

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.