhodos-R4	12	4	8	0	0
4	Don-Daniel	80	24	21	14	21
5	Kali-Ralf	29	24	2	3	0
<b>Summe</b>		<b>172</b>	<b>82</b>	<b>41</b>	<b>28</b>	<b>21</b>

Beschnupern: ein- und gegenseitiges Beschnupern; Allogrooming: Allogrooming und Allogrooming

Im Anschluß wurde die Frage untersucht, wie häufig die einzelnen Verhaltensweisen in den betreffenden Protokollkontexten auftraten und ob es hierbei Schwerpunkte bei den einzelnen Dyaden gab. Außerdem wurde geprüft, ob es Unterschiede in der Aktivität gab, mit der ein Männchen sich affiliativ gegenüber seinem Partner verhielt und wie diese Aktivität an Kontaktaufnahme und -abbruch gebunden war.

Tabelle 46 führt für jede Dyade die absoluten Häufigkeiten der verschiedenen Verhaltenseinheiten nacheinander für die Kontexte „Körperkontakt“/„Sexualkontakt“/„Futtersituation“/„Schlafplatz“ auf. Zum besseren Lesen wurde das Nichtvorkommen einer Verhaltensweise in einem Kontext mit einem „-“, dargestellt, wenn diese Verhaltensweise in anderen Kontexten auftrat. Wurde eine Verhaltenssequenz in keinem Kontext beobachtet, wurde dies mit einer Null gekennzeichnet. Die Zahlen stellen absolute Häufigkeiten dar, zudem wurde jeweils die Summe für die verschiedenen Verhaltenseinheiten als auch für die einzelnen Dyaden berechnet.

Im Nicht-Östrus der Weibchen fanden 94,2% des gesamten affiliativen Verhaltens im Kontext „Körperkontakt“ statt. In den anderen Kontexten wurde es nur siebenmal am „Schlafkasten“, einmal im „Sexualkontakt“ und zweimal in der „Futtersituation“ beobachtet. Im „Sexualkontakt“ groomte Gelo seinen Partner vor dem Kopulationsversuch.

Tab. 46 Verteilung affiliativer Verhaltensweisen über die Männchen-Dyaden im weiblichen Nicht-Östrus

Gp.	Dyade	total	sn	Kontaktsitzen	gro	Spielen
1	Joe-Gelo	18	10/-/1	0	6/1/-/	0
2	Rodr.-Raff.	33	17/-/2	9/-/1/-	4/-/1/-	0
3	Rhodos-R4	12	4/-/1/-	8/-/1/-	0	0
4	Don-Daniel	80	24/-/1/-	21/-/1/-	14/-/1/-	21/-/1/-
5	Kali-Ralf	29	19/-/1/4	2/-/1/-	3/-/1/-	0
<b>Summe</b>		<b>172</b>	<b>74/-/1/7</b>	<b>40/-/1/-</b>	<b>27/1/1/-</b>	<b>21/-/1/-</b>

Gp.: Gruppe; NÖ: Nicht-Östrus; Rodr.-Raff.: Rodriguez-Raffaello; sn: ein- und gegenseitiges Beschnuppern; gro: Allogrooming

Bezüglich der Aktivitätsmuster gab es Unterschiede zwischen den Männchen (Tabelle 47). Im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ waren Joe, Rodriguez, Rhodos, Don und Ralf aktiver als ihr Partner, indem sie häufiger Kontakt zu diesem aufnahmen, ihn öfter beschnupperten und, mit Ausnahme von Joe, den Kontakt auch häufiger wieder beendeten. Hingegen wurden Joe und Don öfter von ihrem Partner gegroomt als umgekehrt.

Tab. 47 Verteilung affiliativer Verhaltensweisen über die einzelnen Männchen im weiblichen Nicht-Östrus

Gp.	Dyade	sn	sn $\infty$	Kontsitz.	gro*	gro $^{\circ}$	Spielen	Aufn.	Ende
1	Joe-Gelo	5-1	5	0	0	2-5	0	9-5	6-8
2	Rodriguez-Raff.	8-5	6	9	0	3-1	0	19-8	19-8
3	Rhodos-R4	1-0	3	8	0	0	0	7-2	6-3
4	Don-Daniel	19-2	3	21	0	7-8	21	24-3	18-10
5	Kali-Ralf	7-14	4	2	0-1	1-1	0	9-12	4-17
<b>Summe</b>		<b>40-22</b>	<b>21</b>	<b>40</b>	<b>0-1</b>	<b>13-15</b>	<b>21</b>	<b>68-30</b>	<b>53-46</b>

Gp.: Gruppe; sn: ein Tier beschnuppert ein anderes Tier; sn  $\infty$ : zwei Tiere beschnuppern sich gegenseitig; Kontsitz.: Kontaktsitzen; gro\*: Aufforderung zum Allogrooming; gro $^{\circ}$ : ein Tier groomt ein anderes Tier; Aufn.: Kontaktaufnahme durch ein Tier; Ende: Kontaktabbruch durch ein Tier; verbundene Zahlen: das linke - das rechte Männchen unter „Dyade“

#### 4.3.4 Männchen-Dyaden mit Weibchen

Die in diesem Unterkapitel dargestellten Daten beziehen sich auf den Beobachtungsabschnitt „Östrus“.

#### 4.3.4.1 Aktivitätsbudget

Während des Abschnitts „Östrus“ veränderte sich das Aktivitätsmuster der Männchen (Tabelle 48). Dies betraf vor allem die Kategorien mit den direkten Sozialkontakten, „Beobachten“, „Lokomotion“ und in Gruppe 2 auch den Schlafkasten.

Insgesamt gesehen verbrachten die Männchen mehr Zeit mit direktem Sozialverhalten, also im taktilen Kontakt mit einem Partner. In Anwesenheit von Weibchen gab es einen Trend zu mehr „affiliativem“ und „agonistischem Sozialverhalten“, „Beobachten“ und „Lokomotion“. Bei Rhodos und R4 (Gruppe 3) kam es zu einer Umverteilung der Zeitanteile von der Kategorie „affiliatives Verhalten“ hin zu der Kategorie „agonistisches Verhalten“. In Gruppe 1 lag die Intervallhäufigkeit für „agonistisches Verhalten“ über der Häufigkeit für „affiliatives Verhalten“. Sexuelle Kontakte wurden nur bei Joe (Gruppe 1) beobachtet. Sie kamen in rund 11% seiner Intervalle vor. Die Dauer von „Lokomotion“ und „Beobachten“ stieg bei der Mehrzahl der Gruppen gegenüber dem Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ an. In den Gruppen 1 und 2 wurde ein Anstieg des Zeitanteils im Schlafkasten beobachtet: In Gruppe 2 war er doppelt so hoch wie im Abschnitt „Nicht-Östrus“. In Gruppe 1 ruhten die Männchen zudem länger als im Nicht-Östrus der Weibchen.

In allen anderen Kategorien kam es insgesamt zu einem Absinken des Zeitanteils. Dies betraf besonders die Kategorien „stereotype Bewegung“ in Gruppe 1, „Futternapf“, „Ruhe“ und den Schlafkasten in Gruppe 3, sowie „Futternapf“, „Autogrooming“ und „Ruhe“ in Gruppe 2.

Die Unterschiede zwischen den Männchen einer Dyade fielen im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ in den vorrangigen Verhaltenskategorien geringer aus als im Abschnitt „Nicht-Östrus“. So verbrachten jeweils beide Männchen einen vergleichsweise hohen Zeitanteil mit „affiliativem Verhalten“, und in den Gruppen 1 und 2 zeigten beide Männchen jeweils Ähnlichkeiten in ihren Verhaltensschwerpunkten. In den Gruppen 2 und 3 war es jedoch jeweils ein Männchen einer Gruppe, das mehr Zeit mit „agonistischem Verhalten“, „Beobachten“

und „Lokomotion“ verbrachte. Dies führte in der Gruppe 3 zu einer größeren Differenz zwischen beiden Männchen. Ähnlichkeiten bestanden hier nur noch in den Anteilen für „affiliatives Verhalten“ und der im Schlafkasten verbrachten Zeit.

Tab. 48 Absolute und prozentuale Intervallhäufigkeit im Aktivitätsbudget der Männchen während des weiblichen Östrus

Tier	affil. Kontkt	agon. Kontkt	sex. Kontkt	Beobachten	Futternapf	Auto-groom	Ruhen	unter Papier	Lokomotion	Stereotypie	Schlafkasten
<b>Gp 1</b>											
Joe	<b>23</b>	<b>25</b>	19	<b>35</b>	0	2	3	3	<b>73</b>	18	16
Gelo	13	<b>40</b>	0	<b>50</b>	5	2	10	1	<b>74</b>	0	13
$\Sigma$	<b>36</b>	<b>65</b>	19	<b>85</b>	5	4	13	4	<b>147</b>	18	<b>29</b>
$\Sigma$ (%)	8,5	15,3	4,5	20,0	1,2	1,0	3,1	1,0	<b>34,6</b>	4,2	6,8
<b>Gp 2</b>											
Rodr.	<b>48</b>	11	0	<b>21</b>	7	0	8	13	<b>40</b>	3	<b>55</b>
Raff.	<b>20</b>	1	0	11	7	7	9	0	<b>20</b>	0	<b>60</b>
$\Sigma$	<b>68</b>	12	0	<b>32</b>	14	7	17	13	<b>60</b>	3	<b>115</b>
$\Sigma$ (%)	19,9	3,5	0	9,4	4,1	2,1	5,0	3,8	17,6	0,9	<b>33,7</b>
<b>Gp 3</b>											
Rhod.	<b>44</b>	<b>41</b>	0	<b>25</b>	1	0	2	0	<b>31</b>	13	<b>56</b>
R4	<b>23</b>	11	0	11	0	0	1	0	17	0	<b>76</b>
$\Sigma$	<b>67</b>	<b>52</b>	0	<b>36</b>	1	0	3	0	<b>48</b>	13	<b>132</b>
$\Sigma$ (%)	19,0	14,8	0	10,2	0,3	0	0,9	0	13,6	3,7	<b>37,5</b>
$\Sigma$ 1-3	<b>171</b>	<b>129</b>	<b>19</b>	<b>153</b>	<b>20</b>	<b>11</b>	<b>33</b>	<b>17</b>	<b>255</b>	<b>34</b>	<b>276</b>

Gp 1-3: Gruppe 1-3; affi./agon./sex. Kontkt: affiliativer/agonistischer/sexueller Kontakt; Autogroom: Autogrooming; unter Papier: Ruhen unter Papier;  $\Sigma/\Sigma$  (%): Summe absolut/in Prozent;  $\Sigma$  1-3: Summe absolut Gruppen 1 - 3

Die Verhältnisse bezüglich der Verteilung von aktiven und passiven Verhaltensweisen zwischen den Männchen einer Dyade im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ spiegelten sich im Abschnitt „Östrus“ in allen Gruppen wider. Joe, Gelo und Rhodos verbrachten im Östrus der Weibchen mehr Zeit mit aktivem Verhalten als im weiblichen Nicht-Östrus, bei den übrigen Männchen sank dieser Anteil (Tabelle 49). Bei drei der Männchen nahm auch die Häufigkeit für passive Verhaltensweisen im Abschnitt „Östrus“ zu. Joe, Rodriguez und Rhodos waren wieder aktiver als ihre Partner.

Tab. 49 Absolute Intervallhäufigkeiten aktiver und passiver Verhaltensweisen der Männchen während des weiblichen Östrus

Gruppe	Männchen	aktiv	passiv
1	Joe	195	22
	Gelo	184	24
2	Rodriguez	130	76
	Raffaello	66	69
3	Rhodos	155	58
	R4	62	77

aktiv/passiv: Intervallhäufigkeit aktiver bzw. passiver Verhaltensweisen

#### 4.3.4.2 Häufigkeit und Verteilung agonistischer Situationen

##### Agonistik in den Männchen-Dyaden

Agonistische Situationen wurden insgesamt 85 Mal beobachtet (Tabelle 50). Während des Abschnitt „Östrus“ stieg damit die Gesamthäufigkeit gegenüber dem Abschnitt „Nicht-Östrus“ um mehr als das dreifache an, wobei die Gruppe 1 einen Anteil von 98% hatte. Die Häufigkeit agonistischer Situationen in den Gruppen 2 und 3 blieb unverändert. Weil nur in zwei der drei Dyaden agonistische Auseinandersetzungen in beiden Zeitabschnitten auftraten, war eine statistische Auswertung nicht möglich. In diesem Beobachtungsabschnitt kam es zu einer Verschiebung der Kontexte agonistischer Situationen hin zu „Spontaner Agonistik“, Agonistik am Schlafplatz und Agonistik im Zusammenhang mit Sexualkontakten (Tabelle 51 und Abbildung 23). Agonistik am Schlafkasten wurde in den Gruppen 1 und 3 beobachtet. Mit 17 agonistischen Situationen betrug der Anteil in Gruppe 1 allein 89,5% der insgesamt aufgetretenen Konflikte in diesem Kontext.

Tab. 50 Gesamthäufigkeit und Median agonistischer Situationen der einzelnen Männchen-Dyaden im weiblichen Östrus

Gruppe	Dyade	abs. Häufigkeit	Median	Minimum	Maximum
1	Joe-Gelo	83	22	0	54
2	Rodr.-Raff.	0	-	-	-
3	Rhodos-R4	2	0	0	2

abs. Häufigkeit: absolute Häufigkeit; Median jeweils aus drei Tagen

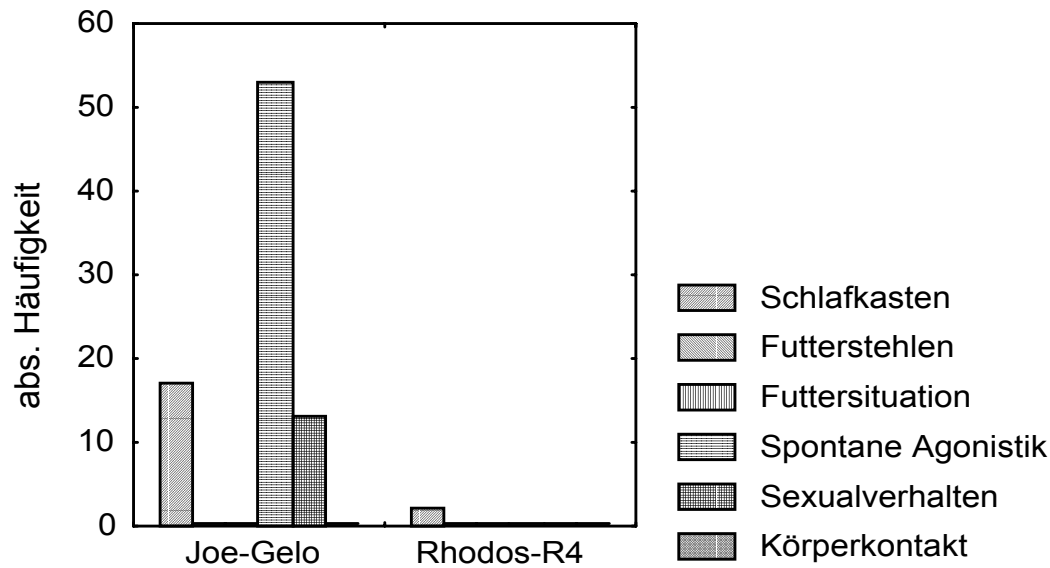


Abb. 23 Absolute Häufigkeit des agonistischen Verhaltens in den Männchen-Dyaden im Beobachtungsabschnitt „Östrus“

Tab. 51 Verteilung der Häufigkeit agonistischer Situationen auf die einzelnen Kontexte während des weiblichen Östrus

Gruppe	agonistischer Kontext	Median	Minimum	Maximum
1	Sexualkontakt	1	0	12
	Spontane Agonistik	18	10	25
	Schlafplatz	1	0	16
3	Schlafplatz	0	0	2

### Dominanzverhältnisse

Dominanz konnte nur in Gruppe 1 und 3 bestimmt werden (Tabelle 52). An allen drei Tagen zeigte Joe mehrheitlich aggressives Verhalten, ohne sich submissiv zu verhalten. Gelo verhielt sich in allen agonistischen Situationen nur submissiv. Somit wurden bis auf drei Situationen alle Konflikte von einem Männchen entschieden, das damit als dominant bezeichnet werden kann. Auffällig war die Verteilung agonistischer Situationen über die drei Tage des Östrus: Tag 3 des Östrus von Julia war zugleich Tag 1 des Östrus von Eva. Am Tag 1 und 3 fanden mehr Konflikte statt, als am Tag dazwischen. In Gruppe 3 verhielt sich R4 am dritten Östrustag zweimal aggressiv und entschied beide Konflikte für sich.

Tab. 52 Verteilung entschiedener Konflikte zwischen den Männchen der Gruppe 1 und 3

Gp.	Abschn.	Ges.	Aggressor Jo/Rh	Aggressor Ge/R4	Submissiv Jo/Rh	Submissiv Ge/R4	Entschieden Jo/Rh	Entschieden Ge/R4
1	Tag 1 Ö	22	22	0	0	22	22	0
	Tag 2 Ö	19	6	0	0	19	19	0
	Tag 3 Ö	42	35	0	0	42	39	0
<b>Summe</b>		<b>83</b>	<b>63</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>83</b>	<b>80</b>	<b>0</b>
3	Tag 3 Ö	2	0	2	2	0	0	2

Gp.: Gruppe; Abschn.: Abschnitt; Ges.: Gesamt; Tag 1-3 Ö: Tag 1-3 des Östrus; Entschieden Jo/Ge/Rh/R4: Anzahl entschiedener Konflikte für das betreffende Männchen

### Zeitliche Stabilität der Dominanz

Die Dominanzverhältnisse zwischen den Männchen während des weiblichen Östrus sind in Abbildung 24 dargestellt. Unter Einbeziehung der agonistischen Situationen vor dem Schlafkasten in Gruppe 3 ergab sich eine geklärte Rangfolge zwischen diesen Männchen nur für den dritten Tag des Östrus. Ein Dominanzwechsel sowohl im engeren Sinn (Dominanz wechselt von dem einen auf das andere Männchen) als auch im Sinne eines Wechsels von „entschiedener“ zu „unentschiedener“ Dominanz trat auch im Abschnitt „Östrus“ nicht auf.

Tag	Tg1 Ö	Tg2 Ö	Tg3 Ö	Tg1 Ö	Tg2 Ö	Tg3 Ö
	Gruppe 1			Gruppe 2		
DOM	M1	M1	M1	?	?	?
SUB	M2	M2	M2			
Datum	18.4.	19.4.	20.4. =Tg1 Ö W2	16.5.	17.5.	18.5.
	Gruppe 3					
DOM			R4			
SUB	?	?	Rh			
Datum	7.4.	8.4.	9.4.			

Tg1/2/3 Ö: Tag 1/2/3 des Östrus; DOM: dominantes Männchen; SUB: submissives Männchen; ?: Dominanzverhältnis ungeklärt

Abb. 24 Zeitliche Stabilität der Dominanz in den Männchen-Dyaden im weiblichen Östrus

### Agonistik in den Männchen-Weibchen-Dyaden

In Tabelle 53 ist die Häufigkeit agonistischer Situationen in den Männchen-Weibchen-Dyaden im Abschnitt „Östrus“ in allen Kontexten mit Ausnahme des Schlafkastens dargestellt. Insgesamt wurden agonistische Konflikte zwischen Männchen und Weibchen während der Östrustage häufiger als zwischen Männchen beobachtet (Tabelle 53 und 50). Der Unterschied war jedoch nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test  $Z=-0,66$ ,  $p=0,51$ ,  $n_1=3$ ,  $n_2=3$ ). In allen drei Gruppen fanden die meisten Konflikte vorrangig in einer Männchen-Weibchen-Dyade statt. In Gruppe 1 bestand der Hauptanteil der Auseinandersetzungen zwischen Joe und den beiden Weibchen Jula und Eva. In Gruppe 2 beschränkten sich die Konflikte mit Weibchen ebenfalls fast ausschließlich auf ein Männchen (Rodriguez). In Gruppe 3 fanden die meisten Auseinandersetzungen zwischen Rhodos und dem nicht-östrischen Weibchen statt (Rhapsodie).

Die meisten Konflikte in Männchen-Weibchen-Dyaden traten in absteigender Reihenfolge in Gruppe 3, 2 und 1 auf, wobei die absolute Anzahl agonistischer Situationen in der Gruppe 1 deutlicher niedriger als in Gruppe 3 war. Auffällig zwischen den Gruppen 1 und 3 ist das umgekehrte Verhältnis der Agonistik zwischen Männchen und zwischen Männchen und Weibchen, d.h. die geringe Anzahl aggressiver Auseinandersetzungen in den Männchen-Dyaden war gepaart mit einer hohen Anzahl an Agonistik in den Männchen-Weibchen-Dyaden, während umgekehrt bei hoher Frequenz an Konflikten zwischen den Männchen die Häufigkeit in den Männchen-Weibchen-Dyaden niedriger war (Tabelle 50 und 53). Je höher die Gesamthäufigkeit der betreffenden Konflikte war, desto größer war diese Differenz.

Tab. 53 Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen in den Männchen-Weibchen-Dyaden während des Abschnitts „Östrus“ (ohne Schlafkasten)

Gruppe	Dyade	abs. Häufigkeit	Summe	Median
1	Joe-Jula	13	22	4,5
	Joe-Eva	7		
	Gelo-Jula	0		
	Gelo-Eva	2		
2	Rodriguez-Rapunzel	26	31	2,5
	Rodriguez-Rosalie	3		
	Raffaello-Rapunzel	2		
	Raffaello-Rosalie	0		
3	Rhodos-Rhapsodie	30	41	5,5
	Rhodos-Ruby *	1		
	R4-Rhapsodie	10		
	R4-Ruby *	0		

\*: östrisches Weibchen

### Schlafkasten

Die Häufigkeit agonistischer Situationen in den Männchen-Weibchen-Dyaden vor dem Schlafkasten war in den Gruppen 1 und 3 etwa gleich hoch, während in Gruppe 2 nur ein Konflikt beobachtet wurde (Tabelle 54). Die meisten Auseinandersetzungen bestanden zwischen Joe und Eva (62,5%) bzw. Rhodos und Rhapsodie (58,8%).

### Beziehung zwischen der Gesamthäufigkeit an Agonistik zwischen Männchen und zwischen Männchen und Weibchen

Das Verhältnis zwischen der Gesamthäufigkeit an Agonistik (einbezogen der Kontexte „Futterstehlen“ und „Schlafkasten“) in den Männchen-Dyaden und Männchen-Weibchen-Dyaden war nicht reziprok. Der Unterschied war nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test  $Z=-0,65$ ,  $p=0,51$ , MM  $n=3$ , MW  $n=3$ ).

Abbildung 25 stellt die Verteilung der agonistischen Situationen auf beide Dyadenklassen dar. Die Kontexte „Schlafkasten“ und „Futterstehlen“ sind hierbei zusammenfassend einbezogen.

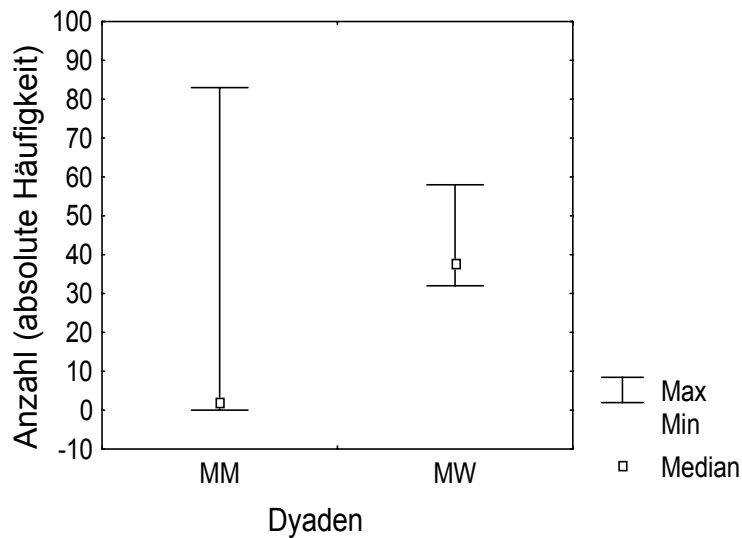


Abb. 25 Verteilung der Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen auf die Dyadenklassen (MM: Männchen-Dyaden; MW: Männchen-Weibchen-Dyaden)

#### Verteilung der Häufigkeit agonistischer Situationen auf die einzelnen Kontexte

Bei dem Vergleich von Männchen-Dyaden und Männchen-Weibchen-Dyaden bezüglich des Auftretens und der Verteilung agonistischen Verhaltens wird eine Tendenz deutlich hinsichtlich einer Konzentration der Häufigkeit auf die Kontexte „Sexualkontakt“, „Spontane Agonistik“ und „Schlafkasten“ (Tabelle 54, Abbildung 26). Betroffen hiervon waren beide Dyadenklassen.

Zwischen Männchen und Weibchen wurden die meisten Auseinandersetzungen in Gruppe 2 und 3 im Kontext „Spontane Agonistik“ beobachtet. Auffällig ist dabei in diesen Gruppen, daß die meisten Konflikte auf jeweils eine Dyadenkombination pro Gruppe konzentriert war. So hatten allein in Gruppe 2 Rodriguez und Rapunzel einen Anteil von 86,4% in dem betreffenden Kontext; in Gruppe 3 lag er bei Rhodos und Rhapsodie bei 71,8%.

„Futterstehlen“ wurde nur einmal zwischen Rodriguez und Rapunzel beobachtet. Zur übersichtlichen Darstellung sind daher alle Kontexte außer „Futterstehlen“ dargestellt.

Tab. 54 Verteilung agonistischer Situationen über die einzelnen Kontexte in den Männchen- und Männchen-Weibchen-Dyaden

Gp.	Dyade	Körperkontakt		Sexualkontakt		Spont. Agon.		Futtersituation		Schlafkasten	
		abs.H	d	abs.H	d	abs.H	d	abs.H	d	abs.H	d
1	Jo-Ge	0	-	13	-	53	-	0	-	17	-
	Jo-Ju	1		10		1		1		1	
	Jo-Ev	5	1,5	2	1	0	0	0	0	10	3
	Ge-Ju	0		0		0		0		0	
	Ge-Ev	2		0		0		0		5	
<b>Summe</b>		<b>0/8</b>		<b>13/12</b>		<b>53/1</b>		<b>0/1</b>		<b>17/16</b>	
2	Rd-Rf	0	-	0	-	0	-	0	-	0	-
	Rd-Rz	1		4		19		1		1	
	Rd-Rs	0	0	1	0,5	2	1,5	0	0,5	0	0
	Rf-Rz	0		0		1		1		0	
	Rf-Rs	0		0		0		0		0	
<b>Summe</b>		<b>0/1</b>		<b>0/5</b>		<b>0/22</b>		<b>0/2</b>		<b>0/1</b>	
3	Rh-R4	0	-	0	-	0	-	0	-	2	-
	Rh-Rp	0		1		27		2		10	
	Rh-Ru *	0	0	0	0	1	5,5	0	0	1	3
	R4-Rp	0		0		10		0		5	
	R4-Ru *	0		0		0		0		1	
<b>Summe</b>		<b>0/0</b>		<b>0/1</b>		<b>0/38</b>		<b>0/2</b>		<b>2/17</b>	
<b>Summe Gp. 1 - 3</b>		<b>0/9</b>		<b>13/18</b>		<b>53/61</b>		<b>0/5</b>		<b>19/34</b>	

Gp.: Gruppe; abs.H: absolute Häufigkeit; d: Median; Spont. Agon.: Spontane Agonistik; Summe: jeweils zwischen Männchen/Männchen und Weibchen; \*: östrisches Weibchen der Gruppe 3

„Spontane Agonistik“ war der einzige Kontext, in dem das Verhältnis der Anzahl an Konflikten zwischen den Männchen zu derjenigen zwischen Männchen und Weibchen reziprok war. Der Unterschied zwischen den Männchen- und Männchen-Weibchen-Dyaden war in keinem der einzelnen Kontexte signifikant (Mann-Whitney-U-Test,  $n_1=3$ ,  $n_2=3$ ; siehe Anhang B, Tabelle 3).

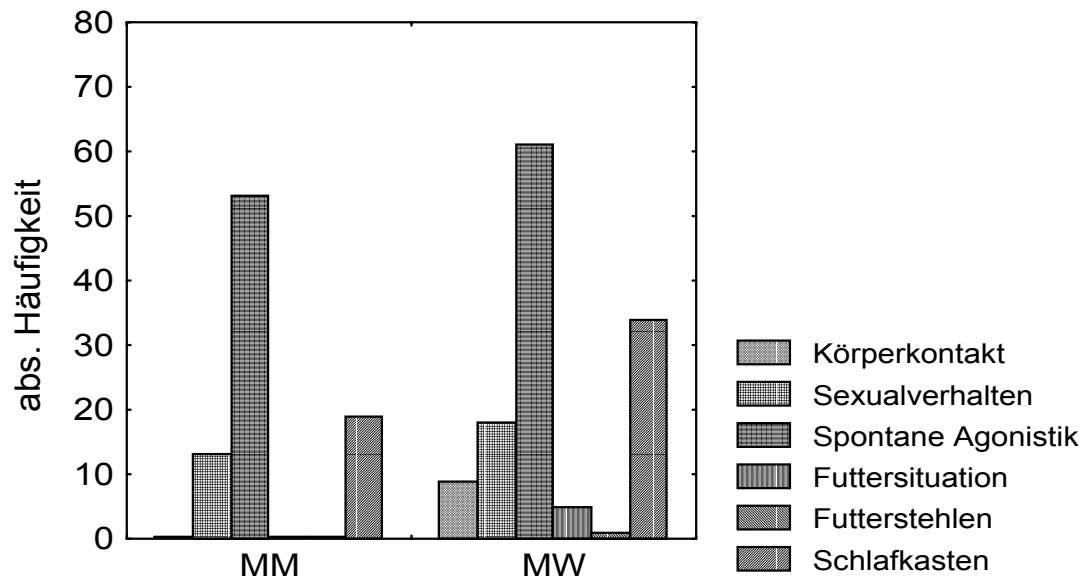


Abb. 26 Absolute Häufigkeit des agonistischen Verhaltens in den einzelnen Kontexten in Männchen-Dyaden und Männchen-Weibchen-Dyaden im „Östrus“ (MM: Männchen-Dyaden; MW: Männchen-Weibchen-Dyaden)

### Dominanzverhältnisse

#### a) Häufigkeit und Verteilung von aggressivem und submissivem Verhalten

Insgesamt verhielten sich die Männchen den Weibchen gegenüber viel häufiger submissiv (94,1%) als aggressiv (5,9%) (Tabelle 55). Am häufigsten zeigten die Männchen der Gruppe 3 aggressives und submissives Verhalten gegenüber den Weibchen.

Bezüglich der Dyaden-Kombination gab es in Gruppe 1 keine eindeutige Gewichtung, in Gruppe 2 fanden die meisten Auseinandersetzungen zwischen Rodriguez und Rapunzel statt, und in Gruppe 3 zwischen Rhodos und Rhapsodie. Während Rapunzel zum Zeitpunkt der Beobachtungen das östrische Weibchen war, war dies in Gruppe 3 Ruby, die aber deutlich weniger in agonistische Situationen involviert war.

Von den insgesamt 4 Konflikten, in denen sich die Männchen aggressiv verhielten, konnten sie 2 Konflikte für sich entscheiden und zwar jeweils im Kontext „Spontane Agonistik“. In einem Konflikt verhielt sich sowohl das Männchen als auch das

Weibchen aggressiv. Dies war in der Dyade Rhodos-Rhapsodie im Kontext „Spontane Agonistik“.

Tab. 55 Verteilung von aggressivem und submissivem Verhalten in den Männchen-Weibchen-Dyaden während des Abschnitts „Östrus“

agonistischer Kontext	absolute Häufigkeit	Aggressor M / W	Submissiv M / W
<i>Gruppe 1</i>			
Sexualkontakt	1	Joe:0 / Eva:1	Joe:1 / Eva:0
Spontane Agonistik	1	Joe:1 / Julia:0	Joe:0 / Julia:1
Schlafplatz	1	Gelo:0 / Eva:1	Gelo:1 / Eva:0
<b>Summe</b>	<b>3</b>	<b>M 1 / W 2</b>	<b>M 2 / W 1</b>
<i>Gruppe 2</i>			
Körperkontakt	1	Rodriguez:0 / Rz:1	Rodriguez:1 / Rz:0
Spontane Agonistik	19 1 1	Rodriguez:0 / Rz:10 Rodriguez:0 / Rs:0 Raffaello:0 / Rz:0	Rodriguez:19 / Rz:0 Rodriguez:1 / Rs:0 Raffaello:1 / Rz:0
Futtersituation	1	Rodriguez:0 / Rz:0	Rodriguez:1 / Rz:0
Futterstehlen	1	Rodriguez:1 / Rz:0	Rodriguez:0 / Rz:0
<b>Summe</b>	<b>24</b>	<b>M 1 / W 11</b>	<b>M 23 / W 0</b>
<i>Gruppe 3</i>			
Spontane Agonistik	27 1 10	Rhodos:1 / Rp:24 Rhodos:0 / Ru*:1 R4:1 / Rp:7	Rhodos:26 / Rp:1 Rhodos:1 / Ru*:0 R4:9 / Rp:1
Futtersituation	2	Rhodos:0 / Rp:2	Rhodos:2 / Rp:0
Schlafplatz	1	Rhodos:0 / Rp:1	Rhodos:1 / Rp:0
<b>Summe</b>	<b>41</b>	<b>M 2 / W 35</b>	<b>M 39 / W 2</b>
<b>Summe Gruppe 1-3</b>	<b>68</b>	<b>MM 4 / WW 48</b>	<b>MM 64 / WW 3</b>

Aggressor/Submissiv M/W: Absolute Häufigkeit an Konflikten, in denen sich ein Männchen oder Weibchen aggressiv bzw. submissiv verhielt; \*: östrisches Weibchen der Gruppe 3; kursiv: Anzahl Konflikte, die von einem Männchen entschieden wurden

#### b) Häufigkeit und Verteilung entschiedener Konflikte

Um den Anteil entschiedener Konflikte und seine Verteilung über die einzelnen Kontexte sowie zwischen den Geschlechtern untersuchen zu können, wurde zunächst der Anteil entschiedener Konflikte an der Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen berechnet und anschließend innerhalb dieses Anteils für jede Gruppe überprüft, wieviele der Konflikte jeweils von den Männchen bzw. Weibchen entschieden wurden. Die absolute Häufigkeit aufgetretener agonistischer Situationen und der Anteil an entschiedenen Konflikten beziehen sich auf die Kontexte

„Körperkontakt“, „Sexualkontakt“, „Spontane Agonistik“, „Futtersituation/Futterstehlen“ und „Schlafplatz“ während des Abschnitts „Östrus“.

Von insgesamt 128 Konflikten zwischen Männchen und Weibchen waren 63 Konflikte entschieden (Tabelle 56). Das entsprach einem Anteil von 49,2%. Von diesem Anteil wurden 95,2% von Weibchen und nur 4,8% von Männchen entschieden. Die meisten entschiedenen Konflikte (absolut und prozentual) traten in Gruppe 3 auf, die wenigsten in Gruppe 1, obwohl hier die Gesamtanzahl agonistischer Situationen zwischen denen der beiden anderen Gruppen lag. Relativ gesehen entschieden die Weibchen der Gruppe 2 die höchste Anzahl an Konflikten für sich, die der Gruppe 1 am wenigsten. In den Gruppen 2 und 3 war dementsprechend die Differenz der Anzahl entschiedener Konflikte zwischen Männchen und Weibchen hoch. In Gruppe 3 konnten die Männchen die meisten Konflikte für sich entscheiden.

Tab. 56 Anteile entschiedener Konflikte an der Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen zwischen Männchen und Weibchen während des Abschnitts „Östrus“

Gp.	Dyade	abs. H.	Entsch. MW (absolut)	Entsch. MW (%)	Entsch. M (absolut/%)	Entsch. W (absolut/%)
1	Joe-Jula	14	1	7,1	1/100	0/0
	Joe-Eva	17	1	5,9	0/0	1/100
	Gelo-Jula	0	0	0	0/0	0/0
	Gelo-Eva	7	1	14,3	0/0	1/100
<b>Summe</b>		<b>38</b>	<b>3</b>	<b>7,9</b>	<b>1/33,3</b>	<b>2/66,7</b>
2	Rodriguez-Rapunzel	27	22	81,5	0/0	22/100
	Rodriguez-Rosalie	3	1	33,3	0/0	1/100
	Raffaello-Rapunzel	2	1	50	0/0	1/100
	Raffaello-Rosalie	0	0	0	0/0	0/0
<b>Summe</b>		<b>32</b>	<b>24</b>	<b>75</b>	<b>0/0</b>	<b>24/100</b>
3	Rhodos-Rhapsodie	40	27	67,5	1/3,7	26/96,3
	Rhodos-Ruby *	2	1	50	0/0	1/100
	R4-Rhapsodie	15	8	53,3	1/12,5	7/87,5
	R4-Ruby *	1	0	0	0/0	0/0
<b>Summe</b>		<b>58</b>	<b>36</b>	<b>62,1</b>	<b>2/5,6</b>	<b>34/94,4</b>
<b>Summe Gruppe 1- 3</b>		<b>128</b>	<b>63</b>	<b>49,2</b>	<b>3/4,8</b>	<b>60/95,2</b>

Gp.: Gruppe; abs.H.: absolute Häufigkeit; Entsch. MW (absolut/%) : Anteil entschiedener Konflikte an der Gesamthäufigkeit; Entsch. M/W (absolut/%) : Anteil entschiedener Konflikte der Männchen bzw. der Weibchen; \*: östrisches Weibchen der Gruppe 3

Um zu untersuchen, ob zwischen Männchen und Weibchen soziale Dominanz bestand und ob sich die in Gruppe 1 existente Rangfolge zwischen den Männchen in den Auseinandersetzungen zwischen den Geschlechtern widerspiegelt, wurde zunächst die Richtung der Aggression in den entschiedenen Konflikten überprüft.

In den Männchen-Weibchen-Dyaden waren mit einer Ausnahme (Joe, Gruppe 1) insgesamt gesehen die Weibchen die Gewinner entschiedener Konflikte, sie dominierten damit die Männchen (Tabelle 57). Die absolute Häufigkeit der entschiedenen Konflikte variierte jedoch in den drei Gruppen. In Gruppe 1 konnte keine Dominanz zwischen Männchen und Weibchen bestimmt werden. Zwar entschied Eva zwei Konflikte für sich, die an ihrem ersten Östrustag beobachtet wurden, sie wurden jedoch mit zwei verschiedenen Partnern und in unterschiedlichen Kontexten ausgetragen, so daß die Dominanzverhältnisse ungeklärt blieben. In Gruppe 2 dominierten ein Weibchen beide Männchen. Raffaello hatte bis auf zwei Konflikte keine aggressiven Auseinandersetzungen mit den Weibchen. In Gruppe 3 dominierte nur das nicht-östrische Weibchen beide Männchen, während die östrische Ruby insgesamt drei Auseinandersetzungen hatte und davon nur einen Konflikt für sich entscheiden konnte.

Tab. 57 Richtung des aggressiven Verhaltens in den entschiedenen Konflikten

Gruppe	Dauer (Tage)	abs. Häufigkeit <sup>“</sup>	abs. Häufigkeit <sup>°</sup>	Aggressor: n entsch.Konfl.	Dominanztage
1	3	38	3	Joe: 1 Eva: 2	-
2	3	32	24	Rapunzel: 20	Rapunzel: 3
3	3	58	36	Rhapsody: 33 Ruby: 1 *	Rhapsody: 3/2

Dominanztage: Anzahl der Tage, an denen Dominanz festgestellt wurde gegenüber Interaktionspartnern (n); abs. Häufigkeit<sup>“/°</sup>: Gesamtanzahl an Konflikten<sup>“</sup> bzw. Anzahl entschiedener Konflikte<sup>°</sup>; \*: östrisches Weibchen der Gruppe 3

#### 4.3.4.3 Sexualverhalten

Sexualverhalten zwischen Männchen kam im Abschnitt „Östrus“ gar nicht vor. Sexualverhalten zwischen Männchen und Weibchen trat in allen Gruppen während

des Abschnitts „Östrus“ auf. Die Verteilung der insgesamt erfaßten 45 sexuellen Interaktionen wird in Tabelle 58 für die drei Versuchsgruppen über die drei ersten Östrustage der Weibchen dargestellt. Die häufigsten sexuellen Kontakte wurden in Gruppe 1, und dort zwischen Joe und Julia bzw. Joe und Eva an deren jeweiligem ersten Östrustag beobachtet. In Gruppe 2 kam es nur am ersten Östrustag des Weibchens zu sexuellen Kontakten zwischen Rodriguez sowohl mit dem östrischen als auch mit dem nicht-östrischen Weibchen. In Gruppe 3 fanden die wenigsten Kontakte statt, und zwar ebenfalls am ersten Tag des Abschnitts „Östrus“, jedoch nur mit dem nicht-östrischen Weibchen. An diesem ersten Tag beschnupperte Rhodos zudem jeweils einmal das Genitale von Rapunzel bzw. Ruby.

Tab. 58 Verteilung des Sexualverhaltens über die einzelnen Östrustage der Weibchen

Gp.	Dyade	Total	Tg1 Ö1	Tg2 Ö1	Tg3 Ö1°
1	Joe-Jula	25	4/21/4	-	-
	Joe-Eva	14	-/2/1	-	-/12/-
2	Rodriguez-Rz.	4	4/-/-	-	-
	Rodriguez-Rs.	1	1/-/-	-	-
3	Rhodos-Rp.	1	1/-/-	-	-

Gp.: Gruppe; Tg1 Ö1: Tag 1 des Östrus des ersten Weibchens; Tg3 Ö1°: Tag 3 des Östrus des ersten Weibchens = Tag 1 des Östrus des zweiten Weibchens (nur in Gruppe 1); dreifache verbundene Zahlen: absolute Häufigkeit Aufreiten/ Kopulationsversuche/ Kopulationen

Sexualverhalten trat in den Kontexten „Körperkontakt“ und „Schlafplatz“ auf (Tabelle 59). Kopulationsversuche und Kopulationen fanden nur in Gruppe 1 statt, wohingegen die Verhaltenseinheit „Aufreiten“ in allen drei Gruppen beobachtet werden konnte. In allen drei Gruppen war nur jeweils eines der beiden Männchen sexuell aktiv, in Gruppe 1 war es das dominante Männchen. Von allen sechs Männchen war Joe damit das sexuell aktivste und paarte sich als einziger erfolgreich mit beiden östrischen Weibchen. Im Anschluß an die Kopulationen zwischen ihm und den beiden Weibchen wurden bei diesen Samenpfropfen (*seminal plugs*) in der Vagina gefunden. Er war auch der Vater der beiden später geborenen Jungtiere dieser Weibchen (RADESPIEL 2002).

Tab. 59 Verteilung des Sexualverhaltens auf die einzelnen Kontexte

Gruppe	Dyade	abs. H. Körperkt.	abs. H. Schlafplatz	Median n = 4	Aufreiten	Kopulat.- versuch	Kopula- tionen
1	Joe-Gelo	0	0	-	0	0	0
	Joe-Jula	25	0	7	4	21	4
	Joe-Eva	2	12		0	14	1
<b>Summe</b>		<b>0/27</b>	<b>0/12</b>		<b>0/4</b>	<b>0/35</b>	<b>0/5</b>
2	Rodr.-Raffaello	0	0	-	0	0	0
	Rodriguez-Rz.	4	0	0,5	4	0	0
	Rodriguez-Rs.	1	0		1	0	0
<b>Summe</b>		<b>0/5</b>	<b>0/0</b>		<b>0/5</b>	<b>0/0</b>	<b>0/0</b>
3	Rhodos-R4	0	0	-	0	0	0
	Rhodos-Rp.	1	0	0	1	0	0
<b>Summe</b>		<b>0/1</b>	<b>0/0</b>		<b>0/1</b>	<b>0/0</b>	<b>0/0</b>

abs.H.: absolute Häufigkeit; Körperkt.: Körperkontakt; Median n=4: Median für 4 Männchen-Weibchen-Dyaden je Gruppe; Kop.versuch: Kopulationsversuch; Summe: jeweils für Männchen/Männchen-Weibchen

### Gestörte und ungestörte Paarungen

Am Tag 1 des Östrus von Jula verliefen 9 von 25 Sexualkontakten zwischen ihr und dem dominanten Männchen Joe ungestört (Tabelle 60). 16 der Kontakte waren gestört. Von den Sexualkontakten zwischen Joe und Eva wurden rund 43% der Kontakte unterbrochen, davon sechs Mal im Schlafkasten. Gestört wurden diese Kontakte ausschließlich von dem subdominanten Männchen Gelo, indem er sich dem betreffenden Weibchen näherte, u.a. bis an die Öffnung des Schlafkastens, und daraufhin von Joe vertrieben wurde. In der Regel kehrte Joe anschließend sofort wieder zum Weibchen zurück und nahm erneut sexuellen Kontakt auf. Insgesamt verliefen 43,6% aller Paarungen von Joe ungestört und 56,4% gestört.

Tab. 60 Einfluß von Dominanz auf die Anzahl gestörter und ungestörter Paarungen in Gruppe 1 während des weiblichen Östrus

Dyade	ungestörtes Sexualverhalten	gestörtes Sexualverhalten	Störungen durch
Joe-Jula	9 (36%)	16 (64%)	Gelo
Joe-Eva	2/6 (57,1%)	-/6 (42,9%)	Gelo

verbundene Zahlen: Häufigkeiten jeweils im Kontext „Körperkontakt“/„Schlafplatz“

In den beiden anderen Gruppen kam es nur zum Aufreiten zwischen zwei heterosexuellen Partnern. Diese Kontakte verliefen ungestört.

#### 4.3.4.4 Affiliatives Verhalten

##### Affiliatives Verhalten zwischen Männchen

Tabelle 61 stellt die absoluten Häufigkeiten der verschiedenen affiliativen Verhaltensweisen für die einzelnen Männchen-Dyaden dar. Während des Abschnitts „Östrus“ kam es gegenüber dem Abschnitt „Nicht-Östrus“ in allen Gruppen zu einem starken Rückgang an affiliativem Verhalten. Affiliative Kontakte zwischen Männchen traten während des Östrus der Weibchen insgesamt achtmal (Minimum 0, Maximum 7, Median 1, n=3) und nur in den Gruppen 1 und 2 auf. Sie fanden, wie im weiblichen Nicht-Östrus, vor allem zwischen den Brüdern statt (Gruppe 2). Wie in der Abwesenheit von Weibchen trat insgesamt gesehen Schnupperverhalten am häufigsten auf. „Allogrooming“ und Spielverhalten kamen im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ nicht vor. Alle affiliativen Verhaltensweisen traten im Kontext „Körperkontakt“ auf. Nur einmal wurde Kontaktsitzen in der Dyade 2 am Futternapf beobachtet.

Tab. 61 Vorkommen des affiliativen Verhaltens zwischen den Männchen aus vier Kontexten während des weiblichen Östrus

Gruppe	Dyade	gesamt	sn	Kontaktsitzen	groom.	Spielen
1	Joe-Gelo	1	1	0	0	0
2	Rodr.-Raff.	7	4	3	0	0
3	Rhodos-R4	0	0	0	0	0
<b>Summe</b>		<b>8</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Rodr.-Raff.: Rodriguez-Raffaello; sn: ein- und gegenseitiges Beschnuppern; groom.: Aufforderung zum Allogrooming und Allogrooming

Bezüglich der Aktivitätsmuster gab es Unterschiede zwischen den Männchen (Tabelle 62). Im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ setzte sich das für den Abschnitt „Nicht-Östrus“ beschriebene Muster nicht fort. Nur in Gruppe 2 war Rodriguez wieder das aktivere Männchen, das häufiger Kontakt aufnahm und seinen Partner beschnupperte.

Im Abschnitt „Östrus“ bestand kein eindeutiger Zusammenhang zwischen der Häufigkeit der Kontaktaufnahme und des Kontaktabbruchs durch das selbe Männchen.

Tab. 62 Verteilung affiliativer Verhaltensweisen über die einzelnen Männchen

Gruppe	Dyade	sn	sn $\infty$	L	gro*	gro°	Spielen	Aufn.	Ende
1	Joe-Gelo	0	1	0	0	0	0	0-1	1-0
2	Rodriguez-Raffaello	4-0	0	3	0	0	0	5-1	6-0
3	Rhodos-R4	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Summe</b>		<b>4-0</b>	<b>1</b>	<b>3</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>5-2</b>	<b>7-0</b>

sn: ein Tier beschnuppert ein anderes Tier; sn  $\infty$ : zwei Tiere beschnuppern sich gegenseitig; L: Kontaktsitzen; gro\*: Aufforderung zum Allogrooming; gro°: ein Tier groomt ein anderes Tier; Aufn.: Kontaktaufnahme durch ein Tier; Ende: Kontaktabbruch durch ein Tier; verbundene Zahlen: das linke - das rechte Männchen unter „Dyade“

### Affiliatives Verhalten zwischen Männchen und Weibchen

In die Tabelle 63 und Abbildung 27 wurden alle Ereignisse aufgenommen, bei denen ein Tier zu einem anderen einen affiliativen Kontakt aufnahm, unabhängig davon, ob dieser Kontakt affiliativ oder agonistisch endete. Die Anzahl an Kontakten aus den einzelnen Kontexten wurde zusammengefaßt.

In den heterosexuellen Dyaden wurden insgesamt 66 affiliative Kontakte beobachtet, also deutlich mehr, als in den unisexuellen Dyaden im gleichen Beobachtungsabschnitt. Der Unterschied war aber nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test:  $Z=-1,09$ ,  $p=0,28$ ,  $n_1=3$ ,  $n_2=3$ ). Die meisten Kontakte traten in Gruppe 1 auf, und zwar jeweils zwischen Joe bzw. Gelo und dem Weibchen Eva. In Gruppe 2 hatte Raffaello häufiger affiliativen Kontakt zu den Weibchen, darunter besonders zu dem östrischen Weibchen. Die wenigsten affiliativen Kontakte wurden in Gruppe 3 beobachtet, sie fanden zudem nur mit dem nicht-östrischen Weibchen statt. In der Regel waren es die Männchen, die Kontakt zu den Weibchen aufnahmen und diesen dann auch wieder abbrachen.

Tab. 63 Gesamthäufigkeit des affiliativen Verhaltens in den Männchen-Weibchen-Dyaden während des Abschnitts „Östrus“

Gruppe	Dyade	abs. Häufigkeit	Summe	Median
1	Joe-Jula	6	37	8
	Joe-Eva	18		
	Gelo-Jula	3		
	Gelo-Eva	10		
2	Rodriguez-Rapunzel	6	23	5
	Rodriguez-Rosalie	4		
	Raffaello-Rapunzel	12		
	Raffaello-Rosalie	1		
3	Rhodos-Rhapsodie	3	6	1,5
	Rhodos-Ruby *	0		
	R4-Rhapsodie	3		
	R4-Ruby *	0		
<b>Summe</b>		<b>66</b>		

abs. Häufigkeit: absolute Häufigkeit; \*: östrisches Weibchen der Gruppe 3

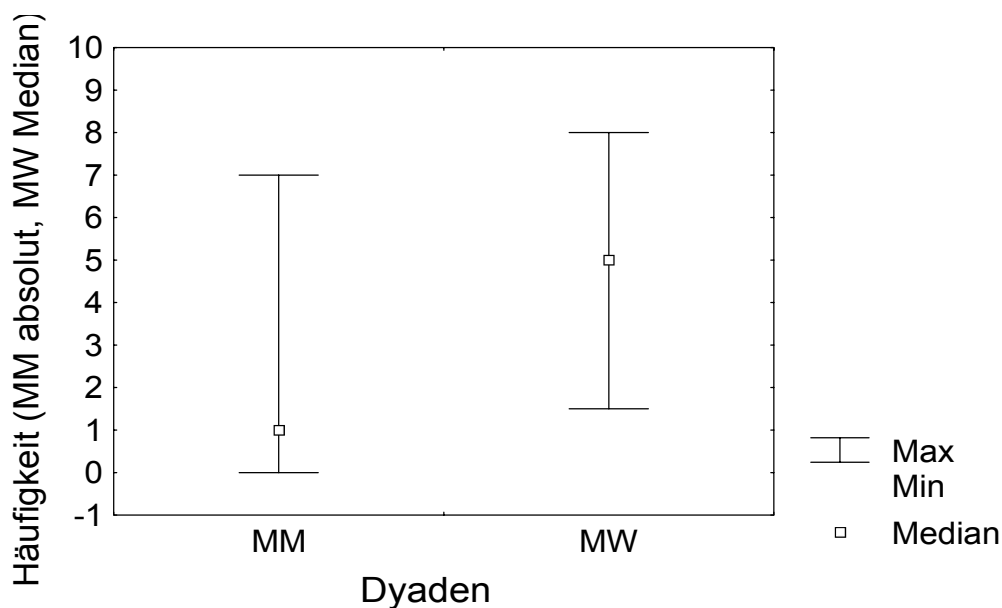


Abb. 27 Gesamthäufigkeit an affiliativem Verhalten im weiblichen Östrus (MM: Männchen-Dyaden; MW: Männchen-Weibchen-Dyaden)

Anschließend wurde geprüft, wie die Häufigkeiten des affiliativen Verhaltens zwischen Männchen und Weibchen über die einzelnen Kontexte verteilt waren, und ob es hierbei Schwerpunkte für die einzelnen Dyaden gab. Die Daten repräsentieren die Summe der absoluten Häufigkeiten aus diesen beiden Kontexten und sind nacheinander für die Kontexte „Körperkontakt“/„Schlafplatz“ jeweils für das

Männchen - das Weibchen dargestellt (Tabelle 64). Affiliative Kontakte wurden im Abschnitt „Östrus“ nur in den Kontexten „Körperkontakt“ und „Schlafplatz“ beobachtet. Während in der Gruppe 1 affiliatives Verhalten öfter im Kontext „Schlafplatz“ als im „Körperkontakt“ beobachtet wurde, war dies in den Gruppen 2 und 3 genau umgekehrt.

Mit Ausnahme der Gruppe 2 waren es ausschließlich die Männchen, die innerhalb der Männchen-Weibchen-Interaktionen Kontakt zu den Weibchen aufnahmen. Sie beendeten den Kontakt auch am häufigsten. Unter den Verhaltenseinheiten wurde am häufigsten ein- bzw. gegenseitiges Beschnuppern beobachtet. Während in den Gruppen 1 und 3 nur die Männchen die Weibchen beschnupperten, wurde diese Verhaltenseinheit in Gruppe 2 auch bei den beiden Weibchen gegenüber den Männchen beobachtet.

Tab. 64 Verteilung der affiliativen Verhaltensweisen zwischen Männchen und Weibchen über die Verhaltenskontexte im Abschnitt „Östrus“

Gp.	Dyade	gesamt	sn	sn $\infty$	Kontsitz.	gro°	Aufn.	Ende
1	Joe-Jula	6	2/3-0	1/0	0	0	3/3-0	1/2-2/1
	Joe-Eva	18	6/11-0	0	0	1	6/12-0	1/12-5/0
	Gelo-Jula	3	3/0-0	0	0	0	3/0-0	1/0-2/0
	Gelo-Eva	10	4/2-0	1/3	0	0	5/5-0	1/5-4/0
<b>Summe</b>		<b>37</b>	<b>31-0</b>	<b>5</b>	<b>0</b>	<b>1</b>	<b>37-0</b>	<b>23-14</b>
2	Rodriguez-Rz.	6	3/0-0/1	1/1	0	0	4/1-0/1	4/1-0/1
	Rodriguez-Rs.	4	2/0-0	2/0	0	0	4/0-0	4/0-0
	Raffaello-Rz.	12	3/0-4/0	2/0	1/0	0-2/0	1/0-4/0	1/0-4/0
	Raffaello-Rs.	1	0-1/0	0	0	0	0-1/0	0-1/0
<b>Summe</b>		<b>23</b>	<b>8-6</b>	<b>6</b>	<b>1</b>	<b>0-2</b>	<b>10-6</b>	<b>10-6</b>
3	Rhodos-Rp.	3	2/1-0	0	0	0	2/1-0	1/1-1/0
	R4-Rp.	3	3/0-0	0	0	0	3/0-0	3/0-0
<b>Summe</b>		<b>6</b>	<b>6-0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>6-0</b>	<b>5-1</b>

Gp.: Gruppe; Rz.: Rapunzel; Rs.: Rosalie; Rp.: Rhapsodie; sn/sn  $\infty$ : ein- und gegenseitiges Beschnuppern; Kontsitz.: Kontaktsitzen; gro°: Allogrooming; Aufn.: Kontaktaufnahme; Ende: Kontaktabbruch; verbundene Zahlen: Männchen-Weibchen

Da Sexualverhalten nur am ersten Tag eines weiblichen Östrus beobachtet wurde, ist zu erwarten, daß affiliatives Verhalten, vor allem Schnupperkontakte, zwischen Männchen und Weibchen ebenfalls gehäuft an diesem Tag auftrat. Um dies zu überprüfen, wurde die Verteilung des affiliativen Verhaltens für jeden Tag des

Abschnitts „Östrus“ und jede Dyadenkombination tabellarisch dargestellt (Tabelle 65).

Mit Ausnahme der Dyaden Joe-Eva und Gelo-Eva lag der Schwerpunkt des affiliativen Verhaltens auf dem ersten Tag eines weiblichen Östrus. An diesen Tagen bestanden die Kontakte zudem fast ausschließlich aus „Beschnuppern“. Zum zweiten und dritten Tag hin sank die Anzahl an Kontakten. Nur in den bereits genannten Dyaden beschnupperten sich die beiden jeweiligen Tiere vor dem ersten Östrustag von Eva häufiger als an diesem selbst. Ein Zusammenhang zwischen „Kontaktsitzen“, „Allogrooming“ und dem ersten Östrustag eines Weibchens schien nicht zu bestehen.

Tab. 65 Verteilung des affiliativen Verhaltens zwischen Männchen und Weibchen über die einzelnen Östrustage

Gp.	Dyade	Tg1				Tg2				Tg3			
		total	sn	K	gro°	total	sn	K	gro°	total	sn	K	gro°
1	Joe-Jula	3	3	0	0	2	2	0	0	1	1	0	0
	Joe-Eva	2	2	0	0	11	11	0	0	5	4	0	1
	Gelo-Jula	2	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0
	Gelo-Eva	5	5	0	0	3	3	0	0	2	2	0	0
<b>Summe</b>		<b>12</b>	<b>12</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>16</b>	<b>16</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>9</b>	<b>8</b>	<b>0</b>	<b>1</b>
2	Rodriguez-Rz.	4	4	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0
	Rodriguez-Rs.	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Raffaello-Rz.	3	2	1	0	7	5	0	2	2	2	0	0
	Raffaello-Rs.	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Summe</b>		<b>12</b>	<b>11</b>	<b>1</b>	<b>0</b>	<b>8</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>2</b>	<b>0</b>	<b>0</b>
3	Rhodos-Rp.	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	R4-Rp.	3	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Summe</b>		<b>6</b>	<b>6</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0</b>

Gp.: Gruppe; Tg: Tag des weiblichen Östrus; sn: Schnuppern; K: Kontaktsitzen; gro°: Allogrooming

#### 4.3.5 Einfluß von Alter und Östrus auf Körpergewicht und Hodenvolumen

Die in Tabelle 66 aufgeführten Werte stellen die Mittelwerte und die Standardabweichung für die Männchen jeder Altersstufe über vier Meßzeitpunkte dar. Drei der Männchen (Joe=6 Jahre, Gelo=4 Jahre, Raffaello=3 Jahre) waren vor dem 15.07.97 gestorben. Daher betrug die Stichprobengröße der dreijährigen

Männchen am 15.07.97 n=3. Die über den Spearman-Rang-Korrelationskoeffizienten ermittelten Ergebnisse sind in Tabelle 67 und Abbildung 28 dargestellt.

Für den Nicht-Östrus der Weibchen konnte keine signifikante Korrelation zwischen den genannten Parametern festgestellt werden. Der sechsjährige Joe hatte zwar ein höheres Körpergewicht und ein größeres Hodenvolumen als der vierjährige Gelo, die jeweiligen Meßwerte lagen jedoch zwischen denjenigen der Männchen aus den anderen Altersklassen. Unter den Männchen aus der Hannoveraner Zucht wies das älteste Tier, der siebenjährige Kali, im Nicht-Östrus der Weibchen das höchste Körpergewicht und das größte Hodenvolumen auf. Die Gruppe der dreijährigen Männchen aus der Pariser Zucht wich aufgrund ihres konstitutionsbedingten schwereren Körpergewichts und Hodenvolumens von den Werten der anderen Männchen deutlich ab.

Auch für den Abschnitt „Östrus“ konnte keine signifikante Beziehung zwischen dem Alter der Männchen und ihren physischen Parametern nachgewiesen werden. Körpergewicht und Hodenvolumen von Joe lagen über den Werten der vierjährigen Männchen, jedoch unter den Medianwerten der zwei- und dreijährigen Männchen. Es bestand keine Asymmetrie bezüglich des Körpergewichts und Hodenvolumens auf seiten des Abschnitts „Östrus“. Die Mediane im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ lagen teils über und teils unter den Medianen im Abschnitt „Nicht-Östrus“.

Eine signifikante Beziehung zwischen Alter und Körpermerkmalen bestand am Ende der Paarungssaison (Juli 1997). Danach hatten ältere Männchen ein höheres Körpergewicht und ein größeres Hodenvolumen als jüngere Männchen.

Tab. 66 Medianwerte von Körpergewicht und Hodenvolumen der verschiedenen Altersklassen während des Nicht-Östrus und Östrus der Weibchen sowie zu Beginn und am Ende der Paarungssaison

Alter	n	Gp.	18.2./	18.2./	Nicht-	Östrus	Östrus		15.7./	15.07.97
			19.2.97	19.2.97	KGW	HV	KGW	HV	KGW	HV
7	1	5	105,2	635,94	76,4	2998,1	-	-	84,2	3586,66
6	1	1	75	580,16	65,7	2411,5	68,3	2386,1	-	-
5	1	5	66,5	384,65	69,2	2646,1	-	-	73,1	3660,36
4	1	1	87,8	330,8	62,5	1928,4	60,2	1736,7	-	-
3	4	2, 3	131,9 ± 9,51	0 ± 55,73	107,2 ± 19,65	3855,8 ± 1097,08	98,8 ± 12,02	4511,8 ± 1447,17	83,7 ± 6,4	2008,18 ± 1885,41
2	3	6	63,5 ± 18,24	586,1 ± 379,19	64,9 ± 5,92	2755,1 ± 456,22	68,8 ± 4,41	2540,9 ± 213,85	64 ± 5,75	0 ± 140,42
1	2	4	56,35 ± 3,61	0	61,8 ± 1,7	2471,3 ± 416,98	-	-	62,25 ± 1,06	1044,1 ± 1476,57

n: Anzahl Männchen pro Gruppe; Gp.: Gruppe; KGW: Körpergewicht (g); HV: Hodenvolumen (mm<sup>3</sup>); ±: Standardabweichung

Tab. 67 Beziehung zwischen Alter und physischen Merkmalen während des Nicht-Östrus und Östrus der Weibchen sowie zu Beginn und am Ende der Reproduktionssaison

Kategorie	R	t(n-2)	p	n
<i>Februar</i>				
Alter + Körpergewicht	0,47	1,77	0,104	13
Alter + Hodenvolumen	0,29	1,01	0,33	13
<i>Nicht-Östrus</i>				
Alter + Körpergewicht	0,39	1,39	0,19	13
Alter + Hodenvolumen	0,06	0,19	0,86	13
<i>Östrus</i>				
Alter + Körpergewicht	-0,05	-0,14	0,89	9
Alter + Hodenvolumen	-0,18	-0,48	0,65	9
<i>Juli</i>				
Alter + Körpergewicht	0,8	3,74	0,0057*	10
Alter + Hodenvolumen	0,64	2,38	0,0446*	10

n: Anzahl Männchen pro Zeitabschnitt

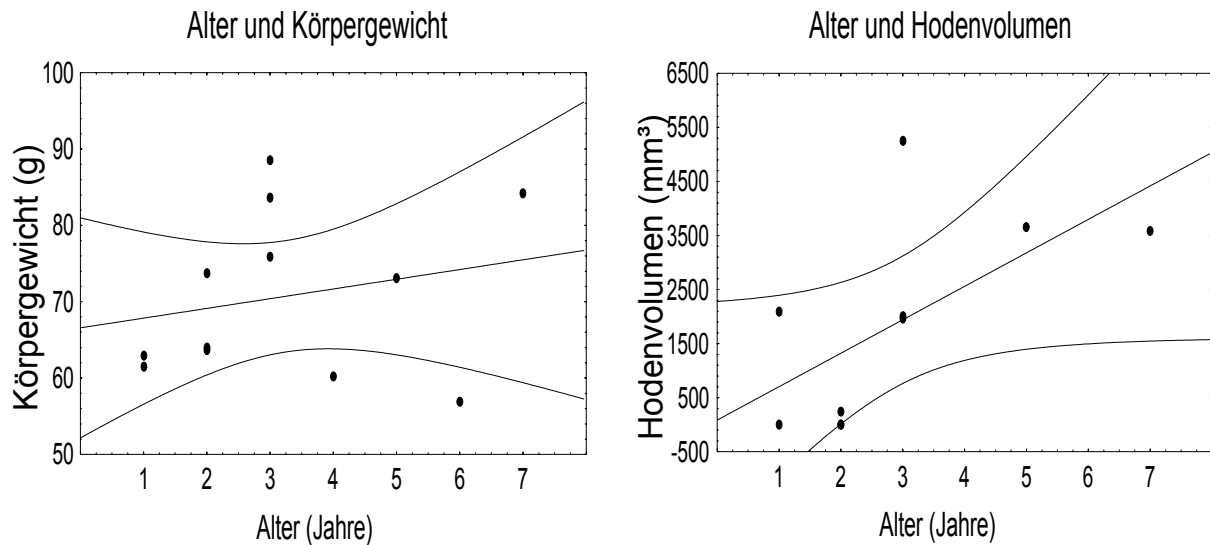


Abb. 28 Beziehung zwischen Alter und Körpergewicht bzw. Hodenvolumen am Ende der Paarungssaison (Juli 1997)

#### 4.3.6 Einfluß der Versuchssituation auf die Intervallhäufigkeit

Für beide Zeitabschnitte wurde das Signifikanzniveau nach Durchführung der Tests auf den Wert von  $p=0,005$  angepaßt.

Die Ergebnisse des Vergleichs der Männchen-Dyaden ohne Weibchen mit den einzelnen Männchen ist in Tabelle 68 dargestellt. Es bestanden keine signifikanten Abweichungen zwischen den Intervallhäufigkeiten und der erwarteten Verteilung der einzelnen Verhaltensweisen. Hohe Übereinstimmung mit den erwarteten Werten gab es dafür bei der Verhaltenseinheit „Beobachten“, d.h. Männchen in unisexuellen Paaren und einzeln gehaltene Männchen verbrachten etwa gleich viel Zeit mit dieser Verhaltensweise.

Tab. 68 Ergebnisse des  $\chi^2$ -Test für das Aktivitätsbudget der einzeln gehaltenen Männchen und der Männchen-Dyaden ohne Weibchen („Nicht-Östrus“)

Verhaltenseinh.	$\chi^2$ -Wert	p	Verhaltenseinh.	$\chi^2$ -Wert	p	n	df
Beobachten	0,008	0,93	Ruhen unter Papier	4,0	0,05	n1 = 10 n2 = 3	1
Futternapf	0,4	0,53	Lokomotion	2,47	0,12		
Autogrooming	0,8	0,37	Stereotypie	4,32	0,04		
Ruhen	1,77	0,18	Schlafkasten	1,78	0,18		

Verhaltenseinh.: Verhaltenseinheit; n1/n2: Anzahl Männchen in Paaren/ einzeln gehalten; \*: signifikant

Während des Beobachtungsabschnitts „Östrus“ unterschieden sich die Männchen in heterosexuellen Gruppen von einzeln gehaltenen Männchen signifikant hinsichtlich der Zeitanteile für „Stereotypie“ und "Ruhen" (Tabelle 69). Männchen in Gruppen zeigten weniger stereotypes Verhalten und verbrachten weniger Zeit mit "Ruhen" als erwartet. Einzelne Männchen verbrachten dagegen mehr Zeit mit stereotypem Verhalten und auch mehr Zeit mit "Ruhen" als erwartet.

Hohe Übereinstimmung der beobachteten mit den erwarteten Werten bestand für die Verhaltenskategorie „Ruhen unter Papier“.

Tab. 69 Ergebnisse des  $\chi^2$ -Test für das Aktivitätsbudget der einzeln gehaltenen Männchen und der Männchen-Dyaden mit Weibchen („Östrus“)

Verhaltenseinh.	$\chi^2$ -Wert	p	Verhaltenseinh.	$\chi^2$ -Wert	p	n	df
Beobachten	0,61	0,43	Ruhen unter Papier	0,09	0,77	n1 = 10 n2 = 3	1
Futternapf	0,17	0,68	Lokomotion	2,58	0,12		
Autogrooming	2,52	0,11	Stereotypie	8,65	0,0032*		
Ruhen	19,16	0,000012*	Schlafkasten	3,71	0,05		

Verhaltenseinh.: Verhaltenseinheit; n1/n2: Anzahl Männchen der Paare/ einzeln gehalten; \*: signifikant

#### 4.3.7 Einfluß von Weibchen auf das Verhalten der Männchen in sozialen Konstellationen

##### Dominanzverhältnisse in Männchen-Dyaden

Joe zeigte in Bezug auf die Gesamthäufigkeit agonistischer Situationen während des Abschnitts „Östrus“ (75,9%) mehr aggressives Verhalten als während des Abschnitts „Nicht-Östrus“ (36,4%). Bei Gelo war das Verhältnis umgekehrt (0% im „Östrus“ zu 36,4% im „Nicht-Östrus“).

In Anwesenheit von Weibchen wurde somit die Verteilung von aggressivem und submissivem Verhalten auf die Männchen insgesamt eher asymmetrisch, während sie zwischen den Männchen einer Dyade im Abschnitt „Nicht-Östrus“ eher symmetrisch war.

#### 4.3.8 Beziehung zwischen Alter, Verwandtschaft und Verhalten der Männchen

##### Einfluß von Alter auf agonistisches, sexuelles und affiliatives Verhalten

In Tabelle 70 sind die Ergebnisse der Korrelationsanalyse zwischen dem Alter der Männchen in sozialen Konstellationen und den einzelnen Verhaltenskontexten aufgeführt. Da der Stichprobenumfang im Abschnitt „Nicht-Östrus“ zu klein war, konnte die Korrelation nur für den Abschnitt „Östrus“ innerhalb der Männchen-Weibchen-Dyaden berechnet werden. Es bestand ein Trend hinsichtlich der Korrelation zwischen dem Alter der Männchen und der Häufigkeit des affiliativen Verhaltens (Spearman-Rang-Korrelationskoeffizient,  $n=6$ ): Je jünger die Männchen waren, desto weniger häufig trat affiliatives Verhalten auf (Abbildung 29).

Tab. 70 Ergebnisse der Korrelation zwischen Alter und Verhalten der Männchen

Verhalten	Männchen-Weibchen-Dyaden			
	n	R	t(n-2)	p
Gesamthäufigkeit Agonistik	6	-0,1	-0,2	0,85
Sexualverhalten	6	-0,36	-0,77	0,48
Affiliatives Verhalten	6	-0,78	-2,52	0,065°

°: Trend

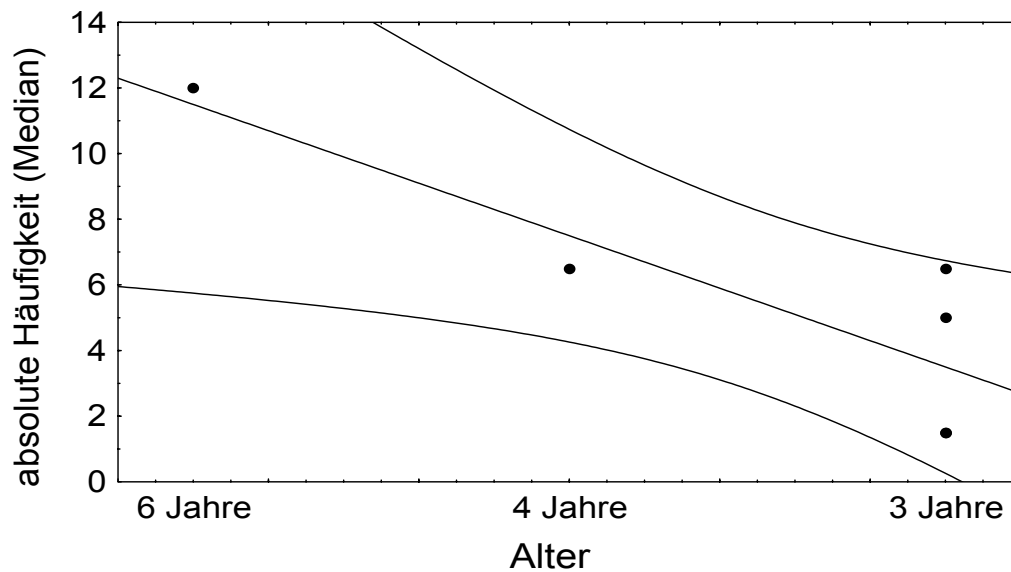


Abb. 29 Korrelation zwischen Alter und Häufigkeit an affiliativem Verhalten in den Männchen-Weibchen-Dyaden

#### Einfluß von Verwandtschaft auf agonistisches, sexuelles und affiliatives Verhalten

Eine Korrelationsanalyse konnte für den Einfluß von Verwandtschaft auf das direkte Sozialverhalten infolge des geringen Stichprobenumfangs nicht durchgeführt werden. Statt dessen wurden die absoluten Häufigkeiten und die aus diesen errechneten Medianwerte miteinander verglichen. Bezogen auf die Mediane wurde zwischen verwandten Männchen in Abwesenheit von Weibchen insgesamt mehr direktes Sozialverhalten beobachtet als während des weiblichen Östrus (Tabelle 71). Besonders auffällig war der Unterschied bezüglich des affiliativen Verhaltens zwischen verwandten und nicht-verwandten Männchen im Abschnitt „Nicht-Östrus“: Verwandte Männchen verhielten sich mehr als doppelt so oft affiliativ gegenüber ihrem Partner wie nicht-verwandte Männchen. Während des Östrus der Weibchen trat zwischen nicht-verwandten Männchen siebzehnmal häufiger agonistisches Verhalten auf als zwischen verwandten Männchen. Im Vergleich zum Abschnitt „Nicht-Östrus“ verhielten sich nicht-verwandte Männchen in Anwesenheit von Weibchen häufiger agonistisch und zeigten weniger affiliatives Verhalten zueinander als im Abschnitt „Nicht-Östrus“. Bei verwandten Männchen nahmen alle drei

Parameter ab. In beiden Gruppen kam es teilweise zu einer Verschiebung der Häufigkeiten hin zu den Männchen-Weibchen-Dyaden.

Tab. 71 Ergebnisse der Korrelation zwischen Verwandtschaft und Verhalten der Männchen

Abschnitt	nicht-verwandte Männchen		n (MM/MW)	verwandte Männchen		n (MM/MW)
	MM	MW		MM	MW	
<i>Nicht-Östrus</i>						
Agonistik, ges.	13/2	-	3/0	13/6,5	-	2/0
Sexualverhalten	4/0	-		4/2	-	
Affiliatives Verh.	59/18	-		113/56,5	-	
<i>Östrus</i>						
Agonistik, ges.	85/42,5	96/10,5	2/8	0	32/2,5	1/4
Sexualverhalten	0	40/0,5		0	5/0,5	
Affiliatives Verh.	1/0,5	43/3		7	23/5	

MM: Männchen-Dyaden; MW: Männchen-Weibchen-Dyaden; ges.: gesamt; n: Anzahl Männchen-Dyaden/Männchen-Weibchen-Dyaden pro Zeitabschnitt; verbundene Zahlen: Summe absolut/Median

## 5. Diskussion

### 5.1 Entwicklung einer nicht-invasiven Methode zur Hormonbestimmung

Zu den Zielen dieser Arbeit gehörten die Entwicklung einer nicht-invasiven endokrinologischen Meßmethode zur Quantifizierung von Steroidhormonen in den Faeces männlicher Mausmakis sowie die Beantwortung von Fragen zur Wechselbeziehung zwischen Verhalten und Hormonstatus der Männchen. Die Aussagekraft endokrinologischer Messungen im Kot bezüglich des Reproduktionsstatus sollte anhand des Vergleichs mit der Ausscheidung der untersuchten Hormone nach vorheriger Hormonapplikation sowie mit Referenzwerten im Serum überprüft werden. Nachfolgend werden zunächst die verwendeten Methoden diskutiert und anschließend die gewonnenen Hormonprofile aus der Reproduktionssaison mit den beiden Vergleichssystemen in Beziehung gesetzt. Abschließend werden die endokrinologischen Befunde im Kontext des Einflusses der Haltungform auf die Reproduktionsphysiologie der Männchen diskutiert. Dabei wird der Schwerpunkt auf vergleichende Arbeiten an männlichen Mausmakis gelegt.

#### 5.1.1 Problematik der hormonanalytischen Untersuchung

Im Rahmen dieser Arbeit war es nicht möglich, die für das Verhalten und die sexuelle Aktivität der Männchen verantwortlichen Hormone bzw. Metabolite zu identifizieren. Die möglichen Gründe hierfür werden im folgenden erörtert. Die Begriffe „Testosteron“ und „Kortisol“ werden daher im Sinne einer Kategorisierung verwendet und spiegeln nicht unbedingt das tatsächlich gemessene Hormon wider. Weitere Untersuchungen, möglichst auch am Urin der Männchen, sind notwendig, um die Stoffwechselaktivität und die damit verbundenen Metabolisierungswege der Steroidhormone bei den Männchen dieser Primatenart aufzuklären.

##### 5.1.1.1 Versuchsdesign der Injektionsstudie

Ziel der durchgeführten Injektionsstudie war die Identifikation der ausgeschiedenen Steroide bzw. ihrer Metabolite sowie die Bestimmung der Ausscheidungsrate der

Zielhormone. Durch die Injektion einer hyperphysiologischen Dosis des zu untersuchenden bzw. eines die Hormonsekretion stimulierenden Hormons sollte überprüft werden, welche der Steroidhormone bzw. ihrer Metabolite wann in welcher Konzentration im Kot ansteigen. Durch die anschließende chromatographische Auftrennung und quantitative Messung der Fraktionen sollten dann die für die sexuelle Aktivität relevanten Hormone bzw. Metabolite identifiziert werden.

Die Injektion von Testosteron bzw. eines Placebos führte bei der Versuchs- und Kontrollgruppe im Serum und Kot zu keinem signifikanten Anstieg der Sexualhormone. Die Werte blieben entweder auf dem Niveau vor der Injektion oder lagen darunter. Insgesamt übertrafen die Werte im Kot jedoch die des Serums. Für die Ergebnisse kommen folgende Gründe in Betracht:

1. Möglicherweise war die Hormondosis zu niedrig. ZIEGLER *et al.* (2000) injizierten männlichen Liszt-Äffchen (*Saguinus oedipus*) physiologische bzw. hyperphysiologische Testosteronmengen. Testosteron wurde im Urin entsprechend den Dosierungen ausgeschieden, wies also bei der höheren Injektionsdosis eine höhere Konzentration auf. Dihydrotestosteron (DHT) dagegen stieg nur nach Gabe der hyperphysiologischen Injektionsdosis signifikant an. Im Blut männlicher Mausmakis wurden während der Aktivitätsperiode Werte von durchschnittlich 65 ng/ml Plasma und während der Ruheperiode Konzentrationen von 6 ng/ml Plasma gemessen (PERRET 1985). Die applizierte Dosis von 83,3 ng Testosteron pro ml Blut lag also bereits über den Werten der Reproduktionszeit. Dennoch könnte es sein, daß die Männchen nur auf sehr viel höhere Dosierungen mit einem klaren Hormonanstieg reagieren.
2. Ein großer Anteil des Hormons könnte über den Urin ausgeschieden worden sein. In einer Injektionsstudie von MÖHLE *et al.* (1998) an drei verschiedenen Primatenarten wurden z.B. 67-91% des radioaktiv markierten Testosterons im Urin gemessen. Bei einigen anderen Säugern scheint Testosteron hingegen vorrangig über den Kot ausgeschieden zu werden (*Chrysocyon brachyurus*: VELLOSO *et al.* 1998). Auch verschiedene Untersuchungen an Primatenarten beziehen sich auf Messungen im Kot (*Propithecus verreauxi*: BROCKMAN *et al.*

1998, KRAUS *et al.* 1999; *Brachyteles arachnoides*: STRIER *et al.* 1999). Informationen über eine Art können jedoch nicht einfach auf eine andere übertragen werden, selbst wenn beide zur selben taxonomischen Familie gehören (ZIEGLER *et al.* 1996). Beispielsweise scheiden weibliche Liszt-Äffchen 95% des Progesterons über den Kot und nur 5% über den Urin aus, während der Anteil im Urin bei Weissbüscheläffchen viel höher liegt (ZIEGLER *et al.* 1996). Damit bestehen auch zwischen relativ nah verwandten Arten Unterschiede in der Metabolisierung und Ausscheidung von Steroidhormonen.

3. Möglicherweise wurde die erste Blut- und Kotprobe nach der Injektion zu spät genommen. Bei Weissbüscheläffchen (*Callithrix jacchus*) erscheint Testosteron bereits nach 2,5 Stunden im Kot (MÖHLE *et al.* 1998). In der von mir durchgeführten Injektionsstudie wurde die erste Blutprobe 6 Stunden nach der Injektion genommen. Die Gründe hierfür lagen in der hohen physiologischen Belastung der Tiere durch die häufige Blutentnahme während der Studie sowie in dem Vergleich der Stoffwechselrate mit anderen kleinen Primatenarten (ZIEGLER *et al.* 1989, 1993). Bei weiblichen Liszt-Äffchen wird der größte Anteil eines intramuskulär applizierten, radioaktiv markierten Östradiols im Urin innerhalb von 8 Stunden, im Kot jedoch erst nach 48 Stunden ausgeschieden (ZIEGLER *et al.* 1989). Mausmakis sind kleine homoiotherme Tiere, die einen relativ hohen Energiestoffwechsel haben. Eventuell haben sie deshalb auch eine höhere Stoffwechselrate bei der Sekretion, Metabolisierung und Ausscheidung von Steroidhormonen. Andererseits wird bei kleinen Nagern (*Mus musculus*, *Peromyscus maniculatus*) der Hauptanteil eines radioaktiv markierten Testosterons 24 Stunden nach der Applikation gemessen (BILLITTI *et al.* 1998). Für Schimpansen (*Pan troglodytes*) wird hingegen eine Dauer von 48 Stunden für die Darmpassage von Nahrung (MILTON & DEMMENT 1988) und eine Dauer von 22 Stunden bis zum Erscheinen maximal meßbarer Radioaktivität nach intravenöser Injektion von entsprechend markiertem Testosteron beschrieben (MÖHLE *et al.* 1998). Daher könnte in der vorliegenden Arbeit auch die Applikationsform eine Rolle gespielt haben, da die Hormone aufgrund der längeren Resorptionsdauer nach intramuskulärer im Vergleich zur subkutanen

oder intraperitonealen Injektion nur verzögert freigesetzt werden. Der gewählte Zeitrahmen stellte jedoch einen Kompromiß zwischen einer vergleichbaren Anzahl von Probenahmen vor und nach der Hormonapplikation einerseits und der Beschränkung durch das geringe Gesamtblutvolumen der Mausmakis andererseits dar. Die gewonnenen Erkenntnisse können als Grundlage für weiterführende Injektionsstudien dienen. Dabei sollte nach erfolgter intramuskulärer Hormonapplikation zumindest die Entnahme der Kotproben über eine größere Anzahl von Tagen durchgeführt werden. Alternativ sollte die Hormonapplikation subkutan oder intraperitoneal erfolgen, um das schnelle Erscheinen hoher Steroidkonzentrationen in den zu untersuchenden Medien zu ermöglichen.

4. Eventuell wurde der biogen verantwortliche Metabolit chromatographisch nicht mit dem präsentierten HPLC-System erfaßt (siehe 5.1.1.3).

Während nach der ACTH-Injektion bei den Versuchstieren im Serum kein eindeutiges Maximum zu sehen war, konnte dieses bei einem Kontrolltier zwei Tage sowie bei beiden Gruppen im Kot bereits sechs Stunden nach der Hormonapplikation nachgewiesen werden. Die Serumwerte lagen zudem über den Werten im Kot. Ein Teil der Kortikosteroide könnte demnach auch bei männlichen Mausmakis über den Urin ausgeschieden werden. Bei Kuhls Büscheläffchen (*Callithrix kuhli*) dient die quantitative Bestimmung von Kortisol im Urin als zuverlässig bei der Messung von sozialem Stress (SMITH & FRENCH 1997b). Eine Reihe anderer Injektionsstudien konnten bei verschiedenen Primaten- und anderen Säugerarten nachweisen, daß innerhalb der ersten 24 Stunden nach der Injektion von radioaktiv markiertem Kortisol die entsprechenden Metabolite hauptsächlich über den Urin ausgeschieden wurden (bei Weissbüscheläffchen, Javaneraffen und Schimpansen zu über 80%). Das Zeitintervall zwischen Injektion und Ausscheidung lag im Durchschnitt bei rund 6 Stunden (Sprague-Dawley-Ratten: HILFENHAUS & HERTING 1980; *Felis catus*: GRAHAM & BROWN 1996; *Crocuta crocuta*: GOYMANN *et al.* 1998; *Pan troglodytes*, *Macaca fascicularis*, *Callithrix jacchus*: BAHR *et al.* 2000). Die

Ergebnisse zeigen aber, daß neben Kortisol auch andere Kortikosteroide in den Faeces männlicher Mausmakis meßbar sind.

Nach ZIEGLER *et al.* (1997b) ermöglicht die Injektion nicht-markierter Steroidhormone Einblicke in die Stoffwechselaktivität der untersuchten Spezies. Daher wurde in dieser Arbeit die Applikation nicht-markierter Hormone mit anschließender chromatographischer Auftrennung der ausgeschiedenen Steroide gewählt. Die Injektion radioaktiv markierter Hormone ist besonders bei vor dem Aussterben gefährdeten und gleichzeitig stressanfälligen Tierarten problematisch, da die Tiere für einige Tage in Stoffwechselkäfigen gehalten werden müssen (ZIEGLER *et al.* 2000). Diese Behandlung erfordert das Vorhandensein der entsprechenden Käfige und stellt für die Tiere eine enorme Belastung dar. Diese kann zu einem Anstieg der Glukokortikoidkonzentration führen, der seinerseits die testikuläre Sekretion beeinflussen kann.

Die Kortikosteroid-Ergebnisse bei den Versuchs- und Kontrolltieren der vorliegenden Arbeit weisen darauf hin, daß bei männlichen Mausmakis Handling und Probenahme allein bereits einen Stressor darstellen und bei den Tieren entsprechende physiologische Reaktionen auslösen. Der zeitliche Rhythmus der entnommenen Proben verdeutlicht, daß, entsprechend Testosteron, für die Bestimmung der Stoffwechselrate und Metabolisierungswege kurzfristigere Probenahmen notwendig zu sein scheinen, täglich gewonnene Proben sich aber zur Messung chronischer Veränderungen in der Hormonkonzentration eignen.

#### 5.1.1.2 Aufbereitung und Extraktion der Proben

##### Feuchtigkeitsgehalt der Kotproben

Die Vorteile der Gefriertrocknung der Kotproben vor der Extraktion gegenüber dem Einsatz feuchter Proben liegen besonders in der Standardisierung des eingesetzten Gewichtes unabhängig vom endogenen Wassergehalt der individuellen Proben (WASSER *et al.* 1993). Die Angaben in der Literatur zur Bedeutung des Feuchtigkeitsgehaltes im Kot für dessen Gehalt an Steroidhormonen sind jedoch unterschiedlich. Nach WASSER *et al.* (1993) führt die Lyophilisierung von Kotproben zu einer verbesserten Korrelation zwischen der Steroidkonzentration in Serum und

Kot. Bei Javaneraffen soll ein hoher Wassergehalt infolge Diarrhoe die Steroidkonzentration nicht verändern (SHIDELER *et al.* 1993). Ein solcher Effekt wird hingegen bei Gorillas beschrieben (BAMBERG *et al.* 1991). ZIEGLER *et al.* (1996) fanden bei in Gefangenschaft gehaltenen Liszt- und Weissbüscheläffchen keinen Unterschied zwischen Steroidkonzentrationsprofilen in lyophilisierten und feuchten Kotproben. Bei in Gefangenschaft gehaltenen, gesunden Primaten soll die Variabilität im Flüssigkeitsgehalt die Steroidkonzentration daher nicht verändern. Im Gegensatz dazu sollen bei freilebenden Primaten Nahrung und parasitärer Befall und damit auch der Feuchtigkeitsgehalt der Faeces wechseln (ZIEGLER *et al.* 1996). Die Kotproben der in der vorliegenden Arbeit beobachteten Tiere wiesen einen mittelgradigen Feuchtigkeitsgehalt auf. Da die Tiere die gleiche Nahrung erhielten und bei ihnen weder Parasitenbefall noch Durchfallerkrankungen festgestellt wurden, wurde auf die Messung des Feuchtigkeitsgehaltes oder eine Lyophilisierung der Proben verzichtet.

#### Extraktion und Solvolyse

Der Vorteil der in dieser Arbeit verwendeten Extraktionsmethode, bestehend aus einem Äthanol-Wasser-Gemisch zusammen mit Äthylazetat, liegt in ihrer leichten Handhabung, Genauigkeit, Schnelligkeit und ihrer einfachen Anwendung bei Untersuchungen im Feld (ZIEGLER *et al.* 1997). Die Methode eignet sich sowohl zur Extraktion von freien als auch von konjugierten Steroiden. Dies stellt einen weiteren Vorteil bei fehlenden Daten über die Form der ausgeschiedenen Steroidhormone einer Spezies dar, wie dies bei männlichen Mausmakis der Fall ist. Die Extraktionsrate lag in der von mir durchgeführten Untersuchung für Kortikosteroide und Testosteron im Blut bei 94,7% bzw. 92,8% und im Kot bei 87,8% bzw. 91,3%. Damit ist die von der Arbeitsgruppe um T.E. ZIEGLER verwendete Methode, mit der zuvor bei anderen Primatenarten gute Extraktionsraten erzielt werden konnten, auch für männliche Mausmakis geeignet (vgl. STRIER & ZIEGLER 1997, SOUSA & ZIEGLER 1998).

Die solvolytische Behandlung der Kotproben ermöglicht die Dekonjugierung zwei- bis dreifach an Sulfate und Glukoronide gebundener Steroide (ZIEGLER *et al.* 1996, 1997a). Eine Dekonjugierung der Metabolite vor ihrer enzymimmunologischen

Messung kann erforderlich sein, da die im Test verwendeten Antikörper unter Umständen die konjugierte Form nicht erkennen und diese dann nicht binden können (ZIEGLER *et al.* 1997). Der Anteil konjugierter Steroide variiert bei jedem Zielhormon und jeder Tierart und muß daher entsprechend bestimmt werden. Die Ergebnisse der Solvolyse waren in der von mir durchgeführten Untersuchung aber denen des extrahierten Probenmaterials vergleichbar, so daß auf ihren standardmäßigen Einsatz vor der Messung des Probenmaterials im ELISA abgesehen werden konnte. Äthylazetat dekonjugiert die Steroide und extrahiert die freien Steroide aus der flüssigen Phase (ZIEGLER *et al.* 1997). Die freien Steroide wurden anschließend enzymimmunologisch bestimmt.

#### 5.1.1.3 Chromatographisches Verfahren

Zur Erzielung einer hohen analytischen Zuverlässigkeit wurde in dieser Arbeit ein physiko-chemisches Trennverfahren (RP-HPLC) dem eigentlichen enzymimmunologischen Nachweisverfahren (ELISA) vorgeschaltet. Vorteil der HPLC ist, daß sie innerhalb kurzer Zeit ein sehr großes Spektrum an Hormonen trennt im Vergleich zu anderen Chromatographie-Verfahren. Vorteil des verwendeten Umkehrphasen-Systems ist dessen Fähigkeit, eine Vielzahl an neuen Trennungen durchzuführen. Mit Hilfe des eingesetzten UV-Detektors konnten Steroidhormone im Wellenlängenbereich von 190 bis 600 nm nachgewiesen werden. Durch die chromatographische Auftrennung der Kotproben wurden Kortisol, Kortison und Kortikosteron, jedoch nicht Testosteron in größeren Mengen nachgewiesen. Die präsentierten Chromatogramme weisen deutlich voneinander getrennte Elutionsprofile der einzelnen Substanzen auf. Es konnten jedoch nicht bei allen Fraktionen die in ihnen enthaltenen Hormone bzw. Metabolite erfaßt werden. Ein Teil der Steroidmetabolite wurde nach Durchlaufen der Säulen zu Zeiten eluiert, für die noch keine Vergleichsdaten vorliegen. Bestimmte Reduktionsprodukte der Kortikosteroide, wie z.B. 11-Oxoätiocholanolon aus der Gruppe der 11,17-Dioxoandrostane, das bei einigen Alt- und Neuweltprimaten im Urin nachgewiesen wurde (BAHR *et al.* 2000, ZIEGLER *et al.* 2000), wurden damit möglicherweise nicht erfaßt.

Das verwendete chromatographische System ist prinzipiell für die qualitative Bestimmung von Steroidhormonen in den Faeces männlicher Mausmakis geeignet. Für die vollständige Erfassung aller im Probenmaterial enthaltenen Steroide und Metabolite ist jedoch die Identifizierung der noch unbekanntenen Fraktionen erforderlich.

#### 5.1.1.4 Enzymimmunologische Methoden

Die Quantifizierung der Steroidhormone erfolgte unter Verwendung sogenannter *enzyme linked immuno sorbent assays* (ELISA) und Einsatz relativ unspezifischer, polyklonaler Antikörper. Trotz der grundsätzlich stärkeren Abhängigkeit dieser Tests von physikalischen Größen wie Temperatur, Licht, Luftdruck und Luftfeuchtigkeit im Vergleich zu *radio immuno assays* (RIA) (MEYER 1992), zeigen die ermittelten Inter- und Intraassay-Varianzen von maximal 13,72% bzw. 3,63% die Validität der Meßergebnisse. Aufgrund der verwendeten polyklonalen Antikörper ist die gemessene Immunreaktivität teilweise auf chemisch verwandte Steroide zurückzuführen, die mit den Antikörpern kreuzreagieren. Die im Testosteron-Test gemessenen chromatographisch aufgetrennten Fraktionen weisen eine unklare Trennung der einzelnen Substanzen auf. Entweder könnte die Spezifität des eingesetzten Antiserums unzureichend sein oder die Steroide wurden nicht vollständig dekonjugiert. Der Vergleich der nur extrahierten mit den solvolytisch behandelten Proben ergab jedoch keine wesentlichen Konzentrationsunterschiede. Für die Verwendung polyklonaler Antikörper spricht, daß mit ihnen verschiedene gonadale Androgene sowie Kortikosteroide nachgewiesen wurden. Zur Messung von Steroidhormonen im Kot einer bisher nicht untersuchten Spezies sollte ein Antikörper verwendet werden, der ein möglichst breites Spektrum verschiedener Hormone und Metabolisierungsprodukte erfaßt. Mit den vorgestellten Tests konnten auch bei anderen Primatenspezies Testosteron und Kortisol erfolgreich nachgewiesen werden (*Brachyteles arachnoides*: STRIER *et al.* 1999; *Saguinus oedipus*: ZIEGLER *et al.* 2000). Für nachfolgende Untersuchungen bietet sich der Einsatz radioimmunologischer Testverfahren bzw. nach Bekanntsein der biogen verantwortlichen Steroidmoleküle die Messung mit spezifischen, monoklonalen

Antiseren an. Kommen Radio-Immuno-Tests zur Anwendung, sollten Antiseren verwendet werden, mit denen auch eine quantitative Bestimmung von 17-Ketosteroiden möglich ist.

#### 5.1.1.5 Bestimmung von Stoffwechselrate und Metabolisierungswegen

Die Regulation des Stoffwechsels erfolgt bei Säugetieren primär über den Hypothalamus (KOLB 1989) und wird unter anderem beeinflusst von Alter, Geschlecht, Körpergröße, Kondition, Gesundheitszustand und Ernährung des Tieres sowie durch psychogene Faktoren. Für die Entwicklung nicht-invasiver Bestimmungsmethoden, mit deren Hilfe Aussagen über den reproduktiven Status und das sexuelle Verhalten der untersuchten Art gemacht werden sollen, müssen die Dauer der Passage eines Hormons von seinem Erscheinen im Blut bis zur Ausscheidung über den Urin oder Kot sowie die entsprechenden Metabolisierungswege bekannt sein. Aus diesem Grund wurden die gemessenen Steroidkonzentrationen im Serum dreier Männchen während der Reproduktionssaison den Werten im Kot aller beobachteten Männchen sowie in der Injektionsstudie als Referenzwerte gegenübergestellt.

Mit Hilfe dieser beiden Bezugssysteme war die Bestimmung der Stoffwechselrate nicht eindeutig möglich. Ein zeitlicher Zusammenhang zwischen den Maximalwerten des Testosterons im Serum und denen im Kot konnte nicht nachgewiesen werden. Die Werte im Kot wiesen zu den Serumspiegeln in zeitlich variierender Nähe auftretende Schwankungen auf. Die Serum-Testosteronwerte lagen darüber hinaus entweder unter oder zwischen den im Kot gemessenen Konzentrationen. Im Gegensatz dazu wiesen die Kortisolkonzentrationen im Serum Werte auf, die entweder über oder aber ebenfalls innerhalb der Konzentrationen im Kot lagen. Die Stoffwechselaktivität der Steroidhormone muß daher durch weiterführende Untersuchungen geklärt werden.

Durch die chromatographische Auftrennung der Proben konnten Kortisol, Kortison und Kortikosteron, jedoch nur in geringen Mengen Testosteron in den Faeces nachgewiesen werden. Das weist darauf hin, daß bei männlichen Mausmakis

entweder 1) nicht Testosteron selbst, sondern andere gonadale Androgene für die nicht-invasive Bestimmung und damit für Untersuchungen zur Wechselbeziehung zwischen männlichen Sexualsteroiden und dem Fortpflanzungsverhalten geeignet sind, ähnlich einiger höherer Primatenarten (vgl. MÖHLE *et al.* 1998), 2) Testosteron vor der Ausscheidung über den Kot vorrangig zu anderen Steroiden metabolisiert oder 3) Testosteron primär über den Urin ausgeschieden wird. Mit dem Testosteron-Test konnten Östradiol, Androstendion, Dihydroandrosteron, DHT und Epitestosteron nachgewiesen werden. Damit ist die Messung gonadaler Androgene mit den vorgestellten Verfahren möglich. Die bei den Männchen der sozialen Gruppen in den Faeces gemessenen, im Vergleich zu den Kortikosteroidspiegeln höheren Testosteronkonzentrationen lassen, abgesehen von einer Akkumulation der Steroide im Kot, vor allem die ersten beiden Möglichkeiten vermuten.

Darüber hinaus wurden die oben genannten Androgene sowie die verschiedenen Kortikosteroide unter unterschiedlichen sozialen Bedingungen bzw. Abschnitten innerhalb der Reproduktionssaison nachgewiesen. Sehr wahrscheinlich ist bei männlichen Mausmakis während der Paarungssaison daher nicht nur ein Androgen bzw. Glukokortikoid biogen aktiv. Ähnliche Verhältnisse wurden auch bei anderen Primaten, z.B. Japan-Makaken gefunden (ROSTAL *et al.* 1986).

Zwar können aufgrund dieser Ergebnisse keine Aussagen über die Übertragbarkeit hormoneller Befunde zwischen Arten innerhalb der Familie Cheirogaleidae gemacht werden, wie ZIEGLER *et al.* (1996) dies für die Familie Callitrichidae beschreiben konnte. Zumindest kann aber gezeigt werden, daß das bei Primatenspezies anderer Lemurenfamilien in den Faeces nachgewiesene Testosteron als Hauptausscheidungsprodukt gonadaler Androgene (*Propithecus verreauxi*: BROCKMAN *et al.* 1998, KRAUS *et al.* 1999; *Lemur catta*: CAVIGELLI & PEREIRA 2000, VON ENGELHARDT *et al.* 2000) die Verhältnisse bei den Männchen von *M. murinus* nicht widerspiegelt.

## 5.2 Einfluß von Weibchen auf die Hormonsekretion der Männchen und die Bedeutung von sozialem Stress

### Vorbemerkung

Die Interpretation der präsentierten Ergebnisse wird erschwert durch die Tatsache, daß bei beiden Hormongruppen im Kot zum Teil erhebliche Schwankungen in den Konzentrationen gemessen wurden, die sich nur unbefriedigend mit der aufgetretenen Akkumulation der Hormone bzw. Metabolite in diesem Medium oder einer physiologischen Reaktion auf die sozialen Verhältnisse erklären lassen. Die teilweise sehr hohen Maximalwerte von einigen hundert ng/g Kot sind möglicherweise artifiziell durch sehr kleine Probenvolumina bedingt. Als entscheidendes Problem erweist sich jedoch die Tatsache, daß, wie oben erwähnt, die mit dem Verhalten in Wechselbeziehung stehenden Hormone bzw. Metabolite nicht ausreichend identifiziert werden konnten. Deshalb soll sich die Diskussion der Hormondaten auf die im Serum gemessenen Werte beschränken.

### Testosteron

Die Testosteronwerte im Serum der drei einzeln gehaltenen Männchen lagen mit einem Gesamtmedian von  $37,37 \pm 16,9$  ng/ml im weiblichen Nicht-Östrus und  $38,86 \pm 25,5$  ng/ml im weiblichen Östrus unter den Angaben der Literatur für diese Art (PERRET 1985:  $64,8 \pm 13,4$  ng/ml Plasma). Innerhalb des Östrus der Weibchen lagen die Werte nur bei einem Männchen über denen des weiblichen Nicht-Östrus und die Konzentrationsunterschiede zwischen den drei Männchen waren nun ausgeprägter. Über die gesamte Reproduktionssaison gesehen wiesen die Verlaufskurven der drei Männchen jedoch eine deutliche Parallelität auf, obwohl sich die drei Testosteronkurven in ihrem Konzentrationsniveau voneinander unterschieden. Die Maximalwerte traten in dichter zeitlicher Nähe zum weiblichen Östrus auf. Anschließend sanken die Spiegel bei allen drei Männchen mit unterschiedlicher Geschwindigkeit ab. Die Endwerte im Juli lagen zwischen 7,1 und 8,5 ng/ml Serum und damit etwas über den Angaben der Literatur für die Ruheperiode (PERRET 1985: 6 ng/ml Plasma).

Die Männchen reagieren demnach auf den Östrus des Weibchens trotz fehlendem taktilen Kontakt. Dies entspricht den Aussagen von GORDON *et al.* (1978) über männliche Rhesusaffen, die bestimmte Reize benötigen, damit Veränderungen in ihrem Verhalten und Hormonstatus auftreten können, die unabhängig von einem direkten, taktilen Kontakt zu Weibchen sind.

Bei den Männchen in der von mir durchgeführten Untersuchung stiegen die Testosteronkonzentrationen zwar erst einige Zeit nach Ende der Lichtumstellung, dafür jedoch relativ schnell an. Parallel dazu wurden die ersten Maxima des Hodenvolumens bei den Männchen zwischen dem 08.04.97 und 15.04.97 und damit etwa in denselben Zeitraum der ersten Testosteronmaxima erreicht. Anschließend sanken und stiegen die Testosteronkonzentrationen jedoch immer wieder. Die Sekretion der Sexualsteroiden scheint damit primär photoperiodisch beeinflusst und danach durch soziale Faktoren, wie die olfaktorischen Signale rezeptiver Weibchen moduliert zu werden. Die Ergebnisse widersprechen somit denen vergleichender Untersuchungen, wonach die Testosteronkonzentrationen bei isoliert gehaltenen Männchen nur langsam ansteigen sollen und nur dann einmal ein Maximum erreichen, wenn das Tageslicht sehr lang ist (PERRET 1985).

In der Literatur werden als maximale Konzentrationen isoliert gehaltener Männchen Werte von 50 bis 70 ng/ml Plasma angegeben (PERRET 1985). In der von mir durchgeführten Untersuchung wurden Maximalwerte von 51,8 bzw. 71,7 ng/ml bis 120,4 ng/ml Serum bei den Männchen gemessen, die damit im wesentlichen den Angaben der Literatur entsprachen. Von PERRET (1985) werden Mindestwerte von 20 ng/ml Plasma als ausreichend für eine physiologisch sexuelle Aktivität angesehen. Diese soll bei allen Männchen unabhängig von der Haltungsform sieben Monate andauern. In der vorliegenden Arbeit sanken die Spiegel mit einer Ausnahme nur außerhalb des weiblichen Östrus auf Werte unter 20 ng/ml Serum. Am 22.09.97 wurde die Tageslichtlänge schrittweise wieder um jeweils 30 Minuten verkürzt. Die Testosteronkonzentrationen sanken jedoch bereits ab dem 25.06.97 und erreichten minimale Werte am 09.07.97, die unter den Anfangswerten im April des gleichen Jahres lagen. Diese Entwicklung verlief parallel mit der Abnahme der Hodenvolumina, die Ende Juni einsetzte und bei der Anfang Juli Werte von unter

500 mm<sup>3</sup> gemessen wurden. Nur eines der Männchen bildete eine Ausnahme, in dem seine Testosteronspiegel vor dem Auftreten des weiblichen Östrus und vor der Abnahme seines Hodenvolumens absanken. Insgesamt lag die Dauer der physiologisch meßbaren sexuellen Aktivität der Männchen unter den Angaben in der Literatur. Absinkende Androgenwerte vor Ende der Paarungssaison könnten damit primär durch den Zeitpunkt letzter weiblicher Östren und daran anschließend fehlender olfaktorischer Signale der Weibchen als durch die Abnahme der Tageslichtlänge ausgelöst werden. Die nun fehlende Erfordernis zur rechtzeitig vor dem Auftreten der weiblichen Östren einsetzenden sexuellen Aktivität mit Ausbildung der Fortpflanzungsorgane läßt zudem einen individuelleren Verlauf der Abnahme der Androgenspiegel vermuten.

Die Ergebnisse der von mir durchgeführten Untersuchung weisen darauf hin, daß bei männlichen Mausmakis das Erreichen einer bestimmten Mindestgröße des Hodenvolumens für eine intakte Spermio-genese (vgl. WROGEMANN *et al.* 2001), aber auch für eine ausreichende gonadale Hormonproduktion notwendig ist. Hodenwachstum und Anstieg der Androgenkonzentration zu Beginn der Fortpflanzungsperiode werden durch den Wechsel der Tageslichtlänge ausgelöst, die weitere Entwicklung der Hodenvolumina und der Hormonkonzentration scheint jedoch vorrangig durch den Östrus der Weibchen bzw. durch die in dieser Zeit von ihnen abgegebenen Signalstoffe stimuliert zu werden. Damit können die von LINDEMANN (1996) gemachten Aussagen, nach denen die Hodengöße in Abhängigkeit von der Tageslichtlänge und dem Auftreten eines weiblichen Östrus variiert, auch auf die Veränderungen der Androgenkonzentration übertragen werden. Inwieweit die unterschiedlichen Testosteronspiegel einzeln gehaltener Männchen zum Zeitpunkt weiblicher Östren Aussagen über ihren potentiellen Rangstatus bei Gruppenhaltung enthalten, werden weiterführende Untersuchungen zeigen müssen.

### Kortikosteroide

In der von mir durchgeführten Untersuchung lagen die Kortisolwerte im Serum der einzeln gehaltenen Männchen mit einem Gesamtmedian von 288,36 ±132,9 ng/ml im weiblichen Nicht-Östrus und 264,9 ±48,9 ng/ml im weiblichen Östrus über den von

PERRET & PREDINE (1984) gemachten Angaben von  $190 \pm 60$  ng/ml Plasma und entsprachen eher den von den Autorinnen bei Männchen in heterosexuellen Gruppen beschriebenen Werten von  $300 \pm 85$  ng/ml Plasma. Bei einem der Männchen wurde im Östrus eines Weibchens ein höherer Kortisolwert als im Nicht-Östrus der Weibchen gemessen. Insgesamt traten die Maximalwerte zeitlich außerhalb des weiblichen Östrus auf. Es kam, wie von PERRET & PREDINE (1984) beschrieben, zu einem Abfall der Werte, der jedoch nicht durch photoperiodische Faktoren ausgelöst worden sein konnte. In der von mir durchgeführten Untersuchung sanken die Konzentrationen der drei Männchen noch vor Ende der Paarungssaison auf etwa das Niveau zu Beginn der Reproduktionsperiode ab. Eventuell werden diese Konzentrationsveränderungen, ähnlich wie bei Testosteron, ebenso durch das Fehlen olfaktorischer Signale paarungsbereiter Weibchen beeinflusst.

Neue, unsichere und unvorhersehbare Situationen sind besonders dazu geeignet, die adrenokortikale Aktivität zu erhöhen (MASON 1968a,b). Nach PERRET & PREDINE (1984) wirken sich unterschiedliche Haltungsbedingungen auf die Hypophysen-Nebennieren-Achse männlicher Mausmakis aus. Bei in Gruppen gehaltenen Männchen sollen die Kortikosteroidspiegel um bis zu 120% ansteigen und Schwankungen während der Paarungssaison infolge stärkerer intrasexueller Konkurrenz und häufiger weiblicher Östren aufweisen. Unterschiedliche soziale Stressoren sollen bei allen in heterosexuellen Gruppen gehaltenen Männchen zu einer Erhöhung der adrenokortikalen Aktivität und damit der Kortisolwerte führen. In der vorliegenden Arbeit reagierten die einzeln gehaltenen Männchen in Bezug auf die Kortikosteroidsekretion genauso auf die Duftstoffe rezeptiver Weibchen wie dies für die gonadale Aktivität festgestellt werden konnte. Damit verhalten sich Männchen ohne taktilen Kontakt zu Weibchen physiologisch ähnlich wie die von den Autorinnen beschriebenen Männchen in heterosexuellen Gruppen, ohne daß die bei ihnen beschriebenen sozialen Stressoren zum Tragen kommen. Bei Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*) führt wiederholter Stress zu einem Anstieg des Kortisolspiegels. Dieser Prozess soll einige Tage dauern (VON HOLST 1998). Im Rahmen der vorliegenden Arbeit schien jedoch nicht der für heterosexuelle Gruppen beschriebene Anstieg der Aggressivität, sondern vielmehr ein grundsätzlich erhöhter Erregungszustand bei den

Männchen für die gesteigerte adrenale Aktivität verantwortlich zu sein. Eine verminderte Bindung der Kortikosteroide an Transportproteine im Blut könnte eventuell die hohen Konzentrationen bei den Männchen mitverursacht haben. In ihrer Untersuchung weisen PERRET & PREDINE (1984) auf eine nicht veröffentlichte Studie hin, in der während der Ruheperiode ein zweifacher Anstieg der Kortisol-Bindungsglobulinkonzentration im Vergleich zur Aktivitätsperiode gemessen wurde. Demnach würde ein Abfall der Globulinkonzentration zu einem Anstieg der Kortikosteroidkonzentration während der Paarungssaison führen. Die halb-isolierte Haltung ohne taktilen Kontakt zu gleichgeschlechtlichen Konkurrenten löste bei den von mir untersuchten Männchen weder einen wesentlichen Anstieg noch eine Suppression der Kortikosteroidkonzentration aus.

#### Korrelation im Verlauf gemessener Testosteron- und Kortisolkonzentrationen

Bei dem Vergleich der Verlaufskurven beider Steroide im Serum für jedes einzelne Männchen fällt deren Parallelität trotz stärker schwankender Kortisolspiegel im Vergleich zu den Testosteronwerten auf. Hohe Kortisolspiegel während der Paarungssaison waren nicht grundsätzlich gepaart mit niedrigen Testosteronkonzentrationen. Nur während des Beobachtungsabschnitts „Östrus“ wurde bei einem der drei Männchen ein niedriger Kortisolspiegel zusammen mit einem Anstieg der Testosteronkonzentration gemessen. Der für isoliert gehaltene Männchen während der Paarungssaison typische Abfall der Kortisolkonzentration zusammen mit einem singulären Testosteronanstieg zum Zeitpunkt längster Tageslichtlänge (PERRET 1985, PERRET & PREDINE 1984) kann auf der Basis der vorliegenden Ergebnisse nicht bestätigt werden. Der saisonale Anstieg beider Hormone scheint jeweils durch Lichteinflüsse ausgelöst, die Konzentrationsschwankungen danach aber durch andere Faktoren modifiziert zu werden. Einer Zunahme des Hodenvolumens folgte bei den einzeln gehaltenen Männchen im unregelmäßigen Abstand von einigen Tagen meist ein Anstieg des Testosteronspiegels. Diese Schwankungen bestanden parallel zu reduzierten Körpergewichtsdaten. Die in der vorliegenden Arbeit gemessenen Kortisolwerte der Tiere entsprachen in ihrer Höhe den Angaben der Literatur von in Gruppen

gehaltenen Männchen. Dies läßt die Interpretation über eine primitive soziale Struktur der Mausmakis, deren Leben in Laborgruppen einer permanenten Störung dieser einzelgängerisch lebenden Art gleichzusetzen sein soll (PERRET 1985, PERRET & PREDINE 1984), als unbefriedigend erscheinen.

Andererseits lassen sich zumindest semi-isoliert gehaltene männliche Mausmakis auf hormoneller Ebene nicht eindeutig in das physiologische Reaktionsmuster anderer in Mehr-Männchen/Mehr-Weibchen-Gesellschaften lebender Primatenarten einordnen. Bei einzeln gehaltenen männlichen Mausmakis geht erhöhten Testosteronwerten kein Kortisolanstieg mit zunehmendem Körpergewicht voraus, die üblicherweise mit einer erhöhten Konkurrenz um Weibchen noch vor Beginn sexueller Aktivität erklärt werden (*Saimiri sciureus*: SCHIML *et al.* 1996; *Macaca mulatta*: BERCOVITCH 1992). Ihre reproduktiven Strategien sind ebenfalls nicht gekennzeichnet durch einen Mangel an aggressiven Auseinandersetzungen und dem Fehlen erhöhter Testosteronkonzentrationen, so daß sich die saisonal begrenzte Fortpflanzungssaison hormonell allein in steigenden Kortisolspiegeln ausdrücken würde, wie dies für *Brachyteles arachnoides* gilt (STRIER *et al.* 1999). Auch kommt es bei männlichen Mausmakis nicht zu einer hormonell meßbaren reproduktiven Suppression, wie dies für *Propithecus verreauxi* (KRAUS *et al.* 1999) oder ursprünglich für *M. murinus* selbst vorgeschlagen wurde (PERRET & SCHILLING 1995).

Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen damit auch, daß hohe Kortikosteroidkonzentrationen sich nicht allein über die Auswirkung von sozialem Stress, bedingt durch eine Zunahme der Frequenz aggressiver Auseinandersetzungen, interpretieren lassen.

### 5.3 Laborexperimentelle Studie zum Reproduktionsverhalten der Männchen

Unter Berücksichtigung der Haltung in Gefangenschaft soll im folgenden der Einfluß von Photoperiodik, weiblichem Östrus, Alter und Verwandtschaft auf Fortpflanzungsstatus, Dominanzbeziehung und Verhalten der Männchen mit Befunden aus der Literatur verglichen und vor dem Hintergrund der in der Einleitung

aufgezeigten Widersprüche in der Auslegung des Paarungssystems der Männchen bei *Microcebus murinus* diskutiert werden.

### 5.3.1 Einfluß von Photoperiodik und Östrus auf Körpergewicht und Hodenvolumen

Mausmakis pflanzen sich streng saisonal fort. Ihnen steht im Freiland, ähnlich vielen anderen Prosimiern (VAN HORN & EATON 1979) nur ein begrenzter Zeitraum für die Reproduktion und Nachkommenaufzucht zur Verfügung. Am Ende der Trockenzeit, stimuliert durch die Zunahme der Tageslichtlänge, nimmt die Aktivität der Männchen zu, ihre Körpermasse reduziert sich (HLADIK *et al.* 1980, PETTER-ROUSSEAU 1980) und das Hodenvolumen vergrößert sich. Sowohl bei freilebenden Populationen als auch unter Laborbedingungen wird bei den Männchen ein Anstieg des Hodenvolumens noch vor den ersten weiblichen Östren bei gleichzeitiger Reduzierung des Körpergewichts gemessen (FIETZ 1998, RADESPIEL 1998, PETERS 1999, WROGEMANN *et al.* 2001). Eine Größe des Hodenvolumens von 1000 mm<sup>3</sup> wurde als Schwellenwert reproduktiver Aktivität definiert, die in Gefangenschaft vor dem Ende langer Tageslichtlängen von L/D 14:10 enden soll (WROGEMANN *et al.* 2001). PERRET & AUJARD (2001) nennen Photoperiodik als entscheidenden Auslöser für die Anpassung an umweltbedingte Saisonalität, während der Verlust an Körpergewicht vor allem durch steigende energetische Kosten bedingt sein soll. In Anbetracht der hohen Östrussynchronisation der Weibchen zu Beginn der Paarungszeit müssen die Männchen bereits einige Zeit vorher eine große Menge an Ejakulat produzieren. Hohe Spermienproduktion und intrasexuelle Konkurrenz bedeuten hohe Energiekosten und damit Verlust an Körpergewicht. LINDEMANN (1996) vermutet nicht die Hodengröße, sondern eine intakte Spermiogenese während einer Fortpflanzungssaison als ausschlaggebend für den Reproduktionserfolg der Männchen.

In der von mir durchgeführten Untersuchung kam es bei den 13 Männchen zum Teil schon bis zu zwei Wochen vor der vollständigen Umstellung auf lange Tageslichtlängen (L/D 14:10) zu einer Abnahme des Körpergewichts und einem Anstieg des Hodenvolumens. Das Körpergewicht sank jedoch nur bei sechs Männchen ab einer Tageslichtlänge von L/D 12:12 linear ab, drei Männchen nahmen

bis zur vollständigen Lichtumstellung sogar an Gewicht zu. Nur bei einem Männchen stieg das Hodenvolumen noch vor Ende der Lichtumstellung steil an, bei den übrigen Männchen geschah dies erst nach deren Ende. Insgesamt verliefen die Zu- und Abnahmen des Hodenvolumens während der gesamten Reproduktionssaison bei beiden Männchen einer Gruppe parallel. Ein Einfluß des von PERRET & AUJARD (2001) beschriebenen Schwellenwertes unter 14 Stunden Helligkeit konnte nicht nachgewiesen werden. Die Maximalwerte des Hodenvolumens wurden bei fünf der sechs Gruppen um den 08.04.97 erreicht, d.h. etwa 1 ½ Monate nach der vollständigen Umstellung auf langes Tageslicht, jedoch in unterschiedlichen Zeitabständen vor dem ersten weiblichen Östrus. Damit lagen die Maximalwerte entweder direkt vor dem Auftreten eines weiblichen Östrus (Gruppe 3) oder bereits einige Wochen davor, und zwischen den Männchen einer Gruppe entweder zeitgleich oder kurz hintereinander. Nur in der Gruppe 3 lagen die Maximalwerte des Hodenvolumens eines der Männchen kurz hinter den drei ersten Östrustagen des Weibchens. Die Meßwerte der agileren Männchen lagen in den Gruppen 1 bis 3 etwas über denen ihrer jeweiligen Partner. In allen Gruppen wurden zudem die für eine normale reproduktive Funktion notwendigen Volumina von 1000 mm<sup>3</sup> (WROGEMANN *et al.* 2001) bereits kurz nach Ende der Umstellung auf lange Tageslichtlängen überschritten. Zusammengefaßt muß damit die Hypothese (PERRET 1992), nach denen das Hodenvolumen dominanter Männchen größer sein soll als das des submissiven Männchens, zurückgewiesen werden. Die Zunahme des Hodenvolumens zu Beginn der Paarungssaison wird bei männlichen Mausmakis photoperiodisch ausgelöst. Da bei winterschlafhaltenden Säugerarten die Spermatogenese 2 bis 4 Wochen (BRONSON 1989) und bei Primaten die Übergangszeit von der Samenproduktion bis zur -reifung ein bis zwei Monate dauert (SHARPE 1994), muß das Hodenwachstum einige Zeit vor den ersten Östren erfolgen, um den männlichen Fortpflanzungserfolg zu sichern. Die sich bei Mausmakimännchen daran anschließenden Größenveränderungen scheinen jedoch primär vom Auftreten eines weiblichen Östrus beeinflusst zu werden. Die Befunde unterstützen damit die Aussagen LINDEMANN'S (1996), wonach das Hodenvolumen eher photoperiodisch und von dem Auftreten weiblicher Östren beeinflusst wird.

Bei den Männchen der Gruppe 4 verliefen die Veränderungen der Hodenvolumina im Vergleich zu den übrigen Gruppen relativ gleichmäßig ohne besonders hervorstechende Maxima. Ihr junges Alter (jeweils ein Jahr) und ihre sexuelle Unerfahrenheit könnten einen Einfluß auf die Entwicklung ihrer Hoden gehabt haben. Von EHRESMANN (2000) wurde im Freiland bei einjährigen Männchen ein ähnlicher Verlauf in der Entwicklung der Hodenvolumina gemessen. Dort waren die Hodenvolumina dieser jungen Männchen nicht nur insgesamt kleiner als die adulter Männchen, sondern zeigten auch schwächer ausgeprägte Größenunterschiede.

In der vorgestellten Untersuchung waren Körpergewicht und Hodenvolumen während der drei jeweiligen Beobachtungstage des weiblichen Nicht-Östrus und Östrus positiv korreliert. Die Verlaufskurven des Körpergewichts wiesen bei den meisten Männchen direkt vor oder nach dem Auftreten eines weiblichen Östrus keine ausgeprägten Maxima gleich denjenigen des Hodenvolumens auf und nur bei vier von neun Männchen lag das Körpergewicht während eines weiblichen Östrus über dem des Nicht-Östrus. Diese Verhältnisse innerhalb und zwischen den beiden Beobachtungsabschnitten unterstützen die Aussagen von LINDEMANN (1996) und SCHMELTING (2000), nach denen die Männchen zu Beginn bzw. während der Paarungssaison die ihnen zur Verfügung stehende Energie in die Spermiogenese investieren. Bei SCHMELTING (2000) nahmen die Männchen im Freiland in dieser Zeit am wenigsten Nahrung auf und ihre Aktionsräume waren am größten. In der vorliegenden Arbeit verbrachten die Männchen in Anwesenheit östrischer Weibchen weniger Zeit mit der Nahrungsaufnahme als im weiblichen Nicht-Östrus (mit Ausnahme von Gelo). In zwei der drei Gruppen nahm außerdem der Zeitanteil für Lokomotion während des weiblichen Östrus zu. Trotzdem wiesen diese Männchen große Hodenvolumina während der Paarungssaison auf. Männliche Mausmakis scheinen also in die für die Reproduktion wichtigen Organe zu investieren, und zwar unabhängig davon, ob sie sich mit rezeptiven Weibchen verpaaren oder nicht. Die Höhe des Körpergewichts ist damit weniger Ausdruck der Konkurrenz zwischen

Männchen (vgl. PERRET 1992), sondern vielmehr deren Folge aufgrund einer Energieumverteilung.

Die Abnahme der Hodenvolumina während bzw. nach dem weiblichen Östrus scheint auch getrennt von möglichen Kopulationen zu erfolgen. KAPPELER (1993a) vermutet, daß der männliche Reproduktionserfolg der Lemuren nur geringfügig durch physische, präkopulative Auseinandersetzungen beeinflusst wird. Dies konnte durch Untersuchungen an in Gefangenschaft gehaltenen Männchen nicht bestätigt werden. PERRET (1992) und LINDEMANN (1996) konnten bei den von ihnen untersuchten Männchen eine Zunahme agonistischer Situationen vor dem weiblichen Östrus feststellen. In der von mir durchgeführten Untersuchung stieg die Anzahl aggressiver Auseinandersetzungen während des weiblichen Östrus. Möglicherweise findet die Spermiogenese bei männlichen Mausmakis mit einer Intensität statt, die unabhängig von präkopulativen oder anderen postkopulativen Konkurrenzformen erfolgt. Das wäre ein weiterer Hinweis dafür, daß sich bei Mausmakis die Position innerhalb der Rangfolge nicht repressiv auf das Fortpflanzungsvermögen der Männchen auswirkt. Der frühe Beginn reproduktiver Aktivität der Männchen und die großen Hodenvolumina im Vergleich zur Körpergröße weisen darauf hin, daß bei *M. murinus* ein hoher Grad an Spermienkonkurrenz unter den Männchen besteht (CLUTTON-BROCK & HARVEY 1978, HARVEY & HARCOURT 1984, MØLLER 1988, CLUTTON-BROCK 1991, KAPPELER 1996). Bei den von mir untersuchten Männchen wog der dominante Joe während des weiblichen Östrus zwar mehr als im Nicht-Östrus, hatte jedoch während des Östrus der Weibchen kleinere Hodenvolumina. Bei Joe wurden zudem im Abschnitt „Nicht-Östrus“ ein kleineres Hodenvolumen und in beiden Beobachtungsabschnitten ein niedrigeres Körpergewicht als bei zwei der einzeln gehaltenen Männchen gemessen. Andererseits wog er mehr und hatte größere Hoden als sein subdominanter Partner. Inwieweit das Hodenvolumen daher als fitneßrelevantes Merkmal angesehen werden kann, läßt sich nicht eindeutig beantworten. Konkurrenz zwischen Männchen scheint sich nicht unbedingt über die Größe des Hodenvolumens auszudrücken. Ist ein Schwellenwert des Hodenvolumens überschritten, der eine ausreichende Spermiogenese garantiert, entscheiden andere Verhaltensparameter über den

reproduktiven Erfolg eines Männchens. In einer am 24.04.97 durchgeführten Sektion von Gelo, der infolge einer Verletzung gestorben war, wurde in beiden Hoden eine aktive Spermiogenese sowie stark mit reifen Spermien angefüllte Nebenhoden nachgewiesen. Durch von RADESPIEL *et al.* (2001) durchgeführte Vaterschaftsanalysen wurde das in der vorliegenden Arbeit beobachtete dominante Männchen Joe der Gruppe 1 als genetischer Vater der innerhalb des Beobachtungsabschnitts „Östrus“ gezeugten Jungtiere identifiziert. Mit der Studie konnte darüber hinaus die Vaterschaft sowohl von dominanten als auch von unterlegenen Männchen nachgewiesen werden. Diese Befunde sprechen gegen die Hodengröße als fitneßrelevantes Merkmal und für die Bedeutung einer Mindesthodengröße einige Zeit vor dem Auftreten der weiblichen Östren. Große Hodenvolumina sollen bei Primatenarten vor allem bei Mehr-Männchen-Paarungssystemen auftreten (BERCOVITCH 1999). Grundsätzlich soll unter den Primatenspezies die relative Hodengröße die Struktur des Paarungssystems widerspiegeln, aber innerhalb einer Population soll die Vaterschaft mehr von dem Zeitpunkt der Paarung als von der Hodengröße abhängen (BERCOVITCH 1999). Diese Aussagen können durch die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit gestützt werden.

Am Ende der Fortpflanzungszeit scheinen die Männchen nicht mehr auf den stimulierenden Effekt von langem Tageslicht zu reagieren (PERRET 1992, PERRET & AUJARD 2001). Diese Desensibilisierung wurde auch für andere saisonal züchtende Säuger beschrieben (vgl. BRONSON 1989, NELSON 1994). Bei den von mir untersuchten Männchen nahm das Körpergewicht gegen Ende der Reproduktionssaison entweder zu oder blieb auf gleichem Niveau wie in den Wochen davor. Das Hodenvolumen sank hingegen bei allen Männchen ab, bei fünf der Männchen unter den Grenzwert von  $1000 \text{ mm}^3$ . Die unterschiedlichen Zeitpunkte, zu denen dies bei jedem einzelnen Männchen geschah, könnten ein Hinweis darauf sein, daß die Stimulation des Wachstums des Hodenvolumens und der Abnahme des Körpergewichts durch die Photoperiodik zwischen den Männchen zu Beginn der Fortpflanzungssaison synchronisierter verläuft als an deren Ende.

5.3.2 Einfluß der Versuchssituation auf das Verhalten einzeln gehaltener Männchen  
Die Analyse des Aktivitätsbudgets für den Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ ergab, daß alle drei einzeln gehaltenen Männchen den proportional längsten Anteil der Zeit in absteigender Reihenfolge mit „Lokomotion“, „Beobachten“ und „Stereotypie“ verbrachten. Lokomotion und stereotypes Verhalten traten allein in über 50% aller Intervalle auf. „Beobachten“ machte über 27% der Gesamtzeit aus. Damit dominierten bei diesen Männchen aktive Verhaltensweisen, und zwar diejenigen, die mit Bewegung und ungerichteter Kontaktaufnahme verbunden waren. In Anwesenheit eines östrischen Weibchens im Raum gab es eine Verschiebung der Zeitanteile hin zu den Kategorien „Ruhen“, „Ruhen unter Papier“ und „Schlafkasten“ und damit zu mit Passivität verbundenem Verhalten.

Insgesamt glichen sich die Männchen in ihrem Zeitbudget während des weiblichen Östrus mehr als im Nicht-Östrus. Diese Ähnlichkeit könnte zum einen daran gelegen haben, daß sie das gleiche Alter und vor dem Zeitpunkt der Untersuchung keine sexuellen Erfahrungen mit Weibchen gemacht hatten. Zum anderen mußten sie sich nicht mit einem gleich- oder andersgeschlechtlichen Partner bzw. einer Gruppe auseinandersetzen und konnten deshalb ähnliche Verhaltensmuster entwickeln. Obwohl die Käfige der einzeln gehaltenen Männchen nur durch Gitterstäbe von einander getrennt waren, hatten die Tiere während der beobachteten Zeit keinen direkten Kontakt miteinander. Dafür beobachteten sie sich und andere, sich im Raum befindende Tiere häufig. Haben die Männchen keinen direkten Zugang zu rezeptiven Weibchen, so investieren sie mehr Zeit in Kontaktaufnahme.

Die Verhaltensdaten der Tiere ergaben jedoch keinen Hinweis auf eine möglicherweise indirekt zum Ausdruck kommende Dominanz eines der Männchen. Die bei einzeln gehaltenen Javaneraffen mit hoher lokomotorischer Aktivität beobachtete Tendenz, später eine subdominante Stellung einzunehmen (MORGAN *et al.* 2000), erscheint bei Mausmakis unwahrscheinlich, da die einzeln gehaltenen Männchen im Abschnitt „Östrus“ insgesamt weniger Zeit mit „Lokomotion“ und „Stereotypie“ als im Abschnitt „Nicht-Östrus“ verbrachten und die mit diesen

Verhaltenseinheiten verbrachte Zeit bei ihnen im Abschnitt „Östrus“ auch jeweils unterhalb derjenigen des dominanten Männchen Joe der Gruppe 1 lag.

Eine eindeutige Beziehung zwischen Testosteron-, Kortikosteroid- und Verhaltensdaten bestand in beiden Beobachtungsabschnitten nicht. Nur bei Emil kam es im Abschnitt „Östrus“ zu einem Anstieg des Kortikosteroidspiegels bei gleichzeitiger Abnahme des Testosteronwertes und Zunahme aktiver Verhaltensweisen. Bei den beiden anderen Männchen bestand keine entsprechende positive oder negative Korrelation dieser Parameter. Emil verbrachte während des weiblichen Östrus auch mehr Zeit mit „Lokomotion“, „Stereotypie“, aber auch mehr Zeit im Schlafkasten.

### 5.3.3 Einfluß der Weibchen auf das Verhalten der Männchen in sozialen Konstellationen

#### Agonistik und Dominanz

Weibchen stellen für den Fortpflanzungserfolg der Männchen einen limitierenden Faktor dar (CLUTTON-BROCK 1989, DAVIES 1991). Die intrasexuelle Konkurrenz zwischen den Männchen sollte gerade zum Zeitpunkt weiblicher Östren sehr stark ausgeprägt sein. Dies sollte besonders bei männlichen Mausmakis zu erwarten sein (PERRET 1992), weil die Weibchen nur über eine sehr kurze rezptive Phase verfügen (LEBEC 1984). Nach Hinzusetzen der Weibchen zu den Männchen zum Zeitpunkt eines weiblichen Östrus kam es insgesamt gesehen zu einem dreifachen Anstieg agonistischer Situationen zwischen den Männchen im Vergleich zum Abschnitt „Nicht-Östrus“. 98,5% dieser Auseinandersetzungen traten jedoch allein in der Gruppe 1 auf. In den Gruppen 2 und 3 kam es hingegen zu keiner Veränderung der Anzahl agonistischer Auseinandersetzungen. Ein Anstieg der Aggression zum Zeitpunkt weiblicher Östren wurde auch von PERRET (1992) beobachtet und als Ausdruck der Konkurrenz der Männchen um rezptive Weibchen interpretiert. Die Befunde in der vorliegenden Arbeit stehen jedoch im Widerspruch zu den Ergebnissen anderer Untersuchungen an gefangen gehaltenen Mausmakigruppen. LINDEMANN (1996) konnte bereits vor Auftritt der weiblichen Östren bei den Männchen eine Zunahme agonistischer Situationen feststellen, deren Frequenz zum

Östrus der Weibchen hin abnahm. Dieser Verlauf der Häufigkeit agonistischer Situationen wird möglicherweise durch den Zeitpunkt der Bildung heterosexueller Gruppen mitbeeinflusst. Werden, wie bei LINDEMANN (1996), die Gruppen bereits vor Auftritt der ersten weiblichen Östren gebildet, können die Männchen schon im Vorfeld Rangfolgen ausbilden, was sich wiederum für das dominante Männchen vorteilhaft auf den Zugang zu rezeptiven Weibchen auswirken kann. RADESPIEL (1998) beobachtete ebenfalls heterosexuelle Gruppen, die zum Zeitpunkt der weiblichen Östren gebildet wurden. In zwei von vier Gruppen konnte von ihr am ersten Östrustag eines Weibchens eine hohe Anzahl aggressiver Auseinandersetzungen zwischen den Männchen, in einer weiteren Gruppe keine Agonistik und in der vierten Gruppe eine geringe Häufigkeit beobachtet werden. Diese Befunde waren korreliert mit einer entsprechend geringen bzw. hohen Weibchenaggressivität gegenüber den Männchen. RADESPIEL (1998) erklärte diese Ergebnisse mit einer verstärkten intrasexuellen Konkurrenz zwischen den Männchen am ersten Tag des weiblichen Östrus im Vergleich zu nicht-östrischen Tagen. Die direkte Konkurrenz um Weibchen wurde auch in ihren Gruppen reduziert, wenn diese den Männchen gegenüber ein hohes Maß an Aggressivität zeigten.

Fehlen in unisexuellen männlichen Paaren potentielle weibliche Sexualpartner, ist die Frequenz intrasexueller Konkurrenz geringer. Fraglich ist, ob sie dann im Kontext von Ressourcenkonkurrenz auftritt. In der vorliegenden Arbeit stellte das Futter im weiblichen Nicht-Östrus die einzige limitierte Ressource dar, da die Tiere Obst und Gemüse aus einem gemeinsamen Futternapf erhielten. Die häufigsten aggressiven Auseinandersetzungen wurden dabei nicht direkt am Futternapf beobachtet, sondern an anderen Orten im Käfig, wenn ein Männchen versuchte, seinem Partner ein Futterstück wegzunehmen. PETERS (1999) konnte im Freiland keine Konkurrenz um Nahrungsplätze beobachten und vermutete daher, daß das während der Paarungszeit reiche Nahrungsangebot zusammen mit dem durch den dreidimensionalen Lebensraum bedingten Platzangebot eine Monopolisierung von Nahrungsplätzen durch die Männchen verhindert. Aber auch unter Laborbedingungen konnte kein Zusammenhang zwischen Nahrungsangebot und

Konkurrenz um Futterplätze nachgewiesen werden (RADESPIEL 1998). Futterkonflikte traten in gleichgeschlechtlichen Dyaden im Vergleich zu gemischtgeschlechtlichen Dyaden nur selten auf. Stünde die Verhaltenseinheit „Futterstehlen“ im Kontext der Futterkonkurrenz und damit in einem agonistischen Zusammenhang, sollte sie vom dominanten in Richtung des subdominanten Tieres erfolgen. In der vorliegenden Arbeit trat „Futterstehlen“ im weiblichen Nicht-Östrus in Dyaden auf, in denen die Dominanzbeziehung nicht geklärt werden konnte. Damit stellt diese Verhaltenseinheit selbst keinen Indikator für Dominanz dar und sollte, wie von RADESPIEL (1998) vorgeschlagen, nicht als agonistisch angesehen werden. Die beiden Männchen derjenigen Dyade, in der „Futterstehlen“ besonders häufig beobachtet wurde, waren ein Jahr alt und hatten keine Vorerfahrung mit Weibchen. Sie zeigten als einzige Männchen häufig Spielverhalten und insgesamt am häufigsten affiliatives Verhalten untereinander, so daß das gegenseitige „Futterstehlen“ bei ihnen auch in einem spielerischen Kontext gestanden haben könnte.

Während des weiblichen Östrus wurden alle Konflikte in den Gruppen 1 und 3 für jeweils ein Männchen dieser Gruppen entschieden, so daß für die Männchen der Gruppe 1 über alle drei Östrustage des Weibchens und für die Männchen der Gruppe 3 für den dritten Östrustag des Weibchens eine Rangfolge bestimmt werden konnte. Die Rangfolge war in Gruppe 1 stabil, ein Dominanzwechsel fand nicht statt. Sie blieb in der Gruppe 3 in den ersten beiden Tagen sowie zwischen den Männchen der Gruppe 2 während des gesamten Zeitraums ungeklärt. Von den insgesamt 85 agonistischen Situationen fanden 53 Konflikte spontan (Gruppe 1), 19 Konflikte im Kontext „Schlafkasten“ (Gruppe 1 und 2) und 13 Auseinandersetzungen im Zusammenhang mit Sexualverhalten (Gruppe 1) statt. Damit war eine der Voraussetzungen für die Existenz von sozialer Dominanz - das Auftreten von agonistischen Situationen (BERNSTEIN 1981, FRANCIS 1988) - für beide Zeitabschnitte erfüllt. Die zweite Voraussetzung, die asymmetrische Entscheidung dieser Konflikte unabhängig vom Kontext, wurde bei den Männchen nur in zwei Dyaden und nur für einen Beobachtungsabschnitt erfüllt.

Nach PERRET (1984) bilden die Männchen während der Reproduktionssaison stabile Rangfolgen untereinander aus. LINDEMANN (1996) beobachtete hingegen wechselnde Dominanzverhältnisse bei den von ihr untersuchten Männchen. Die Frage, ob die Männchen in Gefangenschaft eine Rangfolge ausbilden, die über die gesamte Fortpflanzungszeit stabil bleibt, läßt sich mit den Ergebnissen meiner Arbeit nicht beantworten. Bei RADESPIEL (1998) blieb ebenfalls in einer von vier Gruppen die Dominanz in den Männchen-Dyaden über den gesamten Beobachtungszeitraum und in einer zweiten Gruppe über acht von zehn Beobachtungstagen ungeklärt. Es gibt zwei mögliche Erklärungen für die mit der vorliegenden Arbeit gewonnenen Ergebnisse. Die erste Möglichkeit könnte in den Verwandtschaftsverhältnissen der Männchen liegen: Die Männchen in zwei der fünf unisexuellen Paare waren Brüder. Bei einem dieser beiden Paare (Gruppe 2) wurden weder während des weiblichen Nicht-Östrus noch während des Östrus der Weibchen agonistische Situationen beobachtet. Während der Beobachtungsabschnitte „Nicht-Östrus“ und „Östrus“ konnte aber auch zwischen den beiden nicht-verwandten Männchen der Gruppe 3 keine Veränderung der Frequenz agonistischer Situationen beobachtet werden. Die zweite Erklärungsmöglichkeit besteht in dem während des gesamten Beobachtungsabschnitts sehr intoleranten Verhalten der Weibchen dieser Gruppen den Männchen gegenüber, so daß es schließlich nur noch zu agonistischen Kontakten zwischen den Geschlechtern kam. In der Gruppe 2 lag die Häufigkeit intersexueller Agonistik niedriger als in Gruppe 3. Hier reichte ein räumliches Annähern eines Weibchens an eines der Männchen oft aus, damit dieses sich von dem Weibchen entfernte. Diese Befunde lassen vermuten, daß unter Laborbedingungen nicht nur die Frequenz weiblicher Aggressivität männliche intrasexuelle Konkurrenz unterdrücken kann, sondern daß hierfür ebenso die Intensität des Aggressionsverhaltens der Weibchen ausschlaggebend sein kann. In jeder Gruppe fanden die Auseinandersetzungen vorwiegend in einer der vier Dyadenkombinationen und jeweils mit dem Aktiveren der beiden Männchen statt. Am Tag der Gruppenbildung waren es vor allem die Männchen, die Kontakt zu den Weibchen aufnahmen und diese beschnupperten. Dieses Beschnuppeln kann dazu gedient haben, den reproduktiven Status der Weibchen zu bestimmen.

Wahrscheinlich reduzierte bzw. verhinderte der durch die hohe Weibchenaggressivität ausgelöste soziale Stress der Männchen sowie das Fehlen potentieller Paarungspartner den Grad intrasexueller Konkurrenz zwischen ihnen.

Ist die Rangfolge zwischen den Männchen einer Gruppe nicht über agonistische Situationen bestimmbar, so gibt möglicherweise die Agilität eines Männchens Aufschluß über seinen Rangstatus. Zur Bedeutung der individuellen Agilität im Kontext von Dominanzstrukturen gibt es bisher kaum Untersuchungen. Agilität wird meist in Form von Aktionsmustern für eine Art im Zusammenhang mit anderen Parametern, wie zum Beispiel der Habitatnutzung (OVERDORFF 1996) oder der Ernährung (OVERDORFF 1988, CURTIS & ZARAMODY 1999) beschrieben. AUJARD & PERRET (1998) konnten bei Mausmakis unter Laborbedingungen Unterschiede in der Aktivität zwischen älteren und jüngeren Männchen finden. In gemischtgeschlechtlichen Gruppen mit unterschiedlich alten Tieren zeigten ältere Männchen ein höheres Maß an aktivem Verhalten als jüngere Männchen. In gemischtgeschlechtlichen Gruppen mit gleich alten Männchen verhielten sich jüngere Männchen häufiger aktiv als jüngere Männchen in Gruppen mit unterschiedlichem Alter. Bei den älteren Männchen war dies genau umgekehrt. Ältere Männchen zeigten in Gruppen mit unterschiedlich alten Tieren häufiger aggressives, sexuelles und Markierverhalten als ihre jüngeren Konkurrenten. Sie waren im Vergleich zu jüngeren Männchen anhand gewonnener agonistischer Interaktionen immer dominant, brauchten ihre Rangposition nicht zu verteidigen und hatten bevorzugten Zugang zu östrischen Weibchen. AUJARD & PERRET (1998) vermuten eine Inhibition des Verhaltens bei jüngeren Männchen, dem zentrale Mechanismen zugrunde liegen sollen. Im Freiland, wo männliche Mausmakis auch über *scramble competition* um Weibchen konkurrieren, sollten ältere Männchen aufgrund ihrer Erfahrung daher einen Fortpflanzungsvorteil gegenüber jüngeren Konkurrenten haben.

In der vorliegenden Arbeit war in beiden Beobachtungsabschnitten jedesmal das selbe Männchen einer Dyade aktiver als sein Partner. Aktivitätsunterschiede

bestanden sowohl zwischen gleich alten als auch zwischen unterschiedlich alten Männchen. Die Agilität wurde über die Anzahl der mit aktiven Verhaltensweisen verbrachten Zeitanteile innerhalb des Aktivitätsbudgets bestimmt. In den Gruppen 1 und 3, in denen zumindest zeitweise eine Rangfolge bestimmt werden konnte, war jeweils das dominante Männchen aktiver als sein Partner. Alle drei aktiveren Männchen hatten im Abschnitt „Östrus“ entweder als einzige oder aber häufiger als ihre Partner sexuelle Kontakte zu Weibchen, eines der Männchen verhielt sich aggressiver gegenüber seinem passiveren Partner als umgekehrt und alle drei aktiveren Männchen hatten häufiger aggressive Kontakte zu Weibchen. Sie nahmen auch öfter Kontakt zu den Weibchen auf und inspizierten diese häufiger als die passiveren Männchen. Eventuell läßt sich hier eine Parallele zu den Unterschieden in der Aktionsraumgröße der Männchen und damit zu der Anzahl erreichbarer Weibchen im Freiland ziehen. Bei freilebenden Männchen ist in der Paarungszeit die Zunahme der Aktionsraumgröße positiv korreliert mit der Zunahme ihrer nächtlichen Wanderstrecken (SCHMELTING 2000). Die Männchen können damit größere Gebiete aufsuchen, um auf östrische Weibchen zu treffen. Vergleichsweise könnten Männchen unter Laborbedingungen ihrer Aktivität steigern und so die Frequenz im Zusammentreffen mit Weibchen erhöhen. Agilere Männchen könnten so im Vergleich mit weniger aktiven Männchen einen Vorteil beim Zugang zu östrischen Weibchen erhalten. Die Befunde unterstützen somit die Aussagen von AUJARD & PERRET (1998). Inwieweit sich die Agilität der Männchen als Parameter indirekt zum Ausdruck kommender Dominanz eines Männchens eignet, könnte durch ihre Aufnahme in das Verhaltensspektrum nachfolgender Untersuchungen geklärt werden.

Das Spektrum reproduktiver Strategien bei männlichen Mausmakis ist derzeit nicht vollständig bekannt. Neben aggressiven Auseinandersetzungen und Spermienkonkurrenz könnten bei ihnen auch andere Konkurrenzformen zum Tragen kommen. Temporär dominante bzw. unterlegene Männchen könnten dabei unterschiedliche Strategien einsetzen, um ihren Reproduktionserfolg zu erhöhen. Nach PERRET (1992) sollen unterlegene Männchen von ihren dominanten Konkurrenten am Kontakt zu Weibchen gehindert werden. Auch in der vorliegenden

Arbeit konnte das dominante Männchen im Beobachtungsabschnitt „Östrus“ den Kontakt zwischen dem subdominanten Männchen und dem rezeptiven Weibchen meist verhindern. Entweder wurde das unterlegene Männchen von dem dominanten Gegner verjagt oder das dominante Männchen versuchte, das paarungsbereite Weibchen zu bewachen. In einer Freilanduntersuchung von PETERS (1999) deutete das Verhalten der Männchen auf das Vorhandensein von *contest competition* und *mate guarding* hin. RADESPIEL (1998) konnte *mate guarding* bei männlichen Mausmakis im Freiland dagegen nicht nachweisen. Beim *mate guarding* wird ein Weibchen nach der erfolgten Paarung von einem Männchen bewacht (DEWSBURY 1988). Bei den in der vorliegenden Arbeit beobachteten Männchen der Gruppe 1 hielt sich der dominante Joe am ersten Östrustag von Julia bzw. Eva im Anschluß an die Kopulationen häufig vor deren Schlafkasten auf, wenn sich das betreffende Weibchen dort aufhielt. Bei einer Annäherung des subdominanten Gelo an den Schlafkasten wurde dieser von Joe verjagt. Daraufhin setzte Joe sich wieder in die Nähe der Schlafkastenöffnung. Befand sich das rezeptive Weibchen frei im Käfig, saß Joe entweder in ihrer Nähe oder beobachtete sie aus einiger Entfernung und verjagte Gelo sofort, wenn sich dieser dem Weibchen näherte. Dieses Verhalten deutet auf das Vorhandensein von *mate guarding* bei männlichen Mausmakis hin und unterstützt entsprechende Befunde aus dem Freiland. Diese Konkurrenzform könnte jedoch unter Freilandbedingungen von untergeordneter Bedeutung sein, da die Weibchen einen hohen Grad an Östrussynchronisation aufweisen (PERRET 1982, RADESPIEL & ZIMMERMANN 2000), mehr Raum zur Verfügung haben und daher von einem Männchen nur schwer bewacht werden können. Vielleicht war *mate guarding* in der dargestellten Gruppe deswegen so effektiv, weil die Rangfolge zwischen den Männchen geklärt war und sich das dominante, ältere Männchen problemlos gegenüber seinem Konkurrenten durchsetzen konnte. Beim Zugang zu fertilen Weibchen können hochrangige Männchen Vorrang haben und damit mehr Nachkommen zeugen als subdominante Männchen (KEVERNE *et al.* 1982, BERNSTEIN *et al.* 1983, ZIEGLER & BERCOVITCH 1990). Der Rang eines Männchens wird über den Ausgang agonistischer Interaktionen ermittelt (PERRET 1985). Dominante Männchen zeigen signifikant häufiger Paarungsverhalten als

unterlegene Männchen und hindern letztere am Kontakt mit Weibchen (PERRET 1992). Wenn aber Dominanzhierarchien nicht über die gesamte Reproduktionssaison stabil sind und dominante Männchen das sexuelle Interesse unterlegener Männchen nicht inhibieren können, dann sollte vor allem ein über Agonistik ausgetragener, präkopulativer Wettbewerb dem jeweils dominanten Männchen den Zugang zu rezeptiven Weibchen sichern. Darüber hinaus hat ein dominantes Männchen in einer kleinen Gruppe und unter begrenzten räumlichen Verhältnissen bessere Möglichkeiten, östrische Weibchen zu bewachen. Hierdurch kann neben *contest competition* und *sperm competition* auch das *mate guarding* eine erfolgreiche Strategie sein.

In allen drei Gruppen dominierten die Weibchen die Männchen. Die Ergebnisse zur Weibchendominanz stimmen mit vergleichbaren Befunden anderer Untersuchungen überein (PERRET 1987, RADESPIEL 1998). Die Häufigkeit, mit der Weibchen-Aggressivität submissives Verhalten bei den in der vorliegenden Arbeit beobachteten Männchen auslöste, schwankte zwischen 50% (Gruppe 2) und 100% (Gruppe 1). Die Gesamthäufigkeit aggressiver Auseinandersetzungen nahm von Gruppe 1 zu Gruppe 3 hin deutlich zu. Insgesamt entschieden die Weibchen rund 95% der intersexuellen Konflikte für sich. Das Reaktionsverhalten männlicher Mausmakis gegenüber den dominanten Weibchen läßt sich damit mit den Verhältnissen anderer, in Mehr-Männchen-/Mehr-Weibchen-Gesellschaften lebenden Lemurenarten vergleichen (*Eulemur coronatus*, *Lemur catta*: KAPPELER 1993b).

Es ist denkbar, daß die Haltungsbedingungen zu einer Verstärkung der Aggressivität der Weibchen den Männchen gegenüber geführt hat und dadurch der soziale Stress in diesen Gruppen erhöht wurde. Der Zugang zu den verschiedenen Käfigelementen war nur über Schiebetüren in den Trennwänden zwischen den Käfigelementen möglich, so daß diese nicht als ein Gesamtraum zur Verfügung standen. Ein vor einem Weibchen fliehendes Männchen mußte zuerst eine der Öffnungen passieren, um in das anschließende Käfigelement zu gelangen. Befand sich dort das zweite Weibchen, so schloß sich dieses dem ersten häufig an und beide Weibchen jagten das Männchen gemeinsam. Der einzige Ort, an den ein Männchen ausweichen

konnte, war der Schlafkasten. Häufig flüchtete ein gejagtes Männchen in denjenigen Schlafkasten, in dem sich sein männlicher Partner befand. Solche Männchen-Verbindungen wurden aber nur in diesem Kontext beobachtet, weshalb von einer Koalition zwischen den Männchen im Sinne von SMUTS (1987), nach denen Männchen in der Regel Koalitionen bilden, um andere Männchen auszuschließen, den eigenen Rangstatus zu erhöhen oder verbesserten Zugang zu östrischen Weibchen zu erreichen, nicht gesprochen werden kann. Angesichts hoher Weibchenaggressivität während des Abschnitts „Östrus“ könnten die Männchen den Schlafkasten gemeinsam im Sinne einer „Feindvermeidungsstrategie“ gegenüber den Weibchen genutzt haben, wie sie im Freiland für Schlafgemeinschaften zwischen Männchen am Ende der Trockenzeit vermutet wird (vgl. SCHMELTING 2000).

### Sexualverhalten

Im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ wurde in zwei der fünf unisexuellen Paare Sexualverhalten beobachtet. Dieses reichte vom Aufreiten auf den Partner bis hin zu Suchbewegungen mit dem Penis. Diese sexuellen Kontakte traten ohne gleichzeitige Agonistik auf. Hierbei kann von homosexuellem Verhalten gesprochen werden, wobei der Begriff der Homosexualität in der Literatur nicht eindeutig definiert ist. Ab dem Moment, in dem ein rezeptives Weibchen zu den Männchen gesetzt wurde, wurde sexuelles Verhalten zwischen den Männchen nicht mehr beobachtet. Der Begriff der Homosexualität ist eine „Bezeichnung für sexuelle Aktivität, Erregbarkeit und Orientierung gegenüber Partnerinnen oder Partnern gleichen Geschlechts“ (ZINK 1990). Teilweise wird mit ihm auch die Wahl des gleichgeschlechtlichen Partners bei Vorhandensein eines anders geschlechtlichen Partners verbunden (IMMELMANN 1982). Sie dient bei Männchengruppen harembildender Säuger dem Erhalt einer ständigen Kopulationsbereitschaft und damit sofortiger Zeugungsfähigkeit der Männchen nach Übernahme eines Harems oder kann als sog. Fehlprägung bei Jungtieren auftreten, die nur mit gleichgeschlechtlichen Tieren aufwachsen (IMMELMANN 1982). In der vorliegenden Arbeit fand Sexualverhalten während des weiblichen Östrus ausschließlich zwischen den Geschlechtern statt,

und selbst wenn die Weibchen die Männchen zurückwiesen, wichen diese nicht auf ihren gleichgeschlechtlichen Partner aus. Die betreffenden Männchen hatten in Vorjahren bereits Kontakt zu Weibchen gehabt. Ihr Sexualverhalten ist in diesem Fall als Ersatzhandlung anzusehen, die von den betreffenden Männchen aufgrund des Fehlens weiblicher Sexualpartner im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ erfolgte. Das Fehlen einer Dominanzhierarchie in den unisexuellen Paaren und die hauptsächlich affiliativ geprägten Beziehungen zwischen den Männchen in diesem Beobachtungsabschnitt sollten zur Duldung des jeweils sexuell „passiven“ Männchens beigetragen haben.

Im Abschnitt „Östrus“ gab es hinsichtlich des Ranges der Männchen auch Unterschiede in der Art der Paarungen. Nach LINDEMANN (1996) soll ausschließlich das dominante Männchen ungestört mit dem Weibchen kopulieren können. Auch in der von mir durchgeführten Untersuchung konnte sich nur das dominante Männchen ungestört mit dem Weibchen paaren. Dies sollte zu einer erhöhten Befruchtungswahrscheinlichkeit führen und so den Reproduktionserfolg des dominanten Männchens erhöhen. Tatsächlich stammten die Nachkommen der beiden Weibchen aus dieser Zeit von diesem Männchen ab (RADESPIEL *et al.* 2001).

Alternative Paarungsstrategien werden aber auch bei unterlegenen Männchen gefunden. Bei *Mandrillus sphinx* kann sozialer Stress in Mehrmännchen-Gruppen zu einer Verzögerung der Entwicklung sekundärer Geschlechtsmerkmale führen (DIXSON 1998). Trotzdem können solche Männchen sexuell aktiv sein, indem sie sich opportunistisch paaren. Werden die dominanten Männchen aus der Gruppe entfernt, nimmt das sexuelle Verhalten unterlegener Männchen zu. Unterlegene Schimpansen paaren sich ebenfalls opportunistisch mit östrischen Weibchen (Übersicht bei SMUTS 1987). Bei männlichen Mausmakis wurden unter Laborbedingungen ähnliche Reaktionsweisen subdominanter Männchen gefunden. Nach der Herausnahme des dominanten Männchens kopulierte auch das subdominante Männchen mit dem rezeptiven Weibchen (LINDEMANN 1996).

Dominante Männchen kopulierten länger mit den Weibchen, wurden dabei aber teilweise von dem unterlegenen Männchen gestört. PETERS (1999) beobachtete im Nordwesten Madagaskars Paarungen eines rezeptiven Weibchens sowohl mit dem dominanten als auch mit dem unterlegenen Männchen. In Abwesenheit des dominanten Männchens konnte der subdominante Konkurrent mit dem Weibchen kopulieren, d.h. er wurde von diesem geduldet. Auch in der von mir durchgeführten Untersuchung zeigte das subdominante Männchen der Gruppe 1 an beiden östrischen Weibchen sexuelles Interesse, in dem es immer wieder den Kontakt zu ihnen suchte. Joe inspizierte und beschnupperte die beiden Weibchen insgesamt etwas häufiger als der subdominante Gelo (23 versus 13 Mal).

Bei vielen Arten geht der hohe Rang eines Männchens mit einer erhöhten Paarungsaktivität einher (z.B. *Macaca mulatta*: CHAPAIS 1983). Dieser Zusammenhang wird besonders deutlich bei Untersuchungen, in denen der Auf- und Abstieg der Dominanzfolge mit einer erhöhten bzw. verminderten Paarungsaktivität gekoppelt ist (z.B. *Papio cynocephalus*: SAPOLSKY 1983). Von PERRET (1992) wird für das dominante Männchen signifikant häufiger Sexualverhalten beschrieben als für das unterlegene Männchen. Unterlegene Männchen sollen außerdem durch Duftstoffe im Urin dominanter Männchen in ihrer sexuellen Aktivität unterdrückt werden (SCHILLING & PERRET 1987). Einen Hinweis auf sexuell unterdrücktes Verhalten, wie es von PERRET (1984, 1992) für das rangniedrige Männchen beschrieben wurde, gab es bei dem in der von mir durchgeführten Untersuchung beobachteten subdominanten Männchen nicht. Da das dominante Männchen nicht wie bei LINDEMANN (1996) von der Gruppe getrennt wurde, läßt sich aufgrund dieses Verhaltens nur vermuten, daß Gelo in dessen Abwesenheit versucht hätte, mit dem jeweiligen Weibchen zu kopulieren. Trotzdem können die Aussagen von LINDEMANN (1996), nach denen sich sowohl dominante als auch submissive Männchen mit rezeptiven Weibchen paaren können, unterstützt werden. Rezeptive Weibchen sollen außerdem das Aufreiten der unterlegenen Männchen nicht dulden (PERRET 1992). LINDEMANN (1996) vermutet, daß subdominante Männchen weniger durch das dominante Männchen von der Fortpflanzung ausgeschlossen

werden, sondern daß vielmehr die Bevorzugung eines Männchens durch das rezeptive Weibchen entscheidender für dessen Reproduktionserfolg sein könnte als sein Rangstatus. Durch Genanalysen konnte unter Laborbedingungen die Vaterschaft sowohl von dominanten als auch von unterlegenen Männchen nachgewiesen werden (RADESPIEL *et al.* 2001). Damit besteht keine positive Korrelation zwischen dem Dominanzstatus eines Männchens und seinem Reproduktionserfolg. In der von mir beobachteten Gruppe 1 gab es auch einen Hinweis auf weibliche Partnerwahl. Während Joe von beiden östrischen Weibchen als Sexualpartner akzeptiert wurde, verhielt sich Eva an ihrem ersten Östrustag gegenüber Gelo wiederholt intolerant. Selbst wenn es Gelo trotz Anwesenheit eines dominanten Männchens gelungen wäre, mit dem Weibchen zu kopulieren, so wäre dies eventuell durch das rezeptive Weibchen selbst verhindert worden. Aufgrund der geringen Stichprobe ist jedoch keine eindeutige Aussage über den Zusammenhang zwischen weiblicher Partnerwahl und dem Rangstatus eines Männchens möglich. Gemeinsam mit den Ergebnissen anderer Studien weisen die Befunde jedoch darauf hin, daß das Sexualverhalten submissiver Männchen während eines weiblichen Östrus nicht unterdrückt oder eingeschränkt ist und daß temporär rangniedrige Mausmakimännchen vielmehr alternative Paarungsstrategien entwickeln können, die es ihnen ermöglichen, sich an die jeweilige Situation anzupassen und „Gelegenheiten zu nutzen“. Dies könnte über direkte agonistische Konflikte und daraus resultierendem Rangwechsel (LINDEMANN 1996) und/oder indirekt durch opportunistische Paarungen nicht-dominanter Männchen geschehen.

Verschiedene Faktoren können die Diskrepanz zwischen diesen Ergebnissen und denen aus der Literatur erklären. Während in der vorliegenden Arbeit und bei den Untersuchungen von LINDEMANN (1996) Gruppen aus jeweils zwei Männchen und zwei Weibchen gebildet wurden, untersuchte PERRET (1982) Gruppen mit bis zu acht Tieren. Einen Einfluß sollte auch die Käfiggröße auf das Verhalten der Männchen gehabt haben. Im Gegensatz zum Freiland, wo einzelne Tiere wiederholten aggressiven Auseinandersetzungen ausweichen können, steht ihnen in Gefangenschaft dazu nur ein sehr begrenzter Raum zur Verfügung. Kleine

Käfiggrößen sollten daher den sozialen Stress zwischen Gruppenmitgliedern verstärken. Gruppen von 2 bis 4 Tieren wurden von PERRET (1972) in Käfigen mit einer Größe von 0,1 m<sup>3</sup> gehalten. LINDEMANN (1996) hielt Gruppen von vier Tieren in Käfigen mit einer Größe von 2,6 m<sup>3</sup>. In der von mir durchgeführten Untersuchung stand den Gruppen jeweils ein Käfigraum von fünfmal 0,6 m<sup>3</sup> (zusammen pro Gruppe 3 m<sup>3</sup>) zur Verfügung. Die engen Raumverhältnisse bei PERRET (1972) könnten zu erhöhtem Stress zwischen den Männchen geführt haben mit der Folge erhöhter Plasmakortisolwerte (vgl. PERRET 1992). Diese führen bei vielen Säugern zu einer verminderten Reproduktion (ZIEGLER & BERCOVITCH 1993). Damit könnte die sexuelle Inhibition subdominanter Männchen erklärt werden (SCHILLING & PERRET 1987). Eine weitere Rolle könnte das Alter der Männchen gespielt haben (siehe unten).

#### 5.3.4 Einfluß des Alters auf Agonistik und Sexualverhalten

Unter Laborbedingungen werden zwischen Männchen in heterosexuellen Gruppen lineare Rangfolgen mit meist instabilen Dominanzverhältnissen beobachtet (LINDEMANN 1996, RADESPIEL 1998). Diese werden auf der Basis agonistischer Interaktionen bestimmt. Im Freiland wird daneben die Bedeutung des Alters eines Männchens und damit seiner Erfahrung für seinen Reproduktionserfolg diskutiert (RADESPIEL 1998, SCHMELTING 2000). Da unter Freilandbedingungen die Größe des Aktionsraumes entscheidend für die Anzahl erreichbarer Weibchen ist, könnte *contest competition* von zweitrangiger Bedeutung sein und sich das Alter residenter Männchen primär in größeren Aktionsräumen und leichterem Zugang zu rezeptiven Weibchen ausdrücken. Andererseits könnten im direkten Kontakt mit Weibchen dominante Männchen einen Vorteil gegenüber submissiven Konkurrenten haben, in dem sie diese verdrängen und damit an der Kopulation mit dem Weibchen hindern. In der direkten Konkurrenz um Weibchen sollte daher Agonistik zum Tragen kommen, wobei ältere, erfahrene Männchen gegenüber jüngeren Männchen einen Vorteil haben sollten (vgl. PETERS 1999). Da sich jedoch auch jüngere Männchen paaren (PETERS 1999, SCHMELTING 2000), könnte im Freiland die Erfahrung der Männchen vorrangig in nicht-agonistischen Kontexten zum Tragen kommen.

Bei in Gefangenschaft gehaltenen Gruppen sollten aggressive Auseinandersetzungen aufgrund der fehlenden Möglichkeit zur Ausbildung von Aktionsräumen ausschlaggebend für den Zugang zu Weibchen sein als im Freiland. In einer Untersuchung von KUGEL (1993) dominierten ältere über jüngere Männchen. Ältere, erfahrene Männchen könnten demnach vor allem unter Laborbedingungen Vorteile gegenüber jüngeren Männchen besitzen und dies könnte sich in der Rangfolge ausdrücken. Möglicherweise wurden von PERRET (1992) ebenfalls unterschiedlich alte Männchen zusammengesetzt. In der entsprechenden untersuchten Gruppe der vorliegenden Arbeit verhielt sich nur das dominante, ältere Männchen aggressiv gegenüber seinem jüngeren Gegner und dominierte diesen über alle drei Beobachtungstage des Abschnitts „Östrus“. Die Rangfolge änderte sich in dieser Gruppe nicht. Nur das ältere Männchen kopulierte mit den Weibchen. Die von LINDEMANN (1996) und RADESPIEL (1998) untersuchten Männchen waren dagegen gleich alt, wobei sich auch unterlegene Männchen aggressiv verhielten. Durch den fehlenden Altersunterschied könnte es bei diesen Tieren möglicherweise zu einer erhöhten Aggressivitätsrate und verstärkter Konkurrenz gekommen sein, in deren Konsequenz Rangwechsel auftraten.

Zusammengefaßt könnten ältere Männchen neben der Bewachung östrischer Weibchen in Form von *mate guarding* und der Bildung größerer Aktionsräume einen weiteren Schwerpunkt ihrer Strategie auf das Austragen aggressiver Auseinandersetzungen legen, während jüngere Männchen ihren Reproduktionserfolg durch opportunistische Paarungen, Koalitionsbildung (siehe Abschnitt „Affiliatives Verhalten“) und eine im Vergleich mit älteren Männchen höhere Spermaqualität (SCHMELTING 2000) erhöhen könnten. Altersspezifische Paarungsstrategien sind auch bei anderen Primatenspezies beschrieben worden. So scheint es z.B. bei Steppenpavianen (*Papio cynocephalus*) eine Korrelation zwischen Alter und Paarungsstrategie zu geben. Junge männliche Orang-Utans (*Pongo pygmaeus*), für deren Art eine solitäre Lebensweise vermutet wird, paaren sich jedoch ebenfalls opportunistisch in Abwesenheit adulter, residenter Männchen (Übersicht bei SMUTS 1987).

### 5.3.5 Einfluß der Verwandtschaft auf Agonistik und Sexualverhalten

Im Vergleich zu den nicht-verwandten Männchen der Gruppe 1 trat zwischen den Brüdern der Gruppe 2 zum Zeitpunkt des weiblichen Östrus deutlich weniger Agonistik auf. Da aber auch in dieser Gruppe die Weibchenaggressivität relativ hoch war, kann nicht genau gesagt werden, in welchem Zusammenhang die geringe Häufigkeit aggressiver Auseinandersetzungen zu sehen ist. Nur der von beiden Männchen der Gruppe insgesamt passivere Raffaello betrieb Fellpflege mit einem der Weibchen. Dies war zugleich das östrische Weibchen der Gruppe 2. Es kam zwischen diesen beiden Tieren insgesamt nur zu zwei aggressiven Auseinandersetzungen, wohingegen bei Raffaello's Bruder Rodriguez 14 Mal so häufig agonistische Interaktionen mit beiden Weibchen beobachtet wurden. Dieser Unterschied im Kontakt mit den Weibchen würde für eine weibliche Partnerwahl sprechen. Raffaello könnte auch versucht haben, seine eigene Paarungschance mit dem östrischen Weibchen im Sinne der Konsortenpaarbildung (IMMELMANN 1982) zu erhöhen. Aus der Perspektive des Männchens gesehen ist die Bildung eines Konsortenpaares eine Form des *mate guarding*, bei der sich das Männchen in der Nähe eines fertilen Weibchens aufhält und versucht, sich mit ihm zu verpaaren (DIXSON 1998). Diese Form reproduktiver Strategien ist für viele Primatenarten nachgewiesen worden (Übersicht bei DIXSON 1998) und beinhaltet häufig das Groomen des Weibchens durch das betreffende Männchen. Allerdings kam es zu keinem sexuellen Kontakt zwischen Raffaello und dem östrischen Weibchen. Vielleicht hat das Verhalten dieses passiveren Männchens dazu beigetragen, die Weibchenaggressivität zu reduzieren. Als Folge davon verbrachten die beiden verwandten Männchen innerhalb des Aktivitätsbudgets 14 Mal so viele Intervalle am Futternapf wie die dem vergleichsweise häufigeren weiblichen Aggressionsverhalten ausgesetzten nicht-verwandten Männchen der Gruppe 3. Die beiden Brüder der Gruppe 2 verbrachten auch in Anwesenheit östrischer Weibchen viel mehr Zeit mit ruhendem Verhalten als die Männchen der Gruppe 3. Verlassen im Freiland verwandte Männchen gemeinsam ihre natale Gruppe, könnte ihnen dieses Verhalten bei der Etablierung in einem neuen Habitat helfen (siehe 5.3.6).

### 5.3.6 Einfluß der Versuchssituation auf affiliatives Verhalten

Die solitäre Lebensweise und das Leben in Gruppen wird als individuelle Strategie zur Minimierung des Räuberdrucks angesehen (TERBORGH & JANSON 1986). Solitär zu leben kann als in der Regel gleichbedeutend mit kleiner Körpergröße und Nachtaktivität angesehen werden, da beide Parameter die Wahrscheinlichkeit minimieren, von Prädatoren entdeckt zu werden (KAPPELER 1997). Die Vor- und Nachteile des Soziallebens werden üblicherweise im Kontext des jeweiligen Fitneßnutzens für eine Art, ein Geschlecht oder ein Individuum gesehen. Die Vorteile liegen dabei in einer Verringerung des Prädatorendrucks sowie einer Verbesserung der Effizienz bei der Nahrungssuche, der Verteidigung begrenzter Ressourcen und der Nachkommenaufzucht (Übersicht bei ALCOCK 1996) oder in der Kooperation, bei denen Helfer und Hilfeempfänger gleichermaßen durch ihre Interaktion Fortpflanzungsvorteile erzielen (ALCOCK 1996). Nach HAMILTON (1964) liegt der Sinn der Fortpflanzung in der Weitergabe der eigenen Allele, z.B. auch durch die Unterstützung von genetisch ähnlichen Individuen (verwandte Tiere), damit diese überleben und sich fortpflanzen können.

In Gefangenschaft gehaltene Mausmakigruppen sollen ein ausgeprägtes Kontaktbedürfnis haben (SCHULZ *et al.* 1992). Neben der Bildung von Schlafgruppen soll es auch während der Aktivitätsphase häufig zu positiven Sozialkontakten kommen (GLATSTON 1979). In Gefangenschaft gehaltene Gruppen verbringen etwa 10% der Beobachtungszeit mit direktem Körperkontakt außerhalb der Schlafnester (SCHULZ *et al.* 1992). In der von mir durchgeführten Untersuchung verbrachten die Männchen in unisexuellen Paaren insgesamt 16,2% der Beobachtungszeit mit soziopositivem Verhalten. In dieser Zeit wurde affiliatives Verhalten zwischen Männchen fast 22 Mal so häufig beobachtet wie während des weiblichen Östrus. Affiliativ verhielten sich vor allem die Brüder-Dyaden zueinander. Insgesamt machte die Verhaltensweise „Beschnuppern“ den größten Anteil soziopositiver Verhaltensweisen aus, die in der Regel einen affiliativen Kontakt einleitete. Die Verhaltensweise „Beschnuppern“ dient auch dem Inspizieren eines Partners und ist in sich kein eindeutig affiliatives Verhalten. In Gruppe 4 trat zwischen den beiden einjährigen Männchen zudem Spielverhalten auf. Dieses Verhalten soll

ausschließlich in Zeiten hoher Aggressivität und nur zwischen Tieren mit positiven Beziehungen zueinander vorkommen. Ihm wird eine spannungsreduzierende Funktion zugeschrieben, die trotz hohem Aggressionspegel positive Kontakte zwischen bestimmten Tieren ermöglichen soll (SCHULZ *et al.* 1992). Einen Zusammenhang zwischen hoher Aggressivität einerseits und dem Auftreten des Spielverhaltens andererseits konnte in den von mir beobachteten Männchen-Dyaden jedoch nicht festgestellt werden. Das Spielverhalten juveniler Männchen könnte vielmehr dem Aufbau und Erhalt einer Beziehung, dem Erlernen bestimmter Verhaltensweisen im Sinne des Erfahrungserwerbs (FRANCK 1997) oder dem Zeitvertreib in Gefangenschaft dienen: Über das gemeinsame Aufwachsen können die Brüder sich als Verwandte identifizieren (vgl. KREBS & DAVIES 1996) und eine Beziehung aufbauen, die ihre Überlebenschancen zu einem späteren Zeitpunkt erhöhen kann. Dem Erfahrungserwerb dienen hierbei artspezifische Spiele, bei denen spätere Kampfhandlungen in Form von Balgereien vorweggenommen werden (FRANCK 1997). Tatsächlich ähnelte das Spielverhalten der beiden juvenilen Männchen dem Kampfverhalten der Adulten, und beinhaltete die für den spielerischen Kampf typische Beißhemmung und einen raschen Rollenwechsel (FRANCK 1997). Eine Einteilung der Tiere in verschiedene Rangpositionen war damit nicht möglich. Schließlich könnten die Männchen das Spielverhalten zusätzlich zum Zeitvertreib in Gefangenschaft genutzt haben, wobei zu klären bliebe, ob die Haltung unter Laborbedingungen das Spielverhalten juveniler Tiere fördert.

In Anwesenheit östrischer Weibchen lag der Anteil der mit affiliativem Verhalten verbrachten Zeit insgesamt noch bei 15,3%, jedoch trat soziopositives Verhalten zwischen Männchen nur noch sieben Mal auf und beschränkte sich auf gegenseitiges Beschnupern und Kontaktsitzen vor allem zwischen den Brüdern der Gruppe 2. In Männchen-Weibchen-Dyaden wurde hauptsächlich die Verhaltenseinheit „Beschnupern“ beobachtet, besonders in Gruppe 1 und am ersten Östrustag eines Weibchens, so daß dieses Verhalten ebenfalls im Sinne der Partnerinspektion bzw. Östruskontrolle durch ein Männchen interpretiert werden kann. In Gefangenschaft tritt affiliatives Verhalten vor allem zwischen nah

verwandten Männchen auf und scheint von begrenzter Dauer zu sein. Koalitionen, die wiederholt und über einen längeren Zeitraum auftraten, wurden in der von mir durchgeführten Untersuchung nicht festgestellt.

Soziopositive Verhaltensweisen wie das Allogrooming sind bei sozial lebenden Primaten wichtig für den Aufbau und Erhalt von Beziehungen und Koalitionen. Die Tatsache, daß unter Laborbedingungen bei männlichen Mausmakis affiliatives Verhalten vor allem zwischen nah verwandten Tieren beobachtet wurde, könnte darauf hinweisen, daß miteinander verwandte Männchen eventuell gemeinsam aus ihrer natalen Gruppe emigrieren. Die Tiere könnten sich bei der Bildung neuer Gruppen, bei der Verteidigung lebenswichtiger Ressourcen oder beim Zugang zu fertilen Weibchen gegenseitig unterstützen. Einzeln immigrierende Tiere sollten einer erhöhten Gefährdung durch Verletzungen infolge aggressiver Auseinandersetzungen mit residenten Artgenossen sowie einem erhöhten Prädatorendruck ausgesetzt sein. Dieser Stress kann unterdrückend auf das Immunsystem wirken (SAPOLSKY 1994, zitiert in BERCOVITCH 1999) und die Tiere empfänglicher für Krankheiten werden lassen (RALEIGH & MCGUIRE 1990, zitiert in BERCOVITCH 1999; GUST *et al.* 1993). Gemeinsam migrierende männliche Mausmakis könnten diesen Gefahren leichter begegnen. Dies sollte ihr neuroendokrines Profil beeinflussen und sich damit ebenfalls positiv auf ihre Überlebenschancen auswirken.

Um Toleranz und Kooperation im Rahmen von Koalitionen oder Bündnissen zu erzielen, muß der Konflikt über reproduktive Interessen anderen Interessen untergeordnet werden (VAN HOOFF & VAN SCHAİK 1994). Indem ein Individuum ohne Nachkommen ein anderes, mit ihm eng verwandtes Individuum bei der Fortpflanzung unterstützt, vererbt es damit einen Prozentsatz seiner eigenen Gene. Beide Tiere können so indirekt bzw. direkt ihre eigene Fitneß erhöhen (KREBS & DAVIES 1996). Diese Fitneßinteressen könnten analog VAN HOOFF & VAN SCHAİK (1994) als ein übergeordnetes Interesse angesehen werden. Indem verwandte Mausmakimännchen gemeinsam in ein neues Gebiet emigrieren, könnten sie über die erleichterte Einbringung ihres „frischen“ genetischen Materials ihre

Chancen im Wettbewerb mit residenten, älteren Männchen steigern (vgl. SCHMELTING 2000). Aus vergleichbaren Gründen könnten sich aber auch verwandte, residente Männchen gegenseitig unterstützen.

Derzeit gibt es in der Literatur keine eindeutigen Angaben zum Auftreten von Koalitionen bzw. zur Bedeutung affiliativen Verhaltens zwischen männlichen Mausmakis. Für das Freiland sind Schlafgemeinschaften bei Männchen nachgewiesen worden (RADESPIEL 1998, PETERS 1999, SCHMELTING 2000). Diese könnten zur verbesserten Verteidigung der Ressource Schlafplatz gebildet werden. In der vorliegenden Arbeit nutzten die Männchen unter Laborbedingungen angesichts hoher Weibchenaggressivität oftmals den gleichen Schlafkasten, um sich vor den Weibchen zu schützen. Möglicherweise bilden residente Männchen kurzfristige Verbindungen, die eventuell mehr der Verteidigung einer Ressource als ihrem Erwerb dienen.

Unter den Lemuren ist soziopositives Verhalten unter anderem beschrieben worden für die Arten *Hapalemur griseus*, die in Familiengruppen leben, zusammen schlafen und häufiges Allogrooming zeigen (PETTER *et al.* 1977), *Lemur catta*, bei denen sich nah verwandte Tiere (z.B. Geschwister) bei der Fellpflege bevorzugen und oft in engem Körperkontakt ruhen, *Eulemur mongoz*, deren häufiges Kontaktsitzen mit einer besonderen Wärmebedürftigkeit erklärt wird, und *Eulemur fulvus*, die häufig ihr Futter teilen und bei denen eine ausgeprägte Futterkonkurrenz zu fehlen scheint (HOFFMANN *et al.* 1992).

Generell hat das Verhalten von Männchen außerhalb von Konkurrenz und Dominanz bisher nur vergleichsweise wenig Aufmerksamkeit erfahren. Nach der Definition von NOE (1986) sind Koalitionen jedes Ereignis, bei dem Individuen ihre Kräfte verbinden, wobei ein Individuum dem anderen Hilfe leistet oder zwei bzw. mehrere Individuen direkte Aggression auf das gleiche Ziel zur gleichen Zeit richten. Koalitionen können schnell gebildet werden und kurzzeitig bestehen (z.B. bei Pavianen) oder über eine lange Zeit andauern (z.B. bei Schimpansen) (DIXSON 1998).

Sie werden vorrangig für Primatenarten beschrieben, bei denen die Männchen philopatrisch und/oder verwandt sind (*Pan troglodytes*: RISS & GOODALL 1979, *Colobus badius*: STRUHSAKER & LELAND 1987, *Brachyteles arachnoides*: STRIER 1994). Die Entstehung von Kooperation und Toleranz bei männlichen Primaten hängt demnach nicht primär von bestimmten ökologischen bzw. sozialen Faktoren ab, wie zum Beispiel Habitatstruktur, Gruppengröße/-struktur, Geschlechterdominanz oder Geschlechtsdimorphismus. Vielmehr sollen das Vorhandensein und die Verteilung von Ressourcen (z.B. Nahrung und Weibchen) und die daraus folgende Konkurrenzform zwischen Männchen (*contest* bzw. *scramble competition*) entweder zu hierarchischen oder egalitären Gesellschaftsformen führen, die die Beziehungen zwischen Männchen beeinflussen und darüber mitbestimmen, welches der Geschlechter die natale Gruppe verläßt (VAN HOOFF & VAN SCHAİK 1994). Verwandtschaft wird als ein wichtiger Faktor bei der Entwicklung affiliativer und kooperativer Bündnisse zwischen Männchen angesehen (*Pan troglodytes*: RISS & GOODALL 1979). Nah verwandte Männchen unterstützen sich dabei häufiger als weiter entfernt verwandte (*Macaca sylvanus*: WIDDIG *et al.* 2000). Männliche Philopatrie und Verwandtschaft sind jedoch nicht zwingend für die Entstehung männlicher Kooperation (VAN HOOFF & VAN SCHAİK 1994; *Papio anubis*: PACKER 1977). Gegenseitige Vertrautheit kann wichtiger als Verwandtschaft sein (*Papio anubis*: STRUM 1987). Solche Verbindungen könnten die Evolution der Reziprozität erleichtert haben, bei der aus Hilfeleistungen erst zu einem späteren Zeitpunkt ein reproduktiver Vorteil für den Helfer entsteht (TRIVERS 1971).

Nur wenige Studien befassen sich mit der Migration verwandter Männchen aus der natalen Gruppe und schließen die diesbezügliche Bedeutung affiliativen Verhaltens mit ein. GOULD (1997) liefert ein Beispiel für gemeinsam migrierende männliche Kattas (*Lemur catta*), für die ein gegenseitiger Schutz vor Prädatoren vermutet wird. CHENEY & SEYFARTH (1983) sowie VAN NOORDWIJK & VAN SCHAİK (1985) (beide zitiert in VAN HOOFF & VAN SCHAİK 1994) vermuten die Migration eng verwandter Männchen bei Südlichen Grünmeerkatzen (*Chlorocebus pygerythrus*) bzw. Javaneraffen (*Macaca fascicularis*).

Für das Differenzierungsvermögen von Tieren, zwischen Verwandten und Nicht-Verwandten zu unterscheiden, sind mehrere Möglichkeiten diskutiert worden (Überblick bei KREBS & DAVIES 1996). Beispielsweise können Erfahrung und Lernen die Verwandtenerkennung erleichtern, indem „diejenigen, mit denen man aufwächst“ als Verwandte angenommen werden (KREBS & DAVIES 1996). Eventuell läßt sich hiermit am ehesten die Erkennung von Verwandten in den von mir untersuchten Gruppen erklären, da die Männchen der verwandten Dyaden Wurfgeschwister sind. Darüber hinaus gleichen sich Vollgeschwister möglicherweise in ihrem Phänotyp (z.B. im Geruch) und können sich so erkennen („*phenotype matching*“, KREBS & DAVIES 1996). Der phänotypische Geruch ist mit einem im MHC („*major histocompatibility complex*“) codierten genetischen Merkmal verbunden. Eventuell könnten bei den auf die Wahrnehmung von Duftstoffen spezialisierten Mausmakis ähnliche Mechanismen wirken und zur Differenzierung von Vollgeschwistern und anderen Verwandten beitragen.

Die Reproduktionsstrategien männlicher Mausmakis beinhalten sowohl *contest* als auch *scramble competition* und führen zu einer Hierarchieausbildung, die instabil ist. Damit liegen sie innerhalb der von VAN HOOFF & VAN SCHAİK (1994) genannten Faktoren, die männliche Toleranz und Kooperation begünstigen. Weiterführende Untersuchungen werden daher die Bedeutung affiliativer Verhaltensweisen bei männlichen Mausmakis und ihren Stellenwert bei der Bildung neuer bzw. innerhalb der Dynamik bestehender Gruppen aufzeigen müssen.

### 5.3.7 Einfluß der Versuchssituation auf stereotypes Verhalten

Stereotypien werden allgemein definiert als ein nicht variables, sich wiederholendes Verhaltensmuster ohne offensichtliches Ziel (MASON 1993). Nach VAN PUTTEN (1982) müssen außerdem die zu ihm gehörenden Bewegungen so abgekürzt sein, daß sie einem normalen Verhalten nicht mehr gleichen. Zwischen normalem und stereotypem Verhalten zu unterscheiden ist häufig schwierig, weil beide Verhaltenseinheiten oft mit Übergängen gezeigt werden, stereotypes Verhalten über

lange Zeit in das normale Verhaltensrepertoire eines Tieres integriert werden kann oder zwar gezeigt, aber als solches nicht vom Beobachter erkannt wird (MASON 1993). Stereotypen entwickeln sich mit der Zeit und sollen zunehmend weniger abhängig von externen Stimuli werden (MILLER *et al.* 1960). Externe Reize können zwar das Verhalten noch triggern, aber die exakte Form des Verhaltens soll schließlich „selbst-organisiert“ und unabhängig von Sinneseindrücken sein (FENTRESS 1977). Stereotypen sollen auch altersbezogen auftreten. Die Haltung in Käfigen soll sich stärker auf juvenile als auf adulte Tiere auswirken (BERKSON 1968). Die von adulten Tieren entwickelten Stereotypen sind gewöhnlich noch veränderbar oder eliminierbar, wenn die Umgebung verbessert wird (RIDLEY & BAKER 1982). Andere Autoren sprechen stereotypem Verhalten jedoch durchaus eine Funktion zu, die individuell unterschiedlich sein kann und häufig in Verbindung mit Stressoren gesehen wird. Lokomotorische Stereotypen können sich dabei aus normalem Patrouillieren territorialer Grenzen (MORRIS 1964) oder aus Fluchtversuchen heraus (RUSHEN *et al.* 1993) entwickeln. Stereotypen können im Kontext von Stress, Konflikten oder Frustrationen auftreten und sollen daher eine kompensatorische Funktion für das betreffende Tier erfüllen (DANTZER 1986). Das dahinterstehende Ziel eines Tieres soll demnach sein, seine Erregung in einer Weise zu modulieren, die sie auf einem für das Tier optimalen Niveau hält (DANTZER & MITTLEMAN 1993).

In Anwesenheit östrischer Weibchen sank in der von mir durchgeführten Untersuchung der Zeitanteil für stereotypes Verhalten innerhalb des Aktivitätsbudgets in allen Gruppen im Vergleich zur Situation unisexueller Paare. Gleichzeitig schien dieses Verhalten mehr individuell als altersabhängig aufzutreten. Insgesamt aktivere Männchen verbrachten mehr Zeit mit stereotypem Verhalten. Sie schienen stärker erregt zu sein und neigten daher eher zu diesem kompensatorischen Verhalten als ihre vergleichsweise passiveren Partner. Die Intensität des stereotypen Verhaltens lag in Gruppe 1 während des weiblichen Nicht-Östrus ähnlich hoch wie bei den einzeln gehaltenen Männchen, bei denen jedoch der Zeitanteil auch während des weiblichen Östrus hoch blieb. Stereotypen äußerten

sich erkennbar in zwei Formen: Entweder lief das Tier auf dem Käfigboden von einer Käfigecke entlang des Drahtgitters zu einer anderen oder sprang zwischen zwei Ästen und einer Käfigseite hin und her. Zum Teil wechselte das Tier auch von der einen Form zur anderen. In beiden Fällen handelte es sich damit um eine gesteigerte lokomotorische Aktivität. Das stereotype Verhalten dieser Männchen ist wahrscheinlich weniger im oben zitierten Sinne von RUSHEN *et al.* (1993) als vielmehr im Zusammenhang mit dem Östrus der Weibchen zu interpretieren, die zu einer Erregung der Männchen geführt haben sollte, die diese dann infolge des fehlenden Zugangs zu den Weibchen durch eine verstärkte Aktivität kompensiert haben. Bezeichnenderweise nahm der mit stereotypem Verhalten verbrachte Zeitanteil in Anwesenheit östrischer Weibchen in allen Gruppen insgesamt ab. Joe (Gruppe 1), der sich am ersten Östrustag der beiden Weibchen mit diesen paarte, zeigte stereotypes Verhalten in dieser Zeit vor allem am zweiten Beobachtungstag, an dem keines der beiden Weibchen rezeptiv war. In den Gruppen 2 und 3 dürfte bei den Männchen der Zeitanteil aufgrund der Weibchenaggressivität abgenommen haben. Den Stressor bildeten dort die Weibchen selbst und die Männchen paßten sich im Sinne von DANTZER & MITTLEMAN (1993) der Situation durch Flucht bzw. längere Zeitanteile im Schlafkasten an. Stereotypes Verhalten war nur solange möglich, wie sie nicht selber von einem bzw. beiden Weibchen gejagt wurden. Die Männchen in den Gruppen reagierten also noch auf Umweltreize bzw. ließen sich zumindest in ihrem stereotypen Verhalten unterbrechen. Ein Hinweis darauf, daß die Stereotypen bei größerem Platzangebot möglicherweise reduziert werden könnten, ist ihr Fehlen bei den Männchen der Gruppe 5, die in einem der Holzschränke gehalten wurden. Inwieweit dies aber eindeutig mit der Käfiggröße zusammenhängt, bedarf einer weiteren Klärung.

## 6. Ausblick

Bei den Lemuren herrscht im Vergleich zu den Anthrozoidea eine größere Flexibilität reproduktiver Strategien innerhalb einer Art (KAPPELER 1993a). Deshalb sind besonders bei ihnen auch in Gefangenschaft detaillierte Untersuchungen an einer großen Anzahl an Tieren unter wechselnden sozialen Konstellationen nötig, um Informationen über Sozial- und Paarungssysteme der jeweiligen Spezies zu erlangen. Die intrasexuelle Konkurrenz zwischen männlichen Mausmakis ist ein variabler Prozeß, der besonders in ihren Fortpflanzungsstrategien mit wechselnden Rangfolgen zum Ausdruck kommt. Die Männchen konkurrieren präkopulativ über *contest competition*, *scramble competition* und postkopulativ über Spermienkonkurrenz und *mate guarding*. Durch das Vermögen, ihr Verhalten auf eine jeweilige Situation abzustimmen, zeichnen sich Mausmakis durch ein hohes Maß an Anpassungsfähigkeit aus. Die Ergebnisse der von mir durchgeführten Arbeit stützen die Befunde anderer Untersuchungen über das komplexe Paarungs- und Sozialsystem des Grauen Mausmakis. Diese sind auch anhand der Sekretionsraten gonadaler und adrenaler Steroidhormone meßbar. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit zeigen, daß temporär unterlegene Männchen in ihrem sexuellen Interesse nicht inhibiert sind. Dennoch konnte nicht abschließend geklärt werden, ob sich der Dominanzstatus eines Männchens in seiner Testosteronkonzentration widerspiegelt. Kann eine Rangfolge nicht direkt über Agonistik etabliert werden, wird sie möglicherweise indirekt durch die Agilität eines Männchens ausgedrückt. Die gewonnenen Ergebnisse können als Grundlage für weiterführende Untersuchungen dienen. Stoffwechselrate und Metabolisierungswege sollten zunächst in einer rein endokrinologischen Studie, möglichst durch subkutane oder intraperitoneale Injektion eventuell radioaktiv markierter Hormone, bestimmt werden, um gonadale und adrenale Steroidhormone anschließend nicht-invasiv zu quantifizieren. Auf dieser Basis können dann Ergebnisse mit Verhaltensdaten korreliert werden. Für die nicht-invasive Messung von Steroidhormonen bei in menschlicher Obhut gehaltenen Mausmakis bietet sich der Einsatz von Methoden an, die auch bei Untersuchungen im Freiland zumindest eine Extraktion im Feld ermöglichen, um die Ausfuhr und den Transport des Materials aus dem Ursprungsland zu vereinfachen und die

Einschleppung von infektiösem Material zu verhindern. Untersuchungen in Gefangenschaft sollten möglichst dem Freiland entsprechende Gruppensammensetzungen und -größen beinhalten, die in Käfigen mit großem Raumvolumen gehalten werden, um den Tieren die Entwicklung ihrer natürlichen Verhaltensweisen zu ermöglichen. Für den Kontext flexibler Fortpflanzungsstrategien sind auch weiterführende Untersuchungen zum soziopositiven Verhalten vor allem miteinander verwandter Männchen und seiner Bedeutung bei der Reduzierung von sozialem Stress von Interesse.

## 7. Zusammenfassung

Elisabeth Labes

### **Einfluß unterschiedlicher Gruppenkonstellationen auf Verhalten, Reproduktionsbiologie, Testosteron- und Kortikosteroid-Ausscheidung bei Mausmakimännchen (*Microcebus murinus*)**

Ziel dieser Studie war es, erstmals eine nicht-invasive Methode zur Identifikation und Quantifizierung gonadaler und adrenaler Steroidhormone männlicher Mausmakis zu entwickeln und die Beziehung zwischen dem Einfluß verschiedener sozialer Konstellationen auf Reproduktionsverhalten, Reproduktionsbiologie und Hormonstatus der Männchen zu charakterisieren.

Von Februar 1997 bis Juli 1997 wurden von 13 Männchen Kotproben und zusätzlich von drei dieser Männchen Blutproben gesammelt. Eine im Herbst 1997 durchgeführte Injektionsstudie mit nicht-markiertem Testosteron und ACTH diente der Bestimmung der Stoffwechselrate sowie der Metabolisierungs- und Ausscheidungswege der untersuchten Hormone. Während und nach der Paarungssaison 1999 erfolgten abschließende Probenahmen.

An denselben, in verschiedenen sozialen Konstellationen gehaltenen 13 Männchen erfolgten während der Paarungssaison 1997 Verhaltensbeobachtungen im Hinblick auf das Verhalten und die Reproduktionsbiologie der Tiere.

Die eingangs formulierten Fragestellungen lassen sich aufgrund der gewonnenen Ergebnisse wie folgt beantworten:

#### A. Entwicklung einer nicht-invasiven Methode zur Hormonbestimmung

ad 1.: Die in der Arbeit verwendeten enzymimmunologischen Methoden sind für die nicht-invasive Quantifizierung von Androgenen und Kortikosteroiden geeignet. Ihre Validität wird durch die Bestimmungen zur Richtigkeit, Genauigkeit, Parallelität und Extraktionseffizienz bestätigt. Mit dem eingesetzten HPLC-System konnte eine

gute Auflösung der Elutionsprofile erreicht werden, jedoch lagen nicht für alle Retentionszeiten Informationen über das entsprechende Steroid vor (siehe 2.).

ad 2.: Die Metabolisierungsprodukte im Kot waren nicht eindeutig identifizierbar. Das vorgestellte chromatographische Trennungsverfahren weist Kortisol, Kortison und Kortikosteron, jedoch nicht Testosteron in größeren Mengen nach. Möglicherweise wird Testosteron vor der Ausscheidung über den Kot in andere Metabolite umgewandelt, die aber in den verwendeten Konzentrationen mittels der verwendeten HPLC nicht identifiziert werden konnten. Ein bestimmtes Zeitintervall zwischen dem Erscheinen der Steroide im Blut bzw. im Kot konnte nicht bestimmt werden. Konzentrationsmaxima im Kot traten in zeitlich variierender Nähe zu denen im Serum auf. Für Androgene bestand eine größere Kongruenz zwischen beiden Medien als für die Kortikosteroide. Es bestehen Hinweise auf eine mögliche untergeordnete biogene Bedeutung von Testosteron.

#### B. Beziehung zwischen sozialer Konstellation und Hormonstatus

ad 1. und 2: Die Korrelation zwischen der sozialen Konstellation und dem Hormonstatus der Männchen ließ sich nicht befriedigend klären, da die mit dem Reproduktionsverhalten in Wechselbeziehung stehenden Hormone bzw. Metabolite nicht eindeutig identifiziert werden konnten. Bei den Männchen konnten in verschiedenen sozialen Konstellationen unterschiedliche Androgene und Kortikosteroide gemessen werden. Für die Bestimmung ihrer biogenen Bedeutung sind weiterführende Untersuchungen notwendig.

ad 3.: Die Serumwerte der Kortikosteroide lagen über den vergleichenden Angaben der Literatur, hingegen entsprachen die Testosteronspiegel diesen. Während der Paarungssaison stimmten die Maximalwerte beider Hormone im Serum sowohl für jedes einzelne Männchen als auch zwischen ihnen zeitlich zum Teil überein. Die Meßwerte der drei Männchen variierten jedoch während der beiden Beobachtungsabschnitte. Bei jeweils einem der Männchen wurden während des weiblichen Östrus ein erhöhter Kortikosteroid- bzw. Testosteronwert gemessen. Damit scheinen der olfaktorische Kontakt zu östrischen Weibchen, gepaart mit dem Einfluß photoperiodischer Faktoren auf das Hodenvolumen, für das Auslösen einer

erhöhten gonadalen und adrenokortikalen Aktivität grundsätzlich auszureichen. Exakte Aussagen über den Einfluß weiblicher Östren auf die hormonelle Sekretion waren aber nicht möglich. Eine Suppression der Testosteronsekretion bestand nicht.

### C. Physische Charakterisierung der Männchen

Veränderungen des Körpergewichts und des Hodenvolumens werden primär exogen durch photoperiodische Impulse gesteuert. Ein eindeutiger Zusammenhang zwischen morphologischen Merkmalen und dem Auftreten weiblicher Östren bestand nicht. Noch vor dem Auftreten erster weiblicher Östren kommt es zu einem Absinken des Körpergewichts und einer Zunahme des Hodenvolumens. Nur zwei Männchen hatten während des Abschnitts „Östrus“ ein größeres Körpergewicht und Hodenvolumen. Beide Parameter waren innerhalb eines Beobachtungsabschnitts signifikant korreliert. Schwerere Männchen hatten ein größeres Hodenvolumen und umgekehrt. Eine Inhibition dieser Körperparameter während des Abschnitts „Östrus“ trat nicht auf. Es bestand keine Beziehung zwischen der Rangposition eines Männchens und morphologischen Merkmalen.

### D. Beziehung zwischen Dominanz und Reproduktionsverhalten

ad 1.: Innerhalb der unisexuellen Paare bildete sich keine Rangfolge zwischen den Männchen aus. In Bezug auf die Frequenz und Dauer ausgewählter Verhaltensparameter wurden aktivere und passivere Männchen identifiziert.

ad 2.: Nach Hinzusetzen östrischer Weibchen stieg die Frequenz aggressiver Auseinandersetzungen nur in der Männchen-Dyade einer Gruppe erheblich an. Nur in dieser Gruppe bildete sich zwischen den Männchen eine Dominanzhierarchie über alle drei Beobachtungstage aus. Nur das dominante Männchen paarte sich mit den Weibchen. Das sexuelle Interesse des unterlegenen Männchen war jedoch nicht inhibiert. In den beiden anderen Gruppen bestand eine ausgeprägte Aggressivität der Weibchen gegenüber den Männchen, die die Etablierung einer Rangfolge verhinderte. Die aktiveren Männchen in diesen Gruppen nahmen häufiger Kontakt zu den Weibchen auf und zeigten ihnen gegenüber mehr affiliatives Verhalten. Nur bei diesen Männchen wurden sexuelle Kontakte mit Weibchen beobachtet. Die Agilität

eines Männchens könnte daher seinen Rangstatus in Abwesenheit agonistischer Interaktionen anzeigen. Da die Dominanzverhältnisse der Männchen nicht immer eindeutig sind und das Verhalten der Weibchen die Ausbildung einer Dominanzhierarchie verhindert kann, wird die Bildung einer neuen Kategorie der „Agilität“ als Hinweis auf eine indirekt zum Ausdruck kommende Dominanz eines Männchens vorgeschlagen.

ad 3.: Bei den einzeln gehaltenen Männchen nahmen mit Aktivität verbundene Verhaltensweisen während des weiblichen Östrus in ihrer Dauer ab, dies allein weist jedoch nicht auf eine Unterdrückung des sexuellen Interesses hin. Vielmehr schien es aufgrund der räumlichen Isolation zu einer Verschiebung der Aktivität zu kommen. Auch glichen sich die Tiere während des Abschnitts „Östrus“ in ihrem Verhaltensmuster stärker einander an als im Abschnitt „Nicht-Östrus“.

ad 4.: Nur das ältere Männchen der ersten Gruppe hatte Zugang zu rezeptiven Weibchen, obwohl beide Männchen dieser Gruppe Erfahrungen mit Weibchen hatten. Brüder zeigten in Abwesenheit von Weibchen eine höhere Frequenz an, und in deren Anwesenheit, als einzige Dyade affiliatives Verhalten im Vergleich mit nicht-verwandten Männchen. Die Frequenz aggressiver Auseinandersetzungen zwischen den Männchen veränderte sich in dieser Dyade während des weiblichen Östrus nicht.

#### E. Korrelation der untersuchten Parameter

In die Korrelation von Verhalten, Körpergewicht, Hodenvolumen und Hormonstatus der Männchen konnten aus den Hormonanalysen nur die Ergebnisse der Blutproben mit einbezogen werden.

Die Veränderungen des Körpergewichts und des Hodenvolumens erfolgten zu Beginn der Paarungssaison und synchron in jeder Männchen-Dyade. Ein erstes Maximum der Testosteronkonzentration wurde z.T. in zeitlicher Nähe zu den Maxima des Hodenvolumens vor den ersten weiblichen Östren gemessen. Am Ende der Reproduktionssaison erfolgten die morphologischen und hormonellen Veränderungen eher individuell.

Allgemein wurden bei Männchen mit niedrigeren Hodenvolumina im Beobachtungsabschnitt „Nicht-Östrus“ größere Hodenvolumina im Abschnitt „Östrus“ gemessen und umgekehrt. Das gleiche Verhältnis traf auch für das Körpergewicht zu. Innerhalb eines Beobachtungsabschnitts bestand bei sieben von neun vergleichbaren Männchen ein positiver Zusammenhang zwischen der Größe des Hodenvolumens und der Höhe des Körpergewichts. In der einen Gruppe mit einer Rangfolge hatten beide Männchen während des weiblichen Östrus niedrigere Hodenvolumina als in Abwesenheit östrischer Weibchen. Nur das dominante Männchen hatte im Östrus des Weibchens ein höheres Körpergewicht.

Auch bei den Hormonspiegeln im Serum bestand ein reziprokes Verhältnis. Männchen mit niedrigeren oder höheren Testosteron- bzw. Kortikosteroidspiegeln während des Abschnitts „Nicht-Östrus“ hatten umgekehrt höhere bzw. niedrigere Spiegel des betreffenden Hormons im Abschnitt „Östrus“. Eine eindeutige Beziehung zwischen den Konzentrationen beider Hormone innerhalb eines Beobachtungsabschnitts sowie zwischen der Größe des Hodenvolumens und der Testosteronkonzentration bestand nicht. Der Einfluß des Alters oder der Verwandtschaft ließ sich in Bezug auf dieses Muster aufgrund der kleinen Stichprobe nicht endgültig bestimmen.

## 8. Summary

Elisabeth Labes

### **The Influence of Different Group Formations on Behavior, Reproduction Biology, Testosterone and Corticosteroid Excretion in the Male Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus*)**

The aim of this study was to develop for the first time a non invasive method for the identification and quantification of gonadal and adrenal steroid hormones of male Lesser Mouse Lemurs, and to characterize the relation between the influence of different social conditions on reproductive behavior, reproductive biology, and the hormonal profile of the males. From February to July 1997 fecal samples were taken from 13 males together with blood samples of three of these males. An injection study with cold testosterone and adrenocorticotrophic hormone (ACTH) was carried out in fall 1997 and served for the determination of the metabolic activity as well as the metabolic pathways of the examined hormones. Sample collection took place during and after the breeding season of 1999. The same 13 males, kept in different social conditions, were observed during the breeding season in 1997 with regard to the behavior and reproductive biology.

On the basis of the obtained results the questions formulated at the beginning can be answered as followed:

#### A) Development of a non invasive method for the hormone determination

1.: The enzyme immunological methods used in this study are qualified for the non invasive quantification of androgens and corticosteroids. Their validation was confirmed by the determination of accuracy, precision, parallelism, and extraction efficiency. The applied HPLC system performed a good separation of peaks, but informations about the concerning steroid did not exist for all retention times (see 2.).

2.: The metabolic products in the feces could not sufficiently be identified. The presented chromatographic system shows cortisol, cortisone, and corticosterone, but

not testosterone in larger amounts. Testosterone may be metabolized into other steroids before being excreted into the feces, but these metabolites could not be identified by the HPLC technique at the concentration used. A specific time interval between the occurrence of the steroids in the blood and in the feces, respectively, could not be determined. Maxima concentrations in the feces occurred in varying temporal proximity to those in the serum. There was greater congruency between both media for androgens than there was for the corticosteroids. There are hints for a possible subordinate biogene importance of testosterone.

#### B) Relation between social constellation and hormone status

1. and 2.: The correlation between the social constellation and the hormonal status of the males could not be clarified satisfactorily, because the hormones and metabolites, respectively, that are related to the reproductive behavior could not clearly be identified. Different androgens and corticosteroids, respectively, could be measured in the males in different social constellations. Further investigations are necessary with regard to their biogene importance.

3.: The corticosteroid values measured in the serum exceeded what had previously been reported in the literature, but the testosterone values were similar. Over the breeding season the maximum values of both hormones in the serum partly coincided for each single male as well as between the males. The measured values for the three males, however, varied during both observation periods. For one male each an increased value of testosterone and corticosteroids, respectively, were measured during the female estrous. Therefore, olfactory contact to estrous females together with the influence of photoperiodic factors on the testis volume generally seem to be sufficient for the stimulation of an increased gonadal and adrenocortical activity. However, exact statements on the influence of the female estrous on the hormone excretion could not be made. No suppression of the testosterone excretion was found.

#### C) Physical characterization of the males

Changes in body weight and testis volume are primarily regulated by external photoperiodic impulses. A definite correlation between morphological characteristics

and the onset of female estrous did not exist. A decrease of body weight together with an increase of the testis volume appeared before the first onset of the females estrous. Only in two males a larger body weight and testis volume occurred during estrous. Both parameters were significantly correlated within each observation period. Heavier males had a larger testis volume, and vice versa. No inhibition of these body parameters was found during estrous. There was no correlation between the rank position of a male and morphological characteristics.

D) Correlation between dominance and reproductive behavior

1.: No rank order was formed between males in unisexual pairs. More active and passive males were identified in terms of frequency and duration of selected behavior parameters.

2.: The frequency of aggressive conflicts increased considerably in the male dyad of only one group after adding estrous females. Only in this group, a dominance hierarchy was formed between the males during the three consecutive days of observation. Only the dominant male mated with the females. However, the sexual interest of the subordinate male was not inhibited. In the other two groups a marked level of aggression on the side of the females towards the males prevented the establishment of a rank order. The more active males of these groups contacted the females more often and showed more frequently affiliative behavior towards them. Only in these males were sexual contacts observed. In the absence of agonistic interactions the agility of a male may indicate his rank position. Dominance in males is not always definite and the behavior of females can prevent the establishment of a dominance hierarchy among males. Therefore, the formation of a new category "agility" is suggested as indication for an indirectly expressed dominance status by a male.

3.: During estrous isolated males showed a decrease of the duration of behavior related to activity. This alone, however, does not show suppression of sexual interest. Rather a shift of activity occurred as a result of spatial isolation. In addition, the animals adjusted more to each other in terms of their behavior pattern during the females' estrous than during the non estrous period.

4.: Only the older male of the first group had access to receptive females although both males of this group had experience with the opposite sex. In the absence of females brothers showed a higher frequency of affiliative behavior when compared to non related males. In the presence of females only the dyad of related males showed affiliative behavior. The frequency of aggressive conflicts between the males did not change in this dyad during the females estrous.

#### E) Correlation of the examined parameters

Only the blood results of the hormone analyses could be included into the correlation between behavior, body weight, testis volume, and hormonal status of the males.

The changes of body weight and testis volume took place at the beginning of the breeding season and synchronously for each male dyad. The first peak of the testosterone concentration and was partly measured in temporal proximity to the maxima of the testes volumes and before the first onset of a female's estrous. At the end of the breeding season the morphological and hormonal changes appeared more individually. In males with a lower testes volume during the observation period "non estrous" a larger testes volume was measured during the period "estrous", and vice versa. The same relation was true for the body weight. Within one observation period a positive relation between testis volume and body weight existed for seven out of nine comparable males. In the one group with a rank order both males showed a lower testis volume during the female estrous than in the absence of estrous females. Only the dominant male had a higher body weight during the estrous.

An inverse relation existed also for the hormone levels in the serum. Males with lower or higher testosterone or corticosteroid levels during the period "non estrous" showed higher and lower levels of the respective hormones during the period "estrous". A clear correlation between the concentrations of both hormones within the same observation period as well as between testis volume and testosterone level did not exist. The influence of age or kinship on this pattern could not be determined due to the small sample size.

## 9. Literaturverzeichnis

ABRAHAM, G.E. 1969. Solid-phase Radioimmunoassay of Estradiol-17 $\beta$ . J. Clin. Endocrinol. Metabol. 29:866-870.

ALCOCK, A. (Hrsg.) 1996. Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

ALTMANN, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour 49:227-267.

ALTMANN, J. 1990. Primate males go where the females are. Anim. Behav. 39:193-195.

AMANN, R.P. 1970. Sperm production in rates. In: The Testis. Hrsg. W.R. Johnson, W.R. Gromes, N.L. Vandemark. New York: Academic Press. S. 433.

ARMARIO, A. & J.M. CASTELLANOS 1984. A comparison of corticoadrenal and gonadal responses to acute immobilization stress in rats and mice. Physiol. Behav. 32(4):517-519.

ASCHOFF, J. 1978. Circadiane Rhythmen im endocrinen System. Klin. Wschr. 56:425-435.

ASLUM, P. & R.W. GOY 1974. Actions of esters of testosterone, dihydrotestosterone, or estradiol on sexual behavior in castrated male guinea pigs. Horm. Behav. 5:207-217.

AUJARD, F. & M. PERRET 1998. Age-related Effects on Reproductive Function and Sexual Competition in the Male Prosimian Primate, *Microcebus murinus*. Physiol. Behav. 64(4):513-519.

BAHR, N.I., R. PALME, U. MÖHLE, J.K. HODGES, M. HEISTERMANN 2000. Comparative Aspects of the Metabolism and Excretion of Cortisol in Three Individual Nonhuman Primates. Gen. Comp. Endocrinol. 117(3):427-438.

BAHR, N.I., C.R.P. PRYCE, M. DÖBELI, R.D.M. MARTIN 1998. Evidence from urinary cortisol that maternal behavior is related to stress in gorillas. *Physiol. Behav.* 64:429-437.

BAMBERG, E., E. MOESTL, M. PATZL, G. KING 1991. Pregnancy diagnosis by enzyme immunoassay of estrogens in feces from nondomestic species. *J. Zoo. Wildl. Med.* 22:73-77.

BARDIN, C.W., C.Y. CHENG, N.A. MUSTOW, G.L. GUNSALUS 1994. The sertoli cell. In: *The physiology of Reproduction* (2<sup>nd</sup> Edn.). Hrsg. E. Knobil & J.D. Neill. New York: Raven Press Ltd. S. 1291-1333.

BARRE, V., A. LEBEC, J.J. PETTER, R. ALBIGNAC 1988. Etude du Microcèbe par radiotracking dans le forêt de l'Ankarafantsika. In: *L'Equilibre des Ecosystèmes Forestiers à Madagascar. Actes d'un Seminaire International.* Hrsg. L. Rakotavao, V. Barre, J. Sayer. Gland: IUCN S. 61-71.

BARTNESS, T.J. 1996. Photoperiod, sex, gonadal steroids, and housing density affect body fat in hamsters. *Physiol. Behav.* 60:517-529.

BARTNESS, T.J. & G.N. WADE 1989. Photoperiodic control of seasonal body weight in hamsters. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 9:599-612.

BATEMAN, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2:349-368.

BEDRAK, E. & L.T. SAMUELS 1969. Steroid biosynthesis by the equine testis. *Endocrinology.* 85:1186-1195.

BERCOVITCH, F.B. 1989. Body Size, Sperm Competition, and Determinants of Reproductive Success in Male Savanna Baboons. *Evolution* 43(7):1507-1521.

BERCOVITCH, F.B. 1992. Estradiol concentrations, fat deposits, and reproductive strategies in male rhesus macaques. *Horm. Behav.* 26:272-282.

BERCOVITCH, F.B. 1999. The Physiology of Male Reproductive Strategies. In: The Nonhuman Primates. Hrsg. P. Dolhinow & A. Fuentes. Verlag Mayfield Publishing Company. S. 237-244.

BERCOVITCH, F.B. & P. NÜRNBERG 1996. Socioendocrine and morphological correlates of paternity in rhesus macaques (*Macaca mulatta*). J. Repro. Fert. 107:59-68.

BERKSON, G. 1968. Development of abnormal stereotyped behaviours. Dev. Psychobiol. 1:118-132.

BERNSTEIN, I.S. 1981. Dominance: the baby and the bathwater. Behav. Brain Sci. 4:419-457.

BERNSTEIN, I.S., T.P. GORDON, R.M. ROSE 1983. The Interaction of Hormones, Behavior, and Social Context in Nonhuman Primates. In: Hormones and Aggressive Behavior. Hrsg. B.B. Svare. New York: Plenum Press. S. 535-561.

BERNSTEIN, I.S., R.M. ROSE, T.P. GORDON 1974. Behavioural and environmental events influencing primate testosterone levels. J. Hum. Evol. 3:517-525.

BILLITTI, J.E., B.L. LASLEY, B.W. WILSON 1998. Development and validation of a fecal testosterone biomarker in *Mus musculus* and *Peromyscus maniculatus*. Biol. Reprod. 59(5):1023-1028.

BOINSKI, S., S.P. SWING, T.S. GROSS, J.K. DAVIS 1999. Environmental enrichment of brown capuchins (*Cebus apella*): Behavioral and plasma and fecal cortisol measures of effectiveness. Am. J. Primatol. 48(1):49-68.

BROCKMAN, D.K., P.L. WHITTEN, A.F. RICHARD, A. SCHNEIDER 1998. Reproduction in free-ranging male *Propithecus verreauxi*: the hormonal correlates of mating and aggression. Am. J. Phys. Anthropol. 105(2):137-151.

BRONSON, F.H. 1989. Mammalian reproductive biology. Chicago: University of Chicago Press.

BUDDECKE, E. 1980. Grundriß der Biochemie. 6. Aufl. Berlin: Verlag de Gruyter. S. 233-236, 367.

BUWALDA, B., S.F. DE BOER, A.A. VAN KALKEREN, J.M. KOOLHAS 1997. Physiological and behavioral effects of chronic intracerebroventricular infusion of corticotropin-releasing factor in the rat. *Psychoneuroendocrinology* 22:297-309.

CARO, T.M. 1994. Cheetahs of the Serengeti Plains: Group living in an asocial species. Chicago: University of Chicago Press.

CAVIGELLI, S.A. & M.E. PEREIRA 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Horm. Behav.* 37(3):246-255.

CHAPAIS, B. 1983. Reproductive activity in relation to male dominance and the likelihood of ovulation in rhesus monkeys. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 12:215-228.

CLARKE, F.M. & C.G. FAULKES 1998. Hormonal and behavioural correlates of male dominance and reproductive status in captive colonies of the naked mole-rat, *Heterocephalus glaber*. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 265(1404):1391-1399.

CLUTTON-BROCK, T.H. 1984. Size, sexual dimorphism and polygyny in primates. In: *Size and Scaling in Primate Biology*. Hrsg. W.L. Jungers. New York: Plenum Press. S. 51-60.

CLUTTON-BROCK, T.H. 1989. Mammalian mating systems. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 236:339-372.

CLUTTON-BROCK, T.H. 1991. The evolution of sex differences and the consequences of polygyny in mammals. In: *The Development and Integration of Behaviour*. Hrsg. P. Bateson. Cambridge: Cambridge University Press. S. 229-253.

CLUTTON-BROCK, T.H., F.E. GUINNESS, S.D. ALBON 1982. Red deer: the behaviour and ecology of two sexes. Chicago: University of Chicago Press.

CLUTTON-BROCK, T.H. & P.H. HARVEY 1978. Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* 273:191-195.

CLUTTON-BROCK, T.H. & G.A. PARKER 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quart. Rev. Biol.* 67:437-456.

COE, C.L., A. SAVAGE, L.J. BROMLEY 1992. Phylogenetic Influences on Hormone Levels Across the Primate Order. *Am. J. Primatol.* 28:81-100.

CROCKETT, C.M., C.L. BOWERS, G.P. SACKETT, D.M. BOWDEN 1993. Urinary cortisol responses of longtailed macaques to five cage sizes, tethering, sedation, and room change. *Am. J. Primatol.* 30:55-74.

CURTIS, D. 1997. The Mongoose Lemur (*Eulemur mongoz*): A Study in Behaviour and Ecology. Univ. Zürich. Dissertation.

CURTIS, D. & ZARAMODY, A. 1999. Social structure and seasonal variation in the behaviour of *Eulemur mongoz*. *Folia Primatol.* 70(2):79-96.

CURTIS, S.K. & R.P. AMANN 1981. Testicular development and establishment of spermatogenesis in holstein bulls. *J. Anim. Sci.* 53(6):1645-1657.

CURTSINGER, J.W. 1991. Sperm competition and the evolution of multiple mating. *Am. Nat.* 123:594-611.

DAMASSA, D.A., E.R. SMITH, B. TENNENT, T. DAVIDSON 1977. The relationship between circulating testosterone levels and male sexual behavior in rats. *Horm. Behav.* 8:275-286.

DANTZER, R. 1986. Behavioural, physiological and functional aspects of stereotyped behaviour: a review and reinterpretation. *J. Anim. Sci.* 62:1776-1786.

DANTZER, R. & G. MITTLEMAN 1993. Functional Consequences of Behavioural Stereotypy. In: *The Biology of Animal Stress*. Hrsg. G.P. Moberg & J.A. Mench. Wallingford: CABI Publishing, Cab International. S.147-172.

DARK, J. & I. ZUCKER 1986. Photoperiodic regulation of body mass and fat reserves in the meadow vole. *Physiol. Behav.* 38:851-854.

DAVIES, N.B. 1991. Mating systems. In: *Behavioral Ecology. An Evolutionary Approach*. Hrsg. J.R. Krebs & N.B. Davies. Oxford: Blackwell Scientific Publications. S. 263-294.

DEMAS, G.E. & R.J. NELSON 1998. Social, but not photoperiodic, influences on reproductive function in male *Peromyscus aztecus*. *Biol. Reprod.* 58(2):385-389.

DEWSBURY, D.A. 1982. Dominance rank, copulatory behaviour, and differential reproduction. *Quart. Rev. Biol.* 57:135-159.

DEWSBURY, D.A. 1988. Copulatory behaviour as courtship communication. *Ethology* 79:218-234.

DIXSON, A.F. 1980. Androgens and aggressive behavior in primates: a review. *Aggressive Behavior* 6:37-67.

DIXSON, A.F. 1991. Sexual selection, natural selection and copulatory patterns in male primates. *Folia Primatol.* 57:96-101.

DIXSON, A.F. (Hrsg.) 1998. *Primate Sexuality*. Oxford: Oxford University Press.

DÖCKE, F. (Hrsg.) 1981. *Veterinärmedizinische Endokrinologie*. 2. Aufl. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

DUES, L. 1992. Grauer Bambuslemur. In: *Lemuren im Zoo*. Hrsg. V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. S. 81-88.

DUNBAR, R.I.M. (Hrsg.) 1988. *Primate Social Systems*. Cornell University Press, Ithaca.

DUTRILLAUX, B. 1979. Chromosomal evolution in primates: tentative phylogeny from *Microcebus murinus* to man. *Hum. Genet.* 48 (3):251-314.

EBERHART, J.A. & E.B. KEVERNE 1979. Influences of the dominance hierarchy on LH, testosterone and prolactin in male talapoin monkeys. *J. Endocrinol.* 83:42-43.

EHRESMANN, P. 2000. Ökologische Differenzierung von zwei sympatrischen Mausmaki-Arten (*Microcebus murinus* und *M. ravelobensis*) im Trockenwald Nordwest-Madagaskars. Univ. Hannover. Dissertation.

ELLISON, G.T.H., J.D. SKINNER, A. HAIM 1992. The relative importance of photoperiod and temperature as cues for seasonal acclimation in pouched mice (*Saccostomus campestris*) from southern africa. *J. Comp. Physiol. B.* 162:740-746.

EMLEN, S.T. & L.W. ORING 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197:215-223.

EPPLE, G., I. KUDERLING, A.M. BELCHER, A. SCHAFER, A. LERCHL 1991. Estimation of immunoreactive testicular androgen metabolites in the urine of saddle-back tamarins. *Am. J. Primatol.* 23:87-98.

FAIMAN, C. & J.S.D. WINTER 1971. Diurnal cycles in plasma F.S.H. testosterone and cortisol in men. *J. Clin. Endocr. Metab.* 33:186-192.

FENTRESS, J.C. 1977. The tonic hypothesis and the patterning of behavior. *Annals – New York Academy of Sciences* 290:370-395.

FIETZ, J. 1998. Body mass in wild *Microcebus murinus* over the dry season. *Folia Primatol.* 69(suppl.1):183-190.

FIETZ, J. 1999. Mating system of *Microcebus murinus*. *Am. J. Primatol.* 48:127-133.

FISHER, D.O. & M.C. LARA 1999. Effects of body size and home range on access to mates and paternity in male bridled naitail wallabies. *Anim. Behav.* 58:121-130.

FOLMAN, Y., G.C. HALTMEYER, K.B. EIK-NES 1972. Production and secretion of 5 $\alpha$ -dihydrotestosterone by dog testis. *Am. J. Physiol.* 222:653-656.

FOWLER, M.E. 1995. *Restraint and Handling of Wild and Domestic Animals.* Iowa State University Press.

FRANCHIMONT, P., S. CHARI, A. DEMOULIN 1975. Hypothalamus-pituitary-testis-interaction. J. Reprod. Fert. 44:335-350.

FRANCIS, R.C. 1988. On the relationship between aggression and social dominance. Ethology 78:223-237.

FRANCK, D. (Hrsg. )1997. Verhaltensbiologie. 3. Aufl. Thieme Verlag, Stuttgart, New York. S. 64.

GLATSTON, A.R. 1979. Reproduction and behaviour of the lesser mouse lemur *Microcebus murinus* (Miller 1777) in captivity. London, University College. Dissertation.

GLATSTON, A.R. 1981. The husbandry, breeding and hand-rearing of the lesser mouse lemur *Microcebus murinus* at Rotterdam Zoo. In: International Zoo Yearbook 21. Hrsg. P.J.S. Olney. Zoological Society of London.

GONCHAROV, N.T., A.G. TARANOV, A.V. ANTONICHEV, V.M. GORLUSHKIN, T. ASO, S.Z. CEKAN, E. DICZFALUSY 1979. Effects of stress on the profile of plasma steroids in Baboons (*Papio hamadryas*). Acta Endocrinol. 90(2):372-384.

GORDON, T.P., I.S. BERNSTEIN, R.M. ROSE 1978. Social and seasonal influences on testosterone secretion in the male rhesus monkey. Physiol. Behav. 21:623-627.

GORDON, T.P, R.M. ROSE, I.S. BERNSTEIN 1976. Seasonal rhythm in plasma testosterone levels in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*): a three-year study. Horm. Behav. 7:229-243.

GOTTWALD, W. (Hrsg.) 1993. RP-HPLC für Anwender. VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim.

GOULD, L. 1997. Intermale affiliative behavior in ringtailed lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly Reserve, Madagascar. Primates 38(1):15-30.

GRAHAM, L.H., J.L. BROWN 1996. Cortisol metabolism in the domestic cat and implications for non-invasive monitoring of adrenocortical function in endangered felids. *Zoo. Biol.* 15:71-82.

GUST, D.A., T.P. GORDON, M.K. HAMBRIGHT 1993. Response to removal from and return to a social group in adult rhesus monkeys. *Physiol. Behav.* 53(3):599-602.

GV-SOLAS (Hrsg.) 1999. Empfehlung zur Blutentnahme bei Versuchstieren. Freie Universität Berlin.

HAMILTON, W.D. 1964. The evolution of social behavior. *J. Theor. Biol.* 7:1-52.

HARCOURT, A.H. 1992. Coalitions and alliances: are primates more complex than non primates? In: *Comparative Socioecology*. Hrsg. V. Standen & R.A. Foley. Oxford: Blackwell Scientific Publications. S. 223-242.

HARCOURT, A.H. 1996. Sexual selection and sperm competition in Primates: What are male genitalia good for? *Evol. Anthropol.* 4:121-129.

HARCOURT, A.H. & F.M.B. DE WAAL 1992. *Coalitions and Alliances in Humans and other Animals*. Oxford: Oxford University Press.

HARCOURT, A.H., P.H. HARVEY, S.G. LARSON, R.V. SHORT 1981. Testis weight, body weight, and breeding system in primates. *Nature* 293:55.

HARCOURT, A.H., A. PURVIS, L. LILES 1995. Sperm competition: mating system, not breeding season, affects testes size of primates. *Funct. Ecol.* 9:468-476.

HARVEY, P.H. & A.H. HARCOURT 1984. Sperm competition, testes size, and breeding systems in Primates. In: *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. Hrsg. R.L. Smith. New York: Academic Press. S. 589-600.

HEIBLUM, R., E. ARNON, G. GVARYAHU, B. ROBINZON, N. SNAPIR 2000. Short-term stress increases testosterone secretion from testes in male domestic fowl. *Gen. Comp. Endocrinol.* 120(1):55-66.

HILFENHAUS, M. & T. HERTING 1980. The Circadian Rhythm of Renal Excretion in the Rat: Relationship between Electrolyte and Corticosteroid Excretion. *Contr. Nephrol.* 19:56-62.

HLADIK, C.M., P. CHARLES-DOMINIQUE, J.-J. PETTER 1980. Feeding strategies of five nocturnal prosimians in the dry forest of the west coast of Madagascar. In: *Nocturnal Malagasy Primates. Ecology, Physiology, and Behavior.* Hrsg. P. Charles-Dominique, H.M. Cooper, A. Hladik, C. Hladik, E. Pagès, P.G. Pariente, A. Petter-Rousseaux, A Schilling. New York: Academic Press. S. 41-73.

HOFFMANN, H.-U., V. DILLENBURGER, C. THOUVENIN 1992. Katta. In: *Lemuren im Zoo.* Hrsg. V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. S. 89-112.

HOFFMANN, H.-U., V. DILLENBURGER, C. THOUVENIN 1992. Mongozmaki. In: *Lemuren im Zoo.* Hrsg. V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. S. 113-122.

HOFFMANN, H.-U., V. DILLENBURGER, C. THOUVENIN 1992. Brauner Maki. In: *Lemuren im Zoo.* Hrsg. V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. S. 133-156.

HURST, J.L. & T.J. RICH 1999. Scent marks as competitive signals of mate quality. In: *Advances in Chemical Communication in Vertebrates.* Hrsg. R.E. Johnson, D. Muller-Schwarze, P. Sorensen. New York: Plenum. S. 209-226.

ILLIUS, A.W., N.B. HAYNES, G.E. LAMMING, C.M. HOWLES, N. FAIRALL, R.P. MILLAR 1983. Evaluation of LH-RH stimulation of testosterone as an index of reproductive status in rams and its application in wild antelope. *J. Reprod. Fertil.* 68(1):105-112.

IMMELMANN, K. (Hrsg.) 1982. *Wörterbuch der Verhaltensforschung.* Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.

IMMELMANN, K., E. PRÖVE, R. SOSSINKA 1996. *Einführung in die Verhaltensforschung.* 4. Aufl. Blackwell Wissenschafts-Verlag Berlin.

JAKUBKE, H.-D. & H. JESCHKEIT 1980. Brockhaus ABS Biochemie. VEB Brockhaus Verlag, Leipzig. S. 526-528.

JOHNSON, E.O., T.C. KAMILARIS, C.S. CARTER, A.E. CALOGERO, P.W. GOLD, G.P. CHROUSOS 1996. The biobehavioral consequences of psychogenic stress in a small, social primate (*Callithrix jacchus jacchus*). Biol. Psychiatry 40(5):317-337.

KAPPELER, P.M. 1993a. Sexual selection and lemur social systems. In: Lemur social systems and their ecological basis. Hrsg. P.M. Kappeler & J.U. Ganzhorn. New York: Plenum Press. S. 223-239.

KAPPELER, P.M. 1993b. Female Dominance in Primates and other Mammals. In: Perspectives in Ethology. Vol. 10: Behavior and Evolution. Hrsg. P.P.G. Bateson & P.H. Klopfer. Plenum Press, New York. 10.:143-158.

KAPPELER, P.M. 1996. Intrasexual selection and testis size in strepsirhine primates. Behav. Ecol. 8:10-19.

KAPPELER, P.M. 1997. Determinants of primate social organization: comparative evidence and new insights from malagasy lemurs. Biol. Rev. 72:111-151.

KARLSON, P. (Hrsg.) 1988. Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und Naturwissenschaftler. 13. Aufl. Thieme Verlag, Stuttgart, New York.

KEVERNE, E.B., R.E. MELLER, A. EBERHART 1982. Dominance and subordination: concepts or physiological states In: advances views in primate biology. Hrsg. A.B. Chiarelli & R.S. Corruccini. New York: Springer Verlag. S. 81-94.

KOLB, E. (Hrsg.) 1989. Lehrbuch der Physiologie der Haustiere. 5. Aufl. Bd. 1. Hormone. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.

KRAUS, C., M. HEISTERMANN, P.M. KAPPELER 1999. Physiological suppression of sexual function of subordinate males: a subtle form of intrasexual competition among male sifakas (*Propithecus verreauxi*)? Physiol. Behav. 66(5):855-861.

KRAUSE, D. 1990. Männlicher Geschlechtsapparat. In: Gustav Rosenberger. Die klinische Untersuchung des Rindes. Hrsg. G. Dirksen, H.-D. Gründer, M. Stöber. 3. Aufl. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. S. 422-471.

KREBS, C.J. & N.B. DAVIES (Hrsg.) 1996. Einführung in die Verhaltensökologie. 3. Aufl. Berlin, Wien: Blackwell Wissenschaftsverlag.

KRIEGER, D.T. (Hrsg.) 1979. Rhythms in CRF, ACTH, and corticosteroids. In: Endocrine rythms. New York: Raven Press. S. 123-142.

KRIEGSFELD, L.J. & R.J. NELSON 1996. Gonadal and photoperiodic influences on body mass regulation in adult male and female prairie voles. *Am. J. Physiol.* 270:1013-1018.

KUGEL, S. 1993. Verhaltensbiologie und bioakustische Untersuchungen zur strukturellen Variabilität des Soziallautes „Triller“ beim Mausmaki (*Microcebus murinus*, Miller 1777). Univ. Stuttgart-Hohenheim. Diplomarbeit.

LANCE, V.A. & R.M. ELSEY 1986. Stress-induced suppression of testosterone secretion in male alligators. *J. Exp. Zool.* 239(2):241-246.

LEBEC, A 1984. Relation entre le comportement agressif du Microcèbe mâle, les autres comportements et la physiologie sexuelle. Rôle de quelques facteurs déterminants. Thèse 3ème Cycle, Université de Paris VI.

LINDBURG, D.G. 1987. Seasonality of Reproduction in Primates. In: Comparative Primate Biology. Vol. 2B: Behavior, Cognition, and Motivation. Hrsg. G. Mitchell, J. Erwin. New York: Alan R. Liss, Inc. S. 167-218.

LINDEMANN, A. 1996. Einfluß von Dominanz auf das Reproduktionsverhalten und das akustische Verhalten bei männlichen Mausmakis (*Microcebus murinus*). Univ. Hannover. Diplomarbeit.

LUTTGE, W.G. & N.R. HALL 1973. Differential effectiveness of testosterone and its metabolites in the induction of male sexual behavior in two strains of albino mice. *Horm. Behav.* 4:31-43.

MANOGUE, K.R., A.I. LESHNER, K. CANDLAND 1975. Dominance status and adrenocortical reactivity to stress in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *Primates* 16:457-463.

MARTIN, R.D. 1972a. Review lecture: Adaptive radiation and behaviour of the Malagasy lemurs. *Philosoph. Transact. Roy. Soc. Lond. B.* 264:295-352.

MARTIN, R.D. 1972b. A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777). *Z. Tierpsychol.* 9:43-89.

MARTIN, R.D. 1973. A review of the behaviour and ecology of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777). In: *Comparative Ecology and Behaviour of Primates*. Hrsg. R.P. Michael & J.H. Crook. London: Academic Press. S. 1-68.

MARTIN, R.D. 2000. Origins, Diversity and Relationships of Lemurs. *Int. J. Primatol.* 21(6):1021-1049.

MARTIN, P. & P. BATESON 1992. *Measuring behaviour: An introductory guide*. 2<sup>nd</sup> ed. London: Cambridge University Press. S. 48-69.

MASON, J.W. 1968a. Organization of psychoendocrine mechanisms. *Psychosom. Med.* 30:565-808.

MASON, J.W. 1968b. "Over-all" hormonal balance as a key to endocrine organization. *Psychosom. Med.* 30:791-808.

MASON, G.J. 1993. Forms of Stereotypic Behaviour. In: *Stereotypic Animal Behaviour: Fundamentals and Applications to Welfare*. Hrsg. A.B. Lawrence & J. Rushen. Wallingford: CAB Publishing.

MENDOZA, S.P., J.P. CAPITANIO, W.A. MASON 2000. Chronic Social Stress: Studies in Non-human Primates. In: *The Biology of Animal Stress*. Hrsg. G.P. Moberg & J.A. Mench. Wallingford: CAB Publishing. S. 227-247.

MENDOZA, S.P., C.L. COE, C.L. LOWE, S. LEVINE 1979. The physiological response to group formation in adult male squirrel monkeys. *Psychoneuroendocrinology* 3:221-229.

MEYER, H.H.D. 1992. Latest development in steroid EIA. In: The first International Symposium on Faecal Steroid Monitoring in Zoo Animals. Rotterdam: Royal Rotterdam Zoological and Botanical Gardens. S. 2-4.

MICHAEL, R.P., D. ZUMPE, R.W. BONSALL 1984. Sexual behavior correlates with the diurnal plasma testosterone range in intact male rhesus monkeys. *Biol. Reprod.* 30:652-657.

MICHAEL, R.P. D. ZUMPE, R.W. BONSALL 1986. Comparison of the effects of testosterone and dihydrotestosterone on the behavior of male cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *Physiol. Behav.* 36:349-355.

MILLER, G.A., E. GALENTER, K.H. PRIBRAM (Hrsg.) 1960. Plans and Structure of Behaviour. Verlag Holt, Rinehart and Winston, New York.

MILTON, K. & M.W. DEMMENT 1988. Digestion and passage kinetics of chimpanzees fed high and low fiber diets and comparison with human data. *J. Nutr.* 118:1082-1088.

MÖHLE, U., M. HEISTERMANN, R. PALME, J.K. HODGES 1998. Comparative aspects on the metabolism and excretion of testosterone in male non-human primates. *Advances in Ethology* 33 (suppl.). 2<sup>nd</sup> Internat. Symp. On Physiology and Ethology of Wild and Zoo Animals, Berlin.

MØLLER, A.P. 1988. Ejaculate quality, testes size and sperm competition in primates. *J. Hum. Evol.* 17:479-488.

MØLLER, A.P. & T.R. BIRKHEAD 1989. Copulatory behaviour in mammals: Evidence that sperm competition is widespread. *Biol. J. Linn. Soc.* 38:119-131.

MOORE, M.C., C.W. THOMPSON, C.A. MARLER 1991. Reciprocal changes in corticosterone and testosterone levels following acute and chronic handling stress in the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. Gen. Comp. Endocrinol. 81(2):217-226.

MORGAN, D., K.A. GRANT, O.A. PRIOLEAU, S.H. NADER, J.R. KAPLAN, M.A. NADER 2000. Predictors of social status in cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*) after group formation. Am. J. Primatol. 52(3):115-131.

MORIMOTO, A., T. NAKAMORI, K. MORIMOTO, N. TAN, N. MURAKAMI 1993. The central role of corticotropin-releasing factor (CRF-41) in psychological stress in rats. J. Physiol. 460:221-229.

MORRIS, D 1964. The response of animals to a restricted environment. Symposium of the Zoological Society of London 13:99-118.

MOTTA, M., F. FRASCHINI, L. MARTINI 1969. „Short“ feedback mechanisms in the control of anterior pituitary function. In: Frontiers in neuroendocrinology. Hrsg. W.F. Ganong & L. Martini. New York: Oxford University Press. S. 211-253.

MUNRO, C. & G. STABENFELDT 1984. Development of a microtiter plate enzyme immunoassay for the determination of progesterone. J. Endocrinol. 101:41-49.

NAGY, T.M. & N.C. NEGUS 1993. Energy acquisition and allocation in male collared lemmings (*Dicrostonyx groenlandicus*): effects of photoperiod, temperature and diet quality. Physiol. Zool. 66:537-560.

NALBANDOV, A.V. (Hrsg.) 1975. Reproductive physiology of mammals and birds. San Francisco: Verlag Truman. S. 86-91.

NOE, R. 1986. Lasting alliances among adult male savannah baboons. In: Primate Ontogeny, Cognition, and Social Behaviour. Hrsg. J.G. Else & P.C. Lee. Cambridge: Cambridge University Press. S. 381-392.

NORMAN, R.L. 1993. Effects of corticotropin-releasing hormone on luteinizing hormone, testosterone, and cortisol secretion in intact male rhesus macaques. Biol. Reprod. 49(1):148-153.

NORMAN, R.L. & C.J. SMITH 1992. Restraint inhibits luteinizing hormone and testosterone secretion in intact male rhesus macaques: effects of concurrent naloxone administration. *Neuroendocrinology* 55(4):405-415.

OLSEN, K.L. & R.E. WHALEN 1984. Dihydrotestosterone activates male mating behavior in castrated King-Holtzman rats. *Horm. Behav.* 18:380-392.

OVERDORFF, D. 1988. Preliminary report on the activity cycle and diet of the red-bellied lemur *lemur-rubriventer* in Madagascar. *Am. J. Primatol.* 16(2):143-154.

OVERDORFF, D. 1996. Ecological correlates to activity and habitat use of two prosimian primates: *Eulemur rubriventer* and *Eulemur fulvus rufus* in Madagascar. *Am. J. Primatol.* 40(4):327-342.

PACKER, C. 1977. Reciprocal altruism in *Papio anubis*. *Nature* 265:441-443.

PACKER, C. & A.E. PUSEY 1982. Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature* 296:740-742.

PEREIRA, M.E. & P.M. KAPPELER 1997. Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. *Behaviour* 134:225-274.

PERRET 1972. Recherches Sur Les Variations Des Glandes Endocrines, Et En Particulier De L'Hypothese, Au Cours Du Cycle Annuel, Chez Un Lemurien Malgache, *Microcebus murinus* (Miller 1777). *Mammalia* 36:482-516.

PERRET, M. 1977. Influence du groupement social sur l'activation sexuelle saisonnière chez le mâle de *Microcebus murinus* (Miller 1777). *Z. Tierpsychol.* 43:159-179.

PERRET, M. 1982. Influence du groupement social sur la reproduction de la femelle de *Microcebus murinus* (Miller, 1777). *Z. Tierpsychol.* 60:47-65.

PERRET, M. 1985. Influence of Social Factors on Seasonal Variations in Plasma Testosterone Levels of *Microcebus murinus*. *Z. Tierpsychol.* 69:265-280.

PERRET, M. 1986. Social influences on oestrus cycle length and plasma progesterone concentrations in the female lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). J. Reprod. Fert. 77:303-311.

PERRET, M. 1992. Environmental and Social Determinants of Sexual Function in the Male Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus*). Folia Primatol. 59(1):1-60.

PERRET, M. 1994. Social signals and their influences on reproduction in the lesser mouse lemur. In: Current Primatology. Hrsg. J.J. Roeder, B. Thierry, J.R. Anderson, N. Herrenschildt. Strasbourg: Université Louis Pasteur. S. 47-55.

PERRET, M. & F. AUJARD 2001. Regulation by Photoperiod of Seasonal Changes in Body Weight and Reproductive Function in the Gray Mouse Lemur (*Microcebus murinus*): Differential Responses by Sex. Intern. J. Primatol. 22(1):5-24.

PERRET, M. & J. PREDINE 1984. Effects of Long-Term Grouping on Serum Cortisol Levels in *Microcebus murinus* (Prosimii). Horm. Behav. 18:346-358.

PERRET, M. & A. SCHILLING 1987. Intermale sexual effect elicited by volatile urinary ether extract in *Microcebus murinus* (Prosimian, Primates). J. Chem. Ecol. 13(3):495-507.

PERRET, M. & A. SCHILLING 1995. Sexual Responses to Urinary Chemosignals Depend on Photoperiod in a Male Primate. Physiol. Behav. 58(4):633-639.

PETERS, C. 1999. Intrasexuelle Konkurrenz bei Grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar. Univ. Göttingen. Diplomarbeit.

PETTER, J.J., R. ALBIGNAC, Y. RUMPLER 1977. Faune de Madagascar: Mammifères lémurien, Vol. 44. Tananarive, Orstom/Paris, CNRS.

PETTER-ROUSSEAU, A. 1962. Recherche sur la biologie de la reproduction de Primates inférieurs. Mammalia 26(suppl. 1):7-88.

PETTER-ROUSSEAU, A. 1975. Activité sexuelle de *Microcebus murinus* (Miller, 1777) soumis à des régimes photopériodiques expérimentaux. *Annls. Biol. Anim. Biochem. Biophys.* 15:503-508.

PETTER-ROUSSEAU, A. 1980. Seasonal activity rhythms, reproduction and body weight variations in five sympatric nocturnal prosimians in simulated light and climatic conditions. In: *Nocturnal Malagasy Primates*. Hrsg. P. Charles-Dominique, H.M. Cooper, A. Hladik, C. Hladik, E. Pagès, P.G. Pariente, A. Petter-Rousseaux, A. Schilling. New York: Academic Press. S. 137-152.

PETTER-ROUSSEAU, A. & C.M. HLADIK 1980. A comparative study of food intake in five nocturnal prosimians in simulated climatic conditions. In: *Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology and Behavior*. Hrsg. P. Charles-Dominique, H.M. Cooper, A. Hladik, C.M. Hladik, E. Pages, G.F. Pariente, A. Petter-Rousseaux, A. Schilling. New York: Academic Press.

PLACE, N.J. & G.J. KENAGY 2000. Seasonal changes in plasma testosterone and glucocorticosteroids in free-living male yellow-pine chipmunks and the response to capture and handling. *J. Comp. Physiol. B.* 170:245-251.

POLENZ, S. 2000. Akustisches und soziales Verhalten des goldbraunen Mausmakis (*Microcebus ravelobensis*) während der Paarungszeit. Hannover, Tierärztl. Hochsch. Diplomarbeit.

POULET, F. 1985. Evolution de la prostate canine en fonction de l'âge. *Ann. Méd. Vét.* 129:567-584.

RADESPIEL, U. 1998. Die soziale Organisation des Grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777). Berlin: Verlag Köster. Univ. Hannover. Dissertation.

RADESPIEL, U. 2000. Sociality in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. *Am. J. Primatol.* 51:21-40.

RADESPIEL, U.R., V. DAL SECCO, C. DRÖGEMÜLLER, P. BRAUNE, E. LABES, E. ZIMMERMANN 2002. Sexual selection, multiple mating and paternity in grey mouse lemurs, *Microcebus murinus*. *Animal Behaviour* 61:259-268.

RADESPIEL, U. & E. ZIMMERMANN 2000. Female dominance in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatol.* 71:207.

RALEIGH, M.J. & M.T. MCGUIRE 1990. Social influences on endocrine function in male vervet monkeys. In: *Socioendocrinology of primate reproduction*. Hrsg. T.E. Ziegler & F.B. Bercovitch. New York: Wiley-Liss. S. 95-111.

REINHARDT, V., D. COWLEY, S. EISELE, J. SCHEFLER 1991. Avoiding undue cortisol responses to venipuncture in adult male rhesus macaques. *Anim. Techn.* 42:83-86.

REPCEKOVA, D. & L. MIKULAJ 1977. Plasma testosterone of rats subjected to immobilization stress and/or HCG administration. *Horm. Res.* 8(1):51-57.

RIDLEY, R.M. & H.F. BAKER 1982. Stereotypy in monkeys and humans. *Psychol. Med.* 12:61-72.

RISS, D.C. & J. GOODALL 1979. The rise to the alpha rank in a population of free-living chimpanzees. *Folia Primatol.* 27:134-151.

ROBINSON, J.A., G. SCHEFFLER, S.G. EISELE, R.W. GOY 1975. Effects of age and season on sexual behavior and plasma testosterone and dihydrotestosterone concentrations of laboratory-housed male rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Biol. Reprod.* 13:203-210.

ROSE, R.M., T.P. GORDON, I.S. BERNSTEIN 1975. Consequences of social conflict on plasma testosterone levels in rhesus monkeys. *Psychosom. Med.* 40:60-70.

ROSTAL, D.C., B.B. GLICK, G.G. EATON, J.A. RESKO 1986. Seasonality of adult male Japanese macaques (*Macaca fuscata*): androgens and behavior in a confined troop. *Horm. Behav.* 20:452-462.

ROWELL, T.E. & A.F. DIXSON 1975. Changes in social organization during the breeding season of wild talapoin monkeys. *J. Reprod. Fert.* 43:419-434.

RUSHEN, J. 1993. Some Issues in the Interpretation of Behavioural Responses to Stress. In: The Biology of Animal Stress. Hrsg. G.P. Moberg & J.A. Mench. Wallingford: CABI Publishing. S. 23-42.

RUSHEN, J., A.B. LAWRENCE, E.M.C. TERLOUW 1993. The Motivational Basis of Stereotypes. In: The Biology of Animal Stress. Hrsg. G.P. Moberg & J.A. Mench. Wallingford: CABI Publishing. S. 41-64.

SALTZMAN, W., N.J. SCHULTZ-DARKEN, G. SCHEFFLER, F.H. WEGNER, D.H. ABBOTT 1994. Social and reproductive influences on plasma cortisol in female marmoset monkeys. *Physiol. Behav.* 56:801-810.

SAPOLSKY, R.M. 1982. The endocrine stress response and social status in the wild baboon. *Horm. Behav.* 16:279-292.

SAPOLSKY, R.M. 1983. Endocrine aspects of social instability in the olive baboon (*Papio anubis*). *Am. J. Primatol.* 5:365-379.

SAPOLSKY, R.M. 1985. Stress-induced suppression of testicular function in the wild baboon: role of glucocorticoids. *Endocrinology* 116:2273-2278.

SAPOLSKY, R.M. 1987. Stress, social status and reproductive physiology in free-living baboons. In: *Psychobiology of reproductive behavior: an Evolutionary Perspective*. Hrsg. D. Crews. New Jersey: Prentice-Hall. S. 291-322.

SAPOLSKY, R.M. 1993. The physiology of dominance in stable versus unstable social hierarchies. In: *Primate social conflict*. Hrsg. W.A. Mason & S.P. Mendoza. New York: State University of New York Press. S. 171-204.

SAPOLSKY, R.M. & L.J. SHARE 1998. Darting terrestrial primates in the wild: a primer. *Am. J. Primatol.* 44(2):155-167.

SARIKAYA, Z. 1999. Fortpflanzungsstrategien von Weibchen des Grauen Mausmakis (*Micocebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar. Georg-August-Univ. Göttingen. Diplomarbeit.

SCHILLING, A. & M. PERRET 1987. Chemical signals and reproductive capacity in a male prosimian primate (*Microcebus murinus*). Chem. Senses 12:143-158.

SCHILLING, A. & M. PERRET 1993. Removal of the Olfactory Bulbs Modifies the Gonadal Responses to Photoperiod in the Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus*). Biol. Reprod. 49:58-65.

SCHILLING, A., M. PERRET, J. PREDINE 1984. Sexual inhibition in a prosimian primate: a Pheromone-like effect. J. Endocrinol. 102:143-151.

SCHILLING, A., J. SERVIERE, G. GENDROT, M. PERRET 1990. Vomeronasal activation by urine in the primate *Microcebus murinus*: a 2 DG study. Exp. Brain Res. 81:609-618.

SCHIML, P.A., S.P. MENDOZA, W. SALTZMAN, D.M. LYONS, W.A. MASON 1996. Seasonality in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Physiol. Behav. 60:1105-1113.

SCHIML, P.A., S.P. MENDOZA, W. SALTZMAN, D.M. LYONS, W.A. MASON 1999. Annual physiological changes in individually housed squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Am. J. Primatol. 47(2):93-103.

SCHLATTERER, B. 1978. Die Primärwirkung von Hormonen. I. Steroidhormone. Dtsch. Tierärztl. Wschr. 85:394-400.

SCHMELTING, B. 2000. Saisonale Aktivität und Reproduktionsbiologie von Grauen Mausmaki-Männchen (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777) in Nordwest-Madagaskar. Hannover, Tierärztl. Hochsch. Dissertation.

SCHMID, J. 1997. Torpor beim Grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*) in Madagaskar: Energetische Konsequenzen und ökologische Bedeutung. Univ. Tübingen. Dissertation.

SCHMID, J. & P.M. KAPPELER 1998. Fluctuating sexual dimorphism and differential hibernation by sex in a primate, the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 43:125-132.

SCHMIDT, K. 1983. Die Wirkung eines Radix Urticae-Extrakts und einzelner Nebenextrakte auf das SHBG des Blutplasmas bei der benignen Prostatahyperplasie. Fortschr. Med. 101:713-716.

SCHULZ, C., V. DILLENBURGER, H.U. HOFFMANN 1992. Mausmaki. In: Lemuren im Zoo. Hrsg. V. Ceska, H.U. Hoffmann, K.H. Winkelsträter. Berlin, Hamburg: Paul Parey Verlag.

SCHWAGMEYER, P.L. 1994. Competitive mate searching in thirteen-lined ground squirrels (*Mammalia, Sciuridae*): Potential roles of spatial memory. Ethology 98:265-276.

SETCHELL, J.M. & A.F. DIXSON 2001. Changes in the secondary adornments of male mandrills (*Mandrillus sphinx*) are associated with gain and loss of alpha status. Horm. Behav. 39(3):177-184.

SETCHELL, B.P, S. MADDOORS, D.E. BROOKS 1994. Anatomy, vasculature, innervation, and fluids of the male reproductive tract. In: The Physiology of Reproduction (2<sup>nd</sup> Edn.). Hrsg. E. Knobil & J.D. Neill. New York: Raven Press Ltd. S. 1063-1434.

SHARPE, R.M. 1994. Regulation of spermatogenesis. In: The Physiology of Reproduction. Hrsg. E. Knobil & J.D. Neill. New York: Raven Press Ltd. S. 1363-1434.

SHIDELER, S.E., A.M. ORTUNO, F.M. MORAN, E.A. MOORMAN, B.L. LASLEY 1993. Simple extraction and enzyme immunoassays for estrogen and progesterone metabolites in the feces of *Macaca fascicularis* during non-conceptive and conceptive ovarian cycles. Biol. Reprod. 48:1290-1298.

SHIVELY, C. & J. KAPLAN 1984. Effects of social factors on adrenal weight and related physiology of *Macaca fascicularis*. Physiol. Behav. 33:777-782.

SIEGEL, S. 1987. Nichtparametrische statistische Methoden. Fachbuchhandlung für Psychologie, Eschborn.

SIMMEN, B. & C.M. HLADIK 1988. Seasonal variation of taste threshold for sucrose in a prosimian species, *Microcebus murinus*. *Folia Primatol.* 51:152-157.

SIMMEN, B. & C.M. HLADIK 1998. Sweet and bitter taste discrimination in primates: scaling effects across species. *Folia Primatol.* 69:129-138.

SLOB, A.K., M.P. OOMS, J.T.M. VREEBERG 1979. Annual changes in serum testosterone in laboratory-housed male stump-tail macaques (*Macaca arctoides*). *Biol. Reprod.* 20:981-984.

SMITH, T.E. & J.A. FRENCH 1997a. Psychological stress and urinary cortisol excretion in marmoset monkeys (*Callithrix kuhli*). *Physiol. Behav.* 62(2):225-232.

SMITH, T.E. & J.A. FRENCH 1997b. Social and Reproductive Conditions Modulate Urinary Cortisol Excretion in Black Tufted-Ear Marmosets (*Callithrix kuhli*). *Am. J. Primatol.* 42:253-267.

SMUTS, B.B. 1987. Sexual Competition and Mate Choice. In: *Primate Societies*. Hrsg. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, T.T. Struhsaker. Chicago: Chicago University Press. S. 385-399.

SOUSA, M.B.C. & T.E. ZIEGLER 1998. Diurnal Variation on the Excretion Patterns of Fecal Steroids in Common Marmoset (*Callithrix jacchus*). *Am. J. Primatol.* 46:105-117.

STRIER, K.B. 1994. Brotherhoods among atelins: kinship, affiliation, and competition. *Behaviour* 130(3-4):151-167.

STRIER, K.B. & T.E. ZIEGLER 1997. Behavioral and endocrine characteristics of the reproductive cycle in wild muriqui monkeys (*Brachyteles arachnoides*). *Am. J. Primatol.* 42:299-310.

STRIER, K.B., T.E. ZIEGLER, D.J. WITTEWERT 1999. Seasonal and social correlates of fecal testosterone and cortisol levels in wild male muriquis (*Brachyteles arachnoides*). *Horm. Behav.* 35(2):125-134.

STRUHSAKER, T.T. & L. LELAND 1987. Colobines: Infanticide by adult males. In: Primate Societies. Hrsg. B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham, T.T. Struhsaker. Chicago: Chicago University Press. S. 83-97.

STRUM, S.C. (Hrsg.) 1987. Almost Human. W.W. Norton, New York.

SWANEPOEL, F.J.C., P.C. LUBOUT, J. CHRISTIE 1993. The relationship of scrotal circumferences to histological testicular parameters and sperm reserves. J. S. Afr. Vet. Ass. 64(3):126-127.

TATTERSALL, I. 1982. The Primates of Madagascar. New York: Columbia University Press.

TERBORGH, J. & C.H. JANSON 1986. The socioecology of primate groups. Annual Reviews in Ecology and Systematics 17:111-135.

THOUVENIN, C., V. DILLENBURGER, H.-U. HOFFMANN 1992. Mohrenmaki. In: Lemuren im Zoo. Hrsg. V. Ceska, H.-U. Hoffmann, K.-H. Winkelsträter. Berlin, Hamburg: Verlag Paul Parey. S. 123-131.

TRIVERS, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. Quarterly Review of Biology 46:35.

TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971. Hrsg. B. Campbell. Chicago: Aldine. S. 136-179.

TSAI, P.P. 1999. Impact of Environmental Enrichment on Physiology and Behavior in Mice. Hannover, Tierärztl. Hochsch. Dissertation.

VAN HOOFF, J. & C.P. VAN SCHAİK 1992. Cooperation in competition: the ecology of primate bonds. In: Coalitions and alliances in humans and other animals. Hrsg. A.H. Harcourt & F.B.M. de Waal. Oxford: Oxford University Press. S. 357-389.

VAN HOOFF, J. & C.P. VAN SCHAİK 1994. Male bonds: affiliative relationships among nonhuman primate males. Behaviour 130 (3-4):309-337.

VAN HORN, R.N., N. BEAMER, A.F. DIXSON 1976. Diurnal variations of plasma testosterone in two prosimian primates (*Galago crassicaudatus crassicaudatus* and *Lemur catta*). Biol. Reprod. 15:523-528.

VAN HORN, R.N. & G.G. EATON 1979. Reproductive physiology and behavior in prosimians. In: The study of prosimian behavior. Hrsg. G.A. Doyle & R.D. Martin. New York: Academic Press. S. 79-122.

VAN PUTTEN, G. 1982. Discussion of Session III. In: Disturbed Behaviour in Farm Animals. Hrsg. W. Bessei. Hohenheimer Arbeiten. Stuttgart: Verlag Eugen Ulmer.

VAN SCHAIK, C.P. 1989. The ecology of social relationships amongst female primates. In: Comparative Socioecology. Hrsg. V. Standen & R.A. Foley. Oxford: Blackwell Wissenschafts-Verlag Berlin. S. 195-218.

VAN SCHAIK, C.P. 1996. Social evolution in primates: The role of ecological factors and male behaviour. Proc. Brit. Acad. 88:9-31.

VELLOSO, A.L., S.K. WASSER, S.L. MONFORT, J.M. DIETZ 1998. Longitudinal fecal steroid excretion in maned wolves (*Chrysocyon brachyurus*). Gen. Comp. Endocrinol. 112(1):96-107.

VON ENGELHARDT, N., P.M. KAPPELER, M. HEISTERMANN 2000. Androgen levels and female social dominance in *Lemur catta*. Proc. R. Soc. Lond. B 267:1533-1539.

VON HOLST, D 1998. The Concept of Stress and its Relevance for Animal Behavior. In: Advances in the study of behavior. Hrsg. A.P. Møller, M. Milinski, P.J.B. Slater. San Diego: Academic Press. 27:1-131.

WALKDEN-BROWN, S.W., B.J. Restall, W.A. Taylor 1994. Testicular and epididymal sperm content in grazing cashmere bucks: Seasonal variation and prediction from measurements in vivo. Reprod. Fert. Dev. 6:727-736.

WASSER, S.K., K.E. HUNT, J.L. BROWN, K. COOPER, C.M. CROCKETT, U. BECHERT, J.J. MILLSPAUGH, S. LARSON, S.L. MONFORT 2000. A Generalized

Fecal Glucocorticoid Assay for Use in a Diverse Array of Nondomestic Mammalian and Avian Species. *Gen. Comp. Endocrinol.* 120(3):260-275.

WASSER, S.K., R. THOMAS, P.P. NAIR, C. GUIDRY, J. SOUTHERS, J. WILDT, D.E. WILDT, S.L. MONFORT 1993. Effects of dietary fibre on faecal steroid measurements in baboons (*Papio cynocephalus cynocephalus*). *J. Reprod. Fertil.* 97:569-574.

WELLS, K.D. 1977. The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.* 25:666-693.

WESTPHAL, U., S.D. STROUPE, S.-L. CHENG, G.B. HARDING 1978. Mechanism of steroid binding to serum proteins. *J. Toxicol. Environ. Health.* 4:229-247.

WHITTEN, P.L., R. STAVISKY, F. AURELLI, E. RUSSEL 1998. Response of fecal cortisol to stress in captive chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Am. J. Primatol.* 44:57-69.

WIDDING, A., W.J. STREICH, TEMBROCK, G 2000. Coalition formation among male Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Am. J. Primatol.* 50:37-51.

WIESNER, E & R. RIBBECK (Hrsg.) 1991. Wörterbuch der Tiermedizin. 3. Aufl. Fischer Verlag, Jena, Stuttgart.

WILSON, J.D. 1980. The pathogenesis of benign prostatic hyperplasia. *Am. J. Med.* 68:745-756.

WILSON, J.D. & R.E. GLOYNA 1970. The intranuclear metabolism of testosterone in the accessory organs of reproduction. *Rec. Prog. Horm. Res.* 26:309-336.

WROGEMANN, D., U. RADESPIEL, E. ZIMMERMANN 2001. Comparison of Reproductive Characteristics and Changes in Body Weight between Captive Populations of Rufous and Gray Mouse Lemurs. *Int. J. Primatol.* 22(1):91-108. Im Druck.

WUTTKE, W. 2000. Endokrinologie. In: Physiologie des Menschen. Hrsg. R.F. Schmidt, G. Thews, F. Lang. 28. Aufl. Berlin: Springer Verlag. S. 370-406.

YODER, A.D. 1997. Back to the future: A synthesis of strepsirhine systematics. *Evol. Anthropol.* 6(1):11-22.

ZIEGLER, T.E. & F.B. BERCOVITCH 1990. *Socioendocrinology of Primate Reproduction*. Verlag Wiley/Liss, New York.

ZIEGLER, T.E., A.A. CARLSON, A.J. GINTHER, C.T. SNOWDON 2000. Gonadal source of testosterone metabolites in urine of male cotton-top tamarin monkeys (*Saguinus oedipus*). *Gen. Comp. Endocrinol.* 118(2):332-343.

ZIEGLER, T.E., G. SCHEFFLER, A. CARLSON 1997. Methods and use of fecal steroid analyses for monitoring reproductive functioning in marmosets and tamarins. In: *A Primatologia no Brasil*. Hrsg. M.B.C. Sousa & A.A.L. Menezes. 6:269-280.

ZIEGLER, T.E., G. SCHEFFLER, C.T. SNOWDON 1995. The relationship of cortisol levels to social environment and reproductive functioning in female cotton-top tamarins, *Saguinus oedipus*. *Horm. Behav.* 29:407-424.

ZIEGLER, T.E., G. SCHEFFLER, D.J. WITTEWER, N. SCHULTZ-DARKEN, C.T. SNOWDON, D.H. ABBOTT 1996. Metabolism of Reproductive Steroids during the Ovarian Cycle in Two Species of Callitrichids, *Saguinus oedipus* and *Callithrix jacchus*, and Estimation of the Ovulatory Period from Fecal Steroids. *Biol. Reprod.* 54:91-99.

ZIEGLER, T.E., S.A. SHOLL, G. SCHEFFLER, M.A. HAGGERTY, B.L. LASLEY 1989. Excretion of Estrone, Estradiol, and Progesterone in the Urine and Feces of the Female Cotton-Top Tamarin (*Saguinus oedipus oedipus*). *Am. J. Primatol.* 17:185-195.

ZIEGLER, T.E., D.J. WITTEWER, C.T. SNOWDON 1993. Circulation and Excreted Hormones During the Ovarian Cycle in the Cotton-Top Tamarin, *Saguinus oedipus*. *Am. J. Primatol.* 31:55-65.

ZIMMERMANN, E. 1996. Castration affects the emission of an ultrasonic vocalization in a nocturnal primate, the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Physiol. Behav.* 60(3):693-697.

ZIMMERMANN, E., S. CEPOK, N. RAKOTOARISON, V. ZIETEMANN, U. RADESPIEL 1998. Sympatric Mouse Lemurs in north-west Madagascar: A new rufous mouse lemur species (*Microcebus ravelobensis*). *Folia Primatol.* 69:106-114.

ZINK, C. 1990. *Pschyrembel Klinisches Wörterbuch*. 256. Aufl. Verlag de Gruyter, Berlin, New York.

ZUMPE, D., R.W. BONSALE, R.P. MICHAEL 1993. Effects of the nonsteroidal aromatase inhibitor, Fadrazole, on the sexual behavior of male cynomolgus monkeys (*Macaca fascicularis*). *Horm. Behav.* 27:200-215.

## 10. Anhang

### Anhang A: Endokrinologische Untersuchung

#### ELISA-Pufferlösung:

0,1 M Test-Puffer                      10,842 g  $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot \text{H}_2\text{O}$   
    17,324 g  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$   
    17,4 g NaCl  
    2,0 g BSA (getrocknet bei 4 °C)  
    auf 2 l destilliertes Wasser  
    mit 4,3 ml 5 N NaOH auf pH 7 einstellen

#### Lösung für das ABTS®-Substrat:

a) 5 mM Zitratpuffer:                      19,21 g Zitronensäure (MW 192,1)  
    1966 ml  $\text{H}_2\text{O}$   
    mit 24 ml 5,0 N NaOH auf pH 4,0 einstellen

b) 4 mM ABTS®:                              0,439 g ABTS®  
    auf 20 ml  $\text{H}_2\text{O}$   
    mit 3 Tropfen 1:200 konz. HCl auf pH 6,0 einstellen

c) 2% 0,5 M  $\text{H}_2\text{O}_2$ :                              30% 0,5 ml  $\text{H}_2\text{O}_2$   
    7,5 ml  $\text{H}_2\text{O}$

#### Waschpuffer für die Mikrotiterplatten:

87,66 g 1,5 M NaCl  
 5 ml 0,5% Polyoxyethylen-Sorbitan-Monolaurat  
 (Twenn 20)  
 auf 1000 ml  $\text{H}_2\text{O}$

Von dieser Menge werden 200 ml zu 1800 ml  $\text{H}_2\text{O}$  addiert, um 0,15 M NaCl und 0,05% Polyoxyethylen-Sorbitan-Monolaurat zu erhalten.

#### Chemikalien

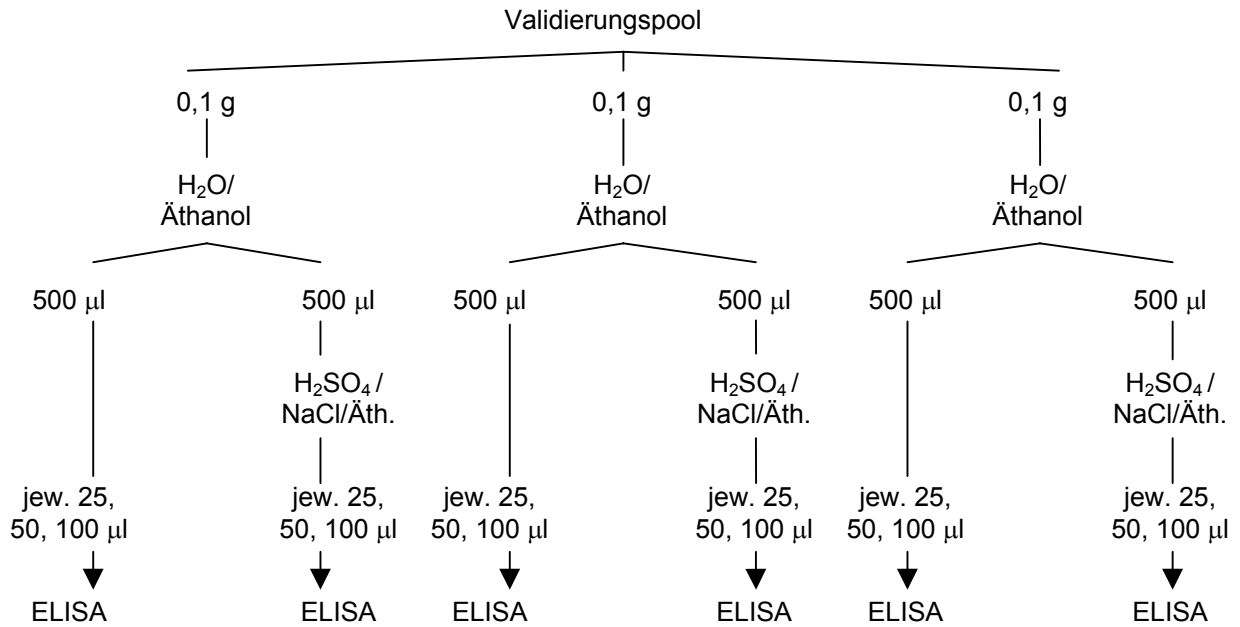
Äthanol	Aaper Alcohol Inc.
Äthylazetat, $\text{H}_2\text{SO}_4$ , NaCl, Azetonitril, Zitronensäure, NaOH, Aktivkohle	Fisher Scientific GmbH
Karbamazepin, $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ , BSA, ABTS®, $\text{H}_2\text{O}_2$ , Tween 20	Sigma-Aldrich Chemie GmbH
$^3\text{H}$ -Testosteron- bzw. $^3\text{H}$ -Kortisol-Lösung	New England Nuclear Inc.

Material und Geräte

Reaktionsgefäße, 1,5 ml	Eggers GmbH
Einmalkanülen (0,45x25 mm)	Eggers GmbH
Biofuge haemo Kleincentrifuge	Heraeus Instruments GmbH
12-Kanal-Multipipette, Titertek	ICN Flow
Pipettenspitzen Finntip Nr. 535-11901, für Multipipette	VWR Scientific Products
Reaktionsgefäße	Research Products International
Extraktionsgefäße	Fisher Scientific GmbH
RP-Ultraspähre-ODS-Vorsäule	Beckman Instruments
RP-Ultraspähre-ODS-Hauptsäule	Beckman Instruments
168-Dioden-Array-Detektor	Beckman Instruments
HPLC-Softwareprogramm, 35 Karat-System	
Gold Chromatography, Version 8	Beckman Instruments
Mikrotiterplatten, Nunc-Immuno-Platten	
Maxisorb F96	Nalge Nunc Intern. Corp.
Inkubationskammer Nr. 08-642-21	Fisher Scientific GmbH
Waschgerät für Mikrotiterplatten Nr. 011-912-0000	Dynatech Laboratories Inc.
Lab-Line Titer Plattenschüttler Nr. 57019-600	VWR Scientific Products
Plattenlesegerät, Spectramax 340 mit integriertem	
Softwareprogramm softMAX	Molecular Devices Corporation
Evaporator (11450-T Multivap 100, TFE beschichtete	
Nadeln, -Z Intrinsically safe bath option,	
NA 1410 17x54 mm test tube rack)	Organomation Associates Inc.
Mikrofilter Acrodisc	Fisher Scientific GmbH

Firmenverzeichnis

Aaper Alcohol	Shelbyville, KY, USA
Beckman Instruments	Fullerton, CA, USA
Dynatech Laboratories Inc.	Chantilly, VA, USA
Eggers GmbH	Ronnenberg, Deutschland
Heraeus Instruments GmbH	Hanau, Deutschland
ICN Flow	Costa Mesa, CA, USA
Molecular Devices Corporation	Sunnyvale, CA, USA
Nalge Nunc Intern. Corp.	Rochester, NY, USA
New England Nuclear Inc.	Wellesley, MA, USA
Organomation Associates Inc.	Berlin, MA, USA
Research Products International	Mt. Prospect, IL, USA
Sigma-Aldrich Chemie GmbH	Taufkirchen, Deutschland
University of California	Clinical Endocrinology Laboratory
	Dept. of Reproduction
	School of Veterinary Medicine
	Davis, CA, USA
VWR Scientific Products	Dietikon, Schweiz

Aufbereitung und Analyse der KotprobenTestosteron

Äth. Äthylazetat

Abb. 1 Ablauf der Probenbehandlung zum Vergleich extrahierter mit solvolytisch behandelten Kotproben und anschließendem Enzymtest zur Volumenbestimmung

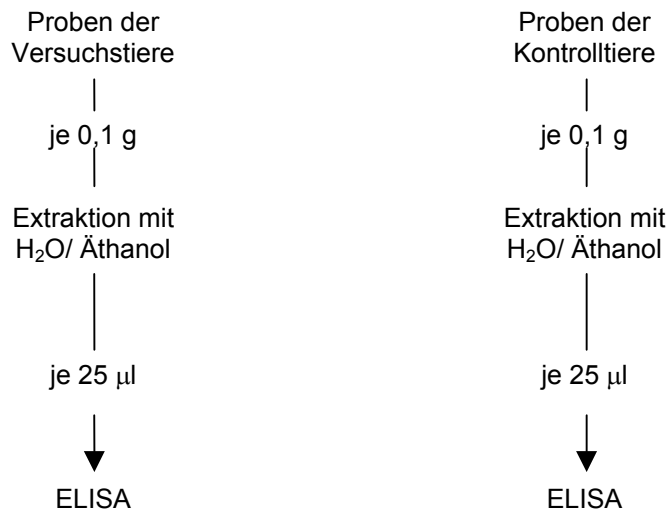
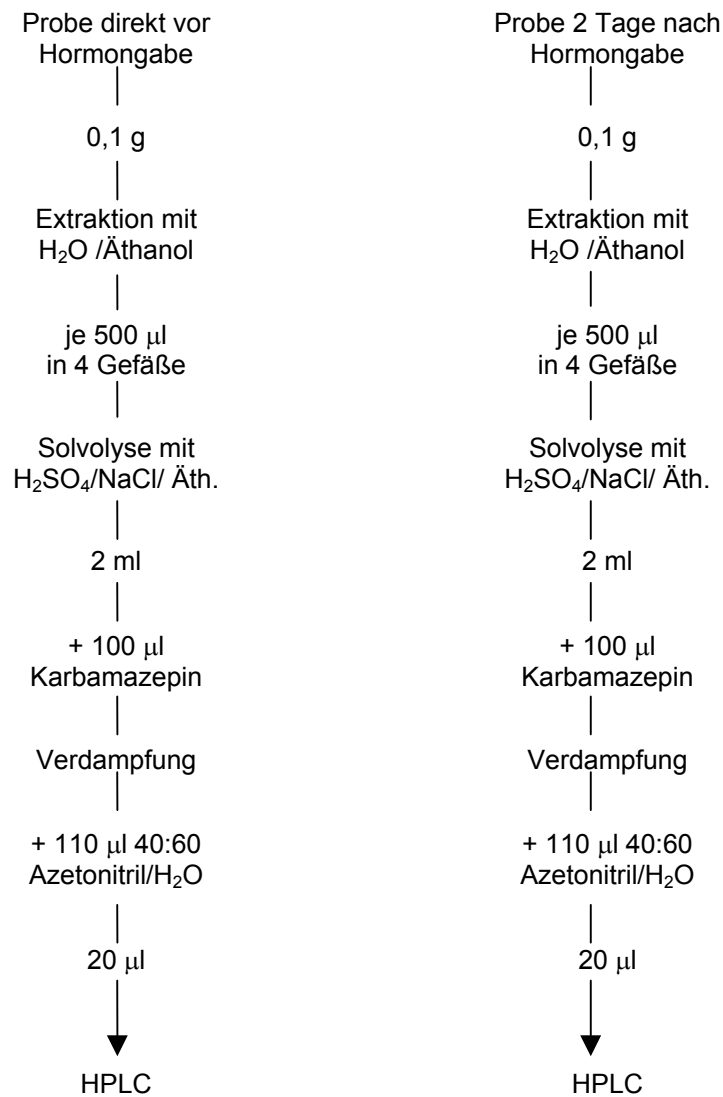


Abb. 2 Behandlungsablauf des Probenmaterials der Injektionsstudie



Äth.: Äthylazetat

Abb. 3 Ablauf der Probenbehandlung je einer Probe vor und nach der Hormonapplikation mit Konzentrierung und anschließender chromatographischer Auftrennung

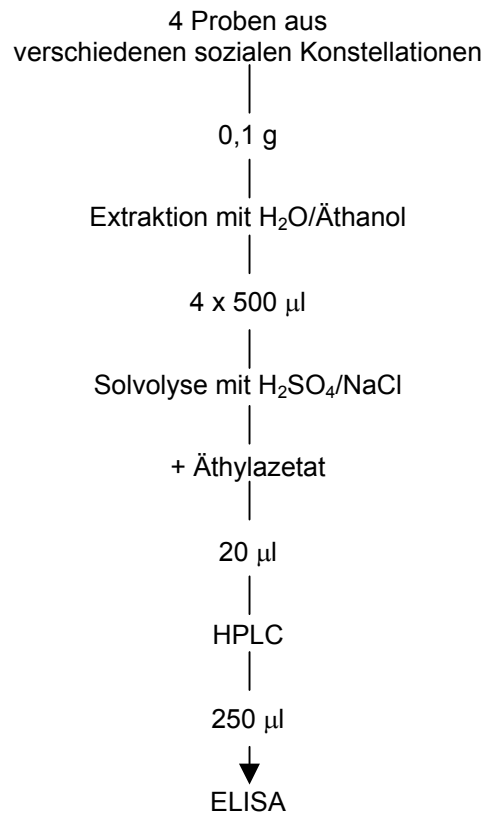


Abb. 4 Behandlungsablauf zur Konzentrierung während unterschiedlicher Beobachtungsabschnitte gewonnener Proben mit chromatographischer Auftrennung und Enzymtest

### Kortikosteroide

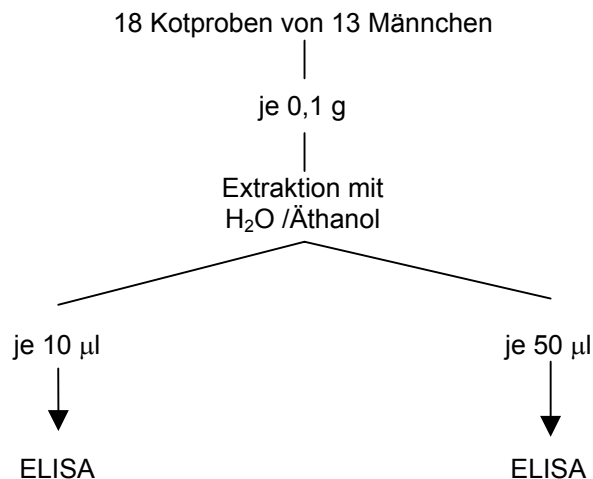


Abb. 5 Behandlungsablauf während einer Paarungssaison gewonnener Proben mit anschließendem Enzymtest zur Volumenbestimmung

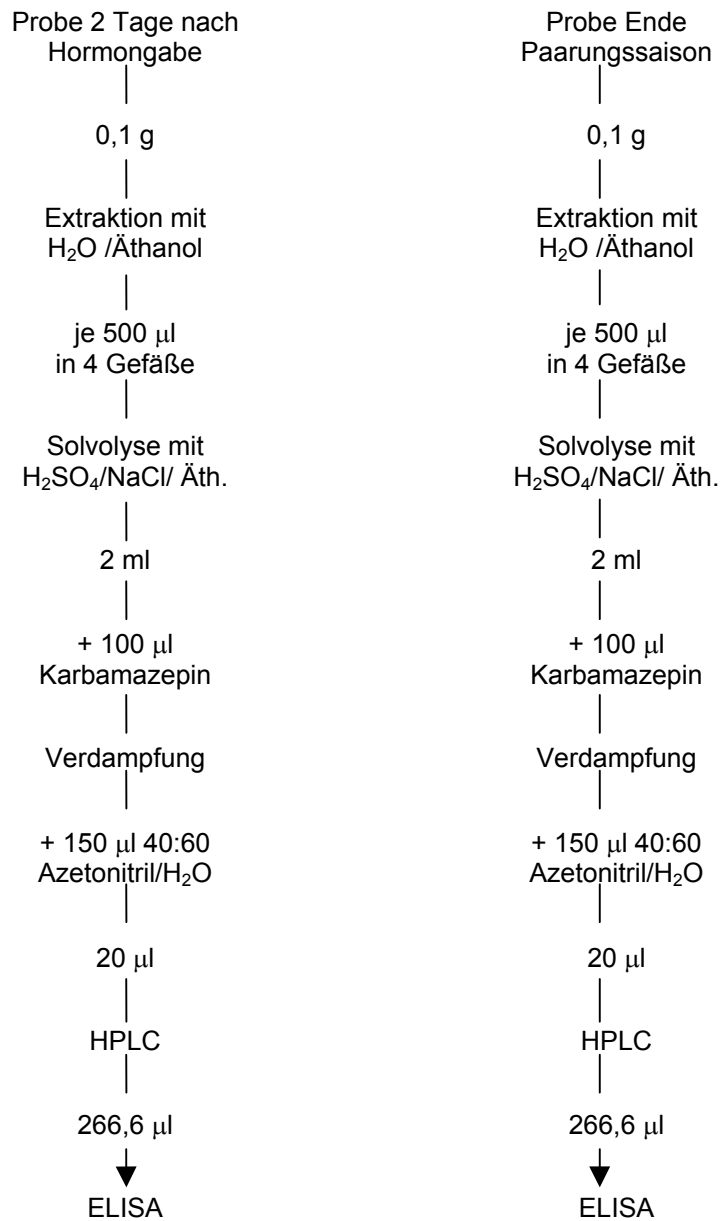


Abb. 6 Behandlungsablauf je einer während der Injektionsstudie und am Ende der Paarungssaison gewonnenen Probe mit Konzentrierung, chromatographischer Auftrennung und Enzymtest

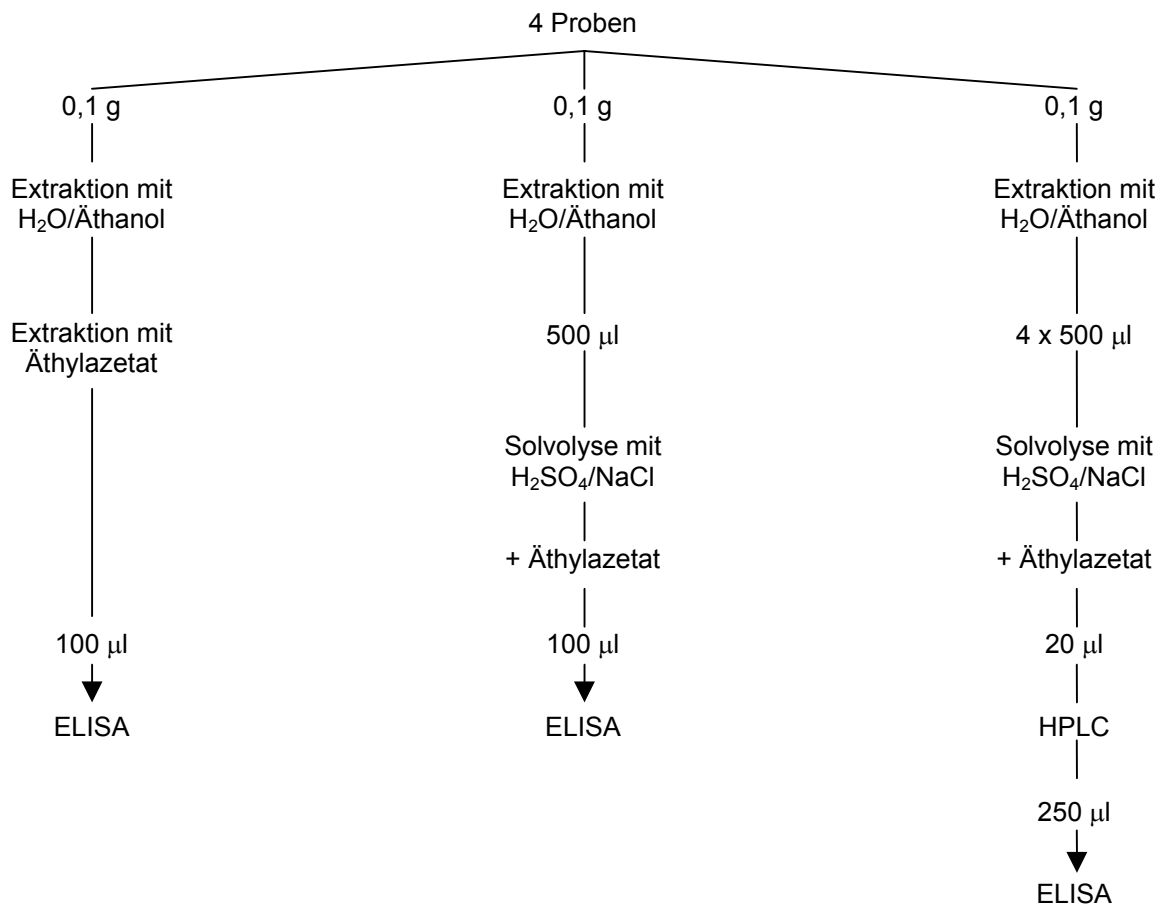
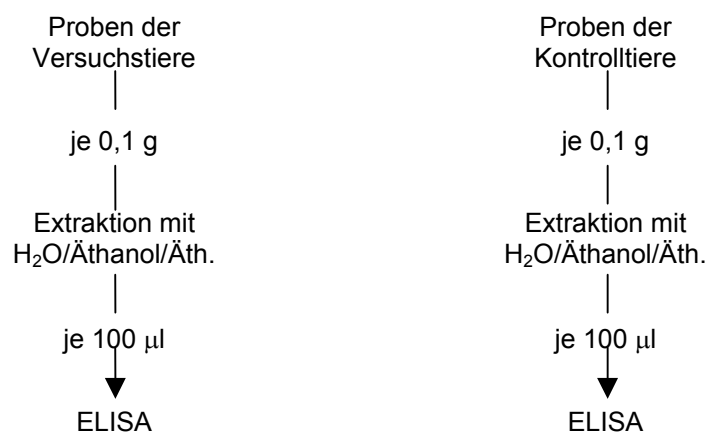


Abb. 7 Behandlungsablauf unterschiedlich aufbereiteten und konzentrierten Probenmaterials mit Einbeziehung chromatographischer Auftrennung und Enzymtest



Äth.: Äthylazetat

Abb. 8 Behandlungsablauf des Probenmaterials der Injektionsstudie

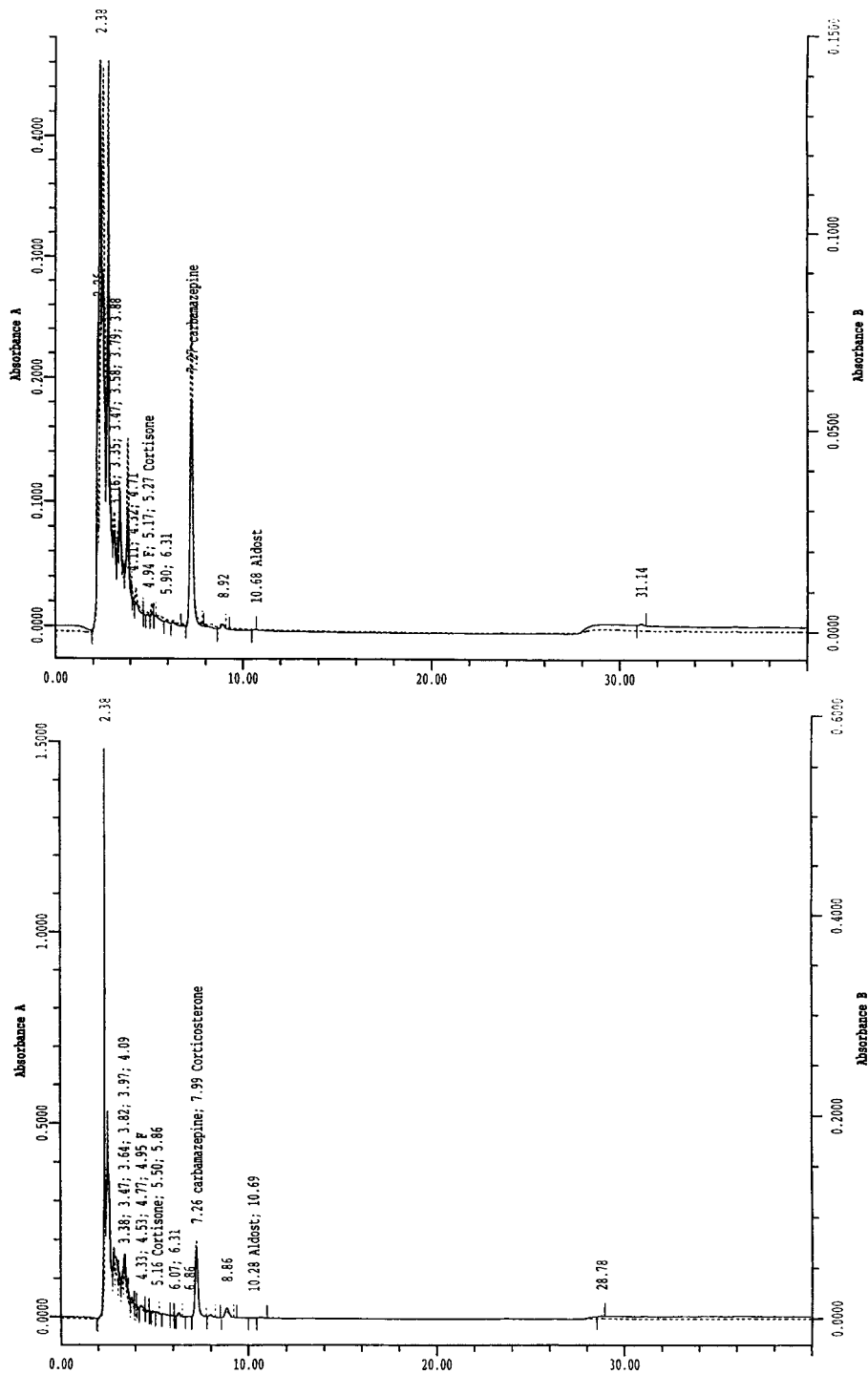


Abb. 9 Chromatogramme von Steroidhormonen aus extrahiertem und solvolytisch behandeltem Kotprobenmaterial (System: Umkehrphasen-Chromatographie) (oben: direkt vor der Testosteron-Injektion von I2 genommene Probe; unten: zwei Tage nach der Testosteron-Injektion von I2 genommene Probe)

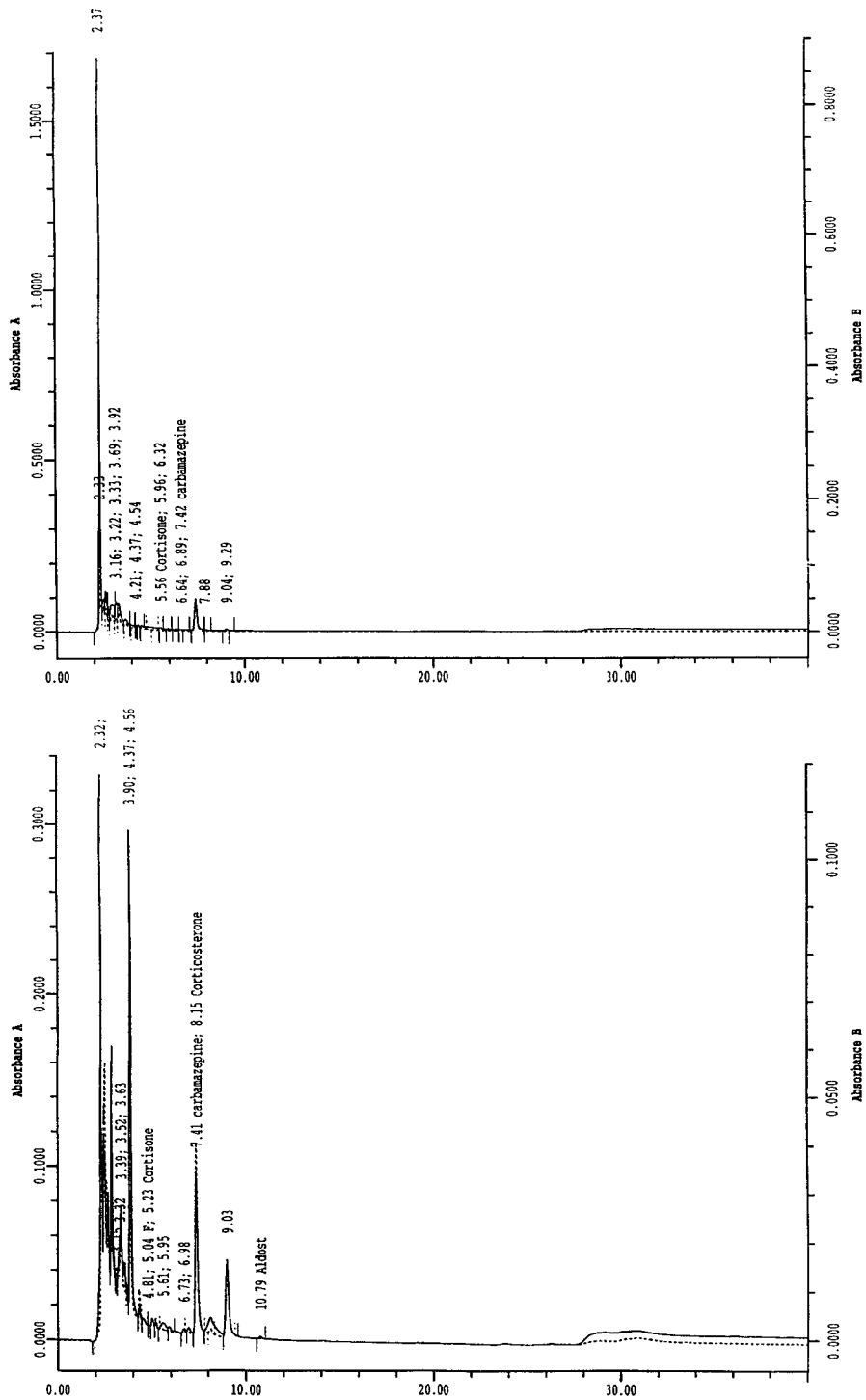


Abb. 10 Chromatogramme von Steroidhormonen aus extrahiertem und solvolytisch behandeltem Kotprobenmaterial (System: Umkehrphasen-Chromatographie) (oben: gegen Ende der Paarungssaison genommene Probe; unten: zwei Tage nach der ACTH-Injektion von I1 genommene Probe)

Anhang B: Verhaltensstudie

Tab. 1 Entwicklung des Körpergewichts in den Gruppen 1 bis 6 vom 05.02.97 bis 22.07.97

Gruppe	Männchen	n	Mittelwert	Minimum	Maximum	StD
1 nicht-verw.	Joe	16	70,0	56,9	83,3	7,12
	Gelo	11	73,5	60,2	99,4	13,75
2 verwandt	Rodriguez	23	83,5	62,5	104,6	10,36
	Raffaello	19	107,3	87,5	132,5	17,79
3 nicht-verw.	Rhodos	23	93,3	73,8	126,1	18,81
	R4	25	99,1	75,4	132,1	20,61
4 verwandt	Don	25	62,3	55,9	65,8	2,43
	Daniel	25	60,6	53,4	65,0	2,85
5 nicht-verw.	Kali	25	84,6	63,7	105,4	12,66
	Ralf	25	69,0	59,7	74,3	4,07
6 nicht-verw.	Emil	23	65,8	56,9	85,6	6,03
	Eddie	23	74,7	55,3	122,1	14,62
	Ego	23	63,5	58,2	75,7	3,66

n: Anzahl der Messungen; Std.: Standardabweichung; nicht-verw.: nicht-verwandt

Tab. 2 Entwicklung des Hodenvolumens in den Gruppen 1 bis 6 vom 05.02.97 bis 22.07.97

Gruppe	Männchen	n	Mittelwert	Minimum	Maximum	StD
1 nicht-verw.	Joe	15	1870,85	363,94	3651,95	1069,99
	Gelo	11	1228,61	182,17	2631,63	839,77
2 verwandt	Rodriguez	23	3288,83	0,0	5836,78	1971,32
	Raffaello	19	2630,67	100,0	4486,62	1551,16
3 nicht-verw.	Rhodos	24	2682,69	0,0	6906,01	1792,75
	R4	25	2930,2	0,0	6332,33	1978,87
4 verwandt	Don	25	1885,5	0,0	4150,07	1328,2
	Daniel	25	1855,11	0,0	3667,62	1160,02
5 nicht-verw.	Kali	24	2508,43	428,71	5205,07	1160,49
	Ralf	25	2081,57	384,65	4200,18	1147,73
6 nicht-verw.	Emil	23	1843,22	0,0	3365,77	1061,96
	Eddie	23	1981,02	0,0	3668,18	1111,27
	Ego	23	1840,19	243,22	3383,17	863,04

n: Anzahl der Messungen; Std.: Standardabweichung; nicht-verw.: nicht-verwandt

Tab. 3 Ergebnisse der Untersuchung auf Signifikanz zwischen Männchen- und Männchen-Weibchen-Dyaden

Agonistischer Kontext	Z	p
Körperkontakt	-1,0	0,3173
Sexualkontakt	-0,2319	0,8166
Spontane Agonistik	-0,2319	0,8166
Futtersituation	-1,0	0,3173
Schlafkasten	-0,2357	0,8137

Anhang C: Korrelation der untersuchten Parameter

Tab. 1 Korrelation zwischen Testosteron- und Kortikosteroidkonzentrationen, Körpergewicht und Hodenvolumen während des weiblichen Nicht-Östrus und Östrus

M./Gp.	Nicht-Östrus				Östrus			
	Körperg.	Hodenv.	Testost. (Serum)	Kortikost. (Serum)	Körperg.	Hodenv.	Testost. (Serum)	Kortikost. (Serum)
Joe/1	65,7 -	2411,5 +			68,3 +	2386,1 -		
Gelo/1	62,5 +	1928,4 +			60,2 -	1736,7 -		
Rodr./2	85,0 -	3560,8 -			87,0 +	3690,1 +		
Raff./2	92,6 +	2988,1 +			89,8 -	2846,2 -		
Rhod./3	123,0 +	5544,7 +			110,3 -	5333,5 -		
R4/3	121,8 +	4150,8 -			107,8 -	5984,1 +		
Don/4	63,0	2176,4						
Daniel/4	60,6	2766,1						
Kali/5	76,4	2998,1						
Ralf/5	69,2	2646,1						
Emil/6	64,9 -	2755,1 -	41,75 +	274,64 -	68,8 +	2831,1 +	38,86 -	277,25 +
Eddie/6	71,7 +	3021,2 +	37,37 +	288,36 +	71,4 -	2413,9 -	21,37 -	187,14 -
Ego/6	59,9 -	2132,3 -	10,55 -	511,36 +	62,8 +	2540,9 +	71,66 +	264,94 -

M.: Männchen; Gp.: Gruppe; Körperg.: Körpergewicht (g); Hodenv.: Hodenvolumen (mm<sup>3</sup>); Testost.: Testosteron (ng/ml Serum); Kortikost.: Kortikosteroid (ng/ml Serum); +/-: der Wert ist höher/niedriger als der desselben Männchens im entsprechend anderen Beobachtungsabschnitt

## Danksagung

Bei Frau Prof. Dr. Elke Zimmermann möchte ich mich für die Überlassung des sehr interessanten Themas und für die Betreuung bei der Auswertung und dem Zusammenschreiben der Arbeit bedanken, sowie für die Möglichkeit, den hormonanalytischen Abschnitt der Arbeit in Madison, USA, durchführen zu können. Dr. Ute Radespiel danke ich für die zeitweilige Betreuung des verhaltensbiologischen Abschnitts und die zahlreichen Anregungen bei der Durchführung der Arbeit.

Ebenso möchte ich mich bei den Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Wisconsin Regional Primate Research Center in Madison, USA, bedanken. Vor allem danke ich Dr. Toni Ziegler für die Möglichkeit, unter ihrer Betreuung über mehrere Monate die Arbeiten des hormonanalytischen Abschnitts durchführen zu können. In dem Zusammenhang danke ich ihr ebenfalls für die unter ihrer Anleitung erfolgten Untersuchungen des später zugesandten Probenmaterials sowie für das Korrekturlesen des Hormonabschnitts und für den regen E-mail-Kontakt während der Datenauswertung und dem Zusammenschreiben der Arbeit. Dan Wittwer danke ich für seine Anleitung und Betreuung bei der Entwicklung der Testmethoden und bei der Durchführung der Hormonmessungen. Prof. Chuck Snowdon vom Dept. of Psychology der University of Wisconsin danke ich für die offenherzige Aufnahme in seine Seminare und andere Veranstaltungen. Seine ausgeprägte "Studentophilie" und Unkonventionalität eröffneten mir neue Welten! Steve Jacoris möchte ich für die zahlreichen anregenden Gespräche während meiner Zeit in Madison sowie für die Bearbeitung des in 1999 zugesandten Probenmaterials danken. Mein herzlichster Dank geht an Fritz Wegner, der zusammen mit Paula und Aaron zu meiner "amerikanischen Familie" wurde, mich in schweren Zeiten tatkräftig unterstützte und mit seiner Freundlichkeit und Wärme ein großartiges soziales Umfeld schuf. Dank gebührt ihm auch für das Korrekturlesen des Summary.

Frau Widdel vom Institut für Physiologische Chemie der Tierärztlichen Hochschule Hannover danke ich für ihre spontane Unterstützung bei der Vorbereitung und Durchführung der Injektionsstudie.

Herrn Prof. Dr. Stephan Steinlechner vom Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Heike Lutermann, Michael Schimanski, Ulf Linnemann und Vera Zietemann danke ich für's Korrekturlesen und die vielen wertvollen Tipps.

Dörte Sasse sei gedankt für die kontinuierliche Unterstützung bei der englischen Übersetzung des hormonanalytischen Abschnitts.

Mein herzlichster Dank gebührt Ulf, ohne den ich wohl immer noch an der Formatierung der Arbeit säße. Sein unschätzbare Einsatz und seine großartige Hilfsbereitschaft in "allen Lebenslagen" gehören mit zu den wertvollsten Erfahrungen. Gedankt sei ihm für seine Freundschaft in dieser Zeit.

Auch Martin danke ich für seine Unterstützung am Computer und die Zeit, die wir zusammen verbrachten.

Besonders herzlich möchte ich mich bei Thomas bedanken. Er wußte mich in schwerer Zeit aufzufangen und unterstützte mich ohne Einschränkung. Seine Liebe und Zuwendung sind für mich ein kostbares Geschenk von unschätzbarem Wert.

Ein großes Dankeschön geht an Heike, Nicole und Helene sowie Pia und Wiebke für die Schaffung eines netten Arbeitsklimas.

Helga Gotzmann und den Teilnehmerinnen des Doktorandinnenseminars sei gedankt für ihre Solidarität und Unterstützung.

Mein Dank gebührt auch Monika Grabowski, die mir neue Sichtweisen ermöglichte.

Gedankt sei meinen Eltern, die mich unterstützten, wenn sich trotz Nebenjobs wieder einmal ein gähnendes Loch in meinen Finanzen auftat!

Nicht genug werde ich wohl Heidrun Tomczak danken können, ohne die diese Arbeit nicht möglich gewesen wäre. Sie war immer da, hat mir die Kraft gegeben, diese Unternehmen zu verwirklichen, und vermochte es, mir in schweren Zeiten immer wieder das Licht am Ende des Tunnels zu zeigen. Ihr sei gedankt, daß die Durchführung dieser Arbeit eine sehr andere Bedeutung bekam.

Zu guter Letzt danke ich den Grauen Maumakis, diesen liebenswerten und so unterschiedlichen Persönlichkeiten, die mir ein Verständnis dieser erstaunlichen Art ermöglichten und meine Begeisterung für die Arbeit mit Primaten um ein großes Stück erweiterten.