

**Bedeutung der Verpaarungsqualität für
Verhalten und Gesundheit von Spitzhörnchen**
(*Tupaia belangeri*)

Inaugural-Dissertation

Zur Erlangung des Doktorgrades
der Fakultät Biologie, Chemie und Geowissenschaften
der Universität Bayreuth

vorgelegt von
Frank Uhl
aus Kirchenthumbach
Januar 2003

Vollständiger Abdruck der von der Fakultät für Biologie, Chemie und
Geowissenschaften
Der Universität Bayreuth genehmigten Dissertation zur Erlangung des
Doktorgrades der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

Die vorliegende Arbeit wurde am Lehrstuhl Tierphysiologie der Universität
Bayreuth durchgeführt und entstand im Zeitraum von Juli 1997 bis Januar
2003.

Promotionsgesuch eingereicht am: 28.02.2003
Tag des wissenschaftlichen Kolloquiums: 14.07.2003

Erster Gutachter: Prof. Dr. Dietrich von Holst
Zweiter Gutachter: Prof. Dr. Klaus H. Hoffmann

Für Martina

Inhaltsverzeichnis

1 Einleitung	1
1.1 Der Stressbegriff	1
1.2 Sozialer Stress	2
1.3 Soziale Unterstützung	3
1.4 Die harmonische Verpaarung	4
1.5 Fragestellungen dieser Arbeit	4
2 Material und Methoden	6
2.1 Versuchstiere und ihre Haltung	6
2.2 Versuchsplanung	7
2.2.1 Versuch 1	7
2.2.2 Versuch 2	7
2.2.3 Verpaarungsversuch	8
2.3 Verhaltensaufnahme	10
2.3.1 Verhaltensaufnahme in den Versuchsräumen	10
2.3.2 Aufgenommene Verhaltensweisen	10
2.3.3 Auswertung der Videoaufnahmen	11
2.4 Definitionen	13
2.5 Verwendete Begriffe	14
2.6 Aufnahme physiologischer Daten	15
2.6.1 Körpermasse	15
2.6.2 immunologische und endokrine Parameter und ihre Bedeutung	15
2.7 Analyse und Darstellung der Daten	21
2.7.1 Schoener-Index	21
2.7.2 Statistik	22

3 Ergebnisse	24
3.1 Verpaarung	24
3.1.1 Ethologische Effekte der unterschiedlichen Verpaarungsqualitäten	25
3.1.2 Physiologische Veränderungen während der Verpaarung	31
3.2 Effekte der Trennung vom Partner	40
3.2.1 Auswirkungen auf die Weibchen	40
3.2.2 Auswirkungen auf die Männchen	48
3.3 Ergebnisse des Wahlversuchs	50
4 Diskussion	52
4.1 Warum wurde die Untersuchung an <i>T. belangeri</i> durchgeführt?	52
4.2 Auf welcher Basis beruht die Partnerwahl bei <i>Tupajas</i> ?	54
4.3 Wie wirken sich die unterschiedlichen Verpaarungsqualitäten auf die Tiere aus?	57
4.3.1 Wie unterscheidet sich das Verhalten?	57
4.3.2 Wie unterscheiden sich endokrine und immunologische Parameter?	60
4.4 Wie wirkt sich die Trennung vom Partner auf <i>Tupajas</i> aus?	62
4.4.1 Welche ethologischen und physiologischen Veränderungen wurden gefunden?	62
4.4.2 Warum verletzen sich die Tiere selbst?	64
4.5 Ist soziale Unterstützung auf individueller Ebene nachweisbar?	65
5 Zusammenfassung	67
6 Summary	69
7 Literaturverzeichnis	70

8 Anhang	89
8.1 Verwendete Abkürzungen	89
8.2 Eingesetzte Materialien	90
8.2.1 Leukozyten Bestimmung	90
8.2.2 Färbung nach Papenheim	90
8.2.3 Gewinnung der Lymphozyten-Suspension	91
8.2.4 Lymphozytentransformationstest (LTT) mit isolierten Zellen	92
8.2.5 Bestimmung des Interferongehaltes des LTT-Überstandes	93
8.2.6 LTT von Vollblut	94
8.2.7 Bestimmung der Komplementaktivität	95
8.2.8 Bestimmung der Hormone	96

1 Einleitung

Spitzhörnchen (Ordnung Scandentia) sind etwa eichhörnchengroße Säugetiere, die in Südostasien leben. Dort bewohnen sie meist paarweise Reviere, die sie gegen Artgenossen desselben Geschlechts verteidigen. In Freiheit ziehen diese Paare etwa ein- bis zweimal im Jahr einen Wurf von bis zu vier Jungtieren auf (*T. glis*: KAWAMICHI 1979; verschiedene Tupaiidae: EMMONS 2000).

Versucht man Belangeris Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*) in Gefangenschaft zu züchten, so erweist sich dies als problematisch. In den meisten Fällen von willkürlich zusammengesetzten Paaren züchten *T. belangeri* nicht oder aber die Jungtiere verhungern oder werden kurz nach der Geburt gefressen (SPRANKEL 1961; RICHARZ 1980; v. HOLST 1986). Eine Erklärung dafür fand v. Holst (1972), der den Zusammenhang von Stress und mehreren physiologischen Funktionen, wie der Fähigkeit Milch oder ein Erkennungspheromon zu produzieren, nachwies.

1.1 Der Stressbegriff

Der Begriff Stress erfuhr seit seiner Einführung in die Biologie sehr viele Veränderungen. Ging Selye (1952), der den Begriff Stress definierte, noch davon aus, dass Stress beim Säuger eine Anpassung an jede Art von Belastung darstellte („Allgemeines Anpassungs Syndrom“), wurde später immer deutlicher, dass die psychische Komponente einer Belastung die größere Rolle spielt als die physische (Mason 1956, Weiss 1972). Schließlich konnte v. Holst (1969) zeigen, dass psychische Belastungen, auch ohne irgendeine physische Komponente, sehr starken, bis zum Tod führenden Stress hervorrufen konnten.

Ebenso wurden auch die endokrinen Auswirkungen von Stress immer detaillierter erfasst. Cannon (1929) beschrieb nur eine sympathische Erregung bei Belastung, doch Selye (1950) fand nach Belastung einen Anstieg der Glukokortikoide. v. Holst (1986c) fand zwei unterschiedliche Reaktionsmuster bei in Konfrontationsversuchen unterlegenen männlichen

Tupajas, die mit einer unterschiedlichen endokrinen Reaktion einhergingen: Reagierte ein Tier aktiv auf die Belastungssituation, so stieg dessen Adrenalinspiegel; reagierte es passiv, waren die Glukokortikoidwerte erhöht.

Henry und Stevens (1977) erkannten, dass die endokrine Reaktion eines Organismus abhängig davon ist, in wieweit eine Situation durch das Individuum beherrschbar erscheint. Sie postulierten weiterhin, dass in einem Organismus mehrere unabhängig voneinander regulierbare „*Stressachsen*“ vorliegen, wie z.B. die Sympathikus-Nebennierenmarks-Achse mit den Hormonen Adrenalin und Noradrenalin oder die Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse mit den Hormonen Kortisol und Kortikosteron, die je nach Situation aktiviert werden (Abb. 26).

1.2 Sozialer Stress

Besonders soziale Belastungen führen bei Säugetieren zur Ausbildung von Stresssymptomen (v. HOLST 1969, BRADLEY 1980). Neben Konfrontationsversuchen, in denen meist zwei Männchen um die dominante Position kämpfen, wurden auch Trennungsversuche als Modell für soziale Belastung eingesetzt. So wurden Jungtiere von ihren Müttern oder Spielgefährten getrennt und sowohl ihr Verhalten als auch physiologische Parameter bestimmt. In diesen Situationen wurde neben dramatischen Verhaltensänderungen ein Anstieg der Stresshormone Kortisol und Adrenalin gefunden. (MINEKA 1978; LAUDENSLAGER 1982; COE 1983, 1985, 1988; LEVINE 1985).

Jede Art von Stress hat neben den Auswirkungen auf das Endokrinum auch großen Einfluss auf andere physiologische Parameter. Besonders das Immunsystem reagiert sehr sensibel auf Belastungen (ADER 1981; BLALOCK 1989; ROGERS 1979; HERBERT 1993). Neben einer Reihe von Untersuchungen mit künstlichen *Stressoren*, wie Intoxikation (SELYE 1936), Immobilisation (ZIMIN 1973), Elektroschocks (WEISS 1972), oder Schwimmen (BEN ELIYAHU 1991), wurden auch Versuche mit sozialen *Stressoren* (meist Konfrontationen) durchgeführt (z.B. v. HOLST 1968; STEFANSKI 1998; ENGLER 2001). Dabei wurde ein Absinken der

Lymphozytenzahl im peripheren Blut sowie ein Sinken deren Aktivierbarkeit (v. HOLST 1997, KAISER 1996) beschrieben. Zudem sind die Aktivität der natürlichen Killerzellen (STEFANSKI 1998) sowie die des Komplementsystems reduziert (STEFANSKI 1991). Demgegenüber steigt die Zahl der Granulozyten im peripheren Blut (KAISER 1996, v. HOLST 1997, STEFANSKI 1997).

Die Veränderungen all dieser immunologischen Parameter führen zu einer gesteigerten Anfälligkeit gegenüber Infektionen oder Krebs (ARNETZ 1987; KIECOLT-GLASER 1987; 1988; BIONDI 1996) und können so zum Tod des betroffenen Individuums führen. Besonders deutlich ist dieser Effekt bei *Antechinus*, einem australischen Kleinbeutler: Während der Paarungszeit sind die Männchen durch ständige Kämpfe starkem sozialem Stress unterworfen. Zum Ende der Paarungszeit sterben sämtliche Männchen an verschiedenen Krankheiten, wie bakteriellen Lebernekrosen, Magen-Darm-Blutungen oder Parasiten. Die Weibchen hingegen überleben und bringen im Frühjahr ihre Jungen zur Welt. Hält man die Männchen dagegen einzeln im Labor, so überleben diese ebenso lange wie die Weibchen. Der soziale Stress während der Paarungszeit ist also die Ursache für den Ausbruch der genannten Erkrankungen (BRADLEY 1980).

1.3 Soziale Unterstützung

Das Leben in einer Gruppe hat jedoch nicht nur negative Effekte durch sozialen Stress auf das Individuum, es bringt auch Vorteile. Diese wirken sich auf zwei verschiedenen Ebenen aus. Zum einen kann sich das Leben in einer Gruppe durch eine bessere Versorgung der Jungtiere und besseren Schutz des Reviers positiv für das Individuum auswirken (Braunrückentamarine: GOLDIZEN 1987; Hyänenhunde: FRAME 1979; Löwen: SCHALLER 1972). Zum anderen spielt auch ein psychischer Faktor eine große Rolle, die *soziale Unterstützung* oder *social support*, die sich positiv auf das Individuum auswirkt. Social support ist nach Henry (1977) folgendermaßen definiert: „*social support is information leading the subject to believe he is cared for, loved, and esteemed as a member of a sociocultural network with mutual obligations. It is deficient, however, in*

disrupted social systems that lack a stable hierarchy, well-defined territory, and strong attachment behavior.”

Im Tierversuch konnten bereits Hinweise auf soziale Unterstützung gefunden werden. So fand Sachser (1998), dass männliche Hausmeerschweinchen, die allein oder mit einem unbekanntem Weibchen in einen unbekanntem Raum eingesetzt wurden (Openfield-Versuch), höhere Kortisolspiegel aufwiesen, als Tiere, die mit einem besonders vertrauten („gebundenen“) Weibchen eingesetzt wurden. Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei Affen gefunden (z.B. LEVINE 1993; SMITH 1998).

1.4 Die harmonische Verpaarung

Beim Spitzhörnchen lassen sich ebenfalls Tiere mit einem besonders vertrauten, „gebundenen“ Geschlechtspartner finden. Diese „harmonischen“ Paare zeichnen sich durch eine Vielzahl von soziopositiven Verhaltensweisen, wie „gemeinsames Ruhen“ oder „Begrüßungslecken“ aus (z.B. v. HOLST 2001). In einer Reihe von Untersuchungen wurden zwischen den Männchen aus solchen harmonischen Paaren und Männchen, die diese Verhaltensweisen nicht zeigten, starke physiologische Unterschiede gefunden. So wiesen harmonisch verpaarte Männchen niedrigere Stresshormonkonzentrationen im Serum und bessere Werte in immunologischen Tests auf als unharmonisch verpaarte Männchen (v. HOLST 1972, 1986; 1998; KOVACS 1992; PETZOLD-DORN 1994). Daneben waren auch die Herzraten harmonisch verpaarter Männchen und Weibchen niedriger als vor der Verpaarung (Stöhr 1986).

1.5 Fragestellungen dieser Arbeit

Neben den bereits bekannten Effekten der Verpaarungsqualität auf Männchen, bleiben doch viele Fragen zu dieser Thematik offen, die in dieser Untersuchung beantwortet werden sollten. Nachdem Männchen

schon relativ gut untersucht sind, wurde in dieser Arbeit der Schwerpunkt auf die Betrachtung der Weibchen gelegt.

Im Einzelnen wurden folgende Fragestellungen bearbeitet:

1. Wie wirkt sich die Verpaarungsqualität auf das Verhalten und verschiedene physiologische Parameter - mit dem Schwerpunkt Immunsystem - von weiblichen Tupajas aus?
2. Gibt es Hinweise auf soziale Unterstützung?
3. Lassen sich Hinweise auf die Ursache für harmonische bzw. unharmonische Verpaarungen finden?
4. Wie reagieren die Tiere auf die Trennung vom Partner?

2 Material und Methoden

2.1 Versuchstiere und ihre Haltung

Insgesamt wurden im Versuch 119 männliche und 119 weibliche *T. belangeri* verpaart. Alle Tiere stammten aus der Zucht des Lehrstuhls Tierphysiologie der Universität Bayreuth. Die Tiere waren zu Versuchsbeginn zwischen 12 und 16 Monate alt. Vier Paare kannten sich bereits aus einem anderen Versuch, der Rest der Tiere war, abgesehen vom Kontakt zu den Eltern, sozial unerfahren.

Wenn sich die Tiere nicht im Versuch befanden, waren sie in Haltungsräumen untergebracht. Dort lebten sie einzeln in Holzkäfigen (70 x 70 x 50 cm) mit einer aus Drahtgitter bestehenden Vorderseite. Die Käfige waren mit einem Kletterast, einem Futterkasten, einer Wasserflasche und einem verschließ- und abnehmbaren Schlafkasten ausgestattet, der auch dem Transport der Tiere diente.

In den Haltungsräumen herrschte ein künstlicher Tag-Nacht-Rhythmus von 12 : 12 Stunden (Beginn der Hellphase 10:00 Uhr). Die Raumtemperatur betrug $25 \pm 1^\circ\text{C}$, die relative Luftfeuchtigkeit lag zwischen 40 und 60%.

Den Tieren stand Wasser und Futter (Altromin, Primaten Diät) ad libitum zur Verfügung.

Während des Versuches lebten die Tiere in Käfigen (120 x 70 x 60 cm), die aus zwei spiegelbildlichen Hälften bestanden, die jeweils einem Haltungskäfig entsprachen. Im Gegensatz zu den Haltungskäfigen bestand jedoch die Vorderseite der Käfige ganz aus Drahtgitter, so dass das Verhalten der Tiere mittels einer vor dem Käfig angebrachten Videokamera aufgezeichnet werden konnte.

Die Tiere wurden, wenn sie sich nicht im Versuch befanden, alle 14 Tage gewogen und ihre Körpermassen und eventuell auftretende Schwangerschaften oder Verletzungen aufgezeichnet.

2.2 Versuchsplanung

Diese Untersuchung beruht auf zwei Versuchen, die jeweils aus einem vorhergehenden Auswahlversuch und nachfolgenden Verpaarungsversuchen bestanden. Im Folgenden werden die einzelnen Versuchsteile beschrieben.

2.2.1 Versuch 1

Für den Versuch 1 wurden in einem vorhergehenden Auswahlversuch 102 Paare auf ihre Verpaarungsqualität getestet. Dazu wurden die Tiere, ohne dass ihnen Blut entnommen wurde, für 15 Tage verpaart. Die Paare wurden anhand des am 14. Tages gezeigten Verhaltens in für den Versuch geeignete „harmonische“ oder „unharmonische“ Paare bzw. indifferente Paare eingeteilt. Mit den indifferenten Paaren wurde nicht weiter gearbeitet. Anschließend wurden die Tiere für mindestens 3 Monate wieder einzeln in den Haltungsräumen untergebracht, bevor sie im Verpaarungsversuch (siehe 2.2.3) eingesetzt wurden.

2.2.2 Versuch 2

Die in dem vorhergehenden Versuch bei den Weibchen gefundenen Effekte sollten in diesem Versuch auch auf individueller Ebene untersucht werden. Dazu mussten zu jedem Weibchen zwei Partner gefunden werden, mit dem sie entweder ein harmonisches oder ein unharmonisches Paar bildeten. Dies geschah mittels eines Wahlversuchs.

Im hier eingesetzten Wahlversuch konnte ein Weibchen zwischen acht Männchen wählen: Die Weibchen bewohnten einen größeren Zentralkäfig, von dem aus sie Zugang zu den sich in kleineren Außenkäfigen befindlichen Männchen hatten (Abb. 1). Der Zugang zu den Männchen war über einen Gang möglich, der durch eine Blende mit einer kleinen Durchlassöffnung versehen war. Den Männchen war, da ihnen eine Halskrause umgelegt worden war, der Durchtritt durch die Durchlassöffnung nicht möglich.

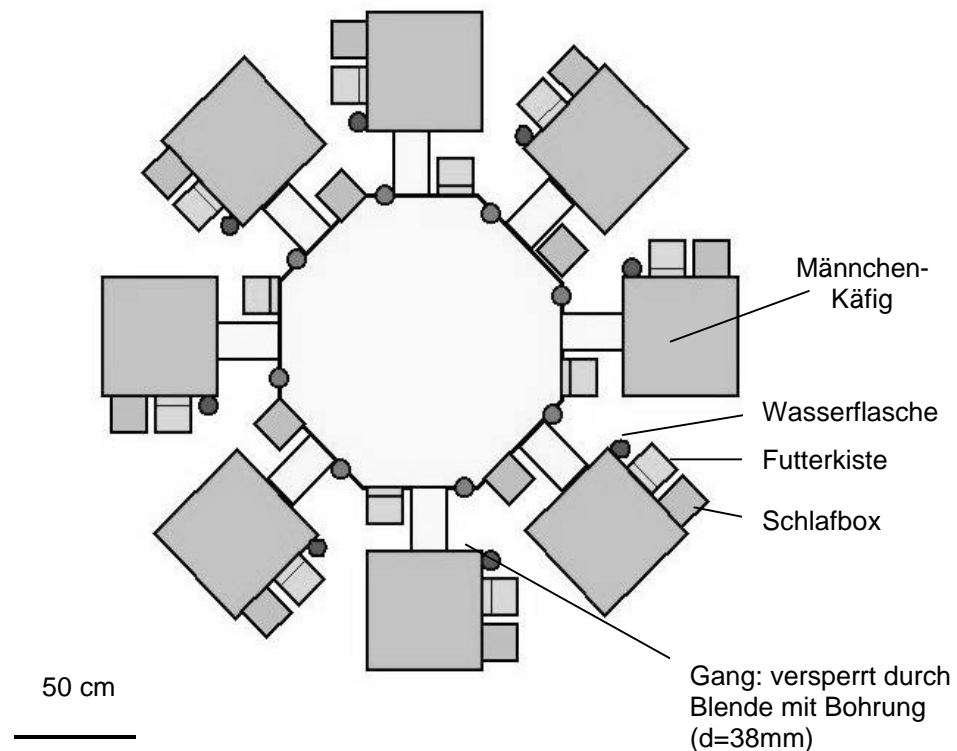


Abb. 1: Darstellung des im Wahlversuch verwendeten Wahlkäfigs

Während dieser Zeit wurden verschiedene Weibchen nacheinander für jeweils 16 Tage in den Zentralkäfig gesetzt. Ihre Aufenthaltsorte wurden mittels Videokamera über die gesamte Tagesdauer aufgezeichnet, ausgewertet und die einzelnen Aufenthaltsdauern in den Käfigen der Männchen, sofern sie 60 Sekunden überschritten, summiert.

Insgesamt wurden vier Wahlversuchsdurchgänge mit je acht Männchen und zweimal vier, einmal fünf und einmal sechs Weibchen durchgeführt. Dabei wurden die Weibchen so gewählt, dass auch die Reaktionen von Schwestern auf dieselben Männchen getestet werden konnten. In den vier Durchgängen wurden insgesamt sieben verschiedene Schwesterngruppen eingesetzt.

Frühestens drei Monate nach Durchlaufen des Wahlversuchs wurden die Weibchen je einmal mit dem von ihnen am längsten aufgesuchten (präferierten) und einmal mit dem am kürzesten besuchten (abgelehnten) Männchen verpaart. Zwischen beiden Verpaarungsversuchen lagen acht Wochen Versuchspause. Die Hälfte der Weibchen wurde zuerst mit dem

präferierten, die andere Hälfte mit dem abgelehnten Partner verpaart. Bei den Verpaarungen wurde das Verhalten der Tiere immer am ersten und am 13. Tag des Versuches aufgezeichnet.

2.2.3 Verpaarungsversuch

Dieser Versuchsansatz wurde in beiden Versuchsteilen verwendet:

Nachdem den Tieren am ersten Tag Blut entnommen worden war (Ausgangswert), wurden die vorher bestimmten Paare zusammengesetzt. Nach 14 und 48 Tagen wurde den Tieren erneut Blut entnommen (Verpaarungswerte), nachdem am Tag zuvor das Verhalten der Tiere aufgezeichnet worden war. Am 59. Tag wurden die Männchen aus dem Versuchsraum entnommen und in ihre Heimatkäfige zurückgesetzt. Die Weibchen verblieben im Versuchskäfig und ihr Verhalten wurde am Tag der Trennung aufgezeichnet. Nach weiteren drei Tagen wurde den Tieren erneut Blut entnommen (Trennungswert). Danach wurden auch die Weibchen in die Heimatkäfige zurückgesetzt. Weitere 6 Wochen später wurde den Tieren das letzte Mal Blut entnommen (Nachwert).

Das Verhalten der Tiere wurde zuerst am Tag 13. und 47. aufgezeichnet und ausgewertet. Da sich nach 8 ausgewerteten Versuchsdurchgängen herausstellte, dass keine Verhaltensunterschiede zwischen dem 13. und dem 47. Tag auftraten, wurde in den folgenden Verpaarungen das Verhalten der Tiere am 13. und anstelle des 47. Tages am ersten Tag der Verpaarung aufgezeichnet und ausgewertet.

2.3 *Verhaltensaufnahme*

2.3.1 Verhaltensaufnahme in den Versuchsräumen

Die Versuchsräume waren durch eine Trennwand mit einer Einwegscheibe in einen eigentlichen Versuchsraum, in dem sich der Versuchskäfig befand, und einen Beobachtungsraum getrennt. Im Beobachtungsraum wurde eine Videokamera mit Stativ eingesetzt, um das Verhalten der Tiere auf Videoband aufzuzeichnen. Zur Aufzeichnung standen Langzeitvideorekorder (Panasonic) und handelsübliche Videorekorder mit longplay – Funktion zur Verfügung.

2.3.2 Aufgenommene Verhaltensweisen

Bei der Auswertung mittels point-sampling wurden nur die unterstrichenen Verhaltensweisen aufgenommen; die übrigen Verhaltensweisen wurden nur bei der detaillierteren continuous-sampling Methode berücksichtigt.

<u>„Ruhe“:</u>	Das Tier liegt mit geschlossenen Augen auf dem Boden bzw. auf dem Ast, dabei liegt der Kopf auf der Unterlage auf.
<u>„Fressen“:</u>	Das Tier frisst oder trinkt.
<u>„Putzen“:</u>	Das Tier reinigt sich mit Zähnen, Pfoten oder Zunge.
<u>„Kasten“:</u>	Das Tier befindet sich in seinem Schlafkasten und ist nicht zu sehen.
<u>Sexualverhalten:</u>	
„Treiben“:	Das Männchen läuft dem Weibchen nach, zeigt dabei keinerlei Aggression.
„Aufreiten“:	Das Männchen reitet auf das Weibchen auf.
„Kopulation“:	Das Männchen reitet auf das Weibchen auf und führt Friktionsbewegungen durch.

soziopositive Verhaltensweisen:

- „Begrüßungslecken“: Eines der Tiere leckt dem anderen die Maulregion, wobei dieses Speichel absondern kann.
- „Gegenseitiges Putzen“: Die Tiere putzen sich gegenseitig.
- „Gemeinsam Fressen“: Die Tiere fressen gleichzeitig aus einem Futterkasten.
- „Gemeinsam Ruhen“: Die Tiere ruhen so nahe beieinander, dass sie sich berühren, teilweise liegen sie aufeinander.
- „Knuddeln“: Die Tiere kriechen mit sehr engem Körperkontakt über- und untereinander.

agonistische Verhaltensweisen:

- „Drohen“: Das Tier steht unbeweglich und schaut in die Richtung des Partners und „keckert“ dabei.
- „Verdrängen“: Ein Tier geht oder dreht sich in Richtung des Partners, dieser weicht zurück.
- „Abwehr“: Ein Tier wehrt Körperkontakt durch das andere Tier durch kurze Angriffe ab.
- „Attacke“: Ein Tier bewegt sich ruckartig in Richtung des Partners, wobei sich dieser zurückzieht. Es erfolgt keinerlei Körperkontakt.
- „Kampf“: Die Tiere sind ineinander verbissen und rollen dabei über den Boden.

- „Aktivität“: Alle sonstigen Verhaltensweisen außer den aufgeführten.

2.3.3 Auswertung der Videoaufnahmen

Das Verhalten der Tiere wurde über den ganzen Tag auf Videobändern aufgezeichnet (24 Stunden). Die Bestimmung von Verhaltensanteilen kann mittels verschiedener Methoden erfolgen. In dieser Untersuchung wurde eine Kombination aus „point-sampling“ für langandauernde

Verhaltensweisen und „continuous-sampling“ für kurze Interaktionen gewählt (ALTMANN 1974).

Dabei ist die Qualität der Ergebnisse der „point-sampling“-Methode abhängig von der Länge der gewählten Intervalle, die zwischen den einzelnen Beobachtungszeitpunkten liegt. In einer vorhergehenden Arbeit mit Tupajas hatte sich eine Intervalllänge von einer Minute bei einer Auswertung der gesamten zwölfstündigen Aktivitätsphase als optimal herausgestellt (UHL 1996): Die Ergebnisse unterschieden sich um weniger als 5 % von den Werten der „continuous-sampling“-Methode. Ein Nachteil der „point-sampling“-Methode besteht darin, dass man über die Dauer einer Verhaltensweise und damit über die Gesamtdauer dieses Verhaltens pro Tag keine Informationen erhält, sondern nur über deren Häufigkeit.

Allerdings erlaubt die Methode das Auswerten von längeren Zeiträumen in verhältnismäßig kurzer Zeit. Ein Problem des „point-sampling“ ist zudem der Verlust von Verhaltenselementen, deren Ausführung nur sehr kurze Zeit in Anspruch nimmt: Beträgt die Dauer einer Verhaltensweise deutlich weniger als eine Minute, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass sie aufgezeichnet wird, deutlich verringert. Fast alle Interaktionen zwischen den Tieren gehören in diese Kategorie. Deshalb wurden die für die vorliegende Untersuchung wichtigen Verhaltensweisen, wie „Aufreitversuche“, „Abwehr“ oder soziopositives Verhalten kontinuierlich notiert.

Die Kombination aus beiden Methoden erschien die beste Lösung für die in dieser Untersuchung anfallenden Verhaltensanalysen: Die Aufzeichnungen konnten, wenn die Tiere nicht interagierten, besonders während der Dunkelphase, recht schnell ausgewertet werden, die Interaktionen wiederum wurden detailliert aufgezeichnet, so dass keine Informationen verloren gingen.

In den Wahlversuchen wurde über die gesamten 24 Stunden der Aufenthaltsort des Weibchens erfasst, die Aufenthaltsdauer wurde hierbei erst ab einer Minute Länge festgehalten.

2.4 Definitionen

Der wichtigste Schritt in dieser Untersuchung war das Finden eines geeigneten Verhaltensparameters, um die Paare in harmonische und unharmonische zu unterscheiden. Dazu wurde folgende Definition der Verpaarungsqualität verwendet (vgl. v. Holst 1969, 1972, 1977, 1983, 1986):

Harmonische Paare erkennt man an den soziopositiven Verhaltensweisen, wie gemeinsam Ruhen, gemeinsam Fressen, Knuddeln und Begrüßungslecken. Nur ein solches Paar zieht Junge auf.

Unharmonische Paare können zwar zeitweilig koexistieren, zeigen aber keine Gemeinsamkeiten im Verhalten und ziehen niemals Junge auf. Häufig kommt es zu Streit, der zum Tod eines Partners führen kann.

In dieser Arbeit wurden nur solche Paare als harmonisch bezeichnet, in denen die Tiere mindestens zwei der oben genannten soziopositiven Verhaltenselemente während der zwölfstündigen Hellphase zeigten. Als unharmonisch wurden die Paare eingeordnet, in denen die Tiere keinerlei soziopositives Verhalten zeigten.

2.5 Verwendete Begriffe

Immunkapazität/ Immuzustand:

Hinweis darauf, wie gut das Immunsystem eindringende Antigene unschädlich machen kann. Eine hohe Immunkapazität (ein guter Immuzustand) ist unter anderem durch eine erhöhte Lymphozytenzahl, eine erhöhte Lymphozytenproliferationsrate und eine erhöhte Komplementaktivität charakterisiert.

Paarbindung:

Mechanismus, bei dem Individuen eines Paares sehr miteinander vertraut sind. Diese Vertrautheit, die in ihrer Bindung entsteht, steht im Zusammenhang mit Verhalten, wie gegenseitigem Putzen oder gemeinsamen Ruhen.

Stressachsen:

Mechanismen der neuroendokrinen Regulation. Derzeit werden zwei Stressachsen in der Literatur beschrieben, die Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse und die Sympathikus - Nebennierenmark-Achse. Mittels dieser zwei Achsen kann der Zustand eines Individuums erfasst werden.

Stress:

Zustand eines Individuums, bei dem mindestens eine der zwei Stressachsen aktiviert ist.

Stressor:

Reiz, der Stress hervorruft. Die Auswirkungen sind dabei von der Bewertung der Situation durch das betroffene Individuum abhängig.

Sozialer Stress:

Stress, der durch Artgenossen ausgelöst wird.

Wohlbefinden:

Zustand des Tieres in Abwesenheit von Stress. In diesem Zustand weist das Tier niedrige Katecholamin- und Glukokortikoid-Serumkonzentrationen auf. Es zeigt Komfortverhalten, wie z.B. ausgiebige Fellpflege (Beer 1999).

2.6 Aufnahme physiologischer Daten

Die einzelnen Tests und ihre Bedeutung werden im Folgenden beschrieben. Die verwendeten Materialien sind im Anhang aufgeführt.

2.6.1 Körpermasse

Die Körpermasse der Tiere wurde auf einer elektronischen Waage auf ± 1 g bestimmt.

2.6.2 Immunologische und endokrine Parameter und ihre Bedeutung

Das Immunsystem besteht aus zellulären und humoralen Faktoren, wobei jede der zwei Gruppen sich noch in einen spezifischen und einen unspezifischen Anteil unterteilen lässt (Tab. 1).

Unspezifische Abwehrmechanismen sind angeboren und können bei Eindringen eines Antigens dieses spontan, d.h. ohne vorherigen Kontakt, unschädlich machen. Sie stellen die erste, sofort verfügbare Barriere gegen Pathogene dar.

Tab. 1: Übersicht über die vier Kompartimente des Immunsystems

	spezifisch	unspezifisch
zellulär	T-Lymphozyten	Monozyten, Granulozyten NK-Zellen
humoral	Antikörper (B-Zellen)	Interferone, Interleukine Komplementsystem

In die Gruppe der humoralen unspezifischen Komponenten gehören die Interferone, Interleukine und das Komplementsystem. Die wichtigsten Bestandteile der zellulären unspezifischen Abwehr sind Natürliche Killerzellen, Granulozyten und Monozyten.

Die spezifische Immunabwehr muss erst durch Kontakt mit dem Antigen erworben werden. Dabei verfügt die spezifische Abwehr über ein eigenes Gedächtnis, große Spezifität und hohe Anpassungsfähigkeit. Sie besteht aus den verschiedenen Subpopulationen der T-Lymphozyten (Übersicht: ROGERS 1979, MONJAN 1981, PALMBLAND 1981, TECOMA 1985,

KELLER 1987, BLALOCK 1989, MANSER 1992) sowie Antikörpern, die von Plasmazellen sezerniert werden.

Zwischen allen Kompartimenten der Immunabwehr bestehen enge Beziehungen. So dienen Teile der Komplementkaskade (unspezifisch humoral) als chemische Lockstoffe (z.B. Faktor C3b) für Phagozyten (unspezifisch zellulär), die Komplementkaskade selbst wird auf dem klassischen Weg durch an Antigene gebundene Antikörper (spezifisch humoral) aktiviert, B-Lymphozyten wandeln sich erst nach Aktivierung durch T-Helferzellen (spezifisch zellulär) in antikörperproduzierende Plasmazellen um (Übersichtsartikel: NOSSAL 1995).

Die Reaktion des Immunsystems auf eine Belastung erfolgt nicht gleichmäßig in allen Kompartimenten, sondern die einzelnen Bestandteile können unterschiedlich reagieren: Bei Ratten führt z.B. sozialer Stress zu einer Hemmung der humoralen Immunität; die spezifische zelluläre Immunität soll dabei sogar erhöht sein (BOHUS 1992); allerdings wird in vielen anderen Arbeiten eine Supprimierung der spezifisch zellulären Abwehr beschrieben (z.B. STEFANSKI 1998).

Um die Funktionstüchtigkeit des Immunsystems möglichst genau beschreiben zu können, wurden möglichst viele verschiedene Immunparameter, nämlich die Lymphozytenproliferationsfähigkeit, die Interferonproduktion aktivierter T - Lymphozyten, die Komplementaktivität und die Anzahl der Lymphozyten und Granulozyten bestimmt.

Dabei wird das Blut, welches nur etwa 5% aller Immunzellen enthält und in der Regel nicht den Ort der immunologischen Aktivität darstellt, als „diagnostisches Fenster“ für die Funktionalität des Immunsystems verwendet. Bereits in früheren Arbeiten konnte gezeigt werden, dass Veränderungen der immunologischen Funktionen im Blut auch in den anderen lymphatischen Organen gefunden werden (siehe u.a. Weiss 1993; Janeway 1999). Blut kann den Versuchstieren - im Gegensatz zu Organen - wiederholt entnommen werden. Dies ermöglicht Langzeitstudien, in denen Veränderungen immunologischer Parameter auf individueller Ebene über längere Zeit untersucht werden können.

Blutabnahme

Zwei Stunden vor Beginn der Hellphase (8:00 Uhr) wurden die noch in ihren Schlafkästen befindlichen Tiere in diese eingesperrt, in ein Labor transportiert und gewogen. Anschließend wurde der Schwanzvenenplexus punktiert, das austretende Blut wurde aufgefangen und wie folgt verteilt:

ca. 300 μ l in ein mit 10 μ l Kalium – EDTA - Lösung (0,5 g/ml) befülltes 1,5 ml Plastikreaktionsgefäß, zur Bestimmung der Leukozytenzahl,

ca. 200 μ l in ein Plastikreaktionsgefäß zur Bestimmung der Kortisol- und Sexualhormon-Konzentration,

ca. 200 μ l in ein Plastikreaktionsgefäß zur Bestimmung der Katecholamin-Konzentration.

ca. 50 μ l in ein Plastikreaktionsgefäß zur Bestimmung der Komplementaktivität,

ca. 500 μ l in eine mit 500 μ l Heparin - Lösung (600 IU/ml) befüllte 5 ml Spritze zur Bestimmung immunologischer Parameter.

Die Entnahme der Proben für die Hormon - Bestimmungen war stets innerhalb von drei Minuten nach Betreten des Haltungs- bzw. Versuchsraumes abgeschlossen.

Anzahl der Leukozyten

Die Zahl der Leukozyten wurde mittels eines Coulter-Particle-Size-Analysers bestimmt. Die durchschnittliche Abweichung der Messergebnisse von Doppelproben betrug $\pm 1,2$ %.

Zellpopulationen des Vollblutes

Da für Tupajas keinerlei Antikörper gegen Membran-Marker erhältlich sind, wurden die Zellpopulationen aus dem Differentialblutbild bestimmt (Färbung nach Papenheim; siehe RICK 1974). Die Bestimmung der Anteile der verschiedenen Leukozytenpopulationen erfolgte unter dem Mikroskop. Dabei wurden jeweils 200 Zellen ausgezählt.

Um die Reproduzierbarkeit der Zählergebnisse sicherzustellen, wurden bei jeder Auszählung neuer Ausstriche zwei ältere nochmals gezählt. Aufgrund der unterschiedlichen Verteilung der Zellen im Ausstrich lag der Fehler bei ± 5 %.

Lymphozyten-Transformations-Test (LTT)

Lymphozytenproliferationstests dienen der Bestimmung der spezifischen zellulären Immunität. In dieser Arbeit wurde der Test nach Gilman (1982), modifiziert nach Schütt (1991) durchgeführt.

Dabei wird mittels eines Mitogens, hier Concanavalin A (Con A) die Proliferation aller T - Lymphozyten angeregt. Durch Zugabe radioaktiv markierter Basen (Thymidin) kann die Vermehrung der DNS quantifiziert werden. Eine Steigerung der Proliferationsrate deutet auf eine verbesserte Aktivierbarkeit der Lymphozyten des Individuums hin.

In dieser Untersuchung wurden zwei unterschiedliche Proliferationstests durchgeführt:

Der LTT von isolierten Lymphozyten dient der Bestimmung der Aktivierbarkeit der Lymphozyten unabhängig von Mediatoren, die sich im Blut befinden.

Die Isolierung der Lymphozyten erfolgte über einen Percoll – Gradienten bei 450g.

100000 dieser Zellen wurden in 150µl Medium++ und $2,5 \times 10^{-3}$ mg Con A für 24h bei 37°C und 5% CO₂ inkubiert, dann 25µl ³H-Thymidinlösung (= 0,5µCi) zugegeben und nach weiteren 24h Inkubation (37°C, 5% CO₂) wurden die Zellen geerntet und die aufgenommene Radioaktivität für drei Minuten in einem Szintillationszähler bestimmt.

Der Intra-Assay-Fehler lag bei ± 8%, der Inter-Assay-Fehler bei ±12%.

Der LTT von Vollblut misst die Fähigkeit der Lymphozyten in ihrem natürlichen Medium auf Antigene zu reagieren.

In dieser Untersuchung wurden 10µl Vollblut in 140µl heparinisiertem Medium++ (5IU/ml Medium) und $2,5 \times 10^{-3}$ mg Con A eingesetzt. Nach 72h Inkubation (37°C, 5% CO₂) wurden 25µl ³H-Thymidinlösung (= 0,5µCi) zugegeben und nach weiteren 24h Inkubation (37°C, 5% CO₂) geerntet.

Der Intra-Assay-Fehler lag bei ± 12%, der Inter-Assay-Fehler bei ± 15%.

Interferonbildung des LTT-Überstandes

Interferone sind eine Gruppe wichtiger Mediatoren des Immunsystems. Ausgeschüttet werden sie unter anderem von aktivierten T-Lymphozyten. Bestimmt wurde der Interferongehalt des LTT-Überstandes in einem Bioassay (nach FORTI 1985). In diesem System wird ermittelt, bei welcher Probenverdünnung ECM-Viren die Hälfte aller vorgelegten Fibroblasten (L 929) abtöten. Die Quantifizierung erfolgt über die Färbung der überlebenden Zellen. Die Berechnung des Interferongehalts erfolgte über eine Eichgerade.

γ -Interferon hat während der Immunreaktion verschiedene Aufgaben. Die erste ist die direkte Bekämpfung von Viren, eine andere das Resistentmachen von Körperzellen gegen Virusinfektion. Es stellt also einen wesentlichen Beitrag in der Virenbekämpfung des Immunsystems dar (MEAGER 2001). Die Messung des Interferongehalts des LTT-Überstandes dient der Bestimmung der Funktionalität der Lymphozyten. Dieser Bioassay gibt eine Näherung des Interferongehaltes der Probe an: Die einzelnen Verdünnungen, die eingesetzt wurden, enthielten jeweils 50% der vorhergehenden Probe; die Messgenauigkeit steigt also mit fortschreitender Verdünnung. Die erhaltenen Messwerte wurden danach mit dem Anteil der Lymphozyten in der Bande (siehe LTT) auf IU/100.000 Zellen normiert. Da die Testgenauigkeit relativ gering ist ($\pm 50\%$), wurden Werte der Interferonproduktion nicht parametrisch getestet.

Komplementaktivität

Das Komplementsystem ist Teil der unspezifischen humoralen Abwehr. Dabei handelt es sich um ein Kaskadensystem von etwa 20 Serumproteinen, von denen jeweils ein Protein die Reaktion des nächsten katalysiert. Das Ergebnis der Reaktion ist ein Komplex, der die Membran eingedrungener Bakterien oder kranker Körperzellen perforiert, so daß diese Zellen absterben.

Die Bestimmung der Komplementaktivität erfolgte in einem Hämolyse-Test (nach MAYER 1961). Die dabei eingesetzten Verdünnungen waren sehr hoch (1 : 200 – 1 : 1000). Um den Verdünnungsfehler so gering wie

möglich zu halten, wurde erst eine 1 : 100 Verdünnung hergestellt (990 : 10 µl oder 1980 : 20 µl, je nach Volumen des Probenmaterials). In jedem Ansatz wurde eine Vierfach - Standardprobe mitgemessen. Durch den Vergleich der Standards zwischen zwei Assays bzw. der vier Messwerte des Standards pro Assay konnten die einzelnen Assay-Fehler bestimmt werden. Der Intra-Assay-Fehler lag bei $\pm 3,5 \%$, der Interassay-Fehler bei $\pm 6 \%$.

Kortisol-Konzentration im Serum

Die Bestimmung der Kortisol-Konzentration erfolgte mittels Radioimmunoassay (FENSKE 1989).

Der Anstieg der Glukokortikoidwerte im Serum nach Einwirken einer Belastung erfolgt sehr schnell (KVETNANSKY 1978), bei Tupajas etwa drei Minuten nach Betreten des Raumes. Die Blutabnahme fand daher innerhalb der ersten drei Minuten nach Betreten des Raumes statt. Da die Ausschüttung der Glukokortikoide einem Tagesgang unterliegt, bei dem die höchsten Werte zwei Stunden vor Beginn der Hellphase (gegen 8:00 Uhr; JUNKER 1999) vorliegen, wurden die Blutabnahmen immer um 8:00 Uhr durchgeführt.

Alle Werte wurden durch Mittelung einer Doppelprobe ermittelt. In jedem Ansatz wurde auch eine Standard-Doppelprobe bestimmt. Der Intra-Assay-Fehler betrug $\pm 4,8 \%$, der Inter-Assay-Fehler $\pm 6,3 \%$. Die Kreuzreaktionen der verwendeten Antikörper sind im Anhang angegeben (Tab. 14).

Sexualhormone im Serum

Die Bestimmung erfolgte wiederum mittels Radioimmunoassays.

Da sich auch die Sexualhormone bei akuter Belastung innerhalb relativ kurzer Zeit verändern, wurden die Proben zur Bestimmung ebenfalls innerhalb von drei Minuten entnommen. Der Inter-Assay-Fehler lag für Testosteron bei $\pm 4,0 \%$, der Intra-Assay-Fehler bei $\pm 6,3 \%$, für Östradiol bei $\pm 3,6 \%$ bzw. $\pm 5,3 \%$.

Die Kreuzreaktionen der verwendeten Antikörper sind im Anhang angegeben.

Katecholamine

Die Katecholamine sind die Hormone der Sympathikus-Nebennierenmark-Achse.

Da Katecholamine sofort bei Erregung der Tiere ausgeschüttet werden und innerhalb weniger als 10 Sekunden ein relativ stabiles, hohes Niveau erreichen, können nur Reaktionswerte gemessen werden. Die Messung erfolgt über die Umsetzung von Adrenalin bzw. Noradrenalin der Probe und von radioaktivem Hormon durch Tyrosinhydroxylase. Über die Zerfälle im Versuchsansatz kann wiederum mittels einer Eichgerade der Gehalt an Hormon bestimmt werden (Radio-Enzym-Assay; DA PRADA 1976; V. HOLST 1998).

Der Inter-Assay-Fehler betrug $\pm 6,5 \%$, der Intra-Assay-Fehler $\pm 7,9 \%$.

Aufgrund technischer Probleme war es nach einem Teil der Versuche nicht mehr möglich Katecholaminwerte zu bestimmen; es liegen deshalb nicht von allen Tieren und Versuchsbedingungen Werte vor.

2.7 Analyse und Darstellung der Daten

2.7.1 Schoener-Index

Die Überlappung der Ergebnisse der Wahlversuche von Schwestern und nicht nahe verwandten Weibchen wurde mittels Schoener-Index berechnet (SCHOENER 1968):

$$D = 1 - 0,5 \sum |p_{ji} - p_{ki}|$$

p_{ji} war jeweils der prozentuale Anteil der Gesamtaufenthaltsminuten des einen Weibchens bei den acht verschiedenen Männchen und p_{ki} der des anderen.

2.7.2 Statistik

Alle statistischen Tests wurden mit SPSS für Windows 6.1.3 (SPSS Inc.) durchgeführt. Für alle Tests werden die zweiseitig ermittelten Irrtumswahrscheinlichkeiten angegeben. Als Signifikanzgrenze wurde ein α von 0,05 festgelegt.

Verpaarungsversuch:

Im Verpaarungsversuch wurden die physiologischen Ausgangswerte, die Verpaarungswerte und die Trennungswerte beider Verpaarungsqualitäten eingesetzt.

Diese Daten wurden nach Kontrolle auf Normalverteilung (Kolmogorov-Smirnov-Test) durch eine repeated measurement ANOVA auf signifikante Unterschiede überprüft. Lagen signifikante Unterschiede vor, so wurden diese einzeln mittels abhängigem t-Test, der durch die adjusted Bonferroni – Methode ($k = 5$; JACCARD 1996) korrigiert wurde, auf signifikante Unterschiede getestet.

Signifikante Unterschiede zwischen den zwei Verpaarungsqualitäten wurden mittels unabhängigem t-Test ermittelt.

In Verpaarungsversuch mit ausschließlich abhängigen Daten (Kap. 2.2.2) wurde der komplette Datensatz der Weibchen (Ausgangswerte, Verpaarungswerte, Trennungswerte und Nachwerte für jede Verpaarungsqualität) in einer repeated-measurement-ANOVA auf Unterschiede überprüft und diese dann ausschließlich mittels abhängigem t-Test, der wiederum nach der adjusted Bonferroni-Methode korrigiert wurde ($k = 10$), auf Signifikanzen hin überprüft.

Waren die physiologischen Daten nicht normalverteilt, so erfolgte die statistische Analyse mit nicht parametrischen Tests. Verhaltensdaten wurden generell nicht parametrisch getestet (SIEGEL 1987). Dies galt auch für die Daten der Interferonproduktion.

Die Verhaltensänderungen zwischen dem ersten und dem 14. Verpaarungstag wurden mittels Wilcoxon-Test ermittelt, die Unterschiede zwischen den Gruppen mittels U-Test.

Zur Überprüfung von Häufigkeitsverteilungen wurde bei einer geringen Datenzahl der Fisher's exact-Test, bei großer Datenzahl der X^2 -Test herangezogen.

Korrelationen zwischen Verhaltensweisen wurden nach Pearson ermittelt.

Die Signifikanzen werden folgendermaßen angegeben:

$p < 0,05$: *; $p < 0,01$: **; $p < 0,001$: ***). Tendenzen ($p < 0,1$) sind durch # gekennzeichnet.

3 Ergebnisse

3.1 Verpaarung

Um sicherzustellen, dass die physiologischen Veränderungen bei harmonisch und unharmonisch verpaarten Weibchen nicht gegebenenfalls durch Trächtigkeit (inklusive unbemerkter Aborte und Resorption der Embryonen) bedingt wurden, waren 18 der 68 im ersten Versuch eingesetzten Weibchen (12 harmonische, 6 unharmonische) sechs Wochen vor Beginn des Versuchs sterilisiert worden. Da zu keinem Zeitpunkt des Versuchs signifikante Unterschiede zwischen sterilisierten und nicht sterilisierten Weibchen gefunden wurden (Tab. 2), wurden im Weiteren die Daten der sterilisierten und nicht sterilisierten Weibchen zusammengefasst.

Tab. 2: Mittelwerte physiologischer Parameter am Tag vor der Verpaarung bei sterilisierten und nicht sterilisierten Weibchen (t-Test)

	steril (n = 18)	nicht steril (n = 50)	p
Adrenalin [ng/ml]	4,6 ± 0,7	4,8 ± 0,7	>0,82
Granulozytenanteil [%]	38 ± 2	37 ± 1	>0,85
Komplement [IU/ml]	1655 ± 75	1655 ± 91	>0,99
Körpermasse [g]	191 ± 4	195 ± 5	>0,75
Kortisol [ng/ml]	23,2 ± 2,6	24,4 ± 2,9	>0,78
Leukozyten [n/μl]	5300 ± 200	5800 ± 200	>0,52
LTT [cpm/100Zellen]	94 ± 12	99 ± 9	>0,83
Lymphozytenanteil [%]	56 ± 3	57 ± 2	>0,70
Noradrenalin [ng/ml]	8,6 ± 1,5	8,9 ± 1,8	>0,85
Östradiol [ng/ml]	4,2 ± 0,5	4,0 ± 0,6	>0,57

3.1.1 Ethologische Effekte der unterschiedlichen Verpaarungsqualitäten

Im 1. Versuch wurden 68 Paare eingesetzt, von denen sich 39 in einem 14 Wochen zuvor durchgeführten Vorversuch als harmonisch und 29 als unharmonisch herausgestellt hatten.

Verhalten am ersten Tag

Von 21 der insgesamt 68 Paare wurde das Verhalten am ersten Tag der Verpaarung aufgezeichnet und ausgewertet (siehe Kap. 2.2.1). Es konnte zwischen den im Vorversuch harmonisch und unharmonisch verpaarten Weibchen kein Unterschied festgestellt werden (Abb. 2a; Tab. 3). Die Tiere ruhten nicht, die Männchen zeigten sehr viel Sexualverhalten. Die Weibchen versteckten sich häufig im Schlafkasten (Abb. 2a) und alle Weibchen wiesen die Männchen mit agonistischem Verhalten ab.

Tab. 3: Mediane und Perzentile (Perz.) des von den Versuchstieren am 1. Tag der Verpaarung in 12 Stunden gezeigten Verhaltens. Da die Verhaltensweisen sehr kurz sind, wurde die Anzahl angegeben. In keinem Parameter waren die Unterschiede zwischen den Gruppen signifikant.

	harmonisch (n = 12)			unharmonisch (n = 9)		
	Median	25.Perz.	75.Perz.	Median	25.Perz.	75.Perz.
agonistisches Verhalten der Weibchen	27	13,5	37	32	23	40,5
agonistisches Verhalten der Männchen	0	0	0	0	0	0
„Kopulationen“	0	0	2,25	0	0	0,5
„Aufreiten“	22	16	31,75	21	12,5	27,5

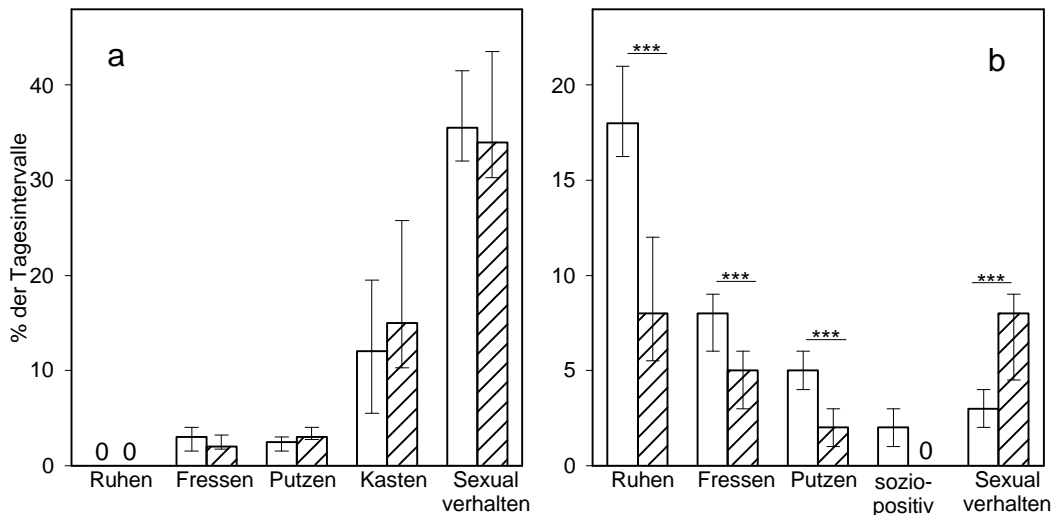


Abb. 2: Am ersten (a) bzw. 13.Tag (b) der Verpaarung von Weibchen gezeigte Verhaltensweisen. Harmonisch verpaarte Tiere sind weiß, unharmonisch verpaarte schraffiert dargestellt (U-Test; in Abbildung a gehen 12 harmonisch und 9 unharmonisch, in Abb. b 39 harmonisch und 29 unharmonisch verpaarte Weibchen ein).

Verhalten am dreizehnten Tag

Während am 1.Tag keine Unterscheidung in harmonische und unharmonische Paare möglich war, konnten alle Paare anhand ihres Verhaltens, das sie am 13. Tag zeigten, eindeutig in harmonische (n=39) bzw. unharmonische (n=29) Paare eingeteilt werden (Abb. 2b). Zwischen der Einteilung im Vorversuch und den hier gezeigten Ergebnissen bestanden keine Unterschiede.

Bemerkenswert dabei ist die Verhaltensweise „Fressen“. In harmonischen Paaren fraßen die Tiere miteinander, während in unharmonischen Paaren die Tiere meist dann fraßen, wenn der Partner ruhte (Abb. 3).

Erstaunlicherweise trat in unharmonischen Paaren signifikant häufiger Sexualverhalten auf als in harmonischen (Abb. 2b). Dabei kam es jedoch trotz entsprechend häufiger „Aufreitversuche“ zu signifikant weniger „Kopulationen“ als bei harmonischen Paaren (Tab. 4). In unharmonischer Verpaarung zeigten die Weibchen signifikant mehr agonistisches Verhalten (Tab. 4). Obwohl auch in unharmonischen Verpaarungen „Kopulationen“ auftraten, wurde keines der 29 Weibchen während der Verpaarung trächtig, wohingegen 12 der 39 harmonisch verpaarten

Weibchen während des Vorversuches trächtig wurden (Fisher's exact test; $p < 0,01$).

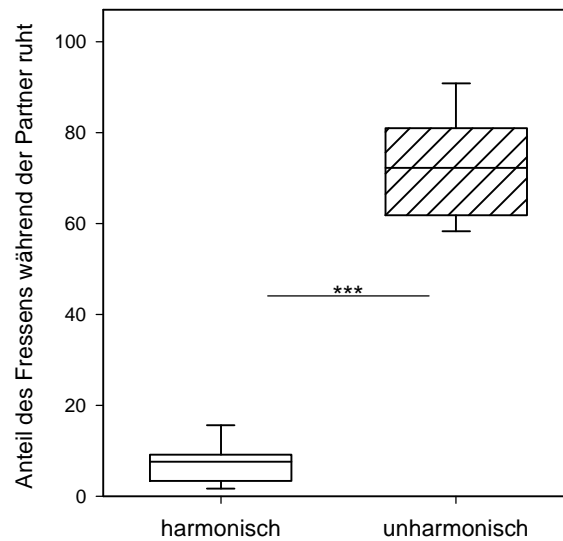


Abb. 3: Anteil von „Fressen“ des Weibchens, während der Partner ruht. (Median mit Interquartilbereich und 5 - 95% -Bereich, $n_{\text{harmonisch}} = 39$, $n_{\text{unharmonisch}} = 29$; U-Test)

Weiterhin ergab sich ein signifikanter Unterschied in der Intensität des agonistischen Verhaltens der Weibchen: Harmonisch verpaarte Weibchen zeigten hauptsächlich „Verdrängen“; unharmonisch verpaarte Weibchen zeigen hingegen neben „Verdrängen“ auch „Drohen“ und „Attacken“ (Abb.4).

Tab. 4: Mediane und Perzentile (Perz.) des von den Versuchstieren in am 13. Tag der Verpaarung in zwölf Stunden gezeigten Verhaltens. Die Werte für „agonistisches Verhalten“ und „Kopulation“ unterscheiden sich signifikant (U-Test; agon. Verh: $p < 0,001$; Kopulationen: $p < 0,05$).

	harmonisch (n = 39)			unharmonisch (n = 29)		
	Median	25.Perz.	75.Perz.	Median	25.Perz.	75.Perz.
agonistisches Verhalten der Weibchen	5	3	5	17	4,5	23
agonistisches Verhalten der Männchen	0	0	1	0	0	1
„Kopulationen“	1	1	2	1	0	2
„Aufreiten“	3	2	4	3	2	4,5

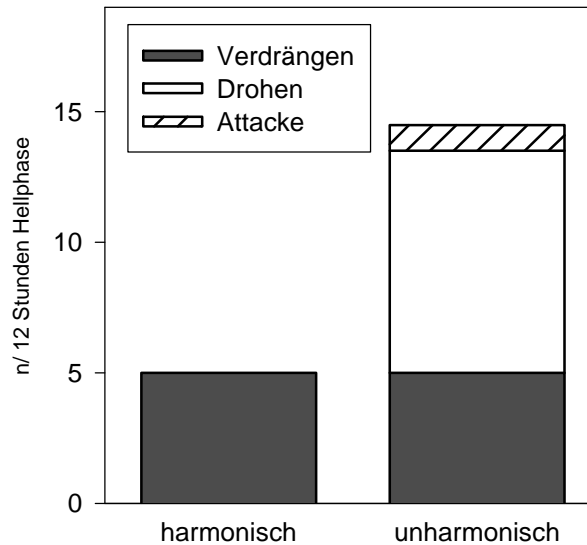


Abb. 4: Anteile unterschiedlicher Verhaltenselemente des agonistischen Verhaltens bei Weibchen. Die Unterschiede zwischen beiden Gruppen bei „Drohen“ (nicht schraffiert) und „Attacke“ (einfach schraffiert) sind signifikant (U - Test, jeweils $p < 0,001$), zwischen dem gezeigten „Verdrängen“ (doppelt schraffiert) bestand kein signifikanter Unterschied.

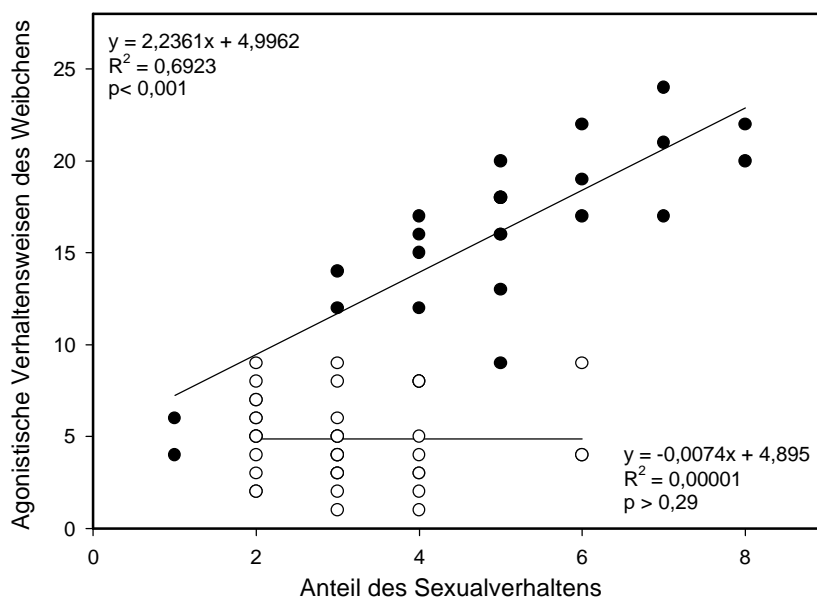


Abb. 5: Dargestellt sind die Beziehungen zwischen agonistischem Verhalten der Weibchen und dem prozentualen Anteil des Sexualverhaltens der Männchen am 13.Tag der Verpaarung. Daten unharmonischer Paare sind schwarz ($n = 29$), die harmonischer Paare ($n = 39$) weiß dargestellt. Der Zusammenhang wurden nach Pearson überprüft.

Es bestand am 13.Tag eine gute Korrelation zwischen dem Sexualverhalten der Männchen und dem agonistischen Verhalten der unharmonisch verpaarten Weibchen (Abb. 5): Je häufiger die Männchen Sexualverhalten zeigten, desto häufiger wurden sie von den Weibchen aggressiv abgewehrt.

Verhalten am 47. Tag

Das Verhalten der Tiere am 47. Tag unterschied sich in keinem Parameter signifikant von dem am 13. Tag gezeigten. Dies gilt sowohl für die harmonisch als auch die unharmonisch verpaarten Tiere.

Allerdings wiesen nach 47 Tagen mehrere Tiere aus unharmonischen Paaren Verletzungen auf, während in harmonischen Paaren kein einziges Tier verletzt war (Fisher's exact test; $p < 0,001$). Die typische Verletzung bei den Weibchen war eine offene, zum Teil blutende Schwanzspitze ($n=7$), bei den Männchen tiefe Kratzer im Kopfbereich ($n=5$). Ordnet man die unharmonischen Paare in „Paare mit unverletzten Tieren“ (Gruppe 1), „Paare mit verletzten Weibchen“ (Gruppe 2) und „Paare mit verletzten Männchen“ (Gruppe 3), so lassen sich diese drei Gruppen anhand des von den Weibchen gezeigten agonistischen Verhaltens unterscheiden (Abb. 6).

Bei den harmonischen Paaren fanden sich keine solchen Unterschiede (Daten nicht dargestellt).

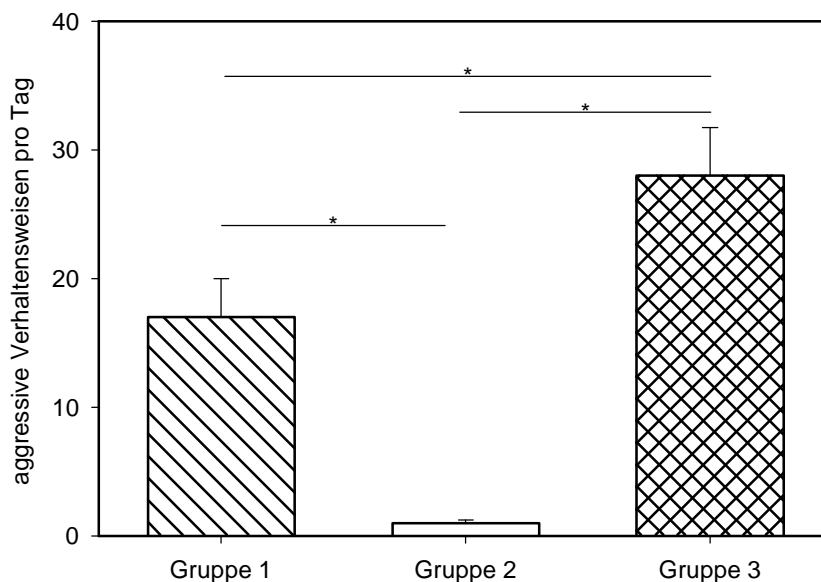


Abb. 6: Agonistisches Verhalten der Weibchen am 47.Tag der Verpaarung. Die Daten unverletzter Paare ($n=10$) sind mit einfacher Schraffur, die Daten von Paaren mit verletztem Weibchen ($n=5$) ohne Schraffur und die Daten der Paare mit verletztem Männchen ($n=5$) mit doppelter Schraffur dargestellt (Kruskal-Wallis- Test mit bonferroni korrigiertem U-Test als posthoc Test)

Zusammenfassung

Zum besseren Überblick sind die Ergebnisse in Tabelle 5 zusammengefasst.

Tab. 5: Zusammenfassung der Befunde im Verhalten bei Weibchen

	harmonische Verpaarung (n =39)	unharmonische Verpaarung (n =29)
Ruhezeiten	lang	kurz
Agonistik der Weibchen	niedrig	hoch
Tiere mit Verletzung	0	12
Trächtigkeiten	12	0

3.1.2 Physiologische Veränderungen während der Verpaarungen

Physiologische Effekte bei den Weibchen nach 14 Tagen Verpaarung

Körpermasse

Die Körpermasse war bei den Tieren beider Gruppen während des gesamten Versuches gleichermaßen vermindert. Dabei ließ sich an keinem Tag ein signifikanter Unterschied zwischen den Gruppen nachweisen (nicht dargestellt).

Stresshormonkonzentrationen

Sehr starke Effekte zeigten sich bezüglich der gemessenen Stresshormonkonzentrationen: Während bei den harmonisch verpaarten Weibchen die Serumspiegel von Kortisol und den Katecholaminen sanken, erhöhten sie sich bei unharmonischer Verpaarung (Abb. 7)

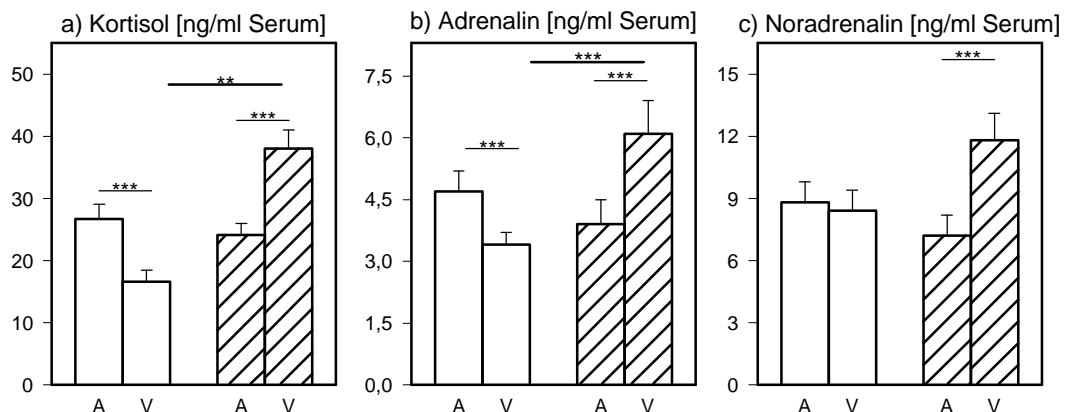


Abb. 7: Mittelwert und Standardfehler der Kortisol- (a), Adrenalin (b) und Noradrenalinspiegel (c) harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Weibchen am 14. Tag der Verpaarung. (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; repeated measurement ANOVA)

Sexualhormonkonzentrationen

Bei den harmonisch verpaarten Weibchen waren die Östradiol Serumwerte nach 14 Tagen Verpaarung erhöht, während die der unharmonisch verpaarten Weibchen abgesunken waren (Abb. 8).

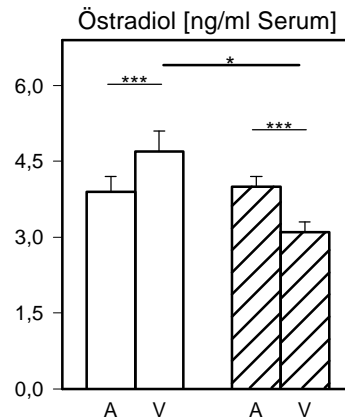


Abb. 8: Mittelwert und Standardfehler des Östradiolspiegels harmonisch(weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Weibchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; repeated measurement ANOVA)

Immunologische Parameter

Auch in den Immunparametern wurde eine Vielzahl signifikanter Unterschiede zwischen harmonisch und unharmonisch verpaarten Weibchen gefunden.

Insgesamt verbesserte sich die Immunkapazität der harmonisch verpaarten Weibchen, während sie bei den unharmonischen in den meisten Parametern zurückging (Abb. 9 und 10).

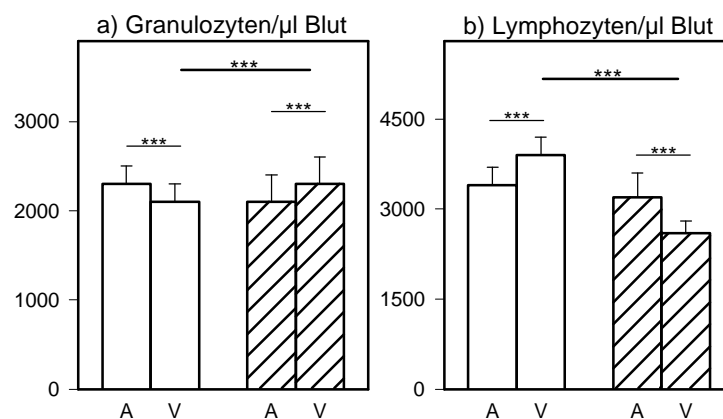


Abb. 9: Mittelwert und Standardfehler der Granulozytenzahl (a) und der Lymphozytenzahl (b) harmonisch(weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Weibchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; repeated Measurement ANOVA)

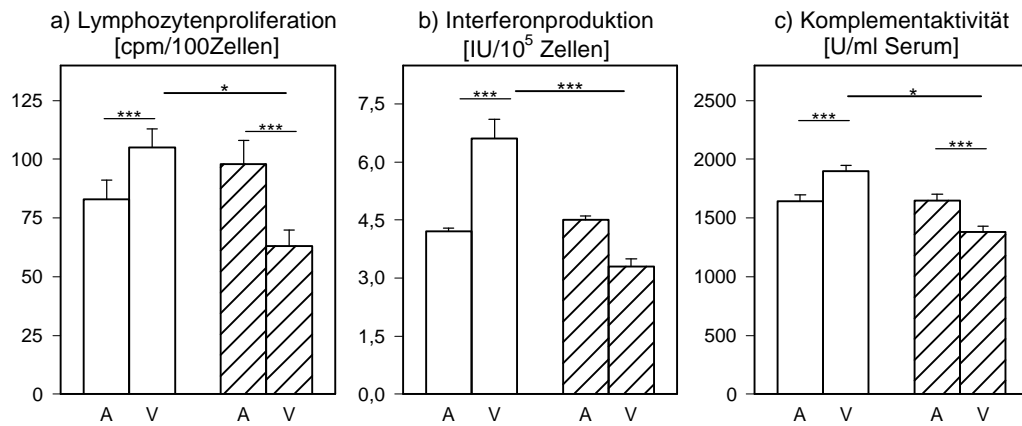


Abb. 10: Mittelwert und Standardfehler der Lymphozytenproliferation (a), der Interferonproduktion aktivierter Lymphozyten (b) und der Komplementaktivität (c) harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Weibchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; repeated Measurement ANOVA bei a und c, U-Test bzw. Wilcoxon-Test bei b)

Physiologische Parameter nach 48 Tagen

In keinem Parameter konnten signifikante Unterschiede zwischen dem vierzehnten und 48. Verpaarungstag gefunden werden (Tab. 6).

Tab. 6: Mittelwerte und Standardfehler physiologischer Parameter von Weibchen nach 14 und nach 48 Tagen Verpaarung.

	harmonische Verpaarung (n=39)		unharmonische Verpaarung (n=29)	
	nach 14 Tagen	nach 48 Tagen	nach 14 Tagen	nach 48 Tagen
Kortisol [ng/ml Serum]	16,6 ± 1,8	16,1 ± 2,4	34,3 ± 3,0	33,5 ± 2,9
Komplement [U/ml Serum]	1898 ± 53	1887 ± 72	1379 ± 50	1327 ± 110
Körpermasse [g]	190 ± 3	192 ± 3	184 ± 4	185 ± 4
Granulozytenzahl [Zellen/ μ l Blut]	2000 ± 200	2000 ± 200	2300 ± 400	2300 ± 600
Leukozytenzahl [Zellen/ μ l Blut]	6200 ± 300	6000 ± 400	5200 ± 200	5000 ± 300
LTT [cpm/100 Zellen]	107 ± 8	104 ± 10	63 ± 7	59 ± 12
Lymphozytenzahl [Zellen/ μ l Blut]	3900 ± 200	3900 ± 300	2500 ± 200	2600 ± 300
Östradiol [ng/ml Serum]	4,7 ± 0,4	4,7 ± 0,9	3,1 ± 0,2	2,9 ± 0,4
Interferonproduktion [IU/ 10^5 Zellen]	6,6 ± 0,5	7,1 ± 1,2	3,3 ± 0,2	3,5 ± 0,5

Die Unterschiede zwischen den unterschiedlichen Verpaarungsqualitäten waren auch nach 48 Tagen noch vorhanden.

Zusätzlich ließen sich auch in einigen physiologischen Parametern Unterschiede zwischen den unterschiedlichen Kategorien unharmonisch verpaarter Weibchen nachweisen (Tab. 7). Sowohl bei der Körpermasse als auch beim LTT wies die ANOVA, vermutlich aufgrund der geringen

Zahl der Tiere, zwar keine signifikanten Unterschiede auf, jedoch war die Irrtumswahrscheinlichkeit in beiden Fällen kleiner 0,1.

Tab.7: Physiologische Werte unharmonisch verpaarter Weibchen, eingeteilt in Gruppen aufgrund der verletzten Tiere (Gruppe 1: Paare ohne verletzte Tiere, Gruppe 2: Paare mit verletzten Weibchen, Gruppe 3: Paare mit verletzten Männchen); die Signifikanzen wurden nach signifikanter one-way ANOVA mittels SNK-Test bestimmt.

	Gruppe 1 (n=17)	Gruppe 2 (n=7)	Gruppe 3 (n=5)	p 1-2	p 1-3	p 2-3
Kortisol [ng/ml Serum]	35,4 ± 2,4	41,8 ± 2,9	15,5 ± 3,0	*		*
Komplement [U/ml Serum]	1339 ± 72	1076 ± 110	1638 ± 50	*	*	*
Körpermasse [g]	179 ± 3	188 ± 4	198 ± 4	n.g.	n.g.	n.g.
Granulozytenzahl [Zellen/µl Blut]	2300 ± 200	2400 ± 600	1900 ± 400	n.g.	n.g.	n.g.
Leukozytenzahl [Zellen/µl Blut]	5300 ± 400	4000 ± 300	5600 ± 500		*	*
LTT [cpm/100 Zellen]	71 ± 10	35 ± 12	49 ± 7	n.g.	n.g.	n.g.
Lymphozytenzahl [Zellen/µl Blut]	2800 ± 300	1500 ± 300	3500 ± 200		*	*
Östradiol [ng/ml Serum]	3,4 ± 0,9	1,6 ± 0,4	3,0 ± 0,2		*	
Interferonproduktion [IU/10 ⁵ Zellen]	3,5 ± 1,2	2,6 ± 0,5	3,8 ± 0,2	n.g.	n.g.	n.g.

Physiologische Effekte bei den Männchen

Wie auch bei den die Weibchen aus dem 1. Versuch sanken bei allen harmonisch und unharmonisch verpaarten Männchen die Körpermassen. In den anderen physiologischen Parametern fanden sich Unterschiede: Bei den harmonisch Verpaarten sank die Serumkonzentrationen der Stresshormone (Abb. 11), die des Testosterons stieg leicht an (Abb. 12).

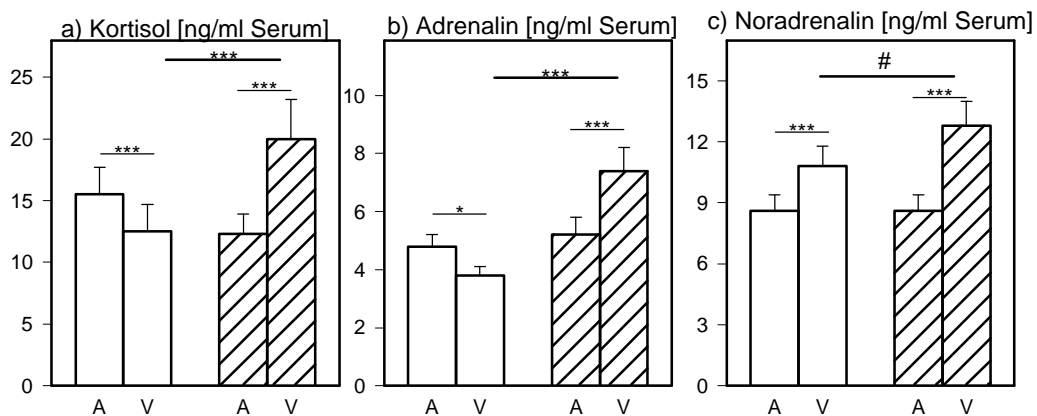


Abb. 11: Mittelwert und Standardfehler des Kortisol- (a), des Adrenalin- (b) und des Noradrenalinspiegels (c) harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Männchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; repeated Measurement ANOVA)

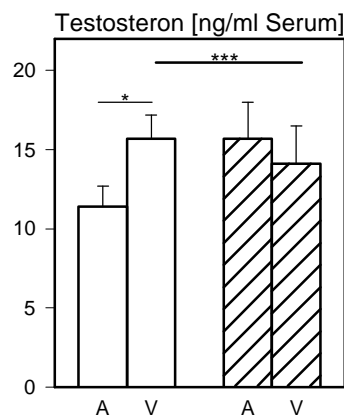


Abb. 12: Mittelwert und Standardfehler des Testosteronspiegels harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Männchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; repeated Measurement ANOVA)

Daneben verbesserte sich auch der Immunstatus der harmonisch verpaarten Männchen, sowohl im spezifisch zellulären Kompartiment (Abb. 14, 15), wie auch im unspezifischen Kompartiment der Immunabwehr. Dagegen stiegen bei unharmonisch verpaarten Männchen die Serumkonzentrationen aller Stresshormone (Katecholamine und Glukokortikoide) signifikant an und die Werte der gemessenen Immunparameter, mit Ausnahme der Granulozytenzahl sanken (Abb. 13 und 14).

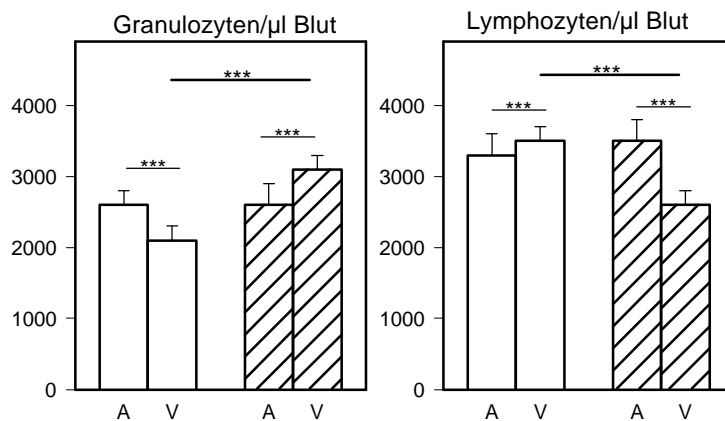


Abb. 13: Mittelwert und Standardfehler der Granulozytenzahl (a) und der Lymphozytenzahl (b) harmonisch(weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Männchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert, h: harmonisch, u: unharmonisch; repeated Measurement ANOVA)

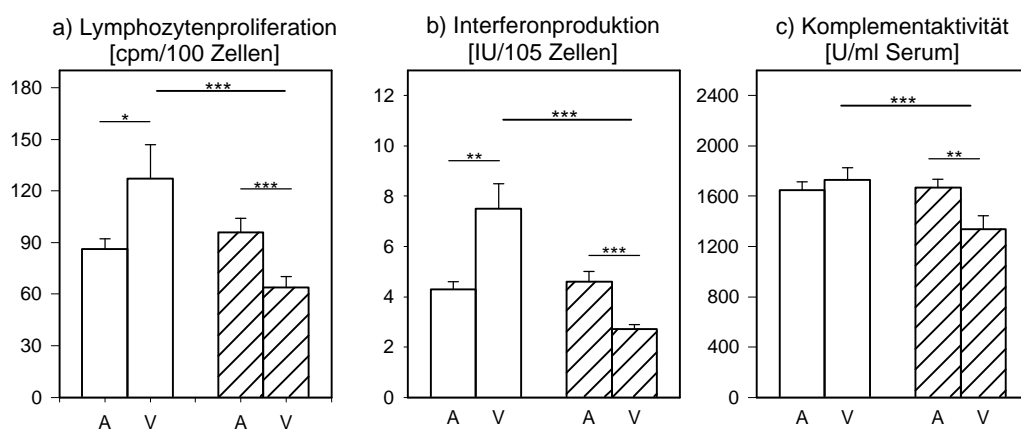


Abb. 14: Mittelwert und Standardfehler der Lymphozytenproliferation (a), der Interferonproduktion aktivierter Lymphozyten (b) und der Komplementaktivität (c) harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Männchen am 14. Tag der Verpaarung (A: Ausgangswert, V: Verpaarungswert; a und c: repeated Measurement ANOVA; b: U-Test bzw. Wilcoxon-Test)

Die Werte am 48. Tag unterschieden sich in keinem Parameter von denen des 14. Tages, die Unterschiede zwischen den harmonisch und unharmonisch verpaarten Tieren bestanden weiterhin. Allerdings konnten, im Gegensatz zu den Weibchen, am 48. Tag in der Physiologie keinerlei Unterschiede innerhalb der unharmonisch verpaarten Männchen gefunden werden.

Versuch 2: Nachweis der Verpaarungseffekte auf individueller Ebene

Um die Auswirkungen der Verpaarungsqualität auf individueller Ebene zu überprüfen, wurden Weibchen zweimal im Standardversuch eingesetzt. Dazu wurde für 17 Weibchen in einem Wahlversuch (siehe Kap 3.6) je ein präferierter und ein abgelehnter Partner ermittelt. Anschließend wurden die Weibchen mit jedem dieser Männchen verpaart.

Die Weibchen zeigten nur bei der Verpaarung mit dem im Wahlversuch präferierten Männchen soziopositive Verhaltensweisen; zudem zeigten sie signifikant mehr „Ruhem“, „Putzen“ und „Fressen“: Die Verpaarung waren also harmonisch.

Dagegen zeigten die Tiere in der Verpaarung mit dem abgelehnten Männchen mehr Sexualverhalten und die Weibchen auch mehr agonistisches Verhalten (Tab. 8): Die Paare waren also unharmonisch.

Tab. 8: Mediane des von den Weibchen am 13. Tag der Verpaarung in zwölf Stunden gezeigten agonistischen Verhaltens. Der Unterschied zwischen harmonischer und unharmonischer Verpaarung ist in beiden Gruppen signifikant ($p < 0,01$; Wilcoxon-Test)

	Harmonisch			Unharmonisch		
	Median	25.Perz.	75.Perz.	Median	25.Perz.	75.Perz.
Versuch 1	5	3	5	17	4,5	23
Versuch 2	4	2	6	18	5	27

Die Befunde stehen also im Einklang mit den Verhaltensergebnissen aus dem ersten Versuch.

Auch bezüglich der physiologischen Parameter entsprachen die Reaktionen der Tiere bei harmonischer bzw. unharmonischer Verpaarung denen der nur einmal im Versuch eingesetzten Tieren des ersten Versuchs: Auch hier verbesserte sich der Immunstatus der harmonisch Verpaarten, während er sich bei denselben Tieren in unharmonischer Verpaarung verschlechterte. Selbst die absoluten Zahlen wiesen zwischen beiden Versuchen keinerlei signifikante Unterschiede auf (siehe Tab. 9).

Tab. 9: Mittelwerte und Standardfehler physiologischer Daten harmonisch und unharmonisch verpaarter Weibchen nach 14 Tagen Verpaarung

	harmonisch		unharmonisch	
	Versuch 1 (n=39)	Versuch 2 (n = 17)	Versuch 1 (n=29)	Versuch 2 (n = 17)
Kortisol [ng/ml Serum]	16,6 ± 1,8	17,8 ± 2,7	34,3 ± 3	37,2 ± 4,9
Komplement [U/ml Serum]	1898 ± 53	1873 ± 82	1379 ± 50	1269 ± 57
Körpermasse [g]	190 ± 3	192 ± 5	184 ± 4	190 ± 5
Granulozytenzahl [Zellen/ μ l Blut]	2000 ± 200	2500 ± 400	2300 ± 400	2900 ± 600
Leukozytenzahl [Zellen/ μ l Blut]	6200 ± 300	6100 ± 400	5200 ± 200	5800 ± 400
LTT [cpm/100 Zellen]	107 ± 8	79 ± 8	63 ± 7	54 ± 6
Lymphozytenzahl [Zellen/ μ l Blut]	3900 ± 200	3400 ± 200	2500 ± 200	3000 ± 300
Vollblut – LTT [cpm/ μ l Blut]		2900 ± 736		1240 ± 325
Östradiol [ng/ml Serum]	4,7 ± 0,4	6,1 ± 0,6	3,1 ± 0,2	4,3 ± 0,3
Interferonproduktion [IU/ 10^5 Zellen]	6,6 ± 0,5	6,6 ± 0,5	3,3 ± 0,2	3,1 ± 0,2

3.2 Effekte der Trennung vom Partner

3.2.1 Auswirkungen auf die Weibchen

Verhaltensänderungen

Nach der Trennung vom Partner zeigten die Weibchen sehr starke Verhaltensunterschiede gegenüber dem Verhalten während der Verpaarung (Abb. 15).

Die Zeiten, die zuvor harmonisch verpaarte Weibchen am Tag der Trennung fraßen oder sich putzten, gingen ebenso wie ihre Ruhezeit signifikant zurück. Daneben suchten zuvor harmonisch verpaarte Weibchen signifikant häufiger den Schlafkasten auf (Median der Aufenthaltsanteile: 3,5 : 0; $p < 0,01$; U - Test). Umgekehrt zeigten zuvor unharmonisch verpaarte Weibchen am Tag der Trennung mehr „Ruhens“, „Fressens“ und „Putzens“. Sie erreichten hierbei signifikant höhere Werte als die zuvor harmonisch verpaarten Weibchen nach der Trennung (jeweils $p < 0,001$; U-Test).

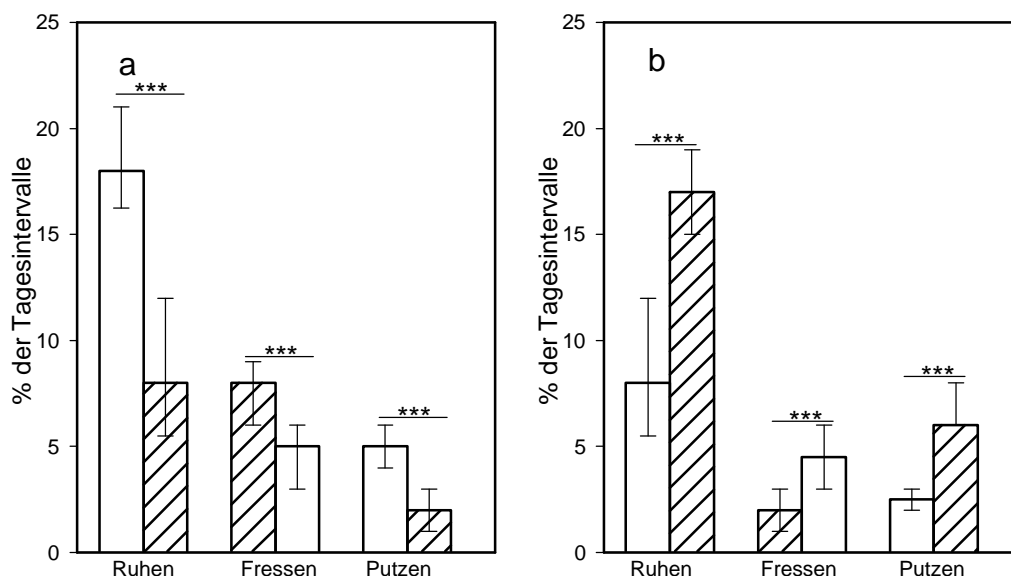


Abb. 15: Mediane mit Interquartilbereich einiger Verhaltensweisen harmonisch (a, $n = 39$) und unharmonisch (b, $n = 29$) verpaarter Weibchen nach 14 Tagen Verpaarung (weiß) und am Tag der Trennung (schraffiert); Wilcoxon-Test.

Die entsprechenden Verhaltensänderungen zeigten auch die Weibchen, die einmal harmonisch als auch einmal unharmonisch verpaart gewesen waren (Versuch 2; jeweils $p < 0,01$; Wilcoxon-Test). Die zuvor unharmonisch verpaarten Weibchen erreichten nach der Trennung teilweise die Werte, die sie während der harmonischen Verpaarung aufwiesen.

Wie bereits dargestellt (Seite 29), hatten 7 von 29 unharmonisch verpaarten Weibchen während der Verpaarung eine verletzte Schwanzspitze. Erstaunlicherweise hatten 12 der zuvor harmonisch verpaarten Weibchen 6 bis 10 Tage nach der Trennung ebenfalls verletzte Schwanzspitzen, die sich die Tiere selbst beigebracht haben mussten. Bei den zuvor unharmonisch verpaarten Tieren wurden keinerlei neue Verletzungen gefunden. Vielmehr verheilten die Wunden. Diese Verteilung weicht signifikant von einer zufälligen Verteilung ab (Fisher's exact – test; $p < 0,05$).

Physiologische Veränderungen

Um die Abbildungen übersichtlicher zu gestalten wurden signifikante Unterschiede zwischen den Verpaarungswerten (s.o.) nicht mehr eingetragen.

Stresshormonkonzentrationen

Die Kortisol - Serumkonzentration stieg bei den zuvor harmonisch verpaarten Weibchen an, bei den zuvor unharmonisch verpaarten fielen sie (Abb. 16a).

Sexualhormonkonzentrationen

Die Serumkonzentration von Östradiol ging bei den zuvor harmonisch verpaarten Weibchen zurück, während sie bei den unharmonischen anstieg (Abb. 16b)

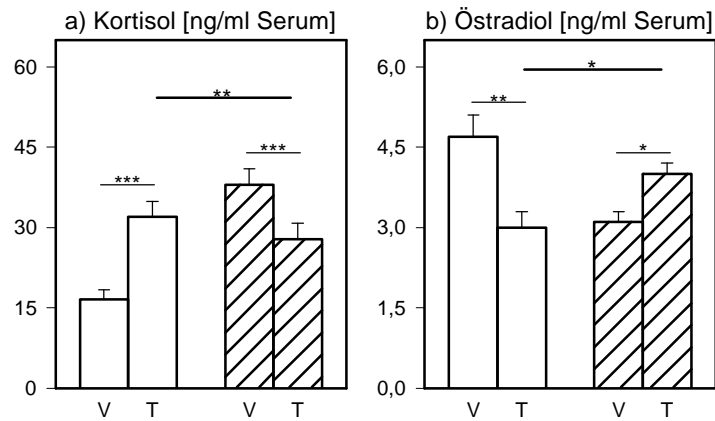


Abb. 16: Mittelwert und Standardfehler des Kortisol- (a) und des Östradiolspiegels (c) zuvor harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Weibchen am 3. Tag nach der Trennung (V: Verpaarung, T: Trennung; repeated Measurement ANOVA)

Immunologische Parameter

Auch in den Immunparametern ergaben sich je nach Qualität der Verpaarung nach der Trennung entgegengesetzte Effekte.

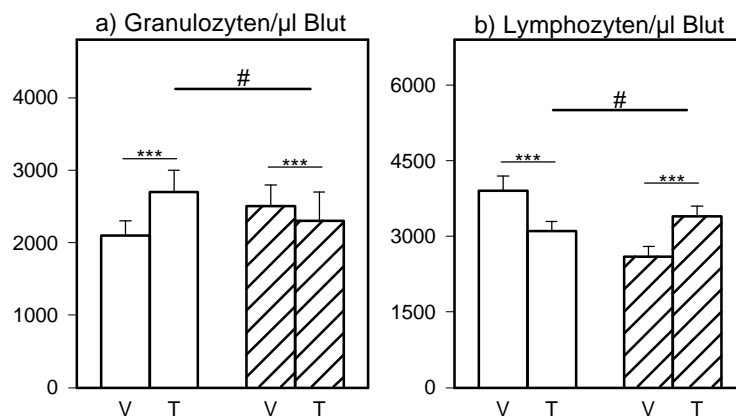


Abb. 17: Mittelwert und Standardfehler der Granulozytenzahl (a) und der Lymphozytenzahl (b) zuvor harmonisch (weiß, n = 39) und unharmonisch (schraffiert, n = 29) verpaarter Weibchen am 3. Tag nach der Trennung (V: Verpaarung, T: Trennung; repeated Measurement ANOVA)

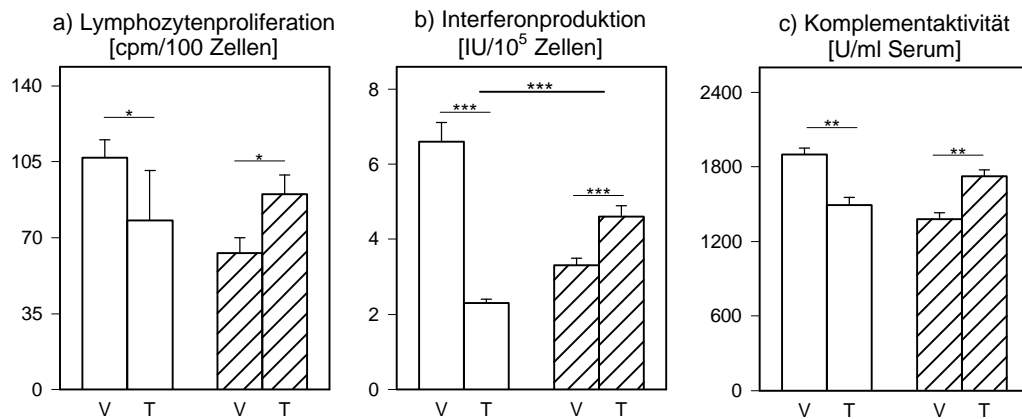


Abb. 18: Mittelwert und Standardfehler der Lymphozytenproliferation (a), der Interferonproduktion aktivierter Lymphozyten (b) und der Komplementaktivität (c) zuvor harmonisch (weiß, $n = 39$) und unharmonisch (schraffiert, $n = 29$) verpaarter Weibchen am 3. Tag nach der Trennung (V: Verpaarung, T: Trennung,; a und c: repeated Measurement ANOVA; b: U-Test bzw. Wilcoxon-Test)

Zuvor harmonisch verpaarte Weibchen wiesen eine Verschlechterung ihrer immunologischen Parameter auf. (Abb. 17,18). Umgekehrt verbesserte sich bei den zuvor unharmonisch verpaarten Weibchen sowohl die spezifische als auch die unspezifische Immunabwehr.

Die Befunde des 2. Versuchs entsprachen auch nach der Trennung denen des 1. Versuchs ($p > 0,1$, t-Test; Tab. 11).

Tab. 10: Mittelwerte und Standardfehler 6 physiologischer Parameter der Weibchen des 1. Versuchs vor Beginn des Versuchs (AGW) und 3 Tage nach der Trennung (TW) der Tiere.

	harmonisch verpaart ($n = 39$)			unharmonisch verpaart ($n = 29$)		
	AGW	TW	p	AGW	TW	p
Granulozyten [$n/\mu\text{l}$]	2300 ± 200	2700 ± 200	***	2600 ± 300	2300 ± 400	
Interferon [$\text{IU}/10^5$ Zellen]	4,2 $\pm 0,1$	2,3 $\pm 0,1$	***	4,5 $\pm 0,1$	4,6 $\pm 0,3$	*
Komplement [IU/ml]	1642 ± 53	1480 ± 59	***	1655 ± 54	1718 ± 54	#
Kortisol [ng/ml Serum]	26,7 $\pm 2,4$	32,0 $\pm 2,9$	*	24,1 $\pm 1,9$	27,8 ± 3	
Lymphozyten [$n/\mu\text{l}$]	3400 ± 300	3100 ± 500	***	3200 ± 400	3400 ± 300	
Interferon [$\text{U}/10^5$ Zellen]	4,2 $\pm 0,2$	2,3 $\pm 0,1$	*	4,5 $\pm 0,1$	4,6 $\pm 0,3$	*

Tab. 11: Mittelwerte und Standardfehler physiologischer Daten der Weibchen aus dem 2. Versuch (n=17) nach 14 Tagen Verpaarung und 3 Tage nach der Trennung (repeated measurement ANOVA; bonferroni korrigierter abhängiger t-Test als posthoc Test, k=10). Alle signifikanten Unterschiede wurden mit * gekennzeichnet.

	harmonisch			unharmonisch		
	Verpaarung (n = 17)	Trennung (n = 17)	p	Verpaarung (n = 17)	Trennung (n = 17)	p
Kortisol [ng/ml Serum]	17,8 ± 2,7	37,5 ± 4	*	37,2 ± 4,9	19,0 ± 5	
Komplement [U/ml Serum]	1873 ± 82	1322 ± 84	*	1269 ± 57	1594 ± 65	*
Körpermasse [g]	192 ± 5	191 ± 5		190 ± 5	190 ± 6	
Granulozytenzahl [Zellen/µl Blut]	2500 ± 400	2900 ± 400	*	2900 ± 600	2900 ± 600	
Leukozytenzahl [Zellen/µl Blut]	6100 ± 400	5900 ± 400		5800 ± 400	6300 ± 400	
LTT [cpm/100 Zellen]	79 ± 8	44 ± 5	*	54 ± 6	56 ± 4	
Lymphozytenzahl [Zellen/µl Blut]	3400 ± 200	2600 ± 300	*	3000 ± 300	3200 ± 200	
Vollblut – LTT [cpm/µl Blut]	2900 ± 736	1634 ± 451	*	1240 ± 325	1817 ± 451	
Östradiol [ng/ml Serum]	6,1 ± 0,6	4,7 ± 0,4		4,3 ± 0,3	5,1 ± 0,4	
Interferonproduktion [IU/10 ⁵ Zellen]	6,6 ± 0,5	2,3 ± 1	*	3,1 ± 0,2	4,8 ± 4	*

In beiden Versuchen gingen die Werte nach der Trennung nicht nur auf die Ausgangswerte vor der Verpaarung zurück, sondern sie überschritten sie teilweise sogar (1. Versuch Tab. 10; 2. Versuch nicht dargestellt): Die Immunkompetenz war nach der Trennung niedriger als noch vor der Verpaarung; die Stresshormonspiegel waren erhöht. Ein Zusammenhang zwischen dem in der Verpaarung gezeigten soziopositivem Verhalten und

den gefundenen physiologischen Veränderungen konnte nicht nachgewiesen werden.

Zusammenfassung der Ergebnisse der Weibchen

Zum besseren Überblick werden die Ergebnisse des Trennungsvorgangs in Tabelle 12 zusammengefasst.

Tab.12: Zusammenfassung der Ergebnisse des Trennungsvorgangs

	harmonische Verpaarung (n =39)	unharmonische Verpaarung (n =29)
Ruhezeiten	kurz	lang
Tiere mit Verletzungen 6 Wochen nach der Trennung	12	0
Funktionstests der Blutzellen drei Tage nach der Trennung	niedriger als bei Verpaarung, zum Teil niedriger als die Ausgangswerte	höher als bei der Verpaarung
Stresshormonwerte drei Tage nach der Trennung	höher als bei Verpaarung, zum Teil höher als die Ausgangswerte	niedriger als bei der Verpaarung

Alle Parameter wiesen während des Versuches einen charakteristischen Verlauf auf: Bei harmonisch verpaarten Tieren erhöhte sich die Immunkompetenz während der Verpaarungsphase und verschlechterte sich kurz nach der Trennung.

Zudem sanken die Spiegel der Stresshormone während der Verpaarung, während sie nach der Trennung anstiegen. Bei den unharmonisch verpaarten Tieren verhielt es sich umgekehrt. Exemplarisch sind die Verläufe der Werte der Komplementaktivität (Abb. 19) und des Kortisolspiegels (Abb. 20) dargestellt.

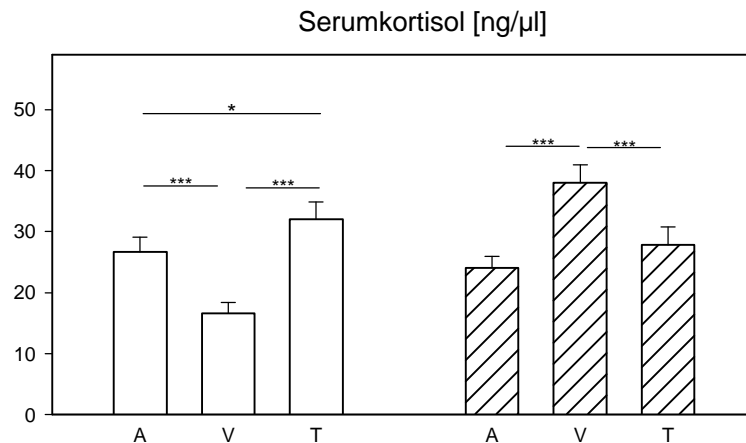


Abb. 19: Verlauf der Kortisolwerte im Versuch. Dargestellt sind die Werte vom Tag vor der Verpaarung (A), nach 14 Tagen Verpaarung (V) und drei Tage nach der Trennung (T) von harmonisch verpaarten (weiß, n= 39) und unharmonisch verpaarten Weibchen (schraffiert, n= 29); (repeated measurement Anova mit adjusted bonferronikorrigiertem abhängigem t-Test als posthoc- Test).

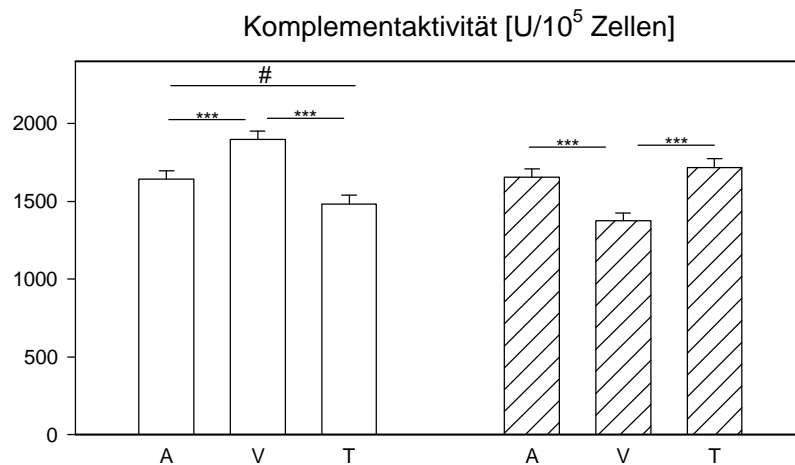


Abb. 20: Verlauf der Komplementaktivitätswerte im Versuch. Dargestellt sind die Werte vom Tag vor der Verpaarung (A), nach 14 Tagen Verpaarung (V) und drei Tage nach der Trennung (T) von harmonisch verpaarten (weiß, n= 39) und unharmonisch verpaarten Weibchen (schraffiert, n= 29); (repeated measurement Anova mit adjusted bonferronikorrigiertem abhängigem t-Test als posthoc- Test).

Werte 6 Wochen nach der Trennung

Alle Weibchen, außer den zuvor harmonisch verpaarten Weibchen mit Schwanzverletzungen, hatten sechs Wochen nach der Trennung ihre physiologischen Ausgangswerte wieder erreicht (Tab. 13). Die Weibchen, die sich ihre Schwänze verletzt hatten, wiesen auch sechs Wochen nach der Trennung noch Verletzungen auf. Zudem hatten sie noch immer

erhöhte Stresshormonwerte und eine verringerte Immunkapazität (Tab. 13).

Tab. 13: Prozentuale Unterschiede einiger physiologischer Parameter sechs Wochen nach der Trennung bezogen auf den Ausgangswert. * unter dem Wert stehen für signifikante Unterschiede zum Ausgangswert, p für Unterschiede zwischen den Gruppen (repeated measurement ANOVA)

	harmonisch verpaart			unharmonisch verpaart		
	verletzt (n=12)	unverletzt (n= 27)	p	verletzt (n=7)	unverletzt (n=22)	p
Granulozyten	+71 ± 8 ***	-2 ± 2	***	-10 ± 9	+9 ± 6	
Körpermasse	-2 ± 2	±0		+1 ± 2	-1 ± 1	
Komplement	-12 ± 4 ***	+8 ± 3	***	-2 ± 8	-7 ± 3	
Kortikosteron	+22 ± 15	-1 ± 3		-4 ± 6	-3 ± 3	
Kortisol	+70 ± 18 **	+13 ± 5	**	-3 ± 5	-6 ± 3	
Leukozyten	-2 ± 4	±0		-12 ± 9	+7 ± 6	
LTT	-39 ± 5 *	+6 ± 4	*	+1 ± 4	+4 ± 3	
Lymphozyten	-44 ± 3 ***	+8 ± 3	***	-9 ± 12	+17 ± 9	
Östradiol	+3 ± 4	+4 ± 9		-2 ± 5	-3 ± 6	

In drei Fällen wurden Weibchen mit verletzten Schwänzen mit ihrem harmonischen Partner erneut verpaart. Die Verletzung heilte daraufhin innerhalb weniger Tage ab.

3.2.2 Auswirkungen der Trennung auf die Männchen

Körpermasse

Alle Männchen verloren während der Verpaarung an Körpermasse. Die Gewichte der harmonisch verpaarten Männchen waren während der Verpaarung, die der unharmonischen auch nach der Trennung signifikant niedriger als die Ausgangswerte ($p < 0,05$; t-Test). Zu keiner Versuchsphase bestanden in den Körpermassen signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen.

Hormonwerte

Die Kortisol - Serumkonzentrationen (Abb. 21a) bei den zuvor harmonisch verpaarten Männchen stiegen an, ihre Serumtestosteronwerte (Abb. 21 b) sanken.

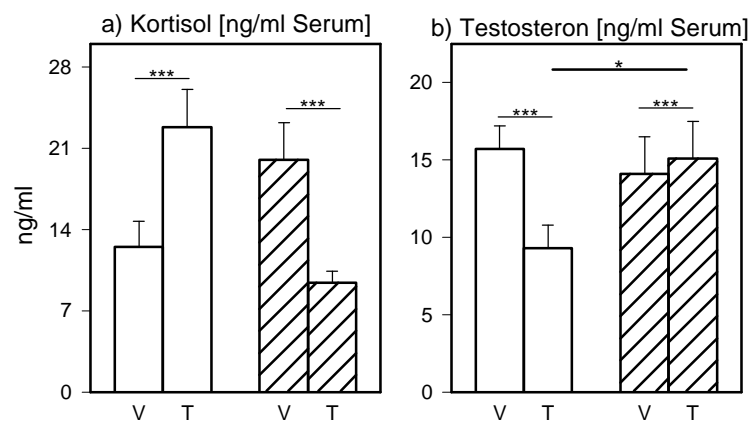


Abb. 21: Mittelwert und Standardfehler des Kortisol- (a) und des Testosteronspiegels (b) zuvor harmonisch (weiß, $n = 39$) und unharmonisch (schraffiert, $n = 29$) verpaarter Männchen nach 14 Tagen Verpaarung und am 3. Tag nach der Trennung (V: Verpaarung, T: Trennung; repeated Measurement ANOVA)

Immunologische Parameter

Die Werte der gemessenen Immunparameter verschlechterten sich bei den harmonisch verpaarten Männchen. Umgekehrt verbesserte sich nach

der Trennung der Immunstatus der zuvor unharmonisch verpaarten Männchen (Abb. 22 und 23).

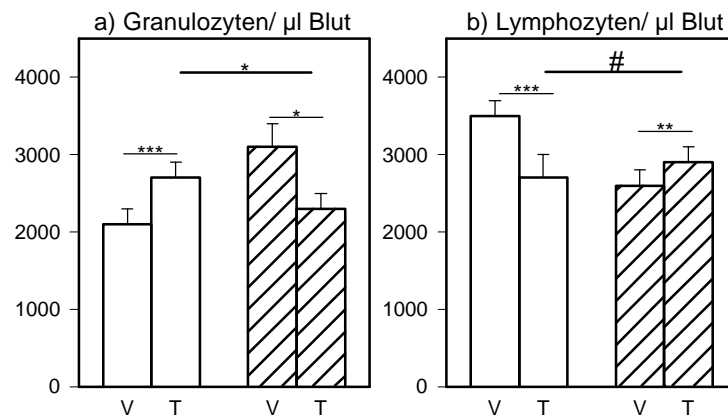


Abb. 22: Mittelwert und Standardfehler der Granulozytenzahl (a) und der Lymphozytenzahl (b) zuvor harmonisch (weiß, n=39) und unharmonisch (schraffiert, n=29) verpaarter Männchen nach 14 Tagen Verpaarung und am 3. Tag nach der Trennung (V: Verpaarung, T: Trennung; repeated Measurement ANOVA)

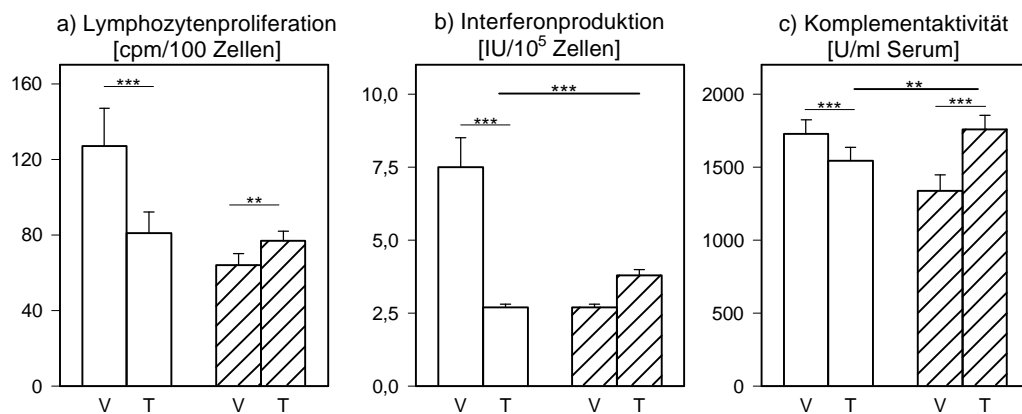


Abb. 23: Mittelwert und Standardfehler der Lymphozytenproliferation (a), der Interferonproduktion aktivierter Lymphozyten (b) und der Komplementaktivität (c) zuvor harmonisch (weiß, n=39) und unharmonisch (schraffiert, n=29) verpaarter Männchen nach 14 Tagen Verpaarung und am 3. Tag nach der Trennung (V: Verpaarung, T: Trennung; a und c: repeated Measurement ANOVA, b: U-Test bzw. Wilcoxon-Test)

Alle Männchen hatten sechs Wochen nach der Trennung ihre Ausgangswerte in allen Parametern wieder erreicht.

3.3 Ergebnisse des Wahlversuches

Für die Überprüfung der Effekte der Verpaarungsqualität auf individueller Ebene wurden sowohl harmonische als auch unharmonische Partner für die Weibchen ($n = 17$) benötigt. Dazu wurden diese für 14 Tage in einen Wahlkäfig gesetzt, in dem sie 16 Tage lang 8 Männchen aufsuchen konnten. Dabei zeigten alle Weibchen deutliche Präferenzen für ein oder zwei bestimmte Männchen. Die Gesamtaufenthaltsdauer der Weibchen in den Käfigen der präferierten Männchen während der 16 Tage variierte zwischen 97 und 7663 Minuten pro Versuchsdurchgang pro Weibchen. Der Anteil der Aufenthaltsdauer bei den einzelnen Männchen variierte zwischen 0 und 100%.

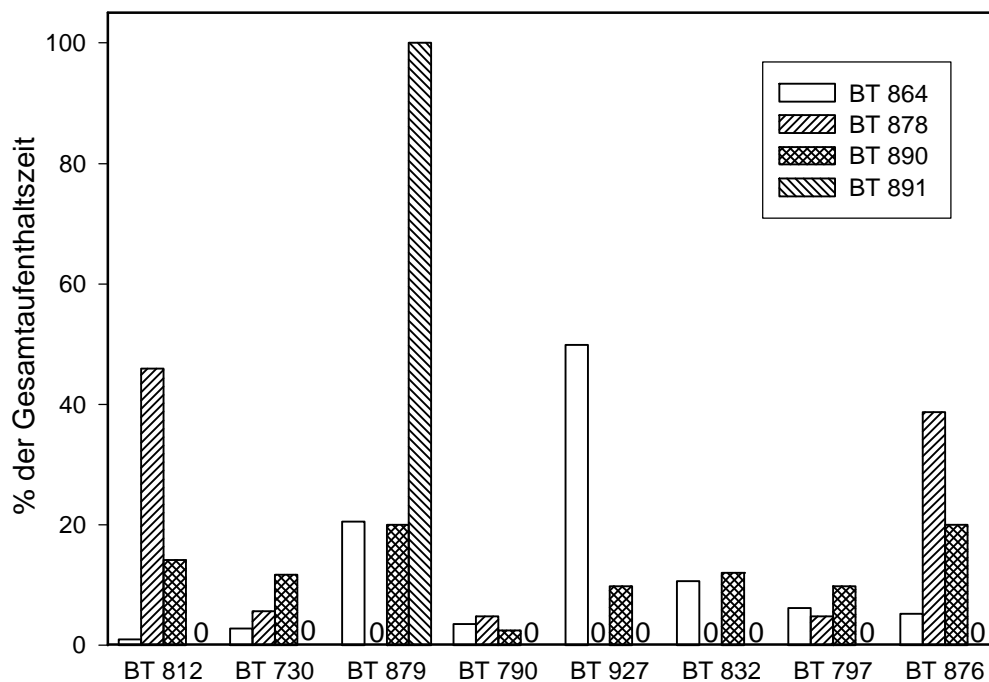


Abb. 24: Exemplarische Darstellung der Anteile der Gesamtaufenthaltszeit von 4 Weibchen bei acht Männchen während des Wahlversuchs.

Die Weibchen zeigten dabei keine einheitliche Präferenz für ein bestimmtes Männchen: Ein Männchen, das von einem Weibchen abgelehnt wurde, konnte von einem anderen präferiert werden: So bevorzugte Weibchen BT 891 das Männchen BT 879, das von Weibchen BT 878 abgelehnt wurde (Abb. 24).

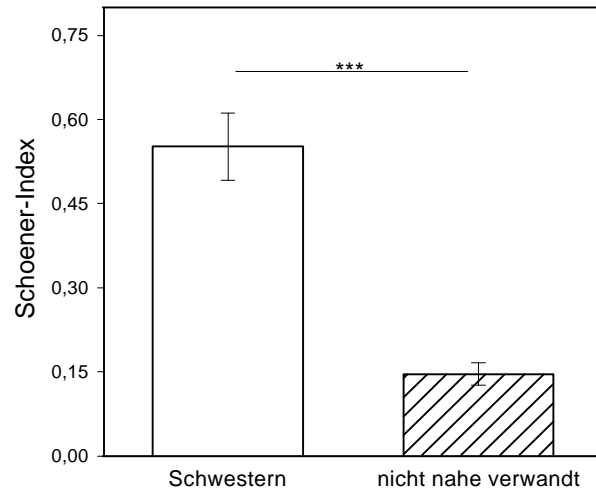


Abb. 25: Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardfehler der Schoener-Indices von Schwestern und nicht nahe verwandten Weibchen. Es gehen 21 nicht nahe verwandte und 22 Schwestern Kombinationen in die Werte ein (t-Test).

Schwester aus einem oder auch verschiedenen Würfen hatten hierbei tendenziell eine Präferenz für dieselben Männchen (Abb. 25).

4 Diskussion

4.1 Warum wurde die Untersuchung an *T. belangeri* durchgeführt?

Tupajas gehören zu den wenigen monogamen Säugetieren. Zudem ist bekannt, dass sie harmonische und unharmonische Paare bilden können, die man anhand des Verhaltens der Tiere erkennen kann (v. HOLST 1987; PETZOLD-DORN 1994): Sie zeigen eine große Zahl von Verhaltensweisen, wie „Knuddeln“ oder „Begrüßungslecken“ nur in der harmonischen Verpaarung (vgl. u.a. KUHN 1966).

Daneben sind Tupajas seit den sechziger Jahren eine in der Stressforschung häufiger eingesetzte Spezies, so dass bereits Grundkenntnisse über deren Reaktionen auf Belastungen oder unterschiedliche Verpaarungsqualitäten zur Verfügung stehen (z.B. v. HOLST 1972, 1986a, b, c, 1997, 1998; RICHARZ 1978, 1980; FUCHS 1993; KRAMER 1999; FLÜGGE 2001). Allerdings sind bislang nur physiologische Daten von männlichen Tupajas publiziert worden; Vergleichsdaten weiblicher Tupajas liegen nicht vor.

Mit Weibchen wird im Allgemeinen nicht gearbeitet, da diese aufgrund möglicher Schwangerschaften bzw. sexueller Zyklen als schwierigere Versuchstiere gelten (GARRIS 1986; BEER 1999). Allerdings sind gerade in einer Untersuchung über die Bildung von Paaren die Daten von Weibchen interessant; sind es doch meist die Weibchen, die den Partner auswählen und so die entscheidende Rolle bei der Bildung eines Paares spielen (TRIVERS 1972). Aus diesem Grund wurde in der hier vorliegenden Arbeit das Hauptaugenmerk auf die Weibchen gerichtet.

Um die Effekte der Verpaarung auf Verhalten und Physiologie nicht durch Schwangerschaftseffekte der Weibchen zu verfälschen, wurden im 1. Versuch auch sterilisierte Weibchen eingesetzt. Es bestanden hierbei weder in der Verhaltensreaktion auf Männchen noch in den Auswirkungen der Qualität der Verpaarung (harmonisch – unharmonisch) auf die hier erfassten physiologischen Parameter Unterschiede zwischen sterilisierten und nicht sterilisierten Weibchen.

Ein großer Vorteil ist, dass man von Tupajas, obwohl sie sehr sensibel auf jede Form von psychischer Belastung reagieren (v. Holst 1968, 1969; STÖHR 1986), problemlos wiederholt Blutproben entnehmen kann, ohne dadurch die in dieser Arbeit erfassten Parameter zu verändern. So wurden u.a. in einer Voruntersuchung 20 Männchen im Abstand von 14 Tagen über ein halbes Jahr Blut entnommen, ohne dass sich die Werte der auch in dieser Untersuchung bestimmten Parameter signifikant veränderten.

Zudem zeigen die Tiere nachhaltige Reaktionen auf psychische Belastungen (v. HOLST 1986b): Die Tiere weisen nach körperlicher Aktivität erhöhte Herzraten auf, doch gehen diese nach einer kurzen Erholungsphase auf die Ausgangswerte zurück. Werden die Tiere dagegen psychisch belastet, so steigt die Herzrate an und bleibt permanent - auch während der nächtlichen Ruhephase - erhöht (STÖHR 1986).

Zusammenfassend kann man sagen, dass *T. belangeri* für Arbeiten über soziale Unterstützung und Paarbindung aufgrund ihres Sozialsystems, ihres Verhaltens, ihrer Sensibilität gegenüber sozialen Belastungen bei einer gleichzeitig hohen Toleranz gegenüber physischen Belastungen gut geeignet sind.

4.2 Auf welcher Basis beruht die Partnerwahl bei Tupajas?

Bei Säugetieren sind die Investitionen der Weibchen in ihre Nachkommen höher als die der Männchen (TRIVERS 1972; HALLIDAY 1983; WHITTEN 1984). Nach der Tragzeit und der Geburt säugen die Weibchen ihre Jungtiere. Diese nehmen dabei an Gewicht zu, während die Mutter an Gewicht verlieren kann. Hinzu kommt, dass sich die Weibchen oftmals nur einmal in einer Paarungssaison paaren, wohingegen Männchen dies öfter und mit verschiedenen Weibchen tun können (SCHALLER 1962, KAISER 2001). Demzufolge sollte ein Weibchen unter den während einer Forpflanzungsperiode zur Verfügung stehenden Männchen jenes auswählen, das den optimalen Partner darstellt. Bei dauerhaft paarlebenden Tieren ist diese Partnerwahl besonders wichtig, da der ausgewählte Partner häufig das einzige Männchen ist, mit dem sich das Weibchen in ihrem Leben paart (BATESON 1982).

Grundsätzlich kann man sich dabei zwei Wege der Partnerwahl vorstellen. Zum einen kann Inzuchtvermeidung vorliegen, d.h. nahe verwandte Tiere werden grundsätzlich als Geschlechtspartner abgelehnt, zum anderen kann ein Partner, unabhängig von der Verwandtschaft, aufgrund seiner individuellen Eigenschaften ausgewählt werden. Typische Beispiele für solche Eigenschaften sind z.B. die Körpergröße oder Dominanz eines Männchens (REITER 1981, PEMBERTON 1982), bestimmte Ornamente im Federkleid (HAMILTON 1982) oder die Fähigkeit viele Ressourcen zu kontrollieren (BLAMFORD 1992). Allerdings scheiden diese Eigenschaften als Grundlage der Partnerwahl in dieser Untersuchung aus, denn nicht alle Weibchen wählten dasselbe Männchen. Vielmehr erfolgte die Partnerwahl jedes Weibchens individuell unterschiedlich. Dies belegt, dass die Qualität einer Verpaarung nicht von den Eigenschaften des Weibchens oder des Männchens abhängt, sondern von der Kombination beider Partner.

Es ist seit langem bekannt, dass *T. belangeri* einen „geeigneten“ Partner aufgrund dessen Individualduftes finden (V. HOLST 1975): In Markierversuchen, bei denen weiblichen Tupajas nur der Individualduft eines Männchens vorgegeben wurde, markierten diese auf unterschiedliche

Männchendüfte unterschiedlich stark. Wurden die Weibchen anschließend mit Männchen verpaart, auf deren Duft sie viel markiert hatten, so war die Verpaarung harmonisch. Umgekehrt waren Verpaarungen mit Männchen, auf die die Weibchen wenig markiert hatten, unharmonisch. Die Markierhäufigkeit der Weibchen auf unterschiedliche Männchen war individuell unterschiedlich (KOVACS 1992; PLÖßNER 1996; V. HOLST 1998). Ein Zusammenhang von Individualduft und Partnerwahl ist auch für die Hausmaus (YAMAZAKI 1970, EGID 1989; MANNING 1992, PENN 1998) beschrieben.

Als genetische Grundlage des Individualduftes wird häufig der MHC (Major Histocompatibility Complex) diskutiert. Eggert (1994) geht dabei davon aus, dass, bedingt durch den MHC, jedes Individuum eine individuell spezifische Mikrofauna besitzt. Diese Mikroorganismen könnten Körpersekrete auf unterschiedlichem Weg abbauen und so ein individuelles Duftbukett erzeugen. Diese These wird von den Untersuchungen Yamazakis (1970) unterstützt. Er konnte zeigen, dass Mäuseweibchen eines Inzuchtstammes Männchen anderer Zuchtstämme gegenüber denen des eigenen bevorzugten. Zudem fanden Wedekind et al. (1995) sogar beim Menschen Hinweise auf eine Abhängigkeit der Partnerwahl vom MHC: Frauen empfanden den Körpergeruch von Männern als umso unangenehmer, je ähnlicher ihr MHC dem der Männer war.

In der hier vorliegenden Untersuchung verpaarten sich alle Weibchen mit den Männchen harmonisch, die sie während 16 Tagen im Wahlversuch am längsten aufgesucht hatten. Umgekehrt war keine einzige Verpaarung mit einem Männchen, das im Wahlversuch gemieden wurde, harmonisch. Es gibt also keine Weibchen, die sich nur unharmonisch oder nur harmonisch verpaaren. Selbst nach negativer Vorerfahrung verpaarten sich die Weibchen harmonisch mit dem im Wahlversuch präferierten Männchen. Damit ermöglichte es der hier eingesetzte Wahlversuch, harmonische bzw. unharmonische Paare zu finden.

Wie auch in den oben genannten Markierversuchen, entschieden sich die Weibchen in dieser Untersuchung individuell für einen bestimmten Partner. Jedoch war die Übereinstimmung der prozentualen

Aufenthaltszeiten in den Käfigen der einzelnen Männchen bei Schwestern sehr viel größer als bei nicht verwandten Weibchen: Schwestern bevorzugten tendenziell dieselben Männchen.

Allerdings haben Untersuchungen unseres Lehrstuhls gezeigt, dass willkürliche Verpaarungen von Geschwistern nahezu niemals zu erfolgreichen Zuchtpaaren führen. Eine Untersuchung (ROITH 2001) ergab sogar, dass sich die Weibchen im Wahlversuch zwar häufig bei ihren Brüdern aufhielten, deren Sexualverhalten aber stets abwehrten. Dies könnte als Hinweis auf Inzuchtvermeidung gedeutet werden. In der hier vorliegenden Untersuchung konnte in unharmonischen Paaren ebenfalls ein starker positiver Zusammenhang zwischen dem Sexualverhalten der Männchen und dem Ausmaß des Abwehrverhaltens der Weibchen nachgewiesen werden. Bei harmonisch verpaarten Tieren, fand sich hingegen kein solcher Zusammenhang. Dies spricht, unter Berücksichtigung der oben aufgeführten Befunde, für einen Mechanismus zur Optimierung des Fortpflanzungserfolges.

Es scheint so, als ob bei *T. belangeri* sowohl die Suche nach einem optimalen Geschlechtspartner als auch Inzuchtvermeidung eine Rolle spielen.

Inzuchtvermeidung ist auch bei anderen Arten, einschließlich dem Menschen, beschrieben worden (Mensch: WESTERMARCK 1902, SHEPER 1971, WOLF 1970; Kegelrobbe: AMOS 2001; Hausmaus: BOYD 1985; Wildkaninchen: BORA 2001). Die Effekte von Inzucht sind in einigen Arten sehr groß, sie reichen von erhöhter Jungtiersterblichkeit (RALLS 1979, O'BRIAN 1985, COLTMAN 1998), verzögerter Geschlechtsreife (SITTMANN 1966), erhöhter Parasitenanfälligkeit (Coltman 1999) bis zu herabgesetzter Lebensdauer und reduzierter Fruchtbarkeit (BISCHOF 1973, SLATE 2000). Es ist folglich nicht verwunderlich, dass die Weibchen einen (vermutlich genetisch) ungeeigneten Sexualpartner so heftig ablehnen. Dabei scheint bei *Tupaja* die genetische Eignung durch nahe Verwandtschaft verringert.

4.3 *Wie wirken sich die unterschiedlichen Verpaarungsqualitäten auf die Tiere aus?*

4.3.1 *Wie unterscheidet sich das Verhalten der Tiere?*

Bei willkürlichen Verpaarungen existieren drei mögliche Verpaarungsqualitäten: harmonisch, unharmonisch oder ambivalent (Petzold-Dorn 1994). In der hier vorliegenden Untersuchung wurden nur harmonische und unharmonische Paare eingesetzt.

v. Holst, der als erster Tupaja - Paare in harmonische und unharmonische Paare einteilte, stellte die Aufzucht von Jungtieren als das entscheidende Unterscheidungskriterium für die verschiedenen Verpaarungsqualitäten dar: Harmonisch verpaarte Tiere ziehen regelmäßig Jungtiere auf, wohingegen unharmonische Paare niemals erfolgreich züchten (v.HOLST 1986a).

Allerdings verbot sich in dieser Untersuchung eine Einteilung der Verpaarungsqualität anhand des Reproduktionserfolges, da die Dauer bis sich die Tiere erfolgreich reproduzieren sehr lang sein kann (ca. 6 bis 9 Monate). Zudem kann es vorkommen, dass die Tiere aufgrund von Krankheiten oder organischen Defekten möglicherweise überhaupt nicht in der Lage sind zu züchten.

In der hier vorliegenden Arbeit wurden harmonische Paare daher durch das Auftreten von zwei soziopositiven Verhaltenselementen bei den Weibchen, unharmonische durch das Fehlen jedweder soziopositiver Verhaltensweisen definiert. Diese Definition wurde auch in den Arbeiten von Petzold-Dorn (1994) und Kovacs (1992) verwendet. Beide geben jedoch als wichtiges Kennzeichen der harmonischen Verpaarung „gemeinsames Schlafen in einem Kasten“ an. Dieses Merkmal wurde in dieser Arbeit nicht verwendet, da im Zuge der Untersuchung mehrfach beobachtet wurde, dass Männchen sich nachts den Zugang zum Schlafkasten des Weibchens erstritten. Wie man daran erkennen kann, war es notwendig, das Verhalten der Tiere während des gesamten Tages aufzuzeichnen und auszuwerten, um die Paare anhand des gezeigten Verhaltens kategorisieren zu können.

Wie auch bei v. Holst (1986a) und Petzold (1994) konnten in dieser Untersuchung sowohl harmonische als auch unharmonische Paare gefunden werden.

In unharmonischen Paaren zeigten die Männchen nach 14 Tagen Verpaarung signifikant mehr Sexualverhalten als in harmonischen. Allerdings kam es in den unharmonischen Paaren bei etwa gleich vielen Aufreitversuchen zu signifikant weniger „Kopulationen“. Vielmehr reagierten die unharmonisch verpaarten Weibchen auf das Sexualverhalten der Männchen signifikant häufiger mit Agonistik als harmonisch verpaarte Weibchen: Es bestand hierbei ein positiver linearer Zusammenhang zwischen Sexualverhalten der Männchen und Agonistik der Weibchen.

Neben diesen Unterschieden der Interaktionen der Tiere in den unterschiedlichen Verpaarungsqualitäten wurden auch Unterschiede in anderen ethologischen Parametern gefunden. Weibchen harmonischer Paare ruhten länger, fraßen mehr und putzten sich auch mehr als unharmonisch verpaarte. Diese Ergebnisse bestätigen die Befunde von Kovacs (1992), der in harmonischen Paaren von *T. belangeri* ebenfalls mehr „Fressen“, „Ruhem“ und „Kopulationen“ und weniger Agonistik bei den Weibchen fand.

Diese Unterschiede im Verhalten zeichneten sich im Gegensatz zu früheren Untersuchungen (PETZOLD-DORN 1994) erst innerhalb einiger Tage nach Beginn der Verpaarung ab: Soziopositives Verhalten der Weibchen - das Kennzeichen für eine harmonische Verpaarung - wurde von keinem Paar am ersten Tag gezeigt. Vielmehr dominierte von Seiten der Männchen Sexualverhalten, das von Seiten der Weibchen abgewehrt wurde. Dieses gesteigerte Sexualverhalten führte dazu, dass die Weibchen am ersten Tag der Verpaarung nicht ruhten, nur wenig fraßen oder sich putzten, und sich lange im Schlafkasten aufhielten. Im Zuge des Sexualverhaltens zeigten die Männchen sehr viele Aufreitversuche, die aber kaum zu Kopulationen führten. Auch Sprankel (1961), Frömel (1994), Eibl (1995), Plößner (1996) und Roith (2001) berichten bei *Tupajas* von viel Sexualverhalten, meist Treiben, der Männchen in den ersten Stunden der Verpaarung. Diese Unterschiede zu den Befunden von Petzold-Dorn

sind möglicherweise auf die Art der Haltung der Tiere vor den Versuchen zurückzuführen: Während die Tiere in der Untersuchung Petzolds nur mit Tieren des gleichen Geschlechts in einem Haltungsraum lebten, waren in der hier vorliegenden Untersuchung Tiere beiderlei Geschlechts in einem Raum untergebracht. Die Anwesenheit eines möglichen Sexualpartners wirkt stimulierend auf Männchen (z.B. SACHS 1997), so dass diese in der vorliegenden Untersuchung möglicherweise mehr Sexualverhalten zeigten.

Nach 14 Tagen Verpaarung hatte sich das Bild grundlegend geändert. Der Anteil des Sexualverhaltens war sowohl bei den harmonischen als auch den unharmonischen Paaren signifikant zurückgegangen. Es ließen sich jetzt klare Unterschiede im Verhalten von harmonischen und unharmonischen Paaren finden. Zwar wurde auch in harmonischen Paaren agonistisches Verhalten beobachtet, doch dieses unterschied sich sowohl in der Häufigkeit als auch der Intensität von dem in unharmonischen Paaren gezeigten: Harmonisch verpaarte Weibchen zeigten hauptsächlich „Verdrängen“ (mehr als 95%), während unharmonisch verpaarte Weibchen etwa gleichviel „Verdrängen“ und „Drohen“ zeigten. Angriffe auf das Männchen kamen nur in unharmonischen Paaren und nur als Reaktion auf Sexualverhalten vor. Das von den Tieren am 47. Tag gezeigte Verhalten unterschied sich in keinem Parameter von dem am 13. Tag gezeigten signifikant. Das heißt die Paarbildung ist bei Tieren, die sich vor der Verpaarung gekannt haben, nach 13 Tagen abgeschlossen.

Auffällig war, dass harmonisch verpaarte Weibchen signifikant seltener fraßen während das Männchen ruhte, als unharmonisch verpaarte Weibchen. Gemeinsames Fressen aus einer Futterbox wurde in dieser Arbeit als Zeichen für eine harmonische Verpaarung gewertet. In harmonischen Paaren suchten die Tiere auch Körperkontakt („Knuddeln“, „gemeinsames Ruhen“) und putzten sich gegenseitig. Das Suchen von Körperkontakt ist auch bei anderen paarbildenden Säugetieren beschrieben. So zeigen z.B. Präriewühlmäuse (*Microtus ochrogaster*; CARTER 1988, 1995; WINSLOW 1993) unabhängig von Sexualverhalten soziopositive Verhaltensweisen, wie „Nebeneinander Laufen“.

Dies alles weist darauf hin, dass Weibchen in einer harmonischen Verpaarung ruhiger werden und mehr Zeit für die Fellpflege und für die Nahrungsaufnahme aufwenden. Diese beruhigende Wirkung der Verpaarung wird möglicherweise durch die körperliche Nähe des Partners - die Tiere verbringen die meiste Zeit in sehr enger räumlicher Nähe - hervorgerufen. Alle diese Befunde sprechen für das Vorhandensein sozialer Bindungen.

Umgekehrt weichen unharmonisch verpaarte Weibchen den Männchen aus, ihre Ruhephasen sind verkürzt, die Männchen werden beobachtet und bei sexueller Annäherung aggressiv abgewehrt. Es handelt sich bei einem unharmonischen Paar also eigentlich eher um eine „gemischtgeschlechtliche Konfrontation“. Soziale Bindungen zwischen den Tieren können ausgeschlossen werden. Dies wird umso deutlicher, wenn man das Verhalten der Tiere am 47. Tag der Verpaarung betrachtet: In fünf Paaren wiesen die Männchen deutliche Kratzer auf, die Weibchen von sieben Paaren verletzten sich selbst an ihren Schwanzspitzen. Dabei wurden weitere Unterschiede im Verhalten der Tiere gefunden: In Paaren mit verletzten Männchen zeigten die Weibchen signifikant mehr aggressives Verhalten als in Paaren in denen kein Tier verletzt war. Am wenigsten aggressives Verhalten zeigten die Weibchen mit verletzten Schwänzen, während die mit ihnen verpaarten Männchen das meiste Sexualverhalten von allen beobachteten Paaren zeigten.

4.3.2 Wie unterscheiden sich endokrine und immunologische Parameter?

Die oben dargestellten ethologischen Veränderungen gingen mit physiologischen Veränderungen einher.

Die harmonische Verpaarung führte bei Männchen wie Weibchen zu einem Absinken der Stresshormonwerte im Serum. Dies wurde für männliche Tupajas wiederholt beschrieben (v. HOLST 1996, 1998; PETZOLD-DORN 1994). Ganz ähnliche Befunde gibt es bei den bereits oben erwähnten Präriewühlmäusen (DE VRIES 1995): Auch bei dieser Art führt das Ausbilden einer Paarbindung zu einem Absinken der

Serumkonzentrationen von Kortikosteron verglichen mit den Werten vor der Verpaarung.

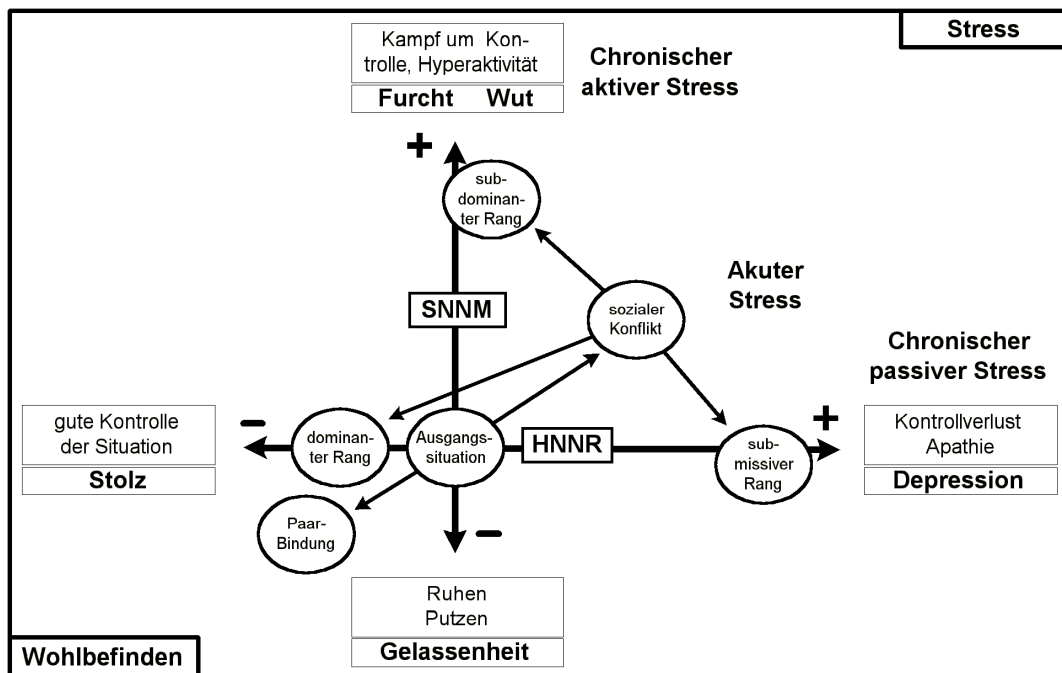


Abb. 26: Stressachsen-Modell nach v. Holst (1998): Schematisch dargestellt sind die Veränderungen der Aktivität der Sympathikus-Nebennierenmarks-Achse (SNNM), mit den Hormonen Adrenalin und Noradrenalin und der Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse (HNNR), mit den Hormonen Kortisol und Kortikosteron unter verschiedenen sozialen Bedingungen.

Daneben erhöhten sich bei Tupajas die Serumkonzentrationen der Sexualhormone. Folgt man dem Stressachsen-Modell (v. HOLST 1998), so erkennt man eine Verschiebung der Aktivierung der Stressachsen in Richtung „Wohlbefinden“ (Abb. 26). Dabei ist Wohlbefinden der Zustand des Tieres, wenn es entspannt und ruhig ist. Mit dem Absinken der Stresshormonwerte ging eine erhöhte Funktionalität des Immunsystems einher.

Umgekehrt ergab sich bei den unharmonisch verpaarten Tieren ein Anstieg der Stresshormonspiegel, in dem Modell also eine Verschiebung in Richtung „sozialer Stress“, ein Absinken der Sexualhormonkonzentrationen im Serum und ein Rückgang der Funktionalität des spezifischen Immunsystems.

Somit können die Befunde von v. Holst (1996, 1998) bestätigt werden: Der Zustand der Tiere verbessert sich also sowohl im Endokrinum als

auch im Immunsystem in der harmonischen Verpaarung während er sich in der unharmonischen Verpaarung verschlechtert.

Wie auch im Verhalten fanden sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den physiologischen Werten der Tiere am 14. und am 48. Tag.

Unterscheidet man die unharmonischen Paare jedoch anhand der verletzten Tiere, so bestehen physiologische Unterschiede zwischen den Gruppen: Die Weibchen, die sich selbst verstümmelten wiesen höhere Kortisolwerte und eine niedrigere Immunkompetenz auf als die übrigen Weibchen. Bei den Männchen der unharmonischen Paare sowie bei den harmonischen Paaren lassen sich keine solchen Unterschiede finden.

4.4 Wie wirkt sich die Trennung vom Partner auf Tupajas aus?

4.4.1 Welche ethologischen und physiologischen Veränderungen wurden gefunden?

Trennte man verpaarte Tupajas, so änderte sich deren Verhalten. Zuvor harmonisch verpaarte Weibchen wurden unruhig, sie zeigten am Tag der Trennung signifikant weniger „Ruhem“, „Fressen“ und „Putzen“ als während der Verpaarung. Stattdessen suchten sie immer wieder kurzfristig ihren Schlafkasten auf. Sie machten den Eindruck, als ob sie ihren Partner suchten. Umgekehrt zeigten die zuvor unharmonisch verpaarten Weibchen am Tag der Trennung signifikant mehr „Ruhem“, „Fressen“ und „Putzen“ als vor der Trennung.

Auch auf physiologische Parameter der Weibchen hatte die Trennung dramatische Effekte. Erwartungsgemäß zeigten unharmonisch verpaarte Weibchen drei Tage nach der Trennung einen Rückgang der Kortisol - Serumkonzentrationen und einen Anstieg der Immunkompetenz, denn durch die Trennung vom Partner fiel die soziale Belastung weg. Die Immunparameter, die teilweise sogar über die Ausgangswerte anstiegen, könnten sogar als „Erleichterung“ gedeutet werden. Dafür spricht auch, dass die Weibchen, die sich selbst verletzten, dieses Verhalten nach der Trennung nicht mehr zeigten, die Wunden an den Schwänzen heilten ab.

Umgekehrt stiegen bei den zuvor harmonisch verpaarten Tieren die Serumkonzentrationen von Kortisol und die der Sexualhormone sanken ab; zugleich war das Immunsystem der Tiere supprimiert. Auch im Verhalten zeigten sich deutliche Veränderungen: Ein Teil der Weibchen begann nach der Trennung vom harmonischen Partner sich selbst zu verstümmeln.

Die Trennung vom Partner führte bei den Männchen zu einem Rückgang bzw. Anstieg der physiologischen Parameter auf die Ausgangswerte. Bei den Männchen der beiden Gruppen lassen sich, wie bei den Weibchen, entgegengesetzte Effekte finden: Bei den zuvor harmonisch verpaarten Tieren sank die Immunkapazität, die Kortisol-Konzentration im Serum stieg, bei den unharmonischen verhielt es sich umgekehrt. Es kann also davon ausgegangen werden, dass die zuvor harmonisch verpaarten Männchen durch die Trennung ebenfalls belastet sind. Allerdings muss hier angemerkt werden, dass die gefundenen Effekte zumindest bei den zuvor harmonisch verpaarten Männchen nicht nur der Trennung zugeschrieben werden können. Die Männchen wurden ja zur Trennung in Einzelkäfige gesetzt, was ebenfalls eine Belastung für die Tiere darstellen kann (HENNESSEY 1978, 1982, 1995; ARMARIO 1986; SMITH 1998; v. HOLST 1998). Es handelt sich hier also um Mischeffekte zweier unterschiedlicher Belastungen.

Die Zerstörung einer sozialen Bindung, durch Trennung vom Partner oder den Tod des Partners, kann – wie hier geschehen - zu einer starken Belastung des verbleibenden Partners führen, wie insbesondere aus Untersuchungen aus dem Humanbereich bekannt ist (BARTROP 1977, BLACK 1978; MINEKA 1978; REITE 1981; HENNESSEY 1997; IRWIN 1987, 1994; KIECOLT-GLASER 1987, 1988; BOCCIA 1989, Coe 1993; CHAMPUX 1994; PERRSON 1994; CASTRO 1997). An nicht humanen Säugetieren, meist an Primaten, wurden vor allem Mutter-Kind-Trennungen untersucht (MINEKA 1978; LAUDENSLAGER 1982; COE 1983, 1985, 1988; LEVINE 1985; FRIEDMAN 1991). In diesen Untersuchungen wurden als Auswirkung der Trennung ebenfalls erhöhte Kortisolkonzentrationen im Serum und eine verminderte Lymphozytenproliferation gefunden. Dieselben Änderungen treten auch

bei der Trennung vom Spielgefährten (HENNESSEY 1982; BOCCIA 1989; GUST 1992) oder bei der Trennung von der Gruppe (SUOMI 1975; MINEKA 1978; GUST 1994) auf.

4.4.2 Warum verletzen sich die Tiere selbst?

In dieser Untersuchung wies ein Teil der Weibchen verletzte Schwanzspitzen auf. Nachdem die Weibchen nach der Trennung einzeln gehalten wurden, aber erst dann Verletzungen auftraten, konnten die Weibchen nur selbst ihre Schwänze verletzt haben; es lag also Selbstverstümmelung vor.

Von vielen Tierarten ist bekannt, dass sie unter Belastung abnormes Verhalten zeigen. Das Spektrum reicht dabei von Stereotypien (Primaten: TROLLOPE 1977) über Apathie bis zur Selbstvertümmelung (Rhesusaffen: EATON 1999). Sehr häufig findet man „overgrooming“, also verstärktes Putzen, das zu einer Ausdünnung des Felles führen kann (MITCHELL 1970, POOLE 1988).

In der hier vorliegenden Untersuchung wurde Selbstverstümmelung von Weibchen gezeigt, die aus einer harmonischen Verpaarung entnommen wurden. Daneben wurde sie auch bei unharmonisch verpaarten Weibchen beobachtet. In beiden Fällen kann als Ursache die psychische Belastung gesehen werden, der die Tiere durch die jeweilige Situation unterworfen sind: In einem Fall ist die Anwesenheit des unharmonischen Partners, im anderen die Abwesenheit des harmonischen, der Auslöser. Auch in den Unterlagen der institutseigenen Tupaja - Zucht wurden Fälle von Selbstverstümmelung, meist nach der Trennung von Zuchtpaaren oder nach Langzeitkonfrontationen, gefunden.

Diese Verhaltensabnormität ging mit einem erhöhten Kortisolspiegel, einer Granulozytose und einer abgesunkenen Lymphozytenproliferation einher.

Eine plausible Erklärung für die Granulozytose ist die Entzündung der offenen Wunde am Schwanz. Ob aber die erhöhten Kortisolwerte die Ursache oder die Wirkung der Verletzung waren, bleibt unklar. Bereits Selye (1950) wies einen Anstieg der Glukokortikoidwerte nach Verletzung der Tiere nach, doch Mason (1956) widersprach später der These, dass

die Verletzung die Ursache des Anstieges gewesen sei. Er führte den Anstieg der Glukokortikoidspiegel auf die Ausweglosigkeit der Situation für das Tier zurück und damit auf die psychische Belastung durch eine nicht beherrschbare Situation.

Von Tupaja Männchen ist bekannt, dass sie nach einer Niederlage im Konfrontationsversuch aktiv oder passiv auf Stress reagieren können (v. HOLST 1986, 1998). Bei der passiven Reaktion werden ebenfalls erhöhte Glukokortikoidkonzentrationen im Serum gefunden (submissive Verlierer). Die Gabe von Antidepressiva macht diese Reaktion teilweise rückgängig (KRAMER 1999). Submissive Verlierer zeigen, wie auch die sich selbst verstümmelnden Weibchen, keinerlei Agonistik. Vielmehr haben sich die Tiere offensichtlich in diesen Situationen aufgegeben.

Dass die Trennung vom Partner die Ursache der Selbstverstümmelung ist, wird zudem dadurch bestätigt, dass das sie mit einer einfachen Methode beendet werden konnte: Verpaarte man die Weibchen mit dem bereits bekannten harmonischen Partner, hörten die Weibchen auf, sich zu verletzen. Genauso beendeten auch unharmonisch verpaarte Weibchen die Selbstverstümmelung nach der Trennung.

Aufgrund der vorliegenden Daten und den bereits bekannten Effekten psychischer Belastung auf Tupajas (v. HOLST 1986a,b,c, 1997; KAISER 1993; FUCHS 1996; UHL 1996) muss davon ausgegangen werden, dass das Aufbeißen des Schwanzes durch die psychische Belastung - der Trennung vom Partner oder der unharmonischen Verpaarung - ausgelöst wurde.

4.5 Ist soziale Unterstützung auf individueller Ebene nachweisbar?

In der hier vorliegenden Untersuchung wurden im 2. Versuch, in dem für jedes Weibchen Werte sowohl für die harmonische als auch unharmonische Verpaarung vorlagen, dieselben Effekte gefunden wie im 1. Versuch: War ein Weibchen harmonisch verpaart, hatte also eine enge soziale Bindung zu seinem Partner, ging die Konzentration der

Stresshormone im Serum zurück, die Immunkapazität erhöhte sich, war dasselbe Weibchen unharmonisch verpaart, litt also unter sozialem Stress, verhielt es sich umgekehrt.

In einer Vielzahl von Untersuchungen am Menschen wurden ebenfalls positive Auswirkungen dieser sozialen Unterstützung beschrieben. Sie reichen von geringerer Krankheitsanfälligkeit über bessere Heilungswahrscheinlichkeiten bis hin zu einer generell höheren Lebenserwartung (LA CROIX 1994, BAE SANG 1995, THEORELL 1995). Auch im Tierversuch konnte bereits die Wirkung von sozialer Unterstützung nachgewiesen werden. Bei Primaten wurde z.B. gefunden, dass die Anwesenheit eines vertrauten Spielgefährten die negativen Auswirkungen einer Trennung von der Mutter reduziert (LEVINE 1993). Männliche Meerschweinchen hatten beim Umsetzen in einen unbekanntem Raum signifikant niedrigere Glukokortikoidwerte, wenn sie mit einem vertrauten Weibchen umgesetzt wurden, als wenn sie sich mit einem nicht vertrauten Weibchen im Versuch befanden (SACHSER 1998). Bei Kaninchen erhöht sich die Wahrscheinlichkeit den Winter zu überleben für Jungtiere, wenn sie in eine Gruppe integriert sind (V. HOLST 1998, KAPPAUF 2000).

Der Wirkmechanismus von sozialer Unterstützung, der hinter diesen Effekten steckt, ist bislang unklar, doch werden zwei Modelle in der Literatur diskutiert (LEPORE 1992, LEVINE 1993).

Das „main effect model“ geht davon aus, dass soziale Unterstützung kontinuierlich auf das Individuum wirkt, unabhängig davon ob es Stress erfährt oder nicht.

Umgekehrt schlägt das „buffer model“ eine Minderung der Auswirkungen einer Belastung in der belastenden Situation vor.

Im harmonischen Tupajapaar liegen, wie oben dargestellt, starke soziale Bindungen zwischen den Tieren vor, während diese bei unharmonischen Paaren fehlen. Zudem konnten starke physiologische Effekte, ein Absinken der Stresshormonwerte und eine Verbesserung des Immunstatus während der Verpaarung gefunden werden. Es kann folglich davon ausgegangen werden, dass die harmonisch verpaarten Tiere social support erfahren.

Dass diese Effekte bereits vor irgendeiner Belastung auftreten, spricht sehr stark für das „main effect model“, also eine Verbesserung des Immunstatus und ein Absinken von Stresshormonserumkonzentrationen beim Zusammenleben der Tiere.

5 Zusammenfassung

Ziel dieser Arbeit war es, Ursachen verschiedener Verpaarungsqualitäten bei Spitzhörnchen und deren Auswirkung auf verschiedene physiologische Parameter zu erfassen. Dazu wurden die Fragestellungen dieser Arbeit in zwei unterschiedlichen Versuchsansätzen bearbeitet. Im ersten wurden Weibchen entweder mit einem harmonischen oder unharmonischen Partner im Versuch eingesetzt, im zweiten wurden die Weibchen je einmal mit einem harmonischen und einem unharmonischen Partner verpaart. Der Versuch bestand aus einer sechswöchigen Verpaarungsphase mit abschließender Trennung der Tiere. Während des Versuchs wurde das Verhalten der Tiere aufgezeichnet und mehrfach Blutproben entnommen. Es konnte gezeigt werden, dass die unharmonische Verpaarung eine Konsequenz aus der Ablehnung des Männchens durch das Weibchen als Sexualpartner ist. Dabei ist die „Sympathie“ oder „Antipathie“ für bestimmte Männchen individuell unterschiedlich und vermutlich genetisch determiniert.

Die physiologischen Konsequenzen einer harmonischen bzw. einer unharmonischen Verpaarung waren gegenläufig. So stieg bei harmonisch verpaarten Tieren, Männchen wie Weibchen, die Immunkompetenz an und die Stresshormonkonzentrationen im Serum sanken. Bei unharmonisch verpaarten Tieren verhielt es sich umgekehrt. Die verschiedenen Verpaarungsqualitäten manifestierten sich auch im Verhalten der Tiere. Die Weibchen in unharmonischen Paaren waren unruhig; es kam häufig zu Streit zwischen den Tieren. In harmonischen Paaren waren die Weibchen ruhiger und suchten die Nähe des Partners, es bestand eine enge soziale Bindung zwischen Männchen und Weibchen. Diese enge soziale Bindung führte zu den typischen Effekten von social support.

Trennte man die Paare, so gingen die physiologischen Werte von Tieren aus unharmonischen Paaren auf ihre Ausgangswerte zurück. Bei den zuvor harmonisch verpaarten Weibchen jedoch sank die Immunkompetenz unter das Niveau der Ausgangswerte ab, während die

Stresshormonkonzentration gegenüber den Ausgangswerten erhöht war. Nach 6 Wochen hatte der größte Teil der Tiere die Ausgangswerte wieder erreicht. Ein Teil der Weibchen begann jedoch sich nach der Trennung selbst zu verstümmeln. Bei diesen Tieren war noch sechs Wochen nach der Trennung, die Immunkompetenz verringert und die Stresshormonkonzentrationen erhöht.

6 Summary

This study investigates the basic causes of different pairing qualities and their effects on several physiological parameters of treeshrews.

Two experiments were conducted: In the first one females were paired with a bonded or an unbonded male, in the second females were paired once with a bonded and once with an unbonded male.

The animals were housed together for six weeks and separated after that time. During the six weeks ethological and physiological data were taken.

It was possible to show that the females refused to copulate with the unbonded males. Which male is accepted and which not, is based on an individual "sympathy" or "antipathy" for the individual male, which seems to be determined on a genetic base.

The animals of the different pairing conditions also behaved differently. Females of unbonded pairs were restless, quarrels between males and females were common. In bonded pairs the females were calm and tried to be in contact with their partner. This indicates the strong social bond between the animals. This social bond caused strong effects: When paired with a bonded partner, the immune parameters rose and the levels of stress hormones were reduced. The opposite was true for pairings with unbonded partners.

After the animals had been separated, the physiological parameters of unbonded paired animals returned to the original levels they showed before the pairing. In previously bonded paired animals the immune parameters dropped below the levels at the beginning of the experiment, whereas the stress hormone levels were significantly higher. Six weeks after the separation almost all individuals had reached the original levels of the physiological parameters, but there was an exception: Shortly after the separation from the bonded partner some of the females started to mutilate themselves. Even six weeks after the separation these females showed reduced immune parameters and high stress hormone levels.

7 Literaturverzeichnis

ADAMS, D. (1994):

Molecular biology of macrophage activation,
Psychosom Med. 56: 316-327

ADER, R., FELTEN, D., COHEN, N. (1991)

Psychoneuroimmunology,
Academic Press, New York.

ALTMANN, J. (1974):

Observational study of behavior: sampling methods,
Behaviour 49, 227-267

AMOS, W., WORTHINGTON WILMER, J., KOKKO, H. (2001):

Do female grey seals select genetically diverse mates?
Animal behaviour 62, 157–164

ARMARIO, A., MONTERO, J., BALASCH, J. (1986):

Sensitivity of corticosterone and some metabolic variables to graded levels
of low intensity stresses in adult male rats.
Physiol. Behav. 37: 559-561.

**ARNETZ, B. B., WASSERMAN, J., PETRINI, B., BRENNER, S. O., LEVI,
L., ENEROTH, P., SALOVAARA, H., HJELM, R., SALOVAARA, L.,
THEOREIL, T. ET AL. (1987):**

Immune function in unemployed women.
Psychosom. Med 49, 3-12

**BAE-SANG, C., HASHIMOTO, H., KARLSON, E., LIANG, M.,
DALTROY, L. (2001):**

Variable effects of social support by race, economic status, and disease
activity in systemic lupus erythematosus,
J. of Rheumatology

BARNETT, S. (1988):

Enigmatic death due to " social stress": A problem in the strategy of
research.
Interdiscipl Sci Rev 13, 40-51

BARTROP, R.; LUCKHURST, E.; LAZARUS, L. (1977):

Depressed Lymphocyte Function after Bereavement,
The Lancet, Apr. 16; I(8016): 834-836

BATESON, P. (1980):

Optimal Outbreeding and the Development of Sexual Preferences in
Japanese Quail
Zeitschrift für Tierpsychologie 53 (3): 231–244

BATESON, P. (1982):

Preferences for cousins in Japanese quail,
Nature 295, 21, 236-237

BEACH, F., LE BOEF, B. (1967):

Coital behavior in dogs: Preferential mating in the bitch.
Animal Behavior 15, 546 – 558

BECK, A. (1967):

Depression
Harper & Row, New York

BEER, R., SACHSER, N. (1991):

Verhaltensstrategien und Belastung in Gruppen männlicher
Hausmeerschweinchen,
Zeitschrift für Säugetierkunde 56 Suppl.: 6-7

BEER, R. (1999):

Stress und Life-History weiblicher Hausmeerschweinchen in instabiler
sozialer Umwelt
Dissertation Universität Bayreuth

**BEN ELIYAHU, S., YIRMIYA, R., LIEBESKIND, J., TAYLOR, A., GALE,
R. (1991):**

Stress increases metastatic spread of a mammary tumor in rats: evidence
for mediation by the immune system.
Brain Behav Immun 5, 193-205

BIONDI, M., PICARDI, A. (1996):

Clinical and biological aspects of bereavement and loss-induced
depression: a reappraisal.
Psychother Psychosom 65, 229-245

BISCHOF, N. (1973):

Die biologischen Grundlagen des Inzesttabus.
In: Wickler, W., Seibt, U., Vergleichende Verhaltensforschung,
Hoffmann und Campe Verlag

BLACK, D. (1978):

The bereaved child.
J Child Psychol. Psychiat. 19: 287-292

BLALOCK, J. (1989):

A molecular basis for bidirectional communication between the immune
and neuroendocrine systems.
Physiol. Rev. 69 (1):1-32.

- BOCCIA, M.; REITE, M.; HELD, P.; LAUDENSLAGER, M. (1989):**
Behavioral and Autonomic Responses to Peer Separation in Pigtail Macaque Monkey Infants.
Developm. Psychobiol. 22(5): 447-461
- BOCCIA, M.; SCANLAN, J.; LAUDENSLAGER, M.; BERGER C.; REITE, M. (1997):**
Juvenile Friends, Behavior, and Immune Responses to Separation in Bonnet Macaque Infants.
Physiol Behav. 61(2): 191-198
- BOHUS, B., KOOLHAAS, J. M., DE RUITER, A. J. & HEIJNEN, C. J. (1992):**
Psycho-social stress: Differential alterations in immune system functions and tumor growth.
In: Kvetnasky, R., McCarthy, R., Axelrod, J (eds.): Stress: Neuroendocrine and Molecular Approaches.
New York: Gordon and Breach Science: 607-621
- BOHUS, B., KOOLHAAS, J. M., HEIJNEN, C. J. & DE BOER, O. (1993):**
Immunological responses to social stress: dependence on social environment and coping abilities.
Neuropsychobiology 28, 95-99
- BORA, A. (2001):**
Sozialverhalten, Partnerwahl und Reproduktionserfolg bei Wildkaninchen
Dissertation, Universität Bayreuth
- BOYD, S. K., BLAUSTEIN, A.R. (1985):**
Familiarity and inbreeding avoidance in the gray-tailed vole (*Microtus canicaudus*),
J. Mamm., 66 (2), 348-352
- BRADLEY, A. J., MCDONALD, I. R. & LEE, A. K (1980):**
Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuartii*, MacLeay).
Gen Comp Endocrinol 40, 188-200
- BROOM, D., JOHNSON, K. (1993):**
Stress and animal welfare
Chapman &Hall, London
- BRUCHELT, G., SCHMIDT, K. (1984):**
Comparative studies on the oxidative processes during phagocytosis measured by luminol-dependent chemiluminescence.
J. Clin. Chem. Clin. Biochem. 22, 1-13
- CANNON, W. (1929):**
Organization for physiological homeostasis
Physiological Reviews 9: 399-431

CASTRO, W., MATT, K. (1996):

Neuroendocrine Correlates of Separation Stress in the Siberian Dwarf Hamster (*Phodopus sungorus*).

Physiology and Behavior 61 (4), 477-484

CHAMPOUX, M., SUOMI, S. (1994):

Behavioral and adrenocortical responses of rhesus macaque mothers to infant separation in an unfamiliar environment.

Primates 35 (2): 191-202.

COE, C.; WIENER, S.; LEVINE S. (1983):

Psychoendocrine Responses of Mother and Infant Monkeys to Disturbance and Separation.

In: Rosenblum, L.A.; Moltz, H. (Hrsg.): Symbiosis in parent offspring interactions, 189-214 Plenum Press, New York

COE, C.; WIENER, S.; ROSENBERG, L.; LEVINE, S. (1985):

Endocrine and immune responses to separation and maternal loss in nonhuman primates.

In: Reite, M.; Field, T. (Hrsg.): The Psychobiology of Attachment and Separation, 163ff. Academic Press, New York

COE, C.; ROSENBERG, L.; LEVINE, S. (1988):

Effect of maternal separation on the complement system and antibody responses in infant primates.

Int. J Neurosci., 40: 289-302

COE, C. (1993):

Psychosocial factors and immunity in nonhuman primates: A review.

Psychosom. Med. 55 (3): 298-308.

COHEN, S., DOYLE, W., SKONER, D., RABIN, B., GWALTNEY, J. (1997):

Social ties and susceptibility to the common cold

J. Am. Med. Assoc. 277, 1940–1944

COLLINS, P., TSANG, W., METZGER, J.M. (1984):

Influence of stress on adrenocortical function in the male tree shrew (*Tupaia belangeri*).

Gen. Comp. Endocr. 55: 450-457.

COLTMAN, D., BOWEN, W., WRIGHT, J. (1998):

Birthweight and neonatal survival of harbour seal pups are positively correlated with genetic variation measured by microsatellites

Proceedings of the Royal Society of London, Series B 265: 803 – 809

COLTMAN, D., PILKINGTON, J., SMITH, J., PEMBERTON, J. (1999):

Parasite-mediated selection against inbred Soay sheep in a free-living island population

Evolution 53: 1259–1267

COWAN, D. (1987):

Group living in the european rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): Mutual benefit or resource localization.

J Anim. Ecol., 56: 779-795

DA PRADA, M., ZÜRCHER, G. (1976):

Simultaneous radioenzymatic determination of plasma and tissue adrenaline, noradrenaline and dopamine within the femtomole range.

Life Sci. 19: 1161-1174.

DAWKINS, M. (1982):

Leiden und Wohlbefinden bei Tieren

Ulmer Fachbuch, Ulm

EATON, G., WORLEIN, J., KELLEY, S., VIJAYARAGHAVAN, S., HESS, D., AXTHELM, M., BETHEA, C. (1999):

Self-Injurious Behavior is Decreased by Cyproterone Acetate in Adult Male Rhesus (*Macaca mulatta*).

Hormones and Behavior 35, 195-203

EGGERT, F., WOBST, B., HÖLLER, C. (1994):

Determinanten der chemosensorischen Identität,

TW Neurologie Psychiatrie 8, 90-95, März

EGID, K., BROWN, J. (1989):

The Major Histocompatibility Complex and Female Mating Preferences in Mice, Animal Behaviour, 38, 3, 548-550

EIBL, K. (1995):

Einfluß von Männchen auf Verhalten, Ovarienaktivität und Nebennierentätigkeit weiblicher Tupaja belangeri.

Diplomarbeit, Universität Bayreuth

EMMONS, L. (2000):

Tupai: A field Study of Bornean treeshrews

University of California Press Berkeley

ENGLER, H., KURTH, S. & STEFANSKI, V. (2001):

The role of adrenal hormones in social stress-induced immunomodulation.

Brain Behav Immun 15, 147

ENGLER, H. (2001)

Sozialer Stress und Thymusfunktion bei männlichen Laborratten

Dissertation Universität Bayreuth

FALCK, P. (1991):

Lymphozytentransformationstest.

In: Friemel, H. (ed.), Immunologische Arbeitsmethoden,

Gustav Fischer Verlag Jena 1991

FENSKE, M. (1989):

Application of a new, simple method for quantitative collection of 24-hour urines in small laboratory animals: Determination of basal excretion of proteins, creatinine, urea, electrolytes, and of free steroids.
Z. Versuchstierkunde 32: 65-70.

FLÜGGE, G., KRAMER, M., FUCHS, E. (2001):

Chronic subordination stress in male tree shrews: Replacement of testosterone affects behavior and central α_2 -adrenoceptors
Physiology and Behavior 73, 293-300

FOKKEMA, D., SMIT, K., VAN DER GUGTEN, J., KOOLHAAS, J. (1988)

A coherent pattern among social behavior, blood pressure, corticosterone and catecholamine measures in individual male rats
Physiology and Behavior 42, 485-489

FORTI, L., SCHUFFMAN, S., DAVIES, H., MITCHELL, W. (1986):

Objective antiviral assay for the interferons by computer assisted data collection and analysis.
Methods Enzymol. 119, 533-540

FRIEDMAN, E.; COE, C. (1991):

Time-dependent Effekt of Peer Separation on Lymphocyte Proliferation in Juvenile Squirrel Monkeys.
Develop. Psychobiol., 24(3): 159-173

FRÖMEL, C (1994):

Untersuchungen zur Paarbindung bei Tupajas (Tupaja belangeri).
Diplomarbeit, Universität Bayreuth

FUCHS, E., JÖHREN, O., FLÜGGE, G. (1993):

Psychosocial conflict in the tree shrew: Effects on sympathoadrenal activity and blood pressure.
Psychoneuroendocrinology 18 (8): 557-565.

FUCHS, E., KRAMER, M., HERMES, B., NETTER, P., HIEMKE, C. (1996):

Psychosocial Stress in Tree Shrews: Clomipramine Counteracts Behavioral and Endocrine Changes.
Pharmacology Biochemistry and Behavior 54 (1), 219-228

GARRIS, D. (1986):

The ovarian-adrenal axis in the Guinea pig
Hormones and Metabolic Research 18: 34-37

GERIN, W., LITT, M., DEICH, J., PICKERING, T. (1995):

Social support as a moderator of cardiovascular reactivity in women: A test of the direct effects and buffering hypothesis
Psychosom Med. 57 (1): 16-22.

GILMAN, S., SCHWARTZ, J., MILNER, R., BLOOM, F., FELDMAN, J. (1982):

β -Endorphin enhances lymphocyte proliferative responses,
Proc. Natl. Acad. Sci. USA Vol. 79, 4226-4230

GUBERNICK, D., ADDINGTON, R. (1994):

The stability of female social and mating preferences in the monogamous California mouse (*Peromyscus californicus*)
Animal Behaviour 47, 559–567

GUST, D., GORDON, T., WILSON, M., BRODIE, A., AHMED ANSARI, A. MCCLURE, H. (1992):

Removal from natal social group to peer housing affects cortisol levels and absolute numbers of T cell subsets in juvenile rhesus monkeys.
Brain Behav Immun 6, 189-199

GUST, D. (1994):

Effekt of a Preferred Companion in Modulating Stress in Adult Female Rhesus Monkeys.
Physiology and Behavior, 55(4): 681-684

HALLIDAY, T. (1983):

The study of mate choice.
In: Bateson, P.: Mate choice,
Cambridge University Press

HALLMANN, L. (1980):

Klinische Chemie und Mikroskopie,
Georg Thieme Verlag Stuttgart

HAMILTON, W., ZUK, M. (1982):

Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?
Science 218: 384-387

HENNESSY, M.; LEVINE, S. (1978):

Sensitive pituitary-adrenal responsiveness to varying intensities of psychosocial stimulation.
Physiology and Behavior 21: 295-297

HENNESSY, M.; MENDOZA, S.; KAPLAN, J. (1982):

Behavior and Plasma Cortisol Following Brief Peer Separation in Juvenile Squirrel Monkeys.
Am. J Primatol. 3: 143-151

HENNESSY, M. (1984):

Presence of Companion Moderates Arousal of Monkeys With Restricted Social Experience.
Physiology and Behavior 33: 693-698

HENNESSY, M.; MENDOZA, S.; MASON, W.; MOBERG, G. (1995):
Endocrine sensitivity to novelty in *Saimiri sciureus* and *Callicebus moloch*:
Species differences in characteristic modes of responding to the
environment.

Physiology and Behavior, 57: 331-338

HENNESSY, M. (1997):

Hypothalamic-Pituitary-Adrenal Responses to Brief Social Separation.
Neurosci. Biobehav. Rev., 21(1): 11-29

HENRY, J., ELY, D., STEPHENS, P. (1972):

Changes in catecholamine-controlling enzymes in response to
psychosocial activation of the defence and alarm reactions.

Ciba Found Symp 8, 225-246

HENRY, J., STEPHENS, P. (1977):

Stress, health, and the social environment

Springer-Verlag, New York.

HENRY, J. (1982):

The relation of social to biological processes in disease

Soc Sci Med 16: 369-380

HENRY, J. (1992):

Biological basis of the stress response.

Integr Physiol Behav Sci 27, 66-83

IRWIN, M.; DANIELS, M.; SMITH, T.L.; BLOOM, L; WEINER, H. (1987):

Impaired natural killer cell activity during bereavement.

Brain Behav. Immun., 1: 98-104

**IRWIN, M., MASCOVICH, A., GILLIN, C., WILLOUGHBY, R., PIKE, J.,
SMITH, T. (1994):**

Partial sleep deprivation reduces natural killer cell activity in humans.

Psychosomatic Med 56: 493-498

JACCARD, J., WAN, C. (1996):

LISREL approaches to interaction effects in multiple regression

CA: Sage Publications, Thousand Oaks

JANETOS, A. (1980):

Strategies of females mate choice: a theoretical analysis,

Behav. Ecol. Sociobiol. 7, 107-112

JANEWAY, C., TRAVERS, P., WALPORT, M., CAPRA, J. (1999):

Immunobiology

Elsevier Science Ltd/ Garland Publishing

JUNKER, M. (1999):

Einfluß variabler Licht-Dunkel-Periodik auf Verhalten und physiologische Parameter von *Tupaia belangeri*
Diplomarbeit, Universität Bayreuth

KAISER, C., V. HOLST, D. (1993):

Physical and psychological stress and its effects on behaviour as well as on endocrinological and immunological parameters in *Tupaia belangeri*
Abstracts International Conference on Hormones, Brain and Behaviour
Tours: 109-110

KAPPAUF, T. KHASHEI, M., HUTZELMEIER, H., V. HOLST, D. (2000):

Social integration and disease-induced winter mortality of subadult European wild rabbits (*Oryctolagus cuniculus* L.)
Zoology 103, Suppl. III: 29

KAWAMICHI, T., KAWAMICHI, M. (1979):

Spatial organization and territory of Tree shrews (*Tupaia glis*),
Anim, Behav. 27, 381-393

KELLER, R. (1987):

Immunologie und Immunpathologie.
Stuttgart, New York: Thieme.

KIECOLT-GLASER, J., GLASER, R., SHUTTLEWORTH, E., DYER, C., OGROCKI, P., SPEICHER, C. (1987):

Chronic stress and immunity in family caregivers of Alzheimer's disease victims. *Psychosom Med* 49, 523-535

KIECOLT-GLASER, J., KENNEDY, S., MALKOFF, S., FISHER, L., SPEICHER, C., GLASER, R. (1988):

Marital discord and immunity in males.
Psychosom Med 50, 213-229

KIECOLT-GLASER, J., MALARKEY, W., CACIOPPO, J., GLASER, R. (1994):

Stressful personal relationships: Immune and endocrine function.
In: *Handbook of Human Stress and Immunity.*:
Academic Press, San Diego: 321-339.

KIRSCHBAUM, C., KLAUER, T., HELLHAMMER, D. (1995):

Sex-specific effects of social support on cortisol and subjective responses to acute psychological stress.
Psychosom Med 57 (1): 23-31

KOOLHAAS, J., MEERLO, P., DE BOER, S., STRUBBE, J., BOHUS, B. (1997):

The temporal dynamics of the stress response.
Neurosci Biobehav Rev 21, 775-782

KOVACS, S. (1992):

Chemische Signale männlicher Tupajas (*Tupaia belangeri*) und ihre Bedeutung für die Paarbildung,
Diplomarbeit, Universität Bayreuth

KRAMER, M., HIEMKE, C., FUCHS, E. (1999):

Chronic psychosocial stress antidepressant treatment in tree shrews: time-dependent behavioral and endocrine effects.
Neuroscience and Biobehavioral Reviews 23, 937-947

KRUMHOLZ, H., BUTLER, J., MILLER, J. (1998):

Prognostic importance of emotional support for elderly patients hospitalized with heart failure.
Circulation 97, 958-964

KUHN, H., STARCK, D.(1966)

Die Tupaja-Zucht des Dr. Senkenbergischen Anatomischen Institutes
Natur und Museum 96: 263-271

KVETNANSKY, R., SUN, C., LAKE, C., THOA, N., TORDA, T., KOPIN, J. (1978):

Effect of handling and forced immobilization on rat plasma levels of epinephrine, norepinephrine, and dopamine-beta-hydroxylase.
Endocrinology 103, 1868-1874

LACROIX, A. (1994):

Psychosocial factors and risk of coronary heart disease in women: An epidemiologic perspective.
Fertility and Sterility 62: 6 Suppl. 2, 133-139

LAUDENSLAGER, M.; REITE, M.; HARBECK, R. (1982):

Suppressed Immune Response in Infant Monkeys Associated with Maternal Separation.
Behav. Neural Biol., 36: 40-48

LAUDENSLAGER, M., RYAN, S., DRUGAN, R., HYSON, R., MAIER, S. (1983):

Coping and immunosuppression: Inescapable but not escapable shock suppresses lymphocyte proliferation.
Science 221: 568-570.

LAUDENSLAGER, M., FLESHNER, M., HOFSTADTER, P., HELD, P., SIMONS, L., MAIER, S. (1988):

Suppression of specific antibody production by inescapable shock: Stability under varying conditions.
Brain Behav. Immun. 2: 92-101.

- LAUDENSLAGER, M.; WORLEIN, J. (1996):**
Die Zusammenhänge von Verhalten und Immunsystem bei nichtmenschlichen Primaten.
In: Psychoneuroimmunologie, Spektrum Verlag, Heidelberg
- LAZARUS, R., FOLKMAN, S. (1984):**
Stress, Appraisal, and coping.
Springer, New York
- LEERMAKERS, E., PERRI, M., SHIKAGI, C., FULLER, P. (1999):**
Effects of Exercise-Focused Versus Weight-Focused Maintenance Programs on the management of Obesity
Addictive Behaviors 24 (2): 219-227
- LEPORE, S. (1992)**
Social conflict, social support, and psychological distress: evidence of cross-domain buffering effects.
J. Pers. Assoc. Psychol. 63, 857-867
- LEVINE, S.; JOHNSON, D.; GONZALEZ, C. (1985):**
Behavioral and Hormonal Responses to Separation in Infant Rhesus Monkeys and Mothers.
Behav. Neurosci., 99(3): 399-410
- LEVINE, S. (1993):**
The influence of social factors on the response to stress.
Psychother. Psychosom. 60: 33-38
- LOJEK, A. , CIZ, M., MARNILA, P., DUSKOVA, M., LILIUS, E.-M. (1997):**
Measurement of wholeblood phagocyte chemiluminescence in the Wistar rat
J Biolumin Chemilumin 1997; 12: 225-231
- LUNDBERG, U. (1987):**
Soziometrie biologischer Dominanzstrukturen.
Biol Rundsch, 355-368
- MANNING , C., WAKELAND, E., POTTS, W. (1992):**
Communal nesting patterns in mice implicate MHC genes in kin recognition
Nature 360: 581-583
- MANSER, C.E. (1992):**
The Assessment of Stress in Laboratory Animals.
RSPCA,

MANUCK S., KAPLAN, J., CLARKSON, T. (1986):

Artherosclerosis, Social Dominance and Cardiovascular Reactivity
In: Biological and Psychological Factors in Cardiovascular Disease,
Springer Verlag

MARTIN, R. (1968):

Reproduction and ontogeny in tree shrews (*Tupaia belangeri*) with
reference to their general behaviour and taxonomic relationships,
Zeitschrift für Tierpsychologie 25 (4), 406-532

MARTINEZ, M., CALVO-TORRENT, A., PICO-ALLONSO, M. (1998):

Social defeat and subordination as models of social stress in laboratory
rodents: A review.
Aggress Behav 24, 241-256

MASON, J., BRADY, J. (1956):

Plasma 17-hydroxycorticosteroid changes related to reserpine effects on
emotional behavior
Science 124, 983-984

MAYER, M. (1961):

Complement and Complement Fixation
In: Experimental Immunochemistry.
C. C. Thomas Publisher, Springfield/III: 133ff

McCarthy D., Dale, M. (1988):

The leucocytosis of exercise.
Sports Med (6): 333-363

MEAGER, A. (2001):

Biological assays for interferons.
Journal of Immunological Methods 261, 21-36

MICZEK, K. (1979):

A new test for aggression in rats without aversive stimulation: differential
effects of D-amphetamine and cocaine
Psychopharmacology 60, 253-259

MINEKA, S.; Suomi, S. (1978):

Social Separation in Monkeys
Psychol. Bulletin, 85(6): 1376-1400

MITCHELL, G. (1970):

Abnormal behavior in primates,
in *Primate behavior, developments in field and Laboratory research*, Vol.1,
Academic Press, New York

MONJAN, A. (1981):

Stress and immunologic competence: Studies in animals.
In: Psychoneuroimmunology.
Academic Press

NOSSAL G. (1995):

Das Immunsystem.
In: Immunabwehr
Spektrum-Verlag Heidelberg

**O'BRIEN, S., ROELKE, M., MARKER, L., NEWMAN, A., WINKLER, C.,
MELTZER, D., COLLY, L., EVERMANN, J., BUSH, M., WILDT, D.
(1985):**

Genetic Basis for Vulnerability in the Cheetah,
Science, Vol. 227, 1428-1434

PALMBLAD, J. (1981):

Stress and immunologic competence: Studies in man.
Psychoneuroimmunology.
Academic Press

PANGBURN, M., MÜLLER-EBERHARD, H. (1984):

The alternative pathway of complement
Springer Seminars in Immunopathology 7: 163-192

**PEMBERTON, J., ALBON, S., GUINNESS, F., CLUTTO-BROCK, T.,
DOVER, G. (1992):**

Behavioral estimates of male mating success tested by DNA fingerprinting
in a polygynous mammal
Behavioral Ecology 3: 66-75

PENN, D., POTTS, W. (1998):

MHC – disassortative mating preferences reversed by cross – fostering
Proceedings of the Royal Society of London, Series B 265, 1299-1306

**PENNINX, B., VAN TILBURG, T., DEEG, D., KRIEGSMAN, D., BOEKE,
A., VAN EIJK, J. (1997):**

Direct and Buffer Effects of Social support and Personal Coping
Resources in Individuals With Arthritis.
Soc. Sci. Med. Vol. 44, No.3, pp. 393-402

PERRSON, L.; GULLBERG, B.; HANSON, B.; OSTERGREN, P. (1994):

HIV infection: social network, social support, and CD4 lymphocyte values
in infected homosexual men in Malmo, Sweden.
Epidemiol Community Health, 48: 580-585

PETZOLD-DORN, E. (1994):

Individuelle Partnerpräferenzen bei der Paarbindung des Spitzhörnchens
Tupaia belangeri.
Disseration, Universität Bayreuth

PLÖßNER, M. (1996):

Untersuchungen zum Markierverhalten weiblicher Tupaja belangeri,
Schriftliche Hausarbeit, Universität Bayreuth

POOLE, T. B. (1988):

Normal and abnormal behaviour in captive primates
Primate Report 22: 3-12

RAAB, A., DANTZER, R., MICHAUD, B., MORMEDE, P., TAGHZOUTI, K., SIMON, H., LE MOAL, M. (1986):

Behavioural, physiological and immunological consequences of social status and aggression in chronically coexisting resident-intruder dyads of male rats.

Physiol Behav 36, 223-228

RADOMSKY, E., HAAS, G., MANN, L. SWEENEY, J. (1999):

Suicidal behavior in patients with schizophrenia and other psychotic disorders.

Am J of Psychiatry. 156 (10): 1590-1595

RALLS, K., BRUGGER, K., BALLOU, J. (1979):

Inbreeding and Juvenile Mortality in Small Populations of Ungulates,
Science, Vol. 206, 1101-1103

REITE, M.; HARBECK, R.(1981)

Altered Cellular Immune Response Following Peer Separation.

Life Sci., 29: 1133-1136

REITER, J., PANKEN, K., LE BOEF, B. (1981):

Female competition and reproductive success in northern elephant seals

Animal Behaviour 29, 670 -687

RICHARZ, K. (1978):

Daten zum Territorial-, Sexual- und Sozialverhalten von *Tupaia glis* Diard 1820.

Z. Säugetierkunde 43, 336-356

RICHARZ, K. (1980):

Mechanismen zur Inzuchtvermeidung bei *Tupaia glis*.

Anthrop. Anz. 38 (4), 286-296

RICK, W. (1974):

Klinische Chemie und Mikroskopie.

Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

ROGERS, M., DUBEY, D., REICH, P. (1979):

The influence of the psyche and the brain on immunity and disease susceptibility: a critical review.

Psychosom Med 41, 147-164

ROITH, A. (2001):

Partnerpräferenzen von weiblichen *Tupaia belangeri*
schriftliche Hausarbeit, Universität Bayreuth

ROSEMAN, R.(1986):

Current and Past History of Type A Behavior Pattern
In: Schmidt, Biological and Psychological Factors in Cardiovascular
Disease, Springer Verlag

SACHS, B. (1997):

Erection Evoked in Male Rats by Airborne Scent from Estrous Females
Physiology and Behavior 62 (4): 921-924

SACHS, L. (1997):

Angewandte Statistik
Springer – Verlag Berlin

SACHSER, N., DUERSCHLAG, M., HIRZEL, D. (1998)

Social relationships and the management of stress
Psychoneuroendocrinology 23(8): 891-904

SCHOENER, T.W. (1968):

The *Anolis* lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna,
Ecology 49, 704-726

SCHÜTT, C. (1991):

Lymphozytentransformationstest.
In: Immunologische Arbeitsmethoden,
Gustav Fischer Verlag Jena

SELYE, H. (1936):

Thymus and adrenals in the response of the organism to injuries and
intoxications. *Brit J Exper Pathol* 17, 234-248

SEYLE, H. (1950):

The physiology and pathology of exposure to stress.
Montreal: Acta.

SHEPHER, J. (1971):

Mate Selection Among Second Generation Kibbutz Adolescents and
Adults: Incest Avoidance and Negative Imprinting,
Archives of Sexual Behavior, Vol. 1, No.4, 293-307

SIEGEL, S. (1987):

Nicht parametrische statistische Methoden.
Eschborn bei Frankfurt am Main: Fachbuchhandlung für Psychologie,
Verlags-Abteilung.

SITTMANN, K., ABPLANALP, H., FRASER, R.A. (1966):

Inbreeding depression in japanese quail,
Genetics 54, 371-379

SLATE, J., KRUIK, L., MARSHALL, T., PEMBERTON, J., CLUTTON-BROCK, T. (2000):

Inbreeding depression influences lifetime breeding success in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*)
Proceedings of the Royal Society of London, Series B 267: 1657-1662

SMITH, T., MCGREER-WITHWORTH, B., FRENCH, J. (1998):

Close Proximity of the Heterosexual Partner Reduces the Physiological and Behavioral Consequences of Novel-Cage Housing in Black Tufted-Ear Marmosets (*Callithrix kuhli*).
Hormones and Behavior 34, 211-222

SORENSEN, CONAWAY (1966):

Observation on the social behaviour of tree shrews in captivity,
Folia primat. 4, 124-145

SPRANKEL, H. (1961):

Über Verhaltensweisen und Zucht von *Tupaia glis* (Diard 1820) in Gefangenschaft,
Z. f. wissenschaftl. Zoologie 165, 186-200

STEFANSKI, V. (1991):

Verhalten und Komplementaktivität bei männlichen Hausmeerschweinchen in Abhängigkeit von sozialer Erfahrung
Dissertation, Universität Bielefeld

STEFANSKI, V. (1998):

Social stress in loser rats: opposite immunological effects in submissive and subdominant males.
Physiology and Behavior 63, 605-613

STEFANSKI, V., ENGLER, H. (1999):

Social stress, dominance and blood cellular immunity.
J Neuroimmunol 94, 144-152

STEFANSKI, V. (2000):

Social stress in laboratory rats: Hormonal responses and immune cell distribution. Psychoneuroendocrinology 25, 389-406

STEFANSKI, V. (2001):

Social stress in laboratory rats: Behavior, immune function, and tumor metastasis. Physiol Behav 73, 385-391

STEPTOE, A. (1983):

Stress, helplessness and controll: The implications of laboratory studies.
J. Psychosom. Res. 27 (5): 361-367.

STEPTOE, A. (2000):

Stress, social support and cardiovascular activity over the working day.
Int. Journal of Psychophysiology 37, 299-308

STÖHR, W. (1982):

Telemetrische Langzeituntersuchungen der Herzfrequenz von *Tupaia belangeri*: Basalwerte sowie phasische und tonische Reaktionen auf nichtsoziale und soziale Belastungen.
Dissertation, Universität Bayreuth.

STÖHR, W. (1986):

Heart rate of tree shrews and its persistent modification by social contact,
In: Biological and Psychological Factors in Cardiovascular Disease,
Springer Verlag

SUOMI, S.; EISELE, C.; GRADY, S.; HARLOW, H. (1975):

Depressive Behavior in Adult Monkeys Following Separation From Family Environment.
J. Abnorm. Psychol., 84(5): 576-578

TECOMA, E., HUEY, L. (1985):

Psychic distress and the immune response.
Life Sci 36, 1799-1812

**THEORELL, T., BLOMKVIST, V., JONSSON, H., SCHULMAN, E.,
BERNTROP, E., STIGENDAL, L. (1995):**

Social support and the development of immune function in human immunodeficiency virus infection.
Psychosom Med 57:1, 32-36

THIERRY, B.; STERN, L.; CHERMAT, M; SIMON, P. (1984):

Searching-waiting strategy: A candidate for an evolutionary model of depression? Behav. Neural Biol., 41: 180-189

TRIVERS (1972):

Parental investment an sexual selection.
In: Sexual Selection and the Descent of Man, 136-179
Aldine, Chicago

TROLLOPE, J (1977):

A preliminary Survey of behavioural stereotypes in captive primates
Laboratory-Animals-London, 11 (3): 195-196

UHL, F. (1996):

Untersuchungen zur Partnerpräferenz bei *Tupaia belangeri*: Reaktion weiblicher *Tupajas* auf Signale ihnen bekannter Männchen,
Diplomarbeit, Universität Bayreuth

UHL, F. (2002):

Pairbond in tree shrews: proximate causes as well as behavioural and physiological consequences
Zoology 105, SupV: 10

V. HOLST, D. (1969):

Sozialer Stress bei Tupajas (*Tupaia belangeri*).
Z. vergl. Physiol. 63:1-58.

V. HOLST, D. (1972):

Renal failure as the cause of death in *Tupaia belangeri* exposed to persistent social stress.
J. comp. Physiol. 78: 236-273.

V. HOLST, D., LESK, S. (1975) :

Über den Informationsgehalt des Sternaldrüsensekrets männlicher und weiblicher *Tupaia belangeri*
J. comp. Physiol. 103: 173-188

V. HOLST, D. (1985):

The primitive eutherians 11: a case study of the tree shrew, *Tupaia belangeri*.
In: Brown, R.E. & MacDonald, D.W. (eds.): Social odours in mammals.
New York: Oxford University Press: 155-216.

V. HOLST, D. (1986A):

Psychosocial stress and its pathophysiological effects in tree shrews (*Tupaia belangeri*).
In: Biological and Psychological Factors in Cardiovascular Disease.
Springer Verlag: 476-489

V. HOLST, D. (1986B):

Vegetative and somatic components of tree shrews behavior.
J. Auton. Nerv. Syst. Suppl.: 657-670.

V. HOLST, D., FUCHS, E. & STÖHR, W. (1986 C):

Physiological changes in male *Tupaia belangeri* under different types of social stress. In: Biobehavioral bases of coronary heart disease.
Basel: Karger

V. HOLST, D. (1987):

Physiologie sozialer Interaktionen - Sozialkontakte und ihre Auswirkungen auf Verhalten sowie Fertilität und Vitalität von Tupajas.
Physiol. aktuell 3: 189-208.

V. HOLST, D. (1994):

Auswirkungen sozialer Kontakte bei Säugetieren.
Biol unserer Zeit 24, 164-174

V. HOLST, D., HUTZELMEYER, H., KAISER, C. & VITEK, A. (1997):
Auswirkungen sozialer Kontakte auf Endokriniem und Immunsystem von
Tupajas.

In: Psychoneuroimmunologie: Ein interdisziplinäres Forschungsgebiet:
73-89

Verlag Hans Huber, Bern

V. HOLST, D. (1998):

The concept of stress and its relevance for animal behavior.

In: Advances in the study of behavior, 27: 1-131

Academic Press, New York

V. HOLST, D. (2001):

Neue Wege der Verhaltensforschung: Machen psychische Konflikte
krank?

Biol unserer Zeit 31, 78-87

VOTRUBA, S., HORVITZ, M., SCHOELLER, D. (2000):

The role of exercise in the treatment of Obesity

Nutrition 16: 179-188

WEDEKIND, C., SEEBECK, T., BETTENS, F., PAEPKE, A. (1995):

MHC-dependent mate preferences in humans,

Proc. R. Soc. Lond. B, 260, 245-249

WEISS, C., JELKMANN, W. (1993):

Funktionen des Blutes

in Physiologie des Menschen

Springer Verlag Berlin: S 422-460

WEISS, J. (1972):

Psychological Factors in Stress and Disease.

Scient. America 222, 104-113

WESTERMARCK, E. (1902):

Geschichte der menschlichen Ehe,

Verlag von H. Barsdorf, S.546 ff

WHITTEN, P. (1984):

Competition among female Vervet Monkeys

in Female Primates: 127-140

WOLF, A. (1970):

Childhood Association and Sexual Attraction

American Anthropologist 72: 503-515

**YAMAZAKI, K., YAMAGUCHI, M., BARANSOKI, L., BARD, J., BOYSE,
E., THOMAS, L. (1979):**

Recognition among mice,

J. Exp. Med. Vol. 150, 755-760

8 Anhang

8.1 *Verwendete Abkürzungen*

Abb.	Abbildung
ANOVA	Varianzanalyse
Con A	Concanavalin A
cpm	counts per minute
EDTA	Ethylendiamintetraacetat
Hepes	4-(2-Hydroxyethyl)-1-piperazinethansulfonsäure
K	Anzahl der Fälle
Kap.	Kapitel
LTT	Lymphozyten-Transformationstest
MHC	major histocompatibility complex
n	Anzahl
n.s.	nicht signifikant
p	statistische Irrtumswahrscheinlichkeit
Perz.	Perzentil
PBS	phosphatgepufferte Saline
R	Korrelationskoeffizient nach Pearson
RIA	Radioimmunoassay
VBLTT	Vollblut-Lymphozyten-Transformationstest

8.2 Eingesetzte Materialien

8.2.1 Leukozyten Bestimmung

Materialien:

Plastikreaktionsgefäße 1,5 ml (Plastibrand)

Coultergefäße (Coulter)

Lösungen, Puffer und Medien:

EDTA-Lösung 0,5g/ml PBS

FACS Flow-IsotonPuffer (Becton Dickison)

PBS :

8,0g NaCl

0,2g KCl

0,96g Na₂HPO₄ x 2 H₂O

0,24g KH₂PO₄

mit Aqua bidest. auf 1000ml auffüllen, pH 7,4

Zapoglobin II Lytic Reagenz (Beckman Coulter)

8.2.2 Färbung nach Papenheim

Materialien:

Küvetten

Objektträger

Lösungen:

May-Grünwald-Lösung (Merck)

Giemsa-Lösung (Merck)

8.2.3 Gewinnung der Lymphozyten-Suspension

Materialien:

sterile Plastikreaktionsgefäße 15 ml (Greiner)

autoklavierte Zentrifugenröhrchen

Coultergefäße (Coulter)

Objektträger

Lösungen, Puffer und Medien:

FACS Flow-IsotonPuffer (Becton Dickison)

Medium RPMI 1640 (Biochrom)

Medium ++:

100ml RPMI 1640

6 ml Penicilin-Streptomycin-Lösung 2% (Sigma)

10ml fetales Kälberserum hitzeinaktiviert (Biochrom)

Percoll separating solution (Dichte 1,077 g/ml; Biochrom)

steriles fetales Kälberserum hitzeinaktiviert (Biochrom)

Zapoglobin II Lytic Reagenz (Beckman Coulter)

Geräte:

Kühlzentrifuge (Roto Silenta/RP, Hettich)

Particle-size-Analyzer (Coulter Z2, Coulter Electronics)

Sterilbank (Gelair TC48; Flow Laboratories)

8.2.4 Lymphozytentransformationstest (LTT) mit isolierten Zellen

Materialien:

Filtermats W/ Binding (Skatron)
Plastikreaktionsgefäße (Eppendorf)
sterile 96 Well Mikrotiterplatten (TPP)
Szintillationsröhrchen 5ml (Beckmann)

Lösungen, Puffer und Medien:

Concanavalin A-Lösung ($0,1 \times 10^{-3}$ mg/ μ l; Sigma)

Medium ++:

100ml RPMI 1640
6 ml Penicilin-Streptomycin-Lösung 2% (Sigma)
10ml fetales Kälberserum hitzeinaktiviert (Biochrom)

Methyl-3H-Thymidinlösung (spez.Aktivität 1Ci/mmol) (NEN)

Szintillationsmittel (unisafe1, Zinsser Analytic)

Geräte:

Cell-Harvester (Flow-Tech)
Inkubator (37°C, 5%CO₂; TC160)
Sterilbank (Gelair TC48; Flow Laboratories)
Szintillationszähler (1404 Liquid Scintillation Counter)
Tischzentrifuge (Eppendorf)

8.2.5 Bestimmung des Interferongehalts des LTT-Überstandes

Materialien:

ECM-Virus (Fraunhofer Institut Hannover)

Interferon-Standard 10 IU/ml (Mouse alpha and beta Fibroblast

Interferone, Sigma)

Mouse - L929 – Fibroblasten - Zellelinie (Fraunhofer Institut Hannover)

96-Well-Flachbodenplatte (Linbro)

Lösungen, Puffer und Medien:

Fibroblastenmedium:

450ml RPMI 1640

50ml FKS

5ml Penicilin-Streptomycin-Lösung 2% (Sigma)

Neutralrot-PBS-Lösung (0,5%; Kristallviolett: Sigma)

PBS :

8,0g NaCl

0,20g KCl

0,96g Na₂HPO₄ x 2 H₂O

0,24g KH₂PO₄

mit Aqua bidest. auf 1000ml auffüllen, pH 7,4

saures Ethanol:

99ml Ethanol (96%)

1ml konzentrierte Essigsäure

Trypsin – Lösung (steril, 10IU/ml in 0,9% NaCl; Sigma)

0,9% NaCl-Lösung

Geräte:

Photometer (Titertek-Microplate-Staker)

Sterilbank (Gelair TC48; Flow Laboratories)

Inkubator TC 160

8.2.6 LTT von Vollblut

Materialien:

sterile Plastikreaktionsgefäße (Eppendorf)

sterile 96 Well Mikrotiterplatten (TPP)

Filtermats W/ Binding (Skatron)

Szintillationsröhrchen 5ml

Lösungen, Puffer und Medien:

Concanavalin A-Lösung ($0,1 \times 10^{-3}$ mg/ μ l; Sigma)

Medium ++:

100ml RPMI 1640

6 ml Penicilin-Streptomycin-Lösung 2% (Sigma)

10ml fetales Kälberserum hitzeinaktiviert (Biochrom)

Medium ++ hep:

Medium ++ mit 5IU Heparin/ml Medium

Methyl-3H-Thymidinlösung (spez.Aktivität 1Ci/mmol) (NEN)

Szintillationsmittel (unisafe1, Zinsser Analytic)

Zapoglobin II Lytic Reagenz (Coulter Electronics)

Geräte:

Cell-Harvester (Flow-Tech)

Inkubator (37°C, 5%CO₂; TC160)

Particle-size-Analyzer (Coulter Z2, Coulter Electronics)

Sterilbank (Gelair TC48; Flow Laboratories)

Szintillationszähler (1404 Liquid Scintillation Counter)

8.2.7 Bestimmung der Komplementaktivität

Materialien:

Coultergefäße (Coulter)

Hammelblut (DADE Behring)

Particle-size-Analyzer (Coulter Z2, Coulter Electronics)

Plastikreaktionsgefäße 1,5ml (Eppendorf)

96-Well-Flachbodenplatte (Linbro)

Lösungen, Puffer und Medien:

Ambozeptor-Gebrauchslösung:

0,4ml Ambozeptor für Schaferythrozyten (DADE Behring)
mit PBS-EDTA-Puffer auf 100ml auffüllen

Barbiturat-Puffer:

4,605g Diacetylbarbitursäure,
0,11025g $\text{CaCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$
1,0165g $\text{MgCl}_2 \times 2\text{H}_2\text{O}$
35,064g NaCl
mit Aqua bidest auf 1000ml auffüllen

PBS-EDTA-Puffer:

100ml PBS 10fach
7,44 g EDTA (Dinatriumsalz Dihydrat; Sigma)
1 g Gelatine (Merck)
mit Aqua bidest. Auf 1000ml auffüllen, pH 7,3

PBS 10fach:

80,0g NaCl
2,0g KCl
9,6g $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$
2,4g KH_2PO_4
mit Aqua bidest. auf 1000ml auffüllen, pH 7,4

VBSS-Puffer:

58,2g Saccharose (Merck)
1g Gelatine (Merck)
200ml Barbituratpuffer
mit Aqua bidest auf 1000ml auffüllen, pH 7,3

Geräte:

Kühlzentrifuge (Roto Silenta/RP, Hettich)

Tischzentrifuge (Eppendorf)

8.2.8 Bestimmung der Hormone

Materialien:

Eppendorf 2ml Reaktionsgefäße (etherfest; Eppendorf)

Kieselgelplatten (Silica Gel 60, mit Fluoreszenzindicator (254nm); Merck)

Zählröhrchen (17ml, Beckmann)

Lösungen, Puffer und Medien:

Aktivkohle-Suspension:

0,5% (w/v) Norit A (Serva)

0,5% (w/v) Dextran T 70 (Roth)

in RIA-Puffer, pH 7,2

Antikörper (Verdünnungen und Kreuzreaktionen siehe Tab. 14)

Boratpuffer:

15,46g Borsäure ad 250 ml Aqua bidest., pH 8

COMT (Catechol-O-Methyltransferase):

eigene Herstellung, bei - 40°C gelagert.

Ether

Glutaminsäurepuffer:

3,0g L-Glutamin,

2,5ml 0,4% KCN-Lösung,

ad 500ml Aqua dest.

0,1n HCl; 0,5n HCl

³H-S-Adenosyl-Methionin (10 Ci/mmol; NEN)

Kalignost:

7,5mg Natriumtetraphenylborat in 0,5ml Aqua bidest.

Katecholaminstandards

Katecholamin-Trägerlösung:

je 30mg Metanephrin, Normetanephrin und 3-Methoxytyramin ad 1ml

0,01n HCl

Lösungsmittelgemisch zum Entwickeln der Platten:

Chloroform:Ethanol:Ethylamin (80:15:10)

Perchlorsäure/Ascorbinsäure:

2,58ml 70% Perchlorsäure,

100 mg Ascorbinsäure,

ad 100 ml Aqua bidest.

RIA-Puffer :

2,68 g KH_2PO_4 (Merck)
 8,35 g $\text{NaHPO}_4 \times 2\text{H}_2\text{O}$
 0,32 g NaN_3 (Sigma)
 1 g Rinderserumalbumin (Serva)
 ad 1000ml Aqua bidest., pH 7,2

Tris-Puffer:

22,23g Tris,
 1,9g $\text{MgCl}_2 \times 6 \text{H}_2\text{O}$,
 1,195g EGTA (Titriplex VI:
 3,6 Dioxaoctamethylendinitrilotetraessigsäure)
 ad 100 ml Aqua bidest., pH 9,6;
 pro Milliliter werden kurz vor Beginn der Messung 2,86mg
 DTT(Dithiothreitol) zugegeben.

Tracer (Östradiol, Kortisol, Kortikosteron, NEN: 2,5 μCi Tracer / 11ml
 RIA - Puffer)

Tab. 14: Kreuzreaktionen der in der Untersuchung eingesetzten Antikörper

Hormon	Kortisol- Antikörper	Östradiol- Antikörper	Testosteron- Antikörper
Verdünnung	1:50000	1:60000	1:10000
Kortisol	100	< 0,001	< 0,01
Kortikosteron	1,3	0,001	< 0,01
Cortison	2	0,003	nicht getestet
DeoxyKortisol	10	0,001	< 0,01
DeoxyKortikosteron	0,16	0,003	0,03
17-a-OH- Progesteron	2,5	0,003	0,01
Progesteron	< 0,1	0,004	0,07
Testosteron	< 0,1	0,012	100
Androstendion	< 0,1	0,005	< 0,01
Aldosteron	< 0,1	nicht getestet	nicht getestet
Östradiol	nicht getestet	100	nicht getestet
Dihydroxytestosteron	nicht getestet	0,08	23
DHEA	nicht getestet	< 0,005	0,01
D4-Androstendion	nicht getestet	< 0,005	0,84
Östradiolsulfat	nicht getestet	0,03	nicht getestet
Östradiolglucoronid	nicht getestet	0,08	nicht getestet

Geräte:

Szintillationszähler (1404 Liquid Scintillation Counter)

Kühlzentrifuge (Roto Silenta/RP, Hettich)

Danksagung

Ich möchte mich ganz herzlich bedanken

bei Herrn Prof. von Holst, für die Überlassung des Themas, für die Unterstützung bei den Blutabnahmen, für seine stete Gesprächsbereitschaft und für die hilfreiche Diskussion der Ergebnisse;

bei Dr. Wolf Stöhr, für die Unterstützung beim Bau der Wahlapparatur, seine Hilfe beim Umsetzen meiner teilweise sonderbaren technischen Ideen, seine Hilfe beim Korrekturlesen dieser Arbeit, seine stete Gesprächsbereitschaft und seine Hilfsbereitschaft;

bei allen, die mich bei meinen Blutabnahmen unterstützt haben (Hans, Christine, Conny, Antje, Dagmar, Klaus, Angelika, Lutz und alle, die ich vergessen habe);

bei Karl-Heinz und Kurt, für ihre Freundlichkeit und ihre Hilfsbereitschaft nicht nur bei Arbeiten in der Tierhaltung;

bei PD. Dr. Volker Stefanski, für die hilfreichen Diskussionen und das Korrekturlesen meines Manuskripts

bei Dr. Heiko Rödel, für die Unterstützung bei auftretenden Statistikproblemen und das Korrekturlesen meines Manuskripts;

bei Dr. Martin Fenske, für die moralische Unterstützung, seine aufmunternden Worte und seine Diskussionsbereitschaft;

bei der „Arbeitsgruppe Tupaja“, für die gute Stimmung und die vielen Aufmunterungsversuche;

bei allen Angehörigen des Lehrstuhls, für die freundlich und angenehme Atmosphäre;

bei meiner Frau für ihre schier endlose Geduld und die moralische Unterstützung beim Anfertigen dieser Arbeit.

Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Ich habe weder diese noch eine gleichartige Doktorprüfung an einer anderen Hochschule endgültig nicht bestanden.

Bayreuth, den 27.1.2003