

**Innerfamiliäre Aggression bei der Mongolischen Wüstenrennmaus,**

***Meriones unguiculatus* (Milne Edwards 1867)**

**Dissertation**

zur Erlangung des akademischen Grades

doctor rerum naturalium (Dr.rer.nat.)

vorgelegt der

Mathematisch-Naturwissenschaftlich-Technischen Fakultät  
(mathematisch-naturwissenschaftlicher Bereich)  
der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

von Frau

Elke Scheibler

geb. am: 28.09.1978, in Halle/Saale

Gutachterin bzw. Gutachter:

1. Dr. René Weinandy
2. Prof. Dr. Kurt Kotrschal

Datum der Verteidigung: 17.10.05

**urn:nbn:de:gbv:3-000009103**

[<http://nbn-resolving.de/urn/resolver.pl?urn=nbn%3Ade%3Agbv%3A3-000009103>]

## **Inhaltsverzeichnis**

<b>Einleitung</b>	Lebensweise	<b>3</b>
	Sozialverhalten und Sozialstruktur	<b>4</b>
	Familiendynamik und Stress	<b>6</b>
	Ziele der Arbeit	<b>8</b>
<b>Kapitel 1</b>	<b>Burrow systems of the Mongolian gerbil (<i>Meriones unguiculatus</i>)</b>	<b>10</b>
	Elke Scheibler, Wei Liu, René Weinandy, Rolf Gattermann Mammalian Biology (eingereicht)	
<b>Kapitel 2</b>	<b>Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (<i>Meriones unguiculatus</i>) under restricted environments</b>	<b>11</b>
	Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann Mammalian Biology 2005 70:137-146	
<b>Kapitel 3</b>	<b>Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils, <i>Meriones unguiculatus</i></b>	<b>12</b>
	Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann Folia Zoologica 2005 (im Druck)	
<b>Kapitel 4</b>	<b>Social categories in families of Mongolian gerbils</b>	<b>13</b>
	Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann Physiology & Behavior 2004 81: 455– 464	
<b>Kapitel 5</b>	<b>Male expulsion in cooperative Mongolian gerbils (<i>Meriones unguiculatus</i>)</b>	<b>14</b>
	Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann Physiology & Behavior (eingereicht)	
<b>Kapitel 6</b>	<b>Intra-family aggression modulates morpho-physiological features of the Mongolian gerbil</b>	<b>15</b>
	Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann Acta Zoologica Sinica (eingereicht)	
<b>Diskussion</b>	Innerfamiliäre Aggression	<b>16</b>
	Charakterisierung der Familienmitglieder	<b>20</b>
	Schlussfolgerung und Ausblick	<b>25</b>
	<b>Zusammenfassung / Summary</b>	<b>27</b>
<b>Literatur</b>		<b>34</b>
<b>Anhang</b>		<b>40</b>

## Einleitung

### Lebensweise

Erstmalig wurden Mongolische Wüstenrennmäuse in Nord-West China von dem französischen Pater Abbé Armand David erwähnt und gefangen. Dieser schickte einige Exemplare an das Pariser Naturkundemuseum, wo die Erstbeschreibung durch Monsieur Milne Edwards erfolgte und der bis heute gebräuchliche wissenschaftliche Artname *Meriones unguiculatus*, Milne Edwards, 1867 eingeführt wurde (MILNE EDWARDS 1867). Die Mongolische Wüstenrennmaus gehört systematisch in eine der größten Säugetierordnungen, den Rodentia. Die weitere Klassifizierung innerhalb dieser Ordnung variiert jedoch. NOVAK (1991) fasst die Rennmäuse in der Unterfamilie der Gerbillinae zusammen und ordnet diese der Familie der Muridae zu. Dagegen befürworten HARRISON & BATES (1991) eine andere Zuordnung. Sie führen in der Ordnung Rodentia die Familie Cricetidae ein, worin dann die Unterfamilie Gerbillinae eingegliedert wird. Beide Quellen führen *Meriones* als Gattungs- und *M. unguiculatus* entsprechend als Artnamen.

Die Mongolische Wüstenrennmaus besiedelt, wie es ihr Name vermuten lässt, die trockenen Zonen der Mongolei und deren angrenzende Gebiete in Südsibirien und Nordchina. Entgegen ihrem Namen findet man Vertreter dieser Art jedoch nicht in den Wüsten, sondern in den Halbwüsten und Steppen (GULOTTA 1971; NAUMOV & LOBACHEV 1975). Das genutzte Habitat besteht nicht nur aus den karg bewachsenen Arealen, sondern auch aus anthropogen geprägten Flächen bzw. Siedlungen bestehend aus Jurten, Häusern oder Speichern. Mit der Besiedlung menschlicher Behausungen besetzt die Mongolische Wüstenrennmaus eine Nische, nämlich die des Kulturfolgers. Aufgrund dieser Eigenschaft, sowie ihrer sozialen Lebensweise mit Winterbevorratung, ihrer Rolle als Krankheitsüberträger und den teilweise hohen Populationsdichten, gelten sie besonders in ackerbaulich geprägten Regionen als Schädner. (DAWAA 1985).

Mongolische Wüstenrennmäuse legen stark verzweigte Sommer- und Winterbaue an. Nur letztere weisen Vorratskammern auf und werden bis auf 180 cm Bodentiefe gegraben. In beiden Bausystemen befindet sich immer nur eine Nestkammer. Zusätzlich werden Fluchtbaue angelegt, dies sind einfache Baue bzw. Gänge ohne Nestkammer, die im Umkreis von 10 bis 15 m um den Hauptbau zu finden sind (NAUMOV & LOBACHEV 1975; DAWAA 1985). Häufig findet man Baue der Mongolischen Wüstenrennmaus in Caragana-Beständen. Dieser giftige Erbsenstrauch bietet durch seine Wuchsform Schutz vor Predatoren, Wind und Sonneneinstrahlung, stellt jedoch keine

Futter- oder anderweitig genutzte Pflanze dar. Mongolische Wüstenrennmäuse ernähren sich als Granivore hauptsächlich von den Samen oder auch grünen Pflanzenteilen von *Artemisia sieversiana*, *Heteropappus altaicus*, *Geranium pratense*, *Astragalus galactiges* und *Medicago falcata*. Das Nestmaterial besteht vorwiegend aus trockenen Grashalmen wie z.B. von *Cleistogenes squarrosa*, aber auch Zellstoff, Aluminium-Folie und Zigarettenstummel wurden gefunden (HSIA & WANG 1956; DAWAA 1985). Ergänzend zu den bisher bekannten Fakten wurden die im Verlauf einer Expedition in Nordchina gesammelten Daten über den Lebensraum, die Bausysteme und die Nahrungspflanzen der Mongolischen Wüstenrennmaus in der hier vorliegenden Arbeit im ersten Kapitel zusammengefasst (**Kap. 1: Burrow systems of the Mongolian gerbil** (*Meriones unguiculatus*)).

## Sozialstruktur und Sozialverhalten

Mongolische Wüstenrennmäuse leben in Groß- und Dauerfamilien, d.h. die Familien bestehen über mehrere Generationen hinweg und mehrere Würfe der Nachkommen leben in der Gemeinschaft. Die Verwandtenerkennung erfolgt über den Familienduft, der durch ein Sekret der Ventraldrüse gebildet wird. Die Ventraldrüse ist eine ventral gelegene Talgdrüse. Deren Größe hängt vom Alter und dem Rang eines Tieres ab. Ranghohe und ältere Tiere weisen größere Drüsenfelder auf. Auch ist ein Geschlechtsdimorphismus bekannt, da Männchen größere Ventraldrüsen als Weibchen besitzen. Darüber hinaus bilden in der Regel von allen Weibchen nur die Stammweibchen sichtbare Ventraldrüsenfelder aus (BARAN & GLICKMAN 1970; THIESSEN et al. 1970 & 1971; ARKIN et al. 2003). Detaillierte Studien zeigten eine Beeinflussung des Markierverhaltens durch den Hormonstatus eines Tieres (Testosteron: THIESSEN et al. 1968; Testosteron und Östrogen: OWEN & THIESSEN 1973) aber auch durch soziale Faktoren (SWANSON 1980; PROBST & LORENZ 1987) oder durch den diurnalen Tagesrhythmus (PROBST et al. 1987).

Über die soziale Organisation dieser Nagetiere ist bekannt, dass das Zentrum der Familie von dem Stamm- bzw. Gründerpaar gebildet wird. Beide Tiere leisten Brutpflege, wobei der maternale Anteil größer ist, da nur das Weibchen die Jungen einträgt und das Nest baut. Die paternale Brutpflege äußert sich lediglich im Wärmen der Jungen (WEINANDY & GATTERMANN 1999). Die Stamm- bzw. Gründertiere markieren und verteidigen das Revier und auch die Reproduktion ist auf diese Tiere hauptsächlich beschränkt (MARSTON & CHANG 1965; PAYMAN & SWANSON 1980; CLARK & GALEF 2001). Dabei muss jedoch das männliche Reproduktionsmonopol als weniger exklusiv angesehen werden (ÅGREN 1976), da wiederholt

Kopulationen mit Nicht-Gründer-Männchen aus der eigenen Familie oder mit fremden Männchen an den Reviergrenzen beobachtet wurden. Aggressive Auseinandersetzungen traten zwischen dem Stammweibchen und geschlechtsreifen, weiblichen Nachkommen auf (ROPER & POLIOUDAKIS 1977; SWANSON & LOCKLEY 1978; CLARK & GALEF 2001). Dies wurde mit einer Konkurrenz um das weibliche Reproduktionsmonopol erklärt. Inwieweit auch eine solche Konkurrenzsituation zwischen den Männchen einer Familie besteht, wurde im fünften Kapitel untersucht (**Kap. 5: Male expulsion in cooperative Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)**). Hierfür wurden die Reproduktionsmerkmale von verstoßenen und Integriert-Bleibenden Männchen sowie der Stamm Männchen analysiert.

Generell spiegeln innerfamiliäre, aggressive Auseinandersetzungen jedoch nur einen kleinen Teil des Sozialverhaltens der Mongolischen Wüstenrennmaus wider. Eine Charakterisierung des Familienlebens und eine Unterteilung in harmonische und aggressive Phasen wurden in einem weiteren Kapitel vorgenommen (**Kap. 2: Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under restricted environments**). Hier wurden die Faktoren, die zum Ausbruch aggressiver Phasen führten, untersucht und die Aggressoren beschrieben. Darüber hinaus wurden die Folgen solcher Perioden auf der Familienebene analysiert.

Die untersuchte Spezies ist für ihre kooperative Lebensweise bekannt, da die nicht-reproduzierenden aber in der Familie lebenden Tiere Helferfunktionen wahrnehmen (GROMOV 1981; FRENCH 1994). Ihre Reproduktionsfähigkeit bzw. das Erreichen der Geschlechtsreife ist speziell bei den weiblichen Nachkommen verzögert bzw. hormonell unterdrückt (MARSTON & CHANG 1965; ADAMS & NORRIS 1979; PAYMAN & SWANSON 1980). Dieses Phänomen des Helfens bzw. die verzögerte Dispersion kann allgemein mit ökologischen Zwängen erklärt werden, die die unabhängige Reproduktion des einzelnen Individuums verhindern („ecological constraints-Theorie“, EMLEN 1982). KOKKO & LUNDBERG (2001) hingegen favorisieren die individuellen Eigenschaften als entscheidende Faktoren, um in der Konkurrenz um geeignete Territorien zu bestehen. Sie schätzen die Habitatsättigung bzw. die äußeren Gegebenheiten nur als begleitende Faktoren ein. STACEY & LIGON (1991) befürworten dagegen ein Model, das ein Verbleiben des Individuums in einer sozialen Gemeinschaft verbunden mit einer Reproduktionssuppression mit dem Netto-Fitnessgewinn resultierend aus den Helferleistungen erklärt („benefit of philopatry-Hypothese“). Dieser indirekte Fitnessgewinn scheint der entscheidende und am besten erklärte Beweis für das Auftreten von kooperativer Brutpflege zu

sein. Ganz besonders gilt dies unter Umweltbedingungen, die eine Aufzucht der eigenen Jungen nicht ermöglichen (KÖNIG 1997).

Alloparentale Brutpflege wurde von SALO & FRENCH (1989) an der Mongolischen Wüstenrennmaus untersucht. Sie zeigten einen gesteigerten Reproduktionserfolg bei Tieren, die schon als Subadulte bei der Jungenaufzucht beteiligt waren. OSTERMEYER & ELWOOD (1984) stellten eine verlängerte Aufenthaltsdauer der Subadulten bei den Juvenilen fest und interpretierten dies als Helferverhalten, da sie die Jungen wärmten. Ein Effekt, der bei den nesthockenden Mongolischen Wüstenrennmäusen als durchaus entlastend für die Elterntiere eingestuft werden kann, da so eine verminderte Verweildauer der Elterntiere ermöglicht wird. Dadurch konnten diese Tiere mehr Zeit für die Nahrungssuche aufwenden. Solche Helferleistungen sind jedoch nicht ausschließlich als positiv zu bewerten, da jedes Tier in einer geschlossenen Gemeinschaft auch eine Störquelle zwischen Mutter und Neugeborenem darstellt und daher ein verzögertes Wachstum der Jungen gezeigt werden konnte. So zeigten Ostermeyer & Elwood (1984) auch einen negativen Effekt der Anwesenheit vieler Helfer auf die jüngsten Familienmitglieder. In einer eigenen Untersuchung wurden Einflussfaktoren ausgehend von der Familie auf die jeweils jüngsten Würfe verglichen (**Kap. 3: Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus***) mit dem Unterschied, dass hier neben Familieneigenschaften wie Dichte und Geschlechterverhältnis die Auswirkungen innerfamiliäre Aggression analysiert werden konnten.

## F a m i l i e n d y n a m i k u n d S t r e s s

Per Definition bedeutet Familiendynamik die Veränderung in der Zusammensetzung einer Familie. Als letztere gilt jede Gemeinschaft bzw. Sozietät, in der mindestens die Eltern gemeinsam die Pflege ihrer Nachkommen ausüben (GATTERMANN 1993). Mongolische Wüstenrennmäuse leben in Groß- und Dauerfamilien. Eine solche Lebensweise erscheint sinnvoll, wenn geringe Nahrungsressourcen verfügbar sind und erhöhter Predationsdruck besteht. Diese Bedingungen bestehen unter den natürlichen Bedingungen. Weiterhin wurden auf der Populationsebene Abhängigkeiten der Populationsdichte von der Niederschlagsmenge (LI & ZHANG 1993), dem Habitat (ZHOU et al. 1985), sowie der Anzahl der Weibchen und der Anzahl ranghoher, alter Männchen (XIA et al. 1982) gefunden. Sowohl die Niederschlagsmenge mit der damit verbundenen verfügbaren Futtermenge, als auch die Zahl der Weibchen wirken sich jedoch erst im Folgejahr aus. Dagegen bedeuteten hohe Dichten an adulten Männchen einen negativen

Effekt für die Populationsdichte. Freilanddaten zur Familienzusammensetzung sind bisher kaum verfügbar. ÅGREN et al. (1989) charakterisierte die Altersklassen und fand heraus, dass mehr als die Hälfte der Individuen noch subadult waren. Nur jeweils ca. ein Viertel der Familienmitglieder war juvenil oder adult, lediglich 4 % aller Tiere waren älter als 8 Monate. Eine ähnlich hohe Mortalitätsrate fanden auch LIU et al. (2001), da auch in dieser Studie die wenigsten Tiere im folgenden Frühjahr gefangen wurden. Die Familienzusammensetzung blieb konstant und wurde nur durch wenige Immigrationsereignisse und den Verlust von Tieren durch Predation beeinflusst. Auch wurde der Zusammenhalt in den Familien der Mongolischen Wüstenrennmaus durch die Migrationen der Familien hin zu günstigeren Standorten im Jahresverlauf veranschaulicht.

Dem Zusammenleben von bestimmten Tieren, die miteinander verwandt sind oder auch eingewandert sein können, wurde mit der Evolutionären Familientheorie von EMLEN (1995) eine theoretische Grundlage gegeben. Danach basiert das Zusammenleben in Familien auf drei Pfeilern: den ökologischen Zwängen, dem inklusiven Fitnesszuwachs und der Ungleichverteilung der Reproduktionsmöglichkeiten. Die Art und Weise des Familienlebens wiederum wird vom Verwandtschaftsgrad, der sozialen Dominanz, den Vorteilen aus dem Familienleben und der Wahrscheinlichkeit eines Reproduktionserfolges, der ohne die Gemeinschaft erreicht werden könnte, bestimmt.

Treten Änderungen in den Dominanzverhältnissen z.B. durch den Verlust eines ranghohen Tieres oder auch Veränderungen im Nahrungsangebot auf, so kann es innerhalb der Familie zu Auseinandersetzungen bis zur Wieder- oder auch Neuherstellung der alten Verhältnisse kommen oder es können Dispersionsereignisse beobachtet werden. CLUTTON-BROCK et al. (1998) beschrieben kooperative Erdmännchengruppen (*Suricata suricatta*). Hier führte der Verlust dominanter Weibchen zu einer zeitweiligen Vertreibung konkurrierender Weibchen, wenn sich ausschließlich adulte, konkurrenzfähige Weibchen in der Gruppe befanden. Geringe Interaktionen wurden beobachtet, wenn nur Subadulte vorhanden waren. Dies wurde mit einer Strategie zur Vermeidung bzw. Verminderung des Infantizids ausgehend von diesen Konkurrenten begründet. Der Verlust des dominanten Weibchens führte bei Weißbüscheläffchen (*Callithrix jacchus*) ebenfalls zu Infantizid-Ereignissen. Jedoch wurden kaum bzw. keine aggressiven Auseinandersetzungen zwischen den adulten Tieren beobachtet (LAZARO-PEREA et al. 2000). Somit erscheint Aggression gegen Adulte keine unbedingte Folge zu sein, vielmehr stellt es nur eine Möglichkeit mit einer entsprechend großen Variationsbreite dar. Aggressives

Verhalten tritt bei der Mongolischen Wüstenrennmaus in verschiedenen Situationen auf. Neben der schon beschriebenen innerfamiliären Aggression wurden aufgrund des territorialen Verhaltens Angriffe auf familienfremde Tiere häufiger beschrieben (GINSBURG & BRAUD 1971; REYNIERSE 1971; WECHKIN & CRAMER 1971). Dies trifft auch auf Verpaarungen einander fremder Tiere zu (NORRIS & ADAMS 1972; WEINANDY et al. 2001).

In den wenigen Untersuchungen zum Familienleben der Mongolischen Wüstenrennmaus unter semi-natürlichen Bedingungen (ÅGREN 1976; ROPER & POLIOUDAKIS 1977; SWANSON & LOCKLEY 1978) fand eine Betrachtung des Individuums inklusive seiner veränderlichen, physiologischen Eigenschaften weniger Bedeutung. In den folgenden Kapiteln wurden die Familienmitglieder in einer Langzeitstudie im Verlauf von familiendynamischen Prozessen untersucht. Eine Klassifizierung der adulten Tiere in soziale Kategorien konnte anhand ihres Verhaltens bzw. dem Grad ihrer Beteiligung an aggressiven Auseinandersetzungen vorgenommen werden (**Kap. 4: Social categories in families of Mongolian gerbils**). Auf der Grundlage dieser Kategorien konnten morphologisch und physiologisch orientierte Untersuchungen vorgenommen werden (Körperzusammensetzung: **Kap. 2: Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under restricted environments**; Hypophysen-Nebennierenrinden-System: **Kap. 4: Social categories in families of Mongolian gerbils**; männliche Reproduktionsparameter: **Kap. 5: Male expulsion in cooperative Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)**; Organmassen und Blutwerte: **Kap. 6: Intra-family aggression modulates morpho-physiological features of the Mongolian gerbil**). Es konnten aggressionsauslösende Faktoren ermittelt und deren Folgen für das Einzelindividuum deutlich gemacht werden.

## Ziele der Arbeit

Das Hauptaugenmerk lag auf einer Betrachtung familiendynamischer Prozesse bei einer kooperativ lebenden Nagetierart, der Mongolischen Wüstenrennmaus. Daher wurde allen Kapiteln eine Untersuchung zum natürlichen Lebensraum vorangestellt, worin grundlegende Informationen über die Bausysteme und zur Nahrung der Mongolischen Wüstenrennmaus dargestellt wurden.

Das zweite Kapitel führt in die Problematik der innerfamiliären Aggression ein. Zunächst sollten hier die Ursachen für das Auftreten dieses Verhaltens auf der Ebene der Familie und des Individuums geklärt werden. Darüber hinaus wurde das Familienleben charakterisiert, indem die



Beobachtungszeit in harmonische und aggressive Phasen unterteilt wurde. In einem weiteren Schritt wurden die Folgen der Aggression für die Familie ausgewertet.

Im dritten Kapitel wurden Auswirkungen agonistischen Verhaltens auf die Jungen ausgewertet. Einflüsse seitens der Familie sollten in ihrem Ausmaß bewertet werden, d.h. es sollte geklärt werden, ob die Würfe einer Familie stärker durch neutrale Familieneigenschaften wie Dichte oder Geschlechterverhältnis oder durch aggressives Verhalten einzelner Tiere beeinflusst werden.

Die Kapitel 4 bis 6 sowie ein Teil des Kapitels 2 beschäftigen sich mit der Charakterisierung der Familienmitglieder, die hierfür in soziale Kategorien eingeteilt wurden. Im zweiten Kapitel erfolgte eine Betrachtung der Körperzusammensetzung im Verlauf des Lebens und als Folge der Aggression auf die Tiere. Im vierten Kapitel wurden morphologische, histologische und endokrine Stressparameter der Hypophysen-Nebennierenrinden-Stressachse untersucht, die die Stressbelastung widerspiegeln sollten. Im Kapitel 5 wurden Reproduktionsparameter der Männchen analysiert, um hier eine mögliche Ursache für deren Verstoß zu finden. Auch hier wurden morphologische, histologische und endokrine Parameters zwischen den sozialen Kategorien verglichen. Das letzte Kapitel befasst sich mit den Belastungen infolge des Verstoßes der Tiere aus der Familie. Hierfür wurden neben Organmassen auch biochemische Blutparameter und das Blutbild ausgewertet.

Kapitel 1  
**Burrow systems of the Mongolian gerbil**  
**(*Meriones unguiculatus*, Milne Edwards 1867)**

Elke Scheibler, Wei Liu, René Weinandy, Rolf Gattermann  
eingereicht Mammalian Biology (Short communication)

**Abstract**

Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) are family living rodents of the semi-deserts and steppes in Mongolia and Northern China. In September 2004, burrows of the Mongolian gerbil were excavated in Northern China near the cities Baochang (42:07:30.58 N, 115:25:26.82 E) and Xilinhot (43:55:24.58 N, 116:6:27.66 E). The soil of the study area was typical steppes soil with a dark chestnut colour calciferous horizon up to a depth of 50 – 110 cm. Up to 80 % of the ground was covered by herbaceous plants; there were no trees or shrubs existing in the study area. Nest chambers contained grass and other materials but no droppings or food was found. Feeding chambers were classified as feeding chambers if they contained foraged plants. A typical burrow had 2 to 8 entrance holes leading underground down to a depth of 30 cm within the first 25 to 40 cm of tunnel length. The tunnels and entrance holes had a diameter of 3 to 4 cm, which was mainly constant throughout the burrow. The burrows were characterized as follows the simplest type was the temporary type, which had the function of an escape burrow. These were burrows without a chamber and a low number of entrance holes tunnels per burrow. The second type was the summer burrows; these burrows contained one nest chamber but no feeding chamber. The third type was the winter burrows, including at least one feeding chamber. Burrows of all three types were distributed in different distances (< 1m to 15 m). Furthermore, earth hills pointed to the near of a chamber, marking a main or rather a winter- or summer-burrow. The nest chambers of winter burrows were dug deeper than those of summer burrows.

Key words: *Meriones*, burrow system, rodents, excavation

Kapitel 2  
**Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils  
(*Meriones unguiculatus*) underrestricted environments**

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann  
Mammalian Biology 2005 70: 137-146

**Abstract**

Mongolian gerbils live in families consisting of a founder pair, to which reproduction is mainly restricted, and the offspring. They are described as cooperative breeder in which males and offspring act as helpers. Family dynamics have not been systematically investigated, particularly concerning the long-term consequences of periods of aggression. In a conceptual framework, promoting factors were investigated for the outbreak of aggression and its consequences on the families and on the individual level. Moreover, previously defined and described integrated (IFMs) and expelled family members (EFMs) were further characterized by frequent measurements of body mass and body composition. Six families were monitored for at least 1.5 years under controlled laboratory conditions. Regularly, the family composition and the individual state of each family member were inspected. In case of agonistic interactions, aggression periods were characterized by onset, number, duration, number of expelled animals and family size. First aggression period has been occurred 247.9 days post-founding. As a consequence, family size was reduced significantly from 18.8 to 17.5 animals; the number of females decreased too from 10.8 to 9.8 females per family. All Mongolian gerbils experienced 2.2 aggression periods per life. All EFMs had a reduced body mass increase during aggression periods compared with integrated ones. Expelled males had a lower body mass than their integrated siblings; there was no such difference in females. In each aggression period, 2.2 adult animals per family were expelled. There was no sex-specific expulsion rate. Mainly founder females acted as aggressors (in 60 % of all aggression periods). Up to three animals operated together aggressively, but mainly only one animal attacked the other family members (in 78 % of all aggression periods). To conclude, animals of both sexes were excluded due to changes in family structure and an increased family size. Furthermore, females were expelled due to competition for exclusive reproduction. Males with lower body mass were more prone to be expelled, whereas in females no morphometrical characteristics favour the expulsion.

Key words: *Meriones unguiculatus*, expulsion, body composition

Kapitel 3  
**Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils,**  
*Meriones unguiculatus*

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann  
Folia Zoologica 2005, im Druck

**Abstract**

Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) live territorially in families consisting of a reproducing founder pair and their non-reproducing young. Intra-family aggression occurs and is reported to be mainly caused by reproductive competition between females and the loss of reproducing founder animals. The current study investigated the impact of family traits (size, density and sex ratio) and aggressive inter-individual interactions on litters. Characteristics like pup mortality, litter size, sex ratio, and weekly body mass gain were tested. Across litters, significant correlations were found between litter size and family size ( $r = -0.507$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.008$ ) and between litter size and family density ( $r = -0.404$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.01$ ). Pup mortality was influenced by family size ( $r = 0.556$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.003$ ) and by family density ( $r = 0.328$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.04$ ). Unexpectedly, the influencing factor “occurrence of aggression” between adult family members or “expulsion of the mother” during lactation of the young had no influence on litters’ features. Family size and family density could be shown to be the most dominant parameters affecting the fate of the offspring and regulating the reproduction of the family.

Key words: aggression, peri-natal factors, mothers, pups

Kapitel 4  
**Social categories in families of Mongolian gerbils**

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann  
Physiology & Behavior 2004 81: 455– 464

**Abstract**

Mongolian gerbils are a species of rodent in Asia living in families, although aggression occurs within these social units. The aim of this study was to determine the causes for the surge of intrafamily aggression and to characterize different types of animals. Due to behavioral measures, animals were assigned to distinct social categories and the consequences of social stress were analyzed on an individual level. Four families established from founder pairs were kept for up to 2.5 years in large enclosures. Social interactions within each family were recorded for at least 5 days per week throughout the long-term experiment and fecal samples were collected weekly for the determination of corticosterone concentration. Moreover, adrenals were weighed and histologically analyzed. Two main causes for the outbreak of aggression were distinguished: changes in family structure and female competition for reproduction. As a result of these aggression periods, it was possible to divide animals into social categories: (1) integrated family members (IFM), (2) founder pair animals (FPA) and (3) expelled family members (EFM). Integrated animals had the lightest adrenal glands [related to the fat-free mass (FFM)] and lowest corticosterone level in aggression periods. Founder animals were never attacked by other members, reproduced successfully and displayed the highest stress level in most of the measured parameters. EFM were attacked and excluded mainly by the founder females. Their stress level was intermediate.

Key words: Family dynamics; Adrenals; Glucocorticoids; Social stress

## Kapitel 5

**Male expulsion in cooperative Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)**

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann  
eingereicht Physiology and Behavior

**Abstract**

Mongolian gerbils are territorial rodents of steppes and semideserts of Mongolia and Northern China. At least under laboratory conditions, the family life is characterized by long-term harmonious and short-term aggressive periods in which some members are expelled. The purpose of this study was to clarify which features of male offspring promote their expulsion. Therefore body mass, absolute and relative weight of testes and epididymis, histology of testes and testosterone concentrations were analyzed in males derived from five families living in semi-natural enclosures with food and water ad libitum. Males expelled (EFM, n = 40) had significantly higher relative testes and relative epididymis weight and higher testosterone concentrations in harmonious periods than it did non-attacked ones (IFM, n = 13). A stepwise discriminant analysis has established the relative testes weight as decisive for the affiliation to EFM or IFM. Based on this parameter, 71.7 % of the offspring could be classified correctly. Moreover the histological results showed that 50.0 % of integrated and 29.4 % of the expelled family members had incomplete spermiogenesis, indicating a reduced fertility. It is concluded, that males do compete for reproduction within the families which triggers the expulsion of the males with the highest reproductive capacity.

Key words: aggression, reproductive competition, spermiogenesis, expulsion

Kapitel 6  
**Intra-family aggression modulates morpho-physiological features  
of the Mongolian gerbil**

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann  
eingereicht Acta Zoologica Sinica

**Abstract**

Social stress caused by family dynamics in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) is a rarely described phenomenon. In this study, morpho-physiological parameters of 35 non-attacked and 37 animals attacked were determined including organ masses of liver, kidneys and spleen and biochemical traits in the blood such as cholesterol, triglycerides, glucose, ALAT. Furthermore, the blood profile was characterized during aggressive intra-family interactions. All animals lived in families kept under ad libitum laboratory conditions in semi-enclosures. It was found that male family members that were attacked showed a reduced ventral gland pad size (Mann-Whitney-U-Test:  $U = 48.0$ ;  $p = 0.04$ ). Moreover, those family members had lighter liver masses than the non-attacked ones (absolute liver mass: Mann-Whitney-U-Test:  $U = 169$ ;  $p = 0.02$ ; relative liver mass % FFM:  $U = 166$ ;  $p = 0.02$ ). Moreover, they showed lighter kidney masses (absolute kidney mass: Mann-Whitney-U-Test:  $U = 183.5$ ;  $p = 0.04$ ; relative liver mass % FFM:  $U = 137$ ;  $p = 0.005$ ). Changes in the blood profile were observed; animals attacked had an elevated number of leukocytes ( $U = 11.0$ ,  $p = 0.02$ ) and thrombocytes ( $U = 6.0$ ,  $p = 0.004$ ). Moreover, metabolites from the catabolism were also found in higher concentrations in these animals (cholesterol:  $U = 13.5$ ,  $p = 0.005$ ; ALAT:  $U = 13.0$ ,  $p = 0.006$ ). Based on these measurements, it is to be concluded that intra-family aggression was directed against low-ranking family members and resulted in an elevated release of energetic substances and an activation of the immune system as a reaction to the increased physical impairment of the animals involved.

**Key words:** social stress, blood profile, organ masses, *Meriones unguiculatus*

## Diskussion

### Innerfamiliäre Aggression

Die familiäre Lebensweise bietet Tieren verschiedene Vor- und Nachteile. Nach EMLEN'S Evolutionärer Familientheorie (1995) hängt die Lebensweise eines Tieres von den ökologischen Zwängen, dem inklusiven Fitnesszuwachs und den Reproduktionsmöglichkeiten ab. Das Ausmaß eines jeden Faktors variiert so den Zusammenhalt einer Familie. So ist z.B. der Zusammenhalt einer Familie unter optimalen Umweltbedingungen und geringen ökologischen Zwängen niedriger. Daher wandern die Tiere eher ab und die Familien sind kleiner, aber für jedes Einzelindividuum ist ein höherer Fitnesserfolg zu verzeichnen. Andererseits treten auch Regulationsmechanismen seitens der Familie auf, um den Nutzen aus dem Familienleben zu gewährleisten. Diese Mechanismen sichern besonders den dominanten Tieren die Wahrung ihrer Vorteile aus dem Familienleben. Ziel dieser Langzeitstudie war es, die Familiendynamik mit ihren Ursachen, Folgen und Einflüssen auf die Familienmitglieder in einer kooperativ lebenden Nagerart zu untersuchen. Besondere Aufmerksamkeit galt hierbei der Betrachtung der innerfamiliären Aggression als einen wirksamen Anteil familiendynamischer Prozesse. Aufbauend auf diesen Zusammenhängen sollten die Familienmitglieder charakterisiert werden. Dies wurde durch die Einführung sozialer Kategorien und die Klassifizierung der Familienmitglieder möglich.

In den Kapiteln 2 und 4 wurden grundlegende Aussagen zu den Familien und den aggressiven Interaktionen getroffen. Das Familienleben wurde als vorrangig harmonisch eingeschätzt, da die Aggressionsphasen geringere Zeiträume als die harmonischen Phasen einnahmen. Dies erscheint logisch, da aggressives Verhalten für die beteiligten Tiere immer einen Aufwand an Energie und das Risiko selbst verletzt zu werden beinhaltet (HUNTINGFORD & TURNER 1987). Als Ursachen für das Auftreten von innerfamiliärer Aggression konnten drei Faktoren ermittelt werden. Ein schon von ROPER & POLIOUDAKIS (1977) und SWANSON & LOCKLEY (1978) beschriebener Auslöser ist die Reproduktionskonkurrenz zwischen den Weibchen einer Familie (**Kap. 2: Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under restricted environments**). Erklärt werden kann dieses Phänomen mit den "Optimal-skew" Modellen (OSMs; Vehrenkamp 1983). Sie sagen subordinierten Tieren Reproduktionsmöglichkeiten voraus, die von dem oder den dominanten Tieren abhängig sind. Darüber hinaus werden die individuellen Reproduktionsmöglichkeiten von der individuellen Bereitschaft und Fähigkeit zu aggressiven Auseinandersetzungen um die



dominante Position modifiziert. Übertragen auf die hier untersuchten Familien der Mongolischen Wüstenrennmaus sind für Tiere mit unterschiedlichen Eigenschaften auch unterschiedliche Strategien zur Fitnessmaximierung zu erwarten. So können immature Familienmitglieder nur durch altruistisches Verhalten einen indirekten Fitnessgewinn erzielen. Dieses Helferverhalten ist jedoch auch mit einem Erfahrungsgewinn verbunden (SALO & FRENCH 1989). Der bedingt einen höheren Reproduktionserfolg bei Weibchen, die schon bei der Aufzucht anderer Jungen beteiligt waren.

Neben dem Auftreten von aggressivem Verhalten im Kontext des weiblichen Reproduktionsmonopols konnte in der vorliegenden Studie auch eine Konkurrenz zwischen den Männchen gezeigt werden, die jedoch geringer ausgeprägt war (**Kap. 5 Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus***). Bisher war bekannt, dass neben dem Stammännchen noch weitere Söhne oder auch familienfremde Männchen an den Territoriumsgrenzen mit dem Stammweibchen kopulierten (GALLUP & WAITE 1970; ÅGREN 1976; GROMOV 1981; ÅGREN et al. 1989). Jedoch fehlte bisher eine Überprüfung in welchem Maße diese Fremdkopulationen auch eine Konkurrenz zwischen den Männchen einer Familie verursachte. Die Untersuchung von Reproduktionsparametern der Männchen verschiedener sozialer Kategorien ergab einen Verstoß von geschlechtsreifen Tieren, die über schwerere relative Hoden- und Nebenhodenmassen verfügten, verglichen mit den Integriert-Bleibenden Familienmitgliedern. Ergänzt wurden diese Eigenschaften noch von den höheren Testosteronkonzentrationen in harmonischen Familiensituationen. Testosteron reguliert als gonadales Hormon unter anderem das Sexualverhalten. So fanden FRIGERIO et al. (2004) bei männlichen Graugänsen (*Anser anser*), die mit Testosteron behandelt wurden, einen Anstieg bestimmter Rufe. Diese Rufe gelten als statusanzeigend und machen die Paarbindung für andere Individuen deutlich. Darüber hinaus wird Testosteron als beeinflussender bzw. bestimmender Faktor für agonistisches Verhalten diskutiert (Aves: WINGFIELD et al. 1990; Mammalia: WOODROFFE et al. 1997; CAVIGELLI & PEREIRA 2000). Aufgrund der Hinweise hinsichtlich der Reproduktionsfähigkeit und der Stellung innerhalb der Familie wurde daher ein Verstoß von männlichen Wüstenrennmäusen geschlussfolgert, die die Merkmalskombination reproduktions- und konkurrenzfähig aufwiesen (**Kap. 5 Male expulsion in cooperative Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)**).

Diese Eigenschaften resultierten jedoch nicht automatisch in einem Verstoß durch das Stammännchen, da weder bei den Männchen noch bei den Weibchen eine sexualspezifische

Verstoßung beobachtet wurde. Es gab keinen Zusammenhang zwischen dem Geschlecht des Angreifers und des Angegriffenen. Jedoch agierten die Stammweibchen deutlich häufiger als Aggressor als alle anderen Tiere. Insofern konnte die Konkurrenzsituation nicht den Verstoß aller Tiere erklären.

Neben der Reproduktionskonkurrenz als Aggressionsauslöser traten auch aggressive Interaktionen nach Veränderungen in der Besetzung des Stammpaares auf. Der Verlust von dominanten Tieren bei Tierarten mit einer Ungleichverteilung der Reproduktionsmöglichkeiten bzw. einer ausgeprägten Dominanz weniger Tiere führt in der Regel zu Aggressionen. Diese tritt im Verlauf der Wieder- bzw. Neubesetzung dieser Positionen innerhalb der Gemeinschaft auf, wenn mehrere Tiere eine solche Stelle besetzen können. Daher verwundert es nicht, dass dieses Phänomen in Form von Fallstudien wiederholt dokumentiert wurde (Mongolische Wüstenrennmaus (*Meriones unguiculatus*) PAYMAN & SWANSON 1980; Clark & Galef 2001; Erdmännchen (*Suricata suricatta*) CLUTTON-BROCK et al. 1998).

Als dritten Auslöser für Aggressionsphasen in Familien der Mongolischen Wüstenrennmaus wurden sehr hohe Familiengrößen bestimmt. Eine Quantifizierung konnte hier lediglich durch den Mittelwert zu Beginn einer Aggressionsphase mit  $18,7 \pm 1,8$  Tieren pro Familie angegeben werden. Ein Vergleich mit der Familiengröße zu Beginn einer harmonischen Phase ergab jedoch keinen signifikanten Unterschied, so dass die Familiengröße bzw. -dichte als Auslöser weder ausgeschlossen noch eindeutig bewiesen werden konnte. Dass Gruppengröße ein aggressionsauslösender Faktor ist, wurde von HULL et al. (1973) beschrieben. In der Untersuchung wurde der Zusammenhang zwischen Besatzdichte und aggressivem Verhalten bei der Mongolischen Wüstenrennmaus gezeigt. Die Anzahl der agonistischen Interaktionen änderte sich, wenn die Gruppengröße variiert wurde.

Generell wirkt sich aggressives Verhalten oder auch Stress nicht nur auf die unmittelbar beteiligten Tiere, sondern auch auf die Anwesenden aus. Dies kann im Einzelfall auch auf noch ungeborene Individuen zutreffen. So führte in einer Untersuchung an weiblichen Meerschweinchen sowohl pränataler (SACHSER & KAISER 1996) als auch perinataler Stress (KAISER & SACHSER 1998) zu einer Maskulinisierung der weiblichen Nachkommen. Soziale Instabilität während der Adoleszenz wies eine Sexulaspezifität auf. Während es bei Männchen zu Infantilismus und unter anderem einer Reduzierung der Androgen- und Östrogenrezeptoren führte und in einem veränderten männlichen Sozialverhalten resultierte (KAISER et al. 2003 a), bewirkten dieselben Bedingungen bei Weibchen keinen Einfluss auf ihr Verhalten gegenüber

unverwandten Artgenossen (KAISER et al. 2003 b). Doch nicht nur sozialer Stress, sondern schon das Vorhandensein bzw. der Verlust sozialer Stimuli kann sich auf juvenile Tiere auswirken. So zeigten TINTNER & KOTRSCHAL (2002) am Beispiel isoliert oder in Gruppen aufgezogener Waldrappen (*Geronticus eremita*) eine höhere Frequenz von Distress-Rufen, eine verminderte Körpermassezunahme, eine allgemein verringerte Aktivität und ein verspätetes Flüge-Werden bei isoliert aufgezogenen Küken dieser sozial-lebenden Vögel.

Für die hier untersuchten Jungen der Mongolischen Wüstenrennmaus war aufgrund der Versuchsbedingungen die Art der sozialen Stimuli entscheidend. Daher wurden die Tiere unter dem Aspekt “geboren unter sozial instabilen Bedingungen“ (den Aggressionsphasen) bzw. “stabilen Bedingungen“ mit geringen sozialen Stress (harmonische Phasen) untersucht (**Kap. 3 Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus***). Es konnten keine negativen Auswirkungen der aggressiven Interaktionen gezeigt werden, da das Auftreten von agonistischem Verhalten zu keinen signifikanten Änderungen der Wurfparameter führte. Neben dem Faktor sozialer Stress wurden auch Einflüsse ausgehend von den Familieneigenschaften untersucht. Hier wurden Korrelationen zwischen der Familiengröße und –dichte sowie der Wurfgröße und Jungenmortalität gefunden. Hohe Familiengrößen und –dichten hatten niedrige Wurfgrößen mit einer hohen Jungenmortalität zur Folge, was einen verminderten Reproduktionserfolg bei hohen Familiengrößen und –dichten bedeutete. Die Problematik des Helferverhaltens wurde von OSTERMEYER & ELWOOD (1984) untersucht. Sie dokumentierten negative Auswirkungen bei Anwesenheit vieler Helfer in Form einer verringerten Körpermassezunahme der Jungen, wiesen aber auch auf die entlastende Wirkung für die dominanten Tiere hin. In der vorgelegten Studie wurde nicht nur ein negativer Einfluss vieler Helfer dokumentiert, es konnte darüber hinaus auch der Wert bzw. der Nutzen des “cooperative breeding“ für den familiären Fitnesserfolg gezeigt werden. Nur mit dem altruistischen Verhalten der Familienmitglieder konnte erklärt werden, warum es keine signifikanten Veränderungen in der Wurfmortalität oder dem wöchentlichen Körpermassezuwachs in Aggressionsphasen gab. Da die Stammtiere und speziell das Stammweibchen massiv als Aggressoren an den Interaktionen beteiligt waren, konnten Wärmeverluste der Jungen nur durch ein entsprechendes Verhalten anderer Familienmitglieder kompensiert werden.

Ein weiterer, unerwarteter Effekt konnte ebenfalls im dritten Kapitel verdeutlicht werden - die erfolgreiche Aufzucht von Juvenilen verstoßener Weibchen. In zwei Fälle konnte beobachtet werden, wie die genetische Mutter aus der Familie verdrängt wurde. In einem weiteren Fall

reproduzierte ein zukünftiges Stammweibchen zum gleichen Zeitpunkt wie das Stammweibchen. In allen Fällen säugte das Stammweibchen die Jungen gemeinsam mit ihren eigenen. Dies war nur durch das synchrone Werfen der Jungen innerhalb weniger Tage möglich. CANT (1998) erklärte die Reduktion der Reproduktionssuppression bei Arten mit einer Ungleichverteilung der Reproduktionsmöglichkeiten mit dem hohen Verwandtschaftsgrad der Tiere und der damit verbundenen inklusiven Fitness. Dass der Verwandtschaftsgrad die Helferleistung bei Arten mit einer geringen Ungleichverteilung der Reproduktionsmöglichkeiten beeinflusst, konnten KERTH et al. (2002) in Kolonien von Bechsteinfledermäusen (*Myotis bechsteinii*) zeigen. Obwohl der mittlere Verwandtschaftsgrad nur 0,02 war, bestand doch zwischen den Müttern und Töchtern ein weit höherer. Diese Tiere waren eng verwandt und zeigten altruistisches Verhalten. Der Grad der Verwandtschaft war also ein wichtiger wenn nicht sogar entscheidender Faktor, um Helferleistungen zu erbringen. Bei Hausmäusen (*Mus domesticus*) mit einer Gleichverteilung der Reproduktionsmöglichkeiten ist die gemeinschaftliche Aufzucht von Jungen in einem Gemeinschaftsnest Teil ihrer Lebensweise. Der Vorteil dieses Verhaltens wurde von KÖNIG (1994) gezeigt. Weibchen, deren Jungen gemeinschaftlich aufgezogen wurden, hatten einen höheren individuellen Fitnesserfolg, da die Überlebenswahrscheinlichkeit der Nachkommen stieg.

### Charakterisierung der Familienmitglieder

Eine Beschreibung bzw. Typisierung der Familienmitglieder wurde durchgeführt, um deren Rolle in der Familiendynamik verstehen zu können und um zukünftig Aussagen über die Zugehörigkeit zu einer sozialen Kategorie noch vor dem Verstoß dieser Tiere zu ermöglichen. Traditionell werden demografische Eigenschaften wie die Vorratsmenge, der Reproduktionserfolg oder auch die Überlebensrate als "life history" Merkmale untersucht, da sie das Ergebnis der Individuum-Umwelt-Beziehung widerspiegeln. Dabei werden physiologische Charakteristika weniger als kontrollierende oder beeinflussende Faktoren angesehen, sondern vielmehr als begünstigend. Letztlich bedingen physiologische Eigenschaften die "life history" und resultieren aus ihr (WIKELSKI & RICKLEFS 2001; BOONSTRA 2005).

In der hier vorgelegten Studie wurden verschiedene morpho-physiologische, endokrine und histologische Parameter gemessen und in den Kapiteln 2 sowie 4 bis 6 dokumentiert. Alle Familienmitglieder wurden post mortem in die jeweilige soziale Kategorien eingeteilt. Die Zuordnung hing von ihrem Verhalten in den aggressiven Interaktionen ab. Es wurde zwischen

Integriert-Bleibenden Tieren, verstoßenen Familienmitgliedern sowie den Stammtieren unterschieden.

Als Folgen des Verstoßes wurden die Körpermasse und ihre Zusammensetzung untersucht (**Kap. 2: Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under restricted environments**). Es wurden jedoch keinerlei Unterschiede gefunden, d.h. es fand keine Reduktion der Körper- oder Fettmasse im Verlauf des Verstoßes statt. Dieses Ergebnis konnte nur mit dem Versuchsdesign erklärt werden. Es herrschten ad libitum Futterbedingungen und die Tiere wurden aus der Familie entnommen, sobald sie wiederholt und gezielt verfolgt wurden. Dabei sollten unnötige Verletzungen vermieden werden, die in einem geschlossenen Gehege mit eingeschränkten Fluchtmöglichkeiten andernfalls aufgetreten wären. Ein weiterer Faktor war die vergleichsweise kurze Zeit, in der die Tiere angegriffen wurden. Körpermasseverluste, wie sie beispielsweise während der Jungenaufzucht bei weiblichen Berghüttensängern (*Sialia currucoides*) MERKLE & BARCLAY 1996) oder auch weiblichen Trauerschnäppern (*Ficedula hypoleuca*) HILLSTRÖM 1995) über Zeiträume von mehreren Wochen beobachtet wurden, basieren auf physischen Anstrengungen während der Jungenaufzucht. In der vorliegenden Studie dauerte die Belastung jedoch nur maximal zwei Tage. Daher konnte der Erhalt der Körpermasse auch mit der Kürze der Stressbelastung erklärt werden. Betrachtet man den Verstoß von Familienmitgliedern als einen auslösenden Prozess der Geburtsabwanderung („natal dispersal“), so würde eine Reduktion der Energiereserven die Überlebenswahrscheinlichkeit der abwandernden Individuen und somit auch den weiteren Fitnessgewinn der Elterntiere verringern.

Die Untersuchung der Körpermasse während der Aggressionsphasen deutete auf einen länger wirkenden sozialen Stress hin. Daher folgte eine Analyse der Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse. Die Hormonkonzentrationen wurden non-invasiv durch eine Extraktion aus Kotproben bestimmt. Diese anerkannte Methode (KOTRSCHAL et al. 2000; TOUMA et al. 2004) ermöglicht auch eine wiederholte Messung bei kleinen Tieren wie der Mongolischen Wüstenrennmaus. Es wurden unter anderem die Corticosteronkonzentrationen bestimmt. Dies mag insofern verwundern, da von Säugetieren in der Regel weniger Corticosteron als Cortisol ausgeschieden wird. Jedoch hat es sich in den letzten Jahren gezeigt, dass Corticosteron durchaus ein geeigneter Stressparameter für Säugetiere ist (BLANCHARD et al. 2001; MÖSTL & PALME 2002; GOOD et al. 2003; TOUMA et al. 2004). Darüber hinaus sollte die Menge an

ausgeschüttetem Hormon nur eine Rolle bei Artvergleichen spielen. Die hier vorgestellten Vergleiche wurden jedoch für Tiere einer Art durchgeführt.

Wie schon von WEINANDY & GATTERMANN (1996/97) für die Herzrate, die Körperkerntemperatur und die allgemeine Aktivität gezeigt, so wurden auch bei der Analyse der hier verwendeten Stressparameter keine Geschlechtsspezifika gefunden. Die Untersuchung der Belastungsparameter ergab für die einzelnen sozialen Kategorien deutliche Unterschiede, die nur mit dem Grad der Beteiligung an aggressiven Auseinandersetzungen erklärt werden konnten. So wurden z.B. Integriert-Bleibende Tiere nie angegriffen, Verstoßene wurden erst unmittelbar vor dem Verstoß attackiert. Stammtiere agierten als Aggressoren und waren daher wiederholt an agonistischen Interaktionen beteiligt. Somit konnten alle Familienmitglieder in unbeteiligte (IFM) und beteiligte Tiere (Angegriffene: EFM, Angreifer: FPA) eingeteilt werden.

Sowohl die relativen Nebennierenmassen als auch die Corticosteronkonzentrationen in Aggressionsphasen unterschieden sich entsprechend der Beteiligung an den agonistischen Interaktionen (**Kap. 4 Social categories in families of Mongolian gerbils**). Die maximale Belastung wurde für die Stammtiere und die niedrigste bei den unbeteiligten Integriert-Bleibenden Tieren gefunden. Ein Vergleich der Organgewichte ergab die höchsten relativen Nebennierenmassen bezogen auf die fettfreie Masse bei den Stammtieren, die sich in diesem Merkmal nicht von den verstoßenen Tieren unterschieden. Jedoch zeigten beide soziale Kategorien schwerere Nebennierenmassen als die Integriert-Bleibenden Tiere. Auf der Ebene der Stresshormone wurde eine deutliche Abstufung zwischen den drei sozialen Kategorien nur in Aggressionsphasen, nicht jedoch in harmonischen Phasen deutlich.

Ein Zusammenhang zwischen sozialem Status und Glucocorticoidlevel wurde bisher für einige Tierarten untersucht, jedoch entstand kein einheitliches Bild (CREEL 2005). So fand man Belege für Tierarten, bei denen keinerlei Unterschied in den Glucocorticoid-Konzentrationen bei Tieren unterschiedlichen Ranges auftrat (Augenbrauenmahali (*Plocepasser mahali*) WINGFIELD et al. 1991; Wolf (*Canis lupus*) SANDS & CREEL 2004), aber auch Arten mit höheren Hormonkonzentrationen der Dominanten (Buschhäher (*Aphelocoma coerulescens*) SCHOECH et al. 1991; Zwergmanguste (*Helogale parvula*) CREEL et al. 1992 & 1996). Der Zusammenhang zwischen Energieaufwand und Corticosteronlevel in Abhängigkeit des Ranges wurde von KOTRSCHAL et al. (1998) an männlichen Graugänsen (*Anser anser*) untersucht. Diese Tiere wiesen in der Paarungszeit, einer Periode erhöhter Aktivität, höhere Corticosteronkonzentrationen auf. In der folgenden parentalen Phase wurden für Ganter ohne

Paarbindung niedrigere Hormonkonzentrationen gemessen. Auch wiesen ranghohe Tiere höhere Stresshormonlevel auf. Begründet wurde dieses Verhältnis mit der Möglichkeit der Subdominanten, den dominanten Tieren auszuweichen. Tiere, die attackiert werden und nicht ausweichen können, sollten daher höhere Stresshormonkonzentrationen aufweisen. Dieser Zusammenhang wurde auch von (HIRSCHENHAUSER et al. 2000) mithilfe einer positiven Korrelation zwischen der Frequenz der Angriffe und dem individuellen Corticosteronlevel an Graugans-Gantern (*Anser anser*) gezeigt. Aus der Unterfamilie der Gerbillinae gibt es bisher eine vergleichbare Untersuchung bei männlichen Tieren der Großen Rennmaus (*Rhombomys opimus*) unter natürlichen Bedingungen (ROGOVIN et al. 2003). Für dominante Tiere wurden gegenüber den Subordinierten höhere Corticosteronkonzentrationen ermittelt. Nach SAPOLSKY (1992) ist jedoch nicht nur die Rangposition eines Tieres der entscheidende Faktor für das Glucocorticoidlevel. Vielmehr werden die physiologischen Kosten von dem Aufwand bestimmt, der durch das Erreichen und Erhalten eines Ranges dem Individuum abverlangt wird.

GOYMAN & WINGFIELD (2004) entwickelten auf dieser Basis und dem Allostase-Modell von MCEWEN (1998) ein Modell, mit dem die Glucocorticoidkonzentration für Tiere verschiedenen Ranges oder Geschlechtes vorhergesagt werden können. Als Datengrundlage dienten Freilandstudien. Es wurden die Kosten zur Erlangung und Erhaltung des Ranges, der Grad der Bedrohung ausgehend von den dominanten Tieren, die Möglichkeiten der Subordinierten dieser Bedrohung zu entgehen und die Nahrungsressourcen miteinander verrechnet. Im Ergebnis konnten höhere Glucocorticoidkonzentrationen für Tiere berechnet werden, die höhere Leistungen erbrachten. Dieses Modell erklärt die Variation der Corticosteronkonzentrationen für die einzelnen sozialen Kategorien in den jeweiligen Phasen in der hier vorgestellten Studie sehr gut. Denn hier wurden nicht nur höhere Corticosteronkonzentrationen bei männlichen, sondern auch bei weiblichen dominanten Tieren gezeigt und mehr noch: diese Effekte waren auf die Zeitabschnitte der Aggressionsphasen begrenzt. Dies konnte nur mit dem höheren Energiebedarf der beteiligten Tiere erklärt werden. Durch den Aktivitätsanstieg mussten vermehrt energiehaltige Substanzen freigesetzt werden. Dieser Prozess wird durch die Glucocorticoide reguliert. Daher wurde die Stresshormonkonzentration von dem Energiebedarf des einzelnen Individuums bestimmt und von seinem Rang lediglich moduliert.

Hinweise auf eine höhere physiologische Belastung infolge der Aggression bzw. des Verstoßes wurden im sechsten Kapitel (**Kap. 6: Intra-family aggression modulates morpho-**

**physiological features of the Mongolian gerbil**) für die Tiere aus den Familien der Mongolischen Wüstenrennmaus untersucht. Neben Organmassen und biochemischen Parametern des Blutes wurde auch das Blutbild von verstoßenen Tieren analysiert. Als Vergleichsgruppe dienten Tiere, die niemals attackiert wurden und z.B. beim Auflösen von Familien abgetötet wurden. Daher war die Vergleichsgruppe klein, jedoch repräsentierten diese Tiere einen exklusiven Anteil der Familien: adulte, nicht-angegriffene Familienmitglieder. Tiere, die im Untersuchungszeitraum eines natürlichen Todes verstarben, eigneten sich aufgrund ihres hohen Alters und des unbekanntem Gesundheitszustandes nicht als Vergleichsgruppe. Auf der Ebene der Organmassen wurden Unterschiede in absoluten und relativen Leber- und Nierenmassen gefunden. Verstoßene Tiere wiesen geringere Leber- und Nierenmassen auf. Da die Organmassen jedoch nur einmal bestimmt werden konnten, blieb eine Interpretation dieses Ergebnisses schwierig. Zumindest die Lebermassen könnten infolge des Glykogenabbaus reduziert worden sein, der durch die Glucocorticoide reguliert wird. Ein Anstieg der katabolen Prozesse wurde zumindest durch die erhöhten Cholesterol- und niedrigeren ALAT-Werte untermauert. Der konstante Blutzuckerspiegel war einerseits durch Regelmechanismen erklärbar, andererseits werden bei länger anhaltenden Belastungen körpereigene Fette vermehrt zur Energiefreisetzung herangezogen. Aufgrund der Kürze der Angriffe, der ad libitum Futterbedingungen und der Fluchtmöglichkeiten im Gehege traten jedoch keine Veränderungen der Körperfettmasse bzw. der Körperzusammensetzung auf (**Kap. 2: Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under restricted environments**).

Die Erklärung der Unterschiede in den Nierenmassen blieb schwierig, da sich weder die Harnstoffwerte im Blut noch die Körperwassergehalte unterschieden. Insofern konnte nicht auf eine Störung im Wasserhaushalt geschlossen werden. Jedoch erschien auch eine Reduktion hinsichtlich der Energiebereitstellung als unwahrscheinlich. Selbst eine Reduktion konnte ohne Vergleichswerte derselben Tiere vor dem Verstoß nicht nachgewiesen werden. Dennoch, musste die Hypothese, dass aufgrund der Kürze des Verstoßes keine Veränderungen der Organmassen auftreten würden, abgelehnt werden. Die höheren Corticosteronkonzentrationen und die verminderte Körpermassezunahme der verstoßenen Tiere in allen und nicht nur in der letzten zum Verstoß führenden Aggressionsphase deuteten auf eine Langzeit-Belastung hin.

Die Auswertung der Blutbilder gab keinen Aufschluss über die Länge der Stresswirkung, da die Erhöhung der Leukozytenzahl mit einer Reaktion des Immunsystems auf kurzzeitige akute Stresssituationen erklärt werden kann. So beobachteten es auch STEFANSKI (2001) und



MARSLAND et al. (2002). Die aus Kapitel 4 bekannten hohen Konzentrationen an Corticosteron hätten bei einer langanhaltenden Ausschüttung jedoch auch zu einer Immunsuppression führen können (BOONSTRA 2005). Die höheren Thrombozytenzahlen im Blut der Verstoßenen können auf Verletzungen im Verlauf der aggressiven Auseinandersetzungen zurückgeführt werden.

### Schlusfolgerung und Ausblick

In der vorliegenden Arbeit wurden erstmals Familien der Mongolischen Wüstenrennmaus in einer Langzeitstudie mithilfe verschiedenster Parameter untersucht. Aufgrund dieser Kombination von demografischen, morphometrischen, physiologischen, endokrinen und histologischen Daten war es nicht nur möglich die Familien und ihre Regulationsmechanismen zu analysieren, sondern auch die Tiere innerhalb dieser sozialen Gemeinschaft zu charakterisieren. Als die entscheidenden Regulationsmechanismen wurden der Verstoß von adulten Familienmitgliedern sowie ein verminderter Reproduktionserfolg ermittelt. Aus den Beobachtungen wurde auf drei Auslöser für aggressive Auseinandersetzungen geschlussfolgert: Konkurrenz um das Reproduktionsmonopol, Veränderung in der Zusammensetzung des Stammpaares und die Familiengröße bzw. -dichte. Verstoßene Tiere wurden als adulte, gesunde, rangniedrige Reproduktionskonkurrenten charakterisiert. Die Integriert-Bleibenden Weibchen wiesen Merkmale von rangniedrigen Tieren auf, die aufgrund ihrer geringen Körpermasse nicht als Konkurrenten zum Stammweibchen einzuschätzen waren. Dagegen wiesen die Eigenschaften hohe Körpermasse und große Ventraldrüsenfläche auf einen hohen Rang der Integriert-Bleibenden Männchen hin. Demzufolge bestand der konstante Kern der Familie aus einem Stammweibchen, einer kleinen Gruppe ranghoher, älterer Männchen sowie einer kleinen Gruppe rangniedriger, nicht-reproduzierender Weibchen.

Diese Charakterisierung ermöglicht nun in den folgenden Versuchen, die Regulationsmechanismen und ihre Auslöser sowie die darin involvierten Tiere zu manipulieren, um so mögliche Strategien wie z.B die Stressbewältigung auf individueller Ebene zu erforschen. Durch die hier vorgestellten Aussagen zur unbeeinflussten Situation unter kontrollierten Bedingungen wurde eine Datenbasis für weitere Arbeiten geschaffen. So könnten die nächsten Experimente unter Laborbedingungen die Zusammensetzung und der Aufenthalt in der Schlafgemeinschaft, das Einsetzen der Geschlechtsreife und deren Einfluss auf den zeitlichen Aspekt des Verstoßes, das Level der reproduktionsrelevanten Hormone sowie der hormonelle

Hintergrund der Aggressoren untersucht werden, um das Bild der Familiendynamik bzw. die individuelle "life history" weiter zu vervollständigen.

Da diese Langzeitstudie unter Laborbedingungen durchgeführt wurde, ermöglichte dieses Versuchsdesign das parallele Messen von dieser Vielzahl an Messgrößen. Die hier gewonnenen Ergebnisse können nicht auf Freilandbedingungen übertragen werden. Jedoch wurden die aussagekräftigen Parameter für die Laborbedingungen bestimmt und könnten nun gezielt unter den Freilandbedingungen überprüft werden. Weiterhin wurden in einer Voruntersuchung die Gegebenheiten im Freiland ermittelt. Darüber hinaus konnten durch kontrollierte Laborbedingungen saisonale Effekte minimiert oder auch ausgeschlossen werden. Unter natürlichen Bedingungen wären weitere grundlegende Arbeiten zur Familienzusammensetzung, Mortalitätsrate, Reproduktionserfolg und Dispersion erforderlich, die dann eine Untersuchung von den Regulationsmechanismen der Familien zur Folge haben könnten.

## Zusammenfassung

In dieser Dissertation wurden Daten zur Lebensweise mit besonderem Schwerpunkt auf der Familiendynamik der Mongolischen Wüstenrennmaus vorgestellt. Neben grundlegenden Informationen zum Lebensraum, den Bausystemen und zur Nahrungsgrundlage wurden Regulationsprozesse innerhalb der Familien mithilfe verschiedener verhaltensphysiologischer Messmethoden untersucht, ihre Ursachen geklärt und die sozialen Kategorien der Familienmitglieder charakterisiert. Dabei waren besonders die Eigenschaften von Interesse, die den Verstoß von bestimmten Familienmitgliedern erklären konnten.

## Lebensweise

- ▶ Mongolische Wüstenrennmäuse legten drei verschiedene Bau-Typen an. Zeitweilig genutzte Baue wiesen keine Nest- oder Futterkammer auf, sie dienten lediglich als Fluchtbaue. Innerhalb der Hauptbaue unterschied man zwei Typen, die Sommer- und die Winterbaue. Charakteristisch für Hauptbaue waren größere Erd- oder Sandhügel, die auf Kammern hindeuteten und eine Vielzahl von Eingängen in die stark verzweigten Bausysteme. Nestkammern fand man sowohl bei Sommer-, als auch bei Winterbauten. Kennzeichnend für Winterbaue war das Anlegen von Vorratskammern und die größere Grabtiefe.
- ▶ Das Nest bestand vorrangig aus trockenen Grashalmen der Spezies *Cleistogenes squarrosa*. Darüber hinaus wurden Plastikfolien, Zellstoff, Aluminiumfolie und Zigarettenstummel eingetragen.
- ▶ Die Vorratskammern wurden hauptsächlich mit Samen und grünen Pflanzenteilen der Arten *Geranium pratense*, *Artemisia sieversiana* und *Heteropappus altaicus* gefüllt.

## Innerfamiliäre Aggression

- ▶ Als Auslöser für aggressives Verhalten innerhalb der Familien wurden Veränderungen der Familienstruktur, Reproduktionskonkurrenz zwischen den Stamm- bzw. hochrangigen Tieren und Familiengrößen mit mehr als 20 Tieren ermittelt.
- ▶ Das Familienleben war durch langfristige harmonische und kurzzeitige aggressive Phasen gekennzeichnet. Bis zum Ausbrechen aggressiven Verhaltens vergingen mehr als 8 Monate ( $247,8 \pm 37,7$ ). Im Ergebnis der Aggressionsphasen nahm die Familiengröße signifikant ab (von  $18,8 \pm 1,8$  auf  $17,5 \pm 1,8$  Tiere). Obwohl keine geschlechtsspezifische Verstoßungsrate

nachgewiesen werden konnte, verringerte sich auch die Zahl der adulten Weibchen (von 10,8 auf 9,8 Weibchen). Im Mittel erlebten Familienmitglieder 2,2 Aggressionsphasen in ihrem Leben.

► Die Würfe bzw. Jungen wurden durch Familieneigenschaften unabhängig vom Auftreten aggressiver Auseinandersetzungen beeinträchtigt. So wurde die Wurfgröße negativ von der Familiengröße ( $r = -0,507$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,008$ ) und der –dichte beeinflusst ( $r = -0,404$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,01$ ) und die Jungenmortalität jeweils positiv von diesen beiden Faktoren (Familiengröße:  $r = 0,556$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,003$ ; –dichte:  $r = 0,328$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0,04$ ).

► Als Aggressoren traten hauptsächlich Stammweibchen auf (in 60 % aller Aggressionsphasen), jedoch ging von bis zu drei Tieren gleichzeitig aggressives Verhalten aus. Die Aggressoren waren älter als die attackierten Tiere.

► Alle adulten Familienmitglieder konnten in drei soziale Kategorien eingeteilt werden. Eine kleine, exklusive Gruppe von Tieren konnte wiederholt erfolgreich reproduktionsaktiv werden. Auch wurden diese Tiere nicht angegriffen, sondern attackierten ihrerseits andere Familienmitglieder. Diese Tiere wurden Stammtiere genannt (FPA). Tiere, die lebenslang in der Familie blieben, nicht angegriffen worden und nicht reproduktionsaktiv waren, wurden als Integriert-Bleibende klassifiziert (IFM). Der größten Gruppe der Nachkommen wurden alle diejenigen Tiere zugeordnet, die als Adulte aus der Familie verdrängt wurden. Diese Tiere wurden als Verstoßene (EFM) bezeichnet. In seltenen Fällen wurden Nachkommen von diesen Tieren registriert.

#### Charakterisierung der sozialen Kategorien

► Die Ventraldrüse der verstoßenen Männchen war kleiner ( $24,0 \pm 6,1 \text{ mm}^2$ ,  $n = 28$ ), als die der nicht-angegriffenen ( $77,7 \pm 19,5 \text{ mm}^2$ ,  $n = 7$ ).

► Die Körpermasse verstoßener Männchen war niedriger, als die der Integriert-Bleibenden in derselben Alterklasse (IFM: 78,1 g (Interquartilbereich 17,9),  $n = 10$ ; EFM: 65,5 g (Interquartilbereich 9,7),  $n = 15$ ). Die wöchentliche Körpermasseszunahme der (zukünftig) verstoßenen Männchen in Aggressionsphasen war geringer, als die der Integriert-Bleibenden (EFM: 0,6 g (Interquartilbereich 1,4),  $n = 28$ ; IFM: 1,3 g (Interquartilbereich 2,5),  $n = 20$ ). Bei den Weibchen konnte ein ähnliches Muster gefunden werden, jedoch konnte keine Signifikanz nachgewiesen werden. Auch waren zukünftig verstoßene Weibchen zeitweise schwerer als ihre Integriert-Bleibenden weiblichen Familienmitglieder. Darüber hinaus deuteten keine Ergebnisse

der Körperzusammensetzung (absolute und relative Fettmasse, absoluter und relativer Wasseranteil) auf Unterschiede zwischen den Kategorien beider Geschlechter hin.

► Von den aus der Hypophysen-Nebennierenrinden-Achse stammenden Parametern konnten nur in den relativen Nebennierenmassen und den Corticosteronkonzentrationen in Aggressionsphasen Unterschiede zwischen sozialen Kategorien gefunden werden. Die Ergebnisse der histologischen Analyse zeigten keine Unterschiede. Bezogen auf die fettfreie Masse wiesen IFM leichtere Nebennierenmassen auf, als die EFM und auch als die FPA (IFM:  $0,051 \pm 0,003$  % FFM,  $n = 7$ ; EFM:  $0,070 \pm 0,004$  % FFM,  $n = 30$ ; FPA:  $0,085 \pm 0,021$  % FFM,  $n = 4$ ). Auf endokriner Ebene wurden wiesen die Stammtiere in Aggressionsphasen höhere Konzentrationen auf, als die Integriert-Bleibenden Tiere und die Verstoßenen (FPA:  $574 \pm 26$  ng/g Kot,  $n = 7$ ; EFM:  $454 \pm 22$  ng/g Kot,  $n = 48$ ; IFM:  $405 \pm 46$  ng/g Kot,  $n = 13$ ).

► Innerhalb der männlichen Reproduktionsparameter konnten für die Verstoßenen Tiere ( $n = 40$ ) höhere relative Hoden- und Nebenhodenmassen, sowie höhere Testosteronkonzentrationen in harmonischen Phasen gegenüber den Integriert-Bleibenden Männchen ( $n = 13$ ) bestimmt werden (relative Hodenmasse: EFM:  $1,185$  % KM (Interquartilbereich  $0,389$ ); IFM:  $0,527$  % KM (Interquartilbereich  $0,829$ ); relative Nebenhodenmasse: EFM:  $0,166$  % KM (Interquartilbereich  $0,183$ ); IFM:  $0,039$  % KM (Interquartilbereich  $0,179$ ); Testosteronkonzentration: EFM:  $102,6$  ng/g Kot (Interquartilbereich  $57,4$ ),  $n = 33$ ; IFM:  $78,7$  ng/g Kot (Interquartilbereich  $37,1$ ),  $n = 10$ ). Die Analyse der Spermiogenesestadien ergab, dass von den IFM nur  $50$  % der Tiere Spermatiden aufwiesen, hingegen erfüllten  $70,6$  % der EFM dieses Kriterium. Eine schrittweise Diskriminanzanalyse ermittelte aus allen bestimmten Faktoren die relative Hodenmasse als einzig determinierenden Faktor. Aufgrund dieses einen Merkmals konnten  $71,7$  % aller Männchen korrekt zugeordnet werden.

► Die Bestimmung der Organmassen von Leber, Milz und Niere ergaben für die nicht-angegriffenen Tiere höhere absolute und relative Leber- und Nierenmassen (nicht-angegriffene Tiere ( $n = 10$ ): Leber abs.:  $3,24 \pm 0,54$  g; Leber rel.:  $4,77 \pm 0,58$  % FFM; Niere abs.:  $0,639 \pm 0,065$  g; Niere rel.:  $0,978 \pm 0,048$  % FFM; angegriffene Tiere ( $n = 62$ ): Leber abs.:  $2,40 \pm 0,08$  g; Leber rel.:  $3,92 \pm 0,08$  % FFM; Niere abs.:  $0,511 \pm 0,014$  g; Niere rel.:  $0,841 \pm 0,014$  % FFM).

► Untersuchungen des Blutbildes zeigten höhere Leukozyten- und Thrombozytenzahlen der Verstoßenen Tiere (n = 23) zum Zeitpunkt des Verstoßes als Vergleichstiere (n = 5) im selben Alter (Leukozyten: Nicht-angegriffene:  $5,5 \pm 0,7$  Gpt/l; Angegriffene:  $9,3 \pm 0,8$  Gpt/l; Thrombozyten: Nicht-angegriffene:  $415 \pm 27$  Gpt/l; Angegriffene:  $902 \pm 60$  Gpt/l). Darüber hinaus wurden für die angegriffenen Tiere höhere Cholesterol- und niedrigere ALAT-Konzentrationen bestimmt (Cholesterol: Nicht-angegriffene:  $1,64 \pm 0,22$  mmol/l; Angegriffene:  $2,64 \pm 0,16$  mmol/l; ALAT: Nicht-angegriffene:  $2,17 \pm 0,33$   $\mu\text{mol/lxs}$ ; Angegriffene:  $1,35 \pm 0,21$   $\mu\text{mol/lxs}$ ).

## Summary

Data about the Mongolian gerbils' way of life were presented in this PhD thesis. Beside basic informations of the habitat, burrow systems and feeding, fundamental observations and measurements were performed with the aim of a comprehensive understanding for the occurrence of aggression in the families of the Mongolian gerbil.

### H a b i t a t

- The Mongolian gerbil created three different kinds of burrows: the temporary burrows without a chamber which served as flight possibilities and the main burrow types summer and winter burrows. These were recognizable by earth hills due to chambers underground. Both types showed numerous entrance holes and a nest chamber but only winter burrows had feeding chambers. In general winter burrows were dugged deeper as summer burrows and were structured in a more complex manner.
- The material of the nest were dry grass blades (mostly *Cleistogenes squarrosa*) completed with cellulose, plastics, tin foil and cigarette ends.
- The food supply from the feeding chamber consisted of seeds and green parts of *Geranium pratense*, *Artemisia sieversiana* and *Heteropappus altaicus*.

### I n t r a f a m i l y a g g r e s s i o n

- Changes of the family structure, reproductive competition between founders or high-ranking family members and offspring and an increased family size (more than 20 animals) were determined as causing factors for the outbreak of aggression.
- Family life was characterized by long-term harmonious and short-term aggressive periods. More than 8 months ( $247.8 \pm 37.7$ ) passed until aggression occurred firstly. Family size and the number of females decreased in the course of aggressive interactions (family size:  $18.8 \pm 1.8$  to  $17.5 \pm 1.8$  animals, number of females: 10.8 to 9.8 females), nevertheless there was no sexspecific expulsion rate. Family members experienced 2.2 aggression periods per life.
- Litters were affected by family traits prevailing at birth independent of the occurrence of aggression. Litter size was influenced negatively by the family size ( $r = -0.507$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.008$ ) and density ( $r = -0.404$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.01$ ). Pup mortality was affected positively by family size ( $r = 0.556$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.003$ ) and density ( $r = 0.328$ ,  $df = 25$ ,  $p = 0.04$ ).
- Mainly single founder females acted as aggressor (60 % of all aggression periods) but up to

three animals operated together aggressively. Aggressors were older than the animals attacked.

- All adult family members could be classified in three social categories. A small group of family members reproduced repeatedly and successfully. They were not attacked but acted mainly as aggressors. These were the founder pair animals (FPA). Animals living for life non-attacked in their natal family, but did not reproduce, were described as integrated family members (IFM). The majority of the offspring was attacked and therefore expelled from the family at adult stage. In rare cases these animals started to reproduce. Such family members were classified as expelled family members (EFM).

### Characterization of social categories

- The ventral gland pad size was reduced in males attacked ( $24.0 \pm 6.1 \text{ mm}^2$ ,  $n = 28$ ) in comparison of males non-attacked ( $77.7 \pm 19.5 \text{ mm}^2$ ,  $n = 7$ ).
- Body mass of male expelled family members was lower compared with integrated ones at the same stage of age. Male IFM ( $n = 10$ ) showed  $78.1 \text{ g}$  (interquartile range  $17.9$ ) and the EFMs ( $n = 15$ ) had  $65.5 \text{ g}$  (interquartile range  $9.7$ ). No differences were found in the body mass of female IFMs and EFMs. Moreover, no distinctions could be found in any measurements of the body composition (absolute and relative fat mass, absolute and relative body water). During aggressive periods male expelled family members (EFM) showed a reduced weekly body mass increase during aggression periods compared with integrated ones (EFM:  $0.6 \text{ g}$  (interquartile range  $1.4$ ),  $n = 28$ ; IFM:  $1.3 \text{ g}$  (interquartile range  $2.5$ ),  $n = 20$ ). Such a pattern was found in females but without significance.
- Measurements of the adrenal glands showed differences for the relative adrenal gland mass based on the fat-free body mass. Here IFM showed the organ mass compared to EFM and FPA (IFM:  $0.051 \pm 0.003 \%$  FFM,  $n = 7$ ; EFM:  $0.070 \pm 0.004 \%$  FFM,  $n = 30$ ; FPA:  $0.085 \pm 0.021 \%$  FFM,  $n = 4$ ). There was no difference between EFM and FPA. Moreover, no differences were found in the histological analysis, but measurements of corticosterone concentrations showed an increased level during aggressive periods in EFM and FPA but not in IFM (FPA:  $574 \pm 26 \text{ ng/g feces}$ ,  $n = 7$ ; EFM:  $454 \pm 22 \text{ ng/g feces}$ ,  $n = 48$ ; IFM:  $405 \pm 46 \text{ ng/g feces}$ ,  $n = 13$ ). There were no such differences in harmonious periods.
- Male reproductive parameters showed higher relative testes and relative epididymis weight and higher testosterone concentrations in harmonious periods of EFM ( $n = 40$ ) compared with IFM ( $n = 13$ ) (relative testicle weight: EFM:  $1.185 \%$  body mass (interquartile range



0.389); IFM: 0.527 % body mass (interquartile range 0.829); relative epididymis weight: EFM: 0.166 % body mass (interquartile range 0.183); IFM: 0.039 % body mass (interquartile range 0.179); testosterone concentration: EFM: 102.6 ng/g feces (interquartile range 57.4), n = 33; IFM: 78.7 ng/g feces (interquartile range 37.1), n = 10). The analysis of the spermiogenesis showed a reduced fertility of the male IFM, because 50.0 % of them but only 29.4 % of the EFM had an incomplete spermiogenesis. Moreover, a stepwise discriminant analysis showed, that the relative testes weight was decisive for the affiliation to EFM or IFM with a probability of 71.7 %.

- The determination of organ masses showed higher absolute and relative masses of liver and kidneys in animals non-attacked (non-attacked animals (n = 10): liver abs.:  $3.24 \pm 0.54$  g; liver rel.:  $4.77 \pm 0.58$  % FFM; kidney abs.:  $0.639 \pm 0.065$  g; kidney rel.:  $0.978 \pm 0.048$  % FFM; attacked animals (n = 62): liver abs.:  $2.40 \pm 0.08$  g; liver rel.:  $3.92 \pm 0.08$  % FFM; kidney abs.:  $0.511 \pm 0.014$  g; kidney rel.:  $0.841 \pm 0.014$  % FFM).
- The blood profile of non-attacked (n = 5) and attacked animals (n = 23) differed in the number of leukocytes and thrombocytes (leukocytes: non-attacked:  $5.5 \pm 0.7$  Gpt/l; attacked:  $9.3 \pm 0.8$  Gpt/l; thrombocytes: non-attacked:  $415 \pm 27$  Gpt/l; attacked:  $902 \pm 60$  Gpt/l). Higher concentration cholesterol and lower concentrations of ALAT were found in animals attacked compared with those non-attacked (cholesterol: non-attacked:  $1.64 \pm 0.22$  mmol/l; attacked:  $2.64 \pm 0.16$  mmol/l; ALAT: non-attacked:  $2.17 \pm 0.33$   $\mu$ mol/lxs; attacked:  $1.35 \pm 0.21$   $\mu$ mol/lxs).

**Literatur**

- ADAMS C.E., NORRIS M.L. 1979: Vaginal opening in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*: normal data on the influence of social factors. *Lab. Anim.* 13:159-162.
- ÅGREN G. 1976: Social and territorial behaviour in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*) under seminatural conditions. *Biol. Behav.* 1:276-285.
- ÅGREN G. 1984: Alternative mating strategies in the Mongolian gerbil. *Behav.* 91:229-244.
- ÅGREN G., ZHOU Q., ZHONG W. 1989: Ecology and social behaviour of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, at Xilinhot, Inner Mongolia, China. *Anim. Behav.* 37:11-27.
- ARKIN A., SAITO T.R., TAKAHASHI K., AMAO H., AOKI-KOMORI S., TAKAHASHI W. 2003: Age-related changes on marking, marking-like behavior and the scent gland in adult Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). *Exp. Anim.* 52:17-24.
- BARAN D., GLICKMAN S.E. 1970: Territorial marking in the Mongolian gerbil: a study of sensory control and function. *J. Comp. Phys. Psych.* 71:237-245.
- BLANCHARD R.J., YUDKO E., DULLOOG L., BLANCHARD C. 2001: Defense changes in stress nonresponsive subordinate males in a visible burrow system. *Phys. Behav.* 72:635-642.
- BOONSTRA R. 2005: Equipped for life: the adaptive role of the stress axis in male mammals. *J. Mammalogy* 86:236-247.
- CANT M.A. 1998: A model for the evolution of reproductive skew without reproductive suppression. *Anim. Behav.* 55:163-169.
- CAVIGELLI S.A., PEREIRA M.E. 2000: Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Horm. Behav.* 37:246-255.
- CLARK M.M., GALEF B.G. JR. 2001: Socially induced infertility: familiar effects on reproductive development on female Mongolian gerbils. *Anim. Behav.* 62:897-903.
- CLUTTON-BROCK T. H., BROTHERTON P.N.M., SMITH R., MCILRATH G.M., KANSKY R., GAYNOR D., O'RIAIN J.M., SKINNER J.D. 1998: Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265:2291-2295.
- CREEL S. 2005: Dominance, aggression, and glucocorticoid levels in social carnivores. *J. Mammalogy* 86:255-264.
- CREEL S., CREEL N.M., WILDT D.E., MONTFORT S.L. 1992: Behavioral and endocrine mechanisms of reproductive suppression in Serengeti dwarf mongooses. *Anim. Behav.* 43:231-245.
- CREEL S., CREEL N.M., MONTFORT S.L. 1996: Social stress and dominance. *Nature* 379:212.

- DAWAA N. 1985: Untersuchungen zur Ökologie und wirtschaftlichen Bedeutung der wichtigsten Schädnerarten auf den Weideflächen der Mongolischen Volksrepublik. Dissertation B. Halle, Martin-Luther-Universität Halle/Wittenberg.
- EMLÉN S.T. 1982: The evolution of helping I. An ecological constraints model. *Am. Nat.* 119:29-39.
- EMLÉN S.T. 1995: An evolutionary theory of the family. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* 92:8092-8099.
- FRENCH J.A. 1994: Alloparents in the Mongolian gerbil: impact on long-term reproductive performance of breeders and opportunities for independent reproduction. *Int. J. Soc. Behav. Ecol.* 5:273-278.
- FRIGERIO D., HIRSCHENHAUSER K., MÖSTL E., DITTAMI J., KOTRSCHAL K. 2004: Experimentally elevated testosterone increases status signalling in male Greylag geese (*Anser anser*). *Acta Ethol.* 7:9-18.
- GALLUP G.G. JR., WAITE M.S. 1970: Some preliminary observations on the behavior of Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under seminatural conditions. *Psychon. Sci.* 20:25-26.
- GATTERMANN R. 1993: Wörterbuch der Biologie: Verhaltensbiologie. Jena, Gustav Fischer Verlag.
- GINSBURG H.J., BRAUD W.G. 1971: A laboratory investigation of aggressive behavior in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Psychon. Sci.* 22:54-55.
- GOOD T., KHAN M.Z., LYNCH J.W. 2003: Biochemical and physiological validation of a corticosteroid radioimmunoassay for plasma and fecal samples in oldfield mice (*Peromyscus polionotus*). *Phys. Behav.* 80:405-411.
- GOYMANN W., WINGFIELD J.C. 2004: Allostatic load, social status and stress hormones: the costs of social status matter. *Anim. Behav.* 67:591-602.
- GROMOV V.S. 1981: Social organisation of the family groups of clawed jird *Meriones unguiculatus* in natural colonies. *Zool. J. (Moskau)* 60:1683-1693.
- GULOTTA E.F. 1971: *Meriones unguiculatus*. *Mamm. Spec.* 3:1-5.
- HARRISON D.L., BATES P.J.J. 1991: The mammals of Arabia. 2. Ed. Kent, Harrison Zoological Museum Publication.
- HILLSTRÖM L. 1995: Body mass reduction during reproduction in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca*: physiological stress or adaptation for lowered cost of locomotion? *Func. Ecol.* 9:807-817.

HIRSCHENHAUSER K., MÖSTL E., WALLNER B., DITTAMI J., KOTRSCHAL K. 2000: Endocrine and behavioural responses of male greylag geese (*Anser anser*) to pairbond challenges during the reproductive season. *Ethol.* 106:63-77.

HSIA W., WANG W. 1956: A study on the gerbil *Meriones unguiculatus* (Milne-Edwards), and its damage to agriculture at Baochang Hsien. *Acta Agricul. Sinica* 7:239-246.

HULL E.M., LANGAN C.J., ROSELLI L. 1973: Population density and social, territorial, and physiological measures in the gerbil (*Meriones unguiculatus*). *J. Comp. Physiol. Psych.* 84:414-422.

HUNTINGFORD F., TURNER A. 1987: *Animal conflict*. Cambridge, London University Press.

KAISER S., SACHSER N. 1998: The social environment during pregnancy and lactation affects the female offsprings' endocrine status and behaviour in guinea pigs. *Phys. Behav.* 63:361-366.

KAISER S., KRUIJVER F.P.M., STRAUB R.H., SACHSER N., SCHWAAB D.F. 2003 a: Early social stress in male guinea-pigs changes social behaviour, and autonomic and neuroendocrine functions. *J. Neuroendocrin.* 15:761-769.

KAISER S., NÜBOLD T., ROHLMANN I., SACHSER N., 2003 b: Pregnant female guinea pigs adapt easily to a new social environment irrespective of their rearing conditions. *Phys. Behav.* 80:147-153.

KERTH G., SAFI K., KÖNIG B. 2002: Mean colony relatedness is a poor predictor of colony structure and female philopatry in the communally breeding Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52:203-210.

KÖNIG B. 1994: Components of lifetime reproductive success in communally and solitary nursing house mice – a laboratory study. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 34:275-283.

KÖNIG B. 1997: Cooperative care of young in Mammals. *Naturwissenschaften* 84:95-104.

KOKKO H., LUNDBERG P. 2001: Dispersal, migration, and offspring retention in saturated habitats. *Am. Nat.* 157:188-202.

KOTRSCHAL K., HIRSCHENHAUSER K., MÖSTL E. 1998: The relationship between social stress and dominance is seasonal in greylag geese. *Anim. Behav.* 55:171-176.

KOTRSCHAL K., DITTAMI J., HIRSCHENHAUSER K., MÖSTL E., PECZELY P. 2000: Effects of physiological and social challenges in different seasons on fecal testosterone and corticosterone in male domestic geese (*Anser domesticus*). *Acta Ethol.* 2:115-122.

LAZARO-PEREA C., CASTRO C.S.S., HARRISON R., ARAUJO A., ARRUDA M. F., SNOWDON C.T. 2000: Behavioral and demographic changes following the loss of the breeding female in cooperatively breeding marmosets. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48:137-146.

- LI Z., ZHANG W. 1993: Analysis on the relation between population of *Meriones unguiculatus* and factors of meteorological phenomena. Acta Theriol. Sinica 13:131-135.
- LIU W., ZHONG W., WAN X., WANG G., JIANG Y., LIU W. 2001: The behavioural characteristics of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*, and the ecological strategies of controlling during autumn harvest. Acta Theriol. Sinica 21:107-115.
- MARSLAND A.L., BACHEN E.A., COHEN S., RABIN B., MANUCK S.B. 2002: Stress, immune reactivity and susceptibility to infectious disease. Phys. Behav. 77:711-716.
- MARSTON J.H., CHANG M.C. 1965: The breeding management and reproductive physiology of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). Lab. Anim. Care 15:34-48.
- MCEWEN B.S. 1998: Protective and damaging effects of stress mediators. New Engl. J. Med. 338:171-179.
- MERKLE M.S., BARCLAY R.M.R. 1996: Body mass variation in breeding mountain bluebirds *Sialia currucoides*: Evidence of stress or adaptation for flight? J. Anim. Ecol. 65:401-413.
- MILNE EDWARDS A. 1867: Observations sur quelques mammiferes du nord de la chine. Ann. Sci. Nat. (Zool.) 7:375-377.
- MÖSTL E., PALME R. 2002: Hormones as indicators of stress. Domest. Anim. Endocrin. 23:67-74.
- NAUMOV N.P., LOBACHEV V.S. 1975: Ecology of the desert rodents of the USSR (Jerboas and Gerbils). Mongolian gerbil or clawed jird (*Meriones unguiculatus*, Milne-Edwards 1868). In I. PRAKASH I., GOSH P.K. (Eds.): Rodents in desert environments. The Hague, Dr. W. b. v. Publishers.
- NORRIS M.I., ADAMS C.E. 1972: Aggressive behaviour and reproduction in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*, relative to age and sexual experience at pairing. J. Reprod. Fert. 31:447-450.
- NOVAK R.M. 1991: Walker's Mammals of the World. 5. Ed. Baltimore and London, The Johns Hopkins University Press.
- OSTERMEYER M.C., ELWOOD R.W. 1984: Helpers (?) at the nest in the Mongolian gerbil, *Meriones unguiculatus*. Behav. 91:61-77.
- OWEN K., THIESSEN D.D. 1973: Regulation of scent marking in the female Mongolian gerbil *Meriones unguiculatus*. Phys. Behav. 11:441-445.
- PAYMAN B.C., SWANSON H.H. 1980: Social influence on sexual maturation and breeding in the female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). Anim. Behav. 28:528-535.
- PROBST B., EISERMANN K., STÖHR W. 1987: Diurnal patterns of scent-marking, serum testosterone concentrations and heart rate in male Mongolian gerbils. Phys. Behav. 41:543-547.

- PROBST B., LORENZ M. 1987: Increased scent marking in male Mongolian gerbils by urinary polypeptides of female conspecifics. *J. Chem. Ecol.* 13:851-860.
- REYNIERSE J.H. 1971: Agonistic behaviour in Mongolian gerbils. *Z. Tierpsychol.* 29:175-179.
- ROGOVIN K., RANDALL J.A., KOLOSOVA I., MOSHKIN M. 2003: Social correlates of stress in adult males of the great gerbil, *Rhombomys opimus*, in years of high and low population densities. *Horm. Behav.* 43:132-139.
- ROPER T.J., POLIOUDAKIS E. 1977: The behaviour of Mongolian gerbils in a seminatural environment, with special reference to ventral marking, dominance and sociability. *Behav.* 61:207-237.
- SACHSER N., KAISER S. 1996: Prenatal social stress masculinizes the femals' behaviour in guinea pigs. *Phys. Behav.* 60:589-594.
- SALO A.L., FRENCH J.A. 1989: Early experience, reproductive success, and development of parental behaviour in Mongolian gerbils. *Anim. Behav.* 38:693-702.
- SANDS J.L., CREEL S. 2004: Social dominance, aggression and fecal glucorticoid levels in wild population of wolves, *Canis lupus*. *Anim. Behav.* 67:387-396.
- SAPOLSKY R.M. 1982: The endocrine stress-response and social status in the wild baboon. *Horm. Behav.* 16:279-292.
- SCHOECH S., MUMME R.L., MOORE M.C. 1991: Reproductive endocrinology and mechanisms of breeding inhibition in cooperatively breeding Florida scrub jays (*Aphelocoma c. coerulescens*). *Condor* 93:354-364.
- SWANSON H.H. 1980: Social and hormonal influences on scent marking in the Mongolian gerbil. *Phys. Behav.* 24:839-842.
- SWANSON H.H., LOCKLEY M.R. 1978: Population growth and social structure of confined colonies of Mongolian gerbils: scent gland size and marking behaviour as indices of social status. *Aggr. Behav.* 4:57-89.
- STACEY P.B., LIGON J.D. 1991: The benefits-of-philopatry hypothesis for the evolution of cooperative breeding: variation in territory quality and group size effects. *Am. Nat.* 137:831-846.
- STEFANSKI V. 2001: Social stress in laboratory rats: Behavior, immune function, and tumor metastasis. *Phys. Behav.* 73:385-391.
- THIESSEN D.D., FRIEND H.C., LINDZEY G. 1968: Androgen control of territorial marking in the Mongolian gerbil. *Science* 160:432-433.
- THIESSEN D.D., LINDZEY G., BLUM S.L., WALLACE P. 1970: Social interactions and scent marking in the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). *Anim. Behav.* 19:505-513.

THIESSEN D.D., OWEN K., GARDNER L. 1971: Mechanisms of territorial marking in the male and female Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*). J. Comp. Physiol. Psych. 77:38-47.

TINTNER A., KOTRSCHAL K. 2002: Early social influence on nestling development in Waldrapp ibis (*Geronticus eremita*). Zoo Biol. 21:467-480.

TOUMA C., PALME R., SACHSER N. 2004: Analyzing corticosterone metabolites in fecal samples of mice: a noninvasive technique to monitor stress hormones. Horm. Behav. 45:10-22.

VEHRENKAMP S.L. 1983: Optimal degree of skew in cooperative societies. Am. Zool. 23:327-335.

WECHKIN S., CRAMER R.C. 1971: The role of site familiarity in aggression towards strangers in the Mongolian gerbil. Psychon. Sci. 23:335-336.

WEINANDY R., GATTERMANN R. 1996/97: Time of day and stress response to different stressors in experimental animals. Part II: Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus* Milne Edwards, 1867). J. Exp. Anim. Sci. 38:109-122.

WEINANDY R., GATTERMANN R. 1999: Parental care and time sharing in the Mongolian gerbil. Z. Säugetierkd. 64:169-175.

WEINANDY R., HOFMANN S., GATTERMANN R. 2001: Mating behaviour during the estrous cycle in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*). Mamm. Biol. 66:116-120.

WIKELSKI M., RICKLEFS R.E. 2001: The physiology of life histories. Trends Ecol. Evol. 16:479-481.

WINGFIELD J.C., HEGNER R.E., DUFTY A.M. JR., BALL G.F. 1990: The "challenge hypothesis": theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies. Am. Nat. 136:829-846.

WINGFIELD J.C., HEGNER R.E., LEWIS D.M. 1991: Circulating levels of luteinizing hormone and steroid hormones in relation to social status in cooperatively breeding white-browed sparrow weaver, *Plocepasser mahali*. J. Zool. 225:43-58.

WOODROFFE R., MACDONALD D.W., CHEESEMAN C.L. 1997: Endocrine correlates of contrasting male mating strategies in the European badger (*Meles meles*). J. Zool. 241:291-300.

XIA V., LIAO C., ZHONG W., SUN C., TIAN Y. 1982: On the population dynamics and regulation of *Meriones unguiculatus* in the agricultural region north to Yin Mountains, Inner Mongolia. Acta Theriol. Sinica 2:51-72.

ZHOU Q., ZHONG W., SUN Q. 1985: Comparison of population characteristics of *Meriones unguiculatus* adapting farmland and grassland. Acta Theriol. Sinica 5:25-33.

## Eigenanteile an den Manuskripten

### Kapitel 1: Burrow systems of the Mongolian gerbil (*Meriones unguiculatus*)

Mammalian Biology (eingereicht)

Elke Scheibler, Wei Liu, René Weinandy, Rolf Gattermann

Ich protokollierte die ausgegrabenen Baue und die Inhalte der Kammern. Wei Liu bestimmte die gesammelten Pflanzen und koordinierte die Arbeit vor Ort. Die Grabungen wurden von René Weinandy durchgeführt dabei nahm Rolf Gattermann die Messungen vor.

### Kapitel 2: Intra-family aggression and offspring expulsion in Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*) under restricted environments

Mammalian Biology 2005 70(3):137-146

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann

Die Daten wurden von mir erhoben und ausgewertet, außerdem wurde von mir das Manuskript verfasst, welches dann gemeinsam mit den Co-Autoren diskutiert und teilweise verändert wurde.

### Kapitel 3: Social factors affecting litters in families of Mongolian gerbils, *Meriones unguiculatus*

Folia Zoologica 2005 (im Druck)

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann

Auch hier wurden sämtliche Daten von mir erhoben und ausgewertet. Das Manuskript wurde von mir in der ersten Variante verfasst und dann im Folgenden zusammen mit den Co-Autoren sprachlich verändert.

### Kapitel 4: Social categories in families of Mongolian gerbils

Physiology & Behavior 81 (2004) 455– 464

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann

Die Aufarbeitung der Proben für die Hormonbestimmung und für die Histologie und deren Auswertung wurden von mir vorgenommen. Die Konzentrationsmessung des Corticosteron erfolgte zusammen mit René Weinandy. Das Manuskript wurde in seiner Erstfassung von mir geschrieben und dann mit den Co-Autoren überarbeitet.

### Kapitel 5: Male expulsion in cooperative Mongolian gerbils (*Meriones unguiculatus*)

Physiology & Behavior (eingereicht)

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann

Die Aufarbeitung der Proben für die Hormonbestimmung und die histologische Analyse wurde von mir durchgeführt. Analog zu Kapitel 4 wurde die Konzentrationsmessung des Testosterons von René Weinandy und mir selbst vorgenommen. Das Manuskript wurde wieder von mir in der Erstfassung geschrieben und dann mit den Co-Autoren diskutiert.

### Kapitel 6: Intra-family aggression modulates morpho-physiological features of the Mongolian gerbil

Acta Theriologica Sinica (eingereicht)

Elke Scheibler, René Weinandy, Rolf Gattermann

Das Konzept dieses Versuchs wurde mit Rolf Gattermann entwickelt. Die Proben wurden von mir entnommen und die Blutproben wurden dann zur weiteren Bestimmung in das Blutlabor der Universitätsklinik Kröllwitz gebracht. Die Auswertung der Daten und das Schreiben des Manuskripts in seiner ersten Fassung erfolgte wieder durch mich. Eine weitere Überarbeitung wurde zusammen mit den Co-Autoren durchgeführt.



## Lebenslauf

### Persönliche Daten

Name: Elke Scheibler  
Geburtsdaten: 28.09.1978 in Halle / Saale  
Anschrift: Siedlung 25 a  
06193 Teicha  
  
Telefon: 034 606 / 20 323  
0171 / 545 80 94  
  
E-Mail: elke.scheibler@zoologie.uni-halle.de  
Familienstand: ledig  
Staatsangehörigkeit: deutsch

### Schulbildung

08//1985 – 07/1991 POS Friedrich Engels Gutenberg  
08/1991 – 07/1997 Trotha - Gymnasium Hanns Eisler Halle/Saale  
Abschluss: Abitur (Note 1,3)

### Studium

WS 1997/98 – SS 2002 Biologie  
Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg  
Studienschwerpunkte: Verhaltensbiologie (NF: Botanik,  
Psychologie und Limnologie)  
Diplomarbeit : Familiendynamik bei der Mongolischen  
Wüstenrennmaus (*Meriones unguiculatus* Milne  
Edwards, 1867)  
Abschluss: Dipl.-Biologin (Note 1.5)

### Teilnahme an Kongressen

22.08 - 29.08.2001 27th International Ethological Conference, Tübingen  
20.05 - 24.05.2002 95. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen  
Gesellschaft (DZG e.V.), Halle; Posterbeitrag  
31.07. - 04.08.2002 1st European Conference on Behavioural Biology, Conflict &  
Resolution, Münster; Posterbeitrag  
22.07. – 26.07.2003 ASAB Summer Meeting, Grünau/Österreich  
23.08. – 27.08.2004 XIXth International Conference of Zoology, Beijing, China;  
Vortrag und Poster; Award for an outstanding poster  
presentation  
17.03. – 18.03.2005 From Darwin to Dawkins Conference 2005, London, GB  
20.08. – 27.08.2005 29th International Ethological Conference, Budapest, Ungarn;  
Vortrag angenommen

**Eidesstattliche Erklärung**

Hiermit erkläre ich, die Dissertation selbständig und ohne unerlaubte Hilfe angefertigt zu haben sowie keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt zu haben. Alle wörtlich oder inhaltlich entnommenen Stellen anderer Werke wurden als solche kenntlich gemacht.

Elke Scheibler

## Danksagung

Die vorliegende Dissertation wäre ohne die Unterstützung vieler Gutachter, Kollegen, Studenten und Praktikanten nicht zustande gekommen.

An erster Stelle sei Herrn Dr. René Weinandy und Prof. Dr. Rolf Gattermann gedankt für den Freiraum, den sie mir für die Bearbeitung dieser Langzeit-Studie eingeräumt haben und für ihre Geduld und ständige Diskussionsbereitschaft. Auch dafür, dass sie mir die Gelegenheit zur Teilnahme an den genannten Tagungen und der China-Expedition gaben.

Ich möchte mich bei den technischen Mitarbeitern Birgit Gebhardt Kerstin Waegner nicht nur für die praktische Hilfe im Labor und in der Tierhaltung, sondern auch für das kollegiale Miteinander bedanken. Ohne Dr. Peter Fritzsche und seine vielfältigen Fähigkeiten im Programmieren, Reparieren und Konstruieren wäre die Studie sehr kurz ausgefallen, daher mein ganz besonderer Dank. Für die kreativen Diskussionen und fachlichen Hinweise bedanke ich mich bei Dr. Sabine Neumann. Für die freundliche Einweisung und Problembehandlung des SPSS-Programmes und für die Freude an der Statistik danke ich Ingrid Haufe vom halleschen Universitätsrechenzentrum. Vielen Dank auch Kate Williams, Dr. David Teulon, Samantha Larimer, Prof. Dr. Robert E. Johnston für ihre Korrekturvorschläge und stilistischen Hilfestellungen bei der Erstellung der englischen Manuskripte.

Ein großes Dankeschön auch für die Geduld und Unterstützung dem Team des Hormonlabors des Universitätsklinikums Kröllwitz und Dr. Ewald Seliger für die Möglichkeit die RIA in ihrem Labor durchzuführen sowie dem Team des Zentrallabors und Frau Zimmermann sei gedankt für die Blutanalysen. Ich bedanke mich bei der Arbeitsgruppe Tierphysiologie des Instituts für Zoologie für die Bereitstellung diverser Gerätschaften, ohne die Hormonbestimmung noch länger gedauert hätte.

Vielen Dank auch an die Studenten, Praktikanten und Lehrlinge, die mit mir Kotproben aufarbeiten, TOBEC-Messungen durchführen und histologische Arbeiten anfertigen „durften“ und auch für die Möglichkeit sie unterrichten zu dürfen.

Meiner Familie danke ich für ihre Geduld, Toleranz und ihr Interesse am Gelingen dieser Arbeit. Ganz besonders möchte ich mich bei meiner Schwester Ines Scheibler für die stilistischen Korrekturvorschläge und die ausdauernde Diskussionsbereitschaft bedanken.

Zum Schluss sei Kristin Wäber und Helga Förster für ihre Unterstützung und Aufmunterung in so manchen „heißen Phasen“ gedankt. Ebenso sei allen denen ein Dankeschön ausgesprochen, die nicht namentlich Erwähnung fanden, aber zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.