

Dirk Aue

Northern Treeshrew
(*Tupaia belangeri*)



Konfrontationen zwischen männlichen Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*):

Konsequenzen der Sozialkontakte für
Verhalten und Physiologie sowie der
Einfluss individueller und äußerer Faktoren
auf die Dominanzentscheidungen



Cuvillier Verlag Göttingen
Internationaler wissenschaftlicher Fachverlag

Zusammenfassung

Das Südostasiatische Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*) dient als etablierte Modell-Spezies für chronischen psychosozialen Stress, hervorgerufen durch Territorialkonflikte. Bislang fehlte sowohl eine quantifizierte Verhaltensanalyse, die dominante und subdominante Tiere als Reaktionstypen systematisch gegenüberstellt, als auch eine begleitende Erfassung von physiologischen Parametern, die das Innenmilieu des jeweiligen Organismus in seinem sozialen Status beschreiben.

Diese Studie kombiniert erstmals auch verhaltensbiologische und physiologische Parameter, um zu prüfen, ob sich Dominanz anhand einer vorherigen Charakterisierung von Konfrontationspaaren vorhersagen lässt.

Die Untersuchungen zeigen: die Vorhersagbarkeit von Dominanz ist möglich.

Anhand spezifischer verhaltensphysiologischer Parameter lässt sich in bestimmten Situationen vorab präzise vorhersagen, welches Tier dominant werden wird; sie dienen somit als zuverlässige Indikatoren für Bewältigungsstrategien (Coping) und Resilienz.

Meinen wissenschaftlichen Weg verdanke ich meinem damaligen Mentor am Deutschen Primatenzentrum in Göttingen, Prof. Dr. Hans-Jürg Kuhn, dem ich in tiefer Dankbarkeit verbunden bleibe.

Kontakt:
Dr. Dirk Aue
Mail: dirk.aue@t-online.de



**KONFRONTATIONEN
ZWISCHEN MÄNNLICHEN SPITZHÖRNCHEN
(*TUPAIA BELANGERI*):
KONSEQUENZEN DER SOZIALKONTAKTE FÜR VERHALTEN
UND PHYSIOLOGIE SOWIE DER EINFLUSS
INDIVIDUELLER UND ÄUSSERER FAKTOREN
AUF DIE DOMINANZENTSCHEIDUNGEN**

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

vorgelegt von
Dirk Aue
aus Göttingen

Göttingen 1988

Impressum

Titel des Werkes: Konfrontationen zwischen männlichen Spitzhörnchen (*Tupaia belangeri*): Konsequenzen der Sozialkontakte für Verhalten und Physiologie sowie der Einfluss individueller und äußerer Faktoren auf die Dominanzentscheidungen

Autor: Dirk Aue

Cuvillier Verlag GmbH

Nonnenstieg 8

37075 Göttingen

Telefon: 0049-551-547240

Webseite: www.cuvillier.de

E-Mail: info@cuvillier.de

Bibliografische Informationen der Deutschen Nationalbibliothek

Die Deutsche Nationalbibliothek verzeichnet diese Publikation in der Deutschen Nationalbibliografie; detaillierte bibliografische Daten sind im Internet über <http://dnb.dnb.de> abrufbar.

1. Auflage, Göttingen. 2026

Zugl.: D7, Universität Göttingen, Diss., 1988

Referent: Prof. Dr. C. Vogel

Korreferent: Prof. Dr. P. Kuenzer

Tag der mündlichen Prüfung: 28.10.1988

© Cuvillier Verlag GmbH, Göttingen

Dieses Werk ist lizenziert unter einer Creative Commons Namensnennung 4.0 International Lizenz (CC BY 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/> Sie können das Material frei weiterverbreiten und bearbeiten, auch für kommerzielle Zwecke, sofern Sie die Quelle ordnungsgemäß angeben. Sie müssen außerdem einen Link zur Lizenz angeben und auf Änderungen hinweisen. Alle Rechte an Inhalten, die nicht unter diese Lizenz fallen, bleiben vorbehalten.

eISBN 978-3-68952-621-4

ORCID 0009-0002-1185-2404

ISNI 0000000531626054

DOI 10.61061/ISBN_9783689526214

Abkürzungen:

$\bar{x}$	: arithmetischer Mittelwert
SD:	Standardabweichung
n :	Anzahl der Meßgrößen
KT:	Kontrollphase
KF:	Konfrontation
SE:	Separation
GMA:	Gesamt-Motorische-Aktivität
β -NAG:	N-acetyl- β -D-glucosaminidase
RHP:	Ressource Holding Power
LSWS:	Light-Slow-Wave-Sleep: Leichtschlaf
DSWS:	Deep-Slow-Wave-Sleep: Tiefschlaf
EEG:	Elektroencephalogramm
EMG:	Elektromyogramm
EOG:	Elektrookulogramm
cps:	counts per second
Sn:	chemisches Zeichen für Zinn

Inhaltsverzeichnis

Seite

1.	Einleitung.....	1
2.	Versuchstiere.....	7
2.1	Haltung.....	7
2.2	Beschreibung der Konfrontationsexperimente.....	8
2.2.1	Kontrollphase.....	8
2.2.2	Neutral-, Heim- und Grenzkonfrontation sowie Ringversuch.....	8
2.2.3	Separation.....	10
3.	Datenerhebung, Ergebnisse und Diskussionen.....	11
3.1	Statistik.....	11
3.2	Bestimmung des Körpergewichts.....	13
3.2.1	Ergebnisse.....	13
3.2.2	Ausgangskörpergewicht und spätere soziale Position.....	16
3.2.3	Diskussion.....	17
3.3	Verhaltensanalyse.....	21
3.3.1	Verhaltensbeobachtung in der Kontrollphase, während der Neutralkonfrontation und nach Separation.....	21
3.3.2	Vergleich des Verhaltens während der Neutral- konfrontation und nach der Separation mit dem Verhalten aus der Kontrollphase.....	29
3.3.2.1	Allgemeine Bewegungsformen.....	29
3.3.2.2	Markierverhalten.....	33
3.3.2.3	Körperpflege.....	37
3.3.2.4	Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA).....	38
3.3.2.5	Stoffwechselbedingtes Verhalten.....	40
3.3.3.	Interaktives Verhalten.....	44

3.3.3.1	Unterschiede in der Entwicklung von agonistischem Verhalten.....	44
3.3.3.2	Neutralkonfrontation: Interaktionen, Anblicken und Höhendistanz.....	47
3.3.4	Verhaltensunterschiede in der Kontrollphase und spätere soziale Positionen.....	50
3.3.5	Heimkonfrontation: Käfigbesitz und Dominanz.....	52
3.3.6	Diskussion.....	53
3.4	Aufgenommene Nahrungs- und Wassermenge in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation.....	72
3.4.1	Methode.....	72
3.4.2	Ergebnisse.....	73
3.4.3	Diskussion.....	75
3.5	Bestimmung von Urinparametern.....	80
3.5.1	Methoden.....	80
3.5.2	Urinparameter in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation.....	82
3.5.3	Urinparameter in der Kontrollphase und spätere soziale Positionen.....	87
3.5.4	Diskussion.....	89
3.6	Radiotelemetrische EEG-Registrierung.....	103
3.6.1	Implantation der Elektroden.....	103
3.6.2	Haltung der Tiere.....	104
3.6.3	Versuchsdurchführung.....	105
3.6.4	Auswertung.....	106
3.6.5	Charakterisierung von Wach- und Schlafphasen.....	107
3.6.6	Prozentuales Auftreten von Schlaf- und Wachphasen, Häufigkeit und Dauer in den Nächten der Kontroll- und Konfrontationsphase.....	113
3.6.7	Zeitliches Auftreten der Wach- und Schlafphasen in den Nächten der Kontroll- und Konfrontationsphase.....	114

3.6.8	Unterschiede im Auftreten von Wach- und Schlafphasen, die zwischen dominanten und subdominanten Tieren bereits in den Nächten der Kontrollphase bestanden.....	116
3.6.9	Diskussion.....	118
3.7	Respiratorische Wasserabgabe während der Nacht....	121
3.7.1	Methode.....	122
3.7.2	Kontrollphase und Grenzkonfrontation.....	124
3.7.3	Diskussion.....	127
4.	Schlußfolgerungen.....	131
5.	Zusammenfassung.....	136
6.	Literaturverzeichnis.....	142
7.	Anhang.....	170

1. Einleitung

Neben Art, Dauer und Stärke von Reizen aus der physikalischen und sozialen Umwelt bestimmt die individuell ausgeprägte Bewältigungsfähigkeit ("coping", HAAN 1977; LAZARUS und LAUNIER 1978; LAZARUS et al. 1980), ob sich bei einem tierischen Organismus eine Beanspruchung zu einer Belastung entwickelt. Wenn Belastungen über die Grenze der physischen und psychischen Tolerierungs- und Leistungsfähigkeit eines Organismus gehen, können sie zu Schädigungen führen (v.HOLST und SCHERER 1987).

Die soziale Umwelt eines Tieres setzt sich aus den Kontakten zu Artgenossen zusammen; sie ist in arttypischer Weise strukturiert. In einer Sozietät können die Beziehungen zwischen Tieren durch Rangpositionen geregelt sein. Bei verschiedenen Tierarten wurde untersucht, ob Verhalten und verschiedene physiologische Parameter in Verbindung zu den sozialen Rangpositionen stehen. In einer Koloniehaltung konnten ranghohe, männliche Labormäuse ihre dominante Position nur durch hohe lokomotorische Aktivität zur Kontrolle des Reviers und durch Aggressionen aufrechterhalten (HENRY und STEPHENS 1977; HENRY und MEEHAN 1981). Die dominanten Mäuse entwickelten in einer derartigen Situation Bluthochdruck, der zu Arteriosklerose und letztlich zum Tod führen konnte (ELY 1981). Bei männlichen Mantelpavianen, die von ihren Weibchen getrennt wurden, diese aber bei Kopulationen mit einem fremden Männchen beobachten konnten, entwickelten sich Bluthochdruck und Schäden an Herz und Gefäßen (LAPIN und CHERKOVICH 1971). KAPLAN et al. (1982) und MANUCK et al. (1983) beobachteten, daß bei ranghohen Makaken vermehrt Arteriosklerose auftritt. Eine dominante Position in einer Sozietät kann für den Ranginhaber auch negative Folgen haben.

Subordinate Tiere besitzen oft eine gesteigerte Aktivität ihres Hypophysen-Nebennierenrinden-Systems (BARNETT 1955; DAVIES und CHRISTIAN 1957; LOUCH und HIGGINBOTHAM 1967) und sind damit anfällig für Erkrankungen und Parasitenbefall. Sie weisen oft eine erniedrigte Fertilitätsrate auf (v.HOLST und SCHERER 1987).

Bei Nagetieren treten endokrine Anpassungsreaktionen auf eine hohe Populationsdichte auf (CHRISTIAN 1950; SNYDER 1961; WYNNE-EDWARDS 1962; CHRISTIAN 1963). Populationsphysiologische Untersuchungen sind bisher primär nur an Nagern durchgeführt worden. Einzig die Arbeitsgruppe von KAPLAN (KAPLAN et al. 1982) hat solche Konsequenzen auch für Primaten zeigen können. v.HOLST (1969) berichtet über Folgen eines Dichte-Stresses bei Spitzhörnchen (Tupaia belangeri). Endokrine Veränderungen durch eine "psycho-soziale" Belastung (CHRISTIAN 1963; BRONSON und ELEFTHERIOU 1965) führen mitunter zum Tod (BARNETT 1964; v.HOLST 1969, 1972; BLANCHARD et al. 1985).

Um zu untersuchen, inwieweit ein einzelner Artgenosse ein Belastungsfaktor sein kann, bietet sich das Studium von Dominanzbeziehungen in dyadischen Interaktions-experimenten an. Dafür sind territoriale Tiere geeignet, die keine gleichgeschlechtlichen adulten Artgenossen in unmittelbarer Umgebung dulden. Dies ist unter anderem bei Spitzhörnchen der Gattung Tupaia der Fall. Spitzhörnchen sind eichhörnchengroße Säugetiere, die in Südostasien weit verbreitet sind. Die als tagaktiv geltenden Tiere ernähren sich von Früchten, Arthropoden und kleinen Wirbeltieren. Im zoologischen System bilden die Spitzhörnchen die Ordnung Scandentia (McKENNA 1975, STARCK 1978). Sie werden als rezentes Modell für den gemeinsamen Vorfahren aller plazentalen Säugetiere (Eutheria) betrachtet. Aus Freiland-beobachtungen (KAWAMICHI und KAWAMICHI 1979, 1981; LANGHAM 1982) ist bekannt, daß Spitzhörnchen terri-

torial sind und ihr Revier heftig gegen Artgenossen des eigenen Geschlechts verteidigen. Als soziale Organisationsform wurde sowohl eine lockere Paarbindung beschrieben, bei der sich das Territorium des Männchens mit dem des Weibchens deckt, als auch ein System, bei dem das Territorium eines Männchens die Territorien mehrerer Weibchen überschneidet (KAWAMICHI und KAWAMICHI 1979, 1981).

In der Natur sind territoriale Auseinandersetzungen zwischen männlichen Spitzhörnchen in verschiedenen Situationen denkbar. So können zwei Tiere um ein unbesetztes Revier konkurrieren; ein Revierbesitzer kann sein Territorium gegen einen eingedrungenen Artgenossen verteidigen; oder es können Auseinandersetzungen an den Reviergrenzen zwischen benachbarten Revierbesitzern auftreten. Kämpfe zwischen Tieren in den beiden letztgenannten Situationen sind bereits beobachtet worden (KAWAMICHI und KAWAMICHI 1979).

Im Labor können territoriale Auseinandersetzungen zwischen Spitzhörnchen modellhaft studiert werden. Aus den Untersuchungen von v.HOLST (1972, 1985c, 1987) ist bekannt, daß es bei einer Konfrontation zwischen zwei männlichen Spitzhörnchen der Art Tupaia belangeri zu aggressiven Auseinandersetzungen kommt. Dabei stellt sich eine Dominanzbeziehung ein. Da das unterlegene Tier nicht, wie im Freiland, ausweichen und fliehen kann, kommt es zu einer nicht nur kurzzeitigen psychosozialen Belastung (v.HOLST 1972). Aufgrund unterschiedlicher physiologischer Reaktionen in seinen Konfrontationsexperimenten beschrieb v.HOLST (1987):

a) dominante Tiere, die ein relativ stabiles Körpergewicht und eine Zunahme in der Plasma-Testosteron-Konzentration zeigten,

b) subdominante Tiere, die einen Gewichtsverlust von etwa 10% und eine Aktivierung des Sympathikus-Nebennierenmark-Systems aufwiesen,

c) submissive Tiere, die einen Gewichtsverlust von bis zu 30% und eine Aktivierung ihrer Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse hatten.

Mit seinen Befunden konnte v.HOLST drei typische Reaktionsformen auf die Konfrontation definieren.

Für eine weiterführende Charakterisierung der von v.HOLST (1987) beschriebenen dominanten und subordinaten Tiere fehlte bislang eine quantitative Analyse ihrer Verhaltensreaktionen. Ein Ziel der vorliegenden Arbeit war es, diese Analyse anzufertigen. Die Fragen dazu lauteten:

- In welchem Umfang treten bei chronischer sozialer Konfrontation zwischen zwei Spitzhörnchen Verhaltensänderungen auf?
- Gibt es in Abhängigkeit von der erreichten sozialen Position unterschiedliche Verhaltensreaktionen?
- Zeigen die Tiere nach Beendigung der Konfrontation wieder ihr ursprüngliches Verhalten?

Diese drei Fragen nach den Folgen einer sozialen Belastung wurden auch für eine Reihe physiologischer Parameter gestellt. Es handelte sich dabei um die Ausscheidungsmuster von Harnbestandteilen (Kreatinin, Harnstoff, Harnsäure, Cholesterin, Protein, N-acetyl- β -D-glucosaminidase (β -NAG), Glucose, Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺) und um Eigenschaften des Urins (pH, osmotischer Druck). Diese Parameter können für die Beurteilung der Homöostase des Innenmilieus eines Organismus herangezogen werden.

Bisher ist für Spitzhörnchen nicht bekannt, ob bestimmte "Typen" von Tieren für das Erreichen einer dominanten Position begünstigt sind und ob durch eine Charakterisierung vor einem Konfrontationsexperiment vorhergesagt werden kann, welches von zwei Tieren die dominante Position erreichen wird:

- Gibt es Verhaltens- bzw. Urinparameter, durch die die Dominanz eines Spitzhörnchens vorhersagbar ist?
- Spielt das Ausgangskörpergewicht für die Dominanzentscheidung eine Rolle?

Die Möglichkeit zur Vorhersage von Dominanz sollte für verschiedene Situationen geprüft werden. Dafür sollten im Labor drei Versuchssituationen geschaffen werden, die die natürlichen territorialen Auseinandersetzungen modellhaft simulieren. Es handelt sich dabei um:

1. Neutralkonfrontationen: Zwei Spitzhörnchen werden aus ihrem jeweiligen vertrauten Heimkäfig entnommen und in einem für beide unbekannten, neutralen Käfig zusammengesetzt (das wäre analog der Konkurrenz um ein "unbesetztes Revier" im natürlichen Lebensraum).
2. Heimkonfrontationen: Ein Tier wird zu einem Artgenossen in dessen Käfig gesetzt (das wäre analog dem Eindringen in ein fremdes Territorium).
3. Grenzkonfrontationen: Zwischen zwei benachbarten, von je einem Männchen bewohnten Käfigen wird das Trenngitter entfernt, was zu Grenzstreitigkeiten führt, die den Auseinandersetzungen an Territoriumsgrenzen analog sind.

Es sollte weiterhin untersucht werden, worauf der Gewichtsverlust subordinater Tiere zurückzuführen ist. v.HOLST (1969) war der Auffassung, daß die Gewichts-

abnahme nicht auf einer reduzierten Nahrungsaufnahme beruht. Er bestimmte nur die Dauer des Fressens, aber nicht den tatsächlichen Verbrauch. Daher wurde die Frage untersucht:

- Gibt es Änderungen in der Nahrungs- und Wasseraufnahme?

Subdominante Spitzhörnchen haben nachts eine erhöhte Herzfrequenz (STÖHR 1982) und einen erhöhten Sauerstoffverbrauch (FUCHS und KLEINKNECHT 1986). Generell ist die Sauerstoffaufnahme der Atemaktivität proportional (THEWS 1980). Mit dem Atemausstrom verliert der Körper Wasser (Atemfeuchte). Es sollte deshalb versucht werden, mit einer das Verhalten nicht beeinflussenden Methode (Messung der respiratorischen Wasserabgabe) Hinweise auf Veränderungen in der Stoffwechselaktivität und auf Körperwasserverluste zu erhalten.

Die Veränderungen in der nächtlichen metabolischen Aktivität subdominanter Spitzhörnchen lassen vermuten, daß auch ihr Schlaf beeinflußt ist. Offenbar ist bisher an keinem Tiermodell untersucht worden, in welcher Weise sich eine soziale Belastung auf den Schlaf auswirkt. Diese Frage sollte für Spitzhörnchen beantwortet werden.

2. Versuchstiere

In den vorliegenden Untersuchungen wurde mit 15 männlichen adulten Tupaia belangeri (Wagner, 1841) aus der Zucht des Deutschen Primatenzentrums gearbeitet. Die systematische Zuordnung folgt KUHN und STARCK (1966), MARTIN (1968), SCHWAIER (1973) sowie KUHN und SCHWAIER (1973). Tabelle 1 (Anhang) zeigt die Versuchstiere mit ihrem Alter zu Versuchsbeginn und ihren Einsatz bei den verschiedenen Untersuchungen. Alle Versuchstiere sind seit ihrer Geburt an ein "handling" gewöhnt, da regelmäßig Körpergewichtsmessungen durchgeführt werden.

2.1 Haltung

Nach dem Erreichen der Geschlechtsreife in einem Alter von etwa drei Monaten (MARTIN 1968) wurden die Tiere von ihren Eltern getrennt und einzeln in Maschendrahtkäfige (Krallenaffenkäfige der Fa. Ebeco, Castrop-Rauxel, Abmessungen 80x50x130cm) gesetzt. Diese Käfige waren mit einem Schlafkasten sowie mit horizontal und diagonal orientierten Ästen ausgestattet. Um einen visuellen und taktilen Kontakt zwischen benachbarten Tieren auszuschließen, waren die Käfige durch Sichtblenden voneinander getrennt. Für die Ernährung standen Tupaia-Pellets (Fa. Altromin, Lage) und Trinkwasser ad libitum zur Verfügung. Kot, Urin und Futterreste fielen durch den Käfigboden auf Papierbahnen. Einmal in der Woche wurden Käfige und Tierräume gereinigt. Die Beleuchtung der Räume erfolgte künstlich von 8.00-20.00 Uhr. Eine Klimaanlage sorgte für eine zehnmahlige Raumlufterneuerung pro Stunde. Die Temperatur betrug 27 ± 1 °C, die relative Luftfeuchte $60 \pm 7\%$.

2.2 Beschreibung der Konfrontationsexperimente

2.2.1 Kontrollphase

Als Kontrollphase ("Kontrolle") wird der Abschnitt bezeichnet, in dem von den Versuchstieren vor den Interaktionsexperimenten Ausgangsdaten erhoben wurden. Die Tiere wurden einzeln gehalten.

2.2.2 Neutral-, Heim- und Grenzkonfrontation sowie Ringversuch

Neutralkonfrontation

Je zwei Tiere wurden in einem für beide unbekannten, nicht duftmarkierten und damit "neutralen" Käfig (100x80x130cm) zusammengesetzt. Dieser sogenannte "Konfrontations"-Käfig war in einem separaten Raum untergebracht und besaß dieselben Abmessungen und Einrichtungen wie die Käfige in der Kontrollphase (Kap.3.3.1). Für beide Tiere war nur ein Futternapf, eine Trinkflasche und ein Schlafkasten vorhanden. Die Fütterung erfolgte wie in der Kontrollphase einmal täglich eine Viertelstunde vor Beginn der Lichtphase. Die Konfrontationsdauer betrug 17 Tage. Insgesamt wurden sechs Konfrontationen dieses Typs durchgeführt.

Heimkonfrontation

Für zehn Heimkonfrontationen wurde je ein Versuchstier aus seinem Käfig genommen und in den Heimkäfig (100x80x130cm) eines Artgenossen gesetzt.

Drei Heimkonfrontationen dauerten 17 Tage, sieben Heimkonfrontationen dauerten fünf bzw. sechs Tage. Die Fütterung erfolgte wie in der Kontrollphase eine Viertelstunde vor Beginn der Lichtphase.

"Ring"-versuch

Um zu untersuchen, ob "Käfigbesitz" eines Tieres einen Vorhersagewert für Dominanz bietet und ob ein in neutraler Umgebung unterlegenes Tier in seinem eigenen Heimkäfig über das vormals Überlegene Tier dominiert, durchliefen zwei Interaktionspaare (Männchen 447/526 und Männchen 742/643) folgende Stationen: zuerst wurde eine Neutralkonfrontation in einem für beide Partner unbekannten Käfig durchgeführt. Nach der Separation der Tiere und einer Ruhephase von vier Wochen wurde eine Heimkonfrontation im Käfig von ♂ 447 bzw. ♂ 742 angesetzt. Nach einer zweiten vierwöchigen Trennung fanden Konfrontationen im Heimkäfig von ♂ 526 bzw. ♂ 643 statt.

Grenzkonfrontation

Bei diesen Versuchen waren je zwei Tiere in benachbarten Haltungskäfigen (80x50x130cm) untergebracht, die während der Kontrollphase voneinander durch eine undurchsichtige Kunststoffwand getrennt waren. Für zehn Tage wurde die Kunststoffwand entfernt und durch eine Gitterwand ersetzt. Dieses Gitter wurde täglich um 9.00 Uhr entfernt. Daraufhin konnten agonistische Auseinandersetzungen im Käfig des einen Tieres, im Käfig des anderen und an der Grenze beider "Territorien" stattfinden. Um 10.00 Uhr wurde das Gitter wieder eingesetzt. Die Tiere konnten sich für den Rest des Tages weiterhin sehen. Den Tieren wurde um 10.00 Uhr das

Futter gegeben. Nach 10 Versuchstagen wurde das Trenngitter wieder durch die undurchsichtige Kunststoffwand ersetzt. Damit waren die Tiere, wie in der Kontrollphase, optisch voneinander isoliert. Es wurden 15 Konfrontationen dieses Typs durchgeführt.

2.2.3 Separation

Eine Konfrontation wurde durch die Trennung der Tiere beendet. Die Tiere wurden wieder einzeln in ihren ursprünglichen Käfigen gehalten. Bei einigen Fragestellungen (Körpergewicht, Kap.3.2; Nahrungsverbrauch, Kap.3.4; Urinparameter, Kap.3.5) wurden nach Ende der Grenzkonfrontationen für fünf bzw. sechs Tage weiterhin Daten erhoben. Für die Verhaltensanalyse wurde am 19. Tag nach Beendigung der Neutralkonfrontationen erneut das Verhalten der Tiere protokolliert. Diese Untersuchungen sollten zeigen, ob die Tiere nach Konfrontationsende wieder zu ihren ursprünglichen, in den Kontrollphasen ermittelten Werten zurückkehrten.

3. Datenerhebung, Ergebnisse und Diskussionen

3.1 Statistik

Die statistische Bearbeitung der Daten erfolgte mit STATS-eleven (HAMMOND-software) oder mit STATS-2 (Statistical Supplement for LOTUS 1-2-3 IM, StatSoft, Inc.).

Es wurde geprüft, ob sich die Daten aus der Konfrontation und nach der Separation signifikant von den Werten aus der Kontrollphase unterschieden.

Je nach Fragestellung wurden dabei individuelle Veränderungen oder Änderungen innerhalb der Gruppe der Dominanten bzw. der Subdominanten untersucht.

In den entsprechenden Tabellen sind daher entweder Mittelwerte ($\pm$ Standardabweichung) aus den Daten der einzelnen Versuchstiere (Individualwerte) oder Gruppenmittelwerte ($\pm$ Standardabweichung) angegeben. Signifikanzen wurden folgendermaßen errechnet:

Zuerst wurde mit dem Bartlett-Test (BARTLETT 1937) geprüft, ob die Varianzen der Stichproben homogen waren. Traf das zu, wurden anschließend varianzanalytische Verfahren angewandt. Die Varianzanalyse stellte fest, ob zwischen den Daten aus der Kontrollphase, Konfrontation und Separation signifikante Unterschiede bestanden. Diese konnten in anschließenden multiplen, paarweisen Tests (Kontrollphase-Konfrontation und Kontrollphase-Separation, T-Test) zugeordnet werden.

Zeigte der Bartlett-Test, daß Werte nicht normalverteilt waren, wurde der nicht-parametrische Kruskal/Wallis H-Test angewandt (KRUSKAL und WALLIS 1952). Dieser Test ist eine Verallgemeinerung des U-Tests von Mann und Whitney und erlaubt den Vergleich zweier Mittelwerte stetiger Verteilungen.

Für einen Teil der Daten aus den Kontrollphasen wurde in Gruppenvergleichen geprüft, ob zwischen den dominanten und subdominanten Tieren vor den Konfrontationen signifikante Unterschiede bestanden hatten. Bei normalverteilten Daten wurde dafür die Varianzanalyse, bei nicht-parametrischen der Kruskal/Wallis H-Test angewandt.

Für lineare Korrelationsanalysen wurde das Subprogramm "Korrelation und Regression" aus STATS-eleven benutzt.

3.2 Bestimmung des Körpergewichts

Jedes Versuchstier wurde täglich in der Kontrollphase, während der Konfrontation und nach der Separation eine Viertelstunde vor Beginn der Lichtphase gewogen. Ausnahmen waren die EEG-Experimente und die Messungen zur respiratorischen Wasserabgabe. Bei diesen Versuchen wurden die Körpergewichte zu Beginn der Lichtphase ermittelt, weil die Registrierungen während der Dunkelphasen nicht gestört werden sollten.

3.2.1 Ergebnisse

Abb.1 zeigt das relative Körpergewicht von dominanten und subdominanten Tieren über einen Zeitraum von 17 Konfrontationstagen sowie sechs Tage nach der Separation. Die Daten wurden in fünf Neutral- und drei Heimkonfrontationen erhoben. Da sich zwischen beiden Situationen nur geringe Unterschiede ergaben (Tab.2), werden die Werte hier zusammengefaßt dargestellt. Vom 1. Tag nach Konfrontationsbeginn bis zum Morgen nach dem 17. Konfrontationstag betrug das Körpergewicht von dominanten Tieren im Mittel 98.1%, das von unterlegenen 89.7% des Ausgangsgewichts.

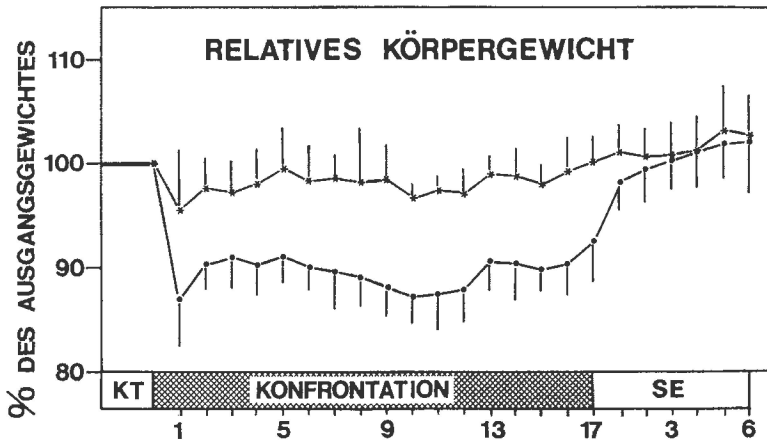


Abb. 1. Körpergewicht von Dominanten (*-*, n=8) und Subdominanten (■-■, n=8) an den Tagen nach Konfrontationsbeginn (Tage 1-17) und nach Separation (SE). Das Ausgangsgewicht aus der Kontrollphase (KT) wurde gleich 100% gesetzt. Die Werte sind in Prozent des Ausgangsgewichts angegeben. Dargestellt sind Gruppenmittelwerte ($\bar{x}$) $\pm$ Standardabweichung (SD).

Der etwa 10%ige Gewichtsverlust der unterlegenen Tiere blieb über die gesamte Konfrontationsdauer mehr oder weniger konstant. Nach der Terminologie und den Kriterien von v.HOLST et al. (1983) wurden daher die unterlegenen Tiere als subdominant bezeichnet. Körpergewichtsverluste bis zu 30%, wie sie für submissive Tiere (v.HOLST et al. 1983) charakteristisch sind, traten nie auf. Am Morgen nach dem ersten Konfrontationstag zeigten Dominante und Subdominante im Mittel die größte Körpergewichtsabnahme (-4.5% bzw. -12.6%). An jedem Konfrontationstag bestand zwischen den dominanten und subdominanten Tieren ein hochsignifikanter Unterschied im relativen Körpergewicht ($p < 0.001$). Nach der Sepa-

ration nahmen die subdominanten Tiere schnell wieder an Körpergewicht zu und hatten am 2. Separationstag 99.8% des Ausgangsgewichts erreicht. Zwischen beiden Gruppen gab es ab dem zweiten Separationstag keine signifikanten Unterschiede mehr. Vom 4. bis 6. Tag nach der Separation zeigten Dominante eine leichte Gewichtszunahme von im Mittel 1-2% über die Ausgangswerte.

Tab.2 gibt das relative Körpergewicht von dominanten und subdominanten Tieren in den verschiedenen Konfrontationssituationen sowie nach der Separation an. Im Gruppenmittel zeigten Dominante die für sie höchste Abnahme von -2.4% des Ausgangsgewichts bei den Neutralkonfrontationen. Bei Heimkonfrontationen und bei Grenzkonfrontationen hielten die Dominanten ihr Ausgangsgewicht ein. Einige dominante Spitzhörnchen zeigten während den Grenz- und Heimkonfrontationen sogar Zunahmen über das Ausgangsgewicht (Individualwerte, siehe Tab.4 und 5, Anhang). Die Subdominanten hatten den höchsten Gewichtsverlust bei den Neutralkonfrontationen (-10.6%), gefolgt von den Heimkonfrontationen (-9.6%). Der geringste Gewichtsverlust für Subdominante bestand bei den Grenzkonfrontationen (-6.9%).

	Dominante		Subdominante	
	Konfrontation	Separation	Konfrontation	Separation
Neutral-				
konfrontation	97.6 $\pm$ 3.2 (105)	101 $\pm$ 3.6 (40)	89.4 $\pm$ 4.2 (105)	99.2 $\pm$ 5.3 (40)
Heim-				
konfrontation	99.8 $\pm$ 2.5 (90)	102.3 $\pm$ 3.1 (57)	90.4 $\pm$ 3.1 (90)	99.2 $\pm$ 3.9 (57)
Grenz-				
konfrontation	100.2 $\pm$ 2.7 (119)	101.9 $\pm$ 2.4 (70)	93.1 $\pm$ 3.4 (119)	98.6 $\pm$ 4.3 (70)

Tab.2. Relatives Körpergewicht von Dominanten und Subdominanten während Neutral-, Heim- und Grenzkonfrontation sowie nach Separation ($\bar{x} \pm SD$). Die Werte wurden auf das Ausgangskörpergewicht (= 100%) bezogen. (n)= Anzahl der Meßwerte.

3.2.2 Ausgangskörpergewicht und spätere soziale Position

Bei insgesamt 31 Konfrontationen wurde geprüft, ob das Ausgangskörpergewicht in Beziehung zur Dominanzentscheidung steht. Die verschiedenen Situationen, in denen Konfrontationen durchgeführt wurden (Neutral-, Heim-, Grenzkonfrontationen), wurden getrennt betrachtet. Die Tabellen 3, 4 und 5 (Anhang) zeigen die Konfrontationspaare, deren Ausgangskörpergewichte, das relative Körpergewicht bei Konfrontation sowie die erreichte soziale Position.

Neutralkonfrontation

Bei fünf von sechs Neutralkonfrontationen dominierten schwerere Männchen (Tab.3).

Heimkonfrontation

Bei zehn Heimkonfrontationen dominierten fünfmal schwerere, fünfmal leichtere Tiere (Tab.4).

Grenzkonfrontation

Bei den 15 Grenzkonfrontationen dominierten acht leichtere bzw. sieben schwerere Männchen (Tab.5, Anhang). Bei einer Paarung (Nr.18) fand keine deutliche Gewichtsveränderung statt; hier konnte keinem Tier eine soziale Position zugeordnet werden.

3.2.3 Diskussion

Die definierten sozialen Situationen, in denen zwischen zwei Spitzhörnchen territoriale Auseinandersetzungen auftraten, führten bei den unterlegenen Tieren zu deutlichen Gewichtsverlusten.

Bei den Neutralkonfrontationen betrug der mittlere Körpergewichtsverlust unterlegener Tiere 10.6%. Die Körpergewichtsabnahme der Verlierer von Heimkonfrontationen war fast genauso groß. Nimmt man an, daß der relative Gewichtsverlust ein Maß für die Belastung ist (v.HOLST et al. 1983), scheinen die Neutral- und Heimkonfrontationen für unterlegene Tiere annähernd gleich starke Belastungssituationen gewesen zu sein. Dies steht im Widerspruch zu den Befunden von v.HOLST et al. (1983) und v.HOLST (1985c). Diese Autoren berichteten, daß bei Verlierern von Heimkonfrontationen Gewichtsverluste von bis zu 30% auftraten. Ein 10%iger Gewichtsverlust zeigte sich in ihren Untersuchungen nur bei Neutralkonfrontationen.

In Übereinstimmung mit den eigenen Ergebnissen beschrieben auch RAAB et al. (1981) einen 10%igen Gewichtsverlust für männliche Tupaia belangeri, die zu einem Revierbesitzer gesetzt wurden. Ein ähnliches Ergebnis zeigte sich bei dyadischen Interaktionsexperimenten mit Ratten. In einem fremden Revier hatten unterlegene Tiere einen ca. 5%igen Gewichtsverlust (RAAB et al. 1986; ADAMS und BOICE 1983; LUCIANO und LORE 1975).

Bei den hier durchgeführten Grenzkonfrontationen war die Möglichkeit zu physischen Interaktionen auf täglich eine Stunde beschränkt. Für die restliche Tageszeit konnten sich die Interaktionspartner aber durch ein Trenngitter sehen. Aus den Untersuchungen von v.HOLST (1972) und v.HOLST et al. (1983) ist bekannt, daß allein das Sehen des Siegers beim unterlegenen Tier tiefgreifende physiologische Veränderungen auslösen und bis zum 30%igen Gewichtsverlust führen kann.

Obwohl bei den eigenen Grenzkonfrontationen der Sieger permanent zu sehen war, traten hier keine starken Gewichtsverluste auf. Die Abnahme von im Mittel 6.9% lag unterhalb des sonst für subdominante Tiere charakteristischen 10%igen Gewichtsverlustes.

Aufgrund des geringeren Gewichtsverlustes ist anzunehmen, daß bei den Grenzkonfrontationen die Belastung für unterlegene Tiere geringer war als bei den Neutral- und Heimkonfrontationen.

Bei den Neutralkonfrontationen traten bei dominanten Tieren Körpergewichtsverluste auf, die aber deutlich niedriger waren als die der subdominanten. Eine Neutralkonfrontation führt wahrscheinlich auch für dominante Tiere zu einer Belastung.

Am Beispiel der 17tägigen Konfrontationen (Abb.1, Seite 14) zeigt sich, daß eine relativ sichere Unterscheidung von dominanten und subdominanten Tieren bereits nach dem ersten Konfrontationstag möglich ist. Die sub-

dominanten Tiere hatten an diesem Tag im Mittel einen fast dreimal so großen Körpergewichtsverlust wie die dominanten. Gewichtsabnahmen lagen entweder schon nach dem ersten Konfrontationstag vor oder es konnte auch nach zehntägiger Konfrontationsdauer bei beiden Interaktionspartnern kaum Gewichtsverlust und damit keine Dominanzentscheidung festgestellt werden (Experiment-Nr.18, Tab.5, Anhang). v.HOLST (1987) beschrieb Fälle, bei denen sich ein Dominanzverhältnis erst nach vier Tagen entwickelt hatte. Er berichtete auch über Konfrontationen, die selbst nach Wochen zu keinem Dominanzverhältnis führten (1985c, 1987).

v.HOLST (1987) berichtete von einigen wenigen Tieren, die offenbar lernten, daß der Sieger nach Trennung durch ein Gitter keine Gefahr mehr bedeutete. Diese Tiere nahmen wieder an Gewicht zu. RAAB et al. (1981) berichteten über Gewichtszunahmen bei unterlegenen Spitzhörnchen während chronischer Belastungsphasen nach anfänglichem Gewichtsverlust. In den vorliegenden Versuchen zeigten die subdominanten Tiere weder während den Neutral- und Keim-, noch bei den Grenzkonfrontationen eine Rückkehr zu ihrem Ausgangskörpergewicht. Dies könnte bedeuten, daß die Belastungsintensität während der ganzen Konfrontationszeit unverändert bestehen blieb.

Aus dem Körpergewichtsanstieg nach Separation kann dagegen gefolgert werden, daß nach Trennung der Tiere die Belastung erlosch. Somit zeigt sich ein deutlicher "on-off"-Effekt der sozialen Belastung auf das Körpergewicht.

Mögliche Ursachen für die Gewichtsabnahmen, wie Änderungen in der Nahrungsaufnahme und in der Stoffwechselaktivität, werden in den entsprechenden Kapiteln (3.4 und 3.7) besprochen.

Die Möglichkeit der Vorhersage von Dominanz über das Ausgangskörpergewicht wurde für Goldhamster (Mesocricetus auratus) von DRICKAMER und VANDENBERGH (1973) sowie von DRICKAMER et al. (1973) beschrieben. Bei den von ihnen durchgeführten Interaktionsversuchen zwischen Männchen bzw. Weibchen war ein höheres Körpergewicht signifikant positiv mit dem Erreichen einer dominanten Position korreliert. PAYNE und SWANSON (1970) berichteten ebenfalls, daß für Goldhamster das Körpergewicht ein wichtiger Faktor für die Dominanzentscheidung ist.

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß das individuelle Körpergewicht von adulten Spitzhörnchen über längere Zeiträume weitgehend konstant ist (siehe Tab.3,4,5, Anhang). Dies ermöglichte es, zu prüfen, ob zwischen den Ausgangskörpergewichten und den erreichten sozialen Positionen eine Beziehung besteht.

Im Falle von Neutralkonfrontationen scheinen im allgemeinen schwerere Männchen für eine dominante Position begünstigt zu sein, da dies in fünf von sechs Versuchen (=86% der Fälle) zutraf. Jedoch bedeutet die eine Ausnahme, daß bei Neutralkonfrontationen das Körpergewicht kein sicherer Parameter für die Vorhersage von Dominanz ist, sondern höchstens einen Hinweis geben kann.

Bei den Grenzkonfrontationen und bei den Heimkonfrontationen hatte das Ausgangskörpergewicht keinen Einfluß auf die Dominanzentscheidung. Unabhängig vom Körpergewicht dominierten in allen zehn Heimkonfrontationen die Käfig-(Revier-)besitzer. Die Ringversuche zeigten, daß einerseits ein schwereres Tier in seinem Heimkäfig dominieren konnte, während es andererseits im Heimkäfig des leichteren Tieres unterlag.

3.3 Verhaltensanalyse

3.3.1 Verhaltensbeobachtung in der Kontrollphase, während der Neutralkonfrontation und nach Separation

Kontrollphase

Die Verhaltenscharakterisierung wurde an neun Tieren durchgeführt (Tab.1, Anhang). Sie wurden einzeln in neue Käfige gesetzt. Diese Beobachtungskäfige waren doppelt so groß wie ihre vorherigen Haltungskäfige. Abb.2 zeigt einen Beobachtungskäfig mit seiner Einrichtung.

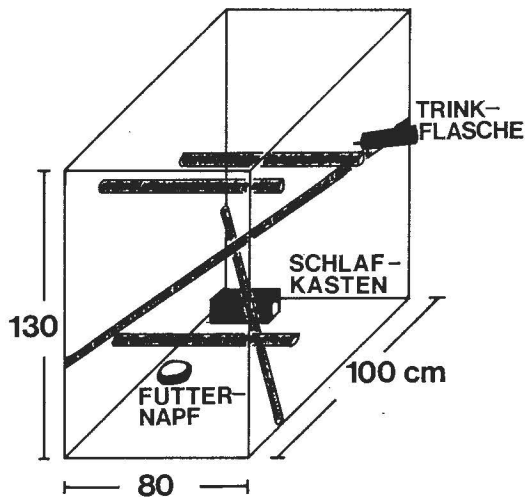


Abb.2. Beobachtungskäfig mit Einrichtung und Abmessungen.

Für die Untersuchungen standen zwei Beobachtungsräume mit jeweils einem Käfig zur Verfügung. Die beiden Käfige waren gleich ausgestattet, um mögliche Verhaltensunterschiede aufgrund unterschiedlicher Käfig-

strukturierungen auszuschließen. Vier Wochen wurden die Tiere an die neuen Käfige gewöhnt. Mindestens zwei Wochen sind für eine Eingewöhnung nötig (KURRE 1987). Das Futter wurde einmal am Tag, eine Viertelstunde vor Beginn der Lichtphase in den Käfig gestellt. Im übrigen wurden die Tiere wie vor den Versuchen gehalten (Kap. 2.1).

Nach der Eingewöhnungsphase wurde das Verhalten der Tiere mit einer Video-Kamera an drei Tagen in den ersten drei Stunden der Lichtphase aufgezeichnet. Die Video-Aufnahmen wurden durch ein Sichtfenster in der Raumtür gemacht, ohne daß dies von den Tieren bemerkt werden konnte. Aus den Untersuchungen von HASLER und SORENSON (1974), RICHARZ (1973, 1976) und KURRE (1987) ist bekannt, daß bei Spitzhörnchen Aktivitätsmaxima kurz nach Beginn und gegen Ende der Lichtphase auftreten. Da die morgendliche Nahrungsaufnahme berücksichtigt werden sollte, boten sich die Morgenstunden für eine Verhaltenscharakterisierung an. Die Video-Aufzeichnung wurde eingesetzt, weil in Vorversuchen direkte Verhaltensbeobachtungen und Protokollierungen gezeigt hatten, daß bei hoher lokomotorischer Aktivität der Tiere eine exakte Datenerfassung nicht möglich war. Nach den Videobändern wurden handschriftliche Verlaufsprotokolle angefertigt. Vollständig protokolliert wurden jeweils sechs 15-Minuten-Intervalle, und zwar die 1., 3., 5., 7., 9. und 11. Viertelstunde aus der dreistündigen Aufzeichnung. In Vorversuchen hatte sich gezeigt, daß diese Zeiten die Aktivität während der ersten drei Stunden gut repräsentierten (Abb.3, Anhang).

Erfaßt wurden nach RICHARZ (1976)

a) allgemeine Bewegungsformen:

- Rennen: am Käfigboden, auf den Diagonal- und Horizontalstangen.
- Springen: zwischen Maschengitter (Boden, Seite, Decke) und Ästen.
- Klettern: an den Gittern der Käfigseiten oder an der Decke.

Ein zeitlich kurzes Verhalten wie Springen wurde als ein Ereignis registriert. Bei zeitlich häufig ausgedehnten Lokomotionsweisen wie Rennen und Klettern wurde die Dauer berücksichtigt, indem ein andauernder Renn- oder Klettervorgang alle zwei Sekunden erneut protokolliert wurde. Dies geschah, um eine Unterbewertung von zeitlich expandierten Verhaltensvariablen zu vermeiden (AUE 1984).

b) Stoffwechselbedingtes Verhalten:

- Aufnahme von Pellets zum Verzehr: Jedes Greifen von Pellets mit der Pfote oder mit den Zähnen wurde als ein Ereignis gewertet. Das anschließende Kauen und Schlucken blieb unberücksichtigt.
- Trinken: registriert als Schnauzenkontakt mit dem Trinkflaschennippel in 2-Sekunden-Intervallen.
- Ruhen: Registriert wurde in 2-Sekunden-Intervallen. Die beim Ruhen eingenommenen Körperhaltungen wie Sitzen, Einroll-, Streck- oder Kauerlagen (siehe RICHARZ 1973, 1976) wurden hier nicht unterschieden. Vorzugsweise wurden horizontale Äste zum Ruhen aufgesucht.

c) Körperpflege

Hier gingen eine Reihe von Verhaltensvariablen ein, denen RICHARZ (1973, 1976) eine Putz- und Reinigungsfunktion zuordnet:

- Lecken: Zielorte sind die Extremitäten, die Genitalien, das Fell und der Schwanz.
- Putzen: Mit dem Zahnkamm werden Extremitäten, Fell und Schwanz bearbeitet.
- Waschen: Dies ist eine Putzbewegung, die sich aus dem Be lecken der Pfoten und einem Wischen über die Schnauze zusammensetzt.
- Kratzen: Eine schnell wiederholte Kratzbewegung mit den Hinterpfoten.
- Abwischen der Schnauze: Dies geschieht oft nach der Nahrungsaufnahme an einem Ast, dem Futternapf oder dem Schlafkasten.
- Rutschen auf der Analregion nach Defäkation.

Protokolliert wurden Lecken, Putzen, Kratzen, Waschen, das Abwischen der Schnauze und das Entlangrutschen auf der Analregion mittels der 2-Sekunden-Intervallisierung.

Im Ergebnisteil wird nicht zwischen diesen Verhaltensformen unterschieden. Die Körperpflege wird dagegen insgesamt betrachtet, indem die Häufigkeiten der einzelnen Verhaltensformen für jedes Beobachtungsintervall zusammengefaßt werden.

d) Markierverhalten:

- Sternalmarkieren: SPRANKEL (1961a,b) berichtet über die Histologie und Bedeutung eines sternal gelegenen Duftdrüsenfeldes bei Spitzhörnchen. Bei den Absetzbewegungen des Sekretes wischen die Tiere mit ihrer Sternalregion über ein Substrat.

- Abdominalmarkieren: LE GROS CLARK (1926) und MARTIN (1968) beschreiben für Spitzhörnchen ein ventral mediales abdominal gelegenes Duftdrüsenfeld. Beim Absetzen des Sekretes rutschen die Tiere mit diesem Drüsenfeld an schrägen Ästen herunter oder ziehen sich mit ihren Vorderextremitäten bei angepreßtem Drüsenfeld über einen horizontalen Ast. Dabei können die Hinterextremitäten lang abgespreizt sein, oder die Knie sind angezogen, und die Innenseiten ihrer Beine berühren den Ast.

- Urinmarkieren: Das Urinmarkieren kann auf zwei Arten geschehen. Entweder knicken Tiere aus einer Rennbewegung heraus mit ihrem Rumpfende nach unten ein und setzen einen Urinfleck, oder sie führen beim Urinieren die vorwärtsgerichtete Bewegung weiter aus und verteilen den Urin so in einer Spur.

Bei allen drei Markierformen wurde ein Markiervorgang als ein Ereignis gewertet.

e) Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA)

Als "Gesamt-Motorische-Aktivität" wird die Summe der in einem 15-Minuten Beobachtungsintervall gezeigten motorischen Aktivitäten (Lokomotion, Körperpflege und Markierverhalten) bezeichnet. Nicht einbezogen wurden

das "Ruhen", weil es keine motorische Aktivität ist und "Trinken", weil der Bewegungsapparat ruht. Die "Pellet-Aufnahme" ist zwar mit erkennbaren Bewegungen verbunden, doch wurde entschieden, das gesamte stoffwechselbedingte Verhalten nicht in die GMA einzubeziehen.

Neutralkonfrontation

Die Konfrontationspaarungen wurden randomisiert zusammengestellt. Bei fünf Neutralkonfrontationen wurden am 1., 2., 3. und 10. Tag in den ersten drei Stunden der Lichtphase Videoaufnahmen gemacht. Diese Tage wurden gewählt, um Aussagen über das Verhalten zu Konfrontationsbeginn, an den ersten folgenden Tagen und zu einem späteren Abschnitt aus einer Konfrontationsphase machen zu können. Bei der Auswertung der Videobänder wurde das oben aufgeführte Verhalten in einem Verlaufsprotokoll erfaßt. Zusätzlich zu den bereits erwähnten Verhaltensformen wurde das Auftreten folgender agonistischer Verhaltensweisen notiert:

- Nähern: Ein Tier nähert sich dem anderen. Protokollierung der Ereignisse.
- Verfolgen: Ein Tier verfolgt das andere in geringer Geschwindigkeit. Erfassung der Dauer über die 2-Sekunden-Intervallisierung.
- Jagen: Ein Verfolgen in hoher Geschwindigkeit. Protokollierung über die 2-Sekunden-Intervallisierung.
- Kampf initiieren: Ein Tier initiiert den Kampf; meist aus einem Jagen heraus. Erfassung der Ereignisse.
- Drohen: Dies bezeichnet eine Körperhaltung, bei der

der Körper langgestreckt ist; der Kopf ist dabei tief gesenkt und der Blick ist auf den Artgenossen gerichtet. SORENSON (1974) schreibt dieser Körperhaltung eine Drohfunktion zu. Protokollierung der Ereignisse.

- Ausweichen: Ein Tier weicht dem anderen bei dessen Annäherung aus. Erfassung der Ereignisse.

Das

- Beobachten des Artgenossen

wurde als zeitlich expandierte Verhaltensvariable mit der 2-Sekunden-Intervallisierung vermerkt. Beobachtete ein Tier das andere, so folgte das beobachtende Tier den Bewegungen des anderen mit dem Kopf.

Weiterhin wurde in jedem 15-Minuten Beobachtungsintervall alle 10 Sekunden die Position beider Tiere protokolliert und der Abstand zwischen beiden Tieren ermittelt. Dafür waren außen an den Käfigen Marken angebracht, die den Käfig in vier übereinanderliegende Abschnitte unterteilten (Etagen 1 bis 4, Abb.4).

HÖHENUNTERTEILUNG

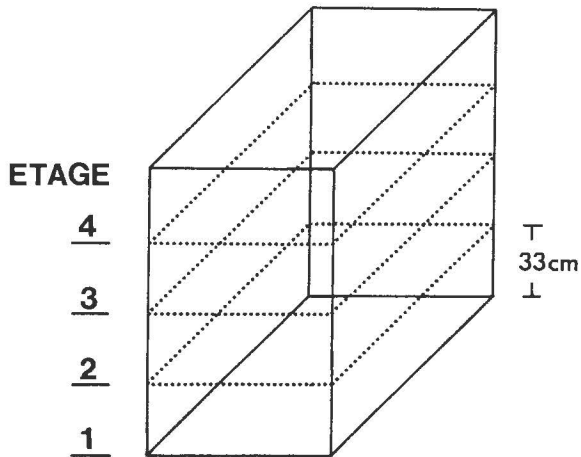


Abb.4. Beobachtungskäfig. Eingezeichnet sind die vier unterschiedenen Etagen.

Es wurde geprüft, ob das bei der Konfrontation unterlegene Tier den gemeinsamen Aufenthalt mit dem Überlegenen auf derselben Ebene vermeidet und sich eine größere Höhendistanz zwischen beiden Tieren einstellt.

Separation

Nach 17 Tagen Konfrontation wurden die Tiere getrennt und in ihre Käfige zurückgesetzt. Am 19. Tag nach der Separation wurde von beiden Tieren wiederum in den ersten drei Stunden der Lichtphase Videoaufnahmen gemacht und die selben Verhaltensformen wie in der Kontrollphase erfaßt.

3.3.2 Vergleich des Verhaltens während der Neutralkonfrontation und nach der Separation mit dem Verhalten aus der Kontrollphase

3.3.2.1 Allgemeine Bewegungsformen

Rennen

Abb.5 zeigt die Häufigkeit des Rennens von dominanten und subdominanten Tieren vor, während und nach den Neutralkonfrontationen.

Dominante Tiere zeigten eine signifikante Zunahme im Rennen am 1. Konfrontationstag. Am 2., 3. und 10. Tag sowie nach Separation blieb das Rennen gegenüber der Kontrollphase weitgehend unverändert. Subdominante Tiere reduzierten ihr Rennen signifikant an den Konfrontationstagen 1, 2 und 3. Am Tag 10 stieg das Rennen wieder an und unterschied sich, wie nach der Separation, nicht mehr von der Kontrollphase.

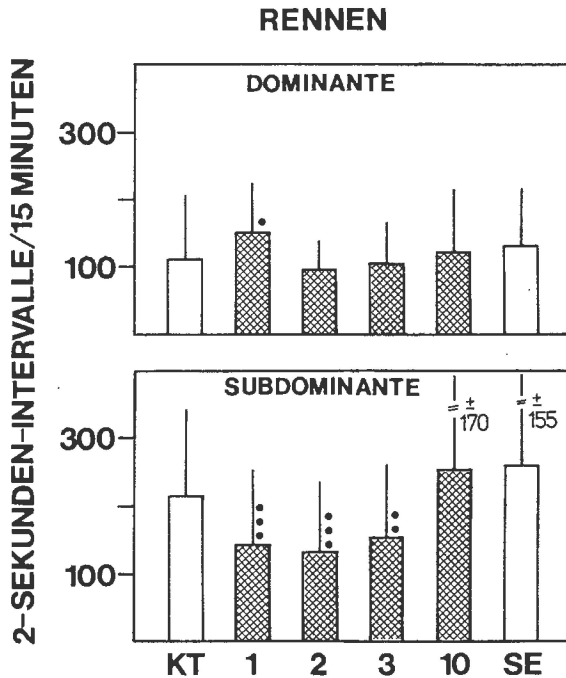


Abb.5. Rennen

($\bar{x} \pm SD$ /Beobachtungsintervall) von Dominanten und Subdominanten in der Kontrollphase (KT, Beobachtungsintervalle $n=90$), an den Konfrontationstagen (■) 1, 2, 3 und 10 (jeweils $n=30$ Intervalle) sowie am 19. Tag nach Separation (SE, $n=30$ Intervalle). Diese Legende gilt auch für die Abb.6 bis 15. Bei den jeweiligen Abbildungen sind die Signifikanzen angegeben.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < *$ 0.05, $\bullet$ 0.02, $\bullet\bullet$ 0.01.

Springen

Bei den Dominanten nahm das Springen am 2. und 3. Konfrontationstag signifikant ab. Am 10. Tag nahm das Springen wieder zu und unterschied sich nicht mehr von der Kontrollphase (Abb.6). Nach der Separation bestand ebenfalls kein signifikanter Unterschied gegenüber der Kontrollphase.

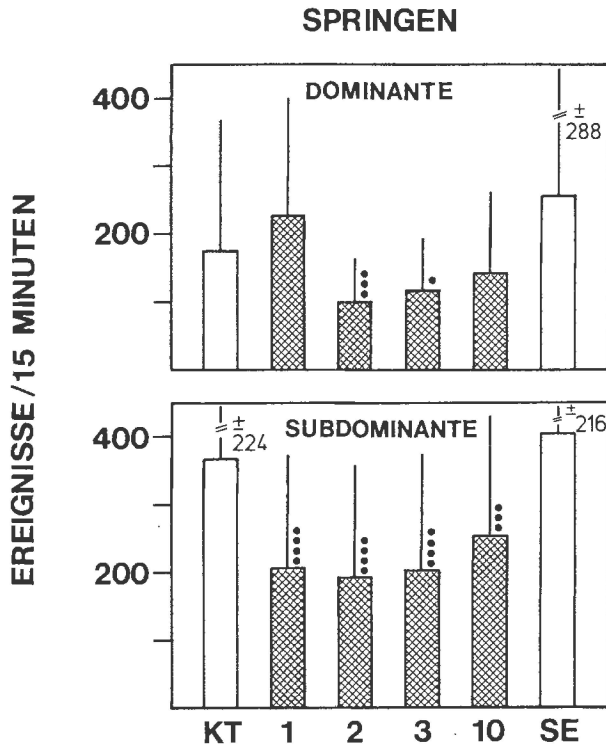


Abb.6. Springen.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \cdot 0.05$,
••• 0.01, ••• 0.001. Legende wie Abb.5.

Die Subdominanten reduzierten ihr Springen während der Konfrontation an allen Beobachtungstagen signifikant. Nach der Separation erreichten sie wieder ihre Ausgangswerte.

Klettern

Das Klettern war bei Dominanten am 2., 3. und 10. Konfrontationstag signifikant reduziert. Nach der Separation bestand kein signifikanter Unterschied zur Kontrollphase (Abb.7).

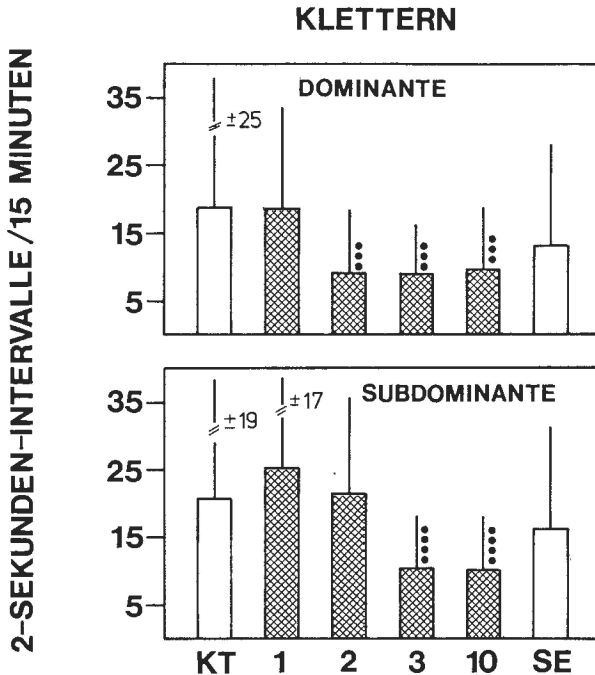


Abb.7. Klettern.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \begin{smallmatrix} \cdot \\ \cdot \\ \cdot \end{smallmatrix} 0.01$,

$\begin{smallmatrix} \cdot \\ \cdot \\ \cdot \end{smallmatrix} 0.001$. Legende wie Abb.5.

Subdominante reduzierten ihre Kletteraktivität an den Tagen 3 und 10 signifikant. Nach der Separation bestand kein signifikanter Unterschied zur Kontrollphase.

3.3.2.2 Markierverhalten

Sternalmarkieren

Dominante Spitzhörnchen zeigten am 1. Konfrontations-tag eine signifikante Zunahme in der Häufigkeit des Sternalmarkierens (Abb.8).

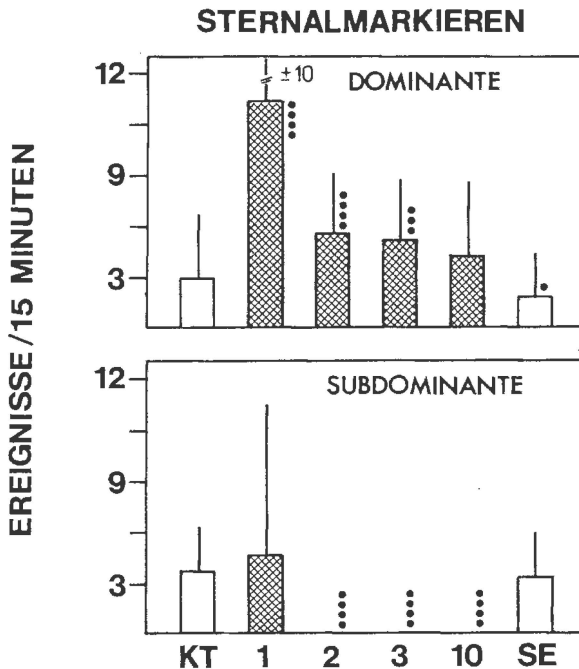


Abb.8. Sternalmarkieren.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \cdot 0.05$,
••• 0.01, •••• 0.001. Legende wie Abb.5.

Am 2. und 3. Tag fiel diese Markieraktivität ab, blieb aber gegenüber der Kontrollphase signifikant erhöht. Am 10. Tag gab es dagegen keinen signifikanten Unterschied mehr zur Kontrollphase. Bei den Dominanten war das Sternalmarkieren am 19. Tag nach der Separation signifikant reduziert.

Bei den Subdominanten war dieses Markieren an den Tagen 2, 3 und 10 nicht zu beobachten. Nach der Separation zeigten Subdominante diese Markierform dann wieder in der gleichen Häufigkeit wie während der Kontrollphase.

Abdominalmarkieren

Dominante Tiere erhöhten ihr Abdominalmarkieren an allen untersuchten Konfrontationstagen signifikant (Abb.9). Am häufigsten zeigten sie diese Markierform am ersten Tag.

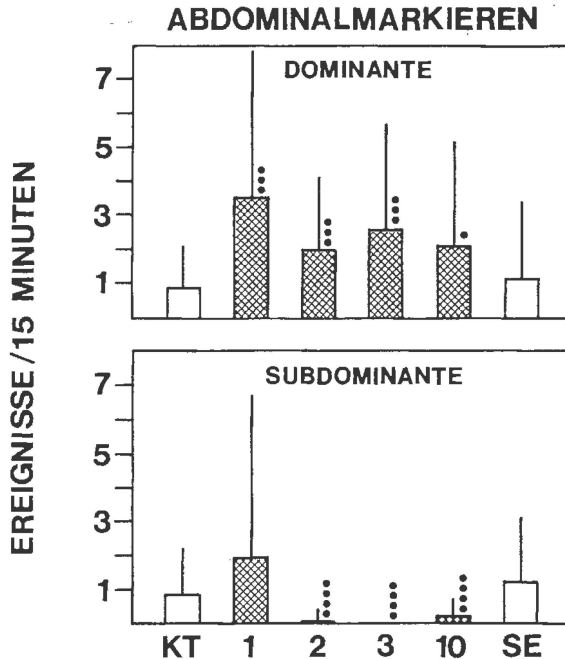


Abb.9. Abdominalmarkieren.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < ^\circ 0.05$,
••• 0.01, •••• 0.001. Legende wie Abb.5.

Nach der Separation existierte kein signifikanter Unterschied zur Kontrollphase.

Subdominante reduzierten am 2. Tag diese Markierform und stellten sie am 3. Tag völlig ein. Am 10. Konfrontationstag war das Abdominalmarkieren bei ihnen immer noch signifikant reduziert. Nach der Separation wurde das Abdominalmarkieren von den Subdominanten gleich häufig wie in der Kontrollphase gezeigt.

Urinmarkieren

Dominante zeigten im Vergleich zur Kontrollphase keine signifikanten Änderungen während der Konfrontation und nach der Separation (Abb.10).

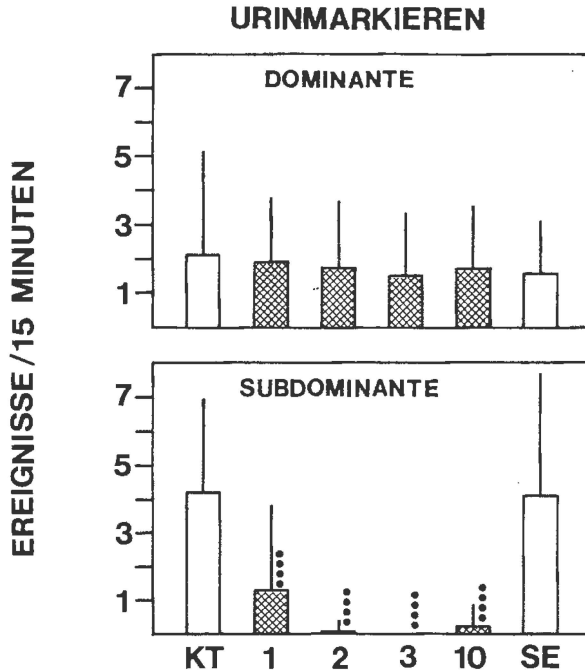


Abb.10. Urinmarkieren.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < 0.001$.
Legende wie Abb.5.

Dagegen reduzierten subdominante Tiere die Häufigkeit dieser Markierform an allen Konfrontationstagen signifikant. Wie das Abdominalmarkieren wurde von ihnen auch das Urinmarkieren am 3. Tag vollständig eingestellt. Nach der Separation wurde das Urinmarkieren von den Subdominanten in der gleichen Häufigkeit gezeigt wie vor der Konfrontation.

3.3.2.3 Körperpflege

Dominante Tiere reduzierten ihre Körperpflege an den Konfrontationstagen 1 und 2 signifikant (Abb.11).

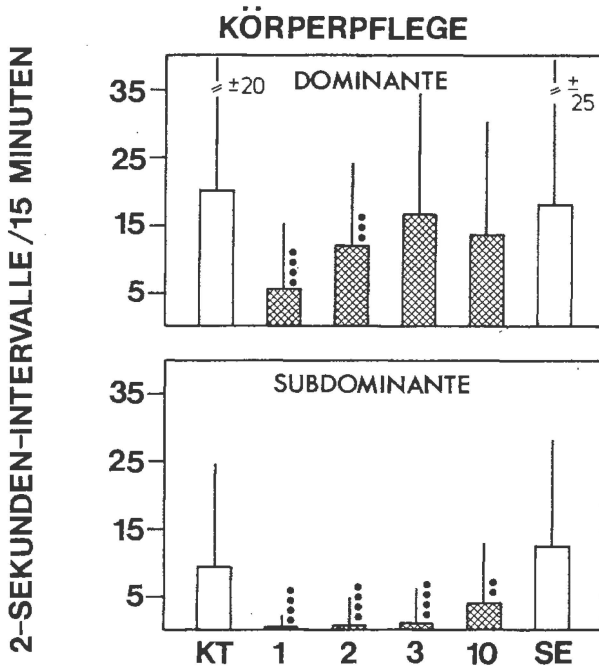


Abb.11. Körperpflege.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \bullet 0.02$,
 $\bullet\bullet 0.01$, $\bullet\bullet\bullet 0.001$. Legende wie Abb.5.

Am 3. und 10. Tag wurde von ihnen wieder mehr Körperpflege gezeigt. Nach der Separation gab es im Vergleich zur Kontrollphase keine signifikanten Unterschiede.

Subdominante zeigten eine signifikante Abnahme an allen untersuchten Konfrontationstagen. Dabei stellten einige Tiere die Körperpflege an manchen Tagen völlig ein. Nach der Separation wurde von den subdominanten

Tieren Körperpflege wieder wie in der vorausgegangenen Kontrollphase vorgenommen.

3.3.2.4 Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA)

Die leichte Zunahme in der GMA dominanter Tiere am ersten Konfrontationstag (Abb.12) ergab sich aus den Zunahmen im Rennen, des Springens sowie des Sternal- und Abdominalmarkierens.

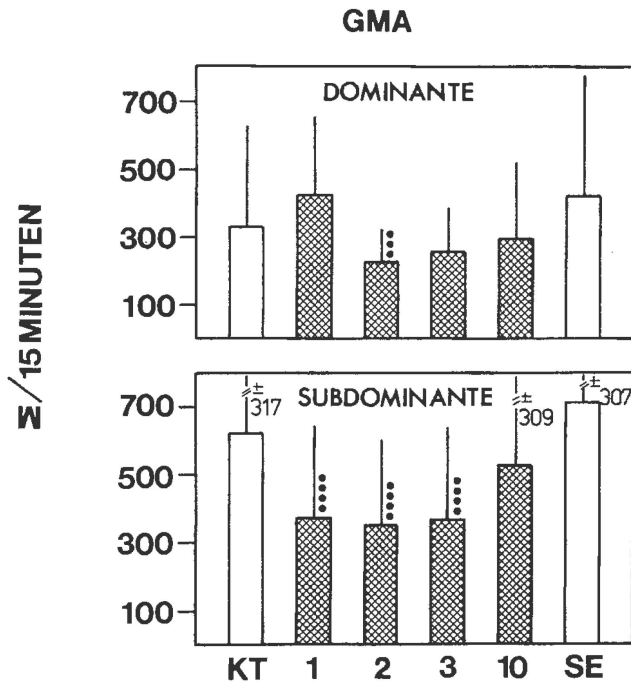


Abb.12. Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA).

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \cdot \cdot 0.01$,

$\cdot \cdot \cdot 0.001$. Legende wie Abb.5.

Am 2. Konfrontationstag war die GMA von Dominanten signifikant vermindert, was auf Reduzierungen in der Körperpflege, im Klettern und im Springen zurückzuführen ist. An den restlichen Tagen und nach der Separation stieg die GMA dann wieder an und es gab keine signifikanten Unterschiede gegenüber der Kontrollphase.

Subdominante wiesen eine signifikant geringere GMA an den Tagen 1, 2 und 3 auf und zwar durch Abnahmen der Körperpflege, des Markierens und der lokomotorischen Aktivität. Am 10. Tag sowie nach Separation gab es bei den Subdominanten keine signifikanten Unterschiede gegenüber der Kontrollphase.

3.3.2.5 Stoffwechselbedingtes Verhalten

Aufnahme der Pellets

Abb.13 stellt die Häufigkeit der Aufnahme der Pellets von dominanten und subdominanten Tieren in der Kontrollphase, während der Konfrontation und nach Separation dar.

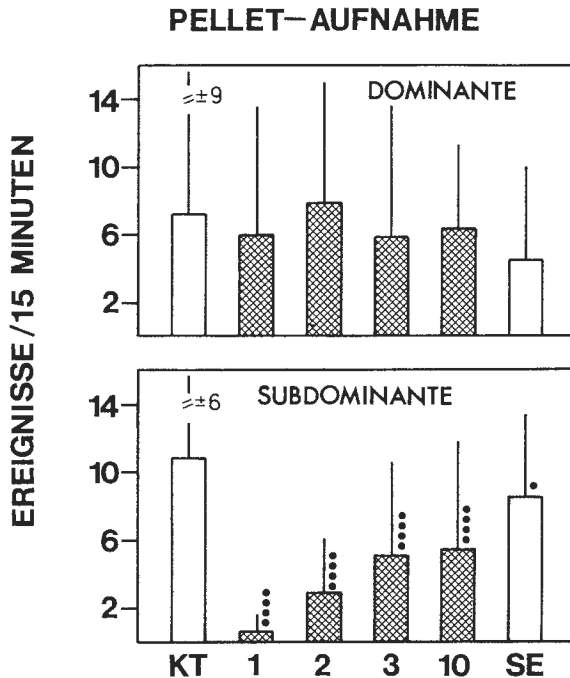


Abb.13. Pellet-Aufnahme.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < ^\circ 0.05$,

••••• 0.001. Legende wie Abb.5.

Bei Dominanten änderte sich die Pellet-Aufnahme während der Konfrontation und nach Separation nicht signifikant. Subdominante zeigten dagegen signifikante

Abnahmen an allen untersuchten Konfrontationstagen; im Laufe der Konfrontation stieg ihre mittlere Pellet-Aufnahme wieder an. Nach der Separation stieg die Pellet-Aufnahme zwar weiter an, blieb aber gegenüber der Kontrollphase signifikant vermindert.

Trinken

Eine ähnliche Verteilung zeigte sich beim Trinken (Abb.14).

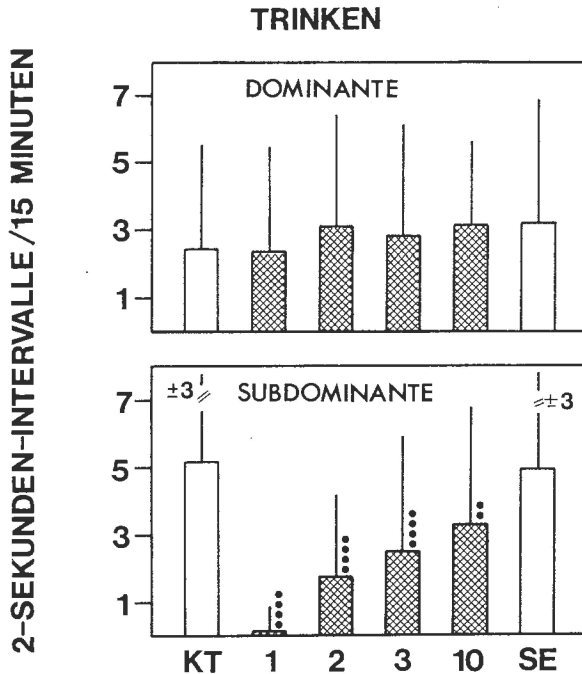


Abb.14. Trinken.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \cdot 0.02$,
••• 0.001. Legende wie Abb.5.

Bei den dominanten Tieren gab es keine signifikanten Änderungen während der Konfrontation und nach der Separation. Subdominante reduzierten dagegen das Trinken an allen Konfrontationstagen signifikant. Wie die Pellet-Aufnahme stieg auch die Trinkdauer im Laufe der Konfrontation wieder an. Nach der Separation bestand kein signifikanter Unterschied mehr gegenüber der Kontrollphase.

Ruhen

Dominante Tiere zeigten am 1. Konfrontationstag eine signifikante Abnahme in der Dauer des Ruhens (Abb.15).

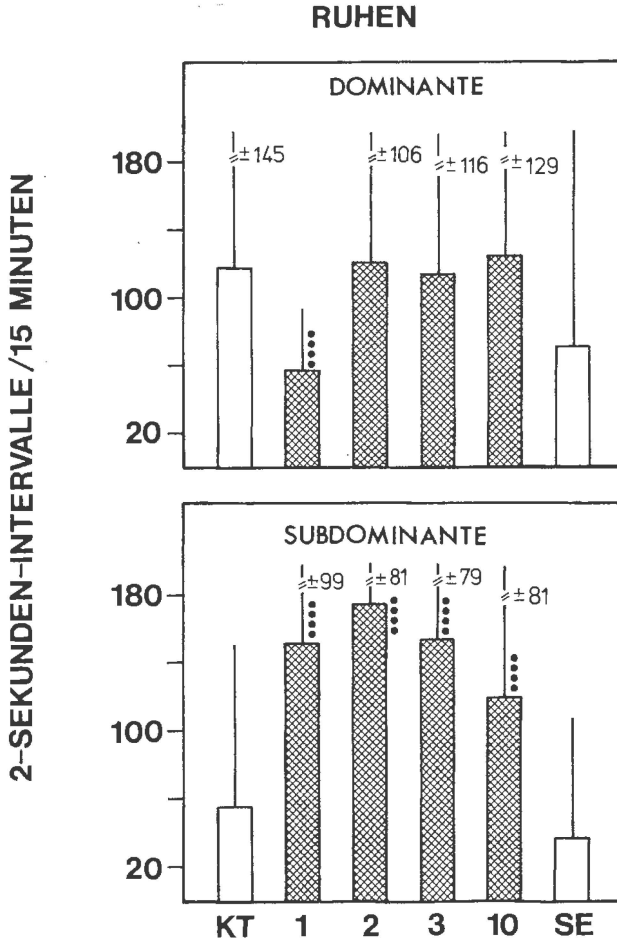


Abb.15. Ruhen.

Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \dots 0.001$.
Legende wie Abb.5.

Dies erklärt sich über die Zunahmen in der Gesamt-Motorischen-Aktivität (Abb.12). Subdominante dagegen erhöhten ihr Ruhen an allen Konfrontationstagen signifikant. Nach der Separation ging das Ruhen wieder auf den Ausgangswert aus der Kontrollphase zurück.

3.3.3 Interaktives Verhalten

3.3.3.1 Unterschiede in der Entwicklung von agonistischem Verhalten

Neutralkonfrontationen

Bei den Konfrontationen in einem neutralen Käfig gab es Unterschiede in der Entwicklung aggressiver Auseinandersetzungen. Nachfolgend werden zwei typische Fälle vorgestellt.

- Fall 1:

Nachdem ♂ 525 und ♂ 447 gleichzeitig in einen neutralen Käfig eingesetzt worden waren, erkundete ♂ 525 für 12 Minuten den Käfig. Dabei markierte ♂ 525 immer wieder mit der Sternaldrüse. Anfänglich zeigte ♂ 525 keine Reaktion in Richtung des Artgenossen. ♂ 447 zeigte kein Erkunden des Käfigs. ♂ 447 vermied durch Ausweichen einen näheren Kontakt zu dem explorativ agierenden ♂ 525. ♂ 447 hielt fast kontinuierlich Blickkontakt zu ♂ 525. Nach einigen Minuten kam es zu einem Zusammentreffen beider Tiere. ♂ 447 wich wieder aus und wurde nun von ♂ 525 langsam verfolgt. Das Verfolgen steigerte sich bald zu einer Jagd, in deren Verlauf ♂ 447 von ♂ 525 eingeholt und angesprungen wurde. Daraus entwickelte sich ein Kampf. Beide Tiere fielen von einem Ast auf den Käfigboden und kämpften dort für ungefähr zwei Sekunden weiter. Nach der Flucht von ♂ 447 schloß sich eine neue Jagdsequenz an, in der

♂ 447 wieder von ♂ 525 verfolgt wurde. Einige Male initiierte das in die Enge getriebene ♂ 447 Kämpfe, die es aber jedesmal mit einer Flucht beendete. Verletzungen traten dabei nicht auf.

- Fall 2:

Nach dem Einsetzen von ♂ 659 und ♂ 783 hielten beide anfänglich zueinander Distanz, hatten aber Blickkontakt. Kein Tier zeigte eine explorative Phase oder Markierverhalten. Nach etwa vier Minuten näherte sich ♂ 659 auf einem horizontalen Ast langsam mit langgestrecktem Körper, den Kopf tief gesenkt, dem ♂ 783 ("Drohhaltung", SORENSON 1974). ♂ 783 duckte sich und zog die Extremitäten eng an den Körper. So lagen bzw. standen sich beide Tiere für etwa drei Sekunden gegenüber; der Schnauzenabstand betrug ungefähr 10cm. Plötzlich sprang ♂ 783 davon und ♂ 659 setzte hinterher. Es folgte eine Jagdsequenz, in deren Verlauf ♂ 783 von ♂ 659 eingeholt und angesprungen wurde. Nach einem ungefähr drei Sekunden dauernden Kampf löste sich ♂ 783, sprang davon und wurde von ♂ 659 nicht mehr verfolgt. Generell war ♂ 783 bestrebt, nicht in die Nähe von ♂ 659 zu kommen und wich ihm auch auf den horizontalen Ruhestangen und am Futternapf aus. Dabei ist es wichtig zu bemerken, daß ♂ 783 nicht vom Futternapf oder von der Trinkflasche vertrieben wurde. Befand sich ♂ 659 zum Ruhen auf einer Horizontalstange, hatte ♂ 783 freien Zugang zum Futternapf, und hielt sich ♂ 659 am Käfigboden auf, war der Weg zur Trinkflasche frei. ♂ 783 blieb damit die Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme.

Heimkonfrontation

Bei zwei analysierten Heimkonfrontationen (AUE und FUCHS 1986a) entwickelten sich agonistische Interaktionen ähnlich wie bei den hier geschilderten Neutralkonfrontationen. Die Käfigbesitzer näherten sich in der oben beschriebenen Drohhaltung sofort dem "Eindringling". Dieser verharrte bewegungslos und blickte auf den sich nähernden Käfigbesitzer. Dabei nahm der "Eindringling" eine kauernde Haltung ein. Nachdem sich Käfigbesitzer und "Eindringling" einige Sekunden gegenübergestanden hatten, flüchtete der "Eindringling" und wurde vom Käfigbesitzer gejagt, gestellt und attackiert. Gegenangriffe gab es nur, wenn der "Eindringling" in die Enge getrieben worden war.

Zwischen den Neutral- und Heimkonfrontationen ergaben sich damit folgende Unterschiede:

Bei den Heimkonfrontationen näherten sich die Käfigbesitzer dem "Eindringling" sofort. Dagegen traten bei den Neutralkonfrontationen entweder zuerst explorative Phasen auf, denen agonistische Interaktionen folgten oder die aggressiven Kontakte traten, ohne vorherige explorative Phase, wenige Minuten nach dem Zusammensetzen der Tiere auf. Es wurde keine unterschiedliche Kampfdauer und -häufigkeit zwischen Neutral- und Heimkonfrontationen beobachtet (Tab.6).

	Neutral- konfrontation	Heim- konfrontation
Kampfdauer in Sekunden	1-3	1-4
höchste Kampfhäufigkeit während 15 Minuten	30	27

Tab.6. Kampfdauer und Kampfhäufigkeit bei Neutral- und Heimkonfrontation.

Da Kämpfe erst im Laufe von Jagdsequenzen auftraten, nachdem die Dominanzentscheidung bereits gefallen war, waren die Dominanzbeziehungen nicht das Resultat physischer Interaktionen. In allen Paarungen blieben einmal hergestellte Dominanzbeziehungen stabil.

3.3.3.2 Neutralkonfrontation: Interaktionen, Anblicken und Höhendistanz

Interaktionen

Tab.7 (Anhang) zeigt die mittleren Häufigkeiten der erfaßten interaktiven Verhaltensweisen (Nähern, Verfolgen, Jagen, Kampf initiieren, Drohen, Ausweichen) für Dominante und Subdominante an den Konfrontationstagen 1, 2, 3 und 10. Dominante Tiere näherten sich den subdominanten Interaktionspartnern signifikant häufiger an den Tagen 1, 2 und 10. An allen Tagen wichen Subdominante den Dominanten häufiger aus; signifikante Unterschiede bestanden dabei an den Tagen 1, 3 und 10. Im Verfolgen und Jagen lagen die höheren Aktivitäten an allen Tagen bei den Dominanten. Kämpfe wurden am häufigsten von den Dominanten am 1. Konfrontationstag initiiert.

Subdominante initiierten Kämpfe nur am 1. Konfrontationstag (im Mittel 6 mal) und danach nicht mehr.

Dominante Tiere nahmen an allen Tagen häufiger eine drohende Körperhaltung ein als die Subdominanten.

Beobachten des anderen

Abb.16 zeigt Unterschiede im Beobachten des Interaktionspartners zwischen Dominanten und Subdominanten.

2-SEKUNDEN-INTERVALLE / 15 MINUTEN

BEOBACHTEN DES ANDEREN

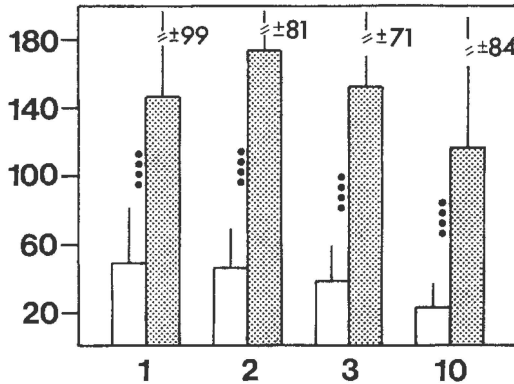


Abb.16. Beobachten des anderen. Vergleich zwischen Dominanten (□) und Subdominanten (▨) an den Konfrontationstagen 1, 2, 3 und 10. $\bar{x} \pm SD/15\text{-Minuten-Intervall}$. Aufgetragen sind Mittelwerte von jeweils 5 Tieren. Für jeden Tag liegen 30 15-Minuten-Intervalle vor. Signifikante Unterschiede zwischen Dominanten und Subdominanten: $p < \cdot \cdot \cdot 0.001$.

An allen Tagen blickten die Subdominanten die Dominanten signifikant länger an. Bei beiden Gruppen nahm das Beobachten am 3. und 10. Tag ab.

Höhendistanz

Abb.17 zeigt, welcher Höhenabstand zwischen den Konfrontationspartnern an den Konfrontationstagen 2, 3

und 10 beobachtet wurde. Der 1. Tag blieb hier unberücksichtigt, weil sich aufgrund der Auseinandersetzungen (Verfolgen, Jagen, Kämpfe) die Tiere oft in derselben Höhenstufe aufhielten. Dagegen waren die Auseinandersetzungen an den folgenden Tagen geringer (Tab.7, Anhang).

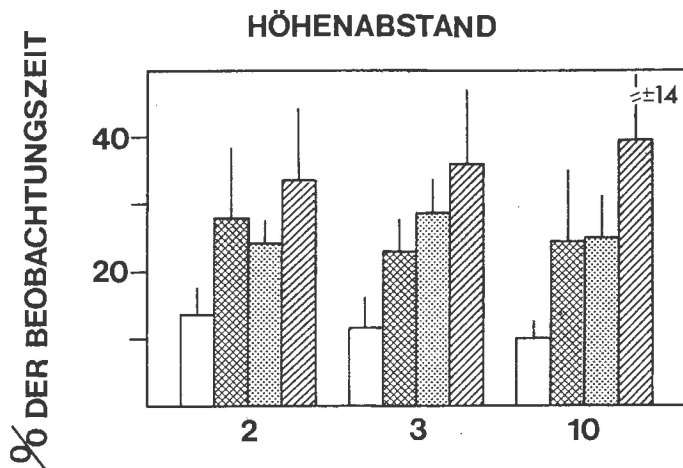


Abb.17. Höhenabstand zwischen Dominanten und Subdominanten an den Konfrontationstagen 2, 3 und 10. $\bar{x} \pm SD$ /Beobachtungszeit (n=5 Tage).

- ☐ Abstand 0, Aufenthalt in derselben Höhenstufe
- ☒ Abstand 1, eine Höhenstufe Abstand
- ☒ Abstand 2, zwei Höhenstufen Abstand
- ☒ Abstand 3, drei Höhenstufen Abstand

Am häufigsten trat der größte Abstand von drei Höhenstufen zwischen den Interaktionspartnern auf. Am seltensten waren gemeinsame Aufenthalte in derselben Höhenstufe (Abstand 0).

3.3.4 Verhaltensunterschiede in der Kontrollphase und spätere soziale Positionen

Sechs Neutral-, fünf Heim- und sechs Grenzkonfrontationen wurden mit Tieren durchgeführt, die während der Kontrollphase in ihrem Verhalten charakterisiert worden waren. Nachdem bekannt war, welche Tiere dominant bzw. subdominant waren, wurden die Verhaltensdaten aus der Kontrollphase in zwei Gruppen - Dominante und Subdominante -, getrennt nach der jeweiligen Konfrontationssituation, zusammengefaßt. Ein Gruppenvergleich zeigte, ob zwischen Dominanten und Subdominanten vor den Konfrontationen signifikante Verhaltensunterschiede bestanden hatten. Tab.8 (Anhang) zeigt die mittleren Häufigkeiten der beobachteten Verhaltensformen in der Kontrollphase.

Die in den Neutralkonfrontationen dominanten Tiere ließen sich in ihrem Verhalten aus der Kontrollphase im Gruppenvergleich mit den Subdominanten folgendermaßen charakterisieren: sie zeigten eine signifikant geringere Renn- und Sprungaktivität, weniger Pellet- und Wasseraufnahme, mehr Ruhen und mehr Körperpflege sowie weniger Urinmarkieren und folglich eine niedrigere Gesamt-Motorische-Aktivität.

Diese Befunde deuten die Möglichkeit an, anhand von Verhaltensunterschieden, die in der Kontrollphase zwischen zwei Tieren bestehen, in Abhängigkeit von der Versuchssituation die sozialen Positionen in der darauf folgenden Konfrontation vorherzusagen.

Die Individualwerte (Tab.9, Anhang) machen deutlich, daß alle in der Neutralkonfrontation dominanten Tiere in der Kontrollphase eine geringere Pellet-Aufnahme, mehr Körperpflege, weniger Urinmarkieren und eine niedrigere Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA) als die unterlegenen gezeigt hatten. Diesem Verhaltensprofil kam für Dominanz in neutraler Umgebung ein Vorhersagewert von 100% zu (Tab.10).

	Annahme: Tier a wird dominant über Tier b, wenn	In wieviel von sechs Versuchen zutreffend?	Vorhersagewert
GMA	$a < b$	6	100%
Urinmarkieren	$a < b$	6	100%
Pellet-Aufnahme	$a < b$	6	100%
Körperpflege	$a > b$	6	100%
Ruhen	$a > b$	5	83%
Rennen	$a < b$	5	83%
Springen	$a < b$	5	83%
Trinken	$a < b$	5	83%

Tab.10. Neutralkonfrontation: Vorhersage von Dominanz über quantitative Verhaltensunterschiede in der Kontrollphase.

Zwischen den in Heimkonfrontationen Dominanten und Subdominanten gab es während der Kontrollphase keine signifikanten Unterschiede im Verhalten (Tab.8, Anhang), da hier alleine der Käfigbesitz ausschlaggebend war (siehe Seite 20).

In den Grenzkonfrontationen dominante Tiere hatten in der Kontrollphase im Gruppenvergleich signifikant mehr Rennen und mehr Sternalmarkieren gezeigt, als ihre unterlegenen Interaktionspartner (Tab.8, Anhang).

Der Individualvergleich macht deutlich, daß dies auf Fünf von sechs Grenzkonfrontationen zutraf (Tab.11, Anhang). Der Vorhersagewert dieser beiden Parameter betrug 83% (Tab.12).

	Annahme: Tier a wird dominant über Tier b, wenn	In wieviel von sechs Versuchen zutreffend?	Vorhersagewert
Rennen	a > b	5	83%
Sternalmarkieren	a > b	5	83%

Tab.12. Grenzkonfrontation: Vorhersage von Dominanz über quantitative Verhaltensunterschiede in der Kontrollphase.

3.3.5 Heimkonfrontation: Käfigbesitz und Dominanz

Der Ausgang von Heimkonfrontationen war nicht über Verhaltensunterschiede in der Kontrollphase vorher-sagbar. Dies war aber über einen anderen Parameter möglich. In allen 10 Heimkonfrontationen unterlag das hinzugesetzte Tier ("Eindringling") dem Käfigbesitzer (Tab.4, Anhang). Daß "Käfigbesitz" die soziale Rangent-scheidung beeinflußt, wurde auch durch die Ergebnisse der beiden Ringversuche deutlich. ♂526 und ♂643, die in neutraler Umgebung eine dominante Position erreich-ten, waren in den Heimkäfigen ihrer jeweiligen Inter-aktionspartner ♂447 bzw. ♂742 unterlegen. Wurde eine Konfrontation in den Heimkäfigen von ♂526 bzw. ♂ 643 durchgeführt, so waren nunmehr ♂447 bzw. ♂742 subdomi-nant. Dies zeigt, daß bei Heimkonfrontationen der Käfig-besitz einen wichtigen Faktor für die Dominanzentscheid-ung darstellte.

3.3.6. Diskussion

Die nachfolgende Diskussion gliedert sich in drei Abschnitte:

- a) zuerst wird auf die Vorhersagbarkeit von Dominanzbeziehungen eingegangen,
- b) anschließend werden Veränderungen im Verhalten dominanter und subdominanter Spitzhörnchen besprochen,
- c) schließlich werden Verhaltensunterschiede während der Konfrontation herausgestellt, anhand derer die erreichte soziale Position erkannt werden kann.

a) Die Vorhersagbarkeit von Dominanzbeziehungen

Die drei verschiedenen, im Labor simulierten Situationen (Neutral-, Heim- und Grenzkonfrontation) sind modellhaft für die Situation im Freiland anzusehen. "Streitigkeiten" an Reviergrenzen sowie Auseinandersetzungen zwischen Revierbesitzern und Eindringlingen sind für Spitzhörnchen von KAWAMICHI und KAWAMICHI (1979, 1981) beschrieben worden. Auch ist vorstellbar, daß zwei Spitzhörnchen um ein unbesetztes Revier konkurrieren. Die Laborbefunde definieren Verhaltenstypen, die sich in zwei der drei Situationen mit Artgenossen erfolgreich auseinandersetzen können.

Bei den zufällig zusammengestellten Konfrontationspaaren gab es keine in ihrem Gesamtverhalten weitgehend gleiche Interaktionspartner. Andere Autoren berichten ebenfalls von individueller Verhaltensausrprägung bei Spitzhörnchen. v.HOLST (1974) und v.HOLST und BUERGEL-GOODWIN (1975) beschrieben individuelle Variabilitäten in Bezug auf die Markierhäufigkeit. KAUFMANN (1965) berichtete von individuellen Unterschieden in der Körperpflege und HASLER und SORENSON (1974) beschrieben sie für die allgemeine motorische Aktivität.

Bisher liegt nur eine Untersuchung vor, die sich mit der Frage befaßte, ob über Verhaltensunterschiede eine Vorhersage von Dominanz möglich ist. MYKYTOWYCZ (1965) bestimmte vor einer Konfrontation in einer neutralen Testumgebung die Frequenz des Sternalmarkierens männlicher Kaninchen. Tiere, die mehr markierten, dominierten in der anschließenden Konfrontation. Damit zeigte sich für das Kaninchen, daß ein Verhaltensunterschied einen hohen prognostischen Wert für Dominanz besitzen kann. Mit der vorliegenden Arbeit werden weitere Beispiele angeführt, daß Verhaltensunterschiede zwischen zwei Tieren eine Vorhersage von Dominanz und Subordination erlauben.

Alle später in der Neutralkonfrontation dominanten Spitzhörnchen hatten in der Kontrollphase weniger Pellets aufgenommen, mehr Körperpflege ausgeführt sowie weniger Urinmarkieren und eine geringere Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA) gezeigt. Weitere Parameter für die Vorhersage einer dominanten Position waren weniger Springen und Trinken sowie mehr Ruhen.

Eine Erklärung dafür, warum die weniger aktiven Spitzhörnchen in den Neutralkonfrontationen dominierten, ist schwierig und beruht auf Spekulation. Diese Tiere zeichneten sich in ihren Verhaltensprofilen nicht nur durch größere "Ruhe" aus, sondern zeigten auch mehr Körperpflege. Ob dies einem bestimmten Zustand, z.B. größerer "Ausgeglichenheit", entspricht, kann nur vermutet werden.

In den Grenzkonfrontationen wurden Spitzhörnchen mit einem anderen Verhaltensprofil dominant als in den Neutralkonfrontationen. Daß in den Grenzkonfrontationen Tiere dominierten, die mehr Rennen und mehr Sternalmarkieren gezeigt hatten, könnte folgendermaßen interpretiert werden: Tiere mit einer höheren Renn- und Sternalmarkieraktivität sind vermutlich Tiere, die in ihrem Revier häufiger patrouillieren und ihr Territorium

gegen Artgenossen olfaktorisch kennzeichnen. KAWAMICHI und KAWAMICHI (1979) konnten zeigen, daß Spitzhörnchen in ihrem natürlichen Lebensraum regelmäßig die Grenzen ihres Territoriums markieren. MARTIN (1968) und v.HOLST und BUERGEL-GOODWIN (1975) berichten, daß benachbarte Spitzhörnchen an den Käfiggrenzen in Richtung der Artgenossen häufig mit der Sternal- und Abdominalregion markieren. Dies könnte bedeuten, daß die Sicherung territorialer Ansprüche auch in einer Käfighaltung zwischen einander benachbarten Tieren auftritt.

Ein verstärktes Patrouillieren führt zu einem höheren Maß an lokomotorischer Aktivität. Eine Beziehung zwischen dem Erhalt einer dominanten Position und einer dafür notwendigen höheren lokomotorischen Aktivität zur Kontrolle des Reviers wurde für Mäuse von HENRY und STEPHENS (1977) sowie von HENRY und MEEHAN (1981) gezeigt.

Bei den Neutral- bzw. Grenzkonfrontationen bestanden für beide Interaktionspartner jeweils die gleichen Ausgangsbedingungen. In den Neutralkonfrontationen war kein Tier mit dem Käfig vertraut, und es waren keine Markiermarken vorhanden. In den Grenzkonfrontationen besaßen beide Tiere ihr Territorium mit eigenen Duftmarken, in dem oder aus dem heraus sie interagieren konnten. In den Neutralkonfrontationen wurden Tiere mit weniger Aktivität dominant, in den Grenzkonfrontationen Tiere mit mehr Aktivität. Dies zeigt, daß bei unterschiedlichen Umgebungsfaktoren verschiedene Verhaltens-"typen" für eine dominante Position begünstigt sind.

Was bedeuten diese Befunde für das Territorialverhalten im natürlichen Lebensraum? Möglicherweise macht ein Tier, nachdem es erfolgreich um ein unbesetztes Revier konkurriert hat, eine Verhaltensänderung durch. Bei dieser Annahme wird von einem Tier ausgegangen, welches eine geringere Gesamt-Motorische-Aktivität aufweist und damit gegenüber einem Artgenossen mit höherer Aktivität für Dominanz begünstigt ist. Der "neue" Revierbesitzer wird unter dem Druck benachbarter Territoriumsbesitzer und von

Eindringlingen wahrscheinlich gezwungen sein, seine Lokomotion (Patrouillieren) und sein Markieren (Kennzeichnung des Territoriums) zu erhöhen. Es gibt Laborbefunde, die diese Annahmen stützen. Zum einen zeigt die vorliegende Verhaltensanalyse, daß dominante Spitzhörnchen sowohl ihre Sternal- und Abdominalmarkieraktivität als auch zum Teil ihre lokomotorische Aktivität erhöhen. Zum anderen fand KURRE (1987), daß Spitzhörnchen, die nebeneinander in Käfigen gehalten werden, eine meist höhere lokomotorische Aktivität haben, als wenn sie in einem Tierraum allein gehalten werden.

Die Heimkonfrontationen zeigen, daß Umgebungsfaktoren die Dominanzentscheidungen beeinflussen. In den Heimkonfrontationen dominierten immer die Käfigbesitzer; unabhängig davon, welches Verhaltensprofil sie besaßen. Daß Revierbesitzer eine Prädisposition für Dominanz bei territorialen Auseinandersetzungen haben und daß Eindringlinge normalerweise bei Begegnung mit dem Revierbesitzer fliehen, ist aus Laborstudien (DICE 1929; CRAWFORD 1939; NICE 1941) und aus Freilanduntersuchungen (MYKYTOWYCZ 1965, 1968; THIESSEN et al. 1970; siehe auch Übersicht in KREBS und DAVIES 1981) bekannt. In dyadischen Interaktionsexperimenten mit Ratten waren die Revierbesitzer meist überlegen (FLANNELLY und THOR 1976; CHRISTIE und BARFIELD 1979; FASS et al. 1979; RAAB et al. 1986).

Daß Käfig-(Revier-)besitz für Spitzhörnchen einen Vorteil bei der Auseinandersetzung mit einem Artgenossen darstellt, wurde auch in den "Ring"-versuchen deutlich. Die in einer Neutralkonfrontation subdominanten Tiere erreichten in ihren Heimkäfigen mit demselben Interaktionspartner die dominante Position. Es stellt sich die Frage, welche Faktoren in den Heimkonfrontationen für die Dominanz der Käfig-(Revier-)besitzer verantwortlich sind.

PARKER (1974), MAYNARD SMITH (1976) und MAYNARD SMITH und PARKER (1976) stellten Hypothesen auf, warum Territoriumsbesitzer Eindringlinge normalerweise besiegen. Eine Möglichkeit ist, daß es zwischen den Interaktionspartnern Unterschiede in der "resource holding power" (RHP) gibt und daß dieses Potential individuell eingeschätzt wird. Die Autoren gehen davon aus, daß sich ein Tier zurückzieht, sobald es seine relative Schwäche im Vergleich zum Artgenossen erkannt hat. Stärke kann sich dabei unter anderem in physischer Kraft, Körpergröße, Erfahrung oder besserer Bewaffnung (z.B. Geweihgröße bei Hirschen) äußern (Beispiele geben TOKARZ 1985 für Anolis sagrei; THOULESS und GUINNESS 1986 für Cervus elaphus). In Auseinandersetzungen zwischen zwei Einsiedlerkrebsen (Clibanarius vivatus) zieht sich der kleinere sofort zurück (HAZLETT 1968). Beispiele für ritualisiertes Kräfteressen im Tierreich geben KREBS und DAVIES (1981).

Weiterhin könnte es nach MAYNARD SMITH und PARKER (1976) sein, daß die Tiere den zu erwartenden Gewinn bzw. die Bedeutung der umstrittenen Ressource verschieden einschätzen (Pay-Off-Asymmetrie). Es ist zu erwarten, daß Territoriumsinhaber ihr Revier heftig verteidigen, weil sie dessen Wert z.B. für Ernährung und Fortpflanzung besser beurteilen können (KREBS und DAVIES 1981 für Iaguana iaguana und Loxops virens; KREBS 1982 für Parus major; BARNARD und BROWN 1984 für Sorex araneus).

Wenn es keinen Unterschied in der RHP oder im zu erwartenden Gewinn (Pay-Off) gibt, so kann eine situationsirrelevante Asymmetrie zur Entscheidung führen (MAYNARD SMITH und PARKER 1976). Wenn an einer umkämpften Ressource kein Mangel herrscht, könnte es für beide Wettstreiter von Vorteil sein, einen Beschädigungskampf und damit Energieverluste zu vermeiden. Dies wäre z. B. nach der Regel, "Wer zuerst da war, gewinnt", möglich. Für männliche Schmetterlinge der Spezies Pararge aegeria wurde dieser Entscheidungsfaktor von DAVIES (1978) beschrieben.

HAMMERSTEIN (1981) berechnete, daß eine derartige Regel evolutionsstabil ist.

Wenn man diese Hypothesen auf die eigenen Versuche überträgt, ergeben sich folgende Überlegungen:
Für den Ausgang von Neutralkonfrontationen können weder eine Asymmetrie nach der Regel "Wer zuerst da war, gewinnt", noch ein unterschiedlicher Gewinn im Hinblick auf eine bekannte Ressource verantwortlich gemacht werden. Die Dominanzentscheidung beruhte hier rein auf individuellen Fähigkeiten, sich gegen einen fremden Artgenossen durchzusetzen. Dafür waren Tiere mit einem bestimmten Verhaltensprofil prädestiniert.

Wenn es in den Heimkonfrontationen einen Effekt des Käfig- (Revier-)besitzes auf die Fähigkeit gibt, sich mit einem Artgenossen auseinanderzusetzen (siehe Seite 59f), so ist auch verständlich, warum das individuelle Verhalten in der vorausgegangenen Kontrollphase hier keinen prognostischen Wert für Dominanz bietet. Bei diesen Konfrontationen gilt die Regel "Wer zuerst da war, gewinnt".

Bei den Grenzkonfrontationen ist anzunehmen, daß beide Tiere durch ihren Käfigbesitz eine hohe Bereitschaft hatten, ihr Revier zu verteidigen. Trotzdem haben individuelle Unterschiede bestanden. Auch in dieser Situation erreichte ein bestimmter Verhaltenstyp die dominante Position. Der mögliche Einfluß der Regel "Wer zuerst da war, gewinnt" ist hier schwer zu beurteilen, weil Auseinandersetzungen sowohl im Käfig des einen, als auch im Käfig des anderen Tieres stattfanden.

CHARLES-DOMINIQUE (1974) fand in Freilandversuchen, daß in fremde Territorien eingesetzte Zwerggalagos (Galago demidovii) das fremde Revier sofort verließen. In Käfigexperimenten zeigte er, daß Zwerggalagos einen fremden, von einem anderen Tier beduften Käfig nur zögernd betraten. JOHNSON (1973) diskutierte die

Möglichkeit, daß das zögernde und vorsichtige Verhalten von Eindringlingen auf drei Dinge beruht: 1. auf den Duftmarken des Revierbesitzers, 2. auf der unbekannten Umgebung und 3. auf dem Fehlen eigener Duftmarken, die eine Vertrautheit mit der Umgebung bewirken würden.

v.HOLST (1985b) beschrieb folgenden Versuch:
Ein Spitzhörnchen wurde in den Heimkäfig eines anderen gesetzt und vom Revierbesitzer unterworfen. Danach wurde das unterlegene Tier herausgenommen und separat gehalten. Später wurde dieses zuvor unterlegene Tier in den leeren Heimkäfig des vormals dominanten Tieres wieder eingesetzt. Im zuvor vom dominanten Tier markierten Käfig war die Markieraktivität des vorher unterlegenen Tieres unterdrückt. v.HOLST folgerte daraus, daß die Duftmarken eines Tieres die Markieraktivität eines anderen Tieres unterdrücken können, wenn sie mit dessen Dominanz assoziiert werden. In anderen Versuchen zeigte v.HOLST, daß auch Markiermarken eines unbekannten Männchens einen inhibitorischen Effekt auf das Markierverhalten ausübten.

Die "Ring"-versuche zeigen, daß der Ausgang sozialer Interaktionen zwischen einander bekannten Spitzhörnchen nicht auf der vorherigen Dominanzbeziehung und damit nicht auf Erfahrung beruht. In Abhängigkeit vom Käfig-(Revier-)besitz traten auch umgekehrte Dominanzbeziehungen auf. Dies deutet darauf hin, daß bei Spitzhörnchen der Käfig-(Revier-)besitz ein stärkerer Faktor für eine Dominanzentscheidung ist als die soziale Erfahrung.

MYKYIOWYCZ (1973, 1975) hatte gezeigt, daß Markiermarken den Ausgang von sozialen Interaktionen bei Kaninchen beeinflussen. In einer sonst neutralen Umgebung dominierten diejenigen Kaninchen gegenüber Artgenossen, deren Markiersekrete vom Experimentator vorher in den Testraum eingebracht worden waren. Sternalsekrete waren dabei am effektivsten (MYTYKOWYCZ et al. 1976). Die Autoren erklärten dies damit, daß eigene Marken ein "territoriales Bewußtsein" förderten. Als Kriterien für

"territoriales Bewußtsein" wurden die Zeit bis zum ersten physischen Kontakt, die Häufigkeit von Annäherungen und die Aggressionsstärke gemessen. Bei Anwesenheit eigener Duftmarken im Käfig zeigten männliche Kaninchen schnellere erste Kontakte, mehr Annäherungen und stärkere Aggressionen gegenüber einem Artgenossen.

Spitzhörnchen zeigten in Heimkonfrontationen eine sofortige Reaktion auf ein hinzugesetzte Männchen und zwar in Form von Annäherung und agonistischem Verhalten. Im Vergleich zu den Neutralkonfrontationen waren Kampfdauer und Kampfhäufigkeit nicht gesteigert.

Die Dominanz der "Käfigbesitzer" war also nicht die Folge höherer Kampfintensität, sondern eher der sofortigen Bereitschaft zur Revierverteidigung. Tiere, die in ein markiertes Revier eingesetzt werden, verharren zunächst bewegungslos und fliehen bei Annäherung des Revierbesitzers. Sie "kapitulieren" in dieser Situation sofort. Das gilt auch, wenn sie sich vorher in einer Neutralkonfrontation gegenüber demselben Tier behauptet und die dominante Position erreicht hatten. Andere Autoren berichteten ebenfalls, daß Spitzhörnchen, die in ein fremdes Revier gesetzt wurden, sofort von den Revierbesitzern angegriffen und unterworfen wurden (KAUFMANN 1965; v.HOLST 1972, 1985, 1987; v.HOLST et al. 1983; RAAB und OSWALD 1980; RAAB et al. 1981; RAAB et al. 1982; FUCHS 1984). Aus Freilandbeobachtungen ist bekannt, daß revierbesitzende männliche Spitzhörnchen eindringende männliche Artgenossen sofort angreifen und aus ihrem Territorium vertreiben (KAWAMICHI und KAWAMICHI 1979, 1981).

Ob bei Spitzhörnchen die Duftmarken für die Entscheidung über die Dominanz in Heimkonfrontationen bzw. bei der Revierverteidigung eine Rolle spielen, bleibt zu klären.

b) Verhaltensänderungen gegenüber der Kontrollphase

Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß bereits während der Kontrollphase in der Verhaltensquantität signifikante Unterschiede zwischen den Tieren bestanden. Somit ist es zwingend notwendig, den Faktor Individualität bei der Untersuchung von Verhaltensreaktionen auf eine Konfrontation zu berücksichtigen.

Bisher lagen keine Untersuchungen vor, die den Faktor Individualität im Verhalten der Spitzhörnchen bei Konfrontationsexperimenten beschrieben. v.HOLST (1986, 1987) berichtete, daß in seinen Versuchen das Verhalten aller Männchen vor Beginn der Interaktionsexperimente weitgehend vergleichbar gewesen sei. RAAB und OSWALD (1980) untersuchten Verhaltensunterschiede zwischen dominanten und subordinaten Spitzhörnchen während und nicht bereits vor der Konfrontation. Es blieb die Frage offen, ob Verhaltensunterschiede, die während einer Konfrontation bestanden, eine Folge des Konfrontationsexperimentes waren, oder ob Unterschiede zwischen Über- und unterlegenem Tier bereits vor dem Versuch existiert hatten. Der Vergleich von Verhaltensdaten unterlegener Tiere mit denen einer Kontrollgruppe (v.HOLST 1972) ist für die Untersuchung von individuellen Verhaltensänderungen im Konfrontationsexperiment wenig aussagekräftig. Mit der in der vorliegenden Arbeit angewendeten Methode, die Verhaltensdaten aus dem Konfrontationsexperiment mit den Ausgangsdaten aus der Kontrollphase zu vergleichen, sind individuelle Verhaltensänderungen feststellbar.

Lokomotorische Aktivität und Ruhen

v.HOLST (1986, 1987) ist der Auffassung, daß subdominante Spitzhörnchen im Konfrontationsexperiment ihre lokomotorische Aktivität generell erhöhen. Er erklärt dies mit einem aktiven Meiden als Reaktion auf die Annäherung des dominanten Tieres. Die Verhaltensquantifizierung zeigt

Jedoch, daß, obwohl Subdominante den Dominanten ausweichen, Rennen und Springen - die beiden Hauptkomponenten lokomotorischer Aktivität - bei Subdominanten gegenüber der Kontrollphase deutlich reduziert sind. Einzig das Klettern war am ersten Konfrontationstag gegenüber der Kontrollphase etwas erhöht, weil gejagte Tiere oft an die Käfigseiten flüchten. Möglicherweise können diese unterschiedlichen Ergebnisse mit verschiedenen Haltungsbedingungen für die Versuche erklärt werden. So benutzte v.HOLST (1987) Konfrontationskäfige in den Maßen 120x70x50cm. In den eigenen Versuchen wurden größere Käfige in den Maßen 100x80x130cm verwendet. Vielleicht sind subdominante Spitzhörnchen in niedrigen Käfigen permanent gezwungen, den dominanten auszuweichen, während sich in höheren Käfigen ein ausreichender Abstand zwischen den Tieren einstellen kann (siehe auch Seite 49, Höhendistanz). Die Unterschiede in den Ergebnissen zur lokomotorischen Aktivität könnten auch dadurch bedingt sein, daß v.HOLST (1977) als Versuchstiere zumeist Wildfänge (mit eventuell anderer "Reaktivität") verwendeten, während unsere Tiere aus einer Gefangenschaftszucht stammen.

In den Konfrontationsexperimenten von RAAB und OSWALD (1980) zeigten subdominante Spitzhörnchen im Vergleich zu dominanten eine geringere lokomotorische Aktivität. In den von RAAB et al. (1981) durchgeführten Heimkonfrontationen zeigten subdominante Tiere im Vergleich zu einer Kontrollgruppe weniger Lokomotion. Diese Ergebnisse sind wegen der dort angewendeten Gruppenvergleiche nicht unmittelbar mit den eigenen Ergebnissen, die auf einem Individualvergleich beruhen, vergleichbar. Es zeigt sich dennoch übereinstimmend, daß subdominante Spitzhörnchen im Konfrontationsexperiment eine reduzierte lokomotorische Aktivität aufweisen.

Untersuchungen zur lokomotorischen Aktivität dominanter und subdominanter Wachteln (Coturnix coturnix) ergaben, daß subdominante Tiere gleichfalls eine insgesamt

niedrigere Aktivität als dominante besitzen (MLEITZKO 1986). Dagegen besaßen subordinate Rhesusaffen sowohl im dyadischen Interaktionsexperiment (MASON 1961) als auch im Gruppentest (BERSTEIN und SHARPE 1966) eine höhere motorische Aktivität als die dominanten.

Dominante Spitzhörnchen zeigten in den eigenen dyadischen Interaktionsexperimenten eine Zunahme im Rennen am ersten Konfrontationstag und an den nächsten Tagen Abnahmen beim Springen und Klettern. Somit treten auch bei dominanten Spitzhörnchen während chronischer Konfrontation mit einem unterlegenen Artgenossen gegenüber ihrer Kontrollphase Änderungen in der lokomotorischen Aktivität auf. Bei Heimkonfrontationen (AUE und FUCHS 1986a) waren ebenfalls Änderungen in der lokomotorischen Aktivität bei Dominanten feststellbar.

Dominante Spitzhörnchen ruhten am ersten Konfrontationstag weniger als in der Kontrollphase. Subdominante erhöhten dagegen ihr Ruhen an allen Konfrontationstagen in größtmöglicher Entfernung zum Dominanten. v.HOLST (1972, 1977, 1985) berichtete über submissive Tiere bei Heimkonfrontationen, die bis zu 90% der Aktivitätsphase bewegungslos in einer Käfigecke saßen. Damit zeigte sich bei beiden "Verlierertypen" (subdominant, submissiv) eine starke Abnahme des Lokomotionsverhaltens als Reaktion auf die Präsenz des dominanten Tieres. Durch das vermehrte Ruhen zieht das subdominante Tier weniger die Aufmerksamkeit des dominanten auf sich; auch dadurch könnten Auseinandersetzungen reduziert bzw. vermieden werden. v.HOLST (1987) berichtete, daß submissive Spitzhörnchen nach optischer Separation von den dominanten wieder motorische Aktivität zeigen. Die eigene Verhaltensquantifizierung zeigt, daß das Lokomotionsverhalten von Subdominanten nach der Separation wieder auf die in der Kontrollphase ermittelten Ausgangswerte ansteigt.

Nahrungs- und Wasseraufnahme

Die Veränderungen in der Nahrungs- und Wasseraufnahme subdominanter Spitzhörnchen werden in der Diskussion zur quantitativen Verbrauchsmessung besprochen (Kap.3.4.3).

Markierverhalten

In der vorliegenden Untersuchung erhöhten subdominante Spitzhörnchen ihr Sternal- und Abdominalmarkieren am ersten Konfrontationstag gegenüber ihrer Kontrollphase. An den folgenden Tagen reduzierten sie alle Markierformen, in einigen Fällen bis zur völligen Einstellung. v.HOLST (1972) und v.HOLST und BUEGEL-GOODWIN (1975) beschrieben subordinate Spitzhörnchen bei Heimkonfrontationen, die nach ihrer Unterwerfung kein Sternal-, Abdominal- und Urinmarkieren mehr zeigten. Dies ist vergleichbar mit den Befunden von RAAB et al. (1981), die bei Heimkonfrontationen feststellten, daß subordinate Spitzhörnchen nach Unterwerfung kein Sternalmarkieren mehr ausführten. Dagegen stieg in ihren Versuchen die Markierfrequenz bei Dominanten an und blieb bis zum Ende der Konfrontation erhöht. v.HOLST (1985b) berichtet dagegen, daß sich die Markieraktivität dominanter Spitzhörnchen nicht umfassend ändert.

In den Neutralkonfrontationen erhöhten die Dominanten ihr Sternal- und Abdominalmarkieren über die ganze Beobachtungszeit. Zunahmen in der Markieraktivität dominanter Spitzhörnchen traten auch bei Heimkonfrontationen auf (AUE und FUCHS 1986a). HASLER und SORENSON (1974) beobachteten, daß nur das dominante Männchen mit der Sternal- und Analregion markierte. Dabei handelte es sich bei der letzten Markierform wohl um das Abdominalmarkieren. KAUFMANN (1965) berichtete, daß dominante Männchen nach agonistischen Auseinandersetzungen sternal und abdominal markierten. Das gleiche fanden SORENSON (1974) und MARTIN (1968). VANDENBERGH (1963) berichtete von einem aggres-

siven dominanten Tupaia-Männchen, das nach Auseinandersetzungen sternal markierte.

Die vorliegenden Befunde und die der zitierten Autoren zeigen, daß im Verlauf von chronischen Konfrontationen sowohl in einer neutralen Umgebung als auch bei Heimkonfrontationen dominante Spitzhörnchen eine Zunahme, subordinate eine Abnahme ihrer Markieraktivität zeigen.

Für eine Vielzahl von Säugetierspezies hat sich gezeigt, daß offenbar Beziehungen zwischen der Höhe der Aggressivität, sozialer Position und Markierfrequenz bestehen (Übersicht in RALLS 1971; BOLWIG 1960; MOYNIHAN 1964; JOLLY 1966; SPRANKEL 1961a; EPPLE und LORENZ 1967; EVANS und GOY 1968).

Für Goldhamster ist bekannt, daß subordinate Tiere in dyadischen Interaktionsexperimenten weniger markieren als dominante (FERRIS et al. 1986, 1987; JOHNSTON 1975). Die Markierfrequenz subordinater Goldhamster steigt an, wenn die Markierfrequenz des dominanten Tieres durch pharmakologische Behandlung gesenkt wird (FERRIS et al. 1986). Die Autoren folgerten daraus, daß das Markieren subordinater Tiere durch die höhere Markierfrequenz der dominanten unterdrückt wird.

Für die in Kleingruppen lebenden Weißbüscheläffchen (Callithrix jacchus) beschrieb EPPLE (1970, 1974), daß dominante Männchen eine höhere Markieraktivität aufweisen als subordinate. Derartige quantitative Unterschiede sind auch für Kaninchen (Oryctolagus cuniculus, MYKYTOWYCZ 1965) und Gerbils (Meriones unguiculatus, THIESSEN et al. 1971) bekannt.

Markiermarken besitzen für Spitzhörnchen offensichtlich eine wichtige soziale Relevanz (v.HOLST 1985a,b). v.HOLST und BUERGEL-GOODWIN (1975) konnten zeigen, daß Spitzhörnchen auf fremde Markiermarken normalerweise mit erhöhter Markieraktivität reagieren und die fremden Marken übermarkieren. Mit ihrem gut entwickelten olfaktorischen System (MEINEL und WOHRMANN-REPENNING 1973) sind sie in der Lage, aus dem Sternaldrüsensekret (v.HOLST und LESK

1975) und dem Urin (v.HOLST und BUEGEL-GOODWIN 1975) Geschlecht, Individualität und "sexual state" eines Artgenossen zu erkennen.

Für subdominante Spitzhörnchen bedeutet somit eine Aufgabe des Markierverhaltens eine Einstellung kommunikativer Verhaltensformen und eine starke Veränderung des individuellen Verhaltensprofils.

Möglich ist, daß die Abnahme des Markierens subdominanter Tiere als Folge einer verringerten Androgen-Produktion zu sehen ist. v.HOLST und BUEGEL-GOODWIN (1975) konnten zeigen, daß das Sternalmarkieren bei Spitzhörnchen androgenabhängig ist. So stieg bei kastrierten Männchen nach Injektion von Testosteron das Sternalmarkieren wieder an. Auch bei männlichen Gerbils kann das Markierverhalten durch die exogene Zufuhr von Testosteron stimuliert werden (BLUM und THIESSEN 1971; für die Beziehung der Markieraktivität zu den Sexualhormonen siehe auch THIESSEN et al. 1968; THIESSEN und LINDZEY 1970; JOHNSON 1973; PROBST 1984). Während sozialer Belastung haben sowohl subdominante als auch submissive Spitzhörnchen reduzierte Plasma-Testosteron-Konzentrationen (v.HOLST 1987). Psychosoziale Belastung kann zu einer humoralen Reaktion führen, die v.HOLST (1985b) als eine "psychische Kastration" bezeichnete. Eine "psychische Kastration" wird von BALDWIN (1968) auch für Saimiri sciureus vermutet; die gonadale Aktivität subordinater Tiere ist, wahrscheinlich durch die Duftstoffe dominanter Tiere, während der Fortpflanzungszeit unterbunden.

Da in den eigenen Versuchen physische Auseinandersetzungen im Laufe der Konfrontationszeit abnahmen, könnte die Einstellung des Markierens durch das unterlegene Tier den Effekt einer verringerten Provokation und damit einer insgesamt reduzierten Konfliktsituation gehabt haben.

Welche Bedeutung hat die erhöhte Markieraktivität dominanter Tiere?

GOSLING (1982) geht in der "Duftvergleichshypothese" davon aus, daß Tiere ihr Territorium beduften, um sich durch ihren eigenen Duft gegenüber Eindringlingen als Revierbesitzer zu etablieren. Eindringlinge vergleichen die häufigsten Duftmarken der Umgebung mit dem Duft des sich ihnen entgegenstellenden Tieres. Voraussetzung dafür ist, daß individuelle Duftmarken erkannt und unterschieden werden können, was im Falle der Spitzhörnchen nachgewiesen ist (v.HOLST und BUEGEL-GOODWIN 1975). Ein verstärktes Markieren nach einer Auseinandersetzung schafft sowohl im Freiland als auch in der Laborsituation zusätzliche Identifikationsmarken des Dominanten. Duftmarken von Spitzhörnchen sind persistent (v.HOLST und LESK 1975) und könnten deshalb als Substituenten für ein Tier sogar für längere Zeit Revierbesitz dokumentieren. Nach GOSLINGS Hypothese wird durch die Duftmarken dem Eindringling die Präsenz eines Reviereigentümers verdeutlicht. Im Falle einer Konfrontation zwischen Eindringling und Revierbesitzer im Freiland, kann sich der Eindringling nach Erkennen des Revierbesitzers zurückziehen, wenn er Verletzungsrisiken und Energieaufwand einer Auseinandersetzung vermeiden will. Diese Möglichkeit wird auch von EBLING (1981) generell für territoriale Säugetiere, die sich der Duftkommunikation bedienen, diskutiert.

Die Zunahmen in der Sternal- und Abdominalmarkieraktivität scheinen Teil eines festen Reaktionsmusters im Verhalten dominanter Spitzhörnchen bei territorialen Auseinandersetzungen zu sein. In der Laborsituation, in der das unterlegene Tier nicht ausweichen kann, könnten die vielen Duftmarken des dominanten Tieres dessen Position gefestigt und gesichert haben. Die Zunahmen im Markieren scheinen aber für die Dominanzentscheidung nicht notwendig zu sein, da z.B. die Entscheidung in Heimkonfrontationen sofort nach Einsetzen eines Spitzhörnchens ("Eindringling") gefällt wurde.

Körperpflege

Quantitative Änderungen traten auch in der Körperpflege auf. Erstmals wurde für dominante Tiere eine Abnahme der Körperpflege festgestellt und zwar am ersten und zweiten Tag einer Neutralkonfrontation. Dagegen wurde bei Subdominanten die Körperpflege an allen untersuchten Tagen reduziert. Es kommt bei ihnen zum Teil sogar zu völliger Einstellung. v.HOLST (1972) berichtete von submissiven Spitzhörnchen, die während Heimkonfrontationen ihre Körperpflege reduzierten oder ganz einstellten.

Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA)

Verhaltensänderungen dominanter und subdominanter Spitzhörnchen wurden auch in der Betrachtung ihrer Gesamt-Motorischen-Aktivität (GMA) sichtbar. Da die GMA eine Summengröße aus lokomotorischer Aktivität, Markieren und Körperpflege ist, beruhen Veränderungen in der GMA auf Veränderungen der einzelnen Komponenten.

Die geschilderten Verhaltensänderungen bei Konfrontationen im neutralen Käfig sind zum Teil erstmals in AUE und FUCHS (1986b) quantitativ dargestellt worden. Überlegene und unterlegene Spitzhörnchen reagieren auf chronische Konfrontation in unterschiedlicher Weise. Nach Trennung der Tiere weisen sowohl die Dominanten als auch die Subdominanten nach wenigen Tagen wieder das Verhalten wie in der Kontrollphase auf. Hiervon gab es lediglich eine Ausnahme: Die Sternalmarkieraktivität der Dominanten war nach der Separation niedriger als in der Kontrollphase. Eine Erklärung dafür kann momentan nicht gegeben werden.

c) Unterscheidung von dominanten und subdominanten Tieren anhand ihres Verhaltens während der Konfrontation

Dominante und subdominante Tiere können während einer Konfrontation anhand mehrerer Verhaltensparameter unterschieden werden: Körperpflege und Markieren wurden bereits erwähnt. Auch am interaktiven Verhalten kann man die soziale Position erkennen. Dominante nähern sich häufiger den Subdominanten als umgekehrt, sie verfolgen und jagen sie. Außerdem drohen sie häufiger. Subdominante weichen den Dominanten öfter aus. Die eigenen Ergebnisse unterstützen und bestätigen die gleichlautenden Befunde von KAUFMANN (1965), SORENSON und CONAWAY (1966), HASLER und SORENSON (1974), SORENSON (1974), v.HOLST (1985c, 1987) und v.HOLST et al. (1983). Im aktiven Meiden sah v.HOLST (1987) eine "Verhaltensstrategie", mit der das unterlegene Spitzhörnchen über längere Zeit mit dem Dominanten koexistieren kann.

PARMIGIANI et al. (1981) zeigten, daß subordinate Mäuse den dominanten ausweichen. Dominante Weißbüscheläffchen drohen unterlegenen Artgenossen, attackieren sie und beginnen Kämpfe (EPPLE 1970).

HASLER und SORENSON (1974) beschrieben für Spitzhörnchen eine "submissive posture". Verfolgte subordinate Tiere hielten an, wandten sich dem dominanten Verfolger zu, öffneten die Schnauze und ließen Angstschreie hören. Das dominante Tier ließ danach meist vom subordinaten ab. KAUFMANN (1965) konnte kein derartiges Verhalten beobachten. Er stellte fest, daß Kämpfe dadurch beendet wurden, daß die unterlegenen Tiere flüchteten. Dies trifft nach den eigenen Beobachtungen auch für unsere Spitzhörnchen zu.

Nach RAAB und OSWALD (1980) eröffnet ein subordinates Spitzhörnchen nie Kämpfe. Nach eigenen Beobachtungen wurden zwar von Dominanten Kämpfe am häufigsten initiiert; von Subdominanten aber auch und zwar wenn sie von Dominanten bedrängt wurden.

Kämpfe nahmen mit der Dauer der Konfrontation ab. Sie sind demnach nicht erforderlich, um eine Dominanzbeziehung aufrechtzuerhalten. Ab dem 2. Konfrontationstag gab es kaum noch Kämpfe; dagegen wurde das Drohen häufiger gezeigt. Dies könnte bedeuten, daß physische Interaktionen durch das Drohverhalten ersetzt wurden.

Nach FERRIS et al. (1986) werden aggressive Auseinandersetzungen zwischen zwei Goldhamstern seltener, wenn sich eine Dominanzbeziehung entwickelt hat.

Nach v.HOLST et al. (1983) sind an den ersten Tagen der Konfrontation agonistische Interaktionen sehr selten oder fehlen ganz. RAAB et al. (1981) beschrieben Heimkonfrontationen, bei denen Kämpfe vom ersten bis zum fünften Tag auftraten und danach in ihrer Häufigkeit abnahmen. Auch bei dyadischen Interaktionen von Ratten stellten RAAB et al. (1986) eine Abnahme der aggressiven Interaktionen im Zeitverlauf fest.

Subdominante Spitzhörnchen beobachteten die dominanten Interaktionspartner länger als umgekehrt. Nach v.HOLST (1985, 1987) und v.HOLST et al. (1983) verfolgt das unterlegene Tiere ständig die Bewegungen des Siegers. Die Auswertung zeigt, daß die Subdominanten die Dominanten auch noch am zehnten Konfrontationstag häufig beobachteten. Dies deutet darauf hin, daß das dominante Tier für sie immer noch eine "Reizquelle" darstellt.

Nach ROWELL (1974) ist die Häufigkeit, mit der ein Tier das andere beobachtet ein guter Indikator für den sozialen Rang: rangtiefe Tiere beobachten die ranghöheren häufiger. CHANCE (1967) sowie CHAMOVE und BOWMAN (1976) konnten dies für Rhesusaffen (Macaca mulatta) bestätigen. SCRUTON (1970) berichtete von im Rang nieder stehenden Zwergmeerkatzen (Miopithecus talapoin), die die im Rang höher stehenden permanent beobachteten.

Auch für zwei miteinander konfrontierte Spitzhörnchen ist ein Unterschied in der Beobachtungshäufigkeit ein guter Indikator für die sozialen Positionen.

Ein Zweck des ständigen Beobachtens könnte darin liegen, daß subdominante Tiere sofort auf das Verhalten dominanter Tiere reagieren können. Die Fähigkeit zum Reagieren scheinen die von v.HOLST (1972) beschriebenen submissiven Spitzhörnchen nicht besessen zu haben, obwohl auch sie die Bewegung des Siegers optisch verfolgten. Auf Annäherungen bzw. Angriffe reagierten sie aber meist völlig passiv.

Der Befund, daß subdominante Tiere in der Laborsituation bestrebt sind, ständig die größtmögliche Distanz zwischen sich und den dominanten aufrecht zu erhalten, kann als eine Fluchtreaktion interpretiert werden. Generell bestand die Tendenz, nach oben auszuweichen. Auch nach HASLER und SORENSON (1974) weichen verfolgte Spitzhörnchen immer nach oben aus und verweilen auf dem höchsten Ast. KAUFMANN (1965) berichtete, daß verfolgte Spitzhörnchen in einem Freigehege in die Baumkronen flohen.

3.4 Aufgenommene Nahrungs- und Wassermenge in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation

3.4.1. Methode

In einer Kontrollphase von 10 Tagen, während einer Grenzkonfrontation von 10 Tagen und für 5 Tage nach der Separation bekamen acht Versuchstiere (Tab.1, Anhang) zwei Stunden nach Beginn der Lichtphase jeweils 100g Pellets zugeteilt. 100g Pellets sind mehr als genug, damit ad libitum gefressen werden kann. Unter den Käfigen waren Kunststoffmatten befestigt, die aus dem Napf geworfene Pellets sowie Abbiß-Reste auffingen. Jeden Morgen wurde der Verbrauch des Vortages berechnet, indem die auf der Matte befindlichen Pellets und die Pellet-Reste im Futternapf gewogen wurden. Die Differenz aus der Einwaage (100g) und den Pellet-Resten wurde als die vom Tier aufgenommene Pelletmenge angesehen.

Parallel zum Pelletverbrauch wurde die tägliche Wasseraufnahme ermittelt. Dazu wurden die gefüllten Trinkflaschen gewogen. Unter den eingehängten Trinkflaschen waren kleine Trichter angebracht. Über sie wurde austretendes, nicht getrunkenes Wasser aufgefangen und über kurze Schläuche in Kunststoffröhrchen gesammelt. Täglich wurden die Trinkflaschen mit dem darin befindlichen Wasser und das Wasser in den Kunststoffröhrchen gewogen. Die Differenz aus diesem Restwasser und der Einwaage wurde als die vom Tier aufgenommene Wassermenge betrachtet.

Während der täglich einstündigen Konfrontation wurden die Futternäpfe und Trinkflaschen entfernt, damit nicht ein Tier die Nahrung des anderen aufnehmen konnte und so die Werte verfälscht hätte.

3.4.2 Ergebnisse

Pellets

In der Kontrollphase hatten die Tiere, die sich im folgenden Konfrontationsexperiment als dominant erwiesen, im Mittel täglich 23.3g Pellets aufgenommen (Tab.13). Im Vergleich dazu hatten die späteren Subdominanten mit 29.2g einen höheren Pelletverbrauch. Ein solcher Unterschied zeigt sich auch, wenn der Pelletverbrauch auf das Körpergewicht bezogen wird (Tab.14).

	Kontrolle	Grenzkonfrontation	p	Separation	p
Dominante	23.3 $\pm$ 3 (65)	21.7 $\pm$ 4.5 (49)	0.05	25.6 $\pm$ 4.6 (26)	0.02
Subdominante	29.2 $\pm$ 6.6 (39)	21.4 $\pm$ 7.4 (29)	0.001	27.3 $\pm$ 7.7 (16)	n. s.

Tab.13. Täglicher Pelletverbrauch (g) von Dominanten und Subdominanten in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation. Gruppenmittelwerte $\pm$ SD, (n)= Anzahl der Meßwerte. Signifikante Änderungen gegenüber der Kontrollphase sind angegeben, n.s.= nicht signifikant.

	Kontrolle	Grenzkonfrontation	p	Separation	p
Dominante	0.104 $\pm$ 0.017 (65)	0.096 $\pm$ 0.021 (49)	0.05	0.110 $\pm$ 0.021 (26)	n.s.
Subdominante	0.129 $\pm$ 0.032 (39)	0.097 $\pm$ 0.032 (29)	0.001	0.129 $\pm$ 0.031 (16)	n.s.

Tab.14. Pelletverbrauch bezogen auf das Körpergewicht (g Pellets/g Körpergewicht/Tag). Legende wie Tab.13.

Während der Konfrontationsphase nahmen die Dominanten am Tag im Mittel 21.7g Pellets zu sich (Tab.13). Diese Abnahme von 6% war signifikant. Bezogen auf ihr Körpergewicht war die Nahrungsaufnahme ebenfalls signifikant reduziert (Tab.14).

Subdominante nahmen bei Konfrontation im Mittel 21.4g Pellets zu sich. Diese Verringerung um 26% war signifikant (Tab.13). Im Verhältnis zu ihrem aktuellen Körpergewicht während der Konfrontation, war die Nahrungsaufnahme um 25% reduziert (Tab.14). In den ersten fünf Tagen nach der Separation stieg der Pelletverbrauch subdominanter Tiere dann wieder deutlich an und unterschied sich weder im absoluten Verbrauchsgewicht (Tab.13) noch bezogen auf das Körpergewicht (Tab.14) signifikant von den Werten aus der Kontrollphase. Dominante zeigten nach der Separation eine signifikante Zunahme in der Futteraufnahme auf im Mittel 25.6g (Tab.13).

Trinkwasser

Die Dominanten hatten in der Kontrollphase weniger Trinkwasser (im Mittel 69.4ml) aufgenommen als die Subdominanten (78.4ml) (Tab.15). Dieser Unterschied besteht auch, wenn der Trinkwasserverbrauch auf das Körpergewicht bezogen wird (Tab.16).

	Kontrolle	Grenzkonfrontation	p	Separation	p
Dominante	69.4 $\pm$ 10.8 (60)	69.6 $\pm$ 14.8 (50)	n. s.	73.8 $\pm$ 16.8 (25)	n. s.
Subdominante	78.4 $\pm$ 11.8 (36)	70.4 $\pm$ 15.2 (30)	0.02	78.7 $\pm$ 18.5 (15)	n. s.

Tab.15. Täglicher Trinkwasserverbrauch (ml) von Dominanten und Subdominanten in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation. Legende wie Tab.13.

	Kontrolle	Grenzkonfrontation	p	Separation	p
Dominante	0.313 $\pm$ 0.060 (60)	0.311 $\pm$ 0.070 (50)	n.s.	0.320 $\pm$ 0.075 (25)	n.s.
Subdominante	0.347 $\pm$ 0.062 (36)	0.325 $\pm$ 0.074 (30)	n.s.	0.370 $\pm$ 0.072 (15)	n.s.

Tab.16. Trinkwasserverbrauch bezogen auf das Körpergewicht (ml Wasser/g Körpergewicht/Tag), Legende wie Tab.13.

Während der Grenzkonfrontation und nach der Separation gab es bei den dominanten Tieren keine signifikanten Änderungen gegenüber der Kontrollphase. Dagegen war bei Subdominanten der Trinkwasserverbrauch während der Konfrontation auf im Mittel 70.4ml signifikant reduziert (Tab.15). Das entspricht einer Abnahme um 10%. Bezogen auf ihr aktuelles Körpergewicht während der Konfrontation, war die Wasseraufnahme aber nicht signifikant verändert (Tab.16). In den ersten fünf Tagen nach der Separation erreichten die Subdominanten in der Trinkwasseraufnahme wieder den Ausgangswert (Tab.15).

3.4.3 Diskussion

Mit Ausnahme der Untersuchungen von MEIFORTH (1978) und SCHWAIER (1982) lagen bisher keine quantitativen Erfassungen der Futter- und Wasseraufnahme von Spitzhörnchen - insbesondere während sozialer Belastung - vor.

v.HOLST (1987) machte nur qualitative und keine quantitativen Angaben zum Nahrungsverbrauch. In einer seiner Untersuchungen berichtete v.HOLST (1972), daß submissive Tiere zwar hastiger, aber ebenso lange fraßen wie

Kontrolltiere. Daraus könnte gefolgert werden, daß submissive Tiere im Endeffekt mindestens genausoviel Nahrung aufnehmen. Seinem Eindruck nach schien die Wasseraufnahme anzusteigen, doch führte er auch hier keine quantitativen Messungen durch. RAAB und OSWALD (1980) berichteten von Versuchen, in denen submissive Spitzhörnchen im Vergleich zu den dominanten eine kürzere Freßdauer zeigten. Doch wenn der Nahrungsverbrauch dominanter und subordinater Tiere nur miteinander verglichen wird, können keine individuellen Änderungen erfaßt werden. Gerade diese sind aber beim Studium der Wirkungen von Belastungssituationen auf einen Organismus von Interesse.

Während der Grenzkonfrontation nahmen Dominante gegenüber der Kontrollphase etwas weniger Pellets auf. Diese Abnahme könnte den Befund erklären, daß dominante Tiere während den Konfrontationen geringe Körpergewichtsverluste haben konnten (Kap.3.2.1ff). Der Trinkwasserverbrauch dominanter Tiere blieb aber unverändert.

Bei den subdominanten Tieren zeigte sich ein um im Mittel 25% reduzierter Pelletverbrauch und eine um im Mittel 10% reduzierte Trinkwasseraufnahme. Bezogen auf das Körpergewicht war die Pelletaufnahme subdominanter Tiere um 25% reduziert, aber der Trinkwasserverbrauch änderte sich nicht.

Die Möglichkeit zur Nahrungsaufnahme war für Dominante und Subdominante gleichermaßen gewährleistet, weil die Interaktionspartner nach den einstündigen Grenzkonfrontationen durch ein Gitter getrennt waren und jedes Tier einen eigenen Futternapf und eine eigene Wasserflasche hatte.

Bei subdominanten Tieren wurde eine verminderte Nahrungs- und Wasseraufnahme (indirekt über das Greifen der Pellets und dem Trinknippelkontakt, siehe Kap.3.3.2.5) auch in den Neutralkonfrontationen festgestellt. In den Neutralkonfrontationen hatten Subdomi-

nante, obwohl nur ein Futternapf und eine Wasserflasche vorhanden war, freien Zugang zu Futter und Wasser.

Da sowohl in den Neutral- als auch in den Grenzkonfrontationen bei Subdominanten eine reduzierte Nahrungs- und Wasseraufnahme vorlag, eine unveränderte Aufnahme aber möglich gewesen wäre, ist die Ursache der Reduzierungen vermutlich in der von v.HOLST (1972) für subordinate Spitzhörnchen postulierten psycho-sozialen Belastung zu sehen.

Für subordinate Juncos (Junco hyemalis) zeigt sich eine Beziehung zwischen Rangposition und Nahrungsaufnahme. Sie haben, sowohl im Freiland als auch in Laboruntersuchungen, eine reduzierte Nahrungsaufnahme (BAKER et al. 1981).

Es kann davon ausgegangen werden, daß unter normalen Bedingungen zwischen der aufgenommenen Wassermenge und dem Wasserverlust des Organismus ein Gleichgewicht besteht (HARTH 1980). Dieses Gleichgewicht resultiert aus der täglichen Wasseraufnahme, dem Wassergehalt der festen Nahrung (im Falle der Tupaia-Pellets vernachlässigbar) und dem Oxidationswasser aus dem Abbau der Nährstoffe sowie den Wasserabgaben über Lunge, Haut, Darm, Nasen- und Rachenraum. Ein solches Gleichgewicht dürfte zusammen mit einer konstanten Futteraufnahme die Erklärung für das stabile Körpergewicht der Spitzhörnchen unter standardisierten Haltungsbedingungen sein. Ob der Gewichtsverlust subdominanter Tiere neben der geringeren Nahrungs- und Wasseraufnahme sowie des höheren O_2 -Verbrauchs (als Indikator für Stoffwechselaktivität, FUCHS und KLEINKNECHT 1986) auch auf einen vermehrten Körperwasserverlust über Faeces und über die Haut (Pfoten, Schnauze, Genitalien) beruhte, wurde nicht untersucht.

Bei subdominanten Spitzhörnchen könnte eine negative Wasserbilanz bestanden haben. Da über das morgendliche Urinvolumen (Kap.3.5.2) und über die respiratorische Wasserabgabe (Kap.3.7.2) mehr Körperwasser als während

der Kontrollphase ausgeschieden und weniger Trinkwasser aufgenommen wurde, könnte dies für Subdominante einen gewissen Dehydrationszustand bedeutet haben. Ob dies zu einer Exsiccose (Wasserverarmung mit Hämokonzentration) hätte führen können, bedarf weiterer Untersuchungen. RICHARZ (1976) wies darauf hin, daß ein rapider Gewichtsverlust bei Spitzhörnchen auf eine geringere Nahrungsaufnahme und vor allem auf eine mangelnde Trinkwasseraufnahme beruhen kann. SCHWAIER (1975) berichtete über einen zusätzlichen Wasserverlust einander jagender Tiere durch Salivation.

Um die Beziehung zwischen einer reduzierten Nahrungsaufnahme und ihren physiologischen Ursachen zu untersuchen, hielten PARROT et al. (1987) Schafe in Isolation. Die Tiere zeigten als Folge des damit verbundenen psychischen Stresses eine reduzierte Wasseraufnahme und eine erhöhte Cortisolkonzentration im Plasma. Die Autoren folgerten, daß eine gesteigerte Cortisolkonzentration einen inhibitorischen Effekt auf die Futteraufnahme und damit mittelbar auf das Trinken hat. GUERRINI und BERTCHINGER (1982) konnten eine negative Beziehung zwischen der Cortisolkonzentration und der aufgenommenen Wassermenge zeigen. Andere Befunde stützen die Vermutung, daß Glucocorticoide einen Einfluß auf die Nahrungsaufnahme haben (MOSES 1965 und ALARIO et al. 1987 für Ratten; SWINGLE et al. 1959 für Hunde; CONNELL et al. 1986 für Menschen).

v.HOLST (1985c) hielt für submissive Spitzhörnchen einen Einfluß der vermehrt ausgeschiedenen Glucocorticoide auf das Körpergewicht infolge der katabolen Wirkung für möglich. BAKER (1952) hatte für gestresste Ratten zeigen können, daß die Verdauungs- und Resorptionsprozesse gestört waren. Dagegen gab v.HOLST (1985c) keine Erklärung für den ca. 10%igen Gewichtsverlust subdominanter Tiere.

Aus den vorliegenden Untersuchungen wird deutlich, daß bei subdominanten Spitzhörnchen die reduzierte Nahrungs- und Wasseraufnahme als ein nicht zu unterschätzender Faktor für die Gewichtsverluste angesehen werden muß. Diese Annahme wird unterstützt durch den Befund, daß nach Separation der Pellet- und Wasserverbrauch von Subdominanten wieder auf die Ausgangswerte anstieg. Parallel dazu erreichte das Körpergewicht wieder die Ausgangswerte (Kap.3.2.1ff).

Nach der Trennung zeigten die vormals dominanten Tiere eine signifikant höhere Pelletaufnahme als in der Kontrollphase. Dies könnte zu den gemessenen Körpergewichtszunahmen geführt haben (Kap.3.2.1ff). v.HOLST et al. (1983) stellten ebenfalls Körpergewichtszunahmen bei dominanten Spitzhörnchen fest. Die Zunahmen in der Nahrungsaufnahme und im Körpergewicht könnten auf den anabolen Effekt des bei Dominanten durch die soziale Stimulation erhöhten Testosteron-Plasma-Spiegels (v.HOLST 1985c) zurückgeführt werden.

NIEWIADOMSKA und LUKASZEWSKA (1987) konnten für spontan hypertensive Ratten zeigen, daß deren Körpergewicht nach Verhaltensversuchen (Tests zum Kurzzeitgedächtnis, visuelles Diskriminieren) über das Ausgangsgewicht anstieg. Sie vermuteten, daß Verhaltensstimuli die Körpergewichtsregulation beeinflussen können. Hierbei ist der Hypothalamus zu erwähnen, der unter anderem die Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme steuert. Generell kann eine Reizung von Neuronenpopulationen im lateralen Hypothalamus ("Freßzentrum") durch Noradrenalin zu einer verstärkten Nahrungsaufnahme (Freßlust-Hyperphagie) führen (OLDS 1977). Eine erhöhte Plasma-Noradrenalin-Konzentration wurde für dominante Spitzhörnchen von FUCHS (1984) beschrieben. Daher ist möglicherweise die nach Separation erhöhte Nahrungsaufnahme auch über die vermehrte Noradrenalin-Konzentration und über eine eventuelle Stimulation des "Freßzentrums" zu erklären.

3.5 Bestimmung von Urinparametern

3.5.1 Methoden

Sammeln des Morgenurins

Als Morgenurin wird der von den Tieren in der ersten Stunde der Lichtphase (8.00-9.00 Uhr) abgegebene Urin bezeichnet. Dieser Urin wurde auf Kunststoffmatten unter den Käfigen aufgefangen. Der Urin wurde abpipettiert, in Kunststoffgefäße gefüllt und mit Eis gekühlt. Nach Bestimmung des erhaltenen Urinvolumens wurde der Urin zentrifugiert (500 Umdrehungen/Minute) und der Überstand abpipettiert. Für die späteren Analysen wurde der Urin entsprechend der benötigten Probenvolumina portioniert und bei -20°C eingefroren. Es stand Urin von 15 Versuchstieren aus ihrer Einzelhaltung (Kontrollphase über fünf Tage) zur Verfügung (Tab.1, Anhang). In acht Grenzkonfrontationen wurde untersucht, ob sich in den nachfolgend aufgeführten Urinparametern gegenüber der Kontrollphase Änderungen ergaben.

Urinparameter

Neben dem pH und dem osmotischen Druck des Urins wurden die Konzentrationen folgender Harninhaltsstoffe bestimmt: Harnstoff, Harnsäure, Cholesterin, N-Acetyl- β -D-glucosaminidase (β -NAG), Glucose, Protein, Kreatinin, Na^+ , K^+ , Mg^{++} und Ca^{++} . Außer bei den Elektrolyten, dem pH und dem osmotischen Druck wird für eine Erklärung der Arbeitsschritte zur Konzentrationsbestimmung auf die Beipackzettel der Testpackungen verwiesen.

- Harnstoff

Die Konzentrationsbestimmungen wurden mit einem photometrischen Test (Berthelot-Methode, Merckotest) mit einer Halbmikro-Methode durchgeführt.

- Harnsäure

Für die Konzentrationsbestimmungen wurde ein enzymatischer Farbtest (Merckotest) angewendet.

- Cholesterin

Für die Cholesterinbestimmung wurde ein enzymatischer Test (CHOD(=Cholesterin-Oxidase)-Jodid-Methode, Merckotest) verwendet.

- N-Acetyl- β -D-glucosaminidase (β -NAG)

Zur Bestimmung von NAG wurde ein Test von Boehringer, Mannheim, verwendet.

- Glucose

Die Glucose-Konzentration wurde mit der Gluc-DH (=Glucose-Dehydrogenase) -Methode (Merckotest) ermittelt.

- Protein

Die Proteinbestimmung wurde mit der Coomassie-Halbmikromethode (modifiziert nach BRADFORD 1976) durchgeführt.

- Kreatinin

Zur Kreatininbestimmung wurde ein kinetischer Test (Jaffé Reaktion, Merckotest) benutzt.

- $\text{Ca}^{++}/\text{Mg}^{++}$

Die Konzentrationsbestimmung von Ca^{++} und Mg^{++} erfolgte flammenphotometrisch in einem ZEISS Elektrolyt-automat FL6. Eingesetzt wurden jeweils 250 μl Urin, von denen 50 μl für die Analyse verbraucht wurden. Der Resturin wurde wieder ausgegeben und konnte für andere Bestimmungen genutzt werden.

- Na⁺/K⁺

Zur Konzentrationsbestimmung dieser Elektrolyte wurden jeweils 150 µl einer Urinprobe benötigt. Die Bestimmung erfolgte in einem Na⁺/K⁺-Analysator (NOVA, Biomedical 1) mittels einer ionensensitiven Elektrode.

- pH

Zur pH-Wert-Bestimmung des Urins wurden pH-Indikatorstäbchen (Spezialindikator pH 4.0-10.0, Merck) verwendet. Auf das Testfeld wurde 10 µl Urin gegeben, eine Farbveränderung abgewartet und diese mit einer pH-Farbskala verglichen.

- Osmotischer Druck

Zur Bestimmung des osmotischen Drucks des Urins wurde ein Semi-Micro Osmometer (Knauer, Typ ML) eingesetzt. Das Arbeitsprinzip beruht auf der Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung einer Lösung gegenüber Aqua bidest. Da der osmotische Druck einer Flüssigkeit der Erniedrigung des Gefrierpunktes proportional ist, ist die Gefrierpunktserniedrigung ΔT ein Maß für die Osmolalität einer Lösung (in milliosmol/Kg Aqua bidest).

3.5.2 Urinparameter in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation

In acht Grenzkonfrontationen wurde untersucht, ob sich bei dominanten und subdominanten Tieren in den Urinparametern Änderungen gegenüber der Kontrollphase ergaben.

Die im Morgenurin ermittelten Konzentrationen von Harnstoff, Harnsäure, Cholesterin, β -NAG, Glucose und Gesamt-Protein wurden auf µmol Kreatinin/ml Urin als Bezugsgröße umgerechnet. Da keine Proportionalität zwischen der Kreatinin- und der Elektrolyt-Ausscheidung

besteht (HEATON und HODGKINSON 1963), wurden die Elektrolyt-Konzentrationen auf ml Urin bezogen.

In Tab.17 (Anhang) sind die Konzentrationen der Harninhaltsstoffe, Urin-pH und osmotischer Druck in der Kontrollphase, während der Grenzkonfrontation und nach Separation aufgeführt.

Tab.18 gibt eine Übersicht über die Urinparameter, die sich bei dominanten und subdominanten Tieren als Folge der Konfrontation geändert hatten.

	Dominante		Subdominante	
	Grenzkonfrontation	Separation	Grenzkonfrontation	Separation
Harnstoff	+	+		
NAG	+	+		
Glucose	+			
Ca++	+			
pH	-			
Harnsäure	-			
Na+		-		
Cholesterin			-	-
Protein			-	

Tab.18. Grenzkonfrontation und Separation: Übersicht über signifikante Zu- (+) oder Abnahmen (-) in den Konzentrationen von Urinbestandteilen und über Urin-pH-Wert-Änderungen bei Dominanten und Subdominanten gegenüber der Kontrollphase.

Dominante Tiere hatten während der Grenzkonfrontation im Urin signifikant höhere Ca^{++} - (+66%), Harnstoff- (+25%), β -NAG- (+59%) und Glucose- (+25%) Konzentrationen sowie eine verringerte Harnsäurekonzentration (-32%) als in der Kontrollphase. Der Urin-pH war saurer (-0.3). Nach der Separation hatten Dominante signifikant höhere Harnstoff- (+25%) und β -NAG- (+42%) Konzentrationen sowie eine geringere Na^+ -Konzentration (-23%).

Subdominante hatten während der Grenzkonfrontation eine signifikant geringere Cholesterin- (-27%) und Protein- (-20%) Konzentration im Urin. Nach der Separation blieb bei ihnen die Cholesterin-Konzentration um 29% signifikant verringert.

Urinvolumina

Abb.18 zeigt Änderungen im Volumen des Morgenurins bei dominanten und subdominanten Tieren.

URINVOLUMEN

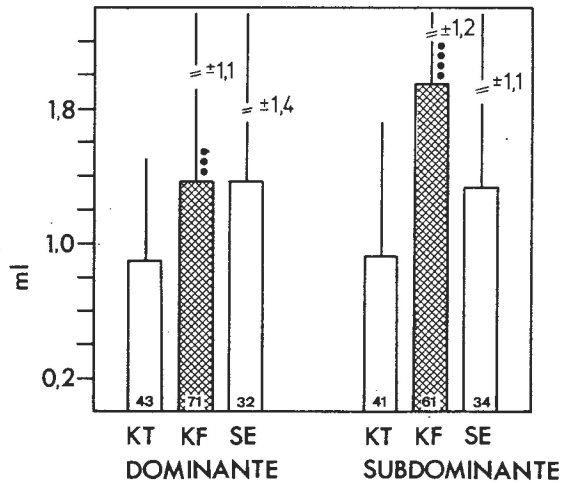


Abb.1B. Morgendliches Urinvolumen von Dominanten und Subdominanten in der Kontrollphase (KT), während der Grenzkonfrontation (KF) und nach Separation (SE). $\bar{x} \pm SD$. Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \begin{matrix} \bullet \\ \bullet \\ \bullet \end{matrix} 0.01$, $\begin{matrix} \bullet \\ \bullet \\ \bullet \end{matrix} 0.001$.

Während der Grenzkonfrontation zeigten Dominante eine signifikante Zunahme im mittleren Urinvolumen von 54%. Subdominante zeigten eine etwa doppelt so große, ebenfalls signifikante Zunahme im Urinvolumen während der Konfrontation (112%). Nach der Separation gab es im Urinvolumen weder bei den Dominanten noch bei den Subdominanten einen signifikanten Unterschied gegenüber der Kontrollphase.

Natrium-Kalium-Quotient

Der Natrium-Kalium-Quotient gibt das Verhältnis des im Urin ausgeschiedenen Na^+ zum K^+ an. Er ermöglicht den Einfluß von Aldosteron abzuschätzen, weil dieses Mineralcorticoid den Na^+/K^+ -Austausch reguliert (BENTLEY 1962). Abb.19 zeigt Unterschiede und Veränderungen im Na^+/K^+ -Quotienten bei Dominanten und Subdominanten.

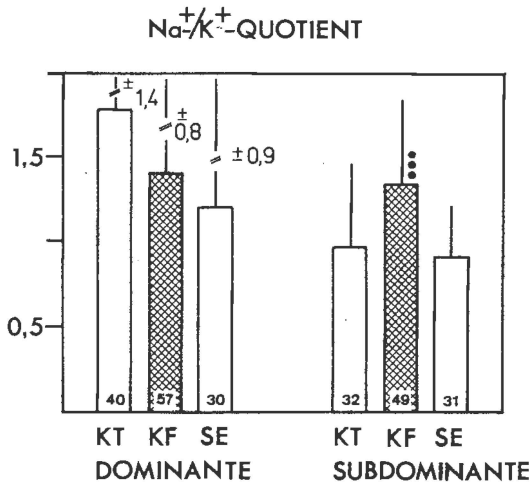


Abb.19. Na^+/K^+ -Quotient von Dominanten und Subdominanten in der Kontrollphase (KT), während der Grenzkonfrontation (KF) und nach Separation (SE). $\bar{x} \pm \text{SD}$. Signifikanter Unterschied zur Kontrollphase: $p < \begin{matrix} \bullet \\ \bullet \\ \bullet \end{matrix} 0.01$

In der Kontrollphase hatten Dominante fast doppelt soviel Na^+ in den Urin abgegeben als Subdominante. Während der Grenzkonfrontation und nach Separation gab es bei den Dominanten keine signifikanten Änderungen im Ausscheidungsverhältnis der beiden Elektrolyte. Dagegen zeigte sich bei Subdominanten während der Konfrontation eine signifikante Zunahme des Quotienten um im Mittel

38%. Das bedeutet, daß von Subdominanten im Vergleich zur Kontrollphase mehr Na^+ als K^+ in den Urin abgegeben wurde.

3.5.3 Urinparameter in der Kontrollphase und spätere soziale Positionen

Für die Neutral-, Heim- und Grenzkonfrontationen wurde geprüft, ob sich die Dominanten im Vergleich mit ihren unterlegenen Interaktionspartnern im Urin, der während der Kontrollphase gesammelt worden war, unterschieden hatten (Tab.19, Anhang). Der Gruppenvergleich zeigt, daß die bei Neutralkonfrontation Dominanten in der Kontrollphase eine signifikant höhere Harnstoff-, Glucose-, K^+ - und Ca^{++} -Konzentration sowie eine geringere Protein- und Na^+ -Konzentration besaßen hatten. Der osmotische Druck des Urins von Dominanten war signifikant höher gewesen als der von Subdominanten.

Die bei Heimkonfrontation dominanten Tiere zeigten im Vergleich ihrer Ausgangswerte aus der Kontrollphase zu denen der subdominanten ("Eindringlinge") keine signifikanten Unterschiede. Ein analoger Befund ergab sich auch bei der Verhaltensanalyse (Kap.3.3.4). Es dominierte immer der Käfigbesitzer.

Die bei Grenzkonfrontation Dominanten besaßen in der Kontrollphase eine signifikant höhere Cholesterin- und eine geringere Mg^{++} -Konzentration sowie einen alkalischeren Urin. Der osmotische Druck des Urins dominanter Tiere war signifikant höher als der von subdominanten.

Diese Urinparameter wurden auf ihren Vorhersagewert für Dominanz getestet, indem für jedes Konfrontationspaar geprüft wurde, ob zwischen beiden Interaktionspartnern in der Kontrollphase individuelle Unterschiede bestanden hatten.

Tab.20 (Anhang) zeigt die individuellen Ausgangswerte aus der Kontrollphase und die erreichten sozialen Positionen in den späteren Neutralkonfrontationen.

In allen Neutralkonfrontationen waren Tiere dominant, die in der Kontrollphase im Urin eine im Mittel höhere Glucose- und eine niedrigere Protein-Konzentration besessen hatten. Damit kam diesen beiden Parametern für die Dominanz eines Tieres in neutraler Umgebung ein Vorhersagewert von 100% zu. Die anderen Parameter besaßen einen geringeren Vorhersagewert (Tab.21).

	Annahme: Tier a wird dominant über Tier b, wenn	In wieviel von sechs Versuchen zutreffend?	Vorhersagewert
Glucose	a > b	6	100%
Protein	a < b	6	100%
osmotischer Druck	a > b	5	83%
K ⁺	a > b	5	83%
Na ⁺	a < b	4	66%
Harnstoff	a > b	4	66%

Tab.21. Neutralkonfrontation: Vorhersage von Dominanz über Unterschiede in den Urinparametern (Konzentrationen, osmotischer Druck) in der Kontrollphase.

Tab.22 (Anhang) zeigt die erreichte soziale Position von Tieren in der Grenzkonfrontation und deren individuelle Ausgangswerte aus der Kontrollphase in den Parametern Cholesterin, osmotischer Druck, Mg^{++} und pH. Diese Urinparameter boten insgesamt schwächere Vorhersagewerte (Tab.23) als die für eine Neutralkonfrontation anwendbaren. Als verlässlichste Parameter für eine Vorhersage von Dominanz bei einer Grenzkonfrontation erwiesen sich eine höhere Cholesterinkonzentration und ein höherer osmotischer Druck.

	Annahme: Tier a wird dominant über Tier b, wenn	In wieviel von zehn Versuchen zutreffend?	Vorhersagewert
Cholesterin	$a > b$	7	70%
osmotischer Druck	$a > b$	7	70%
Mg^{++}	$a < b$	4 (*)	66%
pH	$a > b$	6	60%

Tab.23. Grenzkonfrontation: Vorhersage von Dominanz über Unterschiede in den Urinparametern (Konzentrationen, osmotischer Druck, pH) in der Kontrollphase. (*): hier liegen nur von sechs Versuchspaaren Werte vor.

3.5.4. Diskussion

Für die Homöostase des Extrazellulärarraums kommt bei Säugetieren neben Haut, Faeces und der pulmonalen (siehe Kap.3.7) auch der renalen Ausscheidung eine bedeutende Rolle zu. Die Niere filtert Substanzen als Endprodukte des Stoffwechsels aus dem Blutplasma.

Weiterhin reguliert sie das Säure-Basen-Gleichgewicht und den Wasser- und Elektrolythaushalt. Die Zusammensetzung des Endharns ergibt sich aus Filtrations-, Resorptions- und Sekretionsprozessen. Generell wird eine konstante Isoionie, Isotonie und Isohydrie des Extrazellulärtraumes angestrebt.

Die quantitative Erfassung von Urinbestandteilen und von Urineigenschaften bot die Möglichkeit, ohne Eingriffe am Tier (als Alternative z.B. für Blutabnahmen) Informationen über physiologische Reaktionen auf die soziale Konfrontation zu erhalten.

Kreatinin ist die überwiegende Ausscheidungsform des Kreatins, das ein Zwischenprodukt des intermediären Stoffwechsels darstellt. In der Muskulatur liegt Kreatin als Kreatinphosphat vor und dient als Energiereserve zur Bildung von ATP. Dort wird es proportional zur Muskelmasse in einer relativ konstanten Geschwindigkeit zu Kreatinin umgesetzt. Nach Abgabe ins Blut wird das Kreatinin in der Niere frei filtriert. Bei normaler Plasma-Konzentration wird es weder resorbiert noch sezerniert und wird vollständig ausgeschieden (JUNGERMANN 1980). FOLIN (1905) berichtete, daß bei fleischloser Ernährung die Kreatinin-Urinkonzentration im wesentlichen konstant war. Das Konzept einer relativ konstanten Kreatinin-Ausscheidung wurde von HOOGENHUYZE und VERPLOEGH (1905, 1908), KLERCKER (1907) und SHAFFER (1908) beim Menschen an einer geringen Anzahl von Probanden bestätigt. Später zeigten andere Autoren, daß nicht alle untersuchten Personen über 24 Stunden Kreatinin konstant ausschieden (VESTERGAARD und LEVERETT 1958; SCOTT und HURLEY 1968; CHAITAWAY et al. 1969; WATERLOW 1969; CURTIS und FOGEL 1970; GREENBLATT et al. 1976). Grundsätzlich bestand eine Konstanz in der Kreatininausscheidung, wenn einige stark abweichende Werte unberücksichtigt blieben (CURTIS und FOGEL 1970). Solche Abweichungen führte CHIOU (1982) auf eine tubuläre Reabsorption und Sekretion von Kreatinin

zurück. VESTERGAARD und LEVERETT (1958) erklärten Variabilitäten in der Kreatininausscheidung mit einer tubulären Exkretion. BANDA et al. (1980) zeigten, daß die Kreatininkonzentrationen im Morgenurin weniger variierten als bei Urinproben, die über den ganzen Tag genommenen wurden. Das Verfahren, Kreatinin als physiologische Bezugsgröße für die Exkretionsrate anderer Substanzen zu benutzen (z.B. VESTERGAARD und LEVERETT 1958; LEWIS et al. 1975), scheint daher für eine Anwendung auf den Morgenurin vertretbar zu sein (siehe auch KRIEG und GUNBER 1986).

Da sich die Kreatinin-Urinkonzentration weder bei dominanten noch bei subdominanten Spitzhörnchen während und nach den Konfrontationsexperimenten signifikant änderte, ist die Kreatinin-Ausscheidung im Morgenurin als relativ konstante Bezugsgröße für die Bestimmung der Ausscheidungsmuster anderer Harnbestandteile anzusehen.

Nach v.HOLST (1977) besitzen subordinate Spitzhörnchen eine erhöhte Serum-Kreatininkonzentration. Eine parallele Bestimmung des Kreatinin-Gehalts im Serum und im Urin sowie die Ermittlung der Kreatinin-"Clearance" könnte in Zukunft Hinweise auf die Nierenfunktion (CROWE und HATCH 1977; PATEL und GEORGE 1981) unter sozialer Belastung geben.

FISCHER (1965) zeigte, daß die Kreatinin-Ausscheidung bei Ratten mit dem Proteingehalt der Nahrung variiert. Dies trifft auch für Hunde zu (PATON 1905). Dagegen zeigen subdominante Spitzhörnchen, obwohl sie im Konfrontationsexperiment eine um 26% geringere Gewichtsmenge an Pellets und dadurch auch weniger Protein aufnehmen, keine veränderte Kreatininausscheidung (Proteingehalt der Iupaia-Standard-Diät, Altromin, 24.5%; MEIFORTH 1978).

Die von PIERRO und JOHNSON (1970) für den Menschen gezeigte Beziehung zwischen Körpergewicht und Kreatinin-ausscheidung trifft nicht auf Spitzhörnchen zu. Bei Subdominanten zeigte sich keine Änderung in der Krea-

tinin-Ausscheidung nach ihrem Gewichtsverlust. WATERLOW et al. (1972) teilten mit, daß bei der Ratte keine Beziehung zwischen Kreatin-"Turnover" und Gewichtsänderungen besteht.

N-Acetyl- β -D-glucosaminidase (β -NAG) ist ein Enzym zur Spaltung von Glykosiden. β -NAG kommt im Säugetier als Begleiter der Hyaluronidasen vor. Hyaluronidasen werden neben den β -Glukoronidasen und der β -NAG zum Abbau der Hyaluronsäure benötigt. Die sich dabei ergänzenden Enzyme bilden das Hyaluronidasen-System. Hyaluronsäure ist ein wichtiger Bestandteil der Grundsubstanz des Bindegewebes. Durch Regelung des Polymerisationsgrades wird die Viskosität der im Bindegewebe vorhandenen Hyaluronsäure eingestellt. Damit wird der Flüssigkeitsaustausch zwischen Zellen, der Wassergehalt des Gewebes und die Diffusion von Stoffwechselprodukten beeinflusst. Einige Autoren messen der β -NAG-Urinkonzentration einen nierendiagnostischen Wert bei (z.B. DANCE und PRICE 1970; VIGANO et al. 1981; HAGA und ANDERSON 1985). Die Enzymkonzentration wird als Indikator für Beschädigungen bestimmter Regionen in der Niere angesehen (PRICE und ELLIS 1976, SIONARD et al. 1981, PRICE 1982). SIONARD et al. (1987) berichteten, daß eine erhöhte β -NAG-Konzentration im Ratten-Urin auf eine Beschädigung oder Zerstörung bestimmter Abschnitte der Niere hindeutete. In ihren Versuchen zeigte sich, daß Läsionen am proximalen Tubulus und an den Markpapillen zu Zunahmen der Urinkonzentrationen von Glucose und β -NAG sowie des Urinvolumens führten. ELLIS und PRICE (1975) konnten zeigen, daß β -NAG in der Papillenregion am aktivsten ist.

Untersuchungen zum Ausscheidungsmuster von β -NAG während sozialer Belastung liegen meines Wissens bisher nicht in der Literatur vor. Bei dominanten Spitzhörnchen nahm nicht nur die β -NAG-Urin-Konzentration während der Konfrontation um im Mittel 60% zu, sondern es erhöhte sich auch das morgendliche Urinvolumen und

die Glucose-Konzentration. Ob die Zunahme der β -NAG-Konzentration bei Spitzhörnchen, wie bei Ratten (GLEW et al. 1976; LEHIR et al. 1979) und beim Menschen (MARUHN et al. 1978), auf Nierenveränderungen beruht, kann hier nicht geklärt werden. Diese Hinweise könnten in einer histologischen Untersuchung weiterverfolgt werden.

Glucose ist das wichtigste Monosaccharid des Kohlenhydratstoffwechsels. Für die Säugerniere ist bekannt, daß Glucose glomerulär uneingeschränkt frei filtriert, tubulär aber fast vollständig wieder resorbiert wird. Die Glucoseresorption beruht auf einem sekundär aktiven Transport. Dabei wird der Glucosetransport mit dem Na^+ - Einstrom durch die Zellmembran gekoppelt. Bei Überschreitung einer Schwellenkonzentration von Glucose im Plasma (z.B. Mensch 10mmol/l) kann ein Teil der filtrierten Glucose tubulär nicht wieder resorbiert werden und erscheint im Endharn (Glucosurie). Generell besteht dann zwischen einer erhöhten Glucosekonzentration im Plasma und der Glucosekonzentration im Urin eine lineare Beziehung (HARTH 1980). Für Spitzhörnchen ist nicht bekannt, welches der Glucose-Carrier in der Niere ist und ob eine Schwellenkonzentration von Glucose im Plasma existiert.

v.HOLST (1985c) berichtete, daß bei dominanten Spitzhörnchen eine deutliche Konzentrationszunahme der Blutglucose vorlag. Die hier zum erstenmal durchgeführte Konzentrationsbestimmung im Urin zeigt, daß der Glucosegehalt während und nach einer sozialen Konfrontation bei Dominanten signifikant erhöht ist. Daraus könnte gefolgert werden, daß die erhöhte Glucosekonzentration im Urin auf die gestiegene Plasmakonzentration zurückzuführen ist. Eine vermehrte Bereitstellung von Glucose im Blut ist über die Wirkung von Katecholaminen auf den Stoffwechsel erklärbar. FUCHS

(1984) zeigte, daß sich bei dominanten Spitzhörnchen im Konfrontationsexperiment die Plasma-Noradrenalin-konzentration mehr als verdreifacht und sich die Adrenalinkonzentration verdoppelt. Beide Katecholamine fördern die Gluconeogenese in der Leber und den Glykogenabbau. Gleichzeitig ist durch die Katecholaminwirkung eine Hemmung der Insulinsekretion zu erwarten, die wiederum eine Zunahme in der Blutglucose zur Folge haben würde. Befunde zur Insulinkonzentration stehen noch aus.

Eine weitere Erklärung für die Konzentrationszunahme von Glucose im Urin wurde bereits im Rahmen der β -NAG Diskussion angesprochen.

In unseren Untersuchungen ergaben sich keine Hinweise auf ein Ansteigen der Glucosewerte bei subdominanten Spitzhörnchen. Im Blut (v.HOLST 1977, 1985c) und im Urin ist die Glucosekonzentration unter Kontroll- und Konfrontationsbedingungen gleich groß. Dazu ergänzen sich auch die Befunde von FUCHS (1984), daß bei unterlegenen Tieren kaum Änderungen in der Nordrenalinkonzentration des Plasmas, sondern lediglich Abnahmen in der Adrenalinkonzentration vorliegen.

Cholesterin kommt in den Plasmamembranen tierischer Zellen und in den Lipoproteinen des Blutplasmas vor. Es ist Ausgangspunkt für den Aufbau der Nebennierenrindenhormone (LABHART 1978). Der Cholesteringehalt des Plasmas setzt sich aus der endogenen Synthese und aus dem über die Nahrung zugeführten exogenen Cholesterin zusammen. Die Regulation der Biosynthese erfolgt u.a. über triglycerid- und kohlenhydratreiche Nahrung.

Normalerweise liegen nur geringe Mengen von Cholesterin im Urin vor (VELA und ACEVEDO 1969a,b). Dagegen steigt die Konzentration bei Erkrankungen der Niere, z.B. beim nephrotischen Syndrom (JÜNGST et al. 1980), an (weiterführende Literatur in JÜNGST et al. 1984).

v.HOLST (1987) berichtete, daß Spitzhörnchen vom submissiven Reaktionstyp signifikant reduzierte Triglyceridkonzentrationen im Blut aufwiesen. Die eigenen quantitativen Nahrungsverbrauchsmessungen zeigen, daß subdominante Spitzhörnchen ihre Pelletaufnahme, bezogen auf ihr aktuelles Körpergewicht, um im Mittel 25% reduzieren. Die mittlere Konzentrationsabnahme des Cholesterins im Urin betrug 27%. Daher könnte die Abnahme der Cholesterin-Ausscheidung, zumindest zum Teil, auf der reduzierten exogenen Cholesterinzufuhr über die Nahrung beruhen.

Eine generelle Parallelität zwischen Cholesterin- und Protein-Ausscheidung berichten BING und STARUP (1935) sowie NEUMAN et al. (1961). KLAHR et al. (1967) zeigten, daß nach einer Glucocorticoid-Therapie an Patienten, die ein nephrotisches Syndrom aufwiesen, die Urin-Cholesterinkonzentration stark gesenkt war. Gleichzeitig nahm bei diesen Patienten auch die Protein-Konzentration im Urin ab. Die Autoren führten diese Abnahmen auf Änderungen der glomerulären Filtrationsrate durch die Glucocorticoid-Therapie zurück. Da subdominante Spitzhörnchen im Konfrontationsexperiment eine reduzierte Cholesterin- und eine verringerte Proteinkonzentration im Urin besitzen, könnten diese Abnahmen durch die bei Subdominanten erhöhten Glucocorticoid-Werte (in den ersten Tagen der Konfrontation um etwa 50%; nach v.HOLST 1987) erklärt werden. Um diese Beziehung zu beweisen, müßte gezeigt werden, daß über eine exogene Zufuhr von Glucocorticoiden bei Spitzhörnchen eine Senkung der Cholesterin- und Protein-Ausscheidung möglich ist.

Proteine können bei Hunger im Rahmen der Gluconeogenese - in Form von glucogenen Aminosäuren - für den Betriebsstoffwechsel herangezogen werden. Da bei subdominanten Spitzhörnchen eine reduzierte Nahrungsaufnahme vorliegt (Kap.3.4), könnte eine solche Verwendung von Proteinen zu der im Urin und im Blut (v.HOLST 1977) verringerten Proteinkonzentration beigetragen haben.

Eine Proteinurie (erhöhte Ausscheidung von Proteinen im Urin), wie sie z.B als Reaktion auf Belastungssituationen für den Menschen gezeigt wurden (COYE und ROSANDICH 1960; CASTENFORS 1967; CAMPANACCI et al. 1981; POORTMANS 1985), konnte für Spitzhörnchen nicht festgestellt werden.

Harnstoff ist das wichtigste Endprodukt des Eiweißstoffwechsels. Der Bildungsort des Harnstoffs ist die Leber. Aufgrund des niedrigen Molekulargewichtes kann er gut durch Zellmembranen permeieren. In der Niere wird er glomerulär frei filtriert. Durch die Wasserresorption im proximalen Tubulus erfolgt eine Konzentrierung. Dies bewirkt ein transtubuläres Konzentrationsgefälle, das zu einer Teilretention des Harnstoffs durch Diffusion führt.

Dominante Tiere besaßen während und nach der Konfrontation eine signifikant erhöhte Harnstoffkonzentration im Urin. Dies könnte auf einen erhöhten Proteinstoffwechsel beruhen. In diesem Zusammenhang kann die von FUCHS (1984) für dominante Spitzhörnchen festgestellte erhöhte Plasma-Katecholaminkonzentration angeführt werden. Katecholamine können die proteolytische Aktivität fördern, aus der das Abbauprodukt Harnstoff resultiert. Bei subdominanten Tieren zeigten sich keine signifikanten Änderungen in der Urin-Harnstoffkonzentration.

Daß Spitzhörnchen einen hoch konzentrierten Urin besitzen, wurde bereits von MEIFORTH (1978) festgestellt. Die Autorin wies darauf hin, daß Spitzhörnchen eine etwa dreimal so große Futteraufnahme pro Tag haben als Ratten. Daher ist bei Spitzhörnchen die Ausscheidung von Elektrolyten höher. Der von MEIFORTH dokumentierte höchste osmotische Druck liegt bei 1300 milliosmol/kg H_2O ; dagegen liegen die von uns gemes-

senen Werte bei Einzelhaltung der Tiere sogar noch höher; im Mittel zwischen 1800 und 2000 milliosmol/kg H_2O . Der osmotische Druck des Urins nahm bei dominanten Tieren während der Konfrontation um im Mittel 300 milliosmol/kg H_2O zu. Dieser Anstieg ist möglicherweise auf die Zunahme osmotisch aktiver Teile wie Ca^{++} , Harnstoff, β -NAG und Glucose zurückzuführen. Der Rückgang im mittleren osmotischen Druck nach Konfrontationsende kann durch die Rückkehr der Glucose- und Ca^{++} -Konzentrationen auf die Ausgangswerte aus der Kontrollphase und zusätzlich durch die signifikante Konzentrationsabnahme von Na^+ begründet werden. Die Änderungen des osmotischen Drucks können damit durch quantitative Änderungen in den Konzentrationen von Urinbestandteilen erklärt werden. Derartige Änderungen in der Zusammensetzung des Urins können als Resultat homöostatischer Regulationsvorgänge verstanden werden. Diese Mechanismen werden wahrscheinlich durch eine Verschiebung der inneren Gleichgewichtslage tätig.

In der Kontrollphase hatten die Spitzhörnchen mit dem pH 6.5-6.8 einen leicht sauren Urin. Generell werden die aus dem Abbau von Proteinen stammenden Überschüsse an Anionen starker Säuren renal ausgeschieden. Aus Gründen der Elektroneutralität und um einen Verlust von Na^+ zu vermeiden, werden K^+ -Ionen ausgeschieden. Das geschieht über den Na^+/K^+ -Austauschmechanismus. Diese Vorgänge führen zu einem sauren Urin (HARTH 1980). Im Gegensatz zu dieser "acidotischen Stoffwechsellaage" wird bei überwiegend pflanzlicher Ernährung der Kationenüberschuß zusammen mit Bicarbonat ausgeschieden, was zu einem alkalischen Urin führt ("alkalotische Stoffwechsellaage").

Während den Konfrontationen zeigten dominante Spitzhörnchen eine signifikant erhöhte Harnacidität.

Da die Plasma-Katecholaminkonzentration bei dominanten Tieren erhöht ist (FUCHS 1984), könnte die daraus folgende erhöhte proteolytische Aktivität zu einem vermehrten Anfall von Anionen geführt haben. Die mit der Anionen-Ausscheidung assoziierte K^+ -Ausscheidung könnte die erhöhte Harnacidität erklären.

BERLINGER et al. (1951) stellten fest, daß bei Hunden eine vermehrte K^+ -Ausscheidung zu einem niedrigeren Urin-pH führt. Eine solche Beziehung wurde auch von KERSTEN und BRÄUNLICH (1968) für Ratten berichtet. Nach diesen Autoren geht einer K^+ -Sekretion im distalen Tubulus stets eine gesteigerte K -Ionenausscheidung voraus. Bei unseren Untersuchungen erhöhte sich die K^+ -Ausscheidung dominanter Spitzhörnchen; auch nahm ihr Na^+/K^+ -Quotient während der Konfrontation ab.

Nucleotide sind oft als Koenzyme am Stoffwechsel beteiligt. In der Nucleotidbiosynthese spielt der Aufbau ihrer Basen - Purine und Pyrimidine - eine wichtige Rolle. Beim Nucleotidabbau fallen wieder Purin- und Pyrimidinbasen an. Sie werden entweder zurückbehalten und erneut verwendet oder weiter abgebaut. Bei Säugern ist für den Menschen und den Menschenaffen Harnsäure das Endprodukt des Purinstoffwechsels. Bei anderen Säugern stellt Allantoin das Endprodukt dar (RHEINBERGER 1936; LEHNINGER 1979).

Die Konzentrationsabnahme von Harnsäure bei dominanten Spitzhörnchen während einer Konfrontation könnte damit erklärt werden, daß die Purine nicht vollständig abgebaut, sondern wiederverwendet werden. Diese Annahme wird durch die erhöhte Harnstoffausscheidung gestützt, da diese auf einen erhöhten Eiweißstoffwechsel, für den unter anderem Purine notwendig sind, hinweist.

Bei dominanten und bei subdominanten Tieren wurde eine erhöhte Abgabe des morgendlichen Spontanurins gemessen. In einer Reihe von Untersuchungen wurde an Tieren und am Menschen eine generelle Beziehung zwischen verschiedenen Belastungssituationen und erhöhter Diurese festgestellt (RYDIN und VERNEY 1938; KELSALL 1949; WOLF 1943; DUNBAR 1938). So konnte z.B. an Menschen, die Stressituationen ausgesetzt waren und Angstreaktionen zeigten, eine Zunahme des Urinvolumens um 200-500% gemessen werden (HINKLE et al. 1951).

Na^+ ist das wichtigste Kation des Extrazellulärraums, K^+ das des intrazellulären Raums. Beide spielen bei der Aufrechterhaltung des osmotischen Drucks eine Rolle. Außerdem steuern sie elektrische Vorgänge an Muskeln und Nerven und sind für die Erregbarkeit der Zelle unverzichtbar.

MEIFORTH (1978) gab für den Na^+/K^+ -Quotienten bei Spitzhörnchen einen Wert von 0.31 an. Ihren vergleichenden Untersuchungen zufolge ist der Quotient ähnlich dem von Ratten, aber viel kleiner (Faktor 20) als der von Hunden. Bei Einzelhaltung lagen die Quotienten unserer Spitzhörnchen (im Mittel 1.0 bis 1.7) höher als bei den Tieren von MEIFORTH. Da unsere Spitzhörnchen im Mittel 26.2g Pellets täglich zu sich nahmen und die Tiere von MEIFORTH im Mittel 24-25g Pellets, kann der Unterschied im Na^+/K^+ -Quotient nicht durch Unterschiede in der Nahrungsaufnahme erklärt werden.

Bei dominanten Spitzhörnchen verschob sich während der Konfrontation der Na^+/K^+ -Quotient um im Mittel 21% in Richtung auf das Kalium; d.h. es wurde verstärkt Na^+ retiniert. Dies kann nicht auf einen Einfluß des Mineralcorticoids Aldosteron zurückgeführt werden, da die Zunahme des Urinvolumens dazu im Widerspruch steht. Unter Einfluß von Aldosteron wäre zusätzlich eine verstärkte Wasserresorption zu erwarten gewesen. Aldosteron ist Bestandteil des Renin-Angiotensin-Aldosteron-Systems. Das in den juxtaglomerulären Zellen

der Niere produzierte Renin wird bei Stimulation β -adrenerger Rezeptoren in die Blutbahn abgegeben. Es initiiert die Bildung von Angiotensin II. Angiotensin II stimuliert die Freisetzung von Aldosteron in der Nebennierenrinde. Zusätzlich ist es das stärkste Vaso-konstringens des Körpers und bewirkt, wenn es vermehrt vorliegt, einen Anstieg des arteriellen Blutdrucks.

Bei subdominanten Tieren nahm die Na^+ -Konzentration im Urin zu. Der Na^+/K^+ -Quotient verschob sich um im Mittel 38% in Richtung des Na^+ . Das Urinvolumen nahm bei subdominanten Tieren ebenfalls zu. Hier könnten geringere Aldosteron-Konzentrationen vorgelegen haben. Es erscheint lohnend, in Zukunft parallel zu den Elektrolyt-Konzentrationen Aldosteron mitzubestimmen.

Calciumionen sind an der Muskelkontraktion beteiligt und besitzen eine antiphlogistische, antiallergische und abdichtende Wirkung auf die Gefäße. Sie wirken außerdem bei der Blutgerinnung mit. Nach einer renalen Filtration können sie unter Einfluß des Parathormons tubulär resorbiert werden. Für eine vermehrte Ca^{++} -Ausscheidung ist hingegen normalerweise Calcitonin verantwortlich.

Dominante Spitzhörnchen zeigen eine signifikante Zunahme der renalen Ca^{++} -Ausscheidung. STRAZULLO et al. (1983, 1986) führten Untersuchungen des menschlichen Urins durch. Sie zeigten, daß bei andauerndem Bluthochdruck vermehrt Calcium ausgeschieden wird. McCARRON (1982), RESNICK et al. (1983) und FOLSDOM et al. (1986) berichteten, daß bei Bluthochdruck der Plasmagehalt an Calciumionen reduziert war. HUARFNER et al. (1987) bestätigten eine Beziehung der verminderten Plasmakonzentration und der im Harn erhöhten Konzentration von Calciumionen zum Bluthochdruck. Sie erklärten die Veränderungen in der Calciumausscheidung

mit Änderungen in der tubulären Resorption von Calcium-
ionen.

Die bei dominanten Spitzhörnchen festgestellten Änderungen in der Calcium-Homöostase könnten daher mit der bei ihnen gemessenen Blutdruckerhöhung (FUCHS und AUE in Vorbereitung) in Beziehung stehen. In Zukunft bietet sich an, bei Spitzhörnchen auch die Ca^{++} -Plasma-Konzentration zu bestimmen. Es bleibt zu klären, ob es sich zwischen der Blutdruckerhöhung und der Ca^{++} -Konzentration um eine direkte oder indirekte Beziehung handelt; bzw. was Ursache und was Wirkung ist.

Wie bei der Verhaltensuntersuchung wurde auch für die Harninhaltsstoffe sowie für den Urin-pH und den osmotischen Druck geprüft, ob sich die in den verschiedenen Situationen als dominant erweisenden Tiere in ihren Ausgangswerten aus der Kontrollphase von den später unterlegenen unterschieden hatten.

Bei den Konfrontationen in einem neutralen Käfig dominierten Tiere, die im Vergleich zum Interaktionspartner eine geringere mittlere Protein- und eine höhere Glucosekonzentration im Urin aufgewiesen hatten. Dies traf für alle Neutralkonfrontationen zu. Diesen beiden Parametern kam somit der größte Vorhersagewert für das Erreichen der dominanten Position zu. Der Vorhersagewert der weiteren Urinparameter war geringer.

Prospektiv dominante Tiere lassen sich vor einem Interaktionsversuch, der in einem neutralen Käfig stattfindet, nicht nur über Verhaltensunterschiede (Kap.3.3.4), sondern auch über quantitative Unterschiede in der Zusammensetzung ihres Urins erkennen.

Bei Konfrontationen im Heimkäfig eines Interaktionspartners war eine Vorhersage von Dominanz über die Urinparameter nicht möglich. Unabhängig vom Urinstatus dominierten immer die Käfigbesitzer. Der gleiche Befund ergab sich auch aus der Verhaltensanalyse. Eine Erklärung dafür dürfte in der Bedeutung von Revierbesitz für Dominanz liegen (s. auch Diskussion 3.3.6.).

Für die Grenzkonfrontationen ergaben sich dagegen wieder relativ gute Vorhersagewerte für Dominanz. Eine höhere Cholesterinkonzentration und ein höherer osmotischer Druck des Urins können unter unseren Versuchsbedingungen als verlässlichste Vorhersage-Parameter herangezogen werden.

Analog zur Verhaltensanalyse zeigte sich, daß in Neutral- bzw. Grenzkonfrontationen eine Beziehung zwischen Tieren mit bestimmten Karnzusammensetzungen und Dominanz bestand. Da Verhaltensäußerungen eines Tieres dem Einfluß vieler endogener und exogener Faktoren unterliegen, wird hier nicht der Versuch gemacht, die gemessenen Urinparameter mit dem beobachteten Verhalten zu korrelieren.

3.6 Radiotelemetrische EEG-Registrierung

3.6.1 Implantation der Elektroden

Vier verhaltenscharakterisierten Tieren (Männchen 447, 742, 643, 734) wurden EEG-Elektroden implantiert:

Unter Narkose wurde ein im Durchmesser etwa 1cm großes Stück der Kopfhaut und das darunter liegende Bindegewebe entfernt. Der Schädelknochen wurde freigelegt. Mit einem Handbohrer wurden drei Löcher von 1mm im Durchmesser in die Schädeldecke gebohrt: 1.) für die Referenzelektrode im linken Os frontale, 2.) für die EEG-Elektrode über der rechten Hemisphäre, auf halber Strecke zwischen der Frontoparietalnaht und der Lambdanaht, 2mm lateral von der Sagittalnaht, und für 3.) eine EOG (Elektro-Okkulogramm)-Elektrode am oberen Rand der rechten Orbita (Abb.20).

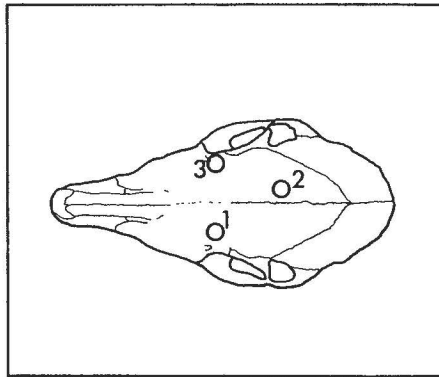


Abb.20. Spitzhörnchen-Schädel in Aufsicht. Position der Elektroden. 1 Referenzelektrode; 2 EEG-Elektrode; 3 EOG-Elektrode

Die Elektroden waren hartvergoldete Spezial-EEG-Schrauben (Fa. Decolletage, Grenchen, Schweiz) mit abgerundeter Spitze, um beim Eindrehen die Dura nicht zu verletzen. Die Positionierung der EEG-Schrauben entsprach der Anordnung zur Messung von Vertex-Potentialen an Menschen (KNIGHT et al. 1985) und an Ratten (JOHNEN 1987).

Jede Elektrode war über einen versilberten Kupferdraht mit einer vergoldeten Hohlschraube (Gewinderöhrchen) verbunden. Für die Lötstellen wurde Lötzinn mit 60% Sn-Gehalt benutzt. Diese Gewinderöhrchen dienten zur späteren Anbringung des Telemetriesenders auf dem Kopf. Für eine exakte Positionierung der Gewinderöhrchen wurden sie mit einer Montagelehre ausgerichtet, während sie mit Zahnzement (Paladur, Kulzer) festzementiert wurden. Nach Aushärtung des Zahnzements wurde eine Attrappe des Senders aufgeschraubt. Diese Attrappe blieb bis zum Versuchsbeginn befestigt.

Nach dem Eingriff wurden die Tiere in ihre Haltungskäfige zurückgesetzt und blieben unter tierärztlicher Beobachtung. Es traten keine postoperativen Komplikationen auf. Zwischen den Implantationen und dem Versuchsbeginn lagen mindestens 4 Wochen.

3.6.2 Haltung der Tiere

Aus anderen Untersuchungen ist bekannt, daß Metallteile im Käfig sich störend auf die Sendeleistung und Registrierung des Transmitters ausgewirkt hätten (JOHNEN, pers. Mitteilung). Daher wurden zwei spezielle Versuchskäfige angefertigt. Als Baumaterialien für den Käfig wurden nur Holz, Leim und Kunststoff verwendet. Die Käfigseiten und die Rückwände waren mit Holzplatten verkleidet, während die Vorderseiten, Decken und Böden mit einem Kunststoffmaschengitter bespannt wurden.

Jeder Käfig hatte zwei Abteile (70x60x90cm), die voneinander durch eine herausnehmbare Holzplatte getrennt waren. Die Abteile waren mit horizontal und diagonal orientierten Ästen sowie einem Schlafkasten ausgestattet. Pellets und Trinkwasser waren ad libitum vorhanden. Kot, Urin und Futterreste fielen durch das Käfigbodengitter auf Papierbahnen.

Zwei Wochen nach der Montur des Senders wurden die vier Versuchstiere einzeln in die Käfigabteile gesetzt.

3.6.3 Versuchsdurchführung

Der apparative Aufwand für eine EEG-Registrierung an frei beweglichen Tieren ist umfangreich und erfordert hohen technischen Aufwand. Am Institut für Biologie III, Abt. Zoophysiology, der Universität Tübingen konnten wir eine EEG-Registriereinrichtung für einen Monat benutzen. Die von Göttingen nach Tübingen gebrachten Spitzhörnchen waren in schallisolierten Räumen untergebracht. Aus Gründen der Versuchsplanung (Eingewöhnung, Kontrollphase, Grenzkonfrontation) und aufgrund der Nutzungszeit der Telemetrieanlage waren die Untersuchungen auf vier Tiere beschränkt.

Das EEG wurde mit einem FM/AM-Sender (Ruedin, 79T, Gewicht inklusive Batterie 2.8g, Abmessungen 19.5x16x6.3mm) aufgenommen. Mit einer Batterie kann dieser Sender 6 Tage ununterbrochen betrieben werden. Drei Standard-FM-Antennen empfangen das Signal des Senders. Gleichzeitig konnte die Ortsveränderung des Senders angemessen werden, so daß Informationen über die motorische Aktivität des Senderträgers geliefert wurden. Die vom Empfänger aufgenommenen EEG-Informationen wurden von 1 bis 30 Hz bandpaßgefiltert (Krohn-Hite 3550), auf einem Oszilloskopen dargestellt und auf einem Zweikanal-Thermoschreiber (Gould) aufgezeichnet. Für eine Frequenzauswertung wurde das EEG ausschnittsweise auf ein 8-Kanal-Magnetband (Schlumberger-Enertec) aufgezeichnet.

Nach einer Eingewöhnungszeit von 5 Tagen wurde in einer Kontrollphase das EEG vom ersten Versuchspaar (Männchen 447/643) parallel registriert. Diese Aufzeichnung umfaßte 5 Dunkelperioden (20.00-8.00 Uhr). Für eine Grenzkonfrontation wurde die Trennwand zwischen beiden Käfigabteilen für eine Stunde (9.00-10.00 Uhr) entfernt. Danach wurde eine Kunststoffgitterwand eingesetzt, durch die sich die Tiere sehen konnten. An fünf Tagen wurde dieses Gitter für eine Stunde entfernt. In den Nächten der Konfrontationsphase wurde das EEG beider Versuchstiere parallel registriert. Die Konfrontationsphase wurde durch das Einsetzen der Holzwand beendet.

Bei den beiden anderen Tieren (Männchen 742/734) wurde ebenfalls in 5 Nächten einer Kontrollphase das Schlafverhalten über das EEG registriert. Aufgrund eines technischen Defektes mußte die Registrierung nach der zweiten Konfrontationsnacht beendet werden. In einer dritten Konfrontation wurden EEG-Daten an Männchen 643 und 734 als Konfrontationspartner erhoben. Bei dieser Paarung wurde während drei Konfrontationsnächten registriert.

Nach Beendigung der Experimente wurde den Versuchstieren die Paladur-Schicht und die Elektroden unter Narkose entfernt. Die Wunden schlossen sich bei allen Tieren vollständig und komplikationslos.

3.6.4 Auswertung

Neben der Amplituden- und Frequenzbeurteilung des EEGs wurde auch das Auftreten von motorischen Aktivitäten und deren Zugehörigkeit zu bestimmten EEG-Phasen untersucht. Die EEG-Phasen wurden in ihrer Dauer und in der Häufigkeit ihres Auftretens pro Nacht charakterisiert. Weiterhin wurden Änderungen im Auftreten von Schlaf- und Wachphasen in der Konfrontationsphase

gegenüber der Kontrollphase bei dominanten bzw. subdominanten Tieren analysiert. Es wurde auch untersucht, wann Schlaf- und Wachphasen auftraten und ob sich in der Konfrontationsphase Änderungen ergaben. Für die Kontrollphase wurde geprüft, ob vor den Konfrontationsexperimenten zwischen den späteren dominanten und subdominanten Tieren Unterschiede im Schlafverhalten bestanden hatten.

3.6.5 Charakterisierung von Wach- und Schlafphasen

BERGER und WALKER (1972) beschreiben für Spitzhörnchen der Art Tupaia glis vier unterscheidbare EEG-Phasen und machen Angaben über deren Amplitude und Frequenz. Es handelt sich dabei um Leichtschlaf (Light-Slow-Wave-Sleep=LSWS)-, Tiefschlaf (Deep-Slow-Wave-Sleep=DSWS)-, REM (Rapid-Eye-Movement)- und Wachphasen:

- Wachphase: Das Tier ist entweder motorisch aktiv oder es befindet sich in Ruhe; die Augen sind geöffnet. Die Amplitude des kortikalen EEGs ist $< 100\mu\text{V}$; es besitzt eine hohe Frequenz ($> 12\text{cps}$; counts per second) und niedrigere theta-Aktivitäten ($4-7\text{cps}$). Es treten außerdem phasische und tonische Aktivitäten im Elektromyogramm (EMG) auf.

- Leichtschlaf (light slow wave sleep=LSWS): Das EEG hat eine höhere Amplitude ($> 100\mu\text{V}$) als in der Wachphase. Die tonischen EMG-Aktivitäten sind reduziert, die Frequenz beträgt $< 10\text{cps}$; das Tier ist motorisch inaktiv.

- Tiefschlaf (deep slow wave sleep=DSWS): Die EEG-Amplitude ist $> 200\mu\text{V}$; das kortikale EEG hat eine geringe Frequenz ($2-4\text{cps}$). EMG-Aktivitäten treten kaum auf.

- REM-Schlaf: cortikales EEG mit niedriger Amplitude (wie in der Wachphase). Hohe tonische und phasische EMG-Aktivität (manchmal höher als in der Wachphase), aber im Gegensatz zur Wachphase cortikale phasische Potentiale.

In den vorliegenden Versuchen stellten die Ableitungen beider Elektroden eine Mischregistrierung dar. Die Orbitaelektrode, die ein EMG der Lid-Muskeln registrieren sollte, lieferte ein cortikales EEG, das manchmal durch ein EMG überlagert war. Die Elektrode für das cortikale EEG wurde mitunter durch EMGs gestört. Trotz dieser Einschränkungen ließen sich bei den Tieren vier Phasen mit unterschiedlich hoher Amplitude erkennen (Tab.24).

	♂ 447	♂ 643	♂ 734	♂ 742
EEG-Phase I	330 $\pm$ 10	170 $\pm$ 20	170 $\pm$ 30	200 $\pm$ 0
II	160 $\pm$ 20	100 $\pm$ 0	130 $\pm$ 10	110 $\pm$ 20
III	90 $\pm$ 5	70 $\pm$ 5	90 $\pm$ 20	80 $\pm$ 20
IV	55 $\pm$ 5	30 $\pm$ 10	65 $\pm$ 20	55 $\pm$ 10

Tab.24. Amplituden (μ V) der vier EEG-Phasen bei den Versuchstieren. Mittelwerte und Standardabweichungen aus den Einzelwerten (n=30).

Diese Phasen können nach BERGER und WALKER (1972) folgendermaßen charakterisiert und interpretiert werden:

I) Wachsein mit Aktivität: Während dieser EEG-Phase werden motorische Aktivitäten des Tieres im Schlafkasten registriert. Die EEG-Amplitude schwankt im Mittel von 170 bis 330 μ V. Die im Vergleich zu BERGER

und WALKER (1972) höhere Amplitude beruht auf der Mischregistrierung von cortikalem EEG und überlagernden tonischen und phasischen EMG-Aktivitäten. Das Frequenzspektrum zeigt ein Maximum zwischen 6 und 10 Hz (Abb.21).

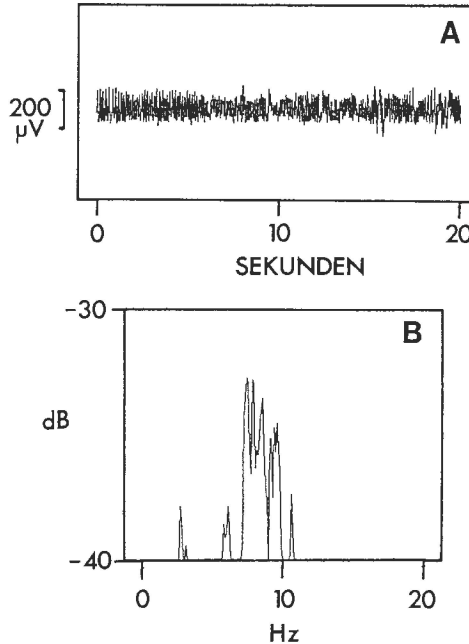


Abb.21. Wach und motorisch aktiv

A: 20-Sekunden-Ausschnitt der Originalregistrierung.

B: Frequenzanalyse. Maximum bei etwa 7 bis 10 Hz.

Die Amplituden- und Frequenzanalyse zeigt, daß in dieser EEG-Phase sowohl Theta-Anteile enthalten waren, die eine Frequenz von 4 bis 7 Hz hatten, als auch Alpha-Anteile, deren Frequenz 8 bis 13 Hz umfaßte (die Beurteilung der EEG-Wellenformen erfolgte in einer

separaten Untersuchung, deren Befunde hier nicht graphisch dargestellt sind; JOHNNEN, pers. Mitteilung).

Es handelt es sich bei dieser EEG-Phase um eine Wachphase, in der das Tier motorische Aktivitäten zeigt. Dabei ist die normalerweise niedrige EEG-Amplitude von mitregistrierten EMG-Aktivitäten überlagert.

II) Tiefschlaf: Die Amplituden des corticalen EEGs schwanken im Mittel zwischen 100 bis 160 μV und liegen damit niedriger als bei BERGER und WALKER (1972); Bewegungsaktivitäten werden nicht, tonische und phasische EMG-Aktivitäten kaum registriert. Das Frequenzmaximum liegt zwischen 0.5 und 5 Hz (Abb.22). Delta-Wellen sind die vorherrschende Wellenform.

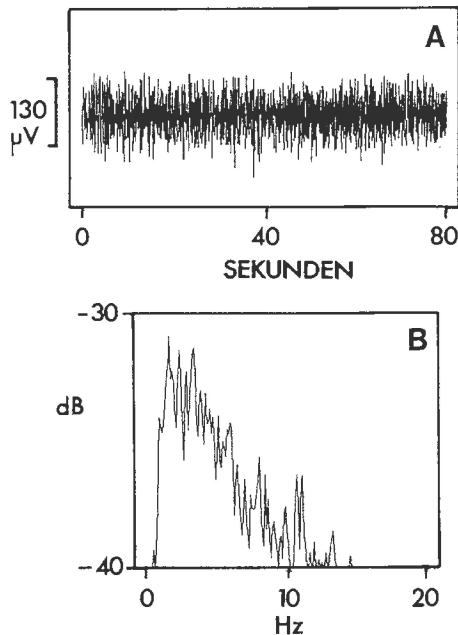


Abb.22. Tiefschlaf

A: 80-Sekunden-Ausschnitt der Originalregistrierung.

B: Frequenzanalyse. Maximum zwischen 0.5 und 5 Hz.

Diese Phase, die die höchste meßbare cortikale EEG-Amplitude aufweist und dabei nicht von EMG-Aktivitäten überlagert wird, ist eine Tiefschlafphase.

III) Leichtschlaf: Es werden Amplituden von 70 bis 90 μV des corticalen EEGs registriert, jedoch keine motorischen Aktivitäten und eine nur geringe tonische EMG-Aktivität. Wiederum ist die Amplitude etwas geringer als bei BERGER und WALKER (1972). Die Frequenzen des EEGs streuen stark. Ihre Maxima liegen zwischen 0.5 und ca. 4 Hz (Abb.23). Delta-Wellen sind die in dieser EEG-Registrierung vorherrschende Wellenform; es treten auch Theta-Wellen auf.

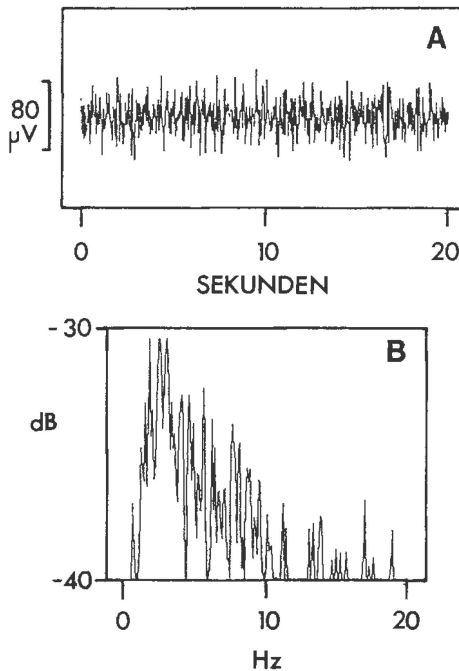


Abb.23. Leichtschlaf

A: 20-Sekunden-Ausschnitt der Originalregistrierung.

B: Frequenzanalyse. Breite Frequenzverteilung. Maxima treten zwischen 0.5 und etwa 4 Hz auf.

IV) Wachsein ohne Aktivität: In diesen Phasen finden sich Amplituden von 30 bis 65 μ V des corticalen EEGs sowie keine phasische und tonische EMG-Aktivität und keine Bewegungsregistrierung. Abb.24 zeigt den Übergang ($\downarrow$) von einer Tiefschlafphase zu einer Wachphase ohne Aktivität. Deutlich zeigt sich der Wechsel von den hochamplitudigen Wellen der Tiefschlafphase zur niederamplitudigen Wachphase ohne Aktivität. Die Wachphase ohne Aktivität enthält Alpha-Anteile zwischen 8 und 13 Hz und nahezu keine Delta-Wellen.

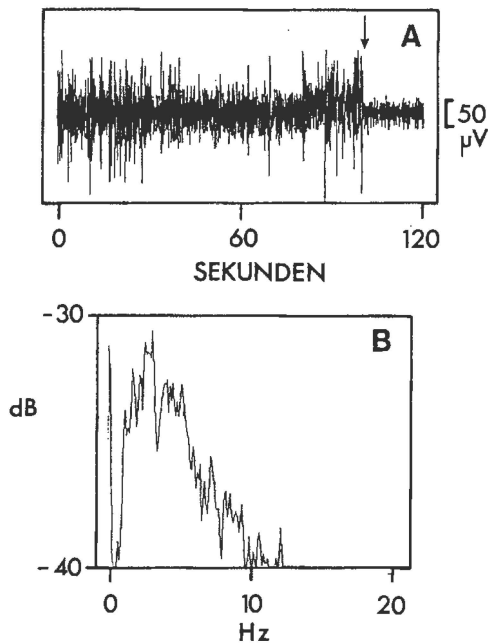


Abb.24. Übergang ($\downarrow$) von Tiefschlaf in Wachsein ohne Aktivität.

A: 120-Sekunden-Ausschnitt der Originalregistrierung.

B: Frequenzanalyse.

REM-Phasen waren nicht zu erfassen. Dies wäre nur über eine getrennte Registrierung von EDG und EEG möglich gewesen.

3.6.6 Prozentuales Auftreten von Schlaf- und Wachphasen, Häufigkeit und Dauer in den Nächten der Kontroll- und Konfrontationsphase

Tab.25 (Anhang) zeigt das prozentuale Auftreten der unterschiedenen Phasen pro Nacht bei Konfrontation im Vergleich zur Kontrollphase. Bei den beiden dominanten Tieren (Männchen 447,734) zeigte sich eine Zunahme des Leichtschlafs auf Kosten des "Wachseins mit Aktivität" (♂734) bzw. des Tiefschlafs (♂447).

Bei beiden subdominanten Tiere traten gegenüber der Kontrollphase gleiche Veränderungen auf im:

- Wachsein ohne Aktivität: In den Nächten der Konfrontation zeigten die Männchen 643 und 742 eine signifikante Zunahme. Bei ♂643 erhöhte sich die Phase von im Mittel 12.5% auf 63.1%. Das bedeutet, daß dieses subdominante Tier während der Konfrontation mehr als die Hälfte der Nacht wach gewesen war. Bei ♂742 erhöhte sich das "Wachsein ohne Aktivität" von im Mittel 15.5% auf 29.1%, d.h. auf fast ein Drittel der Nacht.

- Leichtschlaf: Beide Tiere zeigten eine signifikante Abnahme. Bei ♂643 nahm der Leichtschlaf von im Mittel 52.7% (Kontrollphase) auf 18.2% (Konfrontation) ab; bei ♂742 von im Mittel 58.6% auf 36.5%.

Beide Subdominanten verbrachten somit während der Konfrontation nachts weniger Zeit im Leichtschlaf und waren eine längere Zeit wach, ohne dabei motorisch aktiv zu sein.

Diese Änderungen könnten entweder dadurch bedingt gewesen sein, daß die einzelnen Schlaf- und Wachphasen länger oder kürzer wurden, oder dadurch, daß gleichlange Phasen häufiger oder seltener auftraten. Auch diese Frage wurde geprüft.

Die beiden Subdominanten zeigten in den Nächten der Konfrontation signifikant längere "Wachphasen ohne Aktivität" (Tab.26, Anhang).

Die Reduzierung des Leichtschlafs der Subdominanten war weniger durch eine Verkürzung der Phasendauer (Tab.26, Anhang), als vielmehr dadurch bedingt, daß weniger Leichtschlafphasen auftraten (Tab.27, Anhang).

Die Verlängerung des Leichtschlafs der Dominanten beruhte möglicherweise eher auf einer Zunahme in der Phasendauer (Tab.26, Anhang, der Unterschied in der Phasendauer ist jedoch nicht signifikant).

3.6.7 Zeitliches Auftreten der Wach- und Schlafphasen in den Nächten der Kontroll- und Konfrontationsphase

Das Auftreten der vier EEG-Phasen wurde für das erste, das zweite und das letzte Drittel der Nacht getrennt berechnet (Abb.25).

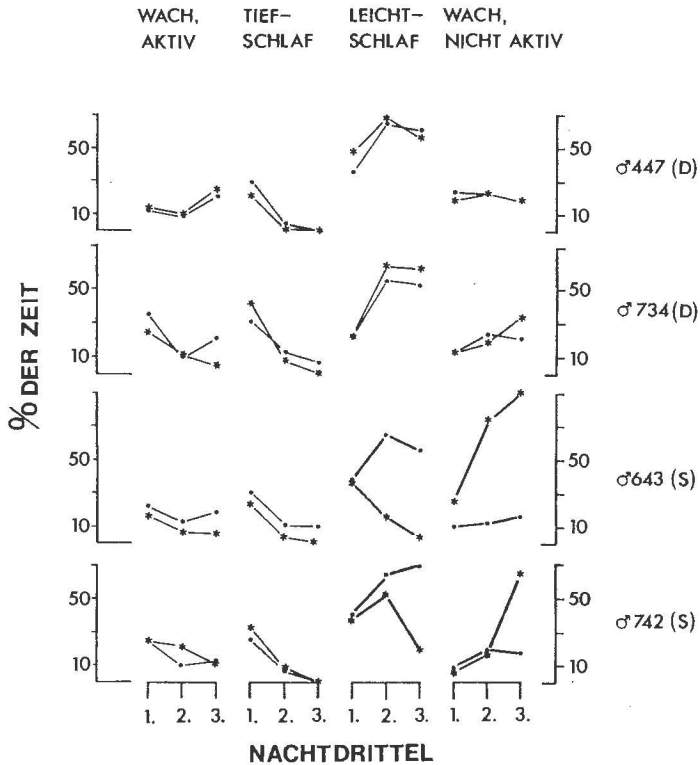


Abb. 25. Auftreten der Wach- und Schlafphasen in jedem Nachtdrittel. Für jedes Tier sind dessen Mittelwerte aus den Nächten der Kontroll-(•—•) und Konfrontationsphase (*—*) angegeben. (D)ominant; (S)ubdominant.

In den Nächten der Kontrollphase kam bei allen vier Tieren das "Wachsein mit Aktivität" am wenigsten im zweiten Nachtdrittel vor. In diesem Nachtdrittel

zeigten alle Tiere vorherrschend Leichtschlaf-Phasen. Tiefschlaf-Phasen traten hauptsächlich im ersten und zweiten Nachtdrittel auf.

In den Konfrontationsnächten zeigten sich weder bei den dominanten (Männchen 447, 734), noch bei den subdominanten Tieren (Männchen 643, 742) große Änderungen im zeitlichen Auftreten des "Wachseins mit Aktivität" und des Tiefschlafs gegenüber der Kontrollphase. Dagegen gab es Änderungen im Auftreten des Leichtschlafs und des "Wachseins ohne Aktivität". Während bei den Dominanten die zeitliche Verteilung dieser beiden Phasen im Vergleich zur Kontrollphase fast unverändert blieb, zeigten beide Subdominante die starken Abnahmen im Leichtschlaf im letzten Nachtdrittel. Parallel dazu nahm bei Subdominanten das "Wachsein ohne Aktivität" im letzten Nachtdrittel deutlich zu. ♂ 643 zeigte derartige Veränderungen auch schon im zweiten Nachtdrittel.

3.6.8 Unterschiede im Auftreten von Wach- und Schlafphasen, die zwischen dominanten und subdominanten Tieren bereits in den Nächten der Kontrollphase bestanden

Zwischen den späteren Dominanten und den Subdominanten hatte in den Nächten der Kontrollphase kein signifikanter Unterschied im prozentualen Auftreten von "Wachsein mit Aktivität", von Leichtschlaf und von Tiefschlaf bestanden. Dagegen hatten die Dominanten signifikant mehr "Wachsein ohne Aktivität" gezeigt (Tab.28).

Die Subdominanten hatten länger dauernde Wachphasen mit Aktivität und längere Leichtschlaf-Phasen (Tab.29) gehabt. Dominante zeigten im Mittel etwas längere Tiefschlaf-Phasen.

	Wachsein mit Aktivität	Wachsein ohne Aktivität	Leichtschlaf	Tiefschlaf
Dominante	16.9 $\pm$ 5.2	20.1 $\pm$ 5.3	49.7 $\pm$ 8.3	13.1 $\pm$ 4.1
Subdominante	16.4 $\pm$ 3.7	14 $\pm$ 5.8	55.6 $\pm$ 7.3	13.8 $\pm$ 7.8
p	n. s.	0.05	n. s.	n. s.

Tab.28. Kontrollphase: Prozentuales Auftreten der EEG-Phasen bei Dominanten und Subdominanten pro Nacht (n=10 Nächte). $\bar{x} \pm SD$. Unterschied Dominante-Subdominante. n.s.=nicht signifikant.

	Wachsein mit Aktivität	Wachsein ohne Aktivität	Leichtschlaf	Tiefschlaf
Dominante	3.2 $\pm$ 3.9 (219)	4.7 $\pm$ 3.3 (306)	9.6 $\pm$ 6.2 (358)	11.2 $\pm$ 6.8 (84)
Subdominante	6 $\pm$ 6.7 (148)	4.6 $\pm$ 3.2 (215)	14.1 $\pm$ 10.9 (238)	9.9 $\pm$ 8.4 (100)
p	0.001	n. s.	0.001	n. s.

Tab.29. Kontrollphase: Dauer der Phasen (min) bei Dominanten und Subdominanten. (n)=Phasenanzahl. $\bar{x} \pm SD$. Unterschied Dominante-Subdominante; n.s.=nicht signifikant.

Bei den Dominanten traten signifikant häufiger Leichtschlaf- und "Wachsein ohne Aktivität"-Phasen auf (Tab.30).

	Wachsein mit Aktivität	Wachsein ohne Aktivität	Leichtschlaf	Tiefschlaf
Dominante	22.2 $\pm$ 9.9	30.6 $\pm$ 7.8	37.5 $\pm$ 8.2	8.4 $\pm$ 3.8
Subdominante	15.0 $\pm$ 4.7	21.5 $\pm$ 6.0	28.4 $\pm$ 6.2	10.0 $\pm$ 5.1
p	n. s.	0.01	0.02	n. s.

Tab.30. Kontrollphase: Häufigkeit der Phasen bei Dominanten und Subdominanten pro Nacht (n=5). $\bar{x} \pm SD$. Unterschied Dominante-Subdominante; n.s.=nicht signifikant.

3.6.9. Diskussion

Die während der Nacht gemessenen EEG-Phasen von Tupaia belangeri liegen in ihrer Amplitude und ihrer Frequenz (bis auf die von EMGs Überlagerte Wachphase mit Aktivität) etwas niedriger als die von BERGER und WALKER (1972) für Tupaia glis beschriebenen. Ob diese Unterschiede gerätebedingt waren, oder ob es sich dabei um einen Artunterschied handelt, ist nicht bekannt. Es zeigt sich, daß Spitzhörnchen in der Nacht normalerweise nicht durchgehend schlafen, sondern immer wieder wach werden. Mit Hilfe einer Infrarotkamera konnte WEIGOLD (1979) Spitzhörnchen während dieser Phasen beobachten. Die Tiere putzten ihren Bauch und Schwanz, wechselten ihre Körperlage und legten sich nach mehrmaligem Drehen um die eigene Achse wieder zur Ruhe. Derartige Aktivitäten wurden an den Tieren der Kolonie des Deutschen Primatenzentrums auch von KURRE (pers. Mitteilung) beobachtet. Anhand der EEG- und Aktivitätsmessungen war es möglich, Wachphasen mit und ohne motorische Aktivität sowie Leicht- und Tiefschlafphasen voneinander zu unterscheiden.

Die Tiere, die sich während der Konfrontation als dominant erwiesen, hatten in der Kontrollphase signifikant mehr "Wachsein ohne Aktivität" als die später subdominanten gezeigt. Damit scheint sich für die Vorhersage von Dominanz bei einer Grenzkonfrontation ein weiteres Kriterium zu ergeben. Der hier nur ange-deutete prognostische Wert müßte in einer breiteren Untersuchung verifiziert werden.

Die vorliegenden Ergebnisse sind offenbar die ersten Untersuchungen an einem Säugetier (Mensch ausgeschlossen), die die Konsequenzen von sozialen Belastungssituationen auf das Schlafverhalten aufzeigen.

In den Nächten einer sozialen Konfrontation zeigten subdominante Spitzhörnchen Schlafverluste. Ihr Leichtschlaf war signifikant reduziert, und sie waren vermehrt wach, ohne dabei motorisch aktiv zu werden. Diese Reaktionen waren im zweiten und vor allem im letzte Nachtdrittel stark ausgeprägt.

Da entsprechende tierexperimentelle Untersuchungen fehlen, werden im folgenden Befunde am Menschen ange-führt und vergleichend diskutiert. HORNE (1978) fand eine Beziehung zwischen psychischer Belastung beim Menschen, erhöhter Katecholamin-Konzentration und Schlafverlusten. DAVIDSON et al. (1987) konnten ebenfalls zeigen, daß Schlafverluste beim Menschen während psychischer Belastungen zusammen mit einer erhöhten Katecholamin-Ausscheidung auftraten. Sowohl am Tag wie in der Nacht war die Katecholamin-Konzentration im Urin ihrer Probanden gegenüber dem einer Kontrollgruppe erhöht. Sie folgerten daraus, daß psychische Belastungen zu einer gesteigerten Sympathikus-Aktivität geführt hatten, durch die vermehrt Noradrenalin freigesetzt worden war. Eine höhere Noradrenalin-Konzentration korrelierte mit häufigerem und leichterem Aufwachen. Wiedereinschlaf-Probleme führten sie auf die erhöhte Adrenalin-Freisetzung aus der Nebenniere und

damit auf einen generell erhöhten "arousal"-Zustand zurück. Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen einem erhöhten "arousal" und Schlafproblemen geben auch andere Autoren (z.B. MONROE 1967; KOPIN 1968; WEITZMAN 1969; OSWALD et al. 1975; BORKOVEC und WEERTS 1976; LEIGH und RIESER 1980; HAURI et al. 1981).

Aus den Untersuchungen von v.HOLSTI et al. (1983) ist bekannt, daß im Konfrontationsexperiment subdominante Spitzhörnchen eine erhöhte Sympathikusaktivität besitzen. Bei ihnen ist auch die Katecholamin-Konzentration im Urin erhöht (FUCHS, pers. Mitteilung). So könnten die Schlafverluste bei subdominanten Spitzhörnchen auf deren erhöhter Sympathikus-Aktivität beruht haben.

Dies ergänzt das bisherige Bild von verhaltensphysiologischen Reaktionen auf eine chronische soziale Belastung. Der vermehrte nächtliche Sauerstoffverbrauch (FUCHS und KLEINKNECHT 1986), die erhöhte Herzfrequenz (STÖHR 1982), der verkürzte Leichtschlaf und das verlängerte Wachsein weisen zusammengenommen auf einen erhöhten "arousal"-Zustand während den Nächten einer Konfrontation hin.

Bei dominanten Tieren ergaben sich dagegen weder eine veränderte metabolische Aktivität, noch gemeinsame signifikante Änderungen in den nächtlichen Wach- und Schlafphasen.

3.7 Respiratorische Wasserabgabe während der Nacht

Unterlegene Tupaia belangeri zeigen bei anhaltender sozialer Belastung Änderungen des sonst streng circadianen Musters der Herzfrequenz. Ihre Herzfrequenz steigt um etwa 100% an und bleibt nachts genauso hoch wie am Tag (STOHR 1982). Während den Phasen mit Gewichtsverlust ist nachts auch der Sauerstoffverbrauch subdominanter Tiere erhöht (FUCHS und KLEINKNECHT 1986). Die Vermutung lag nahe, daß neben den in Kap.3.4 beschriebenen Reduzierungen der Nahrungs- und Wasseraufnahme auch eine erhöhte Stoffwechselaktivität und ein Verlust an Körperwasser zum Gewichtsverlust unterlegener Tiere beiträgt. Bisher wurden für Spitzhörnchen gesicherte Beziehungen zwischen Stoffwechselaktivität und Körpergewicht nicht bekannt.

Ein anerkannter Parameter für die Messung der Stoffwechselaktivität ist der Sauerstoffverbrauch (WEIGOLD 1979; ULMER 1980). Da eine Messung des O_2 -Verbrauchs methodische Probleme mit sich bringt (z.B. Einsperren der Tiere in eine Stoffwechselküvette, großer apparativer Aufwand), wurde nach einem Parameter gesucht, der einfach zu erfassen ist und die Tiere dabei in ihrer Bewegungsfreiheit nicht eingeschränkt.

Es wurde von der Annahme ausgegangen, daß relative Veränderungen in der Stoffwechselaktivität eines Tieres über die respiratorische Wasserabgabe erfaßt werden können. Die Annahme beruht auf folgender Überlegung: Sauerstoffverbrauch und Stoffwechselaktivität sind proportional. Die Sauerstoffaufnahme ist umso höher, je größer die Atemaktivität ist. Eine verstärkte Atmung erfolgt unter anderem als Anpassung an die Stoffwechselbedürfnisse des Organismus (THEWS 1980). Eine Ausnahme stellt z.B. das Hecheln dar, welches aber bei Spitzhörnchen nach eigenen Beobachtungen nicht auftritt. Die Wasserabgabe der Atemwege und der Lunge steht in Beziehung zur Atemfrequenz (RIESENFELD et al. 1987). Bei der Atmung wird mit der Ausatemungsluft Körperwasser

abgegeben, wenn die Umgebungsluftfeuchte weniger als 100% beträgt. Über die Erfassung der ausgeatmeten Feuchte sind keine direkten Berechnungen des Energieumsatzes eines Tieres möglich. Voraussetzung für eine Messung der respiratorischen Wasserabgabe ist, daß sich das Tier in einem relativ kleinen Raum aufhält, in dem Luftfeuchteänderungen, die durch die abgegebene Atemfeuchte verursacht werden, gut meßbar sind. In Vorversuchen zeigte sich, daß dies in den Schlafkästen der Tiere möglich war. Kam ein Tier in seinen Schlafkasten, so stieg die Luftfeuchte im Kasten sprunghaft an; verließ es seinen Kasten wieder, ging die Luftfeuchte relativ schnell wieder auf den Ausgangswert zurück. Es wurde angenommen, daß der Anstieg auf der Atemfeuchte und nicht auf Körperfeuchte beruhte. Erfahrungen im Umgang mit den Tieren sowie Kontrollen während der späteren Versuche zeigten, daß die Tiere nicht in ihre Schlafkästen urinierten. Als Ausgangswert wird die relative Luftfeuchte bezeichnet, die im leeren Schlafkasten herrschte. Dieser Ausgangswert stimmte mit der Luftfeuchte im Tierraum überein. In der Zeit, in der sich ein Tier im Schlafkasten aufhielt (das Tier war nicht eingesperrt), stieg die Temperatur nur um 1 bis 2°C an. Ein Temperatureinfluß auf die Luftfeuchte konnte daher vernachlässigt werden. Da Spitzhörnchen sich normalerweise nur nachts in ihren Schlafkästen aufhalten und diese kurz vor Beginn der Lichtphase verlassen, wurden die Messungen der respiratorischen Wasserabgabe nur in der Nacht durchgeführt.

3.7.1 Methode

Zur Bestimmung der nächtlichen respiratorischen Wasserabgabe von sechs Tieren (Tab.1, Anhang) in einer Kontrollphase (fünf bzw. sechs Nächte) und während einer Heimkonfrontation (fünf bzw. sechs Nächte) wurde ein elektronisches Feuchtemeßgerät (Hygro-Mess-Digital-Transmitter Typ K41, Panametrics GmbH) verwendet.

Durch eine Öffnung in einer Seitenwand des Schlafkastens wurde der Feuchte-Sensor (Typ PMQ1) eingeführt. Der Meßumformer maß die tatsächliche relative Feuchte direkt. Dabei betrug der Temperaturfehler der Feuchtemessung $\pm 0.01\%$ relative Luftfeuchte/ $^{\circ}\text{C}$, die Linearität der Elektronik/Feuchte $\pm 1\%$ relative Luftfeuchte (Hersteller-Angaben). Die Meßwerte wurden in Gleichstromsignale umgeformt und auf einen Schreiber ausgegeben. Die Werte wurden dabei in Prozent rel. Luftfeuchte angegeben. Die erhaltenen Feuchte-Kurven wurden wie folgt ausgewertet: Über die ganze Nacht wurde in 5-Minuten-Intervallen die Zunahme der relativen Luftfeuchte innerhalb des Schlafkastens gegenüber dem Ausgangswert bei unbenutztem Schlafkasten bestimmt.

Da für die Feuchtemessungen nur ein Gerät zur Verfügung stand, wurden für ein Konfrontationspaar zwei Konfrontationen mit jeweils einer Messung durchgeführt. Beim ersten Versuch wurden die Kontroll- und Konfrontationswerte des "Heimtieres" erfaßt, beim zweiten Versuch die Daten des "Eindringlings".

3.7.2 Kontrollphase und Grenzkonfrontation

Kontrollphase

Abb.26 zeigt die mittlere Luftfeuchtezunahme, die in den Schlafkästen der Versuchstiere in den Nächten der Kontrollphase gemessen wurde.

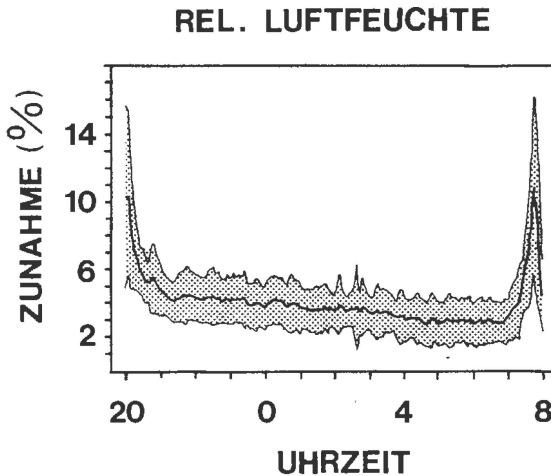


Abb.26. Kontrollphase: Luftfeuchteprofil im Schlafkassen während der Nacht. Angegeben ist die Zunahme der relativen Luftfeuchte (%) gegenüber dem Ausgangswert bei leerem Schlafkassen (=0%). In fünf Minuten-Intervallen sind die Mittelwerte aus 34 Nächten von sechs Tieren dargestellt. Die Standardabweichung ist als Umhüllende angegeben. Beginn der Nacht 20.00 Uhr, Ende 8.00 Uhr.

Das Feuchteprofil aus der Kontrollphase läßt sich wie folgt beschreiben:

Nachdem die Tiere um 20.00 Uhr ihre Schlafkästen aufgesucht hatten, stieg die Luftfeuchte innerhalb des Schlafkastens um im Mittel 10.3% an. Danach zeigte sich eine langsame, aber kontinuierliche Abnahme der Luftfeuchte über die gesamte Nacht. Diese Abnahme wurde immer wieder durch kleine Anstiege unterbrochen. In der 9. bis 11. Nachtstunde (4.00 bis 7.00 Uhr) traten die niedrigsten Werte im Feuchteprofil auf. Eine dreiviertel Stunde vor Ende der Dunkelphase stieg die Luftfeuchte im Schlafkasten um im Mittel 10.9% an. Kurz vor Beginn der Lichtphase fiel die Luftfeuchte wieder ab.

Tab.31 zeigt den mittleren Luftfeuchteanstieg für jedes Tier in den Nächten der Kontroll- und Konfrontationsphase. In der Kontrollphase gab es über die ganze Nacht im Mittel eine Luftfeuchteerhöhung von 3.9 (♂ 729) bis 4.3% (♂ 928).

	Kontrolle	Konfrontation	p
Dominante			
♂ 729	3.9 $\pm$ 2 (870)	3.7 $\pm$ 2.2 (870)	n. s.
♂ 659	4.2 $\pm$ 2 (870)	4.3 $\pm$ 1.8 (870)	n. s.
♂ 742	4.1 $\pm$ 2.5 (725)	3.9 $\pm$ 2.3 (725)	n. s.
Subdominante			
♂ 928	4.3 $\pm$ 2.7 (870)	6.4 $\pm$ 3.8 (870)	0.001
♂ 894	3.9 $\pm$ 1.9 (870)	4.9 $\pm$ 1.7 (870)	0.001
♂ 643	4 $\pm$ 2 (725)	5.8 $\pm$ 1.5 (725)	0.001

Tab.31. Kontrollphase und Konfrontation: Vergleich der Zunahmen in der relativen Luftfeuchte ($\bar{x} \pm SD$, in %) im Schlafkasten während der Nacht. Signifikante Unterschiede sind angegeben. (n)=Anzahl der Meßwerte. n.s.=nicht signifikant.

Konfrontation

Tab.31 zeigt, daß bei Dominanten in den Nächten der Konfrontation im Vergleich zur Kontrollphase keine signifikanten Luftfeuchteänderungen auftraten. Dagegen gab es bei den drei subdominanten Tieren signifikant höhere Feuchtwerte in den Nächten einer Konfrontation als in der Kontrollphase. Bei ♂ 928 erhöhte sich die Luftfeuchte um im Mittel 48%, bei ♂ 894 um 25% und bei ♂ 643 um 45%.

Abb.27 zeigt exemplarisch das bei ♂ 643 während der Konfrontationsnächte im Schlafkasten gemessene Feuchteprofil im Vergleich zu dem individuellen Feuchteprofil aus der Kontrollphase.

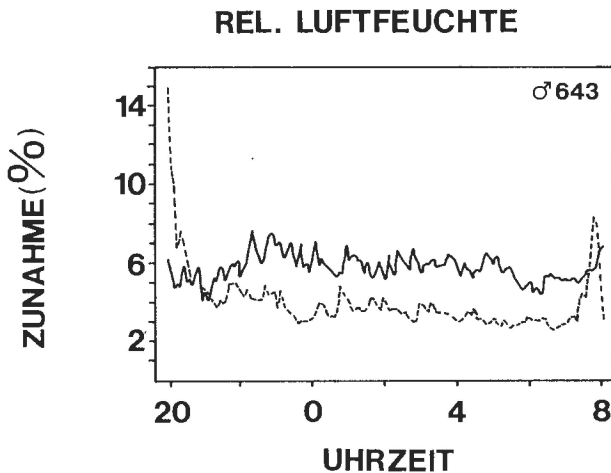


Abb.27. Luftfeuchteprofile von ♂ 643: In 5-Minuten-Intervallen ist der Mittelwert aus fünf Kontroll- (-----) und fünf Konfrontationsnächten (—) angegeben. In der Konfrontation war ♂ 643 subdominant.

In den Konfrontationsnächten fehlte bei σ^643 das in der Kontrollphase zu Beginn der Nacht vorhandene Feuchtemaximum. Ab der zweiten Nachtstunde stieg die Feuchte über die Werte aus der Kontrollphase an und blieb bis zum Ende der elften Nachtstunde deutlich erhöht. Am Ende der Nacht fehlte der aus der Kontrollphase bekannte Feuchteanstieg. Die Luftfeuchte war über die ganzen Konfrontationsnächte mehr oder weniger konstant erhöht. Ein derartig verändertes Feuchteprofil war auch für die beiden anderen subdominanten Tiere typisch.

Der Korrelationskoeffizient zwischen dem Gewichtsverlust subdominanter Tiere und der bei ihnen vorausgegangenen erhöhten Nacht-Luftfeuchte betrug -0.914 . Diese Korrelation war mit $p < 0.005$ signifikant (T-Test; $n=7$; Lineare Korrelationsanalyse).

3.7.3 Diskussion

Von einigen Autoren liegen Messungen zur Stoffwechselaktivität von Spitzhörnchen vor. WEIGOLD (1979) maß Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch und Herzfrequenz bei einzeln gehaltenen Tupaia belangeri im Tagesverlauf. Er beobachtete, daß die Stoffwechselaktivität nachts um etwa 40% abgesenkt war. BRADLEY und HUDSON (1974) dokumentierten eine Stoffwechselerniedrigung während der Nacht von 32%. Auch bei Federschwanztupaias (Ptilocercus lowii) stellt sich ein Minimalstoffwechsel in den Ruhe- oder Schlafphasen ein; der O_2 -Verbrauch ist dabei um fast 50% gegenüber dem Wachstoffwechsel reduziert (WHITTOW und GOULD 1976). WEIGOLD (1979) berichtete, daß in der ersten Nachtstunde die Körpertemperatur von im Mittel 39.9°C um ca. 4°C abfiel. Parallel dazu sanken die Herzfrequenz und der O_2 -Verbrauch. Wie die vorliegenden Messungen der respiratorischen Wasserabgabe in den Nächten der Kontrollphase zeigen, tritt in der ersten Nachtstunde auch eine deutliche

Abnahme der Luftfeuchte im Schlafkasten auf.

Die Tiere von WEIGOLD erwachten während der Nacht immer wieder aus dem Schlaf, wechselten die Körperlage oder putzten sich. Dabei stiegen der O_2 -Verbrauch und die Herzfrequenz. Solche Aufwachphasen mit kurzzeitiger Aktivität scheinen auch bei der Messung der Luftfeuchte erfaßt worden zu sein. Dies erklärt die immer wieder aufgetretenen kurzzeitigen Anstiege der Luftfeuchte im Schlafkasten.

Interessant ist eine weitere Übereinstimmung. WEIGOLD berichtete von einem Erwachen der Versuchstiere ca. 35 bis 45 Minuten vor Beginn der Lichtphase. Während des morgendlichen Erwachens verdreifachte sich der O_2 -Verbrauch gegenüber der letzten Schlafphase. Die Herzfrequenz stieg von 250 auf 500 Schläge/Minute an und die Körpertemperatur nahm um ca. $4^\circ C$ zu. Für einen derartigen Temperaturanstieg sind nach WEIGOLD mindestens 35 Minuten erforderlich. Der Beginn dieser "Aufwärmzeit" stimmt mit dem Zeitpunkt des Luftfeuchteanstiegs in der Kontrollphase überein.

FUCHS und KLEINKNECHT (1986) führten Sauerstoffverbrauchsmessungen an Tupaia belangeri durch. Die Messungen, die auf die Nachtphase beschränkt waren, brachten folgende Ergebnisse: Bei Einzelhaltung (Kontrollphase) zeigten sich charakteristische Sauerstoffverbrauchsprofile. In der ersten Nachtstunde gab es eine starke Abnahme im O_2 -Verbrauch. Über die ganze Nacht zeigte sich eine kontinuierliche Abnahme im O_2 -Verbrauch, die aber mehrmals durch kurze Anstiege unterbrochen wurde. Ungefähr 1.5 Stunden vor dem Einschalten des Lichts nahm der Sauerstoffverbrauch wieder deutlich zu.

In den Konfrontationsnächten stieg der mittlere Sauerstoffverbrauch unterlegener Tiere während der Phase der Gewichtsabnahme an (FUCHS und KLEINKNECHT 1986). Es gab nunmehr keinen ausgeprägten Anstieg im Sauerstoffverbrauch vor Beginn der Lichtphase.

Es zeigt sich damit, obwohl nicht parallel bestimmt, eine überraschende Übereinstimmung in den Verlaufskurven der hier gemessenen Luftfeuchte und des von FUCHS und KLEINKNECHT (1986) gemessenen Sauerstoffverbrauchs. Das trifft sowohl für die Kontroll-, als auch für die Konfrontationsnächte zu. Diese Befunde lassen vermuten, daß bei Spitzhörnchen durch eine Messung der respiratorischen Wasserabgabe auch relative Änderungen in der Stoffwechselaktivität gut erfaßt werden können.

In den Versuchen trat bei den unterlegenen Tieren im Schlafkasten im Mittel ein Luftfeuchteanstieg von 39% gegenüber der Kontrollphase auf. Da Spitzhörnchen nachts ihre Stoffwechselaktivität normalerweise um ungefähr 40% absenken (WEIGOLD 1979), könnte dies im Falle einer Linearität zwischen respiratorischer Wasserabgabe und Stoffwechselaktivität bedeuten, daß die subdominanten Tiere in den Konfrontationsnächten ungefähr ihr Tagesniveau an Stoffwechselaktivität beibehielten. In den EEG-Untersuchungen zeigte sich, daß subdominante Tiere in den Konfrontationsnächten weniger schlafen. Die erhöhte respiratorische Wasserabgabe und die erhöhte Herzfrequenz (STOHR 1982) kann daher zum Teil durch das vermehrte Wachsein erklärt werden.

Interessanterweise besteht bei unterlegenen Tieren eine negative Korrelation ($r: -0.914$, $p < 0.005$) zwischen respiratorischer Wasserabgabe und Körpergewichtsabnahme. So trat z.B. bei ♂ 928 eine fast doppelt so große Luftfeuchtezunahme auf (48%) wie bei ♂ 894 (25%). Es nahm parallel dazu fast doppelt soviel an Körpergewicht ab (9.9%) wie ♂ 894 (5.3%).

Bei den von FARR und ANDREWS (1978) untersuchten subordinaten Peromyscus maniculatus trat bei hoher Populationsdichte nicht nur eine erhöhte Stoffwechselaktivität auf, sondern die Nahrungsaufnahme war zusätzlich verringert. Leider machten die Autoren keine

Angaben über eine eventuell damit verbundene Körpergewichtsabnahme der Tiere.

Die Körpergewichtsverluste subdominanter Spitzhörnchen lassen sich nach den vorliegenden Befunden wahrscheinlich auf die verringerte Nahrungs- und Wasseraufnahme (Kap.3.4.2) und auf die, indirekt über die respiratorische Wasserabgabe gemessene, erhöhte nächtliche Stoffwechselaktivität zurückführen. Eine Erhöhung der respiratorischen Wasserabgabe bedeutet, daß neben dem vergrößerten morgendlichen Urinvolumen (Kap.3.5.2) ein weiterer Verlust an Körperwasser vorliegt.

Nach den vorliegenden Befunden kann davon ausgegangen werden, daß die erhöhte respiratorische Wasserabgabe den Anstieg der Stoffwechselaktivität subdominanter Tiere indirekt angezeigt. Die hier vorgestellte Methode zur Bestimmung der respiratorischen Wasserabgabe bietet Vorteile gegenüber der Gasanalyse zur O_2 -Verbrauchsmessung. Bei einfacher Handhabung liefert der Feuchtemesser sofort sehr genaue Aufzeichnungen der Luftfeuchte. Die Tiere sind nicht wie bei der O_2 -Verbrauchsmessung in einem Meßkasten eingesperrt, sondern haben weiterhin ihren gewohnten Schlafkasten zur Verfügung. Ihr Verhalten wird dadurch also nicht beeinträchtigt.

4. Schlußfolgerungen

Für die hier vorgestellten Untersuchungen wurden zum großteil nicht-invasive Datenerhebungsmethoden angewendet (Videoaufzeichnungen des Verhaltens, Sammlung des spontan abgegebenen Urins am Morgen, Messungen der respiratorischen Wasserabgabe über die Umgebungs-luftfeuchte, Bestimmung des Nahrungs- und Wasserverbrauchs). Nicht-invasive Untersuchungsmethoden werden für physiologische Fragestellungen favorisiert (HILFENHAUS und HERTING 1980; STONARD et al. 1987). Die radio-telemetrischen EEG-Messungen und das tägliche Wiegen der Tiere waren partiell-invasive Methoden. Für die EEG-Messungen war ein vorheriger Eingriff an den Versuchstieren notwendig gewesen. Das Wiegen war an ein "handling" gebunden, an das die Tiere jedoch gewöhnt sind.

Die Datenerhebungen dürften demnach keine Auswirkungen auf die Tiere gehabt haben. Es kann daher davon ausgegangen werden, daß die gemessenen verhaltensphysiologischen Reaktionen während und nach den Konfrontations-experimenten rein auf sozialer Ursache beruhten.

Die in der vorliegenden Arbeit beschriebenen verhaltensphysiologischen Reaktionen ergänzen das bisherige Wissen um die Konsequenzen sozialer Belastungen bei Spitzhörnchen (siehe v.HOLST 1987). Auf der Grundlage von Vergleichen zwischen Kontrollphase und Konfrontation sowie Separation zeigen sich für die dominanten und subdominanten Tiere jeweils charakteristische Reaktionsmuster.

Die längerfristige Neutralkonfrontation mit einem dominanten Artgenossen führt zu einer Reihe bisher nicht erfaßter Konsequenzen für das subdominante Tier: eine reduzierte Nahrungs- und Wasseraufnahme, eine erhöhte respiratorische Wasserabgabe während der Nacht, ein Schlafverlust und Verhaltensänderungen, wie z.B.

die Reduzierung bzw. Einstellung kommunikativer Verhaltensweisen (Markieren) und der Körperpflege. Da Körpergewicht und Verhalten nach Ende der Konfrontation wieder dem der Kontrollphase entsprechen, scheint die psycho-soziale Belastung (v.HOLST 1972) über die Konfrontationsphase nicht hinauszureichen. Somit hat die hier angewendete definierte soziale Belastungssituation einen messbaren "on-off-Effekt" auf verschiedene verhaltensphysiologische Parameter.

v.HOLST (1987) nahm an, daß bei einer sozialen Konfrontation keine negativen Folgen für das dominante Tier auftreten. Dagegen zeigte sich in unseren Versuchen, daß dominante Spitzhörnchen ebenfalls Gewichtsabnahmen, eine reduzierte Nahrungsaufnahme und anfänglich eine Abnahme der Körperpflege haben konnten. Diese Veränderungen waren aber nicht so stark wie bei den Subdominanten. Während Grenzkonfrontationen erhöhen dominante Spitzhörnchen ihren Blutdruck (FUCHS und AUE, in Vorbereitung). Diese Befunde zeigen, daß für dominante Spitzhörnchen in einem Konfrontationsexperiment die aktive Auseinandersetzung mit einem Artgenossen durchaus mit negativen Folgen verbunden sein kann.

Die festgestellte Determination von Dominanz über individuelle und situationsbedingte Faktoren eröffnet folgende Möglichkeit: Dominanzentscheidungen können sowohl über einen verhaltensorientierten, als auch über einen physiologischen Ansatz unter Einbeziehung der Einflüsse von Umgebungsfaktoren untersucht werden. Daraus ergibt sich die Perspektive, den Ausgang von Interaktionen in einem ökologisch sinnvollen Bezug modellhaft unter Laborbedingungen zu betrachten.

Die soziale Umwelt stellt generell ein großes Reservoir an Belastungen dar. SELYE (1950) benutzte das Wort "Stress" als medizinisch psychologischen Fachterminus. Er bezeichnete damit die Reaktion eines Organismus auf

die auf ihn einwirkende Belastungssituation. Belastungsfaktoren, die eine psychophysiologische Reaktion hervorrufen, werden als "Stressoren" bezeichnet. Die Stressforschung beschäftigt sich zum einen mit dem Erkennen von akuten und chronischen Stressoren, zum anderen mit der Stressreaktion und der Stressbewältigung. Generell hat sich gezeigt, daß Individuen verschieden stark auf denselben Stressor reagieren können. Das bedeutet, daß individuelle Eigenschaften und Fähigkeiten bestehen, sich mit einer Belastung auseinanderzusetzen (LAZARUS et al. 1980).

Die erfolgreiche Bewältigung von Auseinandersetzungen um Nahrung, Revier, Partner und Rangpositionen zählt sich in der für die Evolution bekannten "Währung" - dem Fortpflanzungserfolg - aus. Die Kenntnis der Determinanten eines höheren Bewältigungsvermögens einer sozialen Belastung erlaubt Untersuchungen zu den dafür relevanten individuellen und situationsbedingten Faktoren.

Damit wird die Bedeutung eines "interaktionistischen Ansatzes" in der Streßforschung (LAZARUS und LAUNIER 1978; v.HOLST und SCHERER 1987) unterstrichen:

Es sind nicht nur die Art der Situation oder das auslösende Ereignis zu berücksichtigen, sondern auch die Eigenschaften und Fähigkeiten des betreffenden Individuums, gegenüber einer Belastung zu bestehen. HAAN (1977) und LAZARUS (1980) geben Beispiele für "Coping-strategien" des Menschen.

v.HOLST (1986) meinte, daß vor seinen Experimenten weder das Verhalten noch physiologische Parameter einen Hinweis auf die künftige Dominanz eines Tieres lieferten. Dagegen ergibt sich aus unseren Befunden, daß über quantitative Unterschiede in Verhaltens- und Urinparametern eine Vorhersage von Dominanz und Subordination zwischen zwei Spitzhörnchen möglich ist.

Unsere Ergebnisse zeigen, daß die Dominanz eines Spitzhörnchens keine absolute Eigenschaft dieses Tieres

ist, sondern von individuellen und situationsbedingten Faktoren abhängt. Ein deutlicher Einfluß der Umgebung auf den Ausgang von sozialen Interaktionen zeigte sich bei den Heimkonfrontationen. Dort dominierten immer die Käfigbesitzer; Verhaltens- und Urinparameter spielten keine Rolle.

In den Studien von FRIEDMAN und ROSEMAN (1974), ROSEMAN et al. (1975), ROSEMAN (1983) sowie JENKINS et al. (1967) hatte sich gezeigt, daß beim Menschen ein bestimmter Verhaltenstyp physiologisch stärker auf Belastungssituationen reagiert. Dieser Typ wurde von ROSEMAN (1983) folgendermaßen charakterisiert: "Das Typ-A Verhaltensmuster ist kein Persönlichkeitsmerkmal, sondern umfaßt eine Reihe verhaltenswirksamer Elemente, die mit einer verstärkten adrenergen Reaktion auf Alltagserfahrungen einhergehen: Verhaltensdispositionen wie Ehrgeiz, Aggressivität, Rivalität und Ungeduld; spezifische Äußerungen wie Muskelspannung, gespannte Aufmerksamkeit, schnelle und emphatische Sprechweise und Beschleunigung vieler Aktivitäten; emotionale Reaktionen wie Irritierbarkeit und erhöhtes Potential für Feindseligkeit und Ärger" (deutsche Übersetzung zitiert aus v.HOLST und SCHERER 1987).

Im Gegensatz zum Typ-A beschrieb ROSEMAN noch einen anderen Verhaltenstyp (Typ-B), der sich durch Entspannung, Ruhe, Selbstsicherheit und Beherrschung charakterisieren ließ. In umfangreichen Untersuchungen zeigte sich, daß der Typ-A insgesamt mehr als doppelt so häufig Herzerkrankungen hatte wie der Typ-B und häufiger an deren Folgen starb. Offenbar besteht ein Zusammenhang zwischen Verhaltenstyp und den einer Belastung folgenden physiologischen Konsequenzen.

Dies ergibt sich im Prinzip auch in den vorliegenden Untersuchungen an Spitzhörnchen. Es wurden Verhaltenstypen definiert, die sich mit einer sozialen Belastung erfolgreich auseinandersetzen können. Damit besteht bei

dieser Tierspezies eine Beziehung zwischen "Individualität" und "Reaktivität". Aufbauend auf diese Befunde ergibt sich die Möglichkeit, an Spitzhörnchen die Bedeutung von persönlichkeitspezifischen Mechanismen für die Bewältigung von Umweltsituationen zu studieren.

5. Zusammenfassung

1) Mit 15 männlichen Spitzhörnchen (Tupaia belangeri Wagner, 1841) wurden 31 dyadische Konfrontationen durchgeführt. Zwischen zwei miteinander konfrontierten Spitzhörnchen stellt sich normalerweise eine Dominanzbeziehung (dominant-subordinat) ein. Es wurde untersucht, ob die mehrere Tage dauernden Konfrontationen zu Veränderungen von ethologischen und physiologischen Parametern führen und ob dabei die Reaktionen in Beziehung zur erreichten sozialen Position stehen. Außerdem wurde geprüft, ob anhand von ethologischen und physiologischen Parametern die Dominanz eines Spitzhörnchens vorhersagbar ist.

2) Während der Einzelhaltung (=Kontrollphase) vor den Konfrontationen wurden von allen Tieren das Körpergewicht, Bestandteile und Eigenschaften des Morgenurins (Harnstoff, Harnsäure, Glucose, Protein, Cholesterin, N-acetyl- β -D-glucosaminidase (β -NAG), Na^+ , K^+ , Mg^{++} , Ca^{++} , pH und osmotischer Druck) und von neun Tieren das Verhalten (Rennen, Springen, Klettern; Sternal-, Abdominal-, Urinmarkieren; Körperpflege; Ruhen; Nahrungs- und Wasseraufnahme) erfaßt. Die Summe aus lokomotorischer Aktivität, Markieren und Körperpflege bildet die Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA). Für Schlafanalysen wurden an vier Tieren radiotelemetrische EEG-Registrierungen vorgenommen. Bei acht Tieren wurde der tägliche Nahrungs- und Wasserverbrauch gemessen.

Die Ausgangswerte aus der Kontrollphase wurden mit den Werten, die in einer folgenden Konfrontation ermittelt wurden, verglichen. Das sollte individuelle Veränderungen und Veränderungen innerhalb der Gruppe der Dominanten bzw. der der Subdominanten aufzeigen.

3) Es wurden drei Arten von Konfrontationsexperimenten durchgeführt:

- Neutralkonfrontation: Zwei Spitzhörnchen wurden für 17 Tage in einen für beide unbekannten, nicht duftmarkierten und somit neutralen Käfig zusammengesetzt. Es wurden sechs Neutralkonfrontationen durchgeführt. Während den Konfrontationen wurden die selben Verhaltensformen wie in der Kontrollphase erfaßt. Um die Dominanzbeziehung zwischen zwei Spitzhörnchen zu beschreiben, wurden agonistische Interaktionen (Nähern, Ausweichen, Verfolgen, Jagen, Kampf initiieren, Drohen) und das Beobachten des Interaktionspartners quantifiziert. Außerdem wurden die Abstände zwischen den Tieren registriert.

Nach 17 Tagen wurden die Tiere voneinander getrennt und in ihre Heimkäfige zurückgesetzt. Dort wurden am 19. Tag nach Ende der Konfrontation die selben Verhaltensformen wie in der Kontrollphase erfaßt.

- Heimkonfrontation: Ein Tier wurde für mehrere Tage zu einem Artgenossen in dessen Käfig gesetzt. Es wurden zehn Heimkonfrontationen durchgeführt. In sechs Versuchen wurde nachts die respiratorische Wasserabgabe eines dominanten bzw. subdominanten Tieres gemessen. Vier Konfrontationen waren Bestandteile von "Ring"-versuchen, in denen der Status des Käfig-(Revier-)besitzers vertauscht wurde.

- Grenzkonfrontation: Zwischen zwei benachbarten Käfigen wurde an zehn aufeinanderfolgenden Tagen für je eine Stunde das Gitter entfernt, das die Tiere trennte. Interaktionen konnten daraufhin in beiden Käfigen oder an der Grenze beider "Territorien" stattfinden. Für den Rest des Tages konnten sich die Interaktionspartner durch das wiedereingesetzte Gitter sehen. Es wurden 15 Grenzkonfrontationen durchgeführt. In vier Versuchen wurde der Nahrungs- und Wasserverbrauch quantitativ

bestimmt. In acht Versuchen wurde, wie in der Kontrollphase (siehe 2), der von den Tieren zwischen 9.00 Uhr und 10.00 Uhr abgesetzte Spontanurin (Morgenurin) gesammelt und analysiert. In drei Versuchen wurden an vier Tieren nachts radiotelemetrische EEG-Ableitungen vorgenommen.

4) Bei 30 der 31 Konfrontationsexperimente stellte sich nach kurzer Zeit eine stabile Dominanzbeziehung zwischen den Konfrontationspartnern ein.

5) Körpergewicht: Dominante Tiere zeigten während den Konfrontationen ein im Vergleich zur Kontrollphase relativ stabiles Körpergewicht. Dagegen verminderte sich das Körpergewicht der subdominanten Tiere während den Neutral- und Heimkonfrontationen um etwa 10%. Bei den Grenzkonfrontationen betrug der Gewichtsverlust subdominanter Tiere durchschnittlich 6.4%.

6) Verhalten:

a) Veränderungen im Verhalten:

In Abhängigkeit von der erreichten sozialen Position (dominant bzw. subdominant) zeigten sich während den Neutralkonfrontationen charakteristische Verhaltensänderungen gegenüber der Kontrollphase.

Bei dominanten Tieren nahm die Häufigkeit des Sternal- und Abdominalmarkierens zu. Durchschnittlich nahm die Körperpflege an den beiden ersten Konfrontationstagen ab.

Alle subdominanten Tiere stellten das Markierverhalten ein; einige dieser Tiere auch die Körperpflege. Die Nahrungs- und Wasseraufnahme war bei Subdominanten verringert. Die lokomotorische wie die Gesamt-Motorische-Aktivität (GMA) waren deutlich reduziert. Subdominante ruhten mehr an exponierten Stellen und beobachteten dabei fast ständig das dominante Tier.

Nach Trennung der Tiere zeigten Subdominante wieder das gleiche Verhalten wie in der Kontrollphase.

b) Vorhersagbarkeit von Dominanzentscheidungen anhand des Verhaltens und des Körpergewichts:

In den Neutralkonfrontationen dominierten immer Tiere, die in der Kontrollphase im Vergleich zum späteren Konfrontationspartner mehr Körperpflege, weniger Urinmarkieren, eine geringere Gesamt-Motorische-Aktivität und weniger Nahrungsaufnahme gezeigt hatten. Diesem Verhaltensprofil kommt für die Vorhersage von Dominanz in einer neutralen Umgebung eine große Bedeutung zu. In fünf von sechs Fällen dominierten schwerere Tiere Über leichtere.

In den Heimkonfrontationen zeigte sich, daß auch äußeren Faktoren, z.B. dem Ort der Auseinandersetzung, eine wichtige Bedeutung für die Dominanzentscheidung zukommt. Unabhängig vom Körpergewicht und Verhaltensprofil dominierten immer die Käfigbesitzer.

In den Grenzkonfrontationen dominierten in sieben von zehn Fällen Tiere, die in der Kontrollphase mehr Rennen und mehr Sternalmarkieren gezeigt hatten. Über das Körpergewicht war keine Vorhersage von Dominanz möglich.

7) Physiologie:

a) Veränderungen in den Urinparametern:

Während den Konfrontationen enthielt der Morgenurin dominanter Tiere höhere Konzentrationen von Ca^{++} , Harnstoff, N-acetyl- β -D-glucosaminidase (β -NAG) und Glucose als in der Kontrollphase. Der Urin-pH war saurer und die Harnsäurekonzentration geringer. An fünf registrierten Tagen nach Beendigung der Konfrontation blieb bei den Dominanten die β -NAG- und die Harnstoffkonzentration erhöht. Die Na^{+} -Konzentration war dagegen verringert.

Bei den subdominanten Tieren nahmen während der Konfrontation die Cholesterin- und Proteinkonzentrationen im Urin ab. Nach Separation der Tiere blieb bei den Subdominanten die Cholesterinkonzentration erniedrigt.

b) Vorhersagbarkeit von Dominanzentscheidungen anhand der Urinparameter:

Neutralkonfrontation: Ein Gruppenvergleich zeigte, daß die später dominanten Tiere in der Kontrollphase im Urin eine höhere Glucose- und eine geringere Proteinkonzentration besaßen hatten als ihre später unterlegenen Interaktionspartner. Der Urin der später Dominanten hatte außerdem einen höheren osmotischen Druck, eine höhere Harnstoff- und K^+ - sowie eine geringere Na^+ -Konzentration aufgewiesen. Bei allen Konfrontationspaarungen war anhand der höheren Glucose- und niedrigeren Proteinkonzentration (Vergleich der Individualwerte) die spätere Dominanzentscheidung vorhersagbar.

Heimkonfrontation: Eine Aussage ist nicht möglich, weil zwischen den Dominanten und Subdominanten in der Kontrollphase kein signifikanter Unterschied in den Urinparametern bestanden hatte.

Grenzkonfrontation: In der Kontrollphase hatten die später Dominanten eine höhere Cholesterin- und eine niedrigere Mg^{++} -Konzentration im Urin besaßen; der osmotische Druck ihres Urins und dessen pH waren höher als bei den späteren Subdominanten (Gruppenvergleich). Der beste Vorhersagewert von 70% für die Dominanzentscheidung lag bei den Parametern höhere Cholesterinkonzentration und höherer osmotischer Druck (Individualvergleich).

c) Nahrungs- und Wasseraufnahme: Während den Grenzkonfrontationen reduzierten subdominante Tiere ihre Nahrungsaufnahme um 26% und ihre Wasseraufnahme um 10%.

Dominante Tiere zeigten eine leichte Abnahme der Nahrungs-, aber keine Änderung der Wasseraufnahme. In den ersten fünf Tagen nach Trennung der Tiere fraßen Dominante signifikant mehr als in der Kontrollphase. Bei Subdominanten erreichte die Nahrungs- und Wasseraufnahme nach der Separation fast wieder die Ausgangswerte aus der Kontrollphase.

d) Schlafverhalten: Durch Amplitude und Frequenz wurden vier EEG-Phasen unterschieden: Leicht-, Tiefschlaf und Wachphasen mit oder ohne motorischer Aktivität.

Während eines Konfrontationsexperimentes reduzierten subdominante Tiere ihren Leichtschlaf. Sie waren länger wach, ohne dabei motorisch aktiv zu sein, und zwar hauptsächlich im zweiten und letzten Drittel der Nacht. Dominante Tiere zeigten keine Reduzierung des Schlafs.

e) Respiratorische Wasserabgabe: Während den Konfrontationen war bei subdominanten Tieren die nächtliche respiratorische Wasserabgabe stark erhöht. Dominante zeigten kaum Änderungen.

8) Die Anwesenheit eines gleichgeschlechtlichen Artgenossen führt sowohl bei dominanten als auch bei subdominanten männlichen Spitzhörnchen zu charakteristischen Veränderungen physiologischer und ethologischer Parameter. Ursachen und Funktionen dieser Veränderungen werden diskutiert.

9) Für die Neutralkonfrontationen und für die Grenzkonfrontationen kann anhand von Unterschieden im Verhalten und in den Urinparametern vorhergesagt werden, welcher Konfrontationspartner dominant sein wird.

10) Die im Labor ermittelten Befunde über unterschiedliche Fähigkeiten männlicher Spitzhörnchen, erfolgreich um den Besitz eines "Reviers" zu konkurrieren, sind Grundlagen für Studien zum Territorialverhalten im natürlichen Lebensraum.

6. Literaturverzeichnis

- ADAMS, N; BOICE, R. (1983): A longitudinal study of dominance in an outdoor colony of domestic rats. J. Comp. Psychol. 97, 24-33.
- ALARIO, P.; GAMALLO, A.; BEATO, M. J.; TRANCHO, G. (1987): Body weight gain, food intake and adrenal development in chronic noise stressed rats. Physiol. Behav. 40, 29-32.
- AUE, D. (1984): Verhalten und Zeit - Zur Struktur der Aktivitätsphasen von Galago demidovii FISCHER, 1808 (Galagidae, Strepsirhini, Primates) unter Laborbedingungen. Faktoren- und varianzanalytische Untersuchungen. Diplomarbeit, Göttingen.
- AUE, D.; FUCHS, E. (1986a): Chronic confrontation induces behavioral changes in dominant Tupaia belangeri. Z. Säugetierkunde 51, 121-124.
- AUE, D.; FUCHS, E. (1986b): Is dominance an absolute quality in male tree shrews (Tupaia belangeri)? Z. Säugetierkunde 51, 251-255.
- AUTRUM, H.; HOLST, D. v. (1968): Sozialer "Stress" bei Tupaia (Tupaia glis) und seine Wirkung auf Wachstum, Körpergewicht und Fortpflanzung. Z. vergl. Physiologie 58, 347-355.
- BAKER, B. L. (1952): A comparison of the histological changes induced by experimental hyperadrenocorticalism and inanition. Recent Prog. Hormone Res. 7, 331-373.
- BAKER, M. C; BELCHER, C. S; DEUTSCH, L. C.; SHERMAN, G. L.; THOMPSON, D. B. (1981): Foraging success in junco flocks and the effects of social hierarchy. Anim. Behav. 29, 137-142.

BALDWIN, J. D. (1968): The social behavior of adult male squirrel monkeys (Saimiri sciureus) in a seminatural environment. Folia Primatol. 9, 281-314.

BANDA, P. W.; TUTTLE, M. S.; SHERRY, A. E.; BLOIS, M. S. (1980): Total creatinine content of the morning urine is independent of dietary change. Clin. Chem. 26, 535-536.

BARNARD, C. J.; BROWN, C. A. J. (1982): The effects of prior residence, competitive ability and food availability on the outcome of interactions between shrews (Sorex araneus L.). Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 307-312.

BARNEII, S. A. (1955): Competition among wild rats. Nature 175, 126-127.

BARNEII, S. A. (1964): Social stress. The concept of stress. In: Viewpoints in Biology. J. D. Carthy, C. L. Duddington (Hrsg.). London: Butterworths. Vol. 3, 170-218.

BARTLEII, M. S. (1937): Some examples of statistical methods of research in agriculture and applied biology. J. Roy. Statist. Soc. Suppl. 4, 137-170.

BENTLEY, P. J. (1962): The adrenal cortex and renal sodium and potassium excretion in the newborn rat. J. Endocrin. 26, 361-365.

BERGER, R. J.; WALKER, J. M. (1972): A polygraphic study of sleep in the tree shrew (Tupaia glis). Brain, Behav. Evol. 5, 54-69.

BERGER, R. J.; DEMENT, W. C.; JACOBSON, A.; JOHNSON, L. C.; JOUVET, M.; MONROE, L. J.; OSWALD, I.; ROFFWARG, H. P.; ROTH, B.; WALTER, R. D. (1968): A Manual of Standardized Terminology, Techniques and Scoring System for Sleep Stages of Human Subjects. A. Rechtschaffen, A. Kales (Hrsg.). Public Health Service, U. S. Government Printing Office. Washington, D. C.

BERLINER, R. W.; KENNEDY, T. J.; ORLOFF, J. (1951): Relationship between acidification of the urine and potassium metabolism. Am. J. Med. 11, 274-282.

BERNSTEIN, I. E.; SHARPE, L. G. (1966): Social roles in a rhesus monkey group. Behaviour 26, 91-104.

BING, J.; STARUP, U. (1935): Investigations on hyperlipemia and cholesterinuria. Acta Med. Scand. 86, 12.

BLANCHARD, R. J.; BLANCHARD, D. C.; FLANNELLY, K. J. (1985): Social stress, mortality and aggression in colonies and burrowing habitats. Behavioural Processes 11, 209-213.

BLUM, S. L.; THIESSEN, D. D. (1971): The effect of different amounts of androgen on scent marking in the male Mongolian gerbil. Horm. Behav. 2, 93-105.

BOLWIG, N. (1960): A comparative study of the behavior of various lemurs. Mem. Inst. Sci. (Madagascar) Ser. A.14, 205-217.

BORKOVEC, T. D.; WEERIS, T. C. (1976): Effects of progressive relaxation on sleep disturbance: An electroencephalographic evaluation. Psychosom. Med. 38, 173-180.

BRADFORD, M. M. (1976): A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. Analyt. Bioch. 72, 248-254.

BRADLEY, R.; HUDSON, J. (1974): Temperature regulation in the Tree Shrew Tupaia glis. Comp. Biochem. Physiol. 48A, 55-60.

BRONSON, F. H.; ELEFTHERIOU, B. E. (1965): Adrenal response to fighting in mice: Separation of physical and psychological causes. Science 147, 627-628.

CAMPANACCI, F. L.; ENGLARD, E.; RUSTIA, R.; GUARNIERI, G. F.; BARAI, R.; CARRARO, M.; DeZOTTI, R.; MICHELI, W. (1981): Exercise-Induced Proteinuria. Contr. Nephrol. 26, 31-41.

CANDLAND, D. K.; BRYAN, D. C.; NAZAR, G. L.; KOPF, K. J.; SENDOR, M. (1970): Squirrel monkey heart rate during formation of status orders. J. comp. physiol. psychol. 70, 417-423.

CASTENFORS, J. (1967): Renal function during exercise. Acta physiol. scand. 70, 1-44.

CHAMOVE, A. S.; BOWMAN, R. E. (1976): Rank, Rhesus Social Behavior, and Stress. Folia primatol. 26, 57-66.

CHANCE, M. R. A. (1967): Attention structure as the basis of primate rank orders. Man 2, 503-518.

CHARLES-DOMINIQUE, P. (1974): Aggression and territoriality in nocturnal prosimians. In: The Biology of Aggression. P. F. Brain, D. Benton (Hrsg.). 31-48. Sijthoff & Noordhoff, Alphen aan den Rijn. The Netherlands, Rockville, Maryland, U.S.A.

CHATTAWAY, F. W.; HULLIN, R. P.; ODDS, F. C. (1969): The variability of creatinine excretion in normal subjects, mental patients and pregnant women. Clin. Chim. Acta 26, 567-576.

CHERKOVICH, G. M.; TAIQYAN, S. K. (1973): Heart rate (radiotelemetrical registration) in macaques and baboons according to dominant-submissive rank in a group. *Folia primat.* 20, 265-273.

CHIOU, W. L. (1982): Creatinine XI. Extensive renal tubular reabsorption and secretion in man and its clinical significance. *Res. Commun. Chem. Pathol. Pharmacol.* 36, 349-352.

CHRISTIAN, J. J. (1950): The adreno-pituitary system and population cycles in mammals. *J. Mammal.* 31, 247-259.

CHRISTIAN, J. J. (1963): Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. In: *Physiological mammalogy*. W. U. Mayer; R. G. van Gelder (Hrsg.). New York, London: Academic Press. Vol. 1, 189-353.

CHRISTIE, M. H.; BARFIELD, R. J. (1979): Effects of castration and home cage residency on aggressive behavior in rats. *Horm. Behav.* 13, 85-91.

CLARK, W. E. LeGROS (1926): On the anatomy of the pen-tailed tree shrew (*Ptilocercus lowii*). *Proc. Zool. Soc. Land.* 85, 1179-1308.

CONNELL, J. M. C.; WHITWORTH, J. A.; DAVIES, D. L.; FRASER, R.; KENYON, C. J.; RICHARDS, A. M.; LEVER, A. F. (1986): Changes in body electrolytes, extracellular fluid volumes and atrial natriuretic peptide during development of ACTH and cortisol excess in man. *J. Endocr.* 108 (Suppl.), Abstract No. 154.

COYE, R. D.; ROSANDICH, R. R. (1960): Proteinuria during the 24 hour period following exercise. *J. Appl. Physiol.* 15, 592-594.

CRAWFORD, M. P. (1939): The social psychology of the vertebrates. Psychol. Bull. 36, 407-446.

CROWE, L. R.; HATCH, F. E. (1977): Evaluating renal function: current status of clinical tests. Postgrad. Med. 62, 58-67.

CURTIS, G.; FOGEL, M. (1970): Creatinine excretion: Diurnal variation and variability of whole and part-day measures. Psychosom. Med. 32, 337-350.

DANCE, N.; PRICE, R. G. (1970): The excretions of n-acetyl- β -glucosaminidase and β -galactosidase by patients with renal disease. Clin. Chim. Acta 27, 87-92.

DAVIDSON, L. M.; FLEMING, R.; BAUM, A. (1987): Chronic stress, catecholamines, and sleep disturbance at Three Mile Island. J. Human Stress 13, 75-83.

DAVIES, N. B. (1978): Territorial defence in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria): The resident always wins. Anim. Behav. 26, 138-147.

DAVIS, D. E.; CHRISTIAN, J. J. (1957): Relations of adrenal weight to social rank of mice. Proc. Soc. exp. Biol. Med. 94, 728-731.

DICE, L. R. (1929): A new laboratory cage for small mammals with notes on method of rearing Peromyscus. J. Mammal. 10, 116-124.

DRICKAMER, L. C.; VANDENBERGH, J. G.; COLBY, D. R. (1973): Predictors of dominance in the male golden hamster (Mesocricetus auratus). Anim. Behav. 21, 557-563.

DRICKAMER, L. C.; VANDENBERGH, J. G. (1973): Predictors of social dominance in the adult female golden hamster (Mesocricetus auratus). Anim. Behav. 21, 564-570.

DUNBAR, H. F. (1938): Emotions and Bodily Changes. New York: Columbia Univ. Press.

EBLING, F. J. G. (1981): The role of odour in mammalian aggression. In: The Biology of Aggression. P. F. Brain; D. Benton (Hrsg.). Alphen aan den Rijn: Sijthoff and Noordhoff, 301-321.

ELLIS, B. G.; PRICE, R. G. (1975): Urinary enzyme excretion during renal papillary necrosis induced in rats with ethyleneimine. Chem.-Biol. Interact. 11, 473-482.

ELY, D. L. (1981): Hypertension, social rank, and aortic arteriosclerosis in CBA/J mice. Physiol. Behav. 26, 655-661.

EPPLE, G. (1970): Quantitative studies on scent marking in the marmoset (Callithrix jacchus). Folia Primatol. 13, 48-62.

EPPLE, G. (1974): Primate pheromones. In: Pheromones. M. C. Birch (Hrsg.). Amsterdam, London: North-Holland Publishing Company, 366-385.

EPPLE, G.; LORENZ, R. (1967): Vorkommen, Morphologie und Funktion der Sternaldrüse bei den Platyrrhini. Folia primat. 7, 98-126.

EVANS, C. S.; GOY, R. W. (1968): Social behaviour and reproductive cycles in captive Ring-tailed lemurs (Lemur catta). J. Zool. London 156, 181-197.

FARR, L.; ANDREWS, R. U. (1978): Rank-associated desynchronization of metabolic and activity rhythms of Peromyscus maniculatus in response to social pressure. Comp. Biochem. Physiol. 61A, 539-542.

FASS, B.; GUTERMANN, P. E.; STEVENS, D. A. (1979): Evidence that resident male albino rats are not immune to attacks by conspecific intruders. Aggress. Behav. 5, 135-141.

FERRIS, C. F.; MEENAN, D. M.; AXELSON, J. F.; ALBERS, H. E. (1986): A vasopressin antagonist can reverse dominant/subordinate behavior in hamsters. Physiol. Behav. 38, 135-138.

FERRIS, C. F.; AXELSON, J. F.; SHINTO, L. H.; ALBERS, H. E. (1987): Scent marking and the maintenance of dominant/subordinate status in male golden hamsters. Physiol. Behav. 40, 661-664.

FISHER, H. (1965): Variations in the urinary creatinine excretions of rats fed diets with different protein and amino acid content. J. Nutrition 85, 181-186.

FLANNELLY, K.; THOR, D. (1976): Social experience and territorial aggression in rats: a replication with selected aggressive males. J. Genet. Psychol. 95, 321-322.

FOLIN, O. (1905): A theory of protein metabolism. Am. J. Physiol. 13, 117-138.

FOLSOM, A.; SMITH, C.; PRINEAS, R.; GRIMM, R. (1986): Serum calcium fractions in essential hypertensive and matched normotensive subjects. Hypertension 8, 11-15.

FRIEDMAN, M.; ROSENMAN, R. H. (1974): Type A Behavior and Your Heart. New York: Knopf.

FUCHS, E. (1984): Activity of the sympatho-adreno-medullary system in male Tupaia belangeri under control and stress situations. In: Stress - The Role of Catecholamines and Other Neurotransmitters. E. Usdin, R. Kvetnansky, J. Axelrod (Hrsg.). New York: Gordon and Breach Science Publishers. Vol. 1, 595-602.

FUCHS, E.; KLEINKNECHT, S.(1986): The influence of chronic social confrontation on oxygen consumption of Tupaia belangeri under resting conditions. Z. Säugetierkunde 51, 55-57.

GLEW, R.; PETERS, S. P.; CHRISTOPHER, A. R. (1976): Isolation and characterization of β -glucosidase from the cytosol of rat kidney cortex. Biochim. Biophys. Acta 422, 179-199.

GOSLING, L. M. (1982): A reassessment of the function of scent marking in territories. Z. Tierpsychol. 60, 89-118.

GREENBLATT, D. J.; RANSIL, B. J.; HARMATZ, J. S. (1976): Variability of 24-hour urinary creatinine excreted by normal subjects. J. Clin. Pharmacol. 16, 321-328.

GUERRINI, U. H.; BERTCHINGER, H. (1982): Effect of ambient temperature and humidity on plasma cortisol in sheep. Br. Vet. J. 138, 175-192.

HAAN, N. (1977): Coping and Defending. New York: Academic Press.

HAGA, H.-J.; ANDERSEN, K.-J. (1985): Isoenzymes of N-acetyl- β -D-glucosaminidase in kidney cortex and urine of normal and nephritic rats. Renal. Physiol. 8, 348-356.

HAMMERSTEIN, P. (1981): The role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.* 29, 193-205.

HARTH, O. (1980): Nierenfunktion. In: *Physiologie des Menschen*. R. F. Schmidt, G. Thews (Hrsg.). Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 668-702.

HASLER, J. F.; SORENSON, M. W. (1974): Behavior of the tree shrew, *Tupaia chinensis*, in captivity. *Am. Midl. Nat.* 91, 294-314.

HAURI, P.; PERCY, L.; HARTMAN, E.; RUSS, D. (1981): Treating psychophysiological insomnia with biofeedback. *Arch. Gen. Psychiatry* 38, 752-758.

HAZLETT, B. (1968): Size relations and aggressive behaviour in the hermit crab *Clibanarius vittatus*. *Z. Tierpsychol.* 25, 608-614.

HEATON, F. W.; HODGKINSON, A. (1963): External factors affecting diurnal variation in electrolyte excretion with particular reference to calcium and magnesium. *Clin. Chim. Acta* 8, 246-254.

HENRY, J. P.; STEPHENS, P. M. (1977): Stress, Health, and the Social Environment. A Sociobiologic Approach to Medicine. Heidelberg: Springer.

HENRY, J. P.; MEEHAN, J. P. (1981): Psychosocial stimuli, psychological specificity, and cardiovascular disease. In: *Brain, behavior, and bodily disease*. H. Weiner, M. A. Hofer, A. J. Stunkard (Hrsg.). New York: Raven Press. 305-333.

HENRY, J. P.; MEEHAN, J. P.; STEPHENS, P. M. (1967): The use of psychosocial stimuli to induce prolonged systolic hypertension in mice. *Psychosom. Med.* 29, 408-432.

HILFENHAUS, M.; HERTING, T. (1980): The circadian rhythm of renal excretion in the rat: relationship between electrolyte and corticosteroid excretion. *Contr. Nephrol.* 19, 56-62.

HINKLE, L. E.; EDWARDS C. J.; WOLF, S. (1951): The occurrence of diuresis in humans in stressful situations and its possible relation to the diuresis of early starvation. *J. Clin. Invest.* 30, 809-817.

HOLST, D. v. (1969): Sozialer Stress bei Tupajas (Tupaia belangeri). Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonal ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. *Z. vergl. Physiologie* 78, 236-273.

HOLST, D. v. (1972): Renal failure as the cause of death in Tupaia belangeri exposed to persistent social stress. *J. comp. Physiol.* 78, 236-273.

HOLST, D. v. (1974): Social stress in the tree shrew: its causes and physiological consequences. In: *Prosimian Biology*. R. D. Martin, G. A. Doyle, A. C. Walker (Hrsg.). London: Duckworth. 389-411.

HOLST, D. v. (1977): Social stress in the tree shrews: problems, results and goals. *J. comp. Physiol.* 120, 71-86.

HOLST, D. v. (1985a): The primitive eutherians I: orders Insectivora, Macroscelidea, and Scandentia. In: *Social odours in mammals*. R. E. Brown, D. W. Macdonald (Hrsg.). Oxford: Clarendon Press. Vol. 1, 105-154.

HOLST, D. v. (1985b): The primitive eutherians II: a case study of the tree shrew, Tupaia belangeri. In: *Social odours in mammals*. R. E. Brown, D. W. Macdonald (Hrsg.). Oxford: Clarendon Press. Vol. 1, 155-216.

HOLST, D. v. (1985c): Coping behaviour and stress physiology in male tree shrews (Tupaia belangeri). In: Fortschritte der Zoologie. B. Hölldobler, M. Lindauer (Hrsg.). Stuttgart, New York: G. Fischer Verlag. Vol. 31, 461-470.

HOLST, D. v. (1986): Psychosocial stress and its pathophysiological effects in tree shrews (Tupaia belangeri). In: Biological and Psychological Factors in Cardiovascular Disease. T. H. Schmidt, T. M. Dembrowski; G. Blümchen (Hrsg.). Berlin, Heidelberg: Springer.

HOLST; D. v. (1987): Physiologie sozialer Interaktionen - Sozialkontakte und ihre Auswirkungen auf Verhalten sowie Fertilität und Vitalität von Tupaia. In: Physiologie aktuell. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag. Vol. 3, 189-208.

HOLST, D. v.; BURGEL-GOODWIN, U. (1975): Chinning by male Tupaia belangeri: The effects of scent marks of conspecifics and of other species. J. comp. Physiol. 103, 153-171.

HOLST, D. v.; LESK, S. (1975): Über den Informationsinhalt des Sternaldrüsensekretes männlicher und weiblicher Tupaia belangeri. J. comp. Physiol. 103, 173-188.

HOLST, D. v.; FUCHS, E.; STÖHR, W. (1983): Physiological changes in male Tupaia belangeri under different types of social stress. In: Biobehavioral bases of coronary heart disease. T. M. Dembrowski; T. H. Schmidt; G. Blümchen (Hrsg.). Basel: S. Karger. 382-390.

HOLST, D. v.; SCHERER, K. R. (1987): Streß. In: Funkkolleg Psychobiologie. Hrsg. Deutsches Institut für Fernstudien an der Universität Tübingen. Studienbegleitbrief 6, 95-139. Weinheim und Basel: Beltz.

HOOGENHUYZE C. J. C. van; VERPLOEGH, H. (1905):
Beobachtungen über die Kreatininausscheidung beim
Menschen. Zeitschr. Physiol. Chemie. 46, 415-471.

HOOGENHUYZE, C. J. C. van; VERPLOEGH, H. (1908):
Weitere Beobachtungen über die Kreatininausscheidung
beim Menschen. Zeitschr. Physiol. Chemie 57, 161-266.

HORNE, J. A. (1978): A review of the biological effects
of total sleep deprivation in man. Biol. Psychol. 7, 55-
102.

HVARFNER, A.; BERGSTROM, R; MORLIN, C.; WIDE, L.;
LJUNGHALL, S. (1987): Relationship between calcium
metabolic indices and blood pressure in patients with
essential hypertension as compared with a healthy
population. Journal of Hypertension 5, 451-456.

JENKINS, D. C.; ROSEMAN, R. H.; FRIEDMAN, M. (1967):
Development of an objective psychological test for the
coronary prone behavior pattern (JAS). J. Chronic
Disease 20, 371-379.

JOHNEN, M. (1987): Auswirkungen kurzer akustischer
Reize auf EEG und Herzfrequenz bei der Ratte. Disser-
tation, Tübingen.

JOHNSON, R. P. (1973): Scent marking in mammals. Anim.
Behav. 21, 521-535.

JOHNSON, R. E. (1975): Scent marking by male golden
hamsters (Mesocricetus auratus). Z. Tierpsychol. 37, 75-
98.

JOLLY, A. (1966): Lemur behavior. A Madagascar field
study. Chicago und London: University Chicago Press.

JUNGST, D.; WALLNER, J.; KARL, H. J. (1980): Correlation of total cholesterol and protein in urine in patients with the nephrotic syndrome. *Klin. Wochenschr.* 58, 1215-1216.

JUNGST, D.; WEISER, H.; SIESS, E.; KARL, H. J. (1984): Urinary cholesterol: its association with a macromolecular protein-lipid complex. *J. Lipid Res.* 25, 655-664.

JUNGERMANN, K. (1980): *Biochemie: Lehrbuch für Studierende der Medizin, Biologie und Pharmazie*. K. Jungermann, H. Möhler (Hrsg.). Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

KAPLAN, J. R.; MANUCK, S. B.; CLARKSON, T. B.; LUSSO, F. M.; TAUB, D. M. (1982): Social status, environment, and arteriosclerosis in cynomolgus monkeys. *Arteriosclerosis* 2, 359-368.

KAUFMANN, J. H. (1965): Studies of the behavior of captive tree shrews (Tupaia glis). *Folia primat.* 3, 50-74.

KAWAMICHI, T.; KAWAMICHI, M. (1979): Spatial organization and territory of tree shrews (Tupaia glis). *Anim. Behav.* 27, 381-393.

KAWAMICHI, T.; KAWAMICHI, M. (1981): Social organization of tree shrews (Tupaia glis). In: *Primate Behavior and Sociobiology*. A. B. Chiarelli, R. S. Corruccini (Hrsg.). Berlin, Heidelberg, New York: Springer.

KELSALL, A. R. (1949): The inhibition of water diuresis in man by ischaemic muscular pain. *J. Physiol.* 109, 150.

KERSTEN, L.; BRAUNLICH, H. (1968): Biologische Normalwerte bei Wistarratten (Jena) verschiedenen Alters. U. Die renale Wasser- und Elektrolytausscheidung. Z. Versuchstierk. 10, 195-204.

KLAHR, S.; TRIPATHY, K.; BOLANOS, O. (1967): Qualitative and quantitative analysis of urinary lipids in the nephrotic syndrome. J. Clin. Invest. 46, 1475-1481.

KLERCKER, K. O. (1907): Beitrag zur Kenntnis des Kreatins und Kreatinins im Stoffwechsel des Menschen. Biochem. Z. 3, 45-87.

KNIGHT, R. I.; BRAILOWSKY, S.; SCABINI, D.; SIMPSON, G. U. (1985): Surface auditory evoked potentials in the unrestrained rat: Component definition. Electroenceph. clin. Neurophysiol. 61, 430-439.

KOPIN, I. J. (1968): False adrenergic transmitters. Ann. Rev. Pharmacol. 8, 337-394.

KREBS, J. R. (1982): Territorial defence in the great tit (Parus major): do residents always win? Behav. Ecol. Sociobiol. 11, 185-194.

KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. (1981): Öko-Ethologie. Pareys Sudientexte 28. Paul Parey: Berlin und Hamburg.

KRIEG, M.; GUNBER, K.-J. (1986): Vergleichende quantitative Analytik klinisch-chemischer Kenngrößen im 24-Stunden-Urin und Morgenurin. J. Clin. Chem. Clin. Biochem. 24, 863-869.

KRUSKAL, W. H.; WALLIS, W. A. (1952): Use of ranks in one-criterion variance analysis. J. Amer. Statist. Assoc. 47, 583-621.

KUHN, H.-J.; STARCK, D. (1966): Die Tupaia-Zucht des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institutes. Natur und Museum 96, 263-271.

KUHN, H.-J.; SCHWAIER, A. (1973): Implantation, early placentation and the chronology of embryogenesis in Tupaia belangeri. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. 142, 315-340.

KURRE, J. (1987): Untersuchungen zur lokomotorischen Aktivität von männlichen Spitzhörnchen (Tupaia belangeri). Hausarbeit im Rahmen der 1. Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien. Göttingen.

LABHART, A. (1978): Klinik der inneren Sekretion. Springer: Berlin, Heidelberg, New York.

LANGHAM, N. P. E. (1982): The ecology of the common tree shrew, Tupaia glis, in peninsular Malaysia. J. Zool. 197, 323-344.

LAPIN, B. A.; CHERKOVICH, G. M. (1971): Environmental changes causing the development of neuroses and corticovisceral pathology in monkeys. In: Society, stress, and disease. L. Levi (Hrsg.). London: Oxford Univ. Press. Vol. 1, 266-279.

LAZARUS, R. S.; LAUNIER, R. (1978): Stress-related transactions between person and environment. In: Perspectives in International Psychology. L. A. Pervin, M. Lewis (Hrsg.). New York: Plenum Press.

LAZARUS, R. S.; COHEN, J. B.; FOLKMAN, J.; KANNER, A.; SCHAEFER, C. (1980): Psychological stress and adaptation: Some unresolved issues. In: Selye's Guide to Stress Research. Bd.1. H. Selye (Hrsg.). New York: Van Nos Rheinhold.

LAZARUS, R. S. (1980): The stress and coping paradigm. In: Theoretical Bases for Psychopathology. C. Eisdorfer, D. Cohen, A. Kleinman, P. Maxim (Hrsg.). New York.

LEHIR, M.; DUBACK, U. C.; SCHMIDT, U. (1979): Quantitative distribution of lysosomal hydrolases in the rat nephron. Histochemistry 63, 245-251.

LEHNINGER, A. L. (1979): Biochemie. Weinheim, New York: Verlag Chemie.

LEIGH, H.; RIESER, M. F. (1980): Biological psychological, and social dimensions of medical practice. New York: Plenum.

LEWIS, J. S.; BUNKER, M. L.; GETIS, S. S.; ESSIEN, R. (1975): Variability of creatinine excretion of normal, phenylketonuric and galactosemic children, and children treated with anticonvulsant drugs. Am. J. Clin. Nutr. 28, 310-315.

LOUCH, C. D.; HIGGINBOTHAM, M. (1967): The relation of social rank and plasma corticosterone levels in mice. Gen. comp. Endocr. 8, 441-444.

LUCIANO, D.; LORE, R. (1975): Aggression and social experience in domesticated rats. J. Comp. Physiol. Psychol. 88, 917-923.

MANUCK, S. B.; KAPLAN, J. R.; CLARKSON, T. B. (1983): Behaviorally induced heart rate reactivity and arteriosclerosis in cynomolgus monkeys. Psychosom. Med. 45, 95-108.

MARTIN, R. D. (1968): Reproduction and ontogeny in tree shrews (Tupaia belangeri), with reference to their general behaviour and taxonomic relationships. Z. Tierpsychol. 25, 409-495 und 505-532.

MARUHN, D.; HARTMANN, H.; HEREDIA, D.; SINGCHODVONG, L.; BOCK, K. D. (1978): Urinary excretion of trehalase, N-acetyl- β -glucosaminidase and β -glucuronidase in patients with glomerulopathies. In: Enzymes in Health and Disease. Inaug. Scient. Meet. Int. Soc. Clin. Enzymol., London 1977. Basel: Karger, 201-205.

MASON, W. A. (1961): The effects of social restriction on the behavior of rhesus monkeys. III. Dominance tests. J. comp. physiol. Psychol. 54: 694-699.

MAYNARD SMITH, J. (1976): Evolution and the theory of games. Am. Sci. 64, 41-45.

MAYNARD SMITH, J.; PARKER, G. A. (1976): The logic of asymmetric contests. Anim. Behav. 24, 159-175.

McCARRON, D. A. (1982): Low serum concentrations of ionized calcium in patients with hypertension. N. Engl. J. Med. 307, 226-228.

McKENNA, M. C. (1975): Towards a phylogenetic classification of the Mammalia. In: Phylogeny of the primates: a multidisciplinary approach. W. P. Luckett und F. S. Szalay (Hrsg.). 21-46. New York: Plenum Publ. Co.

MEIFORTH, A. (1978): Vergleichende Untersuchungen über die Wirkung von Furosemid und Etacrynsäure an Ratten, Hunden und Tupaias. Inaugural-Dissertation, Frankfurt a. M.

MEINEL, W.; WOEHRMANN-REPENNING, A. (1973): Zur Morphologie und Histologie des Geruchsorgans von Tupaia glis (Diard 1820). Folia Primatol. 20, 294-311.

MLETZKO, I. (1986): Zur Motorialaktivität dominanter und subdominanter Wachteln (Coturnix coturnix L.). Z. Versuchstierkd. 28, 19-26.

MONROE, L. J. (1967): Psychological and physiological differences between good and poor sleepers. J. Abnorm. Psychol. 72, 255-264.

MOSES, A. M. (1965): Influence of adrenal cortex on body water distribution in rats. Am. J. Physiol. 208, 662-665.

MOYNIHAN, M. (1964): Some behavior patterns of platyrrhine monkeys. I. The night monkey (Aotus trivirgatus). Smithson. Misc. Collect. 146, 1-84.

MYKYTOWYCZ, R. (1965): Further observations on the territorial function and histology of the submandibular cutaneous (chin) glands in the rabbit, Orctolagus cuniculus (L.). Anim. Behav. 13, 400-412.

MYKYTOWYCZ, R. (1968): Territorial marking by rabbits. Scient. Am. 218, 116-126.

MYKYTOWYCZ, R. (1973): Reproduction of mammals in relation to environmental odours. J. Reprod. Fertil. Suppl. 19, 433-446.

MYKYTOWYCZ, R. (1975): Activation of territorial behavior in the rabbit, Orctolagus cuniculus, by stimulation with its own chin gland secretion. In: Olfaction and Taste. D. A. Denton, J. P. Coghlan (Hrsg.). New York: Academic Press. Vol. 5, 425-432.

MYKYTOWYCZ, R.; HESTERMAN, E. R.; GAMBALE, S.; DUDZINSKI, M. L. (1976): A comparison of the effectiveness of the odours of rabbits, Orctolagus cuniculus, in enhancing territorial confidence. J. Chem. Ecol. 2, 13-24.

NEUMAN, M.; WEST, M.; ZIMMERMAN, H. J. (1961): The relationship between proteinuria and fatty elements in urine sediment. Am. J. Med. Sci. 241, 617.

NIEWIADOMSKA, G.; LUKASZEWSKA, I. (1987): Increase in body weight of spontaneously hypertensive rats (SHR) under prolonged behavioral stimulation. *Physiol. Behav.* 40, 681-684.

NICE, M. M. (1941): The role of dominance in the life of birds. *Am. Midl. Nat.* 26, 441-487.

OLDS, J. (1977): Drives and reinforcements. Behavioral studies of hypothalamic functions. New York: Raven Press.

OSWALD, I.; THACORE, U. R.; ADAM, K.; BREZINOVA, U.; BURACK, R. (1975): Alphaadrenergic receptors blockade increases human REM sleep. *British J. Pharmacol.* 2, 107-110.

PARMIAGANI, S.; MAINARDI, D.; PASQUALI, A. (1981): A comparison of aggressiveness in dominant, subordinate and isolated house mice. In: *The Biology of Aggression*. P. F. Brain, D. Benton (Hrsg.), Sijthoff & Noordhoff: Alphen aan den Rijn. The Netherlands; Rockville, Maryland, U.S.A.

PARKER, G. A. (1974): Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *J. Theor. Biol.* 47, 223-243.

PARROIT, R. F.; THORNTON, S. N.; FORSLING, M. L.; DELANEY, C. E. (1987): Endocrine and behavioural factors affecting water balance in sheep subjected to isolation stress. *J. Endocr.* 112, 305-310.

PATEL, C. P.; GEORGE, R. C. (1981): Liquid chromatographic determination of creatinine in serum and urine. *Anal. Chem.* 53, 734-735.

PAION, D. N. (1905): On Folin's theory of protein metabolism. *J. Physiol.* 33, 1.

PAYNE, A. P.; SWANSON, H. H. (1970): Agonistic behaviour between pairs of hamsters of the same and opposite sex in a neutral observation area. Behaviour 36, 259-269.

POORTMANS, J. R. (1985): Postexercise Proteinuria in Humans. JAMA 253, 236-241.

PRICE, R. G. (1982): Urinary enzymes, nephrotoxicity and renal disease. Toxicology 23, 99-134.

PRICE, R. G.; ELLIS, B. G. (1976): Urinary enzyme excretion in aminonucleoside nephrosis in rats. Chem.-Biol. Interact. 13, 353-358.

PROBST, B. (1984): Markieraktivität männlicher Gerbils (Meriones unguiculatus) und ihre Beziehung zur Aktivität des Hypophysen-Gonadensystems: Ontogenie, individuelle Stabilität sowie Einfluß sozialer Stimulation. Inaugural-Dissertation, Bayreuth.

RAAB, A.; OSWALD, R. (1980): Coping with social conflict: Impact on the activity of tyrosine hydroxylase in the limbic system and in the adrenals. Physiol. Behav. 24, 387-394.

RAAB, A.; HEINZELLER, T.; OSWALD, R. (1981): Studies on acute and chronical social conflict in the tree shrew. In: The Biology of Aggression. P. F. Brain; D. Benton (Hrsg.). Alphen aan der Rijn: Sijthoff and Noordhoff. 301-321.

RAAB, A.; KOJER, G.; OSWALD, R. (1982): Social status and coping with conflict: features of the mesolimbic dopaminergic system. Aggressive Behavior 8, 212-216.

RAAB, A.; DANIZER, R.; MICHAUD, P.; MORMEDE, K.; TAGH-ZOUTI, 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.

RALLS, K. (1971): Mammalian scent marking. *Science* 171, 443-449.

RESNICK, L. M.; LARAGH, J. H.; SEALY, J. E.; ALDERMAN, M. A. (1983): Divalent cations in essential hypertension. Relations between serum ionized calcium, magnesium and plasma renin activity. *N. Engl. J. Med.* 309, 888-891.

RHEINBERGER, M. B. (1936): The nitrogen partition in the urine of various primates. *J. Biol. Chem.* 115, 343-360.

RICHARZ, K. (1973): Beiträge zu Aktivitätsrhythmik, Markier- und Sozialverhalten einzeln und paarweise gehaltener Spitzhörnchen (Tupaia glis DIARD, 1820). Diplomarbeit, Gießen.

RICHARZ, K. (1976): Öko-ethologische Analyse von Tupaia glis DIARD, 1820 unter besonderer Berücksichtigung des kommunikativen Verhaltens, der Gruppenbildung und -bindung sowie der Verhaltensontogenese. Ergebnisse einer Langzeitstudie unter Laborbedingungen. Inaugural-Dissertation, Gießen.

RIESENFELD, T.; HAMMARLUND, K.; SEDIN, G. (1987): Respiratory water loss in fullterm infants on their first day after birth. *Acta Paediatr. Scand.* 76, 647-653.

ROSENMAN, R. H. (1983): Psychosomatic Risk Factors and Coronary Heart Disease. Bern.

ROSENMAN, R. H.; BRAND, R. J.; JENKINS, C. D.; FRIEDMAN, M.; STRAUS, R.; WURM, M. (1975): Coronary heart disease in the Western Collaborative Group Study. Final Follow-up experience of 8.5 years. J. Amer. Med. Assoc. 233, 872-877.

ROWELL, T. E. (1974): The concept of social dominance. Behav. Biol. 11, 131-154.

RYDIN, H.; VERNEY, E. B. (1938): The inhibition of water diuresis by emotional stress and by muscular exercise. Quart. J. Exper. Physiol. 27, 343.

SCHMIDT, R. F.; THEWS, G. (1980): Physiologie des Menschen. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.

SCHWAIER, A. (1973): Breeding Tupaia (Tupaia belangeri) in captivity. Z. Versuchstierk. 15, 255-271.

SCHWAIER, A. (1975): Zur Streßempfindlichkeit von Tupaia. Informationen 22, 32-34. Battelle, Frankfurt.

SCHWAIER, A. (1982): Forschungs- und Entwicklungsarbeiten zur Klärung der Wirkungsmechanismen von HgMERCHROM. Tierexperimentelle Untersuchungen zur Gallensteinprävention. Bericht für LIPHA Arzneimittel GmbH aus dem Battelle-Institut e.V. Frankfurt a.M., Seite 29.

SCOTT, P. J.; HURLEY, P. J. (1968): Demonstration of individual variation in constancy of 24-hour urinary creatinine excretion. Clin. Chem. Acta 24, 441-444.

SCRUTTON, D. M. (1970): Social behaviour and menstrual cycles of the Talapoin monkey (Microthecus talapoin). Ph.D. thesis, Department of Anatomy, Birmingham University.

SELYE, H. (1950): The Physiology and Pathology of Exposure to Stress. Montreal: Acta.

SHAFFER, P. (1908): The excretion of kreatin and kreatinin in health and disease. Amer. J. Physiol: 23, 1-22.

SNYDER, R. L. (1961): Evolution and integration of mechanisms that regulate population growth. Proc. nat. Acad. Sci. (Wash.) 47, 449-455.

SORENSEN, M. W. (1974): A review of aggressive behavior in the tree shrews. In: Primate Aggression, Territoriality and Xenophobia. R. L. Holloway (Hrsg.). New York: Academic Press. 13-30.

SORENSEN, M. W.; CONAWAY, C. H. (1966): Observations on the social behavior of tree shrews in captivity. Folia primat. 4, 124-145.

SPRANKEL, H. (1961a): Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis (DIARD 1820) in Gefangenschaft. Z. Wiss: Zool. Abt. A. 165, 186-220.

SPRANKEL, H. (1961b): Histologie und biologische Bedeutung eines jugulo-sternalen Duftdrüsenfeldes bei Tupaia glis DIARD 1820. Verh. Deut. Zool. Gesell. Saarbrücken, 198-206.

STARCK, D. (1978): Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere auf evolutionsbiologischer Grundlage. Berlin: Springer. Vol. 1

STÖHR, W. (1982): Telemetrische Langzeituntersuchungen der Herzfrequenz von Tupaia belangeri: Basalwerte sowie phasische und tonische Reaktionen auf nichtsoziale und soziale Belastungen. Dissertation, Bayreuth.

STOHR, W. (1986): Heart rate of tree shrews and its persistent modification by social contact. In: Biological and Psychological Factors in Cardiovascular Disease. I. H. Schmidt, I. M. Dembroski, G. Blümchen (Hrsg.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 491-499.

STONARD, M. D.; GORE, C. W.; TAYLOR, M. L.; SMITH, I. K. (1981): Enzymes and proteins in urine as indices of injury to the kidney. In: Organ-Directed Toxicity. Chemical Indices and Mechanisms. S. S. Brown, D. S. Davies (Hrsg.). Oxford: Pergamon Press.

STONARD, M. D.; GORE, C. W.; OLIVER, G. J. A.; SMITH, I. K. (1987): Urinary enzymes and proteins patterns as indicators of injury to different regions of the kidney. *Fundamental and Applied Toxicology* 9, 339-351.

STRAZULLO, P.; NUNZIATA, U.; CIRILLO, M.; GIANNATASIO, R.; FERRAR, L. A.; MATIOLI, P. L.; MANCINI, M. (1983): Abnormalities of calcium metabolism in essential hypertension. *Clin. Sci.* 65, 137-141.

STRAZULLO, P.; GALLETTI, F.; CIRILLO, M.; SIANI, A.; NUNZIATA, U.; GIANNATASIO, R.; MANCINI, M. (1986): Altered extracellular calcium homeostasis in essential hypertension: a consequence of abnormal cell calcium handling. *Clin. Sci.* 71, 239-244.

SWINGLE, W. W.; DA VANZO, J. P.; GLENISTER, D.; CROSS-FIELD, H. C.; WAGLE, C. (1959): Role of gluco- and mineralo-corticoids in salt and water metabolism of adrenalectomized dogs. *Am. J. Physiol.* 196, 283-286.

THEWS, G. (1980): Lungenatmung. In: Physiologie des Menschen. R. F. Schmidt, G. Thews (Hrsg.). Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 500-536.

THIESSEN, D. D.; FRIEND, H. C.; LINDZEY, G. (1968): Androgen control of territorial marking in the Mongolian gerbil. *Science* 160, 432-434.

THIESSEN, D. D.; LINDZEY, G. (1970): Territorial marking in the female Mongolian gerbil: short term reactions to hormones. *Horm. and Behav.* 1, 157-160.

THIESSEN, D. D.; LINDZEY, G.; NYBY, J. (1970): The effects of olfactory deprivation and hormones on territorial marking in the male Mongolian gerbil (Meriones unguiculatus). *Horm. & Behav.* 1, 315-325.

THIESSEN, D. D.; LINDZEY, G.; BLUM, S. L.; WALLACE, P. (1971): Social interactions and scent marking in the Mongolian gerbil (Meriones unguiculatus). *Anim. Behav.* 19, 505-513.

THOULESS, C. R.; GUINNESS, F. E. (1986): Conflict between red deer hinds: the winner always wins. *Anim. Behav.* 34, 1166-1171.

TOKARZ, R. R. (1985): Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (Anolis sagrei). *Anim. Behav.* 33, 746-753.

ULMER, H.-U. (1980): Energiehaushalt. In: *Physiologie des Menschen*. R. F. Schmidt, G. Thews (Hrsg.). Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag. 574-582.

VANDENBERGH, J.G. (1963): Feeding, activity and social behavior of the tree shrew, Tupaia glis, in a large outdoor enclosure. *Folia primat.* 1, 199-207.

VELA, B. A.; ACEVEDO, H. F. (1969a): Urinary cholesterol. 1. Isolation and characterization of "free" cholesterol in normal and pregnant subjects. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 29, 1251-1258.

VELA, B. A.; ACEVEDO, H. F. (1969b): Determination of urinary cholesterol by gas-liquid chromatography. *Steroids* 14, 499-517.

VESTERGAARD, P.; LEVERETT, R. (1958): Constancy of urinary creatinine excretion. *J. Lab. Clin. Med.* 51, 211-218.

VIGANO, A.; CAVANNA, G.; CAPODAGLIO, P.; ASSAEL, B. M.; SALMONKA, M. (1981): Methodological and clinical aspects of urinary N-acetyl-glucosaminidase in pediatric subjects. *Biochemical Medicine* 25, 26-33.

WATERLOW, J. C. (1969): The assessment of protein nutrition and metabolism in the whole animal, with special reference to man. In: *Mammalian Protein Metabolism*. H. N. Munro (Hrsg.). New York, London: Academic Press. Vol. 3, 325-390.

WATERLOW, J. C.; NEALE, R. J.; ROWE, L.; PALIN, I. (1972): Effects of diet and infection on creatine turnover in the rat. *Amer. J. Clin. Nutr.* 25, 371-375.

WEIGOLD, H. (1979): Körpertemperatur, Sauerstoffverbrauch und Herzfrequenz bei Tupaia belangeri WAGNER, 1841 im Tagesverlauf. *Z. Säugetierk.* 44, 343-353.

WEITZMAN, E. D. (1969): Biogenic amines and sleep stage activity. In: *Sleep Physiology and Pathology: A Symposium*. A. Kales (Hrsg.). Philadelphia: Lippincott. 232-244.

WHITTOW, G. C.; GOULD, E. (1976): Body temperature and oxygen consumption of the pentail tree shrews (Ptilocercus lowii). *J. Mammal.* 57, 754-756.

WOLF, G. A. (1943): The effect of pain on renal function. *A. Research Nerv. & Ment. Dis., Proc.* 23, 358.

WYNNE-EDWARDS, U. C. (1962): Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh und London: Oliver & Boyd.

7. Anhang

Tier Nr.	Alter zu Versuchs- beginn	Verhaltens- beobachtung, Neutral- konfrontation	Heim- konfrontation	Grenz- konfrontation	Nahrungs- verbrauchs- messung	Urin- parameter	respira- torische Wasserab- gabe	EEG
447	13	+	+	+	+	+		+
525	11	+	+	+	+	+		
526	9	+	+			+		
643	14	+	+	+		+	+	+
659	20	+	+	+		+	+	
729	7	+	+			+	+	
734	7	+		+		+		+
742	10	+	+	+		+	+	+
751	17			+	+	+		
783	14	+		+	+	+		
837	14			+	+	+		
866	13			+	+	+		
894	12		+	+	+	+	+	
909	11			+	+	+		
928	14		+	+		+	+	

Tab.1. Alter der Tiere (in Monaten) zu Versuchsbeginn und ihr Einsatz in den Versuchen. Die Versuche fanden von Juli 1985 bis Oktober 1987 statt.

Laufende Experiment Nr.	Tier Nr.	Körpergewicht Kontrolle (g)	Körpergewicht Konfrontation % des Ausgangsgewichts	bei Neutralkonfrontation erreichte soziale Position D(ominant) / Subdominant)
1	525 267 447 206,8	+8.8 (31) +10.3 (31)	97.2 +2.6 (17) 85.6 -2.2 (17)	D S
2	734 245.4 729 206.1	+6.8 (30) -8 (30)	99.7 +0.5 (17) 91.3 -0.8 (17)	D S
3	643 225.2 742 204.3	+3 (22) +1.7 (43)	99.3 +2 (17) 91.2 +3.2 (17)	D S
4	526 249.3 447 196.6	+7.2 (67) +6.5 (67)	95.1 +5.1 (17) 88.7 +4.7 (17)	D S
5	659 229.7 783 222.8	+3.4 (10) +6 (31)	98.9 +1 (17) 92.5 +1.2 (17)	D S
6	643 231.2 734 234.7	+4.5 (14) +5.7 (14)	97.9 +2.8 (17) 90 +2.3 (17)	D S

Tab. 3. Neutralkonfrontation: Individuelles Ausgangs-
körpergewicht (in g, $\bar{x} \pm SD$), relatives Körpergewicht (%
des Ausgangsgewichts) während der Konfrontation und
erreichte soziale Position. (n) = Anzahl der Meßwerte.

Laufende Experiment Nr.	Tier Nr.	Körpergewicht Kontrolle (g)	Körpergewicht Konfrontation % des Ausgangsgewichts	bei Heimkonfrontation erreichte soziale Position	
				D(ominant) / S(ubdominant)	D / S
7	447K	197.7 $\pm$ 6.5 (15)	96.7 $\pm$ 1.8 (17)		D
	526	241.5 $\pm$ 4.2 (9)	91 $\pm$ 2.2 (17)		S
8	525K	252 $\pm$ 9 (21)	102 $\pm$ 3.1 (17)		D
	526	242 $\pm$ 6 (16)	88.3 $\pm$ 2.1 (17)		S
9	526K	244.2 $\pm$ 5.3 (13)	97.9 $\pm$ 2.1 (17)		D
	447	201 $\pm$ 5.7 (13)	90.4 $\pm$ 1.8 (17)		S
10	729K	210.3 $\pm$ 2 (10)	100.3 $\pm$ 0.6 (6)		D
	928	230.8 $\pm$ 1.9 (19)	90.1 $\pm$ 2.5 (6)		S
11	729K	231.1 $\pm$ 3.2 (7)	100 $\pm$ 1.8 (6)		D
	928	241.7 $\pm$ 4.7 (7)	83.4 $\pm$ 1.9 (6)		S
12	659K	233.4 $\pm$ 5.6 (12)	101.5 $\pm$ 1.5 (6)		D
	894	225.2 $\pm$ 8.2 (13)	94.7 $\pm$ 1.6 (6)		S
13	659K	239.5 $\pm$ 6.3 (15)	102.6 $\pm$ (6)		D
	894	220.8 $\pm$ 6.3 (15)	91.3 $\pm$ 1.6 (6)		S
14	742K	223.2 $\pm$ 5 (8)	101.3 $\pm$ 0.8 (5)		D
	643	241.6 $\pm$ 3.7 (8)	92.6 $\pm$ 1.5 (5)		S
15	742K	228.7 $\pm$ 1.8 (10)	100.5 $\pm$ 1.1 (5)		D
	643	256.7 $\pm$ 8.9 (10)	92.2 $\pm$ 1.1 (5)		S
16	643K	262 $\pm$ 4.8 (11)	98.4 $\pm$ 2.2 (5)		D
	742	223.1 $\pm$ 4.6 (11)	93.9 $\pm$ 1 (5)		S

Tab. 4. Heimkonfrontation: Individuelles Ausgangs-
körpergewicht (in g, $\bar{x} \pm SD$), relatives Körpergewicht (%
des Ausgangsgewichts) während der Konfrontation und
erreichte soziale Position. K: Käfig-"besitzer". (n) =
Anzahl der Meßwerte.

Laufende Experiment Nr.	Tier Nr.	Körpergewicht Kontrolle (g)	Körpergewicht Konfrontation % des Ausgangsgewichts	bei Grenzkonfrontation erreichte soziale Position D(ominant) / S(ubdominant)
17	837 894	218.9 $\pm$ 4.9 (20) 217.1 $\pm$ 3 (20)	98.7 $\pm$ 2.9 (9) 92.7 $\pm$ 2.4 (9)	D S
18	525 447	250.6 $\pm$ 8.8 (20) 205.9 $\pm$ 3.6 (20)	102.8 $\pm$ 4.1 (10) 98.8 $\pm$ 2.6 (10)	- -
19	909 866	238.6 $\pm$ 2.5 (20) 237.6 $\pm$ 2.1 (20)	100.6 $\pm$ 1.2 (10) 95.3 $\pm$ 1.8 (19)	D S
20	751 783	208.5 $\pm$ 5.2 (20) 222.1 $\pm$ 4.2 (20)	101.6 $\pm$ 4.8 (10) 97.6 $\pm$ 1.5 (10)	D S
21	525 734	267.4 $\pm$ 5.2 (18) 263.1 $\pm$ 5 (18)	98.6 $\pm$ 4.2 (10) 86.5 $\pm$ 2.4 (10)	D S
22	447 928	202.9 $\pm$ 7 (18) 220 $\pm$ 6.8 (18)	106.8 $\pm$ 2.8 (10) 97.3 $\pm$ 3.3 (10)	D S
23	751 866	291.4 $\pm$ 6.5 (18) 242.4 $\pm$ 2.2 (18)	104.2 $\pm$ 1.8 (10) 97.6 $\pm$ 2.8 (10)	D S
24	894 909	217.1 $\pm$ 6.7 (18) 245 $\pm$ 3.8 (18)	98.3 $\pm$ 1.7 (10) 93.5 $\pm$ 4 (10)	D S
25	909 928	246 $\pm$ 3.6 (13) 228.6 $\pm$ 6.3 (13)	97.5 $\pm$ 0.6 (10) 89.6 $\pm$ 2.1 (10)	D S
26	525 643	262 $\pm$ 8.2 (13) 245 $\pm$ 4.4 (13)	96.5 $\pm$ 1.5 (10) 94.3 $\pm$ 3.8 (10)	D S
27	894 751	210.7 $\pm$ 6.2 (13) 216.4 $\pm$ 4.4 (13)	98.4 $\pm$ 1.6 (10) 87.5 $\pm$ 1.3 (10)	D S
28	659 783	221.6 $\pm$ 2.1 (13) 224.1 $\pm$ 6.4 (13)	101.3 $\pm$ 1.1 (10) 93.5 $\pm$ 1.2 (10)	D S
29	734 742	202.2 $\pm$ 2.7 (23) 221.9 $\pm$ 7.3 (31)	99.2 $\pm$ 0.3 (2) 93 $\pm$ 1.8 (2)	D S
30	447 643	210.5 $\pm$ 7.4 (20) 247.8 $\pm$ 1.8 (20)	101.9 $\pm$ 1.6 (5) 91.5 $\pm$ 2.3 (5)	D S
31	734 643	202.2 $\pm$ 2.7 (23) 247.8 $\pm$ 1.8 (20)	100.1 $\pm$ 1 (3) 94.4 $\pm$ 1.6 (3)	D S

Tab.5. Grenzkonfrontation: Individuelles Ausgangs-
körpergewicht (in g, $\bar{x} \pm SD$), relatives Körpergewicht (%
des Ausgangsgewichts) während der Konfrontation und
erreichte soziale Position. (n)= Anzahl der Meßwerte.

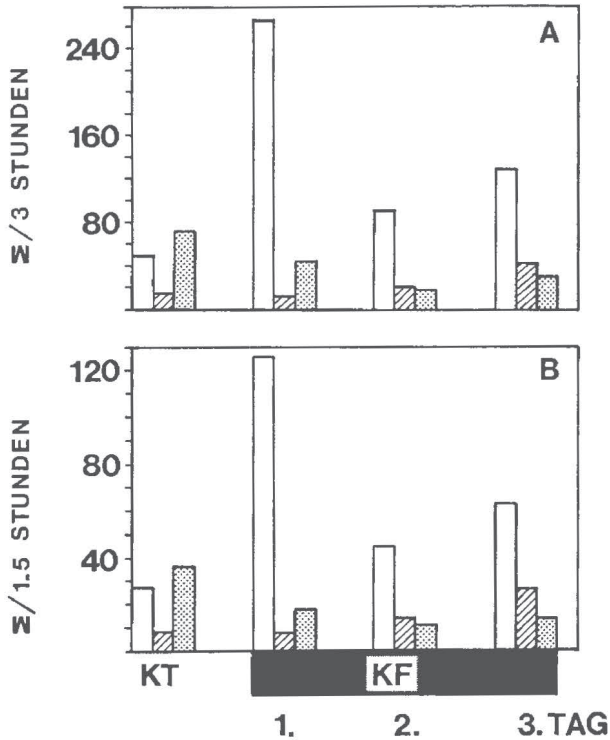


Abb.3. ♂ 447: Vergleich der Markierhäufigkeit zwischen zwei Beobachtungsabschnitten.

A: Summe (Σ) des Sternal- (□), Abdominal- (▨) und Urin- (▤)markierens aus drei Beobachtungsstunden.

B: Summe des Markierens aus 1,5 Beobachtungsstunden.

KT: Kontrollphase; KF: Konfrontationstage 1, 2 und 3.

Durch die Halbierung der Beobachtungszeit wird die Summe der Markierhäufigkeit um etwa die Hälfte erniedrigt. Trotzdem bleiben die relativen Unterschiede zwischen den Markierformen unverändert.

	Tag 1			Tag 2			Tag 3			Tag 10		
	Dominante	Subdominante	p	Dominante	Subdominante	p	Dominante	Subdominante	p	Dominante	Subdominante	p
Sich nähern	23.8 $\pm$ 23.7	4.2 $\pm$ 4.7	0.02	20.4 $\pm$ 16.3	1.2 $\pm$ 1.3	0.02	13.8 $\pm$ 7.1	1 $\pm$ 1.4	n. s.	32.8 $\pm$ 13.4	2.6 $\pm$ 3.4	0.001
Verfolgen	6.2 $\pm$ 2.8	0.6 $\pm$ 1.3	0.01	5.4 $\pm$ 5.6	0	0.01	2 $\pm$ 2.4	0.2 $\pm$ 0.4	n. s.	3.2 $\pm$ 1.4	0	n. s.
Jagen	10.8 $\pm$ 5.5	5.4 $\pm$ 1.2	n. s.	5.6 $\pm$ 6.3	0.2 $\pm$ 0.4	n. s.	5.8 $\pm$ 5.8	0	n. s.	5.8 $\pm$ 9.7	0	n. s.
Kampf initiieren	11.8 $\pm$ 8.7	6 $\pm$ 13.4	n. s.	1.8 $\pm$ 1.6	0	n. s.	1.2 $\pm$ 1.3	0	n. s.	0.2 $\pm$ 0.4	0	n. s.
Drohen	9.6 $\pm$ 13.6	0.8 $\pm$ 1.3	n. s.	9 $\pm$ 9.9	0.4 $\pm$ 0.5	n. s.	3.4 $\pm$ 3.9	0.4 $\pm$ 0.8	n. s.	15.6 $\pm$ 13.1	0.2 $\pm$ 0.4	0.01
Ausweichen	9.4 $\pm$ 14.6	28.2 $\pm$ 8.7	0.05	0.4 $\pm$ 0.8	16.6 $\pm$ 9.7	n. s.	0.6 $\pm$ 1.3	26 $\pm$ 23	0.01	0.2 $\pm$ 0.4	22.6 $\pm$ 20.8	0.02

Tab. 7. Interaktionen zwischen Dominanten und Subdominanten bei Neutralkonfrontation an den Tagen 1, 2, 3 und 10. Gruppenmittelwerte $\pm$ Standardabweichung, (n=5). n.s. = Unterschied zwischen beiden Gruppen nicht signifikant.

	Kontrollwerte der bei		Kontrollwerte der bei		Kontrollwerte der bei	
	Neutralfrontation Dominanten (n=90)	Subdominanten p	Neutralfrontation Dominanten (n=90)	Subdominanten p	Neutralfrontation Dominanten (n=72)	Subdominanten p
Allgemeine Bewegungsformen (pro 15 Minuten)						
- Rennen (2-Sek-Int)	112 $\pm$ 95.9	216.7 $\pm$ 129.1	0.001			
- Springen (Ereignisse)	176.7 $\pm$ 194.8	367.9 $\pm$ 224	0.001			
- Klettern (2-Sek-Int)	18.8 $\pm$ 24.9	20.9 $\pm$ 19.3	n. s.			
Stoffwechselbe- zogenes Verhalten (pro 15 Minuten)						
- Pelleraufnahme (Ereignisse)	7.2 $\pm$ 9.8	10.8 $\pm$ 6.5	0.005			
- Trinken (2-Sek-Int)	2.4 $\pm$ 3.1	5.1 $\pm$ 3.4	0.001			
- Ruhen (2-Sek-Int)	117.7 $\pm$ 145.2	55.7 $\pm$ 97.1	0.001			
Körperpflege (2-Sek-Int/ 15 Minuten)	20.3 $\pm$ 20.1	9.6 $\pm$ 15.3	0.001			
Markierverhalten (pro 15 Minuten)						
- Sternal-	3 $\pm$ 3.8	3.7 $\pm$ 2.7	n. s.			
- Abdominal-	0.8 $\pm$ 1.2	0.8 $\pm$ 1.4	n. s.			
- Urmarkieren (Ereignisse)	2.1 $\pm$ 3.1	4.2 $\pm$ 2.8	0.001			
Gesamt- Motorische Aktivität ($\pm$ / 15 Minuten)	333.9 $\pm$ 249.5	625.8 $\pm$ 318.8	0.001			

Tab.8. Verhaltensparameter in der Kontrollphase.
Aufgeführt sind Gruppenmittelwerte ($\pm$ SD) der sich in
den späteren Versuchen (Neutral-, Heim- und Grenzkon-
frontation) als dominant bzw. subdominant erwiesenen
Tiere.

Interaktionspartner Tier Nr.	OMA (n=18)	Urinmarkieren (Bereignisse/15 Minuten) (n=18)	Pellet-Aufnahme (Bereignisse/15 Minuten) (n=18)	Körperpflege (2-Sek-Int/15 Minuten) (n=18)	Ruhen (2-Sek-Int/15 Minuten) (n=18)	Rennen (2-Sek-Int/15 Minuten) (n=18)	Springen (Bereignisse/15 Minuten) (n=18)	Trinken (2-Sek-Int/15 Minuten) (n=18)	Bei Neutraalkonfrontation erreichte soziale Position D(omnant) / S(ubdominant)
525	283.1 ±109	1.9 ±1.8	6.1 ±11.5	20.6 ±18.7	84.6 ±21.8	120.1 ±48.8	125.2 ±55.4	0.8 ±2.8	D
447	557.5 ±380.9	5 ±3.5	12 ±6.3	10.4 ±12.6	112.7 ±149.1	261.2 ±175.3	247.7 ±182.3	4.7 ±7.3	S
734	142.6 ±102.5	0.7 ±1	9.7 ±8.1	18.4 ±18.4	146.8 ±151.3	48 ±30.5	38.1 ±30.3	3.2 ±3.2	D
729	521.6 ±306.6	2.6 ±1.3	10.1 ±5.4	13 ±23.9	46.6 ±79.3	134.4 ±75.9	333 ±230.9	2.8 ±2.3	S
643	83.1 ±126.3	0.6 ±1	5.5 ±10.9	23.3 ±26.4	225.8 ±159.4	20.1 ±24.9	34 ±71.5	0.1 ±0.5	D
742	801.4 ±216.9	3.2 ±2.2	7.6 ±5.2	7.2 ±11.6	20.7 ±74.2	216.9 ±54.4	563.7 ±190.9	6.3 ±2.9	S
526	605.3 ±318.1	5.5 ±5.2	8.8 ±12.6	16.3 ±14.6	69 ±82.4	182.1 ±95	378.6 ±231.6	2.4 ±2.5	D
447	629 ±326.6	6.3 ±2	12.2 ±4.7	7.8 ±9.2	49.7 ±74	292.1 ±149.3	292.1 ±168.4	6 ±3.7	S
659	555.2 ±377.1	2 ±1.7	5.7 ±3.7	22.7 ±21.8	62.5 ±142.2	189.6 ±98.4	307.6 ±173.3	5.3 ±3	D
783	619 ±300.3	3.8 ±2.9	12.1 ±9.5	9.7 ±15.9	48.8 ±70.2	179.9 ±94.8	403 ±216.4	5.7 ±4	S
643	83.1 ±126.3	0.6 ±1	5.5 ±10.9	23.3 ±26.4	225.8 ±159.4	20.1 ±24.9	34 ±71.5	0.1 ±0.5	D
734	142.6 ±102.5	0.7 ±1	9.7 ±8.1	18.4 ±18.4	146.8 ±151.3	48 ±30.5	38.1 ±30.3	3.2 ±3.2	S

Tab.9. Verhaltensparameter in der Kontrollphase (Individualwerte, $\bar{x}$ ±SD) und soziale Position bei Neutraalkonfrontation.

Interaktionspartner Tier Nr.	Rennen (2-Sekunden-Intervalle/15 Minuten) (n=18)	Sternalmarkieren (Bereignisse/15 Minuten) (n=18)	bei Grenzkonfrontation erreichte soziale Position D(omnant) / S(ubdominant)
525	120.1 ±48.8	7.8 ±5.6	D
734	48 ±30.5	0.6 ±0.6	S
525	120.1 ±48.8	7.8 ±5.6	D
643	20.1 ±34.9	0.3 ±0.6	S
659	189.6 ±98.4	2.7 ±2	D
783	179.9 ±94.8	1.4 ±1.3	S
734	48 ±30.5	0.6 ±0.6	D
742	216.9 ±94.4	5.1 ±2.5	D
447	291.1 ±149.3	3.6 ±2.2	D
643	20.1 ±34.9	0.3 ±0.6	S
734	48 ±30.5	0.6 ±0.6	D
643	20.1 ±34.9	0.3 ±0.6	S

Tab.11. Rennen und Sternalmarkieren in der Kontrollphase (Individualwerte, $\bar{x}$ ±SD) sowie soziale Position bei Grenzkonfrontation.

	Dominante			Subdominante		
	Kontrolle	Grenzkonzentration	p	Kontrolle	Grenzkonzentration	p
Kreatinin ($\mu\text{mol}/\text{ml}$ Urin)	7.54 $\pm$ 2.64 (44)	8.56 $\pm$ 4.15 (85)	n. s.	7.68 $\pm$ 2.87 (35)	7.69 $\pm$ 2.65 (57)	n. s.
Harnstoff ($\text{mg}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	0.08 $\pm$ 0.03 (43)	0.1 $\pm$ 0.04 (80)	0.02	0.09 $\pm$ 0.02 (34)	0.09 $\pm$ 0.03 (57)	n. s.
Harnsäure ($\mu\text{g}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	16.89 $\pm$ 7.19 (41)	11.41 $\pm$ 8.68 (76)	0.001	17.73 $\pm$ 17.19 (33)	14.25 $\pm$ 24.18 (56)	n. s.
Cholesterin ($\mu\text{g}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	12.81 $\pm$ 13.26 (43)	14.7 $\pm$ 10.92 (77)	n. s.	12.23 $\pm$ 8.11 (33)	8.82 $\pm$ 7.62 (57)	0.05
NAG ($\text{mU}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	1.14 $\pm$ 0.79 (41)	1.82 $\pm$ 1.06 (77)	0.001	1.61 $\pm$ 1.74 (30)	1.65 $\pm$ 0.77 (55)	n. s.
Glucose ($\text{mg}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	0.08 $\pm$ 0.03 (45)	0.1 $\pm$ 0.05 (80)	0.02	0.08 $\pm$ 0.02 (35)	0.08 $\pm$ 0.05 (56)	n. s.
Protein ($\text{mg}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	0.33 $\pm$ 0.1 (43)	0.34 $\pm$ 0.13 (79)	n. s.	0.34 $\pm$ 0.08 (33)	0.27 $\pm$ 0.09 (56)	0.01
Mg ⁺⁺ ($\mu\text{mol}/\text{ml}$ Urin)	3.58 $\pm$ 2.59 (23)	5.12 $\pm$ 3.69 (39)	n. s.	3.64 $\pm$ 2.91 (13)	4.85 $\pm$ 3.3 (32)	n. s.
Ca ⁺⁺ ($\mu\text{mol}/\text{ml}$ Urin)	0.71 $\pm$ 0.34 (23)	1.18 $\pm$ 0.66 (39)	0.01	0.61 $\pm$ 0.41 (13)	0.74 $\pm$ 0.31 (32)	n. s.
K ⁺ ($\mu\text{mol}/\text{ml}$ Urin)	89.51 $\pm$ 53.89 (50)	92.46 $\pm$ 39.54 (75)	n. s.	127.07 $\pm$ 151.44 (32)	87.72 $\pm$ 31.75 (49)	n. s.
Na ⁺ ($\mu\text{mol}/\text{ml}$ Urin)	114.58 $\pm$ 69.34 (50)	103.17 $\pm$ 56.44 (75)	n. s.	94.4 $\pm$ 74.67 (32)	110.4 $\pm$ 46.8 (49)	n. s.
pH	6.8 $\pm$ 0.8 (45)	6.5 $\pm$ 0.7 (76)	0.05	6.5 $\pm$ 0.3 (33)	6.5 $\pm$ 0.5 (55)	n. s.
osmotischer Druck ($\text{milliosmol}/\text{kg}$ Lösungsmittel)	2064 $\pm$ 142 (43)	2369 $\pm$ 1391 (78)	n. s.	1836 $\pm$ 777 (35)	1622 $\pm$ 394 (55)	n. s.

Tab.17. Konzentrationen von Urinbestandteilen, osmotischer Druck und Urin-pH in der Kontrollphase, während Grenzkonzentration sowie nach Separation. Gruppenmittelwerte ($\pm$ SD) der bei Konfrontation dominanten bzw. subdominanten Tiere. Signifikante Änderungen gegenüber der Kontrollphase sind angegeben. (n)= Anzahl der Urinproben.

	Kontrollwerte der bei Neutralfronktion			Kontrollwerte der bei Heimfronktion			Kontrollwerte der bei Grenzfronktion		
	Dominanten	Subdominanten	p	Dominanten	Subdominanten	p	Dominanten	Subdominanten	p
Harnstoff (mg/μmol Kreatinin)	0.13 ±0.07 (44)	0.09 ±0.03 (41)	0.002	0.12 ±0.06 (68)	0.1 ±0.05 (48)	n. s.	0.08 ±0.03 (43)	0.09 ±0.04 (64)	n. s.
Harnsäure (μg/μmol Kreatinin)	14.93 ±8.33 (43)	17.6 ±12.72 (41)	n. s.	16.21 ±7.92 (64)	14.67 ±9.27 (44)	n. s.	15.43 ±8.37 (39)	18.83 ±12.64 (57)	n. s.
Cholesterin (μg/μmol Kreatinin)	6.58 ±7.26 (44)	4.24 ±3.44 (41)	n. s.	4.76 ±4.77 (68)	6.56 ±5.44 (49)	n. s.	15.58 ±12.7 (41)	8.38 ±7.47 (64)	0.001
NAG (ml/μmol Kreatinin)	1.16 ±0.73 (36)	0.89 ±0.46 (31)	n. s.	1.11 ±0.67 (55)	1.1 ±0.56 (42)	n. s.	1.13 ±0.88 (37)	1.19 ±1.32 (58)	n. s.
Glucose (mg/μmol Kreatinin)	0.09 ±0.02 (44)	0.07 ±0.03 (40)	0.02	0.08 ±0.02 (68)	0.07 ±0.02 (50)	n. s.	0.08 ±0.03 (45)	0.07 ±0.02 (65)	n. s.
Protein (mg/μmol Kreatinin)	0.26 ±0.08 (41)	0.34 ±0.1 (25)	0.01	0.28 ±0.08 (57)	0.29 ±0.09 (42)	n. s.	0.33 ±0.11 (42)	0.3 ±0.09 (53)	n. s.
Kreatinin (μmol/ml Urin)	9.29 ±3.23 (44)	9.78 ±4.13 (42)	n. s.	9.57 ±3.69 (69)	8.6 ±4.35 (51)	n. s.	7.83 ±2.96 (44)	8.61 ±3.36 (66)	n. s.
pH	6.2 ±0.3 (41)	6.2 ±0.4 (41)	n. s.	6.2 ±0.3 (69)	6.3 ±0.4 (54)	n. s.	6.8 ±0.7 (44)	6.4 ±0.4 (65)	0.002
Druck (mmHg)	2078 ±523 (42)	1559 ±572 (41)	0.001	1809 ±490 (70)	1667 ±645 (54)	n. s.	2144 ±1216 (43)	1708 ±688 (65)	0.02
osmotischer Druck (mmHg)	87.31 ±30.69 (30)	117.2 ±44.89 (25)	0.01	107.38 ±39.79 (45)	110.97 ±71.65 (33)	n. s.	115.43 ±71.36 (48)	97.29 ±71.53 (37)	n. s.
K ⁺ (mmol/l Urin)	119.94 ±37.06 (30)	76.06 ±31.73 (25)	0.001	102.42 ±34.22 (45)	110.51 ±53.53 (33)	n. s.	95.26 ±59.47 (48)	125.21 ±140.76 (37)	n. s.
Mg ⁺⁺ (mmol/l Urin)	7.72 ±2.2 (29)	7.11 ±3.36 (31)	n. s.	7.86 ±2.53 (53)	6.9 ±3.09 (35)	n. s.	3.59 ±2.78 (20)	6.38 ±3.57 (26)	0.01
Ca ⁺⁺ (mmol/l Urin)	1.11 ±0.6 (29)	0.66 ±0.31 (32)	0.01	0.9 ±0.52 (54)	0.82 ±0.42 (35)	n. s.	0.69 ±0.35 (20)	0.78 ±0.48 (27)	n. s.

Tab.19. Kontrollphase: Konzentrationen von Urinbestandteilen, osmotischer Druck und Urin-pH. Aufgeführt sind die Gruppenmittelwerte (±SD) der sich in den späteren Versuchen (Neutral-, Heim- und Grenzfronktion) als dominant bzw. subdominant erwiesenen Tiere. (n)= Anzahl der Urinproben.

Interaktionspartner Tier Nr.	Glucose (mg/ μ mol Kreatinin)	Protein (mg/ μ mol Kreatinin)	osmotischer Druck (milliosmol/ kg Lösungsmittel)	K ⁺ (μ mol/ml Urin)	Na ⁺ (μ mol/ml Urin)	Harnstoff (mg/ μ mol Kreatinin)	bei Neutraalkonfrontation D(ominant) / S(ubdominant)
525	0.08 $\pm$ 0.01 (17)	0.29 $\pm$ 0.07 (17)	1904 $\pm$ 282 (16)	107.15 $\pm$ 22.22 (12)	85.49 $\pm$ 13.98 (12)	0.1 $\pm$ 0.03 (17)	D
447	0.05 $\pm$ 0.02 (14)	0.33 $\pm$ 0.1 (10)	1453 $\pm$ 813 (16)	81.43 $\pm$ 22.24 (8)	153.47 $\pm$ 29.26 (8)	0.07 $\pm$ 0.02 (14)	S
734	0.08 $\pm$ 0.01 (5)	0.21 $\pm$ 0.05 (4)	3137 $\pm$ 1082 (4)	175.7 $\pm$ 42.71 (3)	76.90 $\pm$ 50.90 (3)	0.08 $\pm$ 0.02 (5)	D
729	0.06 $\pm$ 0.01 (8)	0.25 $\pm$ 0.05 (5)	1756 $\pm$ 303 (8)	64.02 $\pm$ 38.06 (5)	127.40 $\pm$ 29.73 (5)	0.12 $\pm$ 0.04 (8)	S
643	0.11 $\pm$ 0.01 (8)	0.19 $\pm$ 0.02 (7)	2095 $\pm$ 262 (8)	143.58 $\pm$ 43.22 (6)	114.90 $\pm$ 50.50 (6)	0.19 $\pm$ 0.06 (8)	D
742	0.06 $\pm$ 0.01 (7)	0.3 $\pm$ 0.06 (5)	1826 $\pm$ 187 (8)	113.26 $\pm$ 19.36 (5)	115.78 $\pm$ 48.38 (5)	0.1 $\pm$ 0.02 (7)	S
526	0.06 $\pm$ 0.01 (7)	0.22 $\pm$ 0.06 (7)	2022 $\pm$ 368 (7)	70.80 $\pm$ 19.51 (2)	72.85 $\pm$ 20.43 (2)	0.06 $\pm$ 0.01 (7)	D
447	0.05 $\pm$ 0.02 (14)	0.33 $\pm$ 0.1 (10)	1453 $\pm$ 813 (16)	81.43 $\pm$ 22.24 (8)	153.47 $\pm$ 29.26 (8)	0.07 $\pm$ 0.02 (14)	S
639	0.12 $\pm$ 0.02 (7)	0.35 $\pm$ 0.08 (6)	1910 $\pm$ 67 (7)	111.72 $\pm$ 13.47 (7)	75.32 $\pm$ 7.9 (7)	0.24 $\pm$ 0.07 (7)	D
783	0.09 $\pm$ 0.02 (10)	0.47 $\pm$ 0.06 (5)	1358 $\pm$ 349 (10)	51.95 $\pm$ 15.62 (7)	69.48 $\pm$ 20.39 (7)	0.08 $\pm$ 0.03 (12)	S
643	0.11 $\pm$ 0.01 (8)	0.19 $\pm$ 0.02 (7)	2095 $\pm$ 262 (8)	143.58 $\pm$ 43.58 (6)	114.9 $\pm$ 50.5 (6)	0.19 $\pm$ 0.06 (8)	D
734	0.08 $\pm$ 0.01 (5)	0.21 $\pm$ 0.05 (4)	3137 $\pm$ 1082 (4)	175.7 $\pm$ 42.71 (3)	76.9 $\pm$ 50.9 (3)	0.08 $\pm$ 0.02 (5)	S

Tab.20. Urinparameter in der Kontrollphase (Individualwerte, $\bar{x} \pm SD$) und erreichte soziale Position bei Neutraalkonfrontation. (n)= Anzahl der Urinproben.

Interaktionspartner Tier Nr.	Cholesterin ($\mu\text{g}/\mu\text{mol}$ Kreatinin)	Mg ⁺⁺ ($\mu\text{mol}/\text{ml}$ Urin)	Osmotischer Druck (milliosmol/ kg Lösungsmittel)	pH	bei Grenz- konfrontation erreichte soziale Position D(ominant) / S(subdominant)
734	19.36 $\pm$ 6.39 (5)	---	3137 $\pm$ 1082 (4)	6.6 $\pm$ 0.1 (3)	D
742	2.74 $\pm$ 0.93 (7)	10.09 $\pm$ 0.63 (7)	1826 $\pm$ 187 (8)	6.0 $\pm$ 0.1 (8)	S
447	5.58 $\pm$ 3.85 (15)	5.40 $\pm$ 2.23 (11)	1453 $\pm$ 813 (16)	6.5 $\pm$ 0.2 (16)	D
643	4.41 $\pm$ 1.56 (8)	8.44 $\pm$ 1.54 (7)	2095 $\pm$ 262 (8)	6.0 $\pm$ 0.2 (8)	S
734	19.36 $\pm$ 6.39 (5)	---	3137 $\pm$ 1082 (4)	6.6 $\pm$ 0.1 (3)	D
643	4.41 $\pm$ 1.56 (8)	8.44 $\pm$ 1.54 (7)	2095 $\pm$ 262 (8)	6.0 $\pm$ 0.2 (8)	S
837	10.72 $\pm$ 6.15 (4)	---	4098 $\pm$ 529 (5)	5.7 $\pm$ 0.2 (5)	D
894	7.81 $\pm$ 5.03 (7)	2.54 $\pm$ 2.35 (2)	1610 $\pm$ 717 (10)	6.6 $\pm$ 0.3 (10)	S
909	10.67 $\pm$ 8.29 (10)	0.67 $\pm$ 0.34 (4)	1167 $\pm$ 444 (10)	6.8 $\pm$ 0.2 (11)	D
886	9.47 $\pm$ 8.12 (10)	3.15 $\pm$ 0.76 (5)	2065 $\pm$ 263 (10)	6.4 $\pm$ 0.1 (10)	S
751	27.1 $\pm$ 19.32 (10)	2.55 $\pm$ 2.51 (4)	2648 $\pm$ 687 (10)	7.7 $\pm$ 1.0 (10)	D
783	3.55 $\pm$ 3.42 (12)	4.06 $\pm$ 3.6 (5)	1358 $\pm$ 349 (10)	6.4 $\pm$ 0.3 (10)	S
525	7.01 $\pm$ 7.57 (17)	3.5 $\pm$ 0.67 (3)	1904 $\pm$ 282 (16)	6.4 $\pm$ 0.2 (16)	D
734	19.36 $\pm$ 6.39 (5)	---	3137 $\pm$ 1082 (4)	6.6 $\pm$ 0.1 (3)	S
447	5.58 $\pm$ 3.85 (15)	5.4 $\pm$ 2.23 (11)	1453 $\pm$ 813 (16)	6.5 $\pm$ 0.2 (16)	D
928	17.12 $\pm$ 4.53 (5)	3.76 $\pm$ 4.77 (3)	1032 $\pm$ 405 (5)	6.6 $\pm$ 0.5 (5)	S
751	27.1 $\pm$ 19.32 (10)	2.55 $\pm$ 2.51 (4)	2648 $\pm$ 687 (10)	7.7 $\pm$ 1.0 (10)	D
866	9.47 $\pm$ 8.12 (10)	3.15 $\pm$ 0.76 (5)	2065 $\pm$ 253 (10)	6.4 $\pm$ 0.1 (10)	S
894	7.81 $\pm$ 6.03 (7)	2.54 $\pm$ 2.75 (2)	1610 $\pm$ 717 (10)	6.6 $\pm$ 0.3 (10)	D
909	10.67 $\pm$ 8.29 (10)	0.67 $\pm$ 0.34 (4)	1167 $\pm$ 444 (10)	6.8 $\pm$ 0.2 (11)	S

Tab.22. Urinparameter in der Kontrollphase (Individualwerte, $\bar{x} \pm \text{SD}$) und erreichte soziale Position bei Grenzkonfrontation. (n)= Anzahl der Urinproben.

		Wachsein mit Aktivität	Wachsein ohne Aktivität	Leichtschlaf	Tiefschlaf	n	
♂ 447	KT	13.5 $\pm$ 3.6	21.6 $\pm$ 3	53.4 $\pm$ 5.4	11.4 $\pm$ 2	5	
	KF	15.5 $\pm$ 2.2	19.6 $\pm$ 3.2	57.8 $\pm$ 5.4	6.9 $\pm$ 5.1	5	
	p	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.		
	♂ 743	KT	20.4 $\pm$ 4.3	18.6 $\pm$ 7.1	46 $\pm$ 9.7	14.8 $\pm$ 5.2	5
		KF	13.1 $\pm$ 4	21.4 $\pm$ 2.9	49.2 $\pm$ 10.8	16.1 $\pm$ 5.2	5
p		0.05	n. s.	n. s.	n. s.		
♂ 643		KT	17.6 $\pm$ 2.2	12.5 $\pm$ 6.8	52.7 $\pm$ 7.1	17.2 $\pm$ 9.1	5
		KF	9.7 $\pm$ 2.8	63.1 $\pm$ 14.1	18.2 $\pm$ 8.5	8.9 $\pm$ 4.5	8
	p	0.001	0.001	0.001	0.05		
	♂ 742	KT	15.3 $\pm$ 4.8	15.5 $\pm$ 4.9	58.6 $\pm$ 6.9	10.4 $\pm$ 5.1	5
		KF	20.4 $\pm$ 2.5	29.1 $\pm$ 3.6	36.5 $\pm$ 0.6	14 $\pm$ 1.4	2
p		n. s.	0.02	0.01	n. s.		

Tab. 25. Prozentuales Vorkommen der EEG-Phasen in der Kontrollphase und bei Grenzkonfrontation (Individualwerte, $\bar{x} \pm SD$). n = Anzahl der Nächte.

	Wachsein mit Aktivität	Wachsein ohne Aktivität	Leichtschlaf	Tiefschlaf
♂ 447 Dominante	KT	3.1 $\pm$ 3.8 (105)	4.3 $\pm$ 3.6 (180)	9.9 $\pm$ 6.1 (181)
	KF	4.3 $\pm$ 3.3 (78)	4.2 $\pm$ 2.5 (163)	10.8 $\pm$ 6.3 (188)
	p	0.05	n. s.	n. s.
	KT	3.4 $\pm$ 4 (144)	5.2 $\pm$ 2.8 (126)	9.3 $\pm$ 6.3 (177)
	KF	4.3 $\pm$ 4.8 (68)	4.8 $\pm$ 5.9 (157)	10.9 $\pm$ 8.7 (162)
♂ 643 Subdominante	p	n. s.	n. s.	0.05
	KT	5.7 $\pm$ 5.4 (86)	4.5 $\pm$ 3.6 (99)	12.9 $\pm$ 10.5 (147)
	KF	4.2 $\pm$ 3.6 (98)	29 $\pm$ 52.3 (127)	12 $\pm$ 7.8 (86)
	p	0.02	0.001	0.05
	KT	6.4 $\pm$ 8.2 (62)	4.7 $\pm$ 2.8 (116)	15.4 $\pm$ 11.2 (136)
♂ 742	KF	5.6 $\pm$ 5.1 (41)	11.2 $\pm$ 19.5 (38)	12.5 $\pm$ 10.5 (43)
	p	n. s.	0.001	n. s.
				0.001

Tab. 26. Dauer der EEG-Phasen (Minuten) in der Kontrollphase und bei Grenzkonfrontation (Individualwerte, $\bar{x} \pm SD$). (n) = Anzahl der Phasen.

		Wachsein mit Aktivität	Wachsein ohne Aktivität	Leichtschlaf	Tiefschlaf	n
♂ 447 Dominante	KT	21.2 $\pm$ 9.2	35.8 $\pm$ 6.6	39.6 $\pm$ 6.2	6.8 $\pm$ 3.1	5
	KF	15.6 $\pm$ 4.1	32.6 $\pm$ 4.1	39.8 $\pm$ 5.4	3 $\pm$ 1.5	5
	p	n. s.	n. s.	n. s.	0.005	
	KT	23.2 $\pm$ 11.7	25.4 $\pm$ 5.3	35.4 $\pm$ 10	10 $\pm$ 4.1	5
	KF	13.6 $\pm$ 5.6	31.4 $\pm$ 8.6	32.4 $\pm$ 7.6	6.6 $\pm$ 1.3	5
	p	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	
♂ 643 Subdominante	KT	17.6 $\pm$ 2.8	19.8 $\pm$ 6.0	29.4 $\pm$ 7.5	10.2 $\pm$ 4.8	5
	KF	12.2 $\pm$ 4	15.8 $\pm$ 3.3	11.1 $\pm$ 4.2	4.1 $\pm$ 1.9	8
	p	0.05	n. s.	0.001	0.01	
	KT	12.4 $\pm$ 4.9	23.2 $\pm$ 6.2	27.4 $\pm$ 5.4	9.8 $\pm$ 5.9	5
	KF	20.5 $\pm$ 0.7	19 $\pm$ 4.2	21.5 $\pm$ 4.9	3 $\pm$ 2.8	2
	p	n. s.	n. s.	n. s.	n. s.	

Tab. 27. Häufigkeit der EEG-Phasen in der Kontrollphase und bei Grenzkonfrontation (Individualwerte, $\bar{x} \pm SD$). n = Anzahl der Nächte.

Danksagung

Es ist eine angenehme Aufgabe, mich für gewährte Unterstützung zu bedanken bei:

- Herrn Prof. Dr. C. Vogel, Anthropologisches Institut der Universität Göttingen, für die Betreuung der Arbeit und die stete Diskussionsbereitschaft;
- Herrn Prof. Dr. H.-J. Kuhn, wissenschaftlicher-technischer Geschäftsführer des Deutschen Primaten-zentrums (DPZ), für das fortlaufende Interesse an der Arbeit und themenbezogene Diskussionen;
- Herrn Dr. E. Fuchs, kommissarischer Leiter der Abt. Reproduktionsbiologie am DPZ, für die Vergabe der interessanten Themenstellung sowie Diskussionen und wertvolle Anregungen;
- Herrn Dr. G. Warneke, Zentrum Innere Medizin, Abt. Nephrologie der Uni-Klinik Göttingen, für die Möglichkeit an seinen Geräten Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺ und Mg⁺⁺ zu messen;
- Herrn Prof. Dr. H.-U. Schnitzler, Zoologisches Institut III der Universität Tübingen, für die Benutzung der Radio-Telemetrieanlage;
- Frau Dr. M. Johnen, Tübingen, für die Einweisung in die Telemetrieanlage;
- Herrn Prof. Dr. H. G. Erkert, Zoologisches Institut III der Universität Tübingen, für die Leihgabe einer zweiten Ruedin-Telemetrie-Empfangsanlage, die erst die parallele EEG-Registrierung zweier Tiere ermöglichte;
- Frau I. Gatesman (BVSc, MRCVS), Tierärztin am DPZ, für die Durchführung von Eingriffen;
- Frau A. Grothaus und Herrn E. Gomolka, Tierpfleger der Abt. Reproduktionsbiologie, für die vielen kleinen und großen Hilfen, die sich in drei Jahren gemeinsamer Arbeit ergeben haben. Mein Dank auch an Herrn J. Kurre, ehemals studentische Hilfskraft am DPZ, für die gute Zusammenarbeit im Bereich der Tierhaltung. Stellvertretend für die Betriebstechnik des DPZ danke ich Herrn L. Pawlik für das Lösen technischer Probleme.

- Ich danke besonders Frau A. Wöhlm für das unermüdliche Korrekturlesen und aufmunternde Motivation beim Niederschreiben des Textes.

- Ich danke außerdem der Deutschen Primatenzentrum GmbH für die finanzielle Unterstützung während der Anfertigung der Arbeit sowie für die Finanzierung meines Aufenthaltes in Tübingen.

Lebenslauf

Ich wurde am 01. September 1959 als Sohn des Versicherungskaufmanns Berthold Aue und seiner Ehefrau Kannelore Aue, geb. Luchterhand, in Göttingen geboren.

Von April 1966 bis Juli 1969 besuchte ich die Volksschule Bonifatius und wechselte anschließend auf das mathematisch-naturwissenschaftlich orientierte Felix-Klein-Gymnasium über. Im Mai 1978 erhielt ich das Reifezeugnis.

Im Juli 1978 wurde ich zur Bundeswehr eingezogen und leistete meinen Grundwehrdienst bis September 1979 ab.

Im WS 1979/80 immatrikulierte ich mich an der Georg-August-Universität zu Göttingen für das Studium der Biologie. Die Biologie-Vordiplom-Prüfung legte ich im Oktober 1981 ab. Nach der Diplom-Hauptprüfung im Februar 1984 begann ich unter Anleitung von Prof. Dr. C. Vogel, Anthropologisches Institut in Göttingen, eine Diplomarbeit zum Thema "Verhalten und Zeit - Zur Struktur der Aktivitätsphasen von *Galago demidovii* FISCHER, 1808 (Galagidae, Strepsirhini, Primates) unter Laborbedingungen. Faktoren- und varianzanalytische Untersuchungen.". Im Januar 1985 erhielt ich das Diplom im Fach Biologie.

Seit August 1985 bin ich im Deutschen Primatenzentrum, Abt. Reproduktionsbiologie, als wissenschaftliche Hilfskraft mit Hochschulabschluß tätig und erstellte bis September 1988 die vorliegende Dissertation.