

Die Untersuchungen zur vorliegenden Studie wurden von April 2006 bis September 2009 an der Universität Bayreuth unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. Dietrich von Holst durchgeführt.

The investigations of the present work were accomplished from April 2006 until September 2009 at the University of Bayreuth under the supervision of Prof. Dr. Dietrich von Holst.

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Biologie, Chemie und Geowissenschaften der Universität genehmigten Dissertation zur Erlangung des akademischen Grades eines Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

Promotionsgesuch eingereicht am: 18.10.2009

Tag des wissenschaftlichen Kolloquiums: 05.02.2010

Erster Gutachter: Prof. Dr. Dietrich von Holst

Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Klaus H. Hoffmann

Erweiterter Prüfungsausschuß: Prof. Dr. Ewald Komor (Vorsitz)

Prof. Dr. Konrad Dettner

Prof. Dr. Stefan Schuster

**Einfluss von Wetterfaktoren  
und sozialer Umwelt auf den Endoparasitenbefall  
juveniler Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus* L.)**

**Inaugural-Dissertation**

zur Erlangung des Doktorgrades

der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften

der Universität Bayreuth

vorgelegt von

**Anett Starkloff**

aus Leipzig

Oktober 2009

# Inhaltsverzeichnis

<b>1</b>	<b>Einleitung</b> .....	<b>1</b>
1.1	Einfluss von Endoparasiten auf die Jungtierentwicklung .....	1
1.2	Einfluss der abiotischen Umwelt auf die Jungtierentwicklung und den Endoparasitenbefall .....	3
1.3	Einfluss sozialer Umweltfaktoren auf die Jungtierentwicklung und den Endoparasitenbefall .....	4
1.4	Zusammenhang zwischen abiotischer und sozialer Umwelt.....	6
1.5	Ziele der vorliegenden Studie .....	7
<b>2</b>	<b>Tiere, Material und Methoden</b> .....	<b>9</b>
2.1	Untersuchte Population .....	9
2.2	Untersuchungsgebiet.....	10
2.3	Datenaufnahme .....	13
2.3.1	Rundgang .....	13
2.3.2	Fang.....	14
2.3.3	Ethologische Daten .....	15
	2.3.3.1 Verhaltensparameter .....	15
	2.3.3.2 Ortsdaten.....	17
2.3.4	Parasitologische Daten.....	18
	2.3.4.1 Bestimmung des Nematodenbefalls .....	18
	2.3.4.2 Bestimmung der Oozysten im Kot .....	20
2.3.5	Endokrinologische Daten.....	23
2.3.6	Wetterdaten .....	24
2.4	Datenanalyse.....	25
2.5	Definitionen .....	29
<b>3</b>	<b>Ergebnisse</b> .....	<b>30</b>
3.1	Parasitenspektrum .....	30
3.1.1	Befall mit Nematoden .....	30
3.1.2	Befall mit Kokzidien.....	32
3.2	Einfluss von individuellen Charakteristika und Wetterfaktoren auf den Endoparasitenbefall im Herbst.....	34
3.2.1	Befall mit Nematoden .....	34
	3.2.1.1 Gesamtnematodenbefall .....	34
	3.2.1.2 <i>G. strigosum</i> .....	37
	3.2.1.3 <i>T. retortaeformis</i> .....	39
	3.2.1.4 <i>P. ambiguus</i> .....	40

3.2.2	Befall mit Kokzidien.....	42
3.2.2.1	Oozysten pro Gramm Kot.....	42
3.2.2.2	Oozysten pro Gramm Kot der Leberkokzidien ( <i>E. stiedai</i> ).....	45
3.2.2.3	Oozysten pro Gramm Kot der Darmkokzidien ( <i>E. spp.</i> ).....	48
<b>3.3</b>	<b>Zusammenhang zwischen dem Sozialverhalten und dem Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen.....</b>	<b>50</b>
3.3.1	Befall mit Nematoden.....	50
3.3.1.1	Gesamtnematodenbefall.....	53
3.3.1.2	<i>P. ambiguus</i> .....	55
3.3.2	Befall mit Kokzidien.....	56
3.3.3	Vergleich frühes gegen spätes Zeitfenster.....	58
3.3.3.1	Gesamtnematodenbefall.....	58
3.3.3.2	<i>P. ambiguus</i> .....	59
3.3.4	Einfluss von soziopositiven Verhalten sowohl mit der Mutter als auch mit Geschwistern auf den Endoparasitenbefall.....	60
3.3.4.1	Gesamtnematodenbefall.....	60
3.3.4.2	<i>P. ambiguus</i> .....	61
<b>3.4</b>	<b>Sozialverhalten, Stressbelastung und Endoparasitenbefall.....</b>	<b>62</b>
3.4.1	Zusammenhang zwischen Sozialverhalten und Stressbelastung.....	62
3.4.2	Zusammenhang zwischen Stressbelastung und Endoparasitenbefall.....	63
<b>4</b>	<b>Diskussion.....</b>	<b>64</b>
4.1	Vorkommende Endoparasiten und deren Biologie.....	64
4.2	Einfluss der abiotischen Umwelt auf den Endoparasitenbefall.....	68
4.3	Einfluss der sozialen Umwelt auf den Endoparasitenbefall.....	70
4.4	Interaktion zwischen abiotischer und sozialer Umwelt und der Einfluss auf den Endoparasitenbefall.....	76
4.5	Implikationen.....	77
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung.....</b>	<b>78</b>
<b>6</b>	<b>Summary.....</b>	<b>80</b>
<b>7</b>	<b>Literaturverzeichnis.....</b>	<b>82</b>

# 1 Einleitung

Umwelteinflüsse, denen ein Tier während seiner frühen Entwicklung ausgesetzt ist, können sich auf das Wachstum und die Entwicklung auswirken, was wiederum Folgen für die individuelle Fitness haben kann (Forchhammer et al., 2001; Metcalfe & Monaghan, 2001; Lummaa & Clutton-Brock, 2002). Die frühe Entwicklung ist definiert als Zeitraum zwischen Zeugung und dem Erreichen der Geschlechtsreife (Lindström, 1999): Je früher ein Tier dabei in seiner Entwicklung gestört wird, desto stärker sind die Effekte beispielsweise auf das Wachstum, das Immunsystem oder die Reproduktionsfähigkeit (Lindström, 1999). Für die postnatale Entwicklung von Tieren spielen vor allem abiotische und soziale Faktoren eine wichtige Rolle (Albon et al., 1987; Forchhammer et al., 2001; Metcalfe & Monaghan, 2001; Rödel et al., 2009) und können somit auch Populationsdynamiken beeinflussen (Lindström, 1999).

## 1.1 Einfluss von Endoparasiten auf die Jungtierentwicklung

Ein Parameter, der die Körperkondition und den Reproduktionserfolg von Tieren beeinflussen kann, ist der Befall mit Endoparasiten (Kreuder et al., 2003; Hakkarainen et al. 2007; Vandgrift et al. 2008). Selbst Parasitosen mit geringer Mortalität und Morbidität können dabei einen massiven Einfluss auf den Wirt haben und darüber hinaus auch die Struktur von Wirtspopulationen beeinflussen (Beispiele in: May & Anderson, 1978; Anderson & May, 1978; Hudson et al., 1992; Irvine, 2006). Die Auswirkungen einer Parasitose variieren in Abhängigkeit von der jeweiligen Parasitenart und der Befallsintensität, werden aber auch durch die Empfänglichkeit der Wirtsart, die individuelle Disposition eines Wirtes und seiner momentanen Konstitution bestimmt (Lucius & Loos-Frank, 2008). Typisch für Infektionen mit parasitischen Würmern ist eine negativ binomiale Verteilung der Wurmlast: Während nur wenige Wirte mit einer großen Anzahl von Würmern befallen sind, haben die meisten Wirtsindividuen wenige Würmer (Shaw & Dobson, 1995).

Endoparasiten im Magen-Darm-Trakt können im Wirtsorganismus pathologische Veränderungen hervorrufen (Lucius & Loos-Frank, 2008). Sind Tiere bereits früh in ihrem Leben befallen, kann dies zu einem reduzierten Wachstum und einer verzögerten Entwicklung führen und langfristig zu einer geringeren Überlebenswahrscheinlichkeit und einem verminderten Reproduktionserfolg (Anderson, 1977).

Der wichtigste Schutz gegen Infektionen ist das Immunsystem. Dabei stellen sowohl angeborene (unspezifisches Immunsystem) als auch mit der Zeit erworbene

Immunabwehrmechanismen (spezifisches Immunsystem) einen Schutzmechanismus gegenüber Infektionen mit Endoparasiten dar (Solomon & Scott, 1995; Lloyd, 1996; Viney, 2002; Else, 2005). Vor allem in der frühen Jungtierphase besteht eine erhöhte Anfälligkeit der Tiere für Endoparasiten, da sich das spezifische Immunsystem noch in der Entwicklung befindet und keine spezifischen Antikörper gegen Parasiten existieren (Gallazzi, 1977; Cornell et al., 2008). Abhängig von der jeweiligen Konstitution des Tieres, sowie den vorherrschenden äußeren Umwelteinflüssen, können solche Infektionen auch zum Tod des Tieres führen. Individuen, die erste Infektionen überleben, entwickeln häufig Resistenzen gegenüber den Erregern und können somit spätere Infektionen schneller abwehren (Gallazzi, 1977; Boag et al., 2001; Cowan et al. 2002; Cornell et al., 2008).

In früheren Studien am Europäischen Wildkaninchen wurden sowohl die verschiedenen vorkommenden Nematoden- und Kokzidienarten der Gattung *Eimeria* bestimmt als auch deren Pathogenität untersucht (Kessel & Jankiewicz, 1931; Kotlan & Pellerdy, 1948; Pellerdy, 1953; Mykytowycz, 1956; Gallazzi, 1977; Hobbs et al., 1999a,b; Eira et al., 2007). Die häufigsten beim Europäischen Wildkaninchen vorkommenden Wurmart im Magen-Darm-Trakt sind der im Magen vorkommende Rote Magenwurm *Graphidium strigosum*, der im Dünndarm vorkommende Haarstrongyloid *Trichostrongylus retortaeformis* und der im Blind- und Dickdarm lebende Pfriemenschwanz *Passalurus ambiguus*. Zudem sind vom Wildkaninchen bisher 14 unterschiedlich pathogene *Eimeria*-Arten bekannt (Stodart, 1967a; 1971; Abdel-Ghaffar et al., 1990; Licois et al., 1995) Weiterhin ist beim Wildkaninchen eine Altersabhängigkeit hinsichtlich einiger Endoparasitenarten beschrieben. Jüngere Tiere sind hierbei stärker mit Kokzidien befallen als ältere Tiere. Ein ähnlich negative Altersabhängigkeit konnte auch beim Befall mit *T. retortaeformis* nachgewiesen werden (Stodart, 1967a; Boag et al., 2001; Cornell et al., 2008).

## 1.2 Einfluss der abiotischen Umwelt auf die Jungtierentwicklung und den Endoparasitenbefall

Die Abundanz von Endoparasiten innerhalb ihrer Wirtspopulationen unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen. Dafür sind unter anderem die vorherrschenden Wetterbedingungen verantwortlich. Oft sind milde und feuchte Bedingungen Voraussetzung, um die außerhalb des Wirts ablaufende Entwicklung sowohl von Wurmeiern als auch von Oozysten (Entwicklungsstadium der Sporozoen) zu ermöglichen (Van Gundy, 1965; Stromberg, 1997; O'Connor et al., 2006). Sehr heiße, kalte oder trockene Wetterbedingungen können die prä-infektiösen und infektiösen Stadien außerhalb des Wirts zerstören. Daher ist in den gemäßigten Klimazonen vor allem im Frühjahr und Herbst die Abundanz der Endoparasiten am höchsten, da durch regelmäßige Niederschläge und moderate Temperaturen optimale Wetterbedingungen für die Entwicklung der infektiösen Stadien vorherrschen. So wurde für vorkommende Nematodenarten beim Schaf (*Ovis aries*) und Hausrind (*Bos primigenius taurus*) eine Umgebungstemperatur von 20-25°C in Verbindung mit ausreichend Niederschlag für die optimale Entwicklung der verschiedenen Eierstadien außerhalb des Wirts festgestellt (Van Gundy, 1965; Stromberg, 1997; O'Connor et al., 2006). Ähnlich optimale Bedingungen wurden auch für die beim Europäischen Wildkaninchen vorkommenden *Eimeria*-Arten beschrieben (Hagen, 1958).

Neben dem indirekten Einfluss der Wetterbedingungen auf das Wirtstier aufgrund einer höheren Abundanz und Verbreitung der Endoparasiten (Stromberg, 1997) können widrige Wetterbedingungen auch direkt die körperliche Verfassung eines Tieres verschlechtern und somit dessen Anfälligkeit für Parasiten erhöhen. Bei viel Niederschlag und kalten Temperaturen müssen die Tiere vermehrt Energie für Thermoregulation investieren (Dickhornschaft (*Ovis canadensis*): Portier et al., 1998; Steinbock (*Capra ibex*): Jacobson et al., 2004). Diese Energieallokation kann sich negativ auf das Körperwachstum und die Funktionalität des Immunsystems auswirken. Dies zeigen beispielsweise Studien an Schweinen (*Sus scrofa domestica*), Hühnern (*Gallus gallus domestica*), Laborratten (*Rattus norvegicus domestica*) und Menschen (*Homo sapiens*) (Beispiele in: Lochmiller & Deerenberg, 2000). Vor allem bei kleineren Säugetieren mit einem höheren Oberflächen-Volumen-Verhältnis können diese erhöhten metabolischen Kosten der Thermoregulation das individuelle Wachstum verringern (Bautista et al., 2003; Seltsmann et al., 2009). Bei Europäischen Wildkaninchen korreliert die altersspezifische Körpermasse der Tiere am Ende der Vegetationsperiode negativ mit dem prozentualen Anteil an Regentagen, denen sie während ihrer frühen Jungtierphase

ausgesetzt sind (Rödel et al., 2004). Weiterhin können durch feuchte Wetterbedingungen verursachte bakterielle und virale Erkrankungen der Tiere das Immunsystem so stark schwächen, dass sekundäre Infektionen wie zum Beispiel Parasitosen begünstigt werden (Lloyd, 1996; Møller et al., 1998).

### **1.3 Einfluss sozialer Umweltfaktoren auf die Jungtierentwicklung und den Endoparasitenbefall**

Interaktionen mit Artgenossen können sich negativ auf die Physiologie von Tieren auswirken. Die Konkurrenz um Paarungspartner, Nahrung und die Etablierung einer Dominanzhierarchie führt zu aggressiven Auseinandersetzungen, welche wiederum psychosozialen Stress für die Tiere bedeuten können (z.B. Sachser et al., 1994; von Holst, 1998; Koolhaas et al. 1999; Kaiser et al., 2003b; Anestis et al., 2006; McEwen, 2008). Wenn die Stressbelastung der Tiere längerfristig erhöht ist (chronischer Stress), kann es zu gravierenden physiologischen Veränderungen kommen, die die körperliche Verfassung der Tiere verschlechtern (Selxe, 1976; von Holst, 1998; Bartolomucci, 2007). So weisen Europäische Wildkaninchen, die vermehrt in agonistische Auseinandersetzungen verwickelt sind, eine höhere Stressbelastung und folglich eine schlechtere körperliche Verfassung auf als Tiere mit weniger agonistischen Interaktionen (von Holst, 1998).

Allerdings können sich Interaktionen mit Artgenossen auch positiv auf die Physiologie von Tieren auswirken. Man spricht dann von *social support* (Henry & Stephens, 1977; Henry, 1982; Sachser, 1998; von Holst, 1998). In vielen Studien, vor allem am Menschen, konnten positive Effekte von *social support* durch Familie und Freunde auf die körperliche Verfassung nachgewiesen werden (zusammengefasst in: Henry & Stephens, 1977; Miyazaki et al., 2003). Ähnliche Studien gibt es auch an Tieren, in welchen die Anwesenheit eines Bindungspartners die Stressbelastung des Tieres verringert (Meerschweinchen (*Cavia aperea* f. *porcellus*): Kaiser et al., 2003a; Hennessy et al., 2005; Graugänse (*Anser anser*): Weiß & Kotrschal, 2004; Scheiber et al., 2009).

Häufig sind derartige Bindungspartner Familienangehörige wie Mütter und Geschwister. So können weibliche Wildkaninchen von der Anwesenheit weiblicher Wurfgeschwister in ihrer Gruppe profitieren. Sie sind in mehr soziopositive Interaktionen involviert und beginnen zeitiger mit der Reproduktion, was wiederum die Überlebenschancen ihrer Jungtiere bis zum nächsten Winter erhöhen kann (Rödel et al., 2008d).

Andererseits kann bei nesthockenden Tierarten die Anwesenheit von vielen Geschwistern kurz nach der Geburt neben thermoregulatorischen Vorteilen (Bautista et al., 2003) auch negative



Auswirkungen auf die Entwicklung von Tieren haben. So erhalten Jungtiere aus großen Würfen weniger Milch, was zu einem reduzierten postnatalen Wachstum oder generell zu einer verlangsamten physiologischen Entwicklung führen kann (Mendl, 1988; Hudson & Trillmich, 2008; Rödel et al., 2008c).

Ein weiterer Parameter der sozialen Umwelt, der eine wichtige Rolle für das postnatale Wachstum und die Entwicklung von Tieren spielt, sind mütterliche Einflüsse. Sowohl pränatales als auch postnatales Wachstum korrelieren beispielsweise mit dem Alter und der Erfahrung der Mutter. Bei in sozialen Gruppen lebenden Säugetieren wie dem Europäischen Wildkaninchen spielt auch der soziale Rang eine wichtige Rolle für die Aufzucht und das Überleben der Jungtiere (von Holst et al., 1999; 2002). Ranghohe und damit meist auch ältere Weibchen haben den besten Zugang zu Ressourcen, wie Baue, und können außerdem aufgrund ihrer größeren Erfahrung mehr in das Wachstum der Jungtiere investieren (Mykytowycz, 1958; Mykytowycz & Fullagar, 1973).

Ein weiterer kostenintensiver Parameter der sozialen Umwelt ist die Abwanderung aus der Geburtsgruppe was ein häufiges Phänomen bei in Gruppen lebenden Säugetieren ist. Es tritt vor allem bei jungen Männchen auf und dient der Inzuchtvermeidung sowie der Paarungspartnersuche (Greenwood, 1980; Europäischer Dachs (*Meles meles*): Woodroffe et al., 1993; Gibbon (*Hylobates lar*): Brockelmann et al., 1998; San Joaquin Fuchs (*Vulpes macrotis mutica*): Koopman et al., 2000). Die Kosten der Abwanderung beruhen hierbei zum einen auf einem erhöhten Prädationsrisiko, zum anderen auf einem hohen energetischen Aufwand aufgrund von Auseinandersetzungen mit residenten Tieren der neuen Gruppen (Greenwood, 1980). Da auch bei Wildkaninchen vorrangig die jungen Männchen in neue Gruppen abwandern (Künkele & von Holst, 1996), könnte dies aufgrund der damit verbundenen höheren energetischen Kosten zu einem höheren Endoparasitenbefall bei Männchen führen.

## 1.4 Zusammenhang zwischen abiotischer und sozialer Umwelt

Verschiedene Faktoren der abiotischen Umwelt können sich in Abhängigkeit von der sozialen Umwelt unterschiedlich stark auf die Entwicklung von Tieren auswirken. So findet sich beispielsweise nur in Jahren mit einer hohen Populationsdichte ein negativer Einfluss von Wintertemperaturen und Schneehöhen auf das Populationswachstum (Steinbock (*Capra ibex*): Coulson et al., 2001; Soay-Schaf (*Ovis aries*): Jacobson et al., 2004). Auch auf individueller Ebene sind derartige Interaktionen zwischen abiotischer Umwelt und sozialen Faktoren nachweisbar. Zum Beispiel hat die Anwesenheit des Vaters bei Striemen-Grasmäusen (*Rhabdomys pumilio*) bei niedrigen aber nicht bei höheren Umgebungstemperaturen einen positiven Einfluss auf das Jungtierwachstum (Schradin & Pillay, 2005). Auch beim Europäischen Wildkaninchen sind interaktive Zusammenhänge zwischen abiotischer und sozialer Umwelt nachgewiesen worden: So ändert sich im Nest die optimale Wurfgröße für das postnatale Wachstum der Jungtiere in Abhängigkeit von der Bodentemperatur (Rödel et al., 2008b).

## 1.5 Ziele der vorliegenden Studie

In der vorliegenden Studie wurde an einer unter semi-natürlichen Bedingungen lebenden Population Europäischer Wildkaninchen in einem multivariaten Ansatz der Einfluss folgender Komponenten der abiotischen und sozialen Umwelt auf den Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen untersucht:

### **(1) Einfluss von Niederschlag und Temperatur auf den Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen im Herbst**

Vorangegangene Studien deuten bereits auf einen Einfluss der Wetterbedingungen auf die körperliche Entwicklung junger Wildkaninchen hin: Ein hoher Anteil an Regentagen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen führte zu einem geringeren Körperwachstum bis zum Herbst (Rödel et al., 2004). Ein wichtiger Mechanismus, der diesem Phänomen zugrunde liegen könnte, ist möglicherweise eine erhöhte Parasitenbelastung bei Tieren, die vielen Regentagen ausgesetzt sind.

### **(2) Einfluss der sozialen Umwelt in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen auf den Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen im Herbst**

Wie bereits einleitend erwähnt, könnte man einen negativen Einfluss von agonistischen Verhaltensweisen sowie der Abwanderung auf den Endoparasitenbefall erwarten. Im Gegensatz dazu könnten soziopositive Interaktionen mit Artgenossen (*social support*) einen positiven Einfluss auf den Endoparasitenbefall ausüben.

Ein großes Problem in nicht-experimentellen Studien (*observational studies*) ergibt sich häufig daraus, dass Ursache und Wirkung nicht klar voneinander getrennt werden können. Tiere mit einem hohen Endoparasitenbefall könnten möglicherweise ein anderes Verhalten zeigen beziehungsweise ihre Artgenossen sich anders ihnen gegenüber verhalten. Um zu überprüfen, ob eine Kausalbeziehung zwischen dem Sozialverhalten und dem Endoparasitenbefall vorliegt, wurden zwei Beobachtungszeitfenster ausgewählt: zum einen kurz nach dem Nestverlassen und zum anderen gegen Ende der Vegetationsperiode. Sollte eine Kausalbeziehung zwischen dem Sozialverhalten und dem Endoparasitenbefall vorliegen, wäre zu erwarten, dass (a) das Sozialverhalten im frühen Zeitfenster eher mit dem Endoparasitenbefall im Herbst korreliert als im späteren Zeitfenster. Weiterhin wäre zu erwarten, dass (b) eventuelle positive oder negative Effekte der frühen sozialen Umwelt ebenfalls die individuelle Stressbelastung der Tiere beeinflussen.

---

**(3) Interaktion zwischen abiotischer und sozialer Umwelt und deren Einfluss auf den Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen im Herbst.**

Es wäre durchaus denkbar, dass die soziale Umwelt mögliche negative Effekte der abiotischen Umwelt modifiziert, in dem sie deren Auswirkungen verstärkt oder abpuffert.

## 2 Tiere, Material und Methoden

### 2.1 Untersuchte Population

Die untersuchte Wildkaninchenpopulation (*Oryctolagus cuniculus* L.), befindet sich seit 1984 im Freigehege des Lehrstuhls Tierphysiologie der Universität Bayreuth (49,55° N, 11,36° O, 359 m NN). Die Population stammt von acht 1983 aus der freien Wildbahn im Raum Schwandorf/Bayern gefangenen Wildkaninchen ab (drei Männchen; fünf bereits trüchtige Weibchen). Zunächst wurden diese Tiere in einem ca. 800 m<sup>2</sup> großem Gehege gehalten, in welchem sie sich fortpflanzen konnten. Sechs der acht Wildfänge (zwei Männchen und vier Weibchen) wurden im Juli 1984 zusammen mit 51 Nachkommen (31 Einjährige, 20 Juvenile) in das Großgehege umgesetzt. Im Jahr 2002 wurden nochmals Tiere eingesetzt, da durch Myxomatose die Population stark dezimiert worden war. Die Populationsdichte in dem untersuchten Großgehege entsprach der einer mittleren bis hohen Dichte in freier Wildbahn lebender Populationen (Thompson & Worden, 1956; Caruso & Siracusa, 2001).

Die Datenaufnahme erfolgte in den Jahren 2006 und 2007. Auf dem Untersuchungsgelände befanden sich zu Beginn des Jahres 2006 20 adulte Männchen und 35 adulte Weibchen und zu Beginn des Jahres 2007 20 adulte Männchen und 32 adulte Weibchen.

Alle Fokustiere waren Jungtiere, die in dem jeweiligen Jahr geboren wurden. Im Jahr 2006 wurden von 49 Jungtieren parasitologische Daten im Herbst erhoben (20 Weibchen, 29 Männchen). 35 Tiere wurden während der Reproduktionsperiode beobachtet (20 Weibchen, 15 Männchen), allerdings überlebten bis zum Herbst nur 29 der 35 beobachteten Tiere (17 Weibchen, 12 Männchen) und gingen in die Auswertungen mit ein.

Im Jahr 2007 wurden von 84 Jungtieren parasitologische Daten im Herbst erhoben (43 Weibchen, 41 Männchen). 56 Tiere wurde während der Reproduktionsperiode beobachtet (32 Weibchen, 24 Männchen), allerdings gingen nur 28 Tiere (16 Weibchen, 12 Männchen) in die Analysen der vorliegenden Arbeit mit ein, zum einen, da einige Tiere nicht bis zum Herbst überlebten, zum anderen, da die Zahl der Beobachtungsstunden in den gewählten Zeitfenstern (siehe Kapitel 2.3.3.1) zu gering war, um eine Auswertung zu ermöglichen. Alle Fokustiere aus den beiden Jahren wurden in den ersten drei Monaten der Reproduktionsperiode des jeweiligen Jahres geboren.

## 2.2 Untersuchungsgebiet

Das doppelt eingezäunte Untersuchungsgebiet war ein circa 22.000 m<sup>2</sup> großes Freigehege, welches sich zwischen dem botanischen Garten und dem Sportgelände der Universität Bayreuth befand (siehe Abb.1). Die Höhe des inneren Maschendrahtzauns betrug etwa 2 m und war im oberen Teil nach innen gebogen. Der Zaun war zusätzlich von einem ca. 50 cm engmaschigen Draht (Maschendurchmesser: 1cm) umgeben und 1 m tief in den Boden eingelassen, um ein Entkommen der Tiere zu verhindern. Weiterhin waren in unterschiedlichen Höhen Elektrodrähte gespannt (Viehzaun mit 4000 Volt Impulsen), um ein Eindringen von Prädatoren wie beispielsweise Musteliden (Steinmarder *Martes foina*, Hermelin *Mustela erminea*, Mauswiesel *Mustela nivalis*) und Caniden (Rotfuchs *Vulpes vulpes*) zu verhindern. Beutegreifer aus der Luft (vorwiegend Mäusebusssard *Buteo buteo*, Aaskrähe *Corvus corone*, Turmfalke *Falco tinnunculus*) hatten jedoch uneingeschränkten Zugang zum Untersuchungsgebiet. Zwischen dem inneren und äußeren Zaun diente dichtes Baum- und Buschwerk als Sichtschutz, um Störungen von außen möglichst gering zu halten.

Die Vegetation im Gelände bestand hauptsächlich aus einer Grasfläche mit den dominanten Grasarten Weidelgras (*Lolium perenne*) und Rotschwingel (*Festuca rubra*). Verschiedene über das Gelände verteilte Baumgruppen dienten den Tieren als Sonnen- und Regenschutz, sowie als Versteckmöglichkeit. Ein zentral gelegener Teich mit Abfluss stellte ganzjährig die Wasserversorgung der Tiere sicher. Sein dichter Schilfbewuchs fungierte als eine weitere Versteckmöglichkeit für die Tiere.

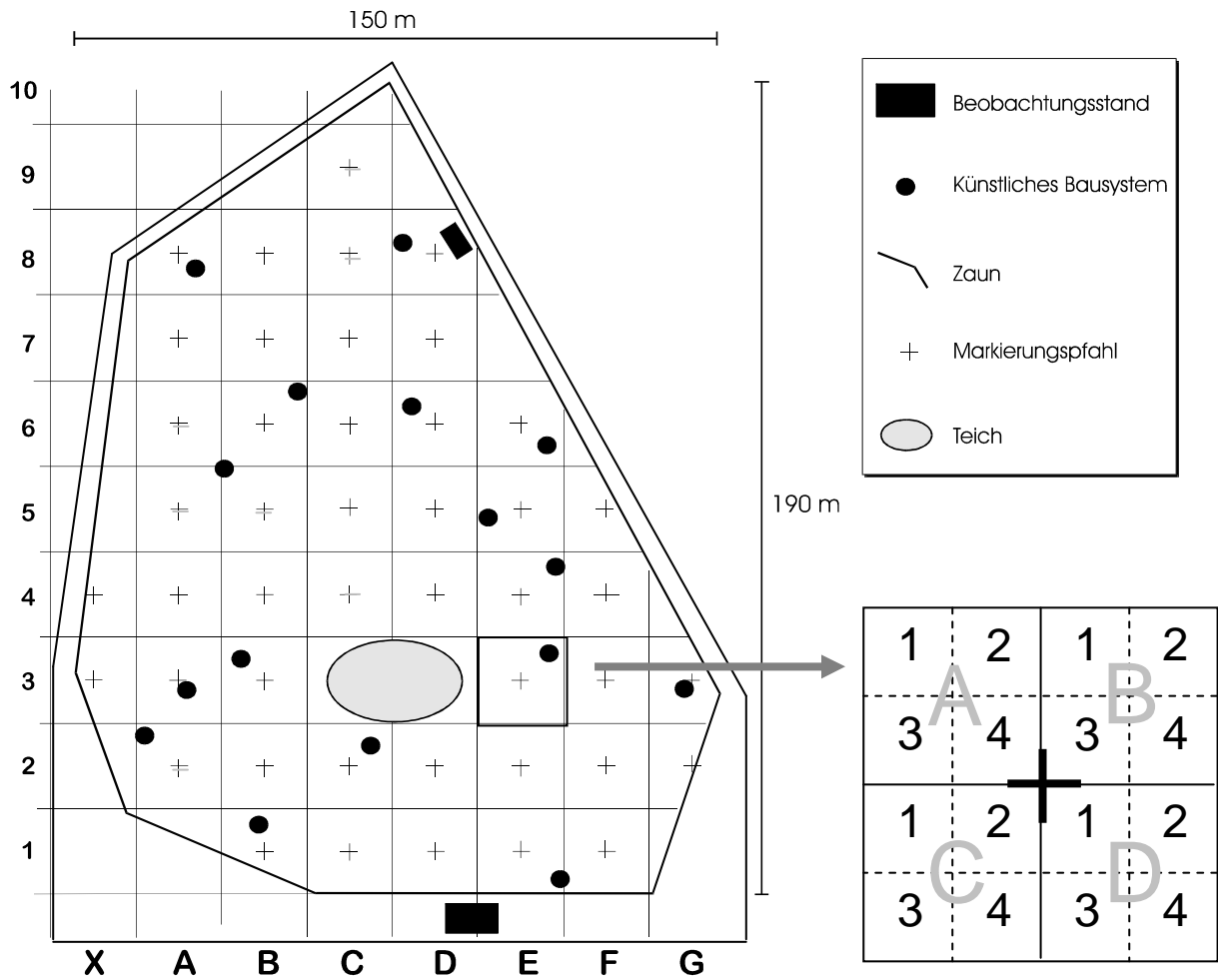
Es befanden sich 16 künstliche Baukomplexe aus Beton über das Gelände verteilt, die aus einem verzweigten System von eingegrabenen Betonröhren (Länge: 40-100 cm, Durchmesser: 15 cm) und runden Betonkammern (Durchmesser: 50-65 cm) bestanden. Weiterhin existierten eine Vielzahl an Erdbauen, welche von den Wildkaninchen während der Reproduktionsperiode angelegt wurden. Einmal im Jahr kurz vor Beginn der Reproduktionszeit wurden die alten Erdbäue zerstört, um ein Unterhöhlen des Geländes zu verhindern.



**Abb. 1:** Blick über das Freigehege der Universität Bayreuth

Zwei Beobachtungsstände außerhalb des Geländes ermöglichten eine störungsfreie Beobachtung der Tiere. Um die genaue Position der Tiere während des Beobachtens bestimmen zu können, wurde über das gesamte Gelände ein Koordinatensystem angelegt. Durch Holzpfosten, einen Mittelpfosten und vier Eckpfosten, entstanden  $5 \times 5$  m große Rasterfelder, welche mit Markierungsschildern gekennzeichnet waren (Abb. 2).

Weiterhin waren über das gesamte Gelände circa 100 gesicherte Holzkastenfallen verteilt, die den Tieren ebenfalls als Schutz vor Umwelteinflüssen und Prädatoren dienten. Diese wurden dreimal wöchentlich mit gesalzenen Erdnüssen beködert, um die Tiere an die Fallen zu gewöhnen und somit das spätere Fangen zu erleichtern.



**Abb. 2:** Übersicht des Wildkaninchenfreigeländes des Lehrstuhls Tierphysiologie (Zeichenerklärung siehe Legende). Rechte, untere Abbildung zeigt die durch Holzpfosten, einen Mittelpfosten und vier Eckpfosten, entstandenen vier  $5 \times 5$  m große Rasterfelder, über die der Aufenthaltsort der Tiere bestimmt werden konnte (zum Beispiel E3A1).



## 2.3 Datenaufnahme

### 2.3.1 Rundgang

Während der Reproduktionssaison zwischen März und Oktober wurde das Gelände täglich in den Morgenstunden abgegangen, um alle neuen Würfe zu erfassen. Frisch gegrabene Baue wurden mit markierten Bambusstäben gekennzeichnet und die bereits existierenden Erd- und Kunstbaue kontrolliert. Durch diese Kontrollgänge wurde gewährleistet, dass Würfe am ersten Tag registriert und gewogen wurden und am Lebenstag 12 die individuelle Markierung der Jungtiere erfolgen konnte. Weiterhin wurden tote Tiere registriert und gewogen. Anhand folgender Kriterien konnten den Würfen die jeweilige Mutter zugeordnet werden:

- Graben eines Wurfbaues
  - Eintragen von Nistmaterial und ausgerupftem Bauchfell
  - Farbe des Bauchfelles (siehe 2.3.2)
  - Öffnen und Verschließen eines Baues
  - Verteidigung des Wurfbaues
  - Berechnung des voraussichtlichen Geburtstermins auf der Basis einer Tragzeit von 30 Tagen nach dem letzten Wurftermin.
- } Beobachtungen

Während der Nestphase wurde die Wurfgröße bestimmt, die Jungtiere am Tag 1 und am Tag 12 gewogen; zudem wurde am Tag 12 das Geschlecht der Tiere festgestellt.

Zur individuellen Unterscheidung der Tiere war jedes Wildkaninchen markiert. Jungtiere bekamen am zwölften Lebenstag nummerierte, farbige Plastikohrmarken (Dalton Rototag  $20 \times 5 \times 1$  mm). Tiere eines Wurfes erhielten dieselbe Farbkombination mit unterschiedlichen Nummerncodes. Ab einer Körpermasse von 1000 g wurden die Plastikohrmarken durch eine nummerierte, farbige Plastikmarke (Dalton Rototag  $35 \times 10 \times 2$  mm) und eine Aluminiummarke mit einem Zweifarbcodes (Subadultmarken) ersetzt. Dieser Farbcodes diente der Erkennung der Tiere auf größere Entfernung. Dabei erhielten die Männchen die Aluminiummarke ins linke, die Weibchen ins rechte Ohr. Für die individuelle Unterscheidung der Tiere aus einem Wurf auf größere Entfernung erfolgte am Lebenstag 17 eine zusätzliche Fellmarkierung mit Nyanzol (ADI Group, USA).

### 2.3.2 Fang

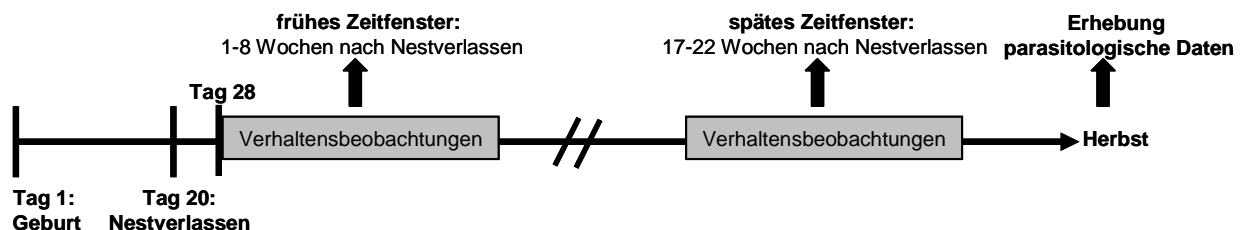
Während des Untersuchungszeitraums wurden die Wildkaninchen monatlich mit Hilfe von Holzkastenfallen gefangen. Am Abend vor dem Fang wurden die Fallen von Kot gesäubert und mit Erdnüssen beködert. Am folgenden Tag wurde der Kot der jeweils gefangenen Tiere aus den Fallen entnommen und in Plastikgefäßen bis zur Analyse eingefroren ( $-18^{\circ}\text{C}$ ). Die Tiere wurden gewogen und auf Wunden untersucht. Bei den Weibchen wurde der Reproduktionsstatus überprüft (optische Kontrolle der Vaginaldurchblutung, Feststellung der Trächtigkeit durch Abtasten, Milchdrüsenentwicklung). Da die Weibchen ihre Nester mit Bauchfell auskleiden, wurde das Bauchfell mit unterschiedlichen Seidenmal Farben (Silk Art: Marabu) eingefärbt, um eine Bestimmung der Mutterschaften zu erleichtern.

Alle Tiere wurden gegen die beiden viralen Seuchenerkrankungen RHD (Cunivak RHD, IDT, jährlich) und Myxomatose (Cunivak MYXO, IDT, zweimal im Jahr) geimpft. In den Monaten Juli und August des Jahres 2007 wurde beim jeweiligen Fangtag ein ACTH-Reaktionstest bei den gefangenen Tieren durchgeführt (siehe Kapitel 2.3.5). Im November 2006 und 2007 wurden die in dem jeweiligen Jahr geborenen Jungtiere getötet. Unmittelbar nach dem Töten wurden die Tiere einzeln in Plastiktüten verpackt und bis zur Sektion für die parasitologischen Untersuchungen bei  $-18^{\circ}\text{C}$  eingefroren.

### 2.3.3 Ethologische Daten

#### 2.3.3.1 Verhaltensparameter

Da Wildkaninchen dämmerungsaktive Tiere sind (Wallage-Drees, 1989), fand die Aufnahme der Verhaltensdaten 3-4 Stunden vor Sonnenuntergang statt. Aus zwei verschiedenen Beobachtungsständen (Abb. 2) wurden die Fokustiere mit einem Fernglas (Zeiss 10 × 40) und einem Spektiv (Opholit 10-40fach) beobachtet. Die Fokustiere wurden von Lebenstag 28 bis zur Tötung im Herbst beobachtet (Abb. 3). Die Beobachtungsreihenfolge der Tiere wurde variiert, um so die Beobachtungseinheiten gleichmäßig über den Untersuchungszeitraum zu verteilen. Jedes Tier wurde monatlich 8-10mal für jeweils 30 Minuten pro Tag beobachtet und sämtliche agonistischen und soziopositiven Interaktionen mit anderen sowohl adulten als auch juvenilen Männchen und Weibchen erfasst. Die Anzahl an gezeigten agonistischen Verhaltensweisen wurden kontinuierlich aufgenommen (*continuous recording*), während die soziopositiven Verhaltensweisen und die Ortsdaten der Tiere in 2-Minuten Intervallen notiert wurden (*one-zero-sampling*). Die Gesamtbeobachtungszeit betrug 4-5 Stunden pro Tier und Monat. Die Beobachtungseinheiten der einzelnen Tiere wurden gleichmäßig über den Untersuchungszeitraum verteilt (Martin & Bateson, 1986).



**Abb. 3:** Schematische Darstellung des Zeitraumes der Verhaltensbeobachtungen mit Kennzeichnung des frühen und späten Zeitfensters

Für die Analyse wurde das Zeitfenster acht Wochen nach Nestverlassen gewählt, da es der frühest mögliche Zeitpunkt war, in dem genügend Beobachtungseinheiten der Fokustiere für die Analyse zur Verfügung standen. Weiterhin haben bereits frühere Studien an der hiesigen Population längerfristige Auswirkungen dieses frühen Zeitraumes auf die Wachstumsentwicklung der Tiere zeigen können (Rödel et al., 2004).

Folgende Verhaltensweisen wurden aufgenommen:

*offensive Agonistik*

- **Verdrängen**, d.h. das Fokustier verdrängt ein anderes Tier von einer Stelle, indem es sich auf dieses zu bewegt und dessen Platz einnimmt.
- **Verjagen**, d.h. ein Tier vertreibt ein anderes Tier und jagt ihm hinterher (längere Strecken).

Die Interaktionspartner wurden unterschieden in Adult- und Jungtiere.

*defensive Agonistik*

- **Verdrängt werden**, d.h. das Fokustier wird von einem anderen Tier verdrängt.
- **Verjagt werden**, d.h. das Fokustier wird von einem anderen Tier verjagt (längere Strecken).

Die Interaktionspartner wurden unterschieden in Adult- und Jungtiere.

*soziopositives Verhalten*

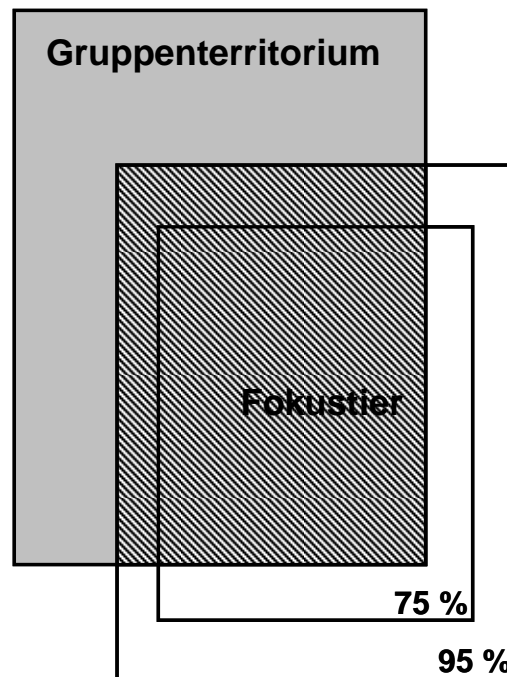
Der Anteil an 2-Minuten Intervallen pro 30-minütiger Beobachtungseinheit, in welchem sich das Fokustier in naher Distanz zu einem oder mehreren Tieren befand (1 Meter Radius).

Die Interaktionspartner wurden unterschieden in Adult- und Jungtiere.

Der soziale Rang der Mutter wurde über Verhaltensbeobachtungen bestimmt, aus denen über gezeigte offensive und defensive agonistische Verhaltensweisen ein Dominanzindex ermittelt wurde. Von allen 133 Fokustieren der Studie stammten 71 von dominanten Müttern (sozialer Rang = 1) und 56 von subordinaten Müttern ab (sozialer Rang 2-5). Von den 57 Tieren, bei denen Verhaltensbeobachtungen durchgeführt wurden, stammten 28 Tiere von dominanten Müttern und 29 von subordinaten Müttern ab.

### 2.3.3.2 Ortsdaten

Um die Aufenthaltsgebiete der Fokustiere ermitteln zu können, wurden alle zwei Minuten die Koordinaten des Aufenthaltsortes notiert (Auflösung  $\pm 2$  m, siehe Abb. 2). Mit Hilfe des Programms Ranges (Version 6) wurden die Kernaufenthaltsgebiete der Fokustiere durch Berechnung der Minimum Konvex Polygone (MCP) berechnet. Die Bestimmung des Mittelpunkts des Aufenthaltsgebietes erfolgte über die *kernel-mean*-Methode basierend auf den aufgenommenen Koordinaten (Worton, 1989). Ausgehend von diesem Mittelpunkt konnten die Kernaufenthaltsgebiete, in denen 75% und 95% der Datenpunkte lagen, für jedes Tier ermittelt werden. Zusätzlich wurden durch Beobachtungen der Territorialverhaltens der dominanten Tiere die verschiedenen Gruppenterritorien ermittelt. Durch Habitatnutzungsanalysen konnte so die prozentuale Überlappung des Kernaufenthaltsgebietes des Fokustiers mit seinem Geburtsgruppenterritorium bestimmt werden (Abb. 4).



**Abb. 4:** Schematische Darstellung des prozentualen Aufenthalts in der Geburtsgruppe (= % Überlappung mit Geburtsgruppenterritorium, schraffierte Fläche) in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen; 75% und 95% sind die beiden Kerngebietsgrößen, die für die Auswertung verwendet wurden.

## 2.3.4 Parasitologische Daten

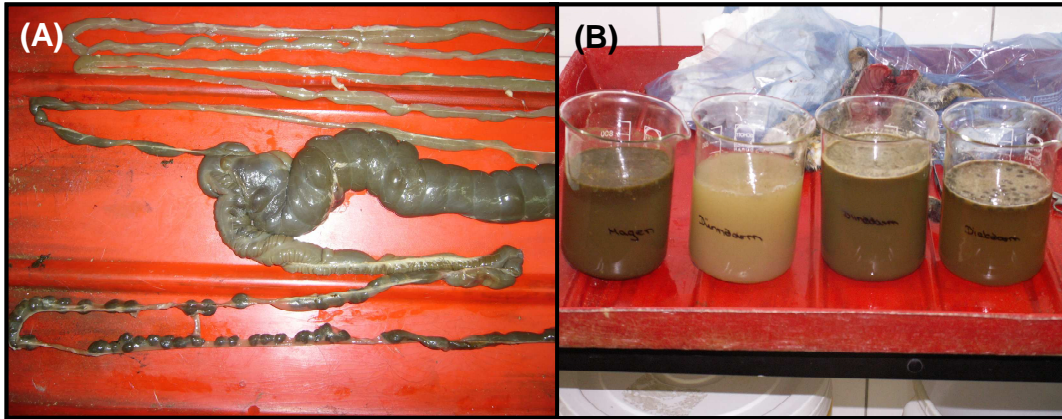
### 2.3.4.1 Bestimmung des Nematodenbefalls

Zur Bestimmung des Nematodenbefalls im Magen-Darm-Trakt wurde die Gesamtzahl von adulten Würmern pro Tier ermittelt. Dafür wurde der Abdominalraum der getöteten Tiere geöffnet und oberflächlich auf Auffälligkeiten abgesehen. Anschließend wurden die linke und rechte Nebenniere entnommen, separat in Gefäße überführt und später gewogen. Danach erfolgte die Abtrennung und Entnahme des gesamten Magen-Darm-Traktes. Durch Ablösen des Mesenteriums wurde der Magen-Darm-Trakt in seiner kompletten Länge ausgelegt und die Längen der einzelnen Bereiche gemessen. Dabei erfolgte eine Unterscheidung in Magen, Dünndarm, Blinddarm und Dickdarm (Abb. 5A). Als erstes wurde nun der Magen abgetrennt und die Masse mit Mageninhalt bestimmt. Nach dem Aufschneiden des Magens wurde dessen Inhalt in einen 1 Liter Messbecher überführt; danach wurde die Magenwand gründlich mit Leitungswasser ausgespült, um mögliche an der Magenschleimhaut festsetzende Würmer ebenfalls in den Messbecher zu überführen. Die Bestimmung des Leergewichts des Magens erfolgte mittels einer Feinwaage in Milligramm.

In ähnlicher Weise wurde mit Dünndarm und Blinddarm verfahren. Nach der Bestimmung der Vollgewichte wurden diese der Länge nach aufgeschnitten und ihr Inhalt durch Ausspülen in jeweils einen weiteren 1 Liter Messbecher überführt. Auch hier erfolgte anschließend die Bestimmung des Leergewichts (Abb. 5B).

Beim Dickdarm wurden zusätzlich aus dem Enddarm 3-4 Kotballen für die spätere parasitologische Untersuchung des Kots entnommen und in separaten Gefäßen eingefroren. Der restliche Dickdarminhalt wurde ebenfalls wieder in einen Messbecher gegeben.

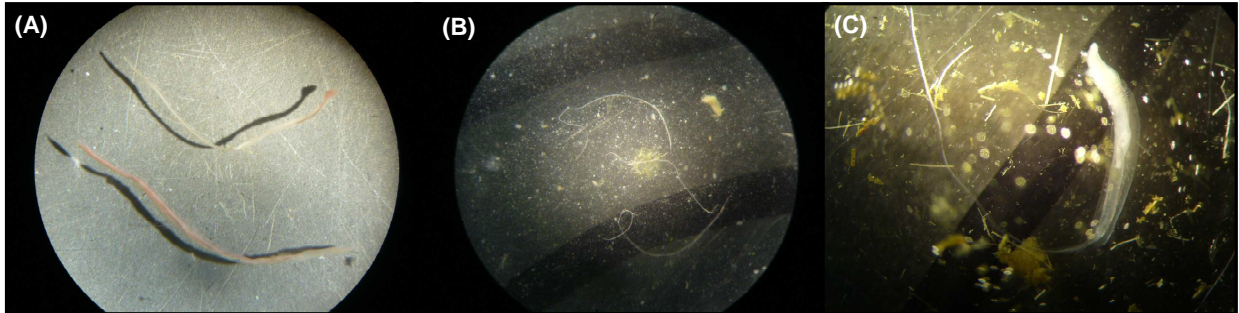
Die Messbecher der einzelnen Teile des Magen-Darm-Traktes wurde auf einen Liter mit Leitungswasser aufgefüllt und mit mehrmaligen Verwerfen des Überstandes mindestens eine Stunde stehen gelassen, um einen Teil der Nahrungspartikel zu beseitigen und das spätere Auszählen zu erleichtern.



**Abb. 5:** (A) ausgelegter Intestinaltrakt eines Wildkaninchens; (B) Messbecher mit den Inhalten der einzelnen Abschnitte des Magen-Darm-Trakts

Zur Quantifizierung der Würmer im Magen-Darm-Trakt wurden die Messbecher mit dem sich abgesetzten Magen- bzw. Darminhalt mehrere Male abgegossen und mit frischem Wasser aufgefüllt, um die groben Futterbestandteile zu entfernen und das spätere Auszählen zu erleichtern. Jeweils eine kleine Menge aus den Messbechern wurde nun in eine Petrischale gegeben, auf deren Unterseite mit einem Stift eine Spirale zur Orientierung aufgemalt wurde. Mit einem Binokular (10fache Vergrößerung) wurden nun alle in der Petrischale befindlichen Würmer ausgezählt. Der Becher mit dem Mageninhalt wurde komplett ausgezählt (1 Liter), von den Darminhalten dagegen jeweils 200 ml. Die Wurmanzahl wurde danach auf den in einem Liter gelösten gesamten Darminhalt hochgerechnet.

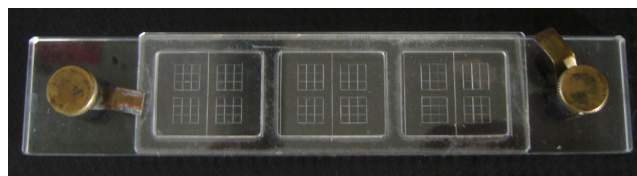
Im Magen-Darm-Trakt konnten 3 verschiedene Nematodenarten anhand ihrer phenotypischen Merkmale und ihres Vorkommens nachgewiesen werden: der vorwiegend im Magen vorkommende Rote Magenwurm *Graphidium strigosum*, der im Dünndarm lebende Haarstrongylid *Trichostrongylus retortaeformis* und der hauptsächlich im Blind- und Dickdarm vorkommende Pfiemenschwanz *Passalurus ambiguus*.



**Abb. 6:** (A) *Graphidium strigosum* (unten Weibchen, oben Männchen); (B) *Trichostrongylus retortaeformis*; (C) *Passalurus ambiguus*

#### 2.3.4.2 Bestimmung der Oozysten im Kot

Zur Quantifizierung der Oozysten aus dem Kot wurden die aus dem Dickdarm entnommenen Kotproben nach dem Auftauen zunächst gewogen und dann mit einer  $MgSO_4$ -Lösung (307 g  $MgSO_4$  gelöst in 500 ml Aqua bidest.) versetzt. Diese Suspension wurde anschließend in einem Mörser zu einem feinen Brei zerstoßen. Dieser wurde durch ein handelsübliches Teesieb (Maschenweite: 0,5 mm) in einen Messzylinder (10 ml) überführt, wobei die groben Bestandteile vom Sieb aufgefangen wurden. Von dieser Lösung wurde soviel in die McMaster-Zählkammern (Gordon & Whitlock, 1939; modifiziert nach Kappauf, 1993) gefüllt, bis eine kohäsionsbedingte Wölbung der Lösung erreicht war. Durch vorsichtiges Aufschieben des Deckels wurde die Zählkammer luftdicht verschlossen. Im Plexiglasdeckel der Kammern waren vier Quadrate eingraviert, die jeweils in  $3 \times 3$  Kästchen ( $6 \times 6 \times 1,8$  mm) unterteilt waren.



**Abb. 7:** McMaster- Zählkammer modifiziert nach Kappauf (1993)



Die Zählkammer wurde 30 Minuten stehengelassen, damit die Oozysten an die Oberfläche flotieren konnten. Unter dem Mikroskop (Lichtmikroskop SM-Lux, Leitz Wetzlar Germany, Vergrößerung: 18fach) wurden die vier Quadrate nach Oozysten abgesucht und diese ausgezählt. Für die spätere Differenzierung der Oozysten wurde die im Messzylinder verbliebene Restlösung in ein kleines Kunststoffgefäß gegossen und beiseite gestellt, um eine ausreichende Flotation der Oozysten zu gewährleisten.

Unter Verwendung des Volumens der filtrierten Flotationslösung, der verwendeten Einwaage und des Zählkammervolumens konnte mittels einer Formel die gezählte Menge an Oozysten auf Oozysten pro Gramm Kot umgerechnet werden:

$$\frac{\mathbf{ZFV [ml]} \times \mathbf{MW Oozysten}}{\mathbf{EW [g]} \times \mathbf{VF [ml]}} = \mathbf{OpG}$$

**Legende:**

**EW:** Einwaage; Gewicht der Kotmenge in Gramm

**VF:** Gesamtvolumen des Filtrats in Millilitern

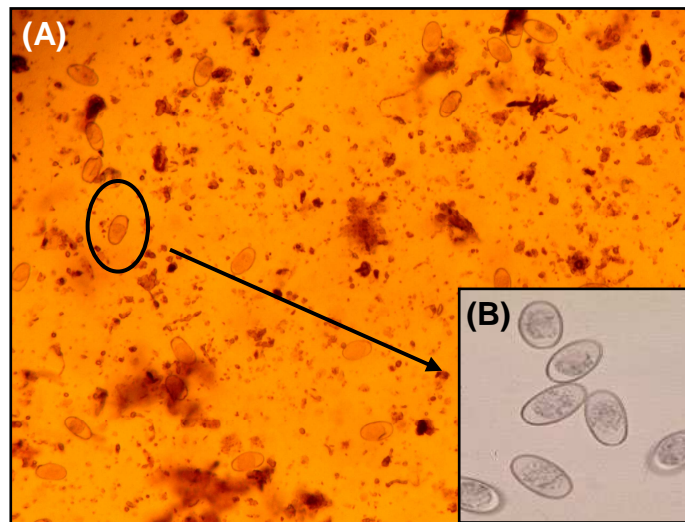
**ZFV:** Zählfeldvolumen (= 0,072 ml)

**MW:** Mittelwert der gezählten Oozysten aus den vier Zählfeldern

**OpG:** Oozysten pro Gramm Kot

Zur Differenzierung der Leber- und Darmoozysten wurde zunächst mit einer Federstahlpinzette ein Deckgläschen auf die Oberfläche der restlichen Lösung gedrückt, um die an die Oberfläche flotierten Oozysten abzunehmen. Das Deckgläschen wurde anschließend auf einen Objektträger gelegt und bis zur Auskristallisierung der Lösung stengelassen. Bei 250facher Vergrößerung wurden anschließend 100 Oozysten ausgezählt und spezifiziert nach Oozysten der Leberkokzidien (*Eimeria stiedai*) und Oozysten der Darmkokzidien (*Eimeria* spp.). So konnten die prozentualen Anteile bestimmt werden und dann der tatsächliche Anteil an der Gesamtoozystenmenge berechnet werden.

Die Differenzierung erfolgte durch in der Literatur beschriebene Merkmale von *Eimeria*-Arten. Dabei sind die Oozysten von *Eimeria stiedai* gekennzeichnet durch eine elliptisch-ovale Form, an einer Seite meistens schmaler als an der anderen, teils schief, asymmetrisch, 16-25 µm groß; ein Pol ist zuweilen abgeplattet. Weiterhin ist die Wand glatt und die Oozysten sind farblos bis leicht gelblich (Kessel & Jankiewicz, 1931). Alle anderen Oozysten wurden nicht näher spezifiziert und als *Eimeria* spp. zusammengefasst.



**Abb. 8:** (A) Oozysten unter dem Mikroskop; (B) Oozysten von *Eimeria stiedai*

### 2.3.5 Endokrinologische Daten

#### *ACTH-Reaktionstest*

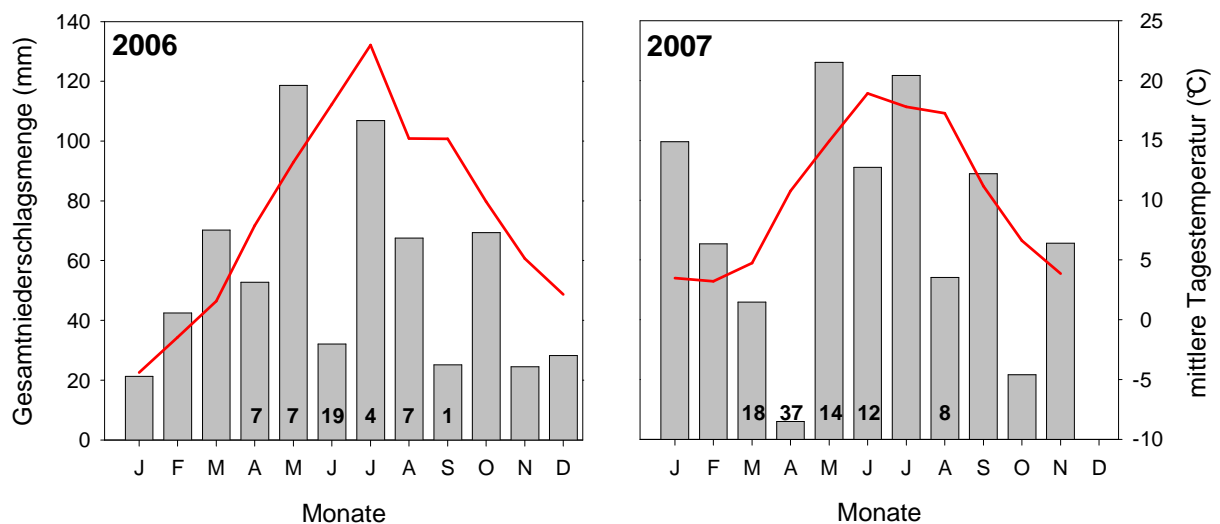
Zur Bestimmung der physiologischen Stressbelastung der Fokustiere wurde ein ACTH-Reaktionstest durchgeführt (Barthe & Desauilles, 1971); Faulborn et al., 1979). Bei ACTH (adrenocorticotropes Hormon) handelt es sich um ein Hormon, das von der Hypophyse ausgeschüttet wird, und zur Abgabe von Glucocorticoiden, beim Wildkaninchen vor allem Corticosteron, in der Nebennierenrinde führt.

Um die maximale Nebennierenrindenaktivität zu ermitteln, wurde den Kaninchen 0,1 ml synthetisches ACTH (Synacthen Depot, CIBA) intramuskulär injiziert. Nach einer Stunde war die maximale Ausschüttung aus der Nebennierenrinde erreicht und es wurden 500 µl Blut aus einer Ohrvene entnommen. Die Blutproben wurden anschließend zweimal 5 Minuten bei maximaler Umdrehung zentrifugiert (*Zentrifuge* 5412 bzw. 5415 C, Eppendorf) und das Serum nach jedem Durchgang abpipettiert.

Die Serum-Corticosteronkonzentrationen der Blutproben wurden mittels eines Radioimmunoassays mit spezifischen Antikörpern bestimmt (Foster & Dunn, 1974). Die Höhe der nach ACTH-Injektion gemessenen Serum-Corticosteronkonzentration stellt ein Maß für den Anpassungszustand des Nebennierenrinden-Systems dar (von Holst, 1998).

### 2.3.6 Wetterdaten

Die Daten für die Niederschlagsmengen und Tagestemperaturen wurden von der Wetterstation des Ökologisch-Botanischen-Garten zur Verfügung gestellt, die sich ungefähr 150 m vom Untersuchungsgelände entfernt befindet. Die Messstation zeichnet ganzjährig alle 10 Minuten sowohl die Temperatur in °C als auch die Niederschlagsmenge in mm auf. Die Messungen der Lufttemperatur erfolgen in verschiedenen Höhen: 2 m und 5 cm über dem Boden. In der vorliegenden Studie wurden die Daten der Lufttemperatur aus 5 cm Höhe verwendet, da sie eher die Temperaturen widerspiegeln, denen die Wildkaninchen ausgesetzt sind. Abb. 9 gibt einen Überblick über die jahreszeitlichen Schwankungen der Niederschläge und Tagestemperaturen, welchen die untersuchten Wildkaninchen ausgesetzt waren.



**Abb. 9:** Jahresverläufe der monatlichen Niederschlagsmengen (graue Balken) und mittlere Tagestemperaturen (Linie) für 2006 und 2007; Stichprobengrößen in Balken geben die in diesen Monaten geborenen Fokustiere an.

Als abiotische Faktoren wurde der Anteil an Regentagen (%) in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen eines jeden Jungtiers bestimmt. Dafür wurde überprüft, an wie vielen Tagen in diesem Zeitraum die Jungtiere Niederschlag ausgesetzt waren (Niederschlagsmenge > 1 mm ja/nein für jeden Tag). Zusätzlich wurde auch der Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen (Mittelwert aus 24 Stunden Messung) unter 10°C in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen ermittelt („kalter Regen“ > 1 mm ja/nein für jeden Tag).

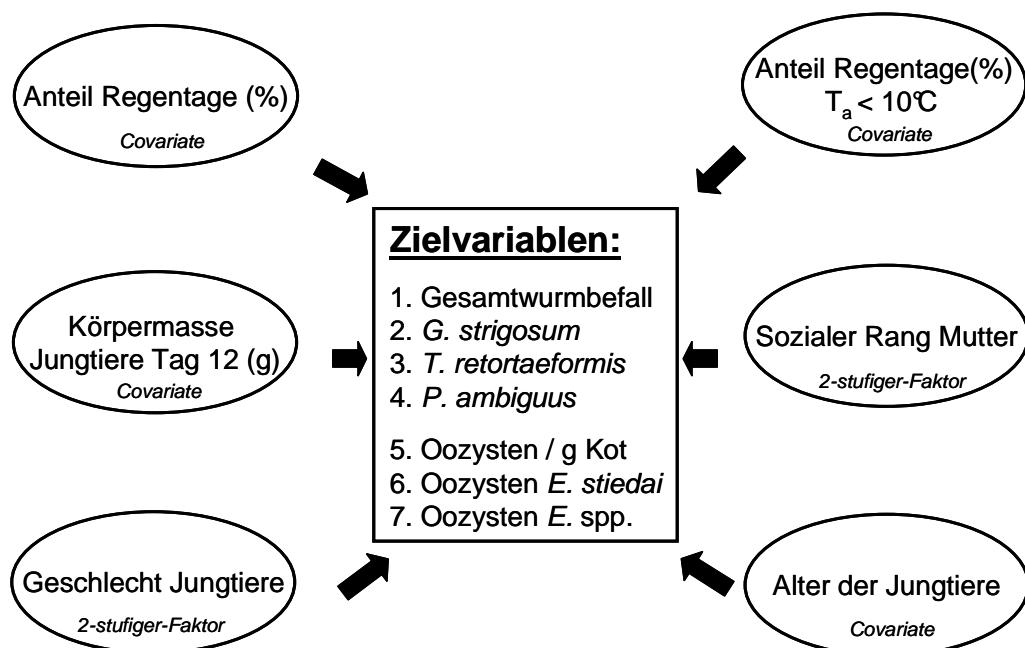
## 2.4 Datenanalyse

Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit der Statistiksoftware R Version 2.8.1 (R Developmental Core Team). Dabei wurde das Signifikanzniveau  $\alpha$  auf fünf Prozent festgelegt (#:  $p < 0,1$ ; \*:  $p < 0,05$ ; \*\*:  $p < 0,01$ ; \*\*\*:  $p < 0,001$ ). Für die graphische Darstellung der Daten wurde die Graphiksoftware SigmaPlot (Version 9.0, SPSS Inc.) verwendet.

Zu statistischen Analyse wurden die Residuen aus den verwendeten parametrischen Modellen auf Normalverteilung (Shapiro-Wilk-Test) und Varianzhomogenität überprüft (*plotting residuals versus fitted values*). Da die parasitologischen Daten alle eine rechtsschiefe Verteilung aufwiesen, wurde eine *log*-Transformation vor der Analyse durchgeführt, um eine Normalverteilung zu erhalten. Um eventuell auftretenden Nullwerte analysieren zu können, wurden zu allen Daten vor der *log*-Transformation 0,5 dazu addiert. Um den Einfluss der verschiedenen Prädiktorvariablen auf den Endoparasitenbefall der juvenilen Wildkaninchen zu testen, wurden lineare gemischte Modelle (LMM) unter Verwendung von *package lme4* gerechnet (Bates, 2005). Das Geburtsjahr der Tiere und die Wurfidentität gingen als Zufallsfaktoren in die Analyse ein, um für mögliche Unterschiede in den zwei Jahren und mögliche Effekte der gleichen Herkunft zu korrigieren. Die *p*-Werte wurden über *likelihood-ratio*-Tests ermittelt, welche auf der Änderung der Abweichung beruhen, wenn jeweils die zu testende Prädiktorvariable aus dem globalen Modell entfernt wurde (Faraway, 2006).

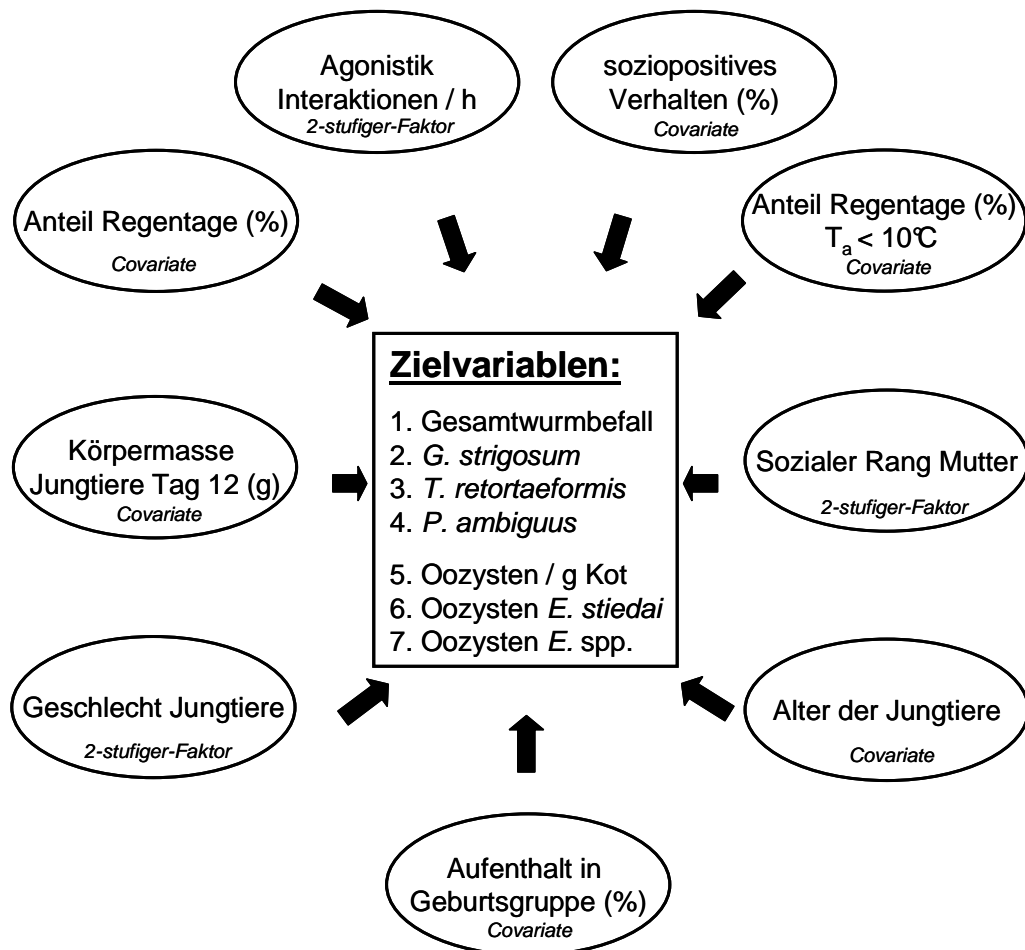
In Kapitel 3.1 wurden die Verteilungen der Befallsmengen für die verschiedenen Endoparasiten graphisch dargestellt. Auf eine statistische Auswertung wurde verzichtet.

In Kapitel 3.2 wurde der Einfluss verschiedener individueller und abiotischer Faktoren auf den Befall mit verschiedenen Endoparasiten untersucht (Modell siehe Abb. 10). Die Stichprobengröße lag hier bei 119 untersuchten Tieren bei den Nematodenarten und der Gesamtoozystenausscheidung und 116 Tiere bei den differenzierten Oozysten. Weiterhin konnten von einigen Tieren im Jahr 2007 weitere Kotproben in den Monaten Juli, August und September genommen und daraus die Oozysten pro Gramm Kot bestimmt werden. In Kapitel 3.2.2 wurde zum einen der bestehende Datensatz um diese Messwiederholungen erweitert und graphisch dargestellt ( $n = 189$  Messwerte) und zum anderen nur die Altersabhängigkeit bei den Tieren getestet und graphisch dargestellt, bei denen mindestens 2 Messwerte vorlagen ( $n = 53$  Tiere).



**Abb. 10:** Schematische Darstellung des in Kapitel 3.2 verwendeten Modells; in jedem Modell wurde jeweils eine Zielvariable getestet. Kennzeichnung der Faktoren und Covariaten siehe Abbildung. Weiterhin wurden folgende Interaktionen getestet: Regentage  $\times$  Körpermasse, Regentage  $\times$  Rang der Mutter

Da die Stichprobengröße für die Verhaltensanalysen ( $n = 57$ ) geringer war als für die Analysen der Wetterfaktoren, wurde jeweils ein zweites Modell gerechnet, um die Zusammenhänge zwischen dem Sozialverhalten und dem Endoparasitenbefall der Tiere zu untersuchen. Dafür wurde das in Kapitel 3.3 verwendete Modell erweitert und zwar jeweils um eine agonistische und eine soziopositive Verhaltensweise sowie dem prozentualen Aufenthalt in der Geburtsgruppe (siehe Abb. 11). Um den Einfluss des agonistischen Verhaltens auf den Endoparasitenbefall zu untersuchen, wurde in den getesteten linearen, gemischten Modellen jeweils die agonistische Verhaltensweise variiert, wobei die soziopositive Verhaltensweise konstant blieb. Genauso wurde bei der Analyse des soziopositiven Verhaltens verfahren; hier wurde aber eine agonistische Verhaltensweise konstant in den Modellen belassen. Aufgrund der geringen Varianz der agonistischen Verhaltensweisen wurden keine Interaktionen zwischen dem agonistischen Verhalten und den anderen Prädiktorvariablen getestet.



**Abb. 11:** Schematische Darstellung des in Kapitel 3.3 verwendeten Modells; in jedem Modell wurde jeweils eine Zielvariable getestet. Kennzeichnung der Faktoren und Covariaten siehe Abbildung. Weiterhin wurden folgende Interaktionen getestet: Regentage  $\times$  soziopositives Verhalten, soziopositives Verhalten  $\times$  Aufenthalt Geburtsgruppe, soziopositives Verhalten  $\times$  Körpermasse, soziopositives Verhalten  $\times$  Rang der Mutter, soziopositives Verhalten  $\times$  Geschlecht Jungtiere

In Kapitel 3.3.3 wurde das soziopositive Verhalten zu einem späten Zeitfenster getestet (17-Wochen nach Nestverlassen, Abb. 3). Hier wurde nur der Einfluss auf den Gesamtnematodenbefall und den Befall mit *P. ambiguus* untersucht, da nur bei diesen beiden Zielvariablen vorher ein signifikanter Einfluss des soziopositiven Verhaltens nachweisbar war (siehe Kapitel 3.3.1).

In Kapitel 3.3.4 wurden wieder bei den Modellen für die Zielvariablen Gesamtnematodenbefall und Befall mit *P. ambiguus* die soziopositiven Verhaltensweisen näher spezifiziert. Dabei wurde unterteilt in soziopositives Verhalten mit der Mutter und mit Wurfgeschwistern (%) in den ersten 8 Wochen nach Nestverlassen. Zur Kontrolle wurde das soziopositive Verhalten mit allen Adulttieren außer der Mutter und mit allen Jungtieren außer den Wurfgeschwistern getestet.

In Kapitel 3.4 wurde über lineare gemischte Modelle der Einfluss vom soziopositiven Verhalten in den ersten 8 Wochen nach Nestverlassen auf die Serum-Corticosteronkonzentrationen (Mittelwert aus den Monaten Juli und August) und die Nebennierenmassen der Jungtiere im Herbst (Summe aus linker und rechter Nebenniere) als Index ihrer Stressbelastung getestet. Weiterhin wurden auch die Beziehungen zwischen den Serum-Corticosteronkonzentrationen im Juli/August und den Nebennierenmassen im Herbst und den verschiedenen Endoparasiten analysiert. Graphisch dargestellt wurden nur statistisch signifikante Ergebnisse.



## 2.5 Definitionen

Für das bessere Verständnis sollen hier einige Begriffe erläutert werden:

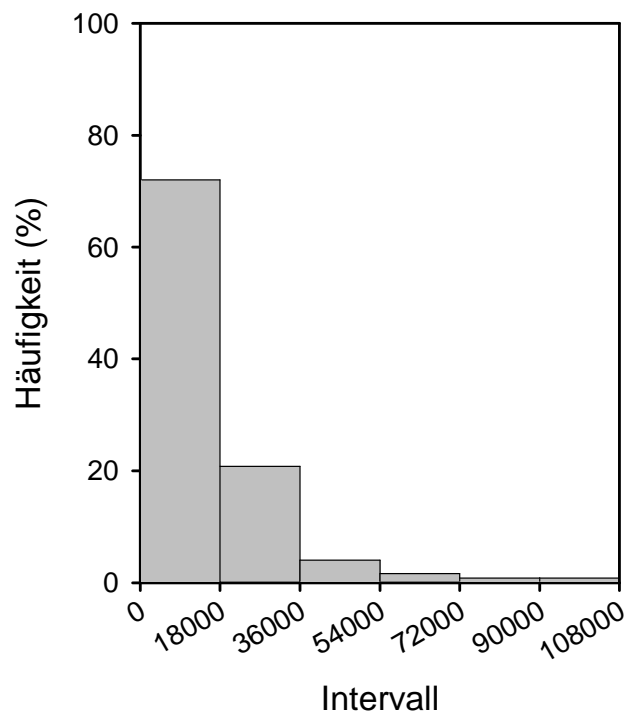
- Als **Reproduktionsperiode** wird der Zeitraum von der Geburt des ersten Wurfes der Population - zuzüglich einer Tragzeit von 30 Tagen bis zum Tag 20 des letzten Wurfes bezeichnet.
- Als **juvenil** werden die Tiere von Geburt bis zum Beginn der Reproduktionsperiode im darauf folgenden Jahr bezeichnet.
- Als **adult** werden die Tiere ab Erreichen der ersten Reproduktionssaison nach dem Geburtsjahr bezeichnet.
- Eine **Gruppe** (= **soziale Gruppe**) besteht aus ein- bis mehreren Männchen und mehreren Weibchen, die andere Artgenossen ausschließt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Parasitenspektrum

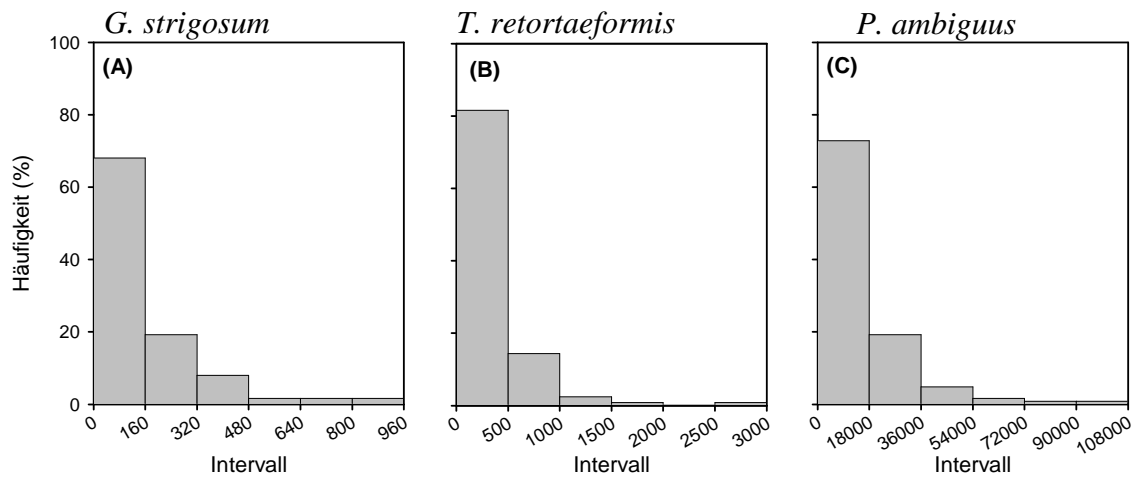
#### 3.1.1 Befall mit Nematoden

Alle untersuchten Tiere wiesen Nematoden im Magen-Darm-Trakt auf. Dabei zeigte sich eine stark rechtsschiefe Verteilung: Es gab viele Tiere mit einem relativ geringen Befall und einige wenige Tiere mit einer hohen Anzahl an Würmern (Abb. 12). Dabei lagen der niedrigste Befall bei einem Tier bei 183 und der höchste Befall bei 105.053 Würmern.



**Abb. 12:** Verteilung des Befalls junger Wildkaninchen mit Nematoden im Magen-Darm-Trakt; dargestellt ist jeweils die prozentuale Häufigkeit der untersuchten Wirtstiere, die eine bestimmte Befallsmenge aufwiesen,  $n = 125$  untersuchte Tiere.

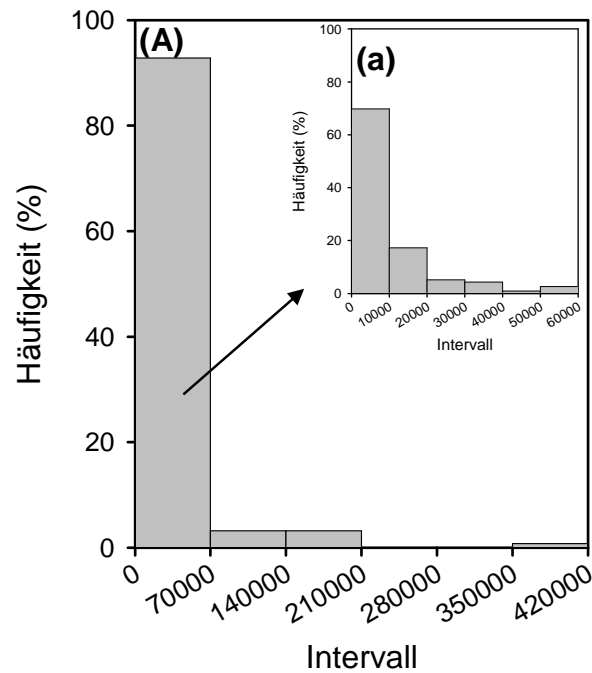
In den untersuchten Tieren wurden drei verschiedene Nematodenarten im Magen-Darm-Trakt gefunden: *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis* und *Passalurus ambiguus*. Dabei wiesen 100% der untersuchten Tiere *G. strigosum* auf, bei 95,5 % der Tiere wurde *T. retortaeformis* gefunden und bei 92,5 % der Tiere konnte *P. ambiguus* nachgewiesen werden. Generell zeigte sich bei allen drei gefundenen Nematodenarten eine stark rechtsschiefe Häufigkeitsverteilung (Abb. 13).



**Abb. 13:** Verteilung des Befalls junger Wildkaninchen mit (A) *G. strigosum* (B) *T. retortaeformis*, und (C) *P. ambiguus*; dargestellt ist jeweils die prozentuale Häufigkeit der untersuchten Wirtstiere, die eine bestimmte Befallsmenge aufwiesen,  $n = 125$  untersuchte Tiere.

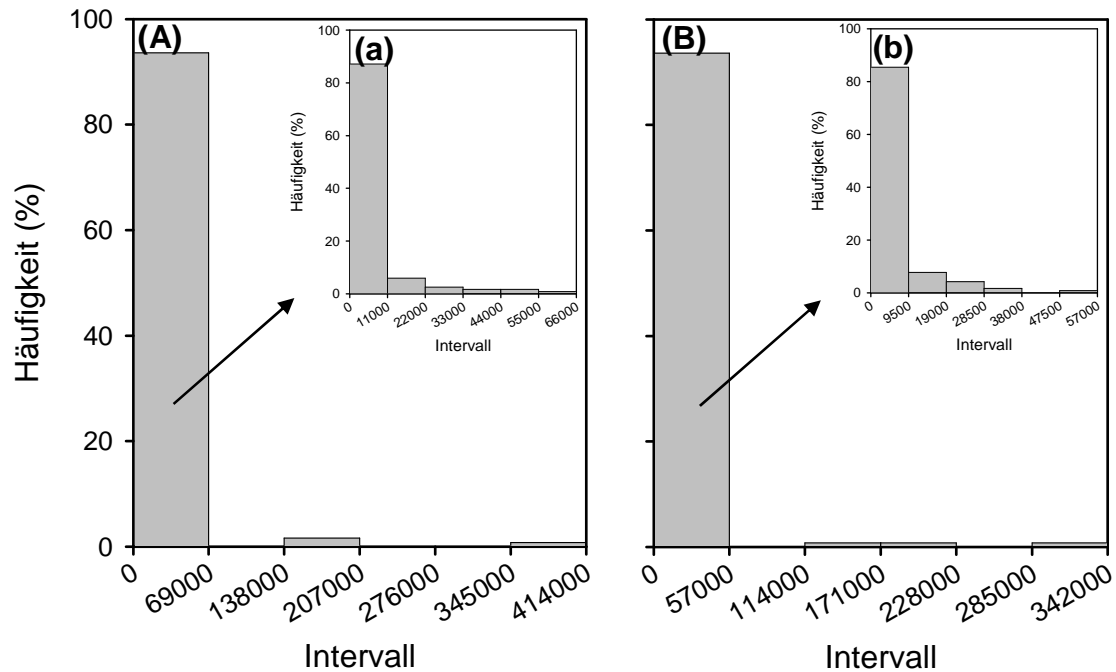
### 3.1.2 Befall mit Kokzidien

Alle untersuchten Tiere hatten Oozysten der Gattung *Eimeria* im Kot. Die Häufigkeitsverteilung zeigte eine ähnlich rechtschiefe Verteilung wie bei den Nematoden. Die Befallsintensität variierte zwischen 132 und 416.145 Oozysten pro Gramm Kot (Abb. 14).



**Abb. 14:** Verteilung der Ausscheidungsmenge an (A) Oozysten pro Gramm Kot ((a) Intervall 1 (0-70.000 Oozysten/g Kot) nochmals in 6 Intervalle aufgeteilt) junger Wildkaninchen; dargestellt ist jeweils die prozentuale Häufigkeit der untersuchten Wirtstiere, die eine bestimmte Befallsmenge aufwiesen,  $n = 125$  untersuchte Tiere.

Bei allen untersuchten Tieren konnten Oozysten der Leberkokzidien (*E.stiedai*) und Darmkokzidien (*E.spp.*) nachgewiesen werden. Auch hier zeigte sich eine stark rechtsschiefe Häufigkeitsverteilung (Abb. 15).



**Abb. 15:** Verteilung der Ausscheidungsmenge an Oozysten pro Gramm Kot von junger Wildkaninchen (A) Leberkokzidien; ((a) Intervall 1 (0-70.000 Oozysten/g Kot) nochmals in 6 Intervalle aufgeteilt) und (B) Darmkokzidien; ((b) Intervall 1 (0-70.000 Oozysten/g Kot) nochmals in 6 Intervalle aufgeteilt); dargestellt ist jeweils die prozentuale Häufigkeit der untersuchten Wirtstiere, die eine bestimmte Befallsmenge aufwiesen,  $n = 120$  untersuchte Tiere.

## 3.2 Einfluss von individuellen Charakteristika und Wetterfaktoren auf den Endoparasitenbefall im Herbst

### 3.2.1 Befall mit Nematoden

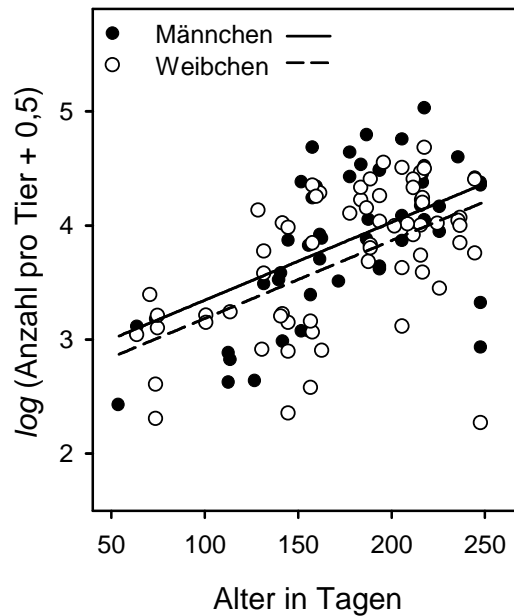
#### 3.2.1.1 Gesamtnematodenbefall

Der Gesamtnematodenbefall wurde signifikant beeinflusst vom Alter und dem Geschlecht der Jungtiere, sowie dem temperaturunabhängigen Anteil an Regentagen während der ersten acht Wochen nach Nestverlassen (Tab. 1).

**Tab. 1:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf den Gesamtnematodenbefall junger Wildkaninchen im Herbst; betrachtet wurden 119 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

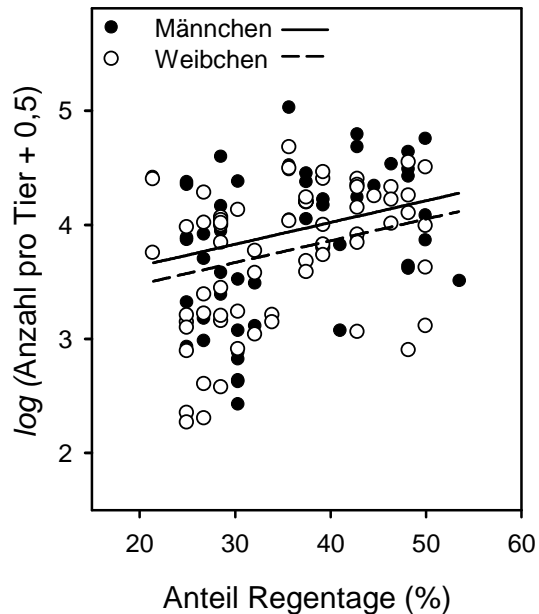
Prädiktorvariablen	$\chi^2$	$p$
Alter der Jungtiere	22,19	< <b>0,001</b>
Geschlecht	8,14	<b>0,045</b>
Körpermasse Tag 12	0,17	0,68
Rang der Mutter	0,36	0,55
Regen 0-8 Wo. (%)	8,14	<b>0,004</b>
Regen 0-8 Wo. (%) $T_a < 10^\circ\text{C}$	0,45	0,50

Ältere Tiere hatten einen signifikant höheren Befall mit Würmern im Magen-Darm-Trakt als jüngere Tiere. Zudem waren Weibchen signifikant weniger stark mit Würmern belastet als Männchen (Abb. 16, Abb. 17).



**Abb. 16:** Zusammenhang zwischen dem Alter der jungen Wildkaninchen und dem Gesamtnematodenbefall, unterteilt nach Männchen ( $n = 53$ ) und Weibchen ( $n = 66$ ); Daten *log*- transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 1.

Auch zwischen dem prozentualen Anteil an Regentagen während den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und dem Befall mit Nematoden konnte ein positiver Zusammenhang festgestellt werden. Dabei wiesen Tiere mit einem höheren Anteil an Regentagen eine signifikant höhere Wurmbelastung auf (Abb. 17).



**Abb. 17:** Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen (%), denen junge Wildkaninchen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen ausgesetzt waren und dem Befall an Gesamtwürmer unterteilt nach Männchen ( $n = 53$ ) und Weibchen ( $n = 66$ ); Daten *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 1.

Da beim Gesamtnematodenbefall nur der Anteil an Regentagen, aber nicht der Anteil an Regentage bei einer mittleren Tagestemperatur unter 10°C einen signifikanten Einfluss hatte, wurde in den folgenden Modellen für die einzelnen Wurmart nur der temperaturunabhängige Anteil an Regentagen in Prozent getestet.



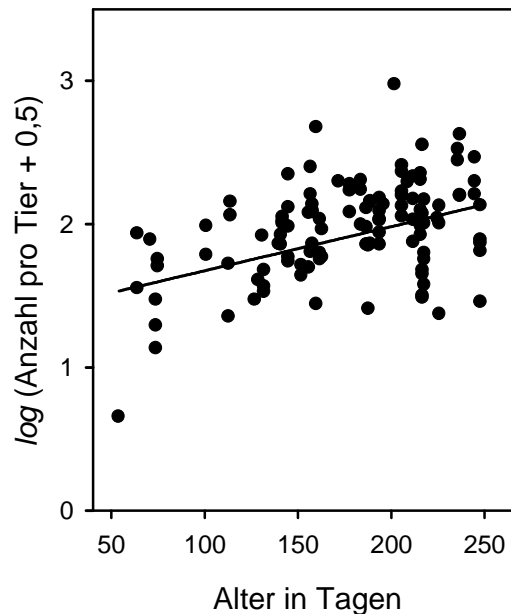
### 3.2.1.2 *G. strigosum*

Der Befall mit *G. strigosum* war sowohl mit dem Alter der Jungtiere als auch mit dem Anteil an Regentagen (%) positiv korreliert (Tab. 2).

**Tab. 2:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf den Befall mit *G. strigosum* junger Wildkaninchen im Herbst; betrachtet wurden 119 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

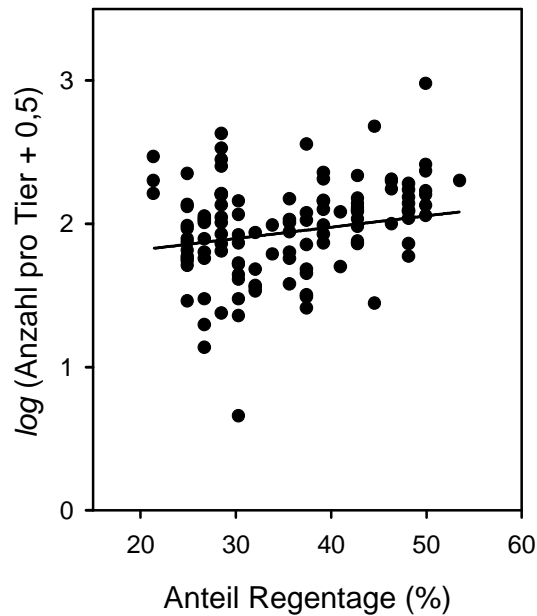
Prädiktorvariablen	$\chi^2$	$p$
Alter der Jungtiere	14,08	< 0,001
Geschlecht	1,46	0,23
Körpermasse Tag 12	0,15	0,69
Rang der Mutter	3,75	0,053
Regen 0-8 Wo. (%)	4,26	0,039

Ältere, früher geborene Jungtiere wiesen einen höheren Befall mit *G. strigosum* auf als jüngere Tiere (Abb. 18).



**Abb. 18:** Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungtiere und dem Befall mit *Graphidium strigosum*,  $n = 119$ ; Daten wurden  $\log$ -transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 2.

Je mehr Regentagen in den ersten acht Wochen die Jungtiere ausgesetzt waren, desto höher war deren Befall mit *G. strigosum* im Herbst (Abb. 19).



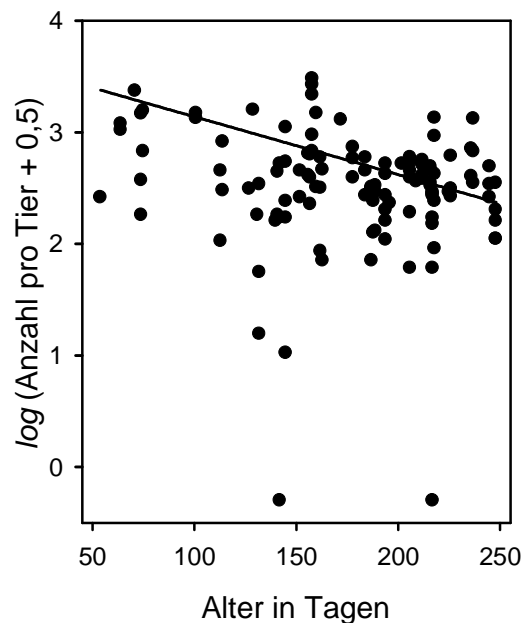
**Abb. 19:** Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen (%) denen junge Wildkaninchen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen ausgesetzt waren und dem Befall mit *G. strigosum*,  $n = 119$ ; Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 2.

### 3.2.1.3 *T. retortaeformis*

Eine negative Korrelation konnte zwischen dem Alter der Jungtiere und dem Befall mit *T. retortaeformis* nachgewiesen werden (Tab. 3, Abb. 20).

**Tab. 3:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf den Befall mit *T. retortaeformis* junger Wildkaninchen im Herbst; betrachtet wurden 119 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

Prädiktorvariablen	$\chi^2$	$p$
Alter der Jungtiere	7,54	<b>0,006</b>
Geschlecht	0,06	0,81
Körpermasse Tag 12	1,45	0,23
Rang der Mutter	2,22	0,14
Regen 0-8 Wo. (%)	<0,01	0,97



**Abb. 20:** Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungtiere und dem Befall mit *T. retortaeformis*;  $n = 119$ ; Daten  $\log$ -transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 2.

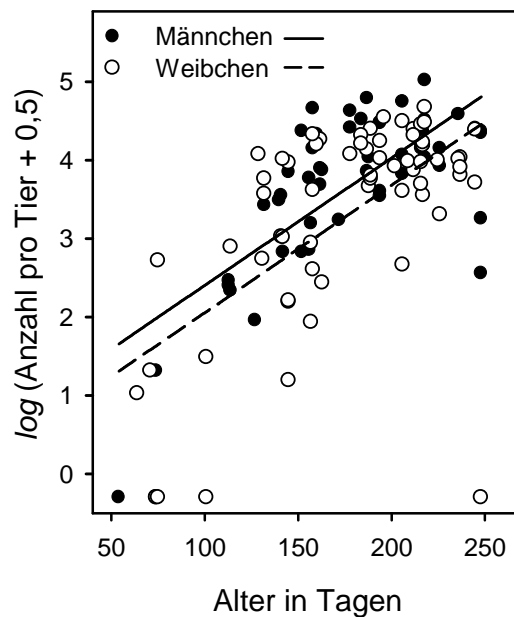
### 3.2.1.4 *P. ambiguus*

Einen signifikanten Einfluss auf den Befall mit *P. ambiguus* hatten das Alter und das Geschlecht der Jungtiere, sowie der prozentuale Anteil an Regentagen während der ersten acht Wochen nach Nestverlassen (Tab. 4).

**Tab. 4:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf den Befall mit *P. ambiguus* junger Wildkaninchen im Herbst; betrachtet wurden 119 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

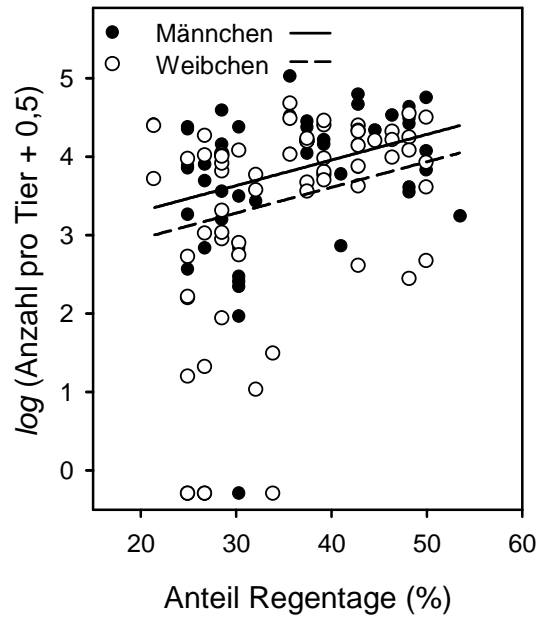
Prädiktorvariablen	$\chi^2$	$p$
Alter der Jungtiere	37,70	<0,001
Geschlecht	6,76	0,009
Körpermasse Tag 12	2,75	0,97
Rang der Mutter	0,43	0,52
Regen 0-8 Wo. (%)	7,11	0,008

Je älter die Tiere waren, desto höher war ihr Befall mit *P. ambiguus*. Dabei wiesen Männchen einen stärkeren Befall mit *P. ambiguus* auf als Weibchen (Abb. 21).



**Abb. 21:** Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungtiere und dem Befall mit *P. ambiguus* unterteilt nach Männchen ( $n = 53$ ) und Weibchen ( $n = 66$ ); Daten wurden  $\log$ -transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 4.

Es konnte ebenfalls ein positiver Zusammenhang zwischen dem prozentualen Anteil an Regentagen und dem Befall mit *P. ambiguus* nachgewiesen werden (Abb. 22).



**Abb. 22:** Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen (%) in den ersten 8 Wochen nach Nestverlassen und dem Befall mit *P. ambiguus* unterteilt nach Männchen ( $n = 53$ ) und Weibchen ( $n = 66$ ); Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 4.

### 3.2.2 Befall mit Kokzidien

#### 3.2.2.1 Oozysten pro Gramm Kot

Ein signifikanter Zusammenhang konnte zwischen dem Alter der Jungtiere und dem Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C und der Oozystenmenge nachgewiesen werden (Tab. 5).

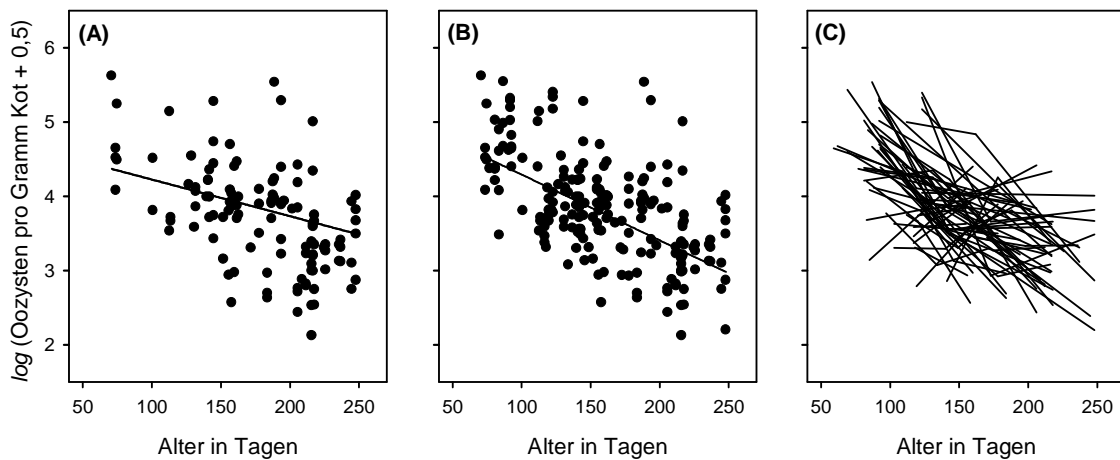
**Tab. 5:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf die Oozystenmenge junger Wildkaninchen im Herbst; betrachtet wurden 119 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

<b>Prädiktorvariablen</b>	$\chi^2$	<i>p</i>
Alter der Jungtiere	7,32	<b>0,007</b>
Geschlecht	1,52	0,22
Körpermasse Tag 12	0,04	0,84
Rang der Mutter	3,37	0,06
Regen 0-8 Wo. (%)	<0,01	0,98
Regen 0-8 Wo. (%) $T_a < 10^\circ\text{C}$	5,01	<b>0,026</b>

Ein negativer Zusammenhang ließ sich zwischen dem Alter der Tiere und der Oozystenmenge im Herbst nachweisen (Abb. 23A).

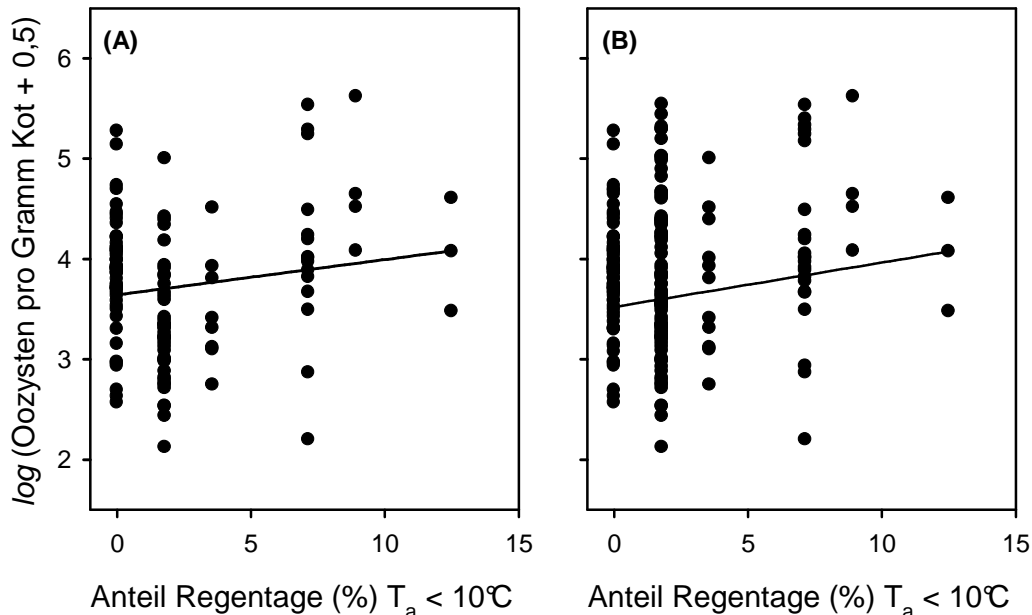
Wurde der Datensatzes um wiederholte Messungen an einigen Tieren zu weiteren drei Zeitpunkten im Juli, August und September erweitert, wird die negative Altersabhängigkeit noch wesentlich stärker (LMM:  $\chi^2 = 96,27$ ,  $p < 0,001$ , Abb. 23B).

Auch bei der Betrachtung nur der Tiere, bei denen zu mindestens 2 Zeitpunkten die Anzahl an Oozysten im Kot bestimmt wurde, zeigte sich, dass die Tiere mit zunehmendem Alter deutlich weniger Oozysten im Kot aufwiesen (LMM:  $\chi^2 = 99,01$ ,  $p < 0,001$ , Abb. 23C).



**Abb. 23:** Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungtiere und (A) der Oozystenmenge im November ( $n = 119$ ); Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; (B) der Oozystenmenge inklusive wiederholten Messungen an einigen Tieren im Juli, August und September;  $n = 189$  Messpunkte; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; (C) der Oozystenmenge nur der Tiere bei denen zu mindestens 2 Zeitpunkten die Oozysten pro Gramm Kot bestimmt worden sind ( $n = 53$  Tiere); Linien verbinden wiederholte Messpunkte pro Tier; Daten wurden *log*-transformiert; Statistik siehe Tab. 5.

Ein positiver Zusammenhang fand sich zwischen dem Anteil an Regentagen bei Temperaturen unter 10°C und der Oozystenmenge (Abb. 24A). Auch bei der Erweiterung des Datensatzes um wiederholte Messungen an einigen Tieren zu weiteren drei Zeitpunkten im Juli, August und September blieb der positive Zusammenhang bestehen (LMM:  $\chi^2 = 4,96$ ,  $p = 0,026$ , Abb. 24B).



**Abb. 24:** Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen (%), denen junge Wildkaninchen in den ersten 8 Wochen nach Nestverlassen ausgesetzt waren und (A) der Oozystenmenge im November ( $n = 119$ ) und (B) der Oozystenmenge inklusive wiederholter Messungen an einigen Tieren im Juli, August, September;  $n = 189$  Messpunkte; Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 5.

Da bei den gesamten Oozysten pro Gramm Kot nur der Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C, aber nicht der Anteil an Regentagen einen signifikanten Einfluss hatte, wurde in den folgenden Modellen für die einzelnen Oozystenarten nur der Anteil an Regentagen in Prozent bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C getestet.



### 3.2.2.2 Oozysten der Leberkokzidien (*E. stiedai*) pro Gramm Kot

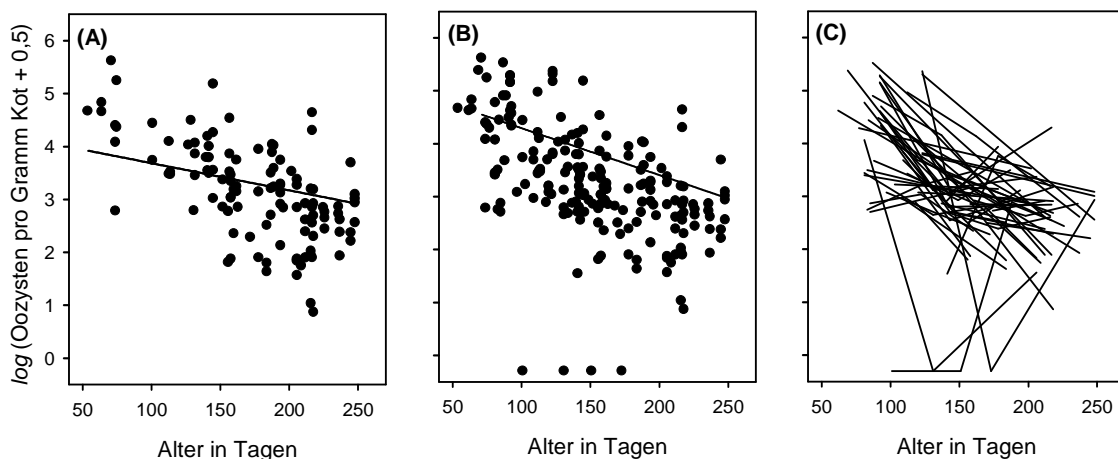
Es zeigte sich ein signifikanter Einfluss des Alters der Jungtiere und dem Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C (Tab. 6) auf die Oozystenmenge der Leberkokzidien im Kot.

**Tab. 6:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf die Oozystenmenge von *E. stiedai* junger Wildkaninchen; betrachtet wurden 116 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

Prädiktorvariablen	$\chi^2$	<i>p</i>
Alter der Jungtiere	7,26	<b>0,007</b>
Geschlecht	3,64	0,056
Körpermasse Tag 12	0,05	0,82
Rang der Mutter	1,33	0,25
Regen 0-8 Wo. (%) $T_a < 10^\circ\text{C}$	5,04	<b>0,025</b>

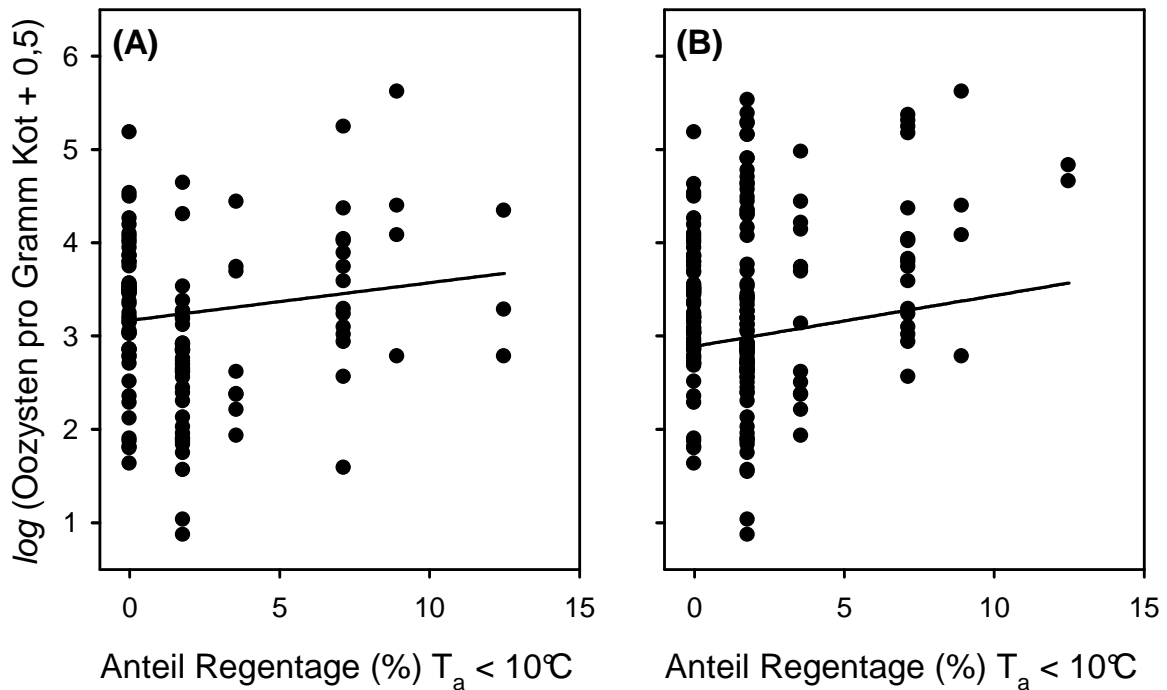
Mit zunehmendem Jungtieralter nahm die Oozystenmenge der Leberkokzidien im Kot ab (Abb. 25A). Auch hier zeigte sich bei der Erweiterung des Datensatzes um wiederholte Messungen an einigen Tieren im Juli, August und September eine noch stärkere Altersabhängigkeit (LMM:  $\chi^2 = 53,73$ ,  $p < 0,001$ , Abb. 24B).

Auch bei der Betrachtung nur der Tiere, bei denen zu mindestens 2 Zeitpunkten die Anzahl an Oozysten im Kot bestimmt wurde, wiesen die meisten Tiere mit zunehmendem Alter deutlich weniger Oozysten im Kot auf (LMM:  $\chi^2 = 41,26$ ,  $p < 0,001$ , Abb. 24C).



**Abb. 25:** Zusammenhang zwischen dem Alter der Jungtiere und (A) der Anzahl an Oozysten Leberkokzidien (*E. stiedai*) pro Gramm Kot der im November ( $n = 116$ ); Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; (B) der Anzahl an Oozysten pro Gramm Kot inklusive wiederholten Messungen an einigen Tieren im Juli, August und September;  $n = 186$  Messpunkte; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen und (C) Oozystenmenge der Leberkokzidien (*E. stiedai*) nur der Tiere, bei denen zu mindestens 2 Zeitpunkten die Oozysten pro Gramm Kot bestimmt worden sind ( $n = 51$ ); Linien verbinden wiederholte Messpunkte pro Tier; Daten wurden *log*-transformiert; Statistik siehe Tab. 6.

Es zeigte sich ein positiver Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und der Anzahl an Oozysten der Leberkokzidien (Abb. 26A). Auch bei der Erweiterung des Datensatzes um wiederholte Messungen an einigen Tieren im Juli, August und September blieb der positive Zusammenhang bestehen (LMM:  $\chi^2 = 4,21$ ,  $p = 0,040$ , Abb. 26B).



**Abb. 26:** Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen (%) in den ersten 8 Wochen nach Nestverlassen und (A) den Oozysten der Leberkokzidien (*E. stiedai*) pro Gramm Kot im November ( $n = 116$ ) und (B) der Anzahl an Oozysten pro Gramm Kot inklusive wiederholter Messungen an einigen Tieren im Juli, August, September;  $n = 186$  Messpunkte; Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 6.

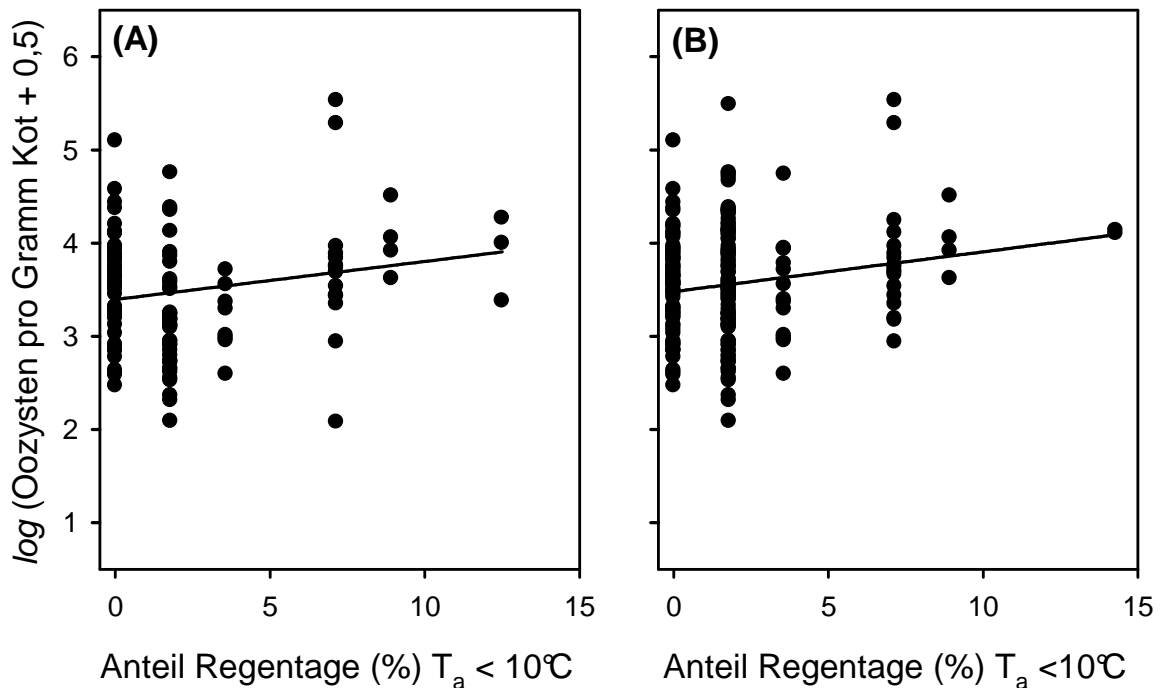
### 3.2.2.3 Oozysten der Darmkokzidien (*E. spp.*) pro Gramm Kot

Bei der Ausscheidungsmenge von Oozysten verschiedener im Darm vorkommender *Eimeria*-Arten zeigte sich nur ein signifikanter Einfluss des prozentualen Anteils an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen (Tab. 7).

**Tab. 7:** Lineares gemischtes Modell zu den Effekten von individuellen und abiotischen Faktoren auf die Anzahl Oozysten pro Gramm Kot von *E. spp.* junger Wildkaninchen im Herbst; betrachtet wurden 116 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Jahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle getesteten 2-Wege-Interaktionen waren nicht signifikant ( $p > 0,10$ ).

Prädiktorvariablen	$\chi^2$	df	<i>p</i>
Alter der Jungtiere	2,17	1	0,14
Geschlecht	0,16	1	0,69
Körpermasse Tag 12	0,06	1	0,81
Rang der Mutter	1,20	1	0,27
Regen 0-8 Wo. (%) $T_a < 10^\circ\text{C}$	6,03	1	<b>0,014</b>

Je höher der Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C war, desto höher war die Ausscheidungsmenge von Oozysten der Darmkokzidien (*E. spp.*) pro Gramm Kot (Abb. 27A). Auch bei der Erweiterung des Datensatzes um wiederholte Messungen an einigen Tieren im Juli, August und September blieb der positive Zusammenhang bestehen (LMM:  $\chi^2 = 4,26$ ,  $p = 0,039$ , Abb. 27B).



**Abb. 27:** Zusammenhang zwischen dem Anteil an Regentagen (%) in den ersten 8 Wochen nach Nestverlassen und (A) den Oozysten der Darmkokzidien (*E. spp.*) pro Gramm Kot im November ( $n = 116$ ) und (B) der Anzahl an Oozysten pro Gramm Kot inklusive wiederholter Messungen an einigen Tieren im Juli, August, September;  $n = 186$  Messpunkte; Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 6.

### **3.3 Zusammenhang zwischen dem Sozialverhalten und dem Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen**

Im folgenden Kapitel wurde der Zusammenhang zwischen sozialen Verhaltensweisen und dem Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen untersucht. Dabei wurde das bereits in dem vorherigen Kapitel verwendete Modell um jeweils eine soziopositive und eine agonistische Verhaltensweise erweitert (siehe Modelstruktur Abb. 11, Kapitel 2.3.6). Weiterhin wurde der prozentuale Aufenthalt in der Geburtsgruppe (= % Überlappung des Aufenthaltsgebiets des Fokustiers mit dem Geburtsgruppenterritorium) als weitere Prädiktorvariable in das Modell aufgenommen.

#### **3.3.1 Befall mit Nematoden**

Es konnte kein Zusammenhang zwischen den agonistischen Verhaltensweisen und dem Befall mit Nematoden im Magen-Darm-Trakt nachgewiesen werden (Tab. 8). Im Gegensatz dazu zeigte sich ein Einfluss des soziopositiven Verhaltens sowohl mit Adulten und Jungtieren als auch allen Interaktionspartnern hinsichtlich des Gesamtnematodenbefalls und im Speziellen hinsichtlich des Befalls mit *P. ambiguus* (Tab. 8). Weiterhin konnte beim Gesamtnematodenbefall ein Einfluss des prozentualen Aufenthaltes in der Geburtsgruppe in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen nachgewiesen werden (Tab. 8).

**Tab. 8:** Lineare gemischte Modelle zu den Effekten **agonistischer und soziopositiver** Verhaltensweisen auf den Wurmbefall junger Wildkaninchen im Herbst; zusätzlich wurde der Parameter **prozentualer Aufenthalt in der Geburtsgruppe** mit in das Modell aufgenommen; die agonistischen Verhaltensvariablen wurden durch *median cut* in einen Faktor mit 2 Stufen umgewandelt; die soziopositiven Verhaltensweisen gingen als Covariaten in das Modell ein; jeweils gemeinsam mit den entsprechenden Verhaltensvariablen wurden die Prädiktorvariablen: Alter und Geschlecht der Jungtiere, Körpermasse am Tag 12, Rang der Mutter und Anteil an Regentagen (%) in dem Modell getestet; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und Untersuchungsjahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle 2-Wege Interaktionen waren nicht signifikant und wurden in der Tabelle nicht dargestellt.

Zielvariable	Verhaltensweise	Interaktions-Partner	$\chi^2$	<i>p</i>	
Gesamtnematodenzahl	% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10	
	% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )		5,76	<b>0,016</b>	
	Agonistik	defensiv - Jagen	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
		defensiv - Jagen+Verdrängen	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
	soziopositives Verhalten	1 m Radius	adult	3,75	<b>0,052</b>
			juvenil	3,43	<b>0,064</b>
			adult+juvenil	4,48	<b>0,034</b>
	<i>Graphidium strigosum</i>	% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10
		% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10
		Agonistik	defensiv - Jagen	adult	
juvenil					> 0,10
adult+juvenil					> 0,10
defensiv - Jagen+Verdrängen			adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
soziopositives Verhalten		1 m Radius	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
<i>Trichostrongylus retortaeformis</i>		% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10
		% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10
		Agonistik	defensiv - Jagen	adult	
	juvenil				> 0,10
	adult+juvenil				> 0,10
	defensiv - Jagen+Verdrängen		adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
	soziopositives Verhalten	1 m Radius	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10

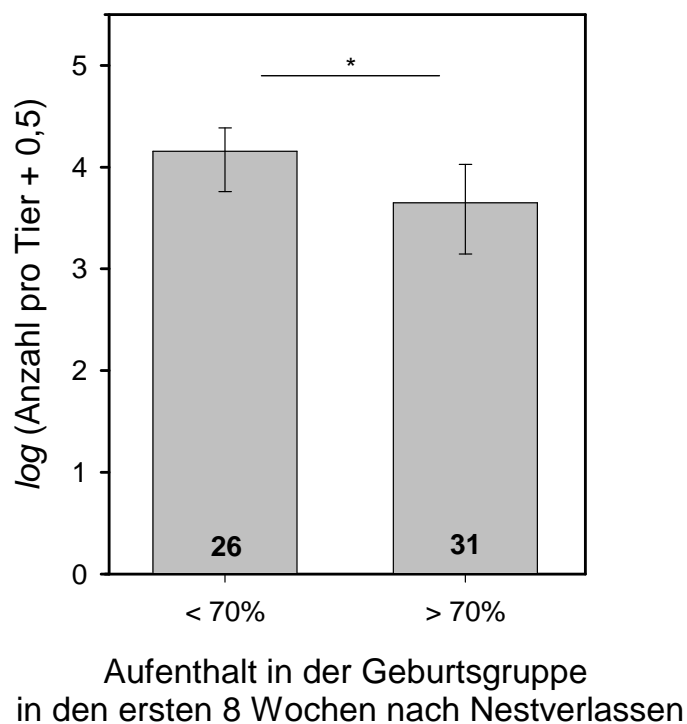
*Fortsetzung* Tab. 8

		% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )		> 0,10	
		% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )		> 0,10	
				-----	
<i>Passalurus ambiguus</i>	Agonistik	defensiv - Jagen	adult	> 0,10	
			juvenil	> 0,10	
			adult+juvenil	> 0,10	
	Agonistik	defensiv - Jagen+Verdrängen	adult	> 0,10	
			juvenil	> 0,10	
			adult+juvenil	> 0,10	
					-----
	soziopositives Verhalten	1 m Radius	adult	5,00	<b>0,025</b>
			juvenil	2,97	<b>0,085</b>
adult+juvenil			3,63	<b>0,056</b>	



### 3.3.1.1 Gesamtnematodenbefall

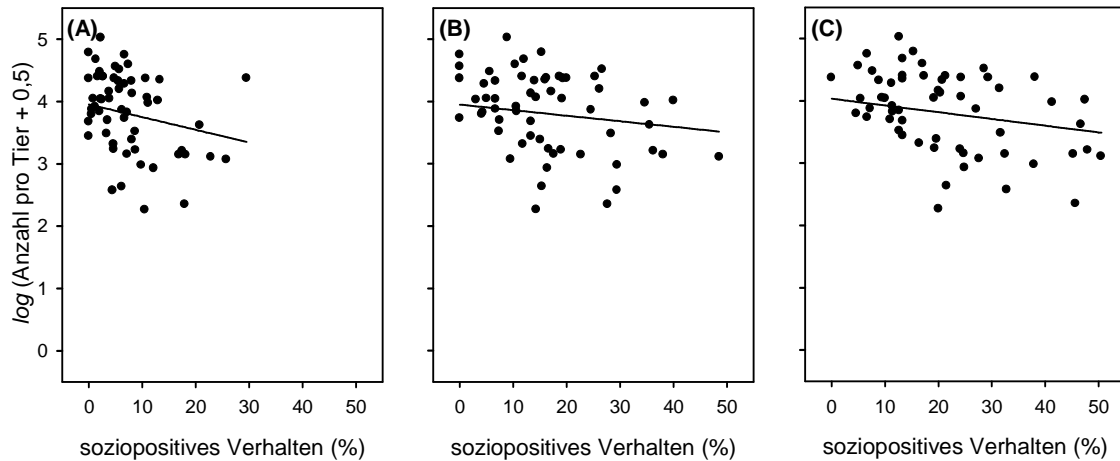
Je mehr Zeit die Tiere in den ersten acht Wochen in der Geburtsgruppe verbrachten, desto weniger stark waren sie mit Würmern belastet (Abb. 28). Es konnte kein Unterschied hinsichtlich des Aufenthaltes in der Geburtsgruppe zwischen Männchen und Weibchen festgestellt werden ( $p > 0,10$ ).



**Abb. 28:** Zusammenhang zwischen dem Aufenthalt in der Geburtsgruppe in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und dem Gesamtnematodenbefall; dabei wurde der Aufenthalt in der Geburtsgruppe durch *median cut* in einen Faktor mit 2 Stufen umgewandelt (weniger als 70% der Zeit in der Geburtsgruppe, mehr als 70% der Zeit in der Geburtsgruppe); Stichprobengröße in Balken angegeben; Statistik siehe Tab. 8.

Vergleicht man den prozentualen Aufenthalt in der Geburtsgruppe zwischen dem frühen (1-8 Wochen nach Nestverlassen) und dem späten Zeitfenster (17-22 Wochen nach Nestverlassen) zeigte sich eine signifikante positive Korrelation ( $r_s = 0,592$ ,  $p < 0,001$ ). Ebenfalls ergab sich ein Zusammenhang zwischen dem Aufenthalt in der Geburtsgruppe im späten Zeitfenster und der Befallsmenge mit Gesamtwürmern (LMM:  $\chi^2 = 4,46$ ,  $p = 0,033$ ). Es konnte kein Unterschied hinsichtlich des Aufenthaltes in der Geburtsgruppe im späteren Zeitfenster zwischen Männchen und Weibchen festgestellt werden ( $p > 0,10$ ).

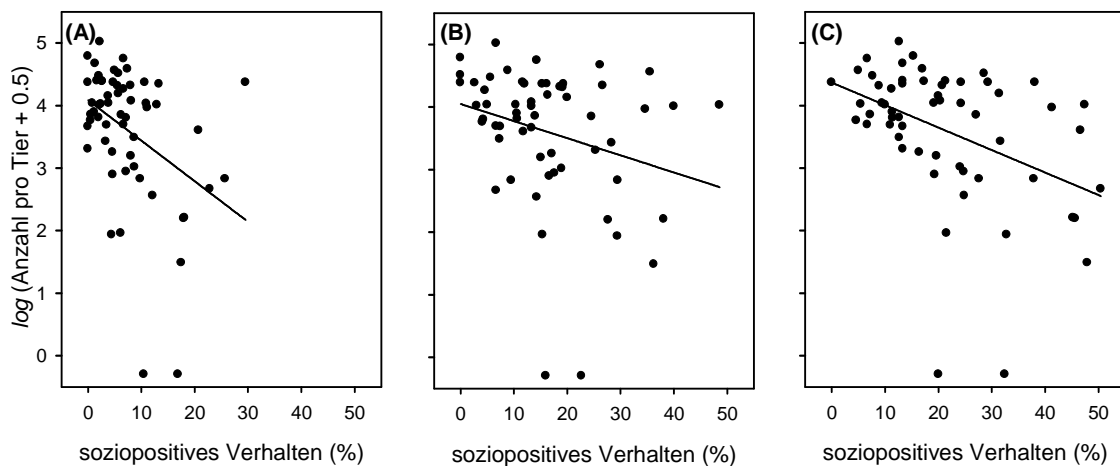
Es zeigte sich ein negativer Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen sowohl mit Adulttieren, Jungtieren als auch allen Interaktionspartnern und dem Gesamtnematodenbefall (Abb. 29A, B, C). Dabei wiesen Tiere mit mehr soziopositiven Interaktionen einen geringeren Gesamtnematodenbefall im Herbst auf.



**Abb. 29:** Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten mit (A) Adulttieren, (B) Jungtieren und (C) allen Interaktionspartnern und dem Gesamtnematodenbefall;  $n = 57$ ; Daten wurden  $\log$ -transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 8.

### 3.3.1.2 *P. ambiguus*

Auch hier zeigte sich ein negativer Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten mit sowohl den Adulttieren und den Jungtieren als auch allen Interaktionspartnern und dem Befall mit *P. ambiguus* (Abb. 30 A, B, C): Tiere, die in mehr soziopositive Interaktionen mit Artgenossen involviert waren, waren weniger stark mit *P. ambiguus* befallen, als Tiere mit weniger soziopositiven Interaktionen.



**Abb. 30:** Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten mit (A) Adulttieren, (B) Jungtieren und (C) allen Interaktionspartnern und dem Befall mit *Passalurus ambiguus*;  $n = 57$ ; Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Tab. 8.

### 3.3.2 Befall mit Kokzidien

Es zeigten sich keine statistisch signifikanten Zusammenhänge zwischen sowohl agonistischen als auch soziopositiven Verhaltensweisen und der Anzahl an Oozysten pro Gramm Kot. Auch die Anzahl von Oozysten der Leberkokzidien und Darmkokzidien war nicht mit dem Sozialverhalten korreliert. Weiterhin konnte kein Zusammenhang zwischen dem prozentualen Aufenthalts in der Geburtsgruppe und der Oozystenausscheidung nachgewiesen werden (Tab. 9).

**Tab. 9:** Lineare gemischte Modelle zu den Effekten **agonistischer und soziopositiver** Verhaltensweisen auf die Anzahl von Oozysten pro Gramm Kot junger Wildkaninchen im Herbst; zusätzlich wurde der Parameter **prozentualer Aufenthalt in der Geburtsgruppe** mit in das Modell aufgenommen; die agonistischen Verhaltensvariablen wurden durch *median cut* in einen Faktor mit 2 Stufen umgewandelt; die soziopositiven Verhaltensweisen gingen als Covariaten in das Modell ein; jeweils gemeinsam mit den entsprechenden Verhaltensvariablen wurden die Prädiktorvariablen: Alter und Geschlecht der Jungtiere, Körpermasse am Tag 12, Rang der Mutter und Anteil an Regentagen (%) bei Temperaturen unter 10°C in dem Modellset getestet; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und Untersuchungsjahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet; alle 2-Wege Interaktionen waren nicht signifikant und wurden in der Tabelle nicht dargestellt.

Zielvariable	Verhaltensweise	Interaktions-Partner	$\chi^2$	<i>p</i>	
Oozysten pro Gramm Kot	% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10	
	% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10	
	Agonistik	defensiv - Jagen	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
		defensiv - Jagen+Verdrängen	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
	soziopositives Verhalten	1 m Radius	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
	Oozysten pro Gramm Kot der Leberkokzidien ( <i>Eimeria stiedai</i> )	% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10
		% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )			> 0,10
		Agonistik	defensiv - Jagen	adult	
juvenil					> 0,10
adult+juvenil					> 0,10
defensiv - Jagen+Verdrängen			adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10
soziopositives Verhalten		1 m Radius	adult		> 0,10
			juvenil		> 0,10
			adult+juvenil		> 0,10

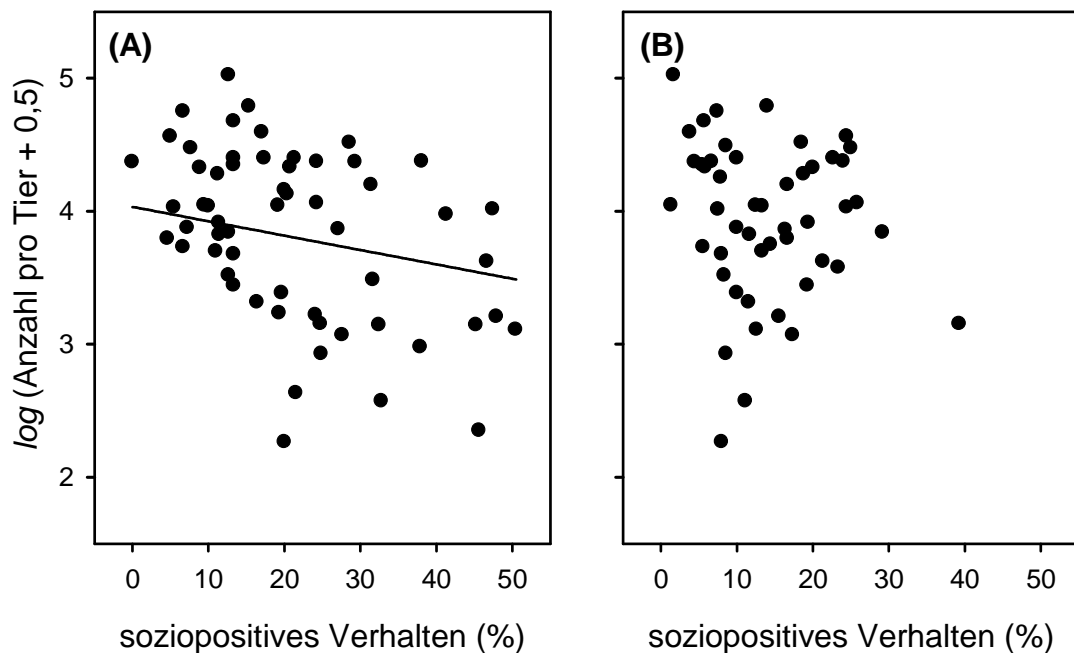
Fortsetzung Tab. 9

		% Aufenthalt Geburtsgruppe (75 % <i>Kernel centre</i> )	> 0,10	
		% Aufenthalt Geburtsgruppe (95 % <i>Kernel centre</i> )	> 0,10	
<hr/>				
Oozysten pro Gramm Kot der Darmkokzidien ( <i>Eimeria</i> spp.)	Agonistik	defensiv - Jagen	adult > 0,10 juvenil > 0,10 adult+juvenil > 0,10	
		defensiv - Jagen+Verdrängen	adult > 0,10 juvenil > 0,10 adult+juvenil > 0,10	
		soziopositives Verhalten	1 m Radius adult > 0,10 juvenil > 0,10 adult+juvenil > 0,10	
	<hr/>			
			adult > 0,10	> 0,10
			juvenil > 0,10	> 0,10
		adult+juvenil > 0,10	> 0,10	

### 3.3.3 Vergleich frühes gegen spätes Zeitfenster

#### 3.3.3.1 Gesamtnematodenbefall

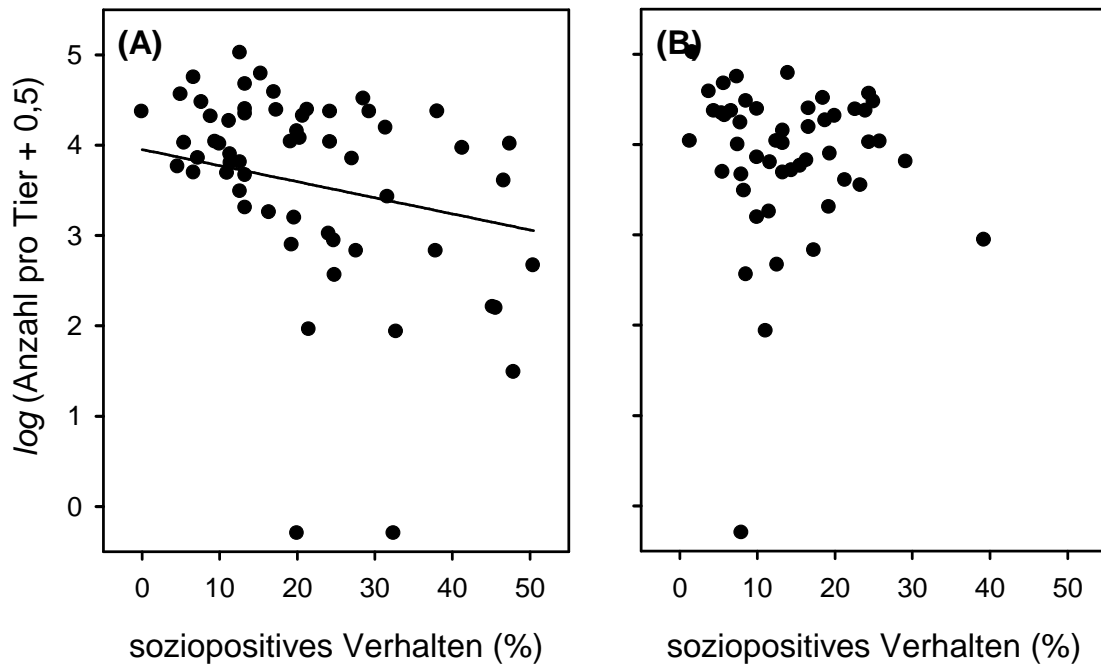
Um zu überprüfen, ob der negative Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und dem Gesamtnematodenbefall auch zu einem späteren Zeitpunkt noch vorhanden ist, wurde das soziopositive Verhalten in einem späten Zeitfenster (17-22 Wochen nach Nestverlassen) auf den Gesamtnematodenbefall im Herbst getestet. Während bei dem frühen Zeitfenster (1-8 Wochen nach Nestverlassen, Abb. 31A) ein signifikant negativer Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten und dem Gesamtnematodenbefall bestand, konnte im späten Zeitfenster kein solcher Zusammenhang mehr nachgewiesen werden (LMM:  $\chi^2 = 0,56$ ,  $p = 0,65$ ; Abb. 31B).



**Abb. 31:** Zusammenhang zwischen dem (A) soziopositiven Verhalten der Jungtiere mit allen Interaktionspartnern in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen ( $n = 57$ ) auf den Gesamtnematodenbefall im Herbst und (B) soziopositiven Verhalten mit allen Interaktionspartnern 17-22 Wochen nach Nestverlassen auf den Gesamtnematodenbefall im Herbst ( $n = 51$ ); Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; der Zusammenhang in (B) war statistisch nicht signifikant; Statistik siehe Text

### 3.3.3.2 *P. ambiguus*

Ebenfalls zeigte sich kein statistisch nachweisbarer Zusammenhang mehr zwischen dem soziopositiven Verhalten im späteren Zeitfenster (17-22 Wochen nach Nestverlassen) und dem Befall mit *P. ambiguus* im Herbst (LMM:  $\chi^2 = 0,36$ ,  $p = 0,55$ ; Abb. 32B).

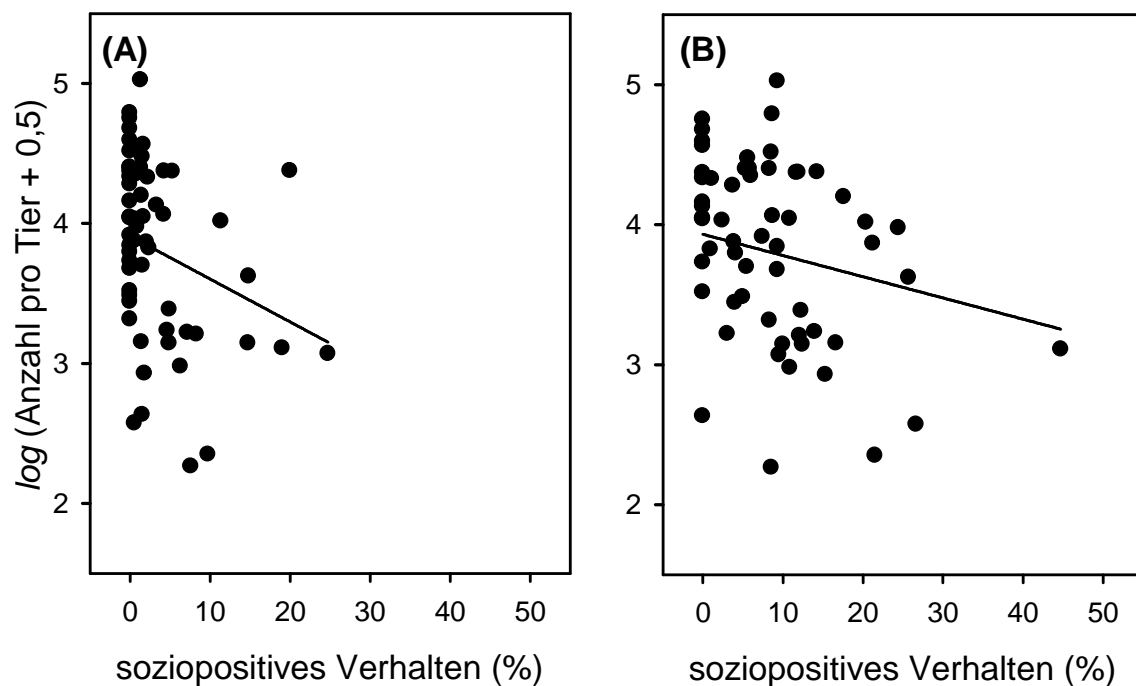


**Abb. 32:** Zusammenhang zwischen dem (A) soziopositiven Verhalten mit allen Interaktionspartnern in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen ( $n = 57$ ) auf den Befall mit *P. ambiguus* im Herbst und (B) soziopositiven Verhalten mit allen Interaktionspartnern 17-22 Wochen nach Nestverlassen auf den Gesamtnematodenbefall im Herbst ( $n = 51$ ); Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; der Zusammenhang in (B) war statistisch nicht signifikant; Statistik siehe Text.

### 3.3.4 Einfluss von soziopositiven Verhalten sowohl mit der Mutter als auch mit Geschwistern auf den Endoparasitenbefall

#### 3.3.4.1 Gesamtnematodenbefall

Es zeigte sich ein signifikanter Zusammenhang zwischen den soziopositiven Interaktionen der Jungtiere sowohl mit ihren Müttern (LMM:  $\chi^2 = 6,13$ ,  $p = 0,013$ , Abb. 33A) als auch mit ihren Wurfgeschwistern (LMM:  $\chi^2 = 4,65$ ,  $p = 0,031$ , Abb. 33B) und dem Gesamtnematodenbefall: Tiere, die mehr soziopositives Verhalten mit der Mutter sowie mit Wurfgeschwistern zeigten, waren weniger stark mit Würmern im Magen-Darm-Trakt belastet. Betrachtet man nur die soziopositiven Interaktionen mit Adulttieren ohne die Mutter zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang mehr hinsichtlich des Gesamtnematodenbefalls (LMM:  $\chi^2 = 0,02$ ,  $p = 0,89$ ). Auch bei der Betrachtung der soziopositiven Interaktionen mit allen Jungtieren ohne die Wurfgeschwister zeigte sich kein derartiger Zusammenhang mehr (LMM:  $\chi^2 = 0,01$ ;  $p = 0,91$ ).

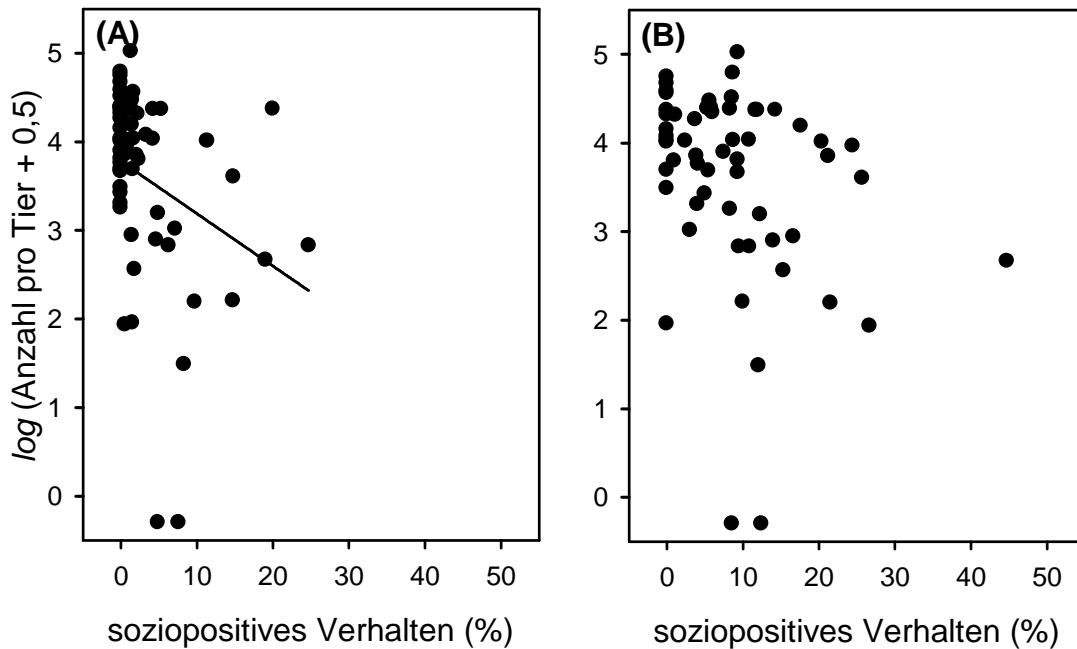


**Abb. 33:** Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten mit (A) der Mutter und (B) Wurfgeschwistern und dem Gesamtnematodenbefall;  $n = 57$ ; Daten wurden *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Text.



### 3.3.4.2 *P. ambiguus*

Es zeigte sich ein negativer Zusammenhang zwischen den soziopositiven Interaktionen mit der Mutter und dem Befall mit *P. ambiguus* (LMM:  $\chi^2 = 6,45$ ,  $p = 0,011$ , Abb. 34A), allerdings nicht bei den Interaktionen mit Wurfgeschwistern (LMM:  $\chi^2 = 2,10$ ,  $p = 0,15$ , Abb. 34B). Betrachtet man die soziopositiven Interaktionen mit Adulttieren ohne die Mutter, zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang mehr hinsichtlich des Befalls mit *P. ambiguus* (LMM:  $\chi^2 = 0,16$ ,  $p = 0,68$ ). Auch bei den soziopositiven Interaktionen mit allen Jungtieren ohne die Wurfgeschwister war kein Zusammenhang nachweisbar (LMM:  $\chi^2 = 0,37$ ,  $p = 0,54$ ).



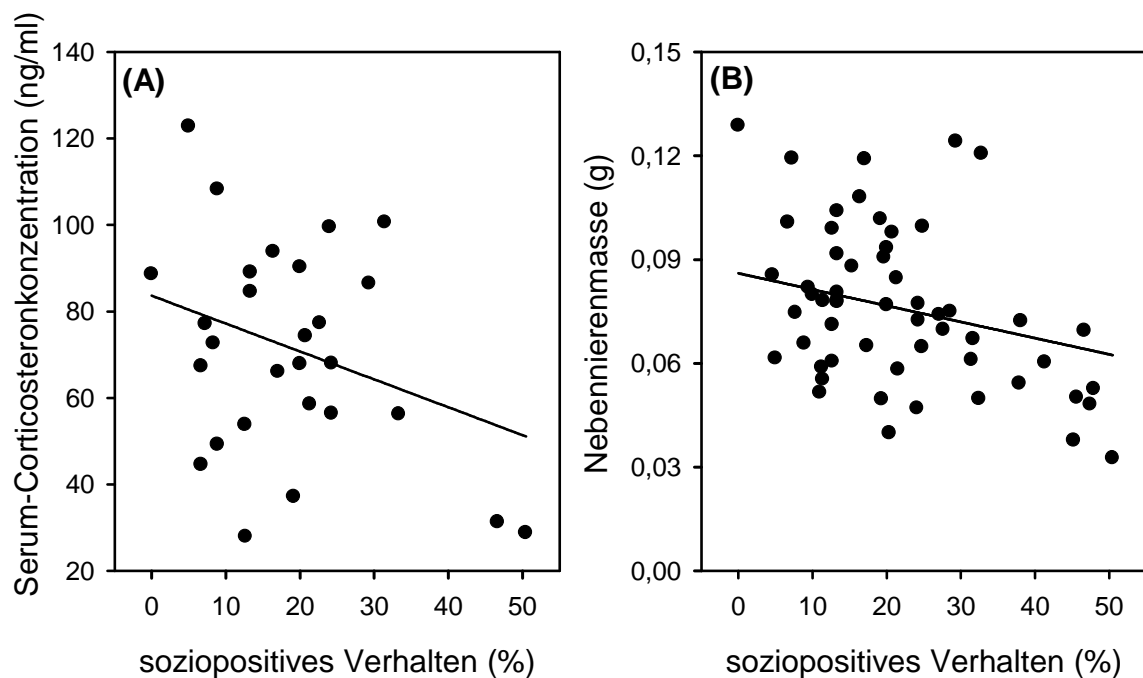
**Abb. 34:** Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten mit (A) der Mutter und (B) Wurfgeschwistern und dem Befall mit *P. ambiguus*;  $n = 57$ ; Daten *log*-transformiert; Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Text.

### 3.4 Sozialverhalten, Stressbelastung und Endoparasitenbefall

#### 3.4.1 Zusammenhang zwischen Sozialverhalten und Stressbelastung

In diesem Kapitel soll untersucht werden, ob ein Zusammenhang zwischen dem Sozialverhalten, der individuellen Stressbelastung und dem Befall mit den verschiedenen Endoparasiten besteht. Dafür wurden zum einen die Serum - Corticosteronkonzentrationen (Mittelwert Juli/August), als auch die Nebennierenmassen im Herbst als Maß für die individuelle Stressbelastung der Tiere herangezogen.

Sowohl zwischen dem soziopositiven Verhalten in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und den Serum-Corticosteronkonzentrationen im Juli und August als auch mit den Nebennierenmassen im Herbst ergaben sich signifikant negative Zusammenhänge. Dabei waren Tiere mit mehr soziopositiven Interaktionen mit Artgenossen weniger gestresst als Tiere mit weniger soziopositiven Kontakten (Serum-Corticosteronkonzentration: LMM:  $\chi^2 = 6,86$ ,  $p = 0,009$ , Abb. 35A, Nebennierenmasse: LMM:  $\chi^2 = 4,46$ ,  $p = 0,035$ , Abb. 35B).



**Abb. 35:** Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten mit allen Interaktionspartnern und (A) den Serum-Corticosteronkonzentrationen (Mittelwert Juli/August,  $n = 30$  Tiere von 2007) und (B) den Nebennierenmassen im Herbst ( $n = 56$  Tiere von 2006 und 2007); Regressionsgeraden basieren auf den Parameterschätzern der getesteten Prädiktorvariablen; Statistik siehe Text.

### 3.4.2 Zusammenhang zwischen Stressbelastung und Endoparasitenbefall

In multivariaten Analysen wurden die Zusammenhänge zwischen sowohl der Serum-Corticosteronkonzentrationen als auch der Nebennierenmassen im Herbst und dem Endoparasitenbefall getestet (Tab. 10). Es zeigten sich keine statistisch nachweisbaren Zusammenhänge zwischen der Nebennierenaktivität und dem Endoparasitenbefall der Tiere.

**Tab. 10:** Lineare gemischte Modelle zu dem Einfluss der Nebennierenaktivität der Tiere und dem Befall mit den verschiedenen Endoparasiten im Herbst; das Modellset wurde korrigiert für das Alter und das Geschlecht der Jungtiere; betrachtet wurden 124 Jungtiere aus den Jahren 2006 und 2007; die Wurfzugehörigkeit der Jungtiere und das Untersuchungsjahr wurden als Zufallsfaktoren verwendet.

Zielvariable	Prädiktorvariable	$\chi^2$	<i>p</i>
Gesamtnematodenbefall	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10
<i>Graphidium strigosum</i>	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10
<i>Trichostrongylus retortaeformis</i>	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10
<i>Passalurus ambiguus</i>	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10
Oozysten pro Gramm Kot	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10
Oozysten pro Gramm Kot der Leberkokzidien ( <i>Eimeria stiedai</i> )	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10
Oozysten pro Gramm Kot der Darmkokzidien ( <i>Eimeria</i> spp.)	Serum-Corticosteronkonz. Nebennierenmassen im Herbst		> 0,10

## 4 Diskussion

### 4.1 Vorkommende Endoparasiten und deren Biologie

#### *Endoparasiten der untersuchten Population*

Insgesamt wurden im Magen-Darm-Trakt junger Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) der untersuchten Gehegepopulation drei verschiedene Nematodenarten gefunden: Der rote Magenwurm *Graphidium strigosum*, der Haarstrongylid *Trichostrongylus retortaeformis* und der Pfriemenschwanz *Passalurus ambiguus*. Weiterhin wurden im Kot der Tiere Oozysten der Gattung *Eimeria* nachgewiesen; diese ließen sich in Oozysten der Leberkokzidien *Eimeria stiedai* und verschiedene Oozystenarten der Darmkokzidien *Eimeria* spp. unterteilen. Diese Endoparasiten sind die auch sonst am häufigsten beim Wildkaninchen vorkommenden Parasiten (Kötsche & Gottschalk, 1990). Weiterhin entsprachen die hier gefundenen Befallsmengen denen vorangegangener Studien aus den letzten 20 Jahren an der hiesigen Population (Kappauf, 1993; Filz, 1998; Sibilla, 2008) sowie auch anderer Wildkaninchenpopulationen (Mykytowycz, 1956).

*G. strigosum* gilt als langlebig und kann in Einzelfällen über ein Jahr alt werden. Dieser Trichostrongylide ist einer der häufigsten Nematoden bei Wildkaninchen und Feldhasen (*Lepus europaeus*). Die Parasiten können sich auf feuchten Böden und dichtem Pflanzenbewuchs rasch vermehren; ihre Larven sitzen auf den Futterpflanzen der Wildkaninchen und werden von den Tieren über die Nahrung aufgenommen. Die Larve siedelt sich nach der Aufnahme im Magen des Wirtstieres an und wird innerhalb von drei Wochen geschlechtsreif. Der adulte Wurm ernährt sich von Magenflüssigkeit, Schleim und Schleimhautbestandteilen, sowie vermutlich auch von Blut. Als klinisches Bild zeigt sich bei Tieren mit schwachem Befall keine Symptomatik; ein starker Magenwurmbefall dagegen kann vor allem bei Jungtieren zu schweren Allgemeinerkrankungen wie hochgradige Anämie, Ödemen, Hydrämie, Kachexie und zum Tod führen (Kötsche & Gottschalk, 1990).

Der im Dünndarm lebende Haarstrongylid *T. retortaeformis* ist ebenfalls ein sehr häufiger Wildkaninchen- und Feldhasenparasit. Die Entwicklung, der Ansteckungsweg und die Umweltabhängigkeit des kurzlebigeren *T. retortaeformis* sowie das klinische Bild entsprechen im Allgemeinen dem von *G. strigosum*. Zusätzlich führt starker Durchfall zu einem Eiweiß-, Mineral- und Vitaminmangel (Kötsche & Gottschalk, 1990).

*P. ambiguus* ist ebenfalls ein weltweit häufiger Kaninchenparasit, welcher vorwiegend im Blinddarm der Wirtstiere lebt. Neben der typischen Pfriemenschwanzentwicklung mit Eiablage

im letzten Darmabschnitt und außen rings um den After gibt es einen endogenen Verlauf, bei dem die *P. ambiguus*-Weibchen ihre Eier in die Schleimhaut des Blinddarms ablegen, und die Folgegeneration im gleichen Wirtstier heranwächst. Die Ansteckung mit den mehrere Monate lebensfähigen Eiern erfolgt oral als Staubinfektion, über das Futter oder über Trinkwasser. Obwohl der Pfiemenschwanz als eher harmloser Wild- und Hauskaninchenparasit gilt, kann auch er schwerwiegende Krankheitssymptome hervorrufen und in Einzelfällen zum Tod der Tiere führen (Kötsche & Gottschalk, 1990).

Die Kokzidiose der Leporiden ist eine protozoäre, d.h. durch Sporentierchen (Sporozoa) verursachte Erkrankung der Verdauungsorgane. Je nach dem Erregersitz werden Darm- und Leberkokzidiose unterschieden, wobei letztere besser als Gallengangkokzidiose bezeichnet werden sollte. Die Oozysten, welche oral aufgenommen werden, stellen das resistente Dauerstadium dar, welches die eingeschlossenen Sporozoitien schützt. Je nach Umweltbedingungen bleibt die Virulenz zwischen ein bis sechs Jahren bestehen (Hagen, 1958; Long, 1973). Das klinische Bild der Leberkokzidiose (Gallengangkokzidiose) ist bei starkem Befall durch eine starke Vergrößerung der Leber charakterisiert (bis zu 20% der Körpermasse), welche mit großen Mengen von Kokzidienknoten durchsetzt ist. Abhängig von der jeweiligen Konstitution des Tieres kann die Leberkokzidiose zum Tod des Tieres führen. Bei der Darmkokzidiose ist ein einheitlicher pathologischer Befund auf Grund der normalerweise vorliegenden Mischinfektionen der verschiedenen *Eimeria*-Arten nicht zu erwarten. Zudem zeigen andere Darmkrankheiten ähnliche Symptome, wie beispielsweise Durchfall, Apathie, und Abmagerung.

#### *Altersabhängigkeit des Befalls mit Endoparasiten*

Bei den meisten Parasitenarten besteht ein Zusammenhang zwischen der Befallsintensität und dem Alter des Wirtstieres (Schalk & Forbes, 1997; Cowan et al., 2002; Bertolino et al., 2003; Lello et al., 2004). Vor allem junge Tiere weisen einen hohen Befall auf, welcher mit zunehmendem Alter abnimmt. Dieser Zusammenhang ergibt sich vor allem durch die Entwicklung des Immunsystems. Die unterschiedlichen Infektionsstadien der Parasiten lösen in einem Wirt zunächst angeborene Immunantworten aus, wobei für die jeweiligen Pathogene typische molekulare Strukturen erkannt werden. Art und Intensität der initialen angeborenen Immunantwort haben großen Einfluss auf die sich in den folgenden Tagen bis Wochen entwickelnde spezifische Immunantwort. Bei Erstinfektionen haben die Jungtiere noch keine erworbene Immunantwort. Erst durch weitere Infektionen entwickeln sich weitere Mechanismen, wodurch sie effizienteren Schutz gegen Pathogene erhalten.

Ein altersabhängiger Endoparasitenbefall konnte auch in der vorliegenden Arbeit nachgewiesen werden. Dabei zeigte sich eine negative Korrelation zwischen dem Alter der Jungtiere und dem Befall mit *T. retortaeformis* und dem Oozystenbefall der Gattung *Eimeria*. Diese Ergebnisse entsprechen denen anderer Studien am Europäischen Wildkaninchen (Mykytowycz, 1956; Stodart, 1967a; Gallazzi, 1977; Foronda et al., 2005). Beispielsweise weisen Jungkaninchen in einem Alter von 3-4 Wochen die höchste Oozystenmenge der Leberkokzidien im Kot auf. Bei manchen *Eimeria*-Arten sind erst mehrere Infektionen notwendig, um eine dauerhafte Immunantwort auszubilden, welche dann zu einer gewissen Resistenz führt (Stodart, 1967b; Gallazzi, 1977). Allerdings sind nicht alle *Eimeria*-Arten durch eine negative Altersabhängigkeit gekennzeichnet. Auch in der vorliegenden Arbeit konnte keine Altersabhängigkeit bei den Darmkokzidien nachgewiesen werden. Auch bei *T. retortaeformis* nimmt die Befallsmenge mit zunehmendem Alter der Jungtiere ab (Dunsmore & Dudzinski, 1968; Hobbs et al., 1999b). Neben der erworbenen Immunität und der daraus resultierenden Abnahme sowohl von Kokzidien als auch von *T. retortaeformis* mit zunehmendem Alter wird auch eine parasiteninduzierte Mortalität als Grund für eine solche negative Altersabhängigkeit diskutiert (Boag et al., 2001; Cattadori et al., 2005). Bezüglich des Oozystenbefalls kann die parasiteninduzierte Mortalität als alleinige Ursache für die negative Altersabhängigkeit in der vorliegenden Studie ausgeschlossen werden. Bei einigen Tieren wurden innerhalb mehrerer Monate wiederholte Messungen der Oozysten pro Gramm Kot durchgeführt. Diese waren überwiegend durch eine klare negative Altersabhängigkeit charakterisiert.

In der vorliegenden Arbeit wurde eine positive Altersabhängigkeit beim Befall mit *G. strigosum* und *P. ambiguus* nachgewiesen. In anderen Studien wird der höchste Befall mit *P. ambiguus* bei juvenilen Tieren im Vergleich zu Adulttieren beschrieben (Boag et al., 2001). In der vorliegenden Studie wurde allerdings nur die Altersklasse Jungtiere betrachtet, aber auch hier ist interessanterweise bereits eine Altersabhängigkeit hinsichtlich des Befalls mit *P. ambiguus* nachweisbar. Eine positive Altersabhängigkeit hinsichtlich des Befalls mit *G. strigosum* wird auch in anderen Studien beschrieben. Dies wird darauf zurückgeführt, dass zum einen keine klar nachweisbare Immunreaktion gegenüber *G. strigosum* vorliegt und zum anderen keine parasiteninduzierte Mortalität sowie keine dichte-abhängige Selbstreduktion auftritt (Cattadori et al., 2005).

Bei der Befallsverteilung mit den verschiedenen untersuchten Endoparasiten zeigte sich bei allen Arten eine starke rechtsschiefe (negativ binomiale) Verteilung. Eine derartige Verteilung ist generell charakteristisch für den Parasitenbefall innerhalb einer Population (Shaw &

---

Dobson, 1995). Dabei findet man häufig Tiere mit einem relativ geringen Befall und nur einige wenige Tiere mit einem sehr hohen Endoparasitenbefall. Diese hohe Varianz in der Befallsmenge innerhalb einer Population kann verschiedene Ursachen haben: Zum einen ist das Alter der Tiere maßgeblich für die hohe Varianz verantwortlich; zum anderen können auch innerhalb bestimmter Altersklassen die Befallsmengen erheblich variieren (Jungtiere siehe vorliegende Daten; Adulttiere nicht gezeigte Daten). Verantwortlich können dafür weiterhin die genetische Prädisposition, die individuelle Konstitution und Umwelteinflüsse sein (Lucius & Loos-Frank, 2008).

## 4.2 Einfluss der abiotischen Umwelt auf den Endoparasitenbefall

Die Wetterbedingungen hatten einen maßgeblichen Einfluss auf den Endoparasitenbefall der Tiere im Herbst. Dabei konnte ein positiver Zusammenhang zwischen dem prozentualen Anteil an Regentagen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und dem Gesamtnematodenbefall, sowie dem Befall mit *Graphidium strigosum* und *Passalurus ambiguus* im Herbst nachgewiesen werden. Ebenfalls positiv korreliert waren der prozentuale Anteil an Regentagen bei mittleren Tagestemperaturen unter 10°C und der Befall mit Kokzidienoozysten der Gattung *Eimeria* im Kot. Unter anderem können zwei wichtige Mechanismen diesem Phänomen zugrunde liegen:

Zum einen kann der Regen einen indirekten Einfluss auf die Wirtstiere ausüben, indem er die Entwicklung der Endoparasiten außerhalb des Wirtstieres fördert. Endoparasiten mit Entwicklungsstadien außerhalb des Wirtes sind auf bestimmte Umweltbedingungen angewiesen, um sich optimal entwickeln zu können. Viele persistente Eierstadien von Parasiten können extreme Witterungsbedingungen aushalten (Stromberg, 1997; O'Connor et al., 2006), jedoch sind moderate Wetterbedingungen für die Entwicklung der prä-infektiösen und infektiösen Larvenstadien notwendig. Nur extreme Temperaturbedingungen wie Hitze oder starker Frost können die Eier und Larven zerstören (Van Gundy, 1965; Stromberg, 1997; O'Connor et al., 2006). In den gemäßigten Klimazonen spielt die Temperatur hingegen für die Entwicklung aufgrund der hohen Temperaturtoleranz der Larven und Eier keine entscheidende Rolle. Wichtiger für die Entwicklung der Eier zu infektiösen Larven ist die Bodenfeuchtigkeit (Van Gundy, 1965; Stromberg, 1997; O'Connor et al., 2006). Auch bei den Nematoden- und Kokzidienarten des Europäischen Wildkaninchens konnte nachgewiesen werden, dass vor allem Feuchtigkeit die Entwicklung und Verbreitung der infektiösen Larven begünstigt (Hagen, 1958).

Zum anderen kann sich der Regen direkt negativ auf die körperliche Verfassung der Wirtstiere auswirken, und somit den Befall mit Endoparasiten begünstigen. Ein starker Einfluss von Wetterbedingungen wurde bereits in etlichen Studien gezeigt. So ist beispielsweise auf Populationsebene bei Ungulaten nachgewiesen worden, dass Umweltfaktoren, wie beispielsweise kalte Winter, das Nahrungsangebot verringern, und dies eine durch Mangelernährung hervorgerufene sekundäre Immunsuppression zur Folge haben kann (Coulson et al., 2001; Jacobson et al., 2004). Dies kann die Populationsstruktur zum Teil stark beeinflussen, da sich die Anfälligkeit der Tiere gegenüber Infektionen und Krankheiten erhöht



(Gershwin et al., 1985; Wakelin, 1989; Lloyd, 1996; Coulson et al., 2000; Coulson et al., 2001).

Vor allem Jungtiere sind anfällig gegenüber Witterungsbedingungen, da sie aufgrund ihres höheren Oberflächen-Volumen-Verhältnisses einen erhöhten Wärmeverlust ausgleichen müssen. Daraus resultiert, dass widrige Wetterbedingungen wie niedrige Temperaturen und viel Feuchtigkeit das energetische Gleichgewicht von Jungtieren mehr beeinflussen als das von Adulttieren (Seltmann et al., 2009). Etliche Studien haben diese erhöhte Anfälligkeit von Jungtieren gegenüber Wetterbedingungen bereits beschrieben. So konnte beispielsweise ein negativer Einfluss von niedrigen Wintertemperaturen und hoher Schneedecke auf die Körpermasse und Überlebenswahrscheinlichkeit von Jungtieren nachgewiesen werden (Rotwild (*Cervus elaphus*): Loison & Langvatn, 1998; Steinbock (*Capra ibex*): Jacobson et al., 2004).

Auch bei Europäischen Wildkaninchen beeinflussen Wetterfaktoren die Entwicklung der Tiere. Beispielsweise wiesen Jungtiere, die vielen Regentagen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen ausgesetzt waren, eine signifikant niedrigere Körpermasse im Herbst auf, als Tiere mit wenig Regentagen kurz nach Nestverlassen (Rödel et al., 2004). Die in der vorliegenden Studie gefundenen Zusammenhänge zwischen dem Regen und dem Endoparasitenbefall könnten ein wichtiger Mechanismus sein, der das Wachstum der Tiere verringert und somit langfristige Konsequenzen für das Tier haben kann, wie beispielsweise eine niedrigere Überlebenswahrscheinlichkeit.

Weiterhin konnte in einer experimentellen Studie an Wildkaninchen eine Zunahme der Ruhestoffwechselrate von Jungtieren bei der Simulation von feuchten und kühlen Wetterbedingungen gezeigt werden (Seltmann et al., 2009). Die Autoren führen das auf ein verstärktes Investment in die Thermoregulation der Tiere bei viel Regen und niedrigen Temperaturen zurück. Diese Energieallokation für die Thermoregulation, kann sowohl das Wachstum der Tiere beeinträchtigen (Rödel et al., 2004) als sich auch zu Ungunsten des Investments in das Immunsystem auswirken (Beispiele in: Lochmiller & Deerenberg, 2000). Folglich kann sich die Anfälligkeit für parasitäre Infektionen erhöhen. Zusätzlich können widrige Wetterbedingungen virale und bakterielle Erkrankungen im Wirtstier hervorrufen, welche dann Sekundärinfektionen wie parasitäre Erkrankungen zur Folge haben können (Boag, 1988; Lloyd, 1996; Cattadori et al., 2007).

### 4.3 Einfluss der sozialen Umwelt auf den Endoparasitenbefall

Die Befunde dieser Arbeit deuten daraufhin, dass die soziopositiven Interaktionen mit Artgenossen sich positiv auf den Gesundheitszustand der Wildkaninchen auswirken, resultierend in einem geringeren Endoparasitenbefall. Sowohl der Gesamtnematodenbefall als auch der Befall mit *P. ambiguus* im Herbst war bei Tieren signifikant niedriger, die in einem frühen Zeitfenster (3–6 Monate früher) viele soziopositive Interaktionen sowohl mit anderen Jungtieren als auch mit Adulttieren zeigten. Hingegen konnte kein Zusammenhang zwischen agonistischen Verhaltensweisen und dem Befall mit den verschiedenen Endoparasitenarten juveniler Wildkaninchen nachgewiesen werden. Weiterhin wiesen Tiere, die in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen noch größtenteils in der Geburtsgruppe lebten, einen weniger starken Gesamtnematodenbefall auf, als Tiere die sich bereits verstärkt in neuen Gruppen aufhielten. Geschlechtsspezifische Unterschiede konnten ebenfalls beim Gesamtnematodenbefall und beim Befall mit *P. ambiguus* nachgewiesen werden, wobei Männchen etwas stärker belastet waren als Weibchen.

#### *Sozialverhalten*

Als Maß für das soziopositive Verhalten wurde der Aufenthalt in naher Distanz zu Artgenossen verwendet. Dies ist ein oft verwendeter Parameter zum Messen sozialer Bindungen und impliziert normalerweise eine positive soziale Beziehung zu den Interaktionspartnern (Gust et al., 1996; Barrett & Henzi, 2002; Schradin & Anzenberger, 2003; Rödel et al., 2006). Dieser Mechanismus, welcher bereits an verschiedenen Säugetier- und Vogelarten beschrieben wurde, wird in der Literatur als *social support* bezeichnet (Henry & Stephens, 1977; von Holst, 1998; Kaiser et al., 2003a; Miyazaki et al., 2003; Scheiber et al., 2009). Die grundsätzlichen Wirkmechanismen von *social support*, sind bislang unklar. Es werden zwei alternative Modelle diskutiert (Cohen & Syme, 1985; Kawachi & Berkman, 2001): Das „*main effect model*“ geht davon aus, dass sich *social support* kontinuierlich vorteilhaft auf das Individuum auswirkt, unabhängig davon ob es Stress erfährt oder nicht. Im Gegensatz dazu steht das „*stress-buffering model*“, welches davon ausgeht, dass sich *social support* nur in Belastungssituationen vorteilhaft für das Individuum auswirkt, da dieser den negativen Einfluss von Stressoren reduzieren kann (Dean & Lin, 1977; Cohen & Syme, 1985; Power, 1988; Seeman, 1996; Kawachi & Berkman, 2001).

Bisher sind zwei verschiedene Typen von *social support* beschrieben worden, welche sich aber nicht gegenseitig ausschließen. Es gibt zum einen den „aktiven“ *social support*, wobei sich Tiere aktiv bei agonistischen Interaktionen unterstützen (Horrocks & Hunte, 1983; Pereira,

1992). Beispielsweise erhöht sich bei subadulten, männlichen Gänsen (*Anser anser*) die Wahrscheinlichkeit, aggressive Auseinandersetzungen zu gewinnen, wenn verwandte Tiere anwesend sind (Scheiber et al., 2009). In der vorliegenden Arbeit konnte allerdings kein „aktiver“ *social support* beobachtet werden. Zum anderen gibt es den „passiven“ *social support*, bei welchem die Anwesenheit von sozialen Bindungspartnern stress-reduzierend wirkt (Sachser et al., 1998; Scheiber et al., 2005). So ergaben an Meerschweinchen (*Cavia aperea* f. *porcellus*) durchgeführte kurzfristige Trennungsversuche eine höhere Stressbelastung und schlechtere körperliche Verfassung bei von ihrer sozialen Gruppe getrennten Tieren. Wurden sie jedoch nach der Trennung von der Gruppe mit einem Bindungspartner in Paarhaltung gehalten, waren die physiologischen Auswirkungen der Separation nicht so stark ausgeprägt (Sachser, 1986; Kaiser et al., 2003a; Hennessy et al., 2005).

Verschiedene Indizien in der vorliegenden Arbeit sprechen dafür, dass sich der Zusammenhang zwischen dem soziopositiven Verhalten und dem Endoparasitenbefall über *social support* erklären lässt. Als erstes muss allerdings die Frage nach Ursache und Wirkung geklärt werden, dass heißt, ob das Sozialverhalten den Endoparasitenbefall beeinflusst und nicht der Endoparasitenbefall für Unterschiede im Verhalten verantwortlich ist. Dafür muss ausgeschlossen werden, dass Tiere mit einem hohen Parasitenbefall von ihren Artgenossen gemieden werden und dadurch in wenig soziopositive Interaktionen involviert sind. Dass bereits das soziopositive Verhalten in einer sehr frühen Entwicklungsphase mit dem Endoparasitenbefall zu einem wesentlich späteren Zeitpunkt korreliert, weist auf eine mögliche kausale Beziehung zwischen dem soziopositiven Verhalten und dem Endoparasitenbefall hin. Bereits zu einem sehr frühen Zeitpunkt im Leben der Tiere scheint das soziopositive Verhalten mit Artgenossen weit reichende Folgen auf die spätere körperliche Verfassung zu haben.

Zu einem späteren Zeitpunkt (17-22 Wochen nach Nestverlassen) zeigte sich dagegen kein Zusammenhang mehr zwischen den soziopositiven Interaktionen mit Artgenossen und dem Endoparasitenbefall. Das deutet daraufhin, dass die Tiere hauptsächlich während der sehr frühen Jungtierentwicklung sensitiv auf soziale Interaktionen mit Artgenossen reagieren und diese auch einen großen Einfluss auf ihre zukünftige Entwicklung haben können.

Eine zweite notwendige Voraussetzung für *social support* ist die Anwesenheit von Bindungspartnern. In bisherigen Studien wird beschrieben, dass *social support* nur durch die Anwesenheit bestimmter Bindungspartner wie z.B. Familie, Freunde oder Paarungspartner hervorgerufen wird (z.B. Henry & Stephens, 1977; Kirschbaum et al., 1995; Steptoe, 2000; Miyazaki et al., 2003). Diese Voraussetzung der Anwesenheit von Bindungspartnern ist in der vorliegenden Studie erfüllt. Hier agierten vor allem die Mutter und die Wurfgeschwister als

Bindungspartner. Tiere, die bereits zu einem frühen Zeitpunkt im Leben viel soziopositiven Kontakt zu ihrer Mutter und ihren Wurfgeschwistern hatten, waren im Herbst weniger stark mit Endoparasiten befallen. Dieser Befund unterstreicht die wichtige Rolle von vor allem Mutter-Kind-Beziehungen und Geschwister-Geschwister-Interaktionen auf die frühe Entwicklung von Tieren. Bei Rhesus-Affen (*Macaca mulatta*) beispielsweise ist die Mutter-Kind-Beziehung entscheidend für die Entwicklung der Tiere. Jungtiere, die von ihrer Mutter kurz nach der Geburt getrennt und alleine gehalten wurden, zeigten später abnormales Verhalten und extreme Aggressionen gegenüber sich selbst und Artgenossen (Harlow & Harlow, 1962). Obwohl bei Wildkaninchen die Mutter generell wenig Fürsorgeverhalten zeigt, hat ihre Anwesenheit anscheinend ebenso einen positiven Einfluss auf die Entwicklung und den Gesundheitszustand der Jungtiere wie die Anwesenheit von Wurfgeschwistern. Dieser positive Effekt der Anwesenheit von Wurfgeschwistern konnte bereits in einer früheren Arbeit an der hiesigen Population nachgewiesen werden. Dabei waren Tiere mit weiblichen Wurfgeschwistern in der Gruppe im Winter häufiger in soziopositive Interaktionen involviert und begannen im Frühjahr signifikant früher mit der Reproduktion, was sich wiederum vorteilhaft auf die Überlebenschancen ihrer Jungtiere auswirken kann (Rödel et al., 2008d).

Ein drittes Indiz, welches für *social support* als Mechanismus spricht, sind die stress-reduzierenden Effekte des soziopositiven Verhaltens. Tiere mit vielen soziopositiven Interaktionen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen wiesen im Mittel eine niedrigere, altersunabhängige Serum-Corticosteronkonzentration im Juli/August, sowie niedrigere Nebennierenmassen im Herbst auf, welche ein Maß für die individuelle Stressbelastung darstellen (Selye, 1976; Archer, 1979; von Holst, 1998). Auch hier hat das soziopositive Verhalten mit Artgenossen zu einem frühen Zeitpunkt sowohl kurzfristige als auch längerfristige (bis zu 6 Monate) Auswirkungen auf die individuelle Stressbelastung der Tiere. Soziale Interaktionen mit Artgenossen in der frühen Jungtierentwicklung scheinen demnach einen prägenden Einfluss auf die Körperkondition der jungen Wildkaninchen zu haben.

Entgegen den Erwartungen wurde kein Zusammenhang zwischen der individuellen Stressbelastung und dem Endoparasitenbefall der Tiere gefunden. Auch konnte kein Einfluss der agonistischen Verhaltensweisen auf den Endoparasitenbefall nachgewiesen werden, obgleich in der Literatur belegt wird, dass sich aggressive Auseinandersetzungen mit Artgenossen negativ auf die Physiologie der Tiere auswirken (Selye, 1976; von Holst, 1998; Bartolomucci, 2007; McEwen, 2008). Sozialer Stress oder psychosozialer Stress wird

beschrieben als der Status eines Tieres, in welchem Interaktionen mit Artgenossen zentralnervöse Prozesse auslösen können, welche wiederum physiologische Reaktionen induzieren, die langfristig schädliche Auswirkungen auf die Vitalität des Tieres haben können (Selye, 1976; von Holst, 1998). Dies konnte in einigen Studien unter anderem an Laborratten, Meerschweinchen und Tupajas (*Tupaia belangeri*) gezeigt werden (Sachser et al., 1994; Kaiser et al., 2003b; von Holst, 1998).

Bei Wildkaninchen, die in sozialen Gruppen mit linearer Dominanzhierarchie leben, spielen agonistische Verhaltensweisen eine wichtige Rolle. Die Etablierung der Dominanzhierarchie erfolgt über aggressive Interaktionen, sowohl zwischen den Männchen als auch den Weibchen. Tiere, mit einem hohen sozialen Rang haben besseren Zugang zu Ressourcen wie Nahrung, Paarungspartnern und Baue. Weiterhin sind beispielsweise ein niedriger sozialer Rang und die damit verbundene empfangene Agonistik von höherrangigen Tieren auch mit einer höheren Stressbelastung korreliert. In der vorliegenden Studie wurden allerdings nur Jungtiere zu einem relativ frühen Zeitpunkt, in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen, untersucht. Ein Einfluss agonistischer Verhaltensweisen auf den Endoparasitenbefall ließ sich nicht nachweisen. Dies könnte daran liegen, dass die Jungtiere in diesem frühen Alter generell in wenig agonistische Interaktionen involviert sind. Von den Adulttieren werden die Jungtiere noch nicht als Konkurrenten um Ressourcen wahrgenommen und zwischen den Jungtieren wird meistens noch Spielverhalten gezeigt (Scherbel, 2004; Bruchner, 2005). In Studien an dieser Population konnte bereits gezeigt werden, dass agonistische Interaktionen zwischen Adulttieren und Jungtieren erst zum Ende der Vegetationsperiode im Herbst zunehmen (von Holst, 1998). Früh in der Reproduktionssaison geborene Jungtiere erreichen im Herbst die Geschlechtsreife und integrieren sich in die sozialen Gruppen. Dabei wandern die Jungtiere, vor allem Männchen, von der Geburtsgruppe in andere Gruppen ab und werden von den dort residenten Männchen und Weibchen vertrieben (Künkele & von Holst, 1996; von Holst, 1998).

#### *Geschlechtsspezifische Unterschiede und Abwanderungsverhalten*

In der Literatur werden verschiedenen Ursachen für geschlechtsspezifische Unterschiede im Parasitenbefall diskutiert. Neben genetischen Komponenten und Größendimorphismus werden vor allem Geschlechtssteroidhormone für eine höhere Anfälligkeit von Männchen für parasitäre Erkrankungen verantwortlich gemacht (Klein, 2000). Häufig wird eine immunsuppressive Wirkung der Androgene als Ursache für die höhere Krankheitsanfälligkeit diskutiert. Des Weiteren können sie auch das Aggression- und Abwanderungsverhalten der

Männchen beeinflussen, was wiederum erhöhten energetischen Aufwand bedeuten kann (Klein, 2000).

Größendimorphismus wird in viele Studien als Grund für geschlechtsspezifische Unterschiede im Parasitenbefall genannt, da Männchen aufgrund ihres größeren Körpervolumens mehr Endoparasiten beherbergen können (Bundy, 1988; Moore & Wilson, 2002). Beim Wildkaninchen liegt allerdings kein Größendimorphismus zwischen Männchen und Weibchen vor und kann somit als Grund für die geschlechtsspezifischen Unterschiede im Gesamtnematodenbefall und im Befall mit *P. ambiguus* ausgeschlossen werden.

Ein Parameter, der für die geschlechtsspezifischen Unterschiede im Wurmbefall in der vorliegenden Studie verantwortlich sein könnte, ist die Abwanderung aus der Geburtsgruppe. Abwanderung (*natal dispersal*) aus der Geburtsgruppe ist ein häufiges Phänomen bei sozialen, in Gruppen lebenden Säugetieren und tritt vor allem bei jungen Männchen auf und dient offensichtlich der Inzuchtvermeidung und Paarungspartnersuche (Greenwood, 1980; Europäischer Dachs (*Meles meles*): Woodroffe et al., 1993; Gibbons (*Hylobates lar*): Brockelmann et al., 1998; San Joaquin Fuchs (*Vulpes macrotis mutica*): Koopman et al., 2000). Diese Abwanderungen sind mit hohen Kosten verbunden, zum einen durch ein erhöhtes Prädationsrisiko, zum anderen auch durch hohen energetischen Aufwand aufgrund von Auseinandersetzungen mit den residenten Tieren der neuen Territorien (Greenwood, 1980). Diese Kosten können sich negativ auf die Körperkondition der Tiere auswirken und somit auch die Anfälligkeit gegenüber Infektionen und parasitären Erkrankungen erhöhen.

Der in der vorliegenden Studie nachgewiesene negative Einfluss des prozentualen Aufenthaltes in der Geburtsgruppe in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen auf den Gesamtnematodenbefall ist sicherlich ein Indiz für eine mögliche spätere Abwanderung der Tiere in neue Gruppen. Auch zu einem späteren Zeitfenster konnte der negative Einfluss des Aufenthaltes in der Geburtsgruppe auf den Gesamtnematodenbefall nachgewiesen werden. Es konnten jedoch noch keine geschlechtsspezifischen Unterschiede hinsichtlich des Abwanderungsverhaltens in sowohl dem frühen (1-8 Wochen nach Nestverlassen) als auch einem späteren Zeitfenster (17-22 Wochen) nachgewiesen werden. Obgleich sich in diesen beiden Zeitfenstern keine Unterschiede im Abwanderungsverhalten zwischen Männchen und Weibchen zeigen ließen, ist nicht auszuschließen dass zum Zeitpunkt der Erhebung der parasitologischen Daten die Männchen aus den Geburtsgruppen abgewandert waren und so der höhere Endoparasitenbefall der Männchen zu erklären ist.

*Einfluss maternaler Charakteristika*

Ein Einfluss des sozialen Rangs der Mutter und der Körpermasse der Jungtiere im Nest auf den Endoparasitenbefall konnte in dieser Studie nicht nachgewiesen werden. Bei Wildkaninchen kann sowohl ein hoher sozialer Rang der Mutter als auch eine höhere Geburtsmasse das Körperwachstum und somit die Überlebenswahrscheinlichkeit der Jungtiere positiv beeinflussen (von Holst et al., 1999; Rödel et al., 2004; 2008a). Vermutlich wurden derartige mögliche Zusammenhänge in dieser Studie überdeckt, da die im Herbst auf Endoparasiten untersuchten Tiere zu 80% von dominanten und subdominanten Müttern abstammten. Nur wenige Tiere von rangniedrigen Weibchen hatten bis zum Herbst überlebt und sind somit in die Analysen eingegangen.

#### 4.4 Interaktion zwischen abiotischer und sozialer Umwelt und der Einfluss auf den Endoparasitenbefall

Es zeigte sich keine Interaktion zwischen dem Anteil an Regentagen und dem soziopositiven Verhalten in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen und dem Endoparasitenbefall im Herbst. Beide Faktoren beeinflussen somit unabhängig voneinander den Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen im Herbst. Vergleicht man die Steigungen der Regressionsgeraden zwischen dem Anteil an Regentagen (%) mit dem Befall mit *P. ambiguus* und dem soziopositiven Verhalten mit *P. ambiguus*, so zeigten sich entgegengesetzte, aber ähnlich starke Zusammenhänge, (Steigungen der Regressionsgeraden von Regen und Befall mit *P. ambiguus*:  $2,69 \pm 1,13$  SE, Abb. 22 und von soziopositiven Verhalten und Befall mit *P. ambiguus*:  $-2,02 \pm 0,99$  SE, Abb. 30).

Aufgrund der bereits erwähnten *stress-buffering*-Hypothese von *social support* sollte ein Effekt des soziopositiven Verhaltens auf den Endoparasitenbefall nur dann gegeben sein, wenn negative äußere Stressoren auf das Tier einwirken. Das eine solche Interaktion zwischen Regen und soziopositiven Verhalten den Endoparasitenbefall nicht beeinflusst, spricht eher dafür dass sich *social support* kontinuierlich, dass heißt unabhängig von äußeren Stressoren, positiv auf die Tiere auswirkt (*main-effect*-Modell). Einen möglichen Erklärungsansatz liefern Cohen & Syme (1985). Sie gehen davon aus, dass direkte Effekte (*main-effects*) von *social support* auftreten, sofern dieser ein Maß für die soziale Integration in das soziale Netzwerk der Gruppe oder Population darstellt. Die soziale Integration in eine Gruppe spielt bei Wildkaninchen eine wichtige Rolle für die Entwicklung und das spätere Überleben im Winter (Khaschei, 1992; Bora, 1995; von Holst, 1998). Von daher könnten viele soziopositive Interaktionen mit Artgenossen ein Maß dafür sein, wie gut die Tiere in eine Gruppe integriert sind, unabhängig davon wie stark die individuelle Stressbelastung der Tiere ist.

Generell scheint sich bei Säugetieren das für jedes Individuum charakteristische soziale Verhalten nicht starr zu entwickeln. Befunde an Hausmeerschweinchen (*Cavia aparea*) weisen auf die Pubertätsphase als entscheidenden Lebensabschnitt hin, in welcher für das Zusammenleben wesentliche soziale Fähigkeiten erworben werden. Offensichtlich existiert eine kausale Beziehung zwischen den sozialen Erfahrungen während der Pubertät, dem aggressiven Verhalten im späteren Leben sowie dem Ausmaß hormoneller Stressreaktionen bei der Begegnung mit unbekanntem Artgenossen (Sachser & Lick, 1991; Sachser et al., 1994; Kaiser et al., 2003b).



## 4.5 Implikationen

Die in der vorliegenden Studie nachgewiesenen Effekte von Wetterfaktoren und sozialer Umwelt auf den Endoparasitenbefall können weit reichende Implikationen auf die Fitness der Tiere haben. In einigen Studien konnte bereits ein negativer Zusammenhang zwischen dem Endoparasitenbefall und der Überlebenswahrscheinlichkeit während der Jungtierphase, aber auch längerfristig auf die Körperkondition und die Fekundität von Tieren gezeigt werden. (Kreuder et al., 2003; Newey et al., 2005; Hakkarainen et al., 2007; Vandegrift et al., 2008). Dass abiotische und auch soziale Faktoren aus der frühen Jungtierentwicklung langfristig die Körperkondition aber auch Reproduktionserfolg und Lebenspanne beeinflussen, ist bereits aus anderen Studien bekannt (Albon et al., 1987; Forchhammer et al., 2001; Nussey et al., 2007; Descamps et al., 2008). Der Befall mit Parasiten könnte ein wichtiger Mechanismus sein, der diese langfristigen Auswirkungen auf die Körperkondition der Tiere bewirkt.

## 5 Zusammenfassung

In der vorliegenden Studie sollte untersucht werden, inwieweit abiotische und soziale Faktoren in der frühen Jungtierentwicklung den Endoparasitenbefall juveniler Wildkaninchen (*Oryctolagus cuniculus*) im Herbst beeinflussen. Dabei wurden im ersten Teil der Arbeit abiotische Parameter, wie der prozentuale Anteil an Regentagen in den ersten Wochen, nachdem die Kaninchen das Nest verlassen haben, auf den Befall mit verschiedenen Nematoden des Magen-Darm-Trakts sowie auf die Anzahl an Oozysten im Kot untersucht. Im zweiten Teil der Arbeit wurde weiterhin der Einfluss von sozialen Interaktionen mit Artgenossen auf den Endoparasitenbefall getestet.

Die Studie wurde 2006 bis 2008 an einer unter semi-natürlichen Bedingungen lebenden Population von Europäischen Wildkaninchen durchgeführt. Die Entwicklung der Tiere wurden durch individuelle Markierung von Geburt an erfasst und mittels Verhaltensbeobachtungen die sozialen Interaktionen mit Artgenossen aufgenommen. Zum Ende der Vegetationsperiode im Herbst wurden die Jungtiere getötet und anschließend der Befall mit Endoparasiten im Magen-Darm-Trakt sowie im Kot quantifiziert.

Drei verschiedene Nematodenarten konnten im Magen-Darm-Trakt nachgewiesen werden: der Rote Magenwurm *Graphidium strigosum*, der Haarstrongylid *Trichostrongylus retortaeformis* und der Pfiemenschwanz *Passalurus ambiguus*. Weiterhin konnten im Kot Oozysten von Kokzidien der Gattung *Eimeria* nachgewiesen werden, welche noch näher spezifiziert wurden in Oozysten von in der Leber vorkommenden *Eimeria stiedai* und Oozysten von im Darm lebenden *Eimeria*-Arten.

Bei allen Endoparasiten ließ sich eine Altersabhängigkeit nachweisen, wobei bei *G. strigosum* und *P. ambiguus* die älteren Tiere einen höheren Befall aufwiesen im Gegensatz zu *T. retortaeformis* und den Oozysten im Kot, mit denen jüngere Tiere stärker belastet waren.

Es zeigten sich deutliche Effekte der abiotischen Umwelt auf den Endoparasitenbefall der Tiere. Dabei war der prozentuale Anteil an Regentagen in den ersten acht Wochen nach Nestverlassen positiv korreliert mit dem Befall an Endoparasiten, wobei bei den Oozysten im Kot nur der Regen bei Temperaturen unter 10°C einen Einfluss hatte.

Eine negative Korrelation konnte zwischen den soziopositiven Interaktionen mit Artgenossen und sowohl dem Gesamtnematodenbefall als auch dem Befall mit *P. ambiguus* nachgewiesen werden: Tiere mit vielen soziopositiven Interaktionen mit Artgenossen in der frühen Jungtierentwicklung hatten eine geringere Wurmbelastung im Herbst. Hervorgerufen wurde dieser Effekt vor allem durch Interaktionen mit der Mutter und Wurfgeschwistern. Dieses

Phänomen lässt den Schluss zu, dass durch *social support* mit Bindungspartnern die Endoparasitenbelastung der Jungtiere reduziert wird. Dafür spricht auch, dass viele soziopositive Interaktionen eine geringere Stressbelastung für die Tiere bedeuten.

Zusammenfassend lässt sich sagen: Sowohl abiotische als auch soziale Umweltfaktoren bereits in der frühen Jungtierphase beeinflussen längerfristig die Parasitenbelastung der Tiere, was entscheidend für deren Überlebenswahrscheinlichkeit und Reproduktionserfolg sein kann.

## 6 Summary

The aim of this study was to investigate the impact of abiotic factors and the social environment during early development on endoparasite load in juvenile European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). Therefore, I analysed the effects of weather conditions, i.e. the percentage of rainy days during the first weeks after emergence above ground, on infestation with gastro-intestinal nematodes and coccidial oocysts in the faeces. Furthermore, I tested the impact of social interactions with conspecifics on endoparasite load.

The study was conducted on a population of European rabbits living under semi-natural conditions during a three year period from 2006 to 2008. The animals were individually marked to observe their development. All social interactions with conspecifics and spatial behaviour were recorded by behavioural observations. All focal animals were sacrificed at the end of the vegetation period and subsequently the infestation with gastro-intestinal nematodes and oocysts in the faeces was quantified.

Three different species of nematodes were identified in the gastro-intestinal-tract: *Graphidium strigosum*, *Trichostrongylus retortaeformis* and *Passalurus ambiguus*. Furthermore I could detect coccidial oocysts from the genus *Eimeria* in the faeces of the European rabbits, which were classified into liver coccidia *Eimeria stiedai* and different *Eimeria* species from the gut.

The endoparasite load of the juveniles was age-dependent: *G. strigosum* and *P. ambiguus* were mainly present in older juveniles compared to younger ones, whereas infestation with *T. retortaeformis* and coccidial oocysts was higher in younger individuals.

The percentage of rainy days during the first 8 weeks after the first emergence above ground was positively correlated with nematode infestation, whereas an influence of rain on oocyst numbers (in the faeces) was only observed at temperatures below 10°C.

Animals with a higher amount of positive social interactions with conspecifics during the first 8 weeks exhibited less infestation with nematodes, which was observed especially in *P. ambiguus* at the end of the vegetation period. This effect was mainly caused due to social interactions with the mother and litter siblings. This phenomenon leads to the conclusion that social support by bonding partners reduces endoparasite infestation and this is further supported by the fact that the more positive social interactions the focal animals show with conspecifics the lower is the stress response (serum-corticosteron concentration, mass of the adrenal glands).

In conclusion, the abiotic factors as well as the social environment during the early development of an individual can cause long-term consequences on endoparasite load of

juvenile European rabbits. This may have strong implications for survival probability and fecundity of these animals.

## 7 Literaturverzeichnis

- Abdel-Ghaffar, F., Marzouk, M., Ashour, M.B., & Mosaad, M.N.** 1990: Effects of *Eimeria labbeana* and *E. stiedai* infection on the activity of some enzymes in the serum and liver of their hosts. *Parasitological Research*, **76**, 440-443.
- Albon, S.D., Clutton-Brock, T.H. & Guinness, F.E.** 1987. Early development and population dynamics in red deer II. Density-independent effects and cohort variation. *Journal of Animal Ecology*, **56**, 69-81.
- Anderson, R.M.** 1977. The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology*, **76**, 119-157.
- Anderson, R.M. & May, R.M.** 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 219-247.
- Anestis, S.F., Bribiescas, R.G. & Hasselschwert, D.L.** 2006. Age, rank, and personality effects on the cortisol sedation stress response in young chimpanzees. *Physiology & Behavior*, **89**, 287-294.
- Archer, J.** 1979. *Animals under Stress*. Baltimore, Maryland: University Park Press.
- Barrett, L. & Henzi, S.P.** 2002. Constraints on relationship formation among female primates. *Behaviour*, **139**, 263-289.
- Barthe, P.L. & Desauilles, P.A.** 1971. Comparison of adrenocorticotrophic effect of a synthetic depot corticotrophin in normal, dexamethasone-blocked and hypophysectomised rats. *Hormones*, **2**, 327-337.
- Bartolomucci, A.** 2007. Social stress, immune function and disease in rodents. *Frontiers in Neuroendocrinology*, **28**, 28-49.
- Bates, D.** 2005. Fitting linear mixed models in R. *R News*, **5**, 27-39.
- Bautista, A., Drummond, H., Martinez-Gomez, M. & Hudson, R.** 2003. Thermal benefits of sibling presence in the newborn rabbit. *Developmental Psychobiology*, **43**, 208-215.

- Bertolino, S., Wauters, L.A., De Bruyn, L. & Canestri-Trotti, G.** 2003. Prevalence of coccidia (Protozoa) in red squirrels (*Sciurus vulgaris*): effects of host phenotype and environmental factors. *Oecologia*, **137**, 286-296.
- Boag, B.** 1988. Observations on the seasonal incidence of Myxomatosis and its interactions with helminth parasites in the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Wildlife Diseases*, **24**, 450-455.
- Boag, B., Lello, J., Fenton, A., Tompkins, D.M. & Hudson, P.J.** 2001. Patterns of parasite aggregation in the wild European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *International Journal of Parasitology*, **31**, 1421-1428.
- Bora, A.** 1995. *Sozialisation und deren Einfluss auf die Mortalität von Jungkaninchen Oryctolagus cuniculus L.*. Diplomarbeit, Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth.
- Brockelmann, W.Y., Reichard, U., Treesucon, U. & Raemaekers, J.J.** 1998. Dispersal, pair formation and social structure in gibbons (*Hylobates lar*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **42**, 329-339.
- Bruchner, B.** 2005. *Raumnutzung und Sozialverhalten subadulter Europäischer Wildkaninchen (Oryctolagus cuniculus L.)*. Diplomarbeit, Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth.
- Bundy, D.A.P.** 1988. Sexual effects on parasite infection: Gender-dependent patterns of infection and disease. *Parasitology Today*, **4**, 186-189.
- Caruso, S. & Siracusa, A.M.** 2001. Factors affecting the abundance of wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) in agro-ecosystems of the Mount Etna Park. *Hystrix*, **12**, 45-49.
- Cattadori, I.M., Boag, B., Bjornstad, O.N., Cornell, S.J. & Hudson, P.J.** 2005. Peak shift and epidemiology in a seasonal host-nematode system. *Proceedings of the Royal Society London B*, **272**, 1163-1169.
- Cattadori, I.M., Albert, R. & Boag, B.** 2007. Variation in host susceptibility and infectiousness generated by co-infection: the myxoma – *Trichostrongylus retortaeformis* case in wild rabbits. *Journal of the Royal Society Interface*, **4**, 831-840.

- Cohen, S. & Syme, S.L.** 1985. Issues in the study and application of social support. In: *Social support and health* (Ed. By Cohen, S. & Syme, S.L.), pp. 3-22. San Francisco: Academic Press.
- Cornell, S.J., Bjornstad, O.N., Cattadori, I.M., Boag, B. & Hudson, P.J.** 2008. Seasonality, cohort-dependence and the development of immunity in a natural host-nematode system. *Proceedings of the Royal Society London B*, **275**, 511-518.
- Coulson, T., Milner-Gulland, E.J. & Clutton-Brock, T.** 2000. The relative roles of density and climatic variation on population dynamics and fecundity rates in three contrasting ungulate species. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, **267**, 1771-1779.
- Coulson, T., Catchpole, E.A., Albon, S.D., Morgan, B.J.T., Pemberton, J.M., Clutton-Brock, T.H., Crawley, M.J. & Grenfell, B.T.** 2001. Age, sex, density, winter weather, and population crashes in Soay sheep. *Science*, **292**, 1528-1531.
- Cowan, P.E., Heath, D.D. & Stankiewicz, M.** 2002. Effects of season, age, and sex on infection with endoparasites of brushtail possums, *Trichosurus vulpecula*, from a forest/farmland site, lower North Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, **29**, 161-169.
- Dean, A. & Lin, N.** 1977. The stress-buffering role of social support. *The Journal of Nervous and Mental Disease*, **165**, 403-417.
- Descamps, S., Boutin, S., Berteaux, D., McAdam, A.G. & Gallaïrd, J.M.** 2008. Cohort effects in red squirrels: the influence of density, food abundance and temperature on future survival and reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 305-314.
- Dunsmore, J.D. & Dudzinski, K.L.** 1968. Relationship of numbers of nematode parasites in wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.), to host sex, age, and season. *Journal of Parasitology*, **54**, 462-474.
- Eira, C., Torres, J., Miquel, J. & Vingada, J.** 2007. The helminth parasites of the wild rabbit *Oryctolagus cuniculus* and their effect on host condition in Dunas de Mira, Portugal. *Journal of Helminthology*, **81**, 239-246.



- Else, K.J.** 2005. Have gastrointestinal nematodes outwitted the immune system? *Parasite Immunology*, **27**, 407-415.
- Faraway, J.J.** 2006. *Extending the linear model with R: Generalized linear, mixed effects and nonparametric regression models*. Boca Raton, London, New York: Chapman & Hall.
- Faulborn, L.B., Fenske, M., Pitzel, L. & König, A.** 1979. Effects of an intravenous injection of tetracosactid on plasma corticosteroid and testosterone levels in unstressed male rabbits. *Acta Endocrinologia*, **91**, 511-518.
- Filz, A.** 1998. *Wintermortalität subadulter Europäischer Wildkaninchen, Oryctolagus cuniculus, bei niedriger Populationsdichte*. Diplomarbeit, Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth.
- Forchhammer, M.C., Clutton-Brock, T.H., Lindström, J. & Albon, S.D.** 2001. Climate and population density induce long-term cohort variation in a northern ungulate. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 721-729.
- Foronda, P.R., Figueruelo, E.O., Ortega, A.R., Abreu, N.A. & Casanova, J.C.** 2005. Parasite (viruses, coccidia and helminths) of the wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) introduced to Canary Island from Iberian Peninsula. *Acta Parasitologica*, **50**, 80-84.
- Foster, L.B. & Dunn, R.T.** 1974. Single-antibody technique for radioimmunoassay of cortisol in unextracted serum or plasma. *Clinical Chemistry*, **20**, 365-368.
- Gallazzi, D.** 1977. Cyclical variations in the excretion of intestinal coccidial oocytes in the rabbit. *Folia veterinaria Latina*, **7**, 371-380.
- Gershwin, M.E., Richard, B.S. & Hurley, L.S.** 1985. *Nutrition and immunology*. London: Academic Press
- Gordon, H. & Whitlock, H.** 1939. A new technique for counting nematode eggs in sheep faeces. *Journal of the Council for Scientific and Industrial Research (Australia)*, **12**, 50-52.
- Greenwood, P.J.** 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour*, **28**, 1140-1162.

- Gust, D.A., Gordon, T.P. Wilson, M.E., Brodie, A.R., Ahmed-Ansari, A. & McClure, H.M.** 1996. Group formation of female pigtail macaques (*Macaca nemestria*). *American Journal of Primatology*, **39**, 263-273.
- Hagen, K.W.** 1958. The effects of age and temperature on the survival of oocysts of *Eimeria stiedai*. *American Journal of Veterinary Research*, **19**, 1013-1014.
- Hakkarainen, H., Huhta, E., Koskela, E., Mappes, T., Soveri, T. & Suorsa, P.** 2007. *Eimeria*-parasites are associated with a lowered mother's and offspring's body condition in island and mainland populations of the bank vole. *Parasitology*, **134**, 23-31.
- Harlow, H.F. & Harlow, M.K.** 1962. Social deprivation in monkeys. *Scientific American*, **207**, 136-146.
- Hennessy, M.B., Hornschuh, G., Kaiser, S. & Sachser, N.** 2005. Cortisol responses and social buffering: a study throughout life span. *Hormones and Behavior*, **49**, 383-390.
- Henry, J.P. & Stephens, P.M.** 1977. *Stress, health, and the social environment*. New York, Heidelberg, Berlin: Springer-Verlag.
- Henry, J.P.** 1982. The relation of social to biological processes in disease. *Social science and Medicine*, **16**, 369-380.
- Hobbs, R.P., Twigg, L.E., Elliot, A.D. & Wheeler, A.G.** 1999a. Evaluation of the association of parasitism with mortality of wild European rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Southwestern Australia. *Journal of Parasitology*, **85**, 803-808.
- Hobbs, R.P., Twigg, L.E., Elliot, A.D. & Wheeler, A.G.** 1999b. Factors influencing the fecal egg and oocyst counts of parasites of wild European rabbits *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Southern Western Australia. *Journal of Parasitology*, **85**, 796-802.
- Horrocks, J. & Hunte, W.** 1983. Maternal rank and offspring in vervet monkeys: an appraisal of the mechanisms of rank acquisition. *Animal Behaviour*, **31**, 772-782.
- Hudson, P.J., Newborn, D. & Dobson, A.P.** 1992. Regulation and stability of a free-living host-parasite systems *Trichostrongylus tenuis* in red grouse in monitoring and parasite reduction experiments. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 477-486.

- Hudson, R. & Trillmich, F.** 2008. Sibling competition and cooperation in mammals: challenges, developments and prospects. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **62**, 299-307.
- Irvine, R.J.** 2006. Parasites and the dynamics of wild mammal populations. *Animal Science*, **82**, 775-781.
- Jacobson, A.R., Provenzale, A., von Hardenberg, A., Bassano, B. & Festa-Bianchet, M.** 2004. Climate forcing and density dependence in a mountain ungulate population. *Ecology*, **85**, 1598-1610.
- Kaiser, S., Kirtzeck, M., Hornschuh, G. & Sachser, N.** 2003a. Sex-specific differences in social support – a study in female guinea pigs. *Physiology & Behavior*, **79**, 297-303.
- Kaiser, S., Kruijver, F.P.M., Straub, R.H., Sachser, N. & Swaab, D.F.** 2003b. Early social stress in male guinea pigs changes social behaviour, and autonomic and neuroendocrine functions. *Journal of Neuroendocrinology*, **15**, 761-769.
- Kappauf, T.** 1993. *Wintermortalität subadulter Europäischer Wildkaninchen (Oryctolagus cuniculus L.) – Einfluß von Gruppenintegration, Immunstatus und Parasitenbefall.* Diplomarbeit, Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth.
- Kawachi, I. & Berkman, L.F.** 2001. Social ties and mental health. *Journal of Urban Health: Bulletin of the New York Academy of Medicine*, **78**, 458-467.
- Kessel, J.F. & Jankiewicz, H.A.** 1931. Species differentiation of the coccidia of the domestic rabbit based on a study of oocysts. **14**, 304-324.
- Khaschei, M.** 1992. *Gruppenintegration, Immunstatus und Wintermortalität subadulter Europäischer Wildkaninchen (Oryctolagus cuniculus L.).* Diplomarbeit, Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth.
- Kirschbaum, C. Klauer, T., Filipp, S.H. & Hellhammer, D.H.** 1995. Sex-specific effects of social support on cortisol and subjective responses to acute psychosocial stress. *Psychosomatic Medicine*, **57**, 23-31.
- Klein, S.L.** 2000. The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behavior. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **24**, 627-638.

- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopsterb, H., De Jong, I.C. Ruis, M.A.W. & Blokhuis, H.J.** 1999. Coping styles in animals: current status in behaviour and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, **23**, 925-935.
- Koopman, M.E., Cypher, B.L. & Scrivner, J.H.** 2000. Dispersal patterns of San Joaquin kit foxes (*Vulpes macrotis mutica*). *Journal of Mammology*, **81**, 213-222.
- Kotlan, A. & Pellerdy, L.** 1948. A survey of the species of Eimeria occurring in the domestic rabbit. *Acta veterinaria Hungarica*, **1**, 93-97.
- Kötsche, W. & Gottschalk, C.** 1990. *Krankheiten der Kaninchen und Hasen*. Jena: Gustav-Fischer-Verlag.
- Kreuder, C., Miller, M.A., Jessup, D.A., Lowenstine, L.J., Harris, M.D., Ames, J.A., Carpenter, T.E., Conraqd, P.A. & Mazet, J.A.K.** 2003. Patterns of mortality in southern sea otters (*Enhydra lutris nereis*) from 1998-2001. *Journal of Wildlife Diseases*, **39**, 495-509.
- Künkele, J. von Holst, D.** 1996. Natal dispersal in the European wild rabbit. *Animal Behaviour*, **51**, 1047-1059.
- Lello, J., Boag, B., Fenton, A., Stevenson, I.R. & Hudson, P.J.** 2004. Competition and mutualism among gut helminths of a mammalian host. *Nature*, **428**, 840-844.
- Licois, D., Coudert, P., Drouet-Viard, F. & Boivin, M.** 1995. *Eimeria magna*: Pathogenicity, immunogenicity and selection of a precocious line. *Veterinary Parasitology*, **60**, 27-35.
- Lindström, J.** 1999. Early development and fitness in birds and mammals. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 343-348.
- Lloyd, S.** 1996. Environmental influences on host immunity. In: *Ecology of infectious diseases in natural populations* (Ed. By Grenfell, B.T. & Dobson, A.P.), pp. 327-361, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Lochmiller, R.L. & Deerenberg, C.** 2000. Trade-offs in evolutionary immunology: Just what is the cost of immunity? *OIKOS*, **88**, 87-98.

- Loison, A. & Langvatn, R.** 1998. Short- and long-term effects of winter and spring weather on growth and survival of red deer in Norway. *Oecologia*, **116**, 489-500.
- Long, P.L.** 1973. Pathology and pathogenicity of coccidial infections. In: *The coccidia* Eimeria, Isospora, Toxoplasma, and related genera (Ed. by Hammond, D.M.) pp. 482, London: University Park Press, Baltimore, Butterworth & Co. (Publishers) Ltd.
- Lucius, R. & Loos-Frank, B.** 2008. *Biologie von Parasiten*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Lummaa, V. & Clutton-Brock, T.** 2002. Early development, survival, and reproduction in humans. *Trends in Ecology & Evolution*, **17**, 141-147.
- Martin, P. & Bateson, P.** 1986. *Measuring behaviour*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- May, R.M. & Anderson, R.M.** 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**, 249-267.
- McEwen, B.S.** 2008. Central effects of stress hormones in health and diseases: Understanding the protective and damaging effects of stress and stress mediators. *European Journal of Pharmacology*, **583**, 174-185.
- Mendl, M.** 1988. The effects of litter size on variation in mother-offspring relationships and behavioural and physical development in several mammalian species (principally rodents). *Journal of Zoology (London)*, **215**, 15-34.
- Metcalf, N.B. & Monaghan, P.** 2001. Compensation for a bad star: Grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 254-260.
- Miyazaki, T., Ishikawa, T., Iimori, H., Miki, A., Wenner, M., Fukunishi, I. & Kawamura, N.** 2003. Relationship between perceived social support and immune function. *Stress and Health*, **19**, 3-7.
- Møller, A.P., Christe, P., Erritzoe, J. & Mavarez, J.** 1998. Condition, disease and immune defence. *OIKOS*, **83**, 301-306.
- Moore, S.L. & Wilson, K.** 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science*, **297**, 2015-2018.

- Mykytowycz, R.** 1956. A survey of endoparasites of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.) in Australia. *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, **1**, 19-25.
- Mykytowycz, R.** 1958. Social behaviour of an experimental colony of wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), II. First breeding season. *C.S.I.R.O. Wildlife Research*, **3**, 7-25.
- Mykytowycz, R. & Fullagar, P.J.** 1973. Effects of social environment on reproduction in the rabbit, *Oryctolagus cuniculus* (L.). *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement*, **19**, 503-522.
- Newey, S., Shaw, D.J., Kirby, A., Montieth, P., Hudson, P.J. & Thirgood, S.J.** 2005. Prevalence, intensity and aggregation of intestinal parasites in mountain hares and their potential impact on population dynamics. *International Journal for Parasitology*, **35**, 367-373.
- Nussey, D.H., Kruuk, L.E.B., Morris, A. & Clutton-Brock, T.** 2007. Environmental conditions in early life influence ageing rates in a wild population of red deer. *Current Biology*, **17**, R1000-R1001.
- O'Connor, L.J., Walkden-Brwon, S.W. & Kahn, L.** 2006. Ecology of the free-living stages of major trichostrongylid parasites of sheep. *Veterinary Parasitology*, **142**, 1-15.
- Pellerdy, L.** 1953. Beiträge zur Kenntnis der Darmkokzidiose des Kaninchens. Die endogene Entwicklung von *Eimeria piriformis*. *Acta veterinaria Academiae Scientiarum Hungaricae*, **3**, 365-377.
- Pereira, M.E.** 1992. The development of dominance relations before puberty in cercopithecine societies. In: *Aggression and peacefulness in humans and other primates* (Ed. by Silverberg, J. & Gray, J.P.), pp. 117-149, Oxford: Oxford University Press.
- Portier, C., Festa-Bianchet, M., Gaillard, J.M., Jorgenson, J.T. & Yoccoz, N.G.** 1998. Effects of density and weather on survival of bighorn sheep lambs (*Ovis Canadensis*). *Journal of Zoology (London)*, **245**, 271-278.
- Power, M.J.** 1988. Stress-buffering effects of social support: a longitudinal study. *Motivation and Emotion*, **12**, 197-204.

- Rödel, H.G., Bora, A., Kaetzke, P., Khaschei, M., Hutzelmeyer, H: & von Holst, D.** 2004. Over-winter survival in subadult European rabbits: weather effects, density dependence, and the impact of individual characteristics. *Oecologia*, **140**, 566-576.
- Rödel, H.G., Monclús, R. & von Holst, D.** 2006. Behavioral styles in European rabbits: Social interactions and responses to experimental stressors. *Physiology & Behavior*, **89**, 180-188.
- Rödel, H.G., Bautista, A., García-Torres, E., Martínez-Gómez, M. & Hudson, R.** 2008a. Why do heavy littermates grow better than lighter ones? A study in wild and domestic European rabbits. *Physiology & Behavior*, **95**, 441-448.
- Rödel, H.G., Hudson, R. & von Holst, D.** 2008b. Optimal litter size for individual growth of European rabbit pups depends on their thermal environment. *Oecologia*, **150**, 677-689.
- Rödel, H.G., Prager, G., Stefanski, V., von Holst, D. & Hudson, R.** 2008c. Separating maternal and litter-size effects on early postnatal growth in two species of altricial small mammals. *Physiology & Behavior*, **93**, 826-834.
- Rödel, H.G., Starkloff, A., Bruchner, B. & von Holst, D.** 2008d. Social environment and reproduction in female European rabbits (*Oryctolagus cuniculus*): Benefits of the presence of litter sisters. *Journal of Comparative Psychology*, **122**, 73-83.
- Rödel, H.G., von Holst, D. & Kraus, C.** 2009. Family legacies: short- and long-term fitness consequences of early-life conditions in female European rabbits. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 789-797.
- Sachser, N.** 1986. Short-term responses of plasma norepinephrine, epinephrine, glucocorticoid and testosterone titers to social and non-social stressors in male guinea pigs of different social status. *Physiology & Behavior*, **39**, 11-20.
- Sachser, N. & Lick, C.** 1991. Social experience, behaviour, and stress in guinea pigs. *Physiology & Behavior*, **50**, 83-90.
- Sachser, N., Lick, C. & Stanzel, K.** 1994. The environment, hormones, and aggressive behaviour: a 5-year study in guinea pigs. *Psychoneuroendocrinology*, **19**, 697-707.
- Sachser, N.** 1998. Of domestic and wild guinea pigs: studies in sociophysiology, and social evolution. *Naturwissenschaften*, **85**, 307-317.

- Sachser, N., Dürschlag, M. & Hirzel, D.** 1998. Social relationship and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology*, **23**, 891-904.
- Schalk, G. & Forbes, M.R.** 1997. Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. *OIKOS*, **78**, 67-74.
- Scheiber, I.B.R., Weiß, B.M., Frigerio, D. & Kotrschal, K.** 2005. Active and passive social support in families of greylag geese (*Anser Anser*). *Behaviour*, **142**, 1535-1557.
- Scheiber, I.B.R., Kotrschal, K. & Weiß, B.M.** 2009. Benefits of family reunions: social support in secondary greylag goose families. *Hormones and Behavior*, **55**, 133-138.
- Scherbel, T.** 2004. *Die frühe Sozialisierungsphase juveniler Wildkaninchen*. Zulassungsarbeit, Lehrstuhl Tierphysiologie, Universität Bayreuth.
- Schradin, C. & Anzenberger, G.** 2003. Mothers, not fathers, determine the delayed onset of male carrying in Goeldi's monkey (*Gallimico goeldii*). *Journal of Human Evolution*, **45**, 389-399.
- Schradin, C. & Pillay, N.** 2005. The influence of the father on offspring development in the striped mouse. *Behavioural Ecology*, **16**, 450-455.
- Seeman, T.E.** 1996. Social ties and health: the benefits of social integration. *Annual Epidemiology*, **6**, 442-451.
- Seltmann, M.W., Ruf, T. & Rödel, H.G.** 2009. Effects of body mass and huddling on resting metabolic rates of post-weaned European rabbits under different simulated weather conditions. *Functional Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01581.x.
- Selye, H.** 1976. *The stress of life*. New York, St. Louis, San Francisco, London, Toronto: MacGraw-Hill Book Company.
- Shaw, D.J. & Dobson, A.P.** 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology*, **111**, 111-133.
- Sibilla, M.** 2008. *Endoparasiten beim Europäischen Wildkaninchen (Oryctolagus cuniculus L.) in Abhängigkeit von Alter, Geschlecht, Geburtsjahr, Sterbesaison, Wurfgröße und Sozialstatus des Muttertieres*. Dissertation, Veterinärmedizinische Universität Wien.



- Solomon, N.W. & Scott, M.E.** 1995. Nutritional status of host populations influences parasitic diseases. In: *Ecology of infectious diseases in natural populations* (Ed. by Grenfell, B.T. & Dobson, A.P.), pp. 101-114, Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Stephoe, A.** 2000. Stress, social support and cardiocascular activity over the working day. *International Journal of Psychophysiology*, **37**, 299-308.
- Stodart, E.** 1967a: Coccidiosis in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), at four sites in different climatic regions in eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, **16**, 69-85.
- Stodart, E.** 1967b: Coccidiosis in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), at four sites in different climatic regions in eastern Australia II. The relationship of oocysts output to climate and to some aspects of the rabbits physiology. *Australian Journal of Zoology*, **16**, 619-628.
- Stodart, E.** 1971: Coccidiosis in wild rabbits, *Oryctolagus cuniculus* (L.), at a site on the coastal plain in eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, **19**, 287-292.
- Stromberg, B.E.** 1997. Environmental factor influencing transmission. *Veterinary Parasitology*, **72**, 247-264.
- Thompson, H.V. & Worden, A.N.** 1956. *The rabbit*. London, UK: Collins New Naturalist.
- Van Gundy, S.D.** 1965. Factors in survival of nematodes. *Annual Review of Phytopathology*, **3**, 43-68.
- Vandegrift, K.J., Raffel, T.R. & Hudson, P.J.** 2009. Parasites prevent summer breeding in white-footed mice, *Peromyscus leucopus*. *Ecology*, **89**, 2251-2258.
- Viney, M.** 2002. How do immune response affect nematode infections? *Trends in Parasitology*, **18**, 63-66.
- von Holst, D.** 1998. The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Advances in the Study of Behavior*, **27**, 1-133.
- von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M. & Schönheiter, R.** 1999. Social rank, fitness, and life expectancy in wild rabbits. *Naturwissenschaften*, **86**, 388-393.

- von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M., Rödel, H.G. & Schrutka, H.** 2002. Social rank, fecundity and lifetime reproductive success in wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus*). *Behavioural Ecology and Sociobiology*, **51**, 245-254.
- Wakelin, D.** 1989. Nature and nurture: overcoming constraints on immunity. *Parasitology*, **99**, S21-S35.
- Wallage-Drees, J.M.** 1989. A field study on seasonal changes in the circadian activity of rabbits. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **54**, 22-30.
- Weiß, B.M. & Kotrschal, K.** 2004. Effects of passive social support in juvenile greylag geese (*Anser anser*): a study from fledging to adulthood. *Ethology*, **110**, 429-444.
- Woodroffe, R., Macdonald, D.W. & Da Silva, J.** 1993. Dispersal and philopatry in the European badger, *Meles meles*. *Journal of Zoology (London)*, **237**, 227-239.
- Worton, B.J.** 1989. Kernel methods for estimating the utilization distribution in home range studies. *Ecology*, **70**, 164, 168.

## Danksagung

Ich möchte mich bei Herrn Professor Dr. Dietrich von Holst bedanken für die Möglichkeit diese Arbeit am Lehrstuhl Tierphysiologie anfertigen zu können, sowie seine Diskussionsbereitschaft.

Dr. Heiko Rödel danke ich für die Möglichkeit diese Arbeit anfertigen zu können, die hervorragende Betreuung und Unterstützung während der letzten Jahre.

Ich danke Dr. Johannes Luers (BayCEER) für die freundliche Bereitstellung der Wetterdaten der Jahre 2006 und 2007.

Allen Mitarbeitern des Lehrstuhls Tierphysiologie, vor allem Inge Zerenner-Fritzsche, Wolf Stöhr und Frank Uhl möchte ich danken für ihre Hilfe bei technischen Angelegenheiten, im Labor und das nette Arbeitsklima.

Mein Dank gilt weiterhin Simon Anthofer, Florian Kirchmann, Nina Lang und Franziska Weber für die Hilfe bei der Datenaufnahme.

Susann Meyer, Martin Seltmann, Geraldine Prager, Stefan Groß, Melanie Schubert und Kerstin Schunke möchte ich danken, sowohl für die Unterstützung am Kaninchengelände, das Korrekturlesen als auch die schöne Zeit am Lehrstuhl.

Vielen Dank an Manuela Zapka und Peggy Schneider für das Korrekturlesen dieser Arbeit und die konstruktiven Vorschläge.

Ich möchte mich auch bei meiner Familie für die Geduld und die moralische Unterstützung während der Anfertigung dieser Arbeit bedanken.

Die Studie wurde finanziell unterstützt durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft DFG (Ro 2431/3-1).

## Erklärung

Hiermit versichere ich, die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die von mir angegebenen Quellen und Hilfsmittel verwendet zu haben.

Ferner versichere ich, dass ich nicht anderweitig mit oder ohne Erfolg versucht habe, diese oder eine gleichartige Dissertation einzureichen. Diese oder eine gleichartige Dissertation wurde von mir an keiner anderen Hochschule endgültig nicht bestanden.

Bayreuth, den \_\_\_\_\_

\_\_\_\_\_

Anett Starkloff