# Verhaltensökologische und genetische Analysen der Sozial- und Populationsstruktur von Coruros (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae, Rodentia) aus Chile

Inauguraldissertation

zur Erlangung des Doktorgrades Dr. rer. nat. des Fachbereiches Bio- und Geowissenschaften, Landschaftsarchitektur an der Universität-GH Essen

vorgelegt von

Sabine Begall

aus Duisburg

Dezember 1999

Die der vorliegenden Arbeit zugrunde liegenden Experimente wurden in der Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität-GH Essen durchgeführt.

1. Gutachter: Prof. Dr. H. Burda (Universität-GH Essen)

2. Gutachter: Prof. Dr. N. Sachser (Universität Münster)

Vorsitzender des Prüfungsausschusses: Prof. Dr. H. Hagenmaier (Universität-GH Essen)

Tag der mündlichen Prüfung: 27. März 2000

Gewidmet meiner Tochter Sophie Karina Begall (\* 08.03.1999).

# Inhaltsverzeichnis

# 1. Einleitung

Die Familie Octodontidae	
Das Verbreitungsgebiet von Spalacopus cyanus	
Äußere Merkmale von Coruros	10
Leben unter der Erde	11
Sozialität	
Gegenstand der Untersuchungen und Aufbau der Arbeit	13

# 2. Das subterrane Biotop

2.1 Einleitung	
2.2 Material und Methoden	
Untersuchte Lokalitäten	
Heimbereich und Populationsdichte	
Gangsysteme	
Fang und Untersuchung der Tiere	19
2.3 Ergebnisse	19
Temperatur im Gangsystem	
Heimbereich und Populationsdichte	
Tunnelöffnungen	
Struktur der Gangsysteme	
Nest- und Futterkammern	
2.4 Diskussion	
Tunnelöffnungen	
Struktur der Gangsysteme	
Lokalisierung der Nester und Futterkammern	
Nahrungsstrategien	
Kosten des Tunnelbaus	
Aridity-food-distribution-hypothesis (AFDH)	
Oberflächenaktivität	
Vergleich der Studiengebiete	

### 3. Prädatoren

3.1 Einleitung	33
3.2 Material und Methoden	34
3.3 Ergebnisse und Diskussion	35

## 4. Aktivitätsmuster und Sauerstoffverbrauch

4.1 Einleitung	39
4.2 Material und Methoden	40
Tiere und Haltung	40
Aktivität	41
Videounterstützte Beobachtungen	42
Sauerstoffverbrauchsmessungen	42
Freilandbeobachtungen	43
4.3 Ergebnisse	43
Aktivität	43
Oberflächenaktivität im Labor	45
Oberflächenaktivität im Freiland	46
Tageszeitliche Schwankungen des Sauerstoffverbrauchs	47
4.4 Diskussion	49
Circadiane Aktivität	49
Phasenverschiebung	49
Oberflächenaktivität	50
Sauerstoffverbrauchsmessungen	50

### 5. Akustische Kommunikation

5.1 Einleitung	52
5.2 Material und Methoden	53
Tiere und Haltung	53
Technische Ausrüstung und Datenanalyse	53
5.3 Ergebnisse	
Analyse der physikalischen Parameter	
Verhaltenskontexte	55
5.4 Diskussion	
Physikalische Parameter	56
Funktion und Anpassungswert des Trillers	56

-		
	6.1 Einleitung	58
	6.2 Material und Methoden	. 58
	Wildfänge	. 58
	Zucht und Haltung der Labortiere	. 59
	Auswertung der Gewichtsdaten	. 59
	6.3 Ergebnisse	. 59
	Paarungsverhalten und Kopulation	. 59
	Reproduktive Aktivität	. 60
	Tragzeit	. 61
	Wurfgröße und Geschlechtsverhältnis der Neugeborenen	. 61
	Beschreibung der Neugeborenen	. 61
	Entwicklung der Jungtiere	. 62
	Wachstum	. 63
	Koloniegröße und –struktur	. 65
	6.4 Diskussion	. 67
	Reproduktive Aktivität	. 67
	Reproduktions- und Entwicklungsparameter	. 68
	Phylogenetische und ökologische Aspekte	. 68
	Koloniegröße- und struktur	. 70

# 6. Reproduktion, postnatale Entwicklung und Wachstum

# 7. Populationsgenetische Analyse

7.1 Einleitung	72
7.2 Material und Methoden	73
Lokalitäten und Auswahl der Proben	73
DNA-Extrahierung und Analyse der Mikrosatellitenloci	74
Statistische Analyse	75
7.3 Ergebnisse	77
Mikrosatellitenloci	77
Standard-Diversitäts-Indizes	77
Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht	78
Vergleiche zwischen Coruro-Populationen	79
Vergleiche zwischen Coruro-Kolonien	80
7.4 Diskussion	83
Genetische Diversität	83
Gründe für die geringe Variabilität der El Alamo Population	85
Vergleiche zwischen Coruro-Populationen	86
Vergleiche zwischen Coruro-Kolonien	87
Unterschiede zwischen $F_{ST}$ und $R_{ST}$	87

3.1 Einleitung	
3.2 Material und Methoden	
Lokalitäten und Auswahl der Proben	
Ermittlung des Verwandtschaftsgrades	
Vergleiche zwischen Kolonien	9
Vergleiche zwischen Paaren von Tieren	
Eltern/Nachkommen-Analysen	9
3.3 Ergebnisse	
Vergleiche zwischen Kolonien	
Verwandtschaft zwischen (sub)adulten Individuen	
(paarweise Vergleiche)	
Verwandtschaftliche Beziehung der Individuen	
innerhalb einer Kolonie	
Kolonien der Population El Alamo	
Stammbaum Ant7	
Stammbaum Ant8	
Stammbaum Jose	9′
Kolonien der Population Los Maitenes	
Stammbaum LM1	
Stammbaum LM3	100
Stammbaum LM11	
3.4 Diskussion	
Interpretation der Verwandtschaftsgrade (R-Werte)	
Vergleiche zwischen Kolonien	
Vergleiche zwischen Paaren (sub)adulter Tiere	
Elternschaftsnachweise	
Paarungssystem	104
Verzögertes Abwandern	103
Kooperative Brutpflege	10
Verwandtschaftsgrad zwischen den reproduktiven Tiere	en 10'
<b>J B v 1</b>	10'

### 8. Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Kolonien

9. Zusammenfassung und Ausblick	108
Literaturverzeichnis	110
Anhang A-E	124
Abbildungsverzeichnis	130
Tabellenverzeichnis	131
Danksagung	132
Lebenslauf	
Erklärungen	137

### 1. Einleitung

#### Die Familie Octodontidae

Die Familie der Octodontidae – in der deutschen Literatur auch als Trugratten bezeichnet (Grzimek, 1988) – ist in ihrem Vorkommen auf den südamerikanischen Kontinent beschränkt. Ihren wissenschaftlichen Namen verdankt sie den Kauflächen der Molaren, die die Form einer Acht aufweisen. Die Anzahl der Gattungen und Arten innerhalb dieser monophyletischen Familie (Nedbal *et al.*, 1994) ist ungewiss, da die divergente Gattung *Ctenomys*, die mindestens 38 Arten umfasst, nach einigen Autoren (z. B. Nowak, 1991) eine eigene Familie bildet, gemäß der neuesten Systematik jedoch zu den Octodontiden zählt (McKenna & Bell, 1997). In der vorliegenden Arbeit wird der Klassifikation nach McKenna & Bell (1997) gefolgt, wonach von sieben rezenten Gattungen ausgegangen werden kann.

Die Trugratten sind einzigartig unter den Säugetieren, weil sie sowohl hoch spezialisierte, grabende Tiere wie den Coruro (*Spalacopus cyanus*) oder die Tuco-tucos (*Ctenomys* spp.) als auch mehr an der Oberfläche lebende Arten wie den Degu (*Octodon degus*) oder den Bori (*Octodontomys gliroides*) einschließen. Auch hinsichtlich der Sozialstruktur sind die Octodontiden sehr vielfältig. Während der Degu, der Coruro und *Ctenomys sociabilis* sozial leben, sind vermutlich alle übrigen Vertreter der Gattung *Ctenomys* Einzelgänger. Für die übrigen Vertreter der Gattungen *Pithanotomys* (= *Aconaemys*), *Octodontomys*, *Octomys* und *Tympanoctomys* konnte noch nicht überprüft werden, ob es sich um soziale oder solitär lebende Formen handelt. Eine weitere Besonderheit der Octodontiden ist die vor kurzem entdeckte Tetraploidie beim Viscacha (*Tympanoctomys barrerae*), womit erstmals Polyploidie bei einem Säugetier nachgewiesen wurde (Gallardo *et al.*, 1999).

#### Das Verbreitungsgebiet von Spalacopus cyanus

Coruros leben endemisch in Chile, wo sie vornehmlich Küstenregionen und das zentrale Längstal besiedeln. Aber auch in den Anden sind Kolonien in bis zu 3000 m Höhe gefunden worden. Offene Landschaften mit einem niedrigen Strauch- und Baumbestand (< 60 %) werden von *Spalacopus* bevorzugt (Contreras & Gutiérrez, 1991). Das gesamte Verbreitungsgebiet erstreckt sich über eine Länge von mehr als 1000 km (27°-36°S), wobei das Hauptverbreitungsgebiet in den semiariden Küstenregionen der Provinzen Valparaíso und San Felipe de Aconcagua liegt (siehe Abb. 1). Die nördlichste Population befindet sich am südlichen Rand der Atacama-Wüste (Provinz Copiapó; 27°S). Von dort aus findet man nahezu kontinuierlich Kolonien bis nach Santa Cruz (Provinz Colchagua; 34°30'S). Im Süden hat sich *Spalacopus* bis El Alamo (Quirihue; Provinz Ñuble; 36°S) ausgebreitet. In dem etwa 200 km langen Abschnitt zwischen Santa Cruz und El Alamo sind bislang keine Kolonien von *Spalacopus cyanus* gefunden worden.



Abb. 1: Karte mit nachgewiesenen Lokalitäten von *Spalacopus cyanus* (Quellen: Redford & Eisenberg, 1992; Reise & Gallardo, 1989*a*). Die Hauptstadt Santiago und die drei in dieser Arbeit vorkommenden Lokalitäten sind gekennzeichnet.

In der vorliegenden Arbeit wurden Tiere aus Los Vilos, Los Maitenes und El Alamo (siehe Abb. 1) untersucht. Freilandarbeiten sind in Los Maitenes und El Alamo durchgeführt worden. Eine ausführliche Beschreibung dieser Lokalitäten erfolgt in Kapitel 2.

Osgood (1943) unterscheidet zwei Unterarten, nämlich *Spalacopus cyanus cyanus* der nördlichen Population und *Spalacopus cyanus maulinus* der Provinz Ñuble (Population El Alamo). Die beiden Unterarten unterscheiden sich in der Stärke und Größe der Backenzähne (Osgood, 1943). Eine dritte Unterart *Spalacopus cyanus tabanus* aus Südchile wurde lediglich anhand eines einzigen Individuums ungewöhnlicher Größe beschrieben (Thomas, 1925). Da keine genauen Angaben zur Lokalität gemacht wurden, ist das Vertreten der dritten Unterart nicht haltbar (Osgood, 1943).

Chromosomenuntersuchungen von *Spalacopus cyanus* zeigten kaum Unterschiede zwischen den Unterarten und verschiedenen Populationen, so dass Reig *et al.* (1972) eine extensive Durchmischung über *interbreeding* Kolonien annahmen. Gallardo *et al.* (1992) haben diese Hypothese jedoch mithilfe von Allozymstudien widerlegt.

#### Äußere Merkmale von Coruros

Coruros sind mittelgroße Nagetiere (etwa goldhamstergroß) mit einer Kopf-Rumpf-Länge von 14-16 cm. Mit 4-5 cm Länge ist der Schwanz wesentlich kürzer als Kopf und Rumpf. Das Gewicht adulter Tiere beträgt im Durchschnitt 90 g. Das dunkelbraune bis schwarze Fell weist bei einigen Tieren an der Bauch- oder Anusregion eine helle Blesse auf, deren Funktion bislang nicht bekannt ist. Gelegentlich wird von Tieren mit durchgehend hellem Fell berichtet, doch das Fangen solcher Tiere erfolgt äußerst selten (Mann, 1978; Begall, eigene Beobachtungen). Besonders auffällig sind die ausgeprägten, hervorstehenden Nagezähne, die aufgrund ihrer weißen Farbe einen starken Kontrast zu dem dunklen Fell bilden (siehe Abb. 2). Die Augen befinden sich sehr weit seitlich oben am Kopf der Tiere.



Abb. 2: Coruros zeigen einige der für unterirdisch lebende Nagetiere typischen Anpassungen.

#### Leben unter der Erde

Während verschiedene andere Arten unterirdisch lebender Säugetiere im Labor und im Freiland eingehend untersucht wurden, ist über viele Aspekte der Biologie von Coruros so gut wie nichts bekannt. Die Kenntnisse zur Verhaltensökologie von *Spalacopus cyanus* beruhen meist nur auf anekdotischen Berichten von zufälligen, nicht-systematisch durchgeführten Beobachtungen. Ein wichtiger Beitrag kam von Reig (1970), der diverse Aspekte zur Ökologie der Coruros beschrieb.

Coruros leben subterran in selbstangelegten Gangsystemen (Reig, 1970), d. h. Nahrungssuche, Paarung, Aufzucht der Jungtiere etc. finden unter der Erde statt. Das subterrane Biotop ist in Relation zu den meisten oberirdischen Lebensräumen sehr monoton, stabil und gleichzeitig spezialisiert (Nevo, 1979); Dunkelheit, thermische Stabilität und reduzierte Luftströmung tragen zur Gleichförmigkeit bei. Hyperkapnische und hypoxische Bedingungen in den Gangsystemen üben physiologischen Stress aus.

Morphologische und physiologische Merkmale der Tiere sind an die unterirdische Lebensweise angepasst. So ist beispielsweise der Sauerstoffverbrauch von *Spalacopus* geringer als nach dem Kleiberschen Gesetz (Kleiber, 1961) zu erwarten wäre (Contreras, 1986). Die kräftigen Nagezähne und die vergrößerten Extremitäten dienen zum Ausgraben der Erde. Beim Graben beißen Coruros die Erde stückweise ab, wobei die Lippen den Mund hinter den Nagezähnen verschließen und so das Eindringen der Erde in die Mundhöhle verhindern. Danach wird die Erde mit den Vorderextremitäten unter dem Körper in Richtung Hinterende geschoben und mithilfe der Hinterextremitäten an die Oberfläche geschleudert. Die zylindrische Körperform ist für die Fortbewegung in den röhrenförmigen Gängen von Vorteil.

Obwohl Coruros von allen Octodontiden die stärksten Anpassungen an ein Leben unter der Erde zeigen, sind im Gegensatz zu den meisten anderen subterranen Säugetieren einige Merkmale nicht besonders ausgeprägt. Während viele unterirdisch lebende Säugetiere praktisch blind sind und die Augen reduziert oder auch degeneriert und bei der Blindmaus *Spalax* sogar mit Haut überzogen sind, besitzen Coruros funktionsfähige Augen.

Die Vorteile, die das subterrane Leben im Allgemeinen bietet, sind der Schutz vor Prädatoren und das Vorhandensein einer unterirdischen Nahrungsquelle in Form von Knollen oder Zwiebeln von Geophyten. Auf der anderen Seite ist es offensichtlich, dass das Graben unterirdischer Gangsysteme mit hohen energetischen Kosten verbunden ist, und sich nur dann evolvieren konnte, wenn der Nutzen die Kosten überwiegt.

#### Sozialität

Neben der subterranen Lebensweise wird das Verhalten von *Spalacopus* besonders dadurch geprägt, dass die Tiere sozial leben. Reig (1970) konnte während einer zehntägigen Freilandstudie 13 der schätzungsweise mindestens 15 Tiere einer Kolonie fangen.

Die Mehrheit der subterranen Säugetiere lebt allerdings solitär (d. h. nur ein adultes Tier bewohnt außerhalb der Paarungszeit ein Gangsystem) und nach Nevo (1979) wird das Einzelgängertum unter der Erde gefördert. Dennoch fand man gerade unter den subterran lebenden Tieren auch die höchst sozialen Säuger, deren Lebensweise an die einiger eusozialer Insekten erinnert: Die afrikanischen Nacktmulle (Heterocephalus glaber) und Graumulle (Cryptomys spp.) aus der Familie Bathyergidae leben in Kolonien von durchschnittlich 75 bzw. 13 Individuen (Brett, 1991; Jarvis & Bennett, 1991; Scharff, 1998). Meist pflanzt sich nur ein Paar pro Kolonie fort und die Nachkommen verbleiben in der Familienkolonie, um den Eltern bei der Aufzucht der Jungtiere zu helfen. Durch den erstmaligen Fund der Eusozialität bei Säugetieren veranlasst, wurde die Biologie der afrikanischen Bathyergiden in den letzten zwei Jahrzehnten intensiv erforscht und auf den gesammelten Daten basierend, wurden einige interessante Hypothesen über die Evolution der Sozialität (Jarvis et al., 1994) und die kooperative Brutpflege (Lacey & Sherman, 1997) aufgestellt. Da sich die Studien auf die Bathyergiden konzentrierten, konnten Aspekte der Konvergenz nur unvollständig bzw. spekulativ diskutiert werden. Die aufgestellten Hypothesen bedürfen nun der Prüfung durch ähnlich lebende Arten, die möglichst nicht in naher Verwandtschaft zu den genannten Gattungen stehen sollten.

Hierfür bietet sich *Spalacopus cyanus* als ideales Forschungsobjekt an, da die Tiere subterran und sozial leben und nicht mit den afrikanischen Bathyergiden verwandt sind. Auch Lacey & Sherman (1997) erachteten das Studium von *Spalacopus* als notwendig, um Vergleiche mit den Bathyergiden ziehen zu können.

Der Vollständigkeit halber seien noch die folgenden Arbeiten über *Spalacopus cyanus* erwähnt: Contreras & Gutiérrez (1991) studierten den Einfluss, den Coruros auf die Vegetation nehmen und im Labor untersuchten Hickman (1988) und Reise & Gallardo (1989*a*) die Schwimmfähigkeit und das Verhalten von Coruros gegenüber Wasser.

#### Gegenstand der Untersuchungen und Aufbau der Arbeit

Mit der vorliegenden Arbeit wird die Biologie von Coruros in Bezug auf die subterrane Lebensweise und ihr Sozialverhalten untersucht. Dabei wurden sowohl Labor- als auch Freilandstudien herangezogen.

Die Kapitel 2-5 befassen sich vorwiegend mit der subterranen Lebensweise und dem Aktivitätstyp der Tiere. Die Aspekte der Sozialität, die in den Kapiteln 6-8 im Mittelpunkt stehen, bleiben aber auch in den ersten vier Kapiteln nicht außen vor.

Zunächst präsentiere ich in Kapitel 2 die im Freiland an zwei Lokalitäten (El Alamo und Los Maitenes) gesammelten Daten zur Ökologie. Die ausgedehnten Gangsysteme sowie Nester und Futterkammern werden ausführlich beschrieben und mögliche Strategien der Nahrungssuche sowie Gründe für die Vorratshaltung werden diskutiert.

In Kapitel 3 gehe ich auf mögliche Prädatoren von *Spalacopus cyanus* ein. Das Kernstück dieses Kapitels sind die Ergebnisse der Gewöllanalysen von Schleiereulen, deren Tageseinstände in der Nähe von Gangsystemen der Coruros lagen. Die Unterschiede zwischen den Lokalitäten Los Maitenes und El Alamo werden aufgezeigt und in Bezug auf die dortigen Umweltbedingungen diskutiert.

Im Labor wurde mit verschiedenen Methoden (Passive Infrarotsensoren, Videoaufzeichnungen, Sauerstoffverbrauchsmessungen) der Einfluss des Licht-Dunkel-Wechsels auf die Aktivitätsmuster von Gruppen und einzelnen Tieren untersucht (Kapitel 4). Beobachtungen der Oberflächenaktivität einer Freilandkolonie ergänzen die Laborstudien.

Die in Chile in einem Gangsystem aufgenommenen Lautäußerungen von Coruros werden in Kapitel 5 präsentiert und mit Vokalisationen von Tieren aus dem Labor verglichen.

In Kapitel 6 stelle ich die Studien zur Reproduktionsbiologie von Coruros vor. Die Dauer der Tragzeit, die Wurfgröße, das Wachstum und die Entwicklung der Jungtiere wurden im Labor ermittelt. Das Geschlechtsverhältnis, der Anteil reproduktiver Tiere und die Zusammensetzung der Labor- und Freilandkolonien führten zu Hypothesen über die verwandtschaftlichen Verhältnisse und das Paarungssystem der natürlichen Coruro-Kolonien.

Methodische Grundlage der beiden letzten Kapitel bilden Mikrosatellitenanalysen. Bevor ich auf die Überprüfung der in Kapitel 6 aufgestellten Hypothesen mithilfe der molekulargenetischen Methoden eingehen kann, ist zunächst die Präsentation der Untersuchungen zur Populationsstruktur und der Vergleiche zwischen den Populationen El Alamo und Los Maitenes erforderlich. Diese werden in Kapitel 7 abgehandelt, in welchem ich zeige, wie stark sich die Kolonialität der Tiere auf die genetische Substrukturierung auswirkt. Genetische Abstände werden dabei in Abhängigkeit von den geographischen Entfernungen diskutiert.

Den Abschluss bildet eine Feinanalyse der Koloniestrukturen (Kapitel 8). Verwandtschaftsgrade zwischen Individuen oder Tiergruppen und Zuordnungen potentieller Eltern zu Jungtieren ermöglichen es, die in Kapitel 6 abgeleiteten Hypothesen zu testen und Stammbäume für einige Kolonien aus dem Freiland zu erstellen.

Die Untersuchungen der Sozialstruktur gehören zu den Pionierarbeiten für die Familie der Octodontiden. Neben den Coruros ist bisher nur ein weiteres subterran und sozial lebendes Säugetier des südamerikanischen Kontinents gut untersucht worden: der Tuco-tuco (*Ctenomys sociabilis*) (Lacey *et al.*, 1997; Pearson, 1959, Pearson *et al.*, 1968). Doch auch für diese Art wurde die Koloniestruktur noch nicht analysiert. Durch die vergleichenden Freilandund Labordaten von Coruros soll ein Beitrag für die Klärung der Evolution, der funktionellen Bedeutung und der Mechanismen zur Erhaltung der sozialen Struktur geliefert werden.

#### 2. Das subterrane Biotop

#### 2.1 Einleitung

Subterrane Säugetiere verbringen die meiste Zeit ihres Lebens in selbstgebauten Gangsystemen, die ihnen Sicherheit und Möglichkeiten zur Futtersuche bieten (Nevo, 1979). Während die direkte Beobachtung subterraner Tiere im Feld sehr schwierig ist, liefern die Untersuchungen ihrer Gangsysteme wertvolle Informationen über ihr Leben im Verborgenen. Die Koloniegröße (Hickman, 1979), die räumliche Orientierung (Reichman *et al.*, 1982), die Strategien der Futtersuche (Andersen, 1988) und die Nahrungsökologie können mitunter von dem Muster der Gangsysteme abgeleitet werden. Unter den subterranen Nagetieren ist die Struktur der Gänge bei den afrikanischen Bathyergiden und Rhizomyiden (Davies & Jarvis, 1986; Hickman, 1979; Jarvis & Sale, 1971), dem aus Israel stammenden *Spalax* (Heth, 1989), den nordamerikanischen Geomyiden (Andersen, 1988; Hickman, 1977; Vleck, 1981) und einigen südamerikanischen Vertretern der Gattung *Ctenomys* (Antinuchi & Busch, 1992; Gallardo & Anrique, 1991; Rosi *et al.*, 1996) eingehend untersucht worden.

Bisher ist nur wenig über die Tunnelsysteme und Strategien der Futtersuche des unterirdisch lebenden Coruros (*Spalacopus cyanus*) bekannt. Reig (1970) berichtete von ausgedehnten Gangsystemen der Coruros, wobei die Tunneleingänge vorwiegend in südliche Richtungen ausgerichtet waren. Da Reig (1970) keine Futterkammern fand, folgerte er, dass *Spalacopus* nomadisch lebt und dabei auf der Suche nach Knollen der Lilienart *Leucoryne ixioides* ist. Untersuchungen über die Interaktionen zwischen Coruros und ihren Futterpflanzen zeigten jedoch, dass Coruros einen relativ stabilen Heimbereich besitzen (Contreras & Gutiérrez, 1991). Weitere Informationen über die Ökologie einschließlich der Nahrungsstrategien dieser südamerikanischen Art erlauben einen interessanten Vergleich mit den sozial lebenden Bathyergiden aus Afrika und helfen somit, die Korrelationen, Ursachen und Funktionen der Sozialität subterraner Nagetiere zu klären.

#### 2.2 Material und Methoden

#### Untersuchte Lokalitäten

Die Feldstudien wurden von September bis Dezember 1997 in El Alamo (16 km nördlich von Quirihue, Provinz Ñuble, 36°11'S, 72°28'W; Höhe: 250 m ü. d. M.) und von Januar bis März 1998 in Los Maitenes (4 km nordwestlich von Quintero, Provinz Valparaíso, 32°45'S, 71°26'W; Höhe: 0-50 m ü. d. M.) durchgeführt. Beide Untersuchungsgebiete waren küstennah (Entfernung zur Küste: 30 km El Alamo bzw. 3 km Los Maitenes) und etwa 400 km voneinander entfernt. Die geographischen Koordinaten der Lokalitäten und die Entfernungen zwischen den jeweiligen Lokalitäten wurden mittels eines GPS-Navigationsgeräts (Garmin) bestimmt. Das Studiengebiet in El Alamo bestand überwiegend aus Weideland, das extensiv durch Kühe, Schafe und Ziegen beweidet wurde (Abb. 3). Die Vegetation erreichte Deckungsgrade von 90-100 % und die Bodentexturanalysen ergaben, dass es sich bei dem Boden um einen dunkelbraunen Latosol handelte (47,6 % Sand, 16,6 % Schlamm, 35,8 % Ton). Die Texturanalysen wurden am "Instituto de Investigaciónes Agropecuarias (INIA)" in Chillan (Chile) durchgeführt.



Abb. 3: Vegetationsreiche Landschaft in El Alamo.

In Los Maitenes besiedelten Coruros semi-aride Gebiete, deren Vegetation sehr einseitig (hauptsächlich Ackerwinde (*Convolvulus arvensis*)) und spärlich (Deckungsgrad 15-30 %) ausgebildet war (Abb. 4). Das Gebiet war stark durch Emissionen (u. a. Arsen und Schwefeldioxid) der anliegenden Kupfer verarbeitenden Industrie geschädigt (J. Bustamente, Empresa Nacional de Mineria, ENAMI, pers. Mitteilung). Der graubraune sandige Lehmboden in Los Maitenes wies im Gegensatz zu dem Boden in El Alamo einen bedeutend höheren Sandanteil auf (73,4 % Sand, 9,1 % Schlamm, 17,5 % Ton).



Abb. 4: Karge Landschaft in Los Maitenes.

Die Niederschläge betrugen durchschnittlich 670 mm in El Alamo (INIA Cauquenes) und 550 mm in Los Maitenes (Meteorología ENAMI Ventanas). Die Windrichtung und -geschwindigkeit wurden durch INIA in Cauquenes gemessen. Die meteorologische Station befand sich etwa 30 km nördlich von El Alamo. Die Daten eines Jahres (November 1996 – Oktober 1997) zeigten, dass der Wind hauptsächlich aus südwestlicher Richtung kam (93 Tage; durchschnittliche Geschwindigkeit 4,0 m/s; durchschnittliche maximale Geschwindigkeit 8,9 m/s). Die höchsten Geschwindigkeit 5,2 m/s; durchschnittliche maximale Geschwindigkeit 5,2 m/s; durchschnittliche maximale Geschwindigkeit 10,6 m/s) oder nördlicher Richtung (44 Tage; durchschnittliche Geschwindigkeit 5,5 m/s; durchschnittliche maximale Geschwindigkeit 9,5 m/s) gemessen. Andere Richtungen waren von geringer oder keiner Bedeutung (W: 3 Tage; NW: 2 Tage; NO, O, SO = 0 Tage). Für Los Maitenes waren keine Daten zu den Windverhältnissen verfügbar.

#### Heimbereich und Populationsdichte

Der Heimbereich wurde über die Tunnelöffnungen des aktuellen<sup>1</sup> Jahres definiert, die man an der relativ losen Erde der Hügel erkennen konnte. Um die Größe dieses Gebietes zu bestimmen, wurde das kleinste konvexe Polygon festgelegt, das die Erdhügel des aktuellen Jahres enthielt und der Flächeninhalt dieses Polygons wurde mithilfe eines Bildverarbeitungsprogramms (ANALYSIS Version 2.1) gemessen. Für diese Untersuchungen wurden die Tiere

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Als aktuelles Jahr bezeichne ich den Zeitraum, der sich über die vorangehenden 12 Monate erstreckt.

nicht aus den Gangsystemen entfernt. Sehr viel kleiner als der Heimbereich war im allgemeinen das Gebiet, in welchem die Tiere gerade grabaktiv waren (gekennzeichnet durch feuchte Erde auf den Erdhügeln). Die Populationsdichten wurden jeweils in einem uniformen Studiengebiet ermittelt, das in El Alamo 42 ha und in Los Maitenes 72 ha maß.

#### Gangsysteme

Die Temperaturen in den Gangsystemen wurden von Oktober 1997 bis März 1998 kontinuierlich gemessen. Die Mess-Sonde wurde dazu in einem Gang (etwa 60 cm von der Tunnelöffnung entfernt) in einer Tiefe von 15 cm platziert. Die Registrierung der Messwerte erfolgte halbstündig mittels eines OTML-Datenloggers.

Die Orientierung der Erdhügel (relativ zum Tunneleingang) wurde mit einem Handkompass gemessen und mit kreisstatistischen Methoden (Batschelet, 1981) analysiert. Die Anzahl der Tunnelöffnungen pro m<sup>2</sup> wurde bei 10 Kolonien je Lokalität bestimmt. Jeweils 20 nicht-überlappende Quadratmeter der Kerngebiete entsprechend großer Heimbereiche wurden zufällig gewählt und ausgezählt. Um Ausreißer zu vermeiden, wurden die 10 Quadrate mit der höchsten Anzahl an Tunnelöffnungen berücksichtigt.

In beiden Untersuchungsgebieten wurde nach dem Fangen der Tiere je ein Gangsystem sorgfältig ausgegraben. Als Kartierungshilfe diente ein Gitter aus Schnüren, das das Gebiet in 1 m<sup>2</sup> große Quadrate teilte. Die Gangsysteme wurden dann verkleinert (1 : 25) auf Millimeterpapier dargestellt. Obwohl insgesamt 400 Arbeitsstunden aufgewendet wurden, konnten die Gänge nur partiell aufgedeckt werden, da die Tunnel in El Alamo unter einer Hecke weiterführten und in Los Maitenes die Erde zu hart war, um das komplette Gangsystem auszugraben. Die aufgezeichneten Gangsysteme wurden digitalisiert und die Gesamtlänge sowie die Längen der blind endenden Tunnel und der Lateralen (Verbindungstunnel zwischen Eingang und eigentlichem Gangsystem) wurden mit dem ANALYSIS Programm berechnet.

Zusätzliche Daten zu Nestern und Futterkammern wurden durch das grobe Ausheben vier weiterer Gangsysteme mit Spaten und Spitzhacken ermittelt.

Um die potentiellen Nahrungsressourcen zu bestimmen, wurden in El Alamo vier zufällig gewählte Quadratmeter bis zu einer Tiefe von 30 cm ausgegraben. Die Erde wurde nach Knollen von Geophyten durchsiebt, die gezählt, gewogen und zum Teil vermessen wurden. In Los Maitenes wurde ebenfalls an verschiedenen Stellen nach potentieller Nahrung gegraben.

Alle Mittelwerte wurden mit  $\pm SD$  (Standardabweichung) angegeben und sind mittels eines zweiseitigen *t*-Tests miteinander verglichen worden.

#### Fang und Untersuchung der Tiere

Insgesamt wurden 138 Tiere (El Alamo: 64 Tiere; Los Maitenes: 74 Tiere) mit verschiedenen Methoden gefangen. Als Fallen dienten Schnappfallen (Typ Victor Oneida No. 0), Sherman Lebendfallen oder selbst gebastelte Drahtfallen, wobei Sherman Lebendfallen keinen Erfolg brachten. Die Bügel der Schnappfallen wurden mit weichem Kunststoff verkleidet, um Verletzungen der Tiere zu vermeiden. Die Fallen wurden in Tunneleingängen platziert und halbstündig kontrolliert. Bei Kolonien, die ihre Gangsysteme in relativ weichen Böden angelegt hatten, erwies es sich als ausgesprochen effektiv, die Gänge mithilfe von Schaufeln und Spitzhacken systematisch zu öffnen, bis die Tiere in blind endenden Gängen eingeschlossen waren, um dann alle Koloniemitglieder auf einmal mit den Händen zu fangen.

Alle gefangenen Tiere wurden nach der Tötung mit einer Letaldosis von Ketamin kombiniert mit Rompun eingehend nach Ektoparasiten untersucht, gewogen und vermessen (Kopf-Rumpf-Länge, Kopflänge, Schwanzlänge, Breite der Schneidezähne, Hinterfußlänge). Eventuell vorhandene Parasiten wurden gesammelt und in 70 % Ethanol aufbewahrt. Das Alter wurde geschätzt und äußere Hinweise zum Reproduktionsstatus (z. B. offene Vagina, gerötete und prominente Zitzen) wurden vermerkt. Des Weiteren wurden von den toten Tieren Haut- und Leberproben entnommen und in 100 % Ethanol aufbewahrt. Zusätzlich wurden bei Männchen die Hoden vermessen und bei Weibchen eventuell vorhandene Embryonen/Föten oder Plazentalnarben gezählt. Die detaillierte Beschreibung der Koloniestrukturen erfolgt in den Kapiteln 6 und 8.

Coruros gelten in Chile als landwirtschaftliche Schädlinge. Sie unterliegen weder einem regionalen, noch nationalem oder internationalem Artenschutzabkommen. Alle Regeln des deutschen und chilenischen Tierschutzes wurden bei der Erforschung der Tiere eingehalten. Eine Genehmigung vom zuständigen Amt (Servicio Agrícola y Ganadero) zum Fangen, Töten und Konservieren der Tiere lag vor. Die Tierkadaver wurden in 10 % Formalin konserviert und im Institut für Evolution und Ökologie der Universidad Austral de Chile (Valdivia) deponiert.

#### 2.3 Ergebnisse

#### Temperatur im Gangsystem

Die Messungen im Gangsystem (15 cm tief) in El Alamo zeigten zum Teil enorme tägliche Schwankungen (Abb. 5). Die durchschnittliche Temperatur für den Zeitraum Oktober 1997 bis März 1998 betrug 20,9  $\pm$  4,9 °C (Min. = 8,0 °C; Max. = 32,1 °C). Zusätzliche

Messungen zwischen Januar und März 1998 in einem Gangsystem in Los Maitenes ergaben einen ähnlichen Kurvenverlauf mit einem Mittelwert von  $21,5 \pm 3,1$  °C (Min. = 14,2 °C; Max. = 31,2 °C).



Abb. 5: Temperaturverlauf in einem Gangsystem in El Alamo (kontinuierliche Messung zwischen Oktober 1997 und März 1998).

#### Heimbereich und Populationsdichte

Von Kolonien besiedelte Gebiete konnten oberirdisch anhand der Erdhügel voneinander unterschieden werden und umfassten in El Alamo durchschnittlich 172,7  $\pm$  102,5 m<sup>2</sup> und in Los Maitenes 262,3  $\pm$  188,3 m<sup>2</sup> (Tab. 1). Benachbarte Gangsysteme überlappten sich nicht und im Durchschnitt betrug der minimale Abstand zwischen zwei benachbarten Coruro-Kolonien 230  $\pm$  90 m in El Alamo und 180  $\pm$  210 m in Los Maitenes (Tab. 1).

	Min.	Max.	Max. Mittelwert	
Heimbereich (m <sup>2</sup> )				
El Alamo	35,6	334,9	172,7	102,5
Los Maitenes	52,5	720	262,3	188,3
Min. Abstand (m)				
El Alamo	10	430	230	90
Los Maitenes	10	760	180	210

Tab. 1: Heimbereich pro Kolonie und minimaler Abstand zwischen zwei Coruro-Kolonien.

Die Populationsdichte, die in dem 42 ha großen Studiengebiet in El Alamo ermittelt wurde, betrug 0,3 Kolonien pro Hektar. Basierend auf dieser Populationsdichte und einer durchschnittlichen Koloniegröße von 16 Tieren (Begall *et al.* 1999, siehe auch Kapitel 6) konnte die Populationsdichte mit 4,8 Tieren pro Hektar geschätzt werden. Das Studiengebiet in Los Maitenes (72 ha) besiedelten 0,25 Kolonien pro Hektar (und somit 4 Tiere pro Hektar).

#### Tunnelöffnungen

Coruros lassen ihre Gänge offen und gelegentlich erscheinen sie, meist nur mit ihrem Kopf, in den Tunneleingängen (Abb. 6).



Abb. 6: Coruro, der aus einer Tunnelöffnung herausblickt (Los Maitenes).

Fast alle Tunneleingänge sind durch ovale Erdhügel von etwa 29 cm  $\times$  33 cm  $\times$  11 cm (gemessen in El Alamo) gekennzeichnet. Da sich ein solcher Erdhügel nur auf einer Seite des Eingangs befindet, lässt sich die Richtung der Tunnelöffnung in Relation zu dem Hügel bestimmen. Bei Gangsystemen, die sich an Hängen befinden, ist die überwiegende Anzahl der Eingänge in Richtung des Hanges gerichtet, wie es in Los Maitenes der Fall war (Tab. 2).

In dem eher flachen Studiengebiet von El Alamo waren 34,8 % aller untersuchten Tunneleingänge (n = 351) süd- oder südostwärts gerichtet (Tab. 2, Abb. 7). Diese Richtungspräferenz wich signifikant von einer gleichmäßigen Verteilung ab (Raleigh Test, p < 0,01).

Die Anzahl der Tunnelöffnungen pro m<sup>2</sup> war in Los Maitenes (4,7  $\pm$  0,4) signifikant höher als in El Alamo (3,3  $\pm$  0,6) (*t*-Test; *p* < 0,001).

Tab. 2: Ausrichtungen der Tunnelöffnungen (Gesamtzahl, Prozent in Klammern) in zwei Lokalitäten (El Alamo: 10 Kolonien; Los Maitenes: 4 Kolonien). Zwei der Kolonien aus Los Maitenes hatten ihre Gänge an Nordhängen (N – NW) gegraben.

	N	NO	0	SO	S	SW	W	NW	Summe
El Alamo	37	35	52	62	60	37	47	21	351
	(10,5)	(10,0)	(14,8)	(17,7)	(17,1)	(10,5)	(13,4)	(6,0)	
Los Maitenes	33	10	4	3	9	6	11	19	96
	(0,35)	(0,11)	(0,04)	(0,03)	(0,09)	(0,06)	(0,12)	(0,2)	



Abb. 7: Verteilung der Richtungen der Tunnelöffnungen von 10 Kolonien in El Alamo. Die Skala bei 270° zeigt die Anzahlen der jeweils gemessenen Richtungen an (0° entspricht Norden).

#### Struktur der Gangsysteme

Die Gangsysteme waren in einem komplexen Netzwerk ohne lange und gerade verlaufende Haupttunnel angeordnet (Abb. 8). Die Längen der blind endenden (23,6 ± 16,3 cm; n = 122) und lateralen Tunnel (23,7 ± 12,9 cm; n = 105) waren nicht signifikant unterschiedlich (t = 0,02; p > 0,1). Die Gänge lagen gewöhnlich in einer Tiefe von 15,0 ± 2,4 cm (n = 59) und hatten einen durchschnittlichen Durchmesser von 6 cm. In El Alamo betrug die Gesamtlänge der ausgegrabenen Tunnelsegmente einer Kolonie 214,5 m, die ein Gebiet von 48 m<sup>2</sup> abdeckten. Das komplette Gangsystem, das in einem Areal von etwa 130 m<sup>2</sup> lag, hatte eine geschätzte Länge von 600 m. Aus diesem Gangsystem habe ich acht (sub-)adulte Tiere (5 Männchen; 3 Weibchen) gefangen, die ein Gesamtgewicht von 694 g hatten. Die Biomasse der Tiere pro Meter Gangsystem betrug somit 1,2 g.

Der ausgegrabene Teil des Gangsystems in Los Maitenes hatte eine Länge von 56,5 m (=  $26 \text{ m}^2$ ) und wurde von 7 Tieren (5 Männchen; 2 Weibchen) bewohnt. Das gesamte Gebiet mit Tunneleingängen umfasste 52,5 m<sup>2</sup>, so dass die Gesamtlänge des kompletten Gangsystems schätzungsweise 114 m maß.



Abb. 8: Aufsicht auf ein partiell ausgegrabenes Gangsystem der Kolonie Ant8 in El Alamo. Die Erdhügel sind durch Kreise gekennzeichnet.

#### Nest- und Futterkammern

Insgesamt habe ich 13 Nester (El Alamo: 12; Los Maitenes: 1) in einer durchschnittlichen Tiefe von  $30 \pm 12$  cm (Min. = 15 cm; Max. = 50 cm) aufgedeckt (Tab. 3). In der Nähe dieser Kammern waren die Gangsysteme wesentlich tiefer ( $41 \pm 11,3$  cm; n = 21) und in bis zu sechs Etagen angeordnet. In El Alamo waren fast alle Nester in den Wurzelsystemen von Michaysträuchern (*Berberis actinacantha*) eingerichtet, die gelegentlich an Wurzeln des Maitenbaumes (*Maytenus boaria*) angrenzten. Es wurden bis zu fünf Nester pro Kolonie gefunden, von denen aber jeweils nur eines benutzt wurde. Das Nistmaterial (siehe Abb. 9) bestand aus getrockneten und frischen Gräsern, kleinen Wurzeln, Blättern von Michay und bis zu 10 % aus Plastikmaterial (z. B. Plastiktüten).



Abb. 9: Inhalt des Nestes einer Kolonie aus Los Maitenes.

Nester, die frische Gräser enthielten, wurden als "kürzlich benutzt" angesehen, was auch durch den Fund von Neugeborenen in zwei dieser Nester bestätigt wurde. Darüber hinaus fand ich in aktuell benutzten Nestern sehr viele Kurzflügler der Gattung *Edrabius*, die ektoparasitisch auf Jungtieren und zum Teil auch auf adulten Tieren lebten. In allen Nestern war der Boden der Kammern mit Kot der Coruros bedeckt. Während in den El Alamo Nestern relativ wenig davon vorhanden war (bis zu 100 Kotstücke), wies das in Los Maitenes gefundene Nest mehr als 500 Kotstücke auf. In beiden Lokalitäten wurden keine gesonderten Latrinen im Gangsystem gefunden. Die Kotstücke wurden auch auf einigen frischen Erdhügeln gefunden, was den Schluss nahe legt, dass Coruros beim Graben gelegentlich auch Kotstücke mit nach draußen befördern.

Tab. 3: Größe und Inhalt der Nester und Futterkammern verschiedener Kolonien. Die Werte sind als Mittelwert (±Standardabweichung; Minimum-Maximum) angegeben. Die Anzahlen und Gewichte der Knollen sind Gesamtwerte. Die Tiere aus Kolonie X wurden nicht gefangen.

Lokalität	El Alamo								
	Ant7	Ant8	Jose	Kol. X	Mittelwert	LM3			
	(4 Tiere)	(16 Tiere)	(26 Tiere)	(?)	(±SD)	(7 Tiere)			
Nester									
Anzahl	3	3	5	1	3,0 (±1,7)	1			
Tiefe (cm)	31,3	24,3	41,0	22,0	29,1	35,0			
	(±15,3; 18-48)	(±6,3; 17-28)	(±12,5; 23-52)		(±13,6; 17-52)				
Länge (cm)	18,0	19,0	24,5	12,0	17,6	20,0			
	(±2,0; 16-20)	(±12,7; 10-28)	(±3,7; 20-29)		(±7,9; 10-29)				
Breite (cm)	13,3	13,5	15,3	10,0	11,9	27,0			
	(±1,2; 12-14)	(±4,9; 10-17)	(±3,6; 12-20)		(±5,0; 10-20)				
Höhe (cm)	12,3	10,0	15,5	9,0	11,1	15,0			
	(±2,5; 10-15)	(±5,7; 6-14)	(±4,4; 10-19)		(±4,9; 6-19)				
Nistmaterial		190,0	61,4	17,9	89,8	160,0			
Gewicht (g)			(±11,0)		(±89,5; 18-190)				
Ausgänge	1,3	1,6	2,5	1	1,4	3,0			
Anzahl	(±0,6)	(±0,6)	(±0,7)		(±0,7)				
		Futter	·kammern						
Anzahl	9	4	7		6,7 (±2,5)				
Tiefe (cm)	40,0	17,0	46,5		39,4 (±20,5)				
	(±14,7; 25-55)	(±11,3; 9-13)	(±22,6; 9-63)						
Länge (cm)	17,0	25,0	37,7		27,6 (±25,2)				
	(±8,3; 10-30)	(±8,7; 20-35)	(±36,5; 13-108)						
Breite (cm)	9,2	16,0	8,4		9,9 (±3,6)				
	(±3,3; 7-15)	(±2,8; 14-18)	(±1,5; 6,5-11)						
Höhe (cm)	8,2	10,5	8,8		8,8 (±1,1)				
	(±0,45; 8-9)	(±0,7; 10-11)	(±1,0; 8-10)						
Knollen	4.832		13.202		9.017 (±5.919)				
Gewicht (g)			4.40.0						
Knollen	1.176		4.403		2.789,5				
Anzahl			1.0	<b> </b>	(±2.281,8)				
Ausgange			1,8						
Anzahl			$(\pm 0,4;1-2)$						

Ähnlich wie die Nester konnten in El Alamo auch die Futterkammern unterhalb von Michaysträuchern und Maitenbäumen lokalisiert werden. Für das Vorhandensein der subterranen Kammern gab es oberirdisch jedoch keinerlei Anzeichen. In fast allen untersuchten Futterkammern waren Knollen der Geophytenart *Dioscorea longipes* (von den Einheimischen *Huanque* genannt) in großer Anzahl vorhanden (Tab. 3).

Einzelne Knollen einer Futterkammer wogen  $5,3 \pm 0,9$  g (n = 47) und hatten einen Durchmesser von  $2,3 \pm 1,5$  cm (Min. = 1,5 cm; Max. = 4 cm). Das Ausgraben von vier Quadraten (jeweils 1 m<sup>2</sup>) ergab eine gleichmäßige Verteilung der Knollen in einer Tiefe von 10 bis 20 cm. Es wurden 218 ± 33 *Dioscorea*-Knollen pro m<sup>2</sup> mit einem Frischgewicht von  $332.7 \pm 35.8$  g/m<sup>2</sup> gefunden. Einzelne Knollen wogen  $1.5 \pm 0.2$  g (n = 872) und hatten einen Durchmesser von  $1.4 \pm 0.4$  cm (Min. = 0.8 cm; Max. = 2.8 cm, n = 67).

In Los Maitenes wurden keine Futterkammer entdeckt. Ausgrabungen der Erde an verschiedenen Stellen ergaben, dass keine Knollen von Geophyten in diesem Studiengebiet vorhanden waren. Lediglich schmale, lange Wurzeln der Ackerwinde (*Convolvulus arvensis*) kamen dabei zum Vorschein, die aber offensichtlich nicht von Coruros konsumiert wurden. Allerdings konnte ich beobachten, dass Coruros gelegentlich oberirdisch innerhalb eines Radius von 10 cm vom Tunneleingang nach Blättern der Ackerwinde suchten.

#### 2.4 Diskussion

#### Tunnelöffnungen

Bereits 1970 berichtete Reig über einige Beobachtungen zur Ökologie von Spalacopus cyanus aus Zentralchile. Sein Studiengebiet befand sich ca. 20 km nördlich von der von mir untersuchten Lokalität in Los Maitenes. Das von ihm teilweise ausgegrabene Gangsystem wurde von schätzungsweise 15 Koloniemitgliedern bewohnt, von denen er 13 Tiere fangen konnte. Nach Reigs Angaben waren nahezu alle Tunnelöffnungen südwärts gerichtet. Die Annahme, dass Coruros für ihre Tunnelöffnungen die südliche Ausrichtung präferieren, konnte durch meine Untersuchungen nicht vollends bestätigt werden. Die Ausrichtung der Tunnelöffnungen war vielmehr von der Hangrichtung bestimmt, sofern das Gangsystem am Hang gelegen war. Dies war in Los Maitenes häufig der Fall, so dass zu vermuten ist, dass Reigs Untersuchungsgebiet an einem Hang mit südlicher Ausrichtung lag. In dem eher flachen Studiengebiet in El Alamo konnte für alle untersuchten Gangsysteme der Einfluss einer Steigung ausgeschlossen werden. Dort war zwar ein großer Anteil (34,8 %) der Eingänge süd- bzw. südöstlich ausgerichtet, doch diese Richtungspräferenz war nur schwach signifikant. Der vorherrschende Wind aus süd- bis südwestlicher Richtung beeinflusst möglicherweise die Ausrichtung der Tunnelöffnungen. Laborexperimente zur Bestimmung von Richtungspräferenzen bei Coruros (vgl. Burda et al., 1990b, zu Graumullen) wären wünschenswert. Unsere Pilotexperimente (Kemper & Begall, unpubliziert) konnten keine spontane Richtungspräferenz im Labor eruieren und erwiesen sich hinsichtlich der Versuchsanordnung als schwierig.

Es ist erstaunlich, dass Coruros ihre Tunneleingänge nicht verschließen, da dadurch die Chance für Prädatoren, in ein Gangsystem einzudringen, erhöht ist. Tatsächlich kann das Graben neuer Tunneleingänge und damit die Gefahr, an der Oberfläche ergriffen zu werden, umgangen werden, indem die ausgegrabene Erde neuer Tunnel in unbenutzte Tunnelabschnitte verfüllt wird (Hickman, 1979). Viele andere subterrane Nagetiere schließen ihre Eingänge, sobald sie die Futtersuche in den entsprechenden Gängen abgeschlossen haben, wie es bei *Tachyoryctes* (Jarvis & Sale, 1971) der Fall ist, oder sie machen ihre typischen Hügel, die den Eingang bedecken wie *Spalax*, viele Bathyergiden, Ctenomyiden und Geomyiden (Antinuchi & Busch, 1992; Heth, 1989; Hickman, 1977, 1979; Jarvis & Sale, 1971).

#### Struktur der Gangsysteme

Der von Reig skizzierte Ausschnitt (6 m  $\times$  6 m) eines teilweise ausgegrabenen Gangsystems zeigt ähnlich den von mir ausgegrabenen Gangsystemen keinen Haupttunnel, sondern ebenfalls eine netzförmige Anordnung von blind endenden Gängen und Verbindungstunneln. Von allen bislang untersuchten Gangsystemen ist das der Coruros das einzige mit einem netzförmigen Design (siehe Tab. 4) – alle anderen subterranen Säugetiere graben eher gerade Gänge und davon abzweigende Nebentunnel. Bei gutem Nahrungsangebot findet man aber beispielsweise auch bei Nacktmullen viele Abzweigungen der Haupttunnel (Brett, 1991). Es lässt sich spekulieren, dass die netzförmige Anordnung einen Hinweis auf die gleichmäßige Verteilung der Nahrungsressource in El Alamo gibt. Da Coruros jedoch auch in Los Maitenes bei nicht vorhandenen unterirdischen Nahrungsressourcen retikuläre Tunnelsysteme graben, könnte diese Form der Anordnung auch spezifisch für *Spalacopus* sein.

Nach Reigs Beobachtungen enden die blinden Tunnel unter den Knollen der Lilie *Leucoryne ixioides*, die an Ort und Stelle von den Coruros gleich konsumiert werden. Vergleichbare Beobachtungen wurden von mir weder in Los Maitenes noch in El Alamo gemacht.

#### Lokalisierung der Nester und Futterkammern

Im Allgemeinen umfasste jedes Gangsystem in El Alamo mindestens ein Nest und mehrere Futterkammern. Sowohl Nest- als auch Futterkammern waren unterhalb von Michaysträuchern lokalisiert, wodurch die Tiere in der Zeit des Umpflügens geschützt waren. Obwohl in den meisten Fällen mehrere Michaysträucher (mit umliegenden Tunnelöffnungen) in dem Gebiet einer Coruro-Kolonie lagen, waren alle Kammern der Kolonie nur unter einem Busch zu finden. Daher war eine oberirdische Lokalisierung der Kammern nicht möglich. Dies steht im Gegensatz zu der Situation bei anderen subterranen Tieren wie beispielsweise *Spalax*, bei dem das Nest durch größere Erdhügel gekennzeichnet ist (Heth, 1989).

Heim-Design n KG KG/ Länge Durchm. Tiefe Zweck Tiefe Futtern Tiefe n Anzahl Quelle FAMILIE bereich Bew. (g) m GS gesamt FT FT Nester Nest Nest FK FK gewicht (g) gelagerte Art (g) (cm) Knollen (m) (cm) (cm) (cm)  $(\mathbf{m}^2)$ GEOMYIDAE Hickman, 1977 Pappogeomys 76 38 39 1-2 1 326 5,1 10 28-58 2 (1-4) linear (42-104) (18-64) (27-61) castanops 30-75 Vleck, 1981 1 6 27 Thomomys bottae linear (FT) 35 linear 1 160 3,5 48 Reichman et al., 1982 OCTODONTIDAE 173-2.790 9.017 diese Studie 600 90 1,2 3 (1-5) 20-45 4-9 40 16 6 15 s/k Spalacopus cyanus radiär 262 (8 Tiere) 1.176-4.403) (4.832-13.202 117 14,6 14 8,1 14-40 40 s? Antinuchi & Busch, 1992 Ctenomys talarum 8 linear 1 1 Ctenomys maulinus Gallardo & Anrique, 1991 1 10.2 30 2 50-70 linear 255 20-30 10 brunneus Ctenomvs 23 gewöhnlich Rosi et al .. 1996 1-2 7,8 33 linear 1 180 8.3 30 1 49 mendocinus (15-77)leer BATHYERGIDAE Davies & Jarvis, 1986 984 262 64 26 1 945 3,6 14-22 1-2 Bathyergus suillus 2.686 linear 40-65 2-6 s/f 107-420) (40-90) (13-58) (107 - 2.719)21 86 1-3 37 3 28 1.482 Cryptomys anselli 2.300 6-7 Scharff, 1998 s >700 240 Cryptomys damarensis 16 1 >240 1 1.456 Jarvis et al .. 1998 Davies & Jarvis, 1986 42 26 3 5 Cryptomys hottentotus 1.582 380 5-7 25-30 2 s/f 147 (40-44)(13-58) 12 2 537 Lovegrove & Jarvis, 1986 Genelly, 1965 2.093 2 20 (1.557 - 2.629)Hickman, 1979 181 2.550 2-3 96 1.1 4.5 2-75 17-30 s/f linear 1-2 (58-340) 527.5 2.500-90 67 Scharff, 1998 3-30 300 1-2 Cryptomys mechowi 8-9 10-20 1-5 s 50-145 (60-80) (265-790) 3.000 Heliophobius Jarvis & Sale, 1971 0 linear 1 160 3,4 47 5 15-23 1-3 30 s/f argenteocinereus Heterocephalus 32 Jarvis & Sale, 1971 30-40 40 2,1 3 15-20 1-4 0 linear >165 s (23-45) glaber 87 3.020 >50 + Brett, 1991 linear 11 60 21 2.1 595 3.5-4 15-25 + Jarvis, 1985 linear 4.944 Lovegrove & Jarvis, 1986 Georychus capensis 1 189 1,5 130 10 527,8 Du Toit et al., 1985 linear 1 RHIZOMYIDAE Tachyoryctes 36 Jarvis & Sale, 1971 1 234 6,5 5-7 19-23 1-2 30-60 linear s/f/k splendens (18-52) SPALACIDAE 550 650 Heth et al .. 1989 Spalax ehrenbergi (102 - 1.215)(120 - 1.215)40 Heth, 1989 154 5-8 25-77 linear 1 3,9 6,8 16,5 1-4 25-50 20-120 (16-83)

Tab. 4: Vergleich von Gangsystemparametern einiger subterraner Nagetiere (n = Anzahl; Bew. = Bewohner; KG = durchschnittliches Körpergewicht adulter Tiere; KG/m GS = Körpergewicht (Kolonie) pro Meter Gangsystem; Durchm. = Durchmesser; FT = Futtertunnel; s = schlafen; f = fressen; k = koten; FK = Futterkammer; L = Latrinen; \* = komplett ausgegrabene Gangsysteme).

#### Nahrungsstrategien

Aussagen einheimischer Landwirte waren konsistent mit dem Fund einer enormen Zahl von Geophytenknollen in den Futterkammern der Coruros: Auf die Frage nach den Futtergewohnheiten der Coruros berichteten die Einheimischen, dass sie selber während Krisenzeiten vor etwa 40 Jahren die Futterkammern der Coruros "plünderten" und säckeweise *Huanque*-Knollen ernteten, die sie dann wie Kartoffeln zubereiteten. In der Tat sind Knollen von *Dioscorea longipes* sehr stärkereich und bekanntlich werden auch andere Dioscoreaceen als Kulturpflanzen angebaut (z. B. Yams).

Hinsichtlich der Gesamtmenge des gehorteten Futters, haben Coruros bei weitem mehr gesammelt als je für eine subterrane Art berichtet wurde (vgl. Tab. 4). Kolonie Jose aus El Alamo, bestehend aus 26 Tieren (davon nur 10 Adulte), sammelte mehr als 13 kg (insgesamt 4.403 Knollen) von *Dioscorea*-Knollen (vgl. Tab. 3). Geht man davon aus, dass die Jungtiere nicht an der Futtersuche beteiligt sind, so wurden 1.300 g pro adultes Tier in dieser Kolonie gesammelt. Dieser Wert wurde von der Kolonie Ant7 (2 Adulte, 2 Juvenile) noch übertroffen: Pro ausgewachsenes Tier wurden etwa 2.400 g Knollen gehortet. Betrachtet man die Gesamtmenge der gesammelten Knollen pro adultes Tier, so übertrifft *Spalacopus* sogar den solitär lebenden *Bathyergus*, der das zehnfache Körpergewicht eines Coruros hat.

Das Anlegen von unterirdischen Futterkammern ist vor dem Plündern durch andere Tiere relativ sicher. Es bleibt jedoch die Frage, warum Coruros so viel Futter horten. Ein im Zusammenhang mit den Nahrungsstrategien der Sandgräber häufig angeführter Grund (vgl. Sherman *et al.*, 1991) ist der, dass die Grabeeigenschaften des Bodens im Laufe des Jahres sehr unterschiedlich sind. Direkt nach der Regenzeit weicht der Boden auf, wodurch ein geringerer Energieaufwand für das Graben gegeben ist. Es sollte dann soviel wie möglich geerntet werden, um zu Zeiten, in denen der Boden hart und kaum bearbeitbar ist, von dem Vorrat leben zu können. Das monatliche Zählen neuer Erdhügel, die beim Graben angelegt werden, könnte diese Behauptung bestätigen. Eine solche saisonale Grabeaktivität ist zwar von Nacktmullen (*Heterocephalus glaber*) aus Kenia (Brett, 1991) und *Geomys pinetis* aus Florida (Hickman & Brown, 1973) bekannt, doch Contreras *et al.* (1993) fanden in ihrer Studie einer Population von *Spalacopus* aus dem Norden Zentralchiles keine klare Beziehung zwischen der Anzahl monatlich gebildeter Hügel und den monatlichen Niederschlägen.

Das Anlegen von Vorräten könnte auch im Zusammenhang mit der Reproduktion stehen. Begall *et al.* (1999) zeigten, dass Weibchen je nach Wurfgröße während der Trächtigkeit ca. 35-50 % ihres normalen Körpergewichts zunehmen (siehe auch Kapitel 6). Die Weibchen haben einen enormen Bauchumfang und können demnach die Tunnel nur schwer passieren. Zudem zeigten Laborbeobachtungen eine verminderte Aktivität trächtiger Weibchen. Aus diesem Grund könnte der Zugriff auf einen unterirdischen Vorrat während der reproduktiven Phase notwendig sein. Aber auch nach der Geburt wäre ein Futtervorrat von Vorteil, da die Jungen noch relativ lange von der Mutter und den Helfern abhängig sind.

Unter der Annahme, dass die *Dioscorea*-Knollen während der Wintermonate am größten sind, sollten die Tiere das Futter ernten, bevor die Knollen regerminieren.

Bei dem Vergleich der Knollen aus Futterkammern mit dem aktuellen Nahrungsangebot zeigte sich, dass sehr kleine Knollen (Durchmesser < 1,5 cm) offensichtlich nicht in den Futterkammern gelagert wurden. Das bevorzugte Sammeln größerer Knollen ist auch von den afrikanischen Damaraland-Graumullen (*Cryptomys damarensis*) bekannt (Jarvis *et al.*, 1998). Es könnte daher angenommen werden, dass Coruros kleine Knollen sofort, d. h. noch bei der Futtersuche, konsumieren oder ignorieren und beim Graben mit der ausgegrabenen Erde an die Oberfläche oder zumindest in besser belüftete Erdschichten befördern. Letztgenannte Strategie würde zur Koevolution zwischen den *Dioscorea*-Pflanzen und *Spalacopus* führen (analog zu dem für Bathyergiden und einer ihrer Futterpflanzen vermuteten Szenario; siehe Lovegrove & Jarvis, 1986). Hierfür spricht, dass auf vielen alten Erdhügeln, die sich vor den Tunneleingängen befinden, *Dioscorea*-Pflanzen wachsen.

Contreras & Gutiérrez (1991) zeigten, dass *Spalacopus* aufgrund der Grabeaktivität einen großen Einfluss auf die Vegetation nimmt. Obwohl in ihrer Untersuchung kein signifikanter Unterschied hinsichtlich der Artendiversität im Vergleich von Flächen mit und ohne Gangsystemen vorlag, war die durchschnittliche Gesamtbiomasse der Pflanzen in Gebieten mit Gängen etwa 60 % höher. Knollen von *Leucoryne* sp., die Coruros in diesem Untersuchungsgebiet vermutlich konsumieren, waren in Gebieten mit Tunneln zwar zahlreicher, dafür aber kleiner als in solchen ohne Tunnel. Dieses Ergebnis ist konsistent mit meiner Beobachtung, dass kleine Knollen nicht gesammelt wurden, obwohl sie vorhanden waren. Auf diese Weise fördert *Spalacopus* die Germination, indem kleine Knollen in höhere Bodenschichten gebracht werden, die besser mit Wasser und Luft versorgt werden.

Es könnte aber auch sein, dass Coruros *Dioscorea*-Knollen meiden, solange diese einen gewissen Reifegrad noch nicht erreicht haben. Möglicherweise sind jüngere Knollen aufgrund eines geringeren Stärkegehaltes noch bitter. Eine Untersuchung des Entwicklungszyklus der *Dioscorea*-Knollen wäre interessant, ist jedoch zeitaufwendig, da bekannt ist, dass die Knollen einiger Dioscoreaceen Entwicklungszeiten von mehreren Monaten haben (Rehm & Espig, 1996). Ähnlich wie Contreras & Gutiérrez (1991) schlugen auch Reise & Gallardo (1989*b*) vor, dass Coruros die Germination kleiner Knollen fördern. Sie untersuchten einige Aspekte der Biologie von Coruros in El Alamo und fanden, dass Knollen von *Dioscorea longipes* Dichten von bis zu 600 g/m<sup>2</sup> erreichten und in Tiefen von 20 bis 25 cm vorhanden waren. Weiterhin berechneten Reise & Gallardo (1989*b*), dass etwa 70 cm Gangsystem pro Tier und Tag ausgegraben werden müssen, um den täglichen Nahrungsbedarf von etwa 20 g *Huanque*-Knollen pro Tier und Tag zu decken. Dies erklärt die Notwendigkeit der ausgedehnten Tunnelsysteme, die in dieser Studie gefunden wurden.

#### Kosten des Tunnelbaus

Die beiden partiell ausgegrabenen Gangsysteme in El Alamo und Los Maitenes stammten von Kolonien mit relativ kleinen Heimbereichen. Daher werden sogar noch längere Tunnel bei Kolonien mit größeren Heimbereichen erwartet. Die Gesamtmasse aller Tiere, die ein Gangsystem anlegen, pro Meter Gangsystem ist ein Maß für die Leistung, die jedes arbeitende Tier beim Graben erbringt. *Cryptomys hottentotus* aus Natal (Hickman, 1979) und *Spalacopus cyanus* erzielen die geringsten Werte (*Cryptomys*: 1,1 g; *Spalacopus*: 1,2 g) und investieren somit am meisten in den Tunnelbau (Tab. 4). Auch die Menge des gesammelten Futters ist bei Coruros am höchsten (sowohl hinsichtlich der Anzahl als auch des Gesamtgewichts der gelagerten Knollen) gefolgt von *Cryptomys darlingi* aus Zimbabwe (Genelly, 1965) (Tab. 4).

#### Aridity-food-distribution-hypothesis (AFDH)

Die AFDH sagt voraus, dass subterrane Nagetiere, die in Biotopen mit niedrigen und unvorhersehbaren Niederschlägen leben (< 25 mm/Monat - < 350 mm/Jahr), dazu tendieren, sozialer zu sein als Tiere, die in freundlicheren Biotopen vorkommen (Jarvis *et al.*, 1994). Die Hypothese beruht auf der Beobachtung, dass in ariden Gebieten, Geophyten in geringer Dichte vorkommen, ihre Wurzeln und Knollen jedoch größer sind, und der Annahme, dass eine Kooperation mehrerer Tiere zum Finden dieser Knollen oder Wurzeln nötig ist. Während die AFDH in ihrer ursprünglichen Fassung auf den Vergleich verschiedener Arten von Sandgräbern ausgelegt war, forderten Lacey & Sherman (1997), vergleichende Studien bei nicht-verwandten, aber ähnlich lebenden Nagetieren (wie *Spalacopus cyanus* oder *Ctenomys sociabilis*) durchzuführen. Lacey & Sherman (1997) sagten explizit voraus, dass keine sozialen Formen unterirdisch lebender Arten in Gebieten mit gleichmäßig verteilten Futterressourcen vorkommen würden. Ebensperger (1998) schlug vor, die AFDH zu erweitern und durch innerartliche Vergleiche zu testen. Auch für diesen Zweck bietet sich *Spalacopus* als Studienobjekt gut an, da die Tiere sowohl in ariden als auch in mesischen Gebieten vorkommen. Gemäß dieser Hypothese sollte die Koloniegröße in ariden Gebieten größer sein. Da die Evolution im unterirdischen Ökotop dem Gruppenleben entgegenwirkt (Nevo, 1979) und die Sozialität in mesischen Gebieten gemäß der Hypothese nicht adaptiv ist, werden kleinere Gruppen oder sogar solitär lebende Individuen in gemäßigten Gebieten erwartet. Im Gegensatz zu den Voraussagen leben Coruros in Habitaten mit einer Vielzahl von kleinen Knollen hoher Dichte auch in großen Gruppen. Daher kann die Evolution bzw. die Erhaltung der Sozialität bei Coruros nicht durch die Nahrungsökologie erklärt werden.

#### Oberflächenaktivität

Beobachtungen ließen mich schlussfolgern, dass Coruros auch gelegentlich oberirdisch aktiv sind (siehe Kapitel 4 für eine quantitative Analyse). Plastikmaterial im Nest und die Tatsache, dass in Los Maitenes keine unterirdischen Futterquellen vorhanden waren, unterstützen die Behauptung. Auch bei sambischen *Cryptomys* wurde das in Nestern gefundene Plastikmaterial als ein Beweis für die Oberflächenaktivität dieser Tiere angesehen (Scharff & Grütjen, 1997).

#### Vergleich der Studiengebiete

Die beiden Studiengebiete wiesen große Unterschiede hinsichtlich der Bodenqualität und des Nahrungsangebotes auf. Daher ist es erstaunlich, dass keine nennenswerten Unterschiede in der Populationsdichte gefunden wurden, da bei einigen Arten größere Dichten in Habitaten hoher Qualität im Vergleich zu Habitaten niedriger Qualität nachgewiesen wurden (z. B. mongolische Rennmäuse (*Meriones unguiculatus*), Agren *et al.*, 1989). Es ist anzunehmen, dass Coruros in Los Maitenes aufgrund der fehlenden unterirdischen Futterquelle ihre Nahrung stets oberirdisch suchen müssen und demnach häufiger an der Oberfläche aktiv sind als Tiere in El Alamo. Daher ist es wahrscheinlicher, dass Coruros in Los Maitenes eher Prädatoren wie Schleiereulen oder Rotfüchsen zum Opfer fallen als in El Alamo. Diese Annahme wird im nächsten Kapitel getestet.

Da das Studiengebiet in Los Maitenes durch starke Umweltverschmutzung beeinträchtigt war, sind die Strategien der Futtersuche der Coruros sicherlich sekundär beeinflusst. Es wäre daher interessant, Coruros auch in unbeeinträchtigten Gebieten Zentralchiles zu untersuchen und die Ergebnisse mit denen der El Alamo Population zu vergleichen.

#### 3. Prädatoren

#### **3.1 Einleitung**

Die Prädatoren einer bestimmten Art können nur selten durch direkte Beobachtung des Ergreifens eines Beutetieres ermittelt werden. Meist wird indirekt durch die Untersuchung von Mageninhalten oder Ausscheidungsprodukten wie Exkrementen oder Gewöllen potentieller Prädatoren festgestellt, dass die untersuchte Art im Beutespektrum vertreten ist. Diese indirekte Methode ist besonders wertvoll, wenn die betreffende Art subterran und/oder nachtaktiv ist – Bedingungen, die die Beobachtung der Tiere im Freiland ohnehin erschweren. Für Coruros kommen als mögliche Prädatoren Schlangen, Raubtiere wie beispielsweise Füchse oder Marderartige und Tag- und Nachtgreife in Betracht.

Schlangen haben aufgrund ihrer Körperform guten Zugang zu den unterirdischen Gängen und bei einigen Bathyergiden ist das Eindringen dieser Reptilien auch beobachtet worden (Brett, 1986 (zitiert in Jarvis & Bennett, 1991); H. Burda, Universität-GH Essen, persönliche Mitteilung). Sektionen der Mägen verschiedener Spezies afrikanischer Schlangen ergaben, dass diese auch tatsächlich Erfolg hatten (Jarvis & Bennett, 1991).

Exkremente von Kampffüchsen (*Pseudalopex* sp.) aus Chile wurden von Durán *et al.* (1987) eingehend untersucht. Den Großteil der Nahrung stellten Nagetiere, wobei *Spalacopus* einen sehr geringen Anteil an der Gesamtnahrung bildete. Allerdings bleiben nach der Verdauung der Beutetiere nicht sehr viele bestimmbare Knochen- und Schädelreste übrig, so dass ein Gesamturteil über das Nahrungsspektrum fraglich ist (F. Monaca, Universidad Austral de Chile, Valdivia, persönliche Mitteilung).

Eine wesentlich genauere Bestimmung ist bei Eulengewöllen möglich. Diese sind nicht nur ein gutes Hilfsmittel, das Nahrungsspektrum der Eule zu erfassen, sondern stellen auch einen guten Indikator für den Prädationsdruck der jeweiligen Beutetiere dar und können zur faunistischen Analyse des Untersuchungsgebietes einbezogen werden. Bislang gibt es nur eine Studie über chilenische Schleiereulengewölle (Jaksic & Yáñez, 1979).

In der vorliegenden Untersuchung werden Gewölle von Schleiereulen (*Tyto alba*) analysiert, die in der Nähe von Coruro-Kolonien der beiden Untersuchungsgebiete El Alamo und Los Maitenes gesammelt wurden. Insbesondere wurde dabei auf das Vorhandensein oder Fehlen von *Spalacopus* in den Gewöllen geachtet und es wurden Unterschiede zwischen den beiden Standorten Los Maitenes und El Alamo aufgedeckt. Auf diese Weise wurden Hinweise zum Aktivitätstyp gegeben (tag- oder nachtaktiv) und darüber, ob die Tiere strikt subterran leben oder nicht.

#### 3.2 Material und Methoden

In El Alamo wurden 318 Gewölle von Schleiereulen (*Tyto alba*) in unbenutzten Scheunen, Bewirtschaftungshütten oder alten Häusern gefunden. Die Vielzahl der an den jeweiligen Plätzen gefundenen Gewölle ließ auf eine regelmäßige Benutzung schließen. In Los Maitenes, wo es in unmittelbarer Nähe der *Spalacopus*-Kolonien weder verlassene Häuser, Ställe o. ä. gab, beschränkte sich die Suche der Tageseinstände auf eine kleine Schlucht. Hier waren nach Angaben von Einheimischen oftmals Schleiereulen mit beginnender Dämmerung gesichtet worden. In zugänglichen Aushöhlungen (siehe Abb. 10) oder am Fuß dieser Schlucht konnten 84 Eulengewölle gefunden werden.

Zur Gewinnung der Knochenreste aus den Gewöllen wurde die Wässerungsmethode benutzt (Reise, 1973) und mithilfe des Bestimmungsschlüssels von Reise (1973) konnten alle Säugetierschädel aus diesen Gewöllen bestimmt werden.



Abb. 10: Blick in den Tageseinstand einer Schleiereule in Los Maitenes.

#### **3.3 Ergebnisse und Diskussion**

In den insgesamt 402 untersuchten Gewöllen befanden sich 435 Beutetierschädel. Das entspricht einem Verhältnis von 1,1 Beutetierschädeln pro Gewölle und ist vergleichbar mit den Ergebnissen von Jaksic & Yáñez (1979). Den Hauptteil der Nahrung (97 %) bildeten Nagetiere (von 10 Arten). Die verbleibenden 3 % setzten sich aus Beuteltieren (1 Art), Hasenartigen (1 Art) und Vögeln (von 4 unbestimmten Arten) zusammen (Tab. 5). Darüber hinaus befanden sich in den untersuchten Gewöllen Insektenreste (Flügeldecken und Chitinpanzer von Käfern).

	El Alamo	Los Maitenes	Gesamt
Art	n	п	n (%)
MARSUPIALIA			
Marmosa elegans	7	0	7 (1,6)
LAGOMORPHA			
Oryctolagus cuniculus	3	1	4 (0,9)
RODENTIA			
MURIDAE			
Rattus rattus	34	1	35 (8,1)
Mus musculus	6	2	8 (1,8)
Abrothrix longipilis	74	3	77 (17,7)
Phyllotis darwini	67	17	84 (19,3)
Auliscomys micropus	2	8	10 (2,3)
Oligoryzomys longicaudatus	78	27	105 (24,1)
Akodon olivaceus	8	1	9 (2,1)
OCTODONTIDAE			
Octodon bridgesi	60	0	60 (13,8)
Octodon lunatus	0	2	2 (0,5)
Spalacopus cyanus	7	23	30 (6,9)
(Vögel)	4	0	4 (0,9)
Summe	350	85	435 (100)

Tab. 5: Nahrungsspektrum der Schleiereule ( $Tyto \ alba$ ) an den beiden Standorten El Alamo und Los Maitenes (n = Anzahl der Individuen).

Insgesamt wurden 12 Arten identifiziert, von denen 10 zu der Ordnung Rodentia gehörten. Ein ähnliches Artenspektrum wurde auch von Jaksic & Yáñez (1979) in Gewöllen von Schleiereulen aus Zentralchile gefunden. Coruros machten hier lediglich 0,6 % der Gesamtnahrung aus und waren damit in noch geringeren Anteilen als in El Alamo (2 %) vertreten – ein Unterschied der jedoch nicht signifikant war ( $\chi^2 = 0.98$ , *d. f.* = 1, *p* > 0,05).

Auch in den Exkrementen von Kampffüchsen (Pseudalopex sp.) wurden Coruros mit einem sehr geringen Anteil von 1,94 % nachgewiesen (Durán et al., 1987). Interessanterweise war Spalacopus nur im Winter im Nahrungsspektrum der Füchse vertreten. Während der übrigen Jahreszeiten sind neben dem Degu (Octodon degus) und der Chilenischen Chinchillaratte (Abrocoma bennetti) auch Hasen (Lagomorpha) geschlagen worden. Möglicherweise geht die Verfügbarkeit dieser eher großen Tiere (Körpergewicht > 200 g) in den Wintermonaten zurück, so dass die Füchse auf alternative, weniger attraktive Nahrungsquellen wie Spalacopus (durchschnittliches Körpergewicht: 90 g) zurückgreifen müssen. Eine andere Erklärung für die ausschließliche Präsenz von Spalacopus im Winter-Nahrungsspektrum der Füchse, könnte mit einer schwankenden Verfügbarkeit der Coruros zusammenhängen. Um von einem Fuchs geschlagen werden zu können, muss ein Coruro sein schützendes Gangsystem verlassen oder aber an der Peripherie graben. Wie bereits im vorigen Kapitel beschrieben wurde, ist es wahrscheinlich, dass Coruros nach den ersten Regenfällen im späten Herbst (Mai) aufgrund der guten Bearbeitbarkeit der Böden ihre Futtervorräte anlegen und daher im Winter besonders viel graben. Mann (1978) berichtet, dass er gelegentlich beobachtete, wie Coruros bei Sonnenschein mit ihren Köpfen aus den Gängen lugten, um ein Sonnenbad zu nehmen ("para tomar el sol") - Ereignisse, die dagegen vermutlich eher im Sommer stattfanden. Bislang ist also die Frage, zu welcher Jahreszeit Coruros häufiger an der Oberfläche erscheinen, noch nicht geklärt. Insgesamt betrachtet, scheinen Coruros weder für Schleiereulen noch für Kampffüchse eine leichte Beute zu sein, da die Anteile von Spalacopus an der Gesamtnahrung mit Ausnahme der Lokalität Los Maitenes sehr gering sind ( $\leq 2$ %). Der besonders gute Schutz, den die Gangsysteme subterran lebenden Tieren gegen Prädatoren bieten, ist als ultimater Faktor (neben anderen) für die Evolution der unterirdischen Lebensweise diskutiert worden (Nevo, 1979).

Als Selektionsdruck, der die Sozialität subterraner Säugetiere förderte, wurde oft das verminderte Risiko der Bedrohung durch Prädatoren angeführt (z. B. Alexander, 1974; Alexander *et al.*, 1991). Doch dieser Faktor kann für die Evolution des Gruppenlebens keineswegs hinreichend sein, da die Mehrzahl der unterirdisch lebenden Säuger solitär lebt (Nevo, 1979, 1995).
Der Fund von *Spalacopus*-Schädeln in Eulengewöllen, lässt darauf schließen, dass sich die Aktivitätszeiten der Schleiereule (*Tyto alba*) mit denen der Coruros zumindest überschneiden. Zwar berichtet Bunn (1972) über die regelmäßige Tagaktivität einer Schleiereulen-Population aus Yorkshire (Großbritannien), doch Johnson (1965) und Araya & Millie (1996) bezeichnen Schleiereulen aus Chile als strikt nachtaktiv. Dass Schleiereulen erst mit Einbruch der Dunkelheit jagen, wurde auch durch mehrere Einheimische in El Alamo und Los Maitenes bestätigt und Laborstudien (siehe Kapitel 4) zeigten, dass Coruros in der Tat überwiegend nachts aktiv waren.



Abb. 11: Beutetierspektrum der Schleiereule in El Alamo.



Abb. 12: Beutetierspektrum der Schleiereule in Los Maitenes.

Die Abbildungen 11 und 12 demonstrieren, dass die Nahrungsspektren der Schleiereule an den beiden Standorten El Alamo und Los Maitenes sehr verschieden sind. Da die Unterschiede des gesamten Beutespektrums von Erdmann (1999) bereits diskutiert wurden,

möchte ich im Folgenden nur auf die unterschiedlichen Anteile von Spalacopus cyanus näher eingehen. Im Umkreis von 2 km der untersuchten Tageseinstände befanden sich in El Alamo mindestens 11 und in Los Maitenes mindestens 15 Spalacopus-Kolonien. Die Verfügbarkeit von Coruros sollte daher ungefähr gleich gewesen sein und sich somit nicht auf das Beutespektrum der Schleiereule auswirken. Der weitaus höhere Coruro-Anteil in Los Maitenes hängt meines Erachtens mit den verschiedenen ökologischen Bedingungen und den daraus resultierenden unterschiedlichen Lebensweisen von Spalacopus in den beiden Untersuchungsgebieten zusammen. Aufgrund hoher industrieller Emissionen ist das Gebiet in Los Maitenes stark kontaminiert. Vor allem die Flora scheint bereits seit mehreren Jahren geschädigt zu sein, was sich in einem geringen Deckungsgrad (Abb. 4, Kapitel 2.2), einer geringen Artenzahl und fehlenden Geophyten widerspiegelt. Somit fehlt ein wichtiges Element, welches das Leben unter der Erde normalerweise prägt, nämlich die unterirdische Futterquelle in Form von Geophytenknollen oder Wurzeln. Daher wurden Coruros in Los Maitenes wesentlich häufiger an der Erdoberfläche gesehen als in El Alamo. Während Coruros in El Alamo sehr selten und dann lediglich mit ihren Köpfen (eventuell zur Exploration des Gebietes) an den Tunneleingängen erschienen, so konnten in Los Maitenes häufiger einzelne Tiere bei der oberirdischen Futtersuche beobachtet werden. Die sehr weit oben am Kopf befindlichen Augen sind sicherlich eine Hilfe, das umliegende Gebiet zu kontrollieren (und vor allem Prädatoren in der Luft zu entdecken) und trotzdem den größtmöglichen Schutz des Gangsystems zu genießen. Für die oberirdische Futtersuche müssen die Tiere die schützenden Gangsysteme jedoch verlassen (wenn auch nur in einem sehr begrenzten Radius vom Tunneleingang entfernt), wobei sie dann eine relativ leichte Beute für Prädatoren darstellen. Hinzu kommt, dass der geringe Deckungsgrad den Tieren kaum Schutz an der Oberfläche bietet.

Abschließend sei noch erwähnt, dass Mann (1978) neben Schleiereulen auch Bussarde (*Buteo* sp.) als Prädatoren von Coruros erwähnt, die "sich in der Umgebung der Kolonien bereitmachen, um die schmackhaften Körperchen zu ergreifen" ("En la vecinidad de sus colonias se aprestan ágiles aguiluchos en el dia y búhos en la noche para hacer presa en su sabroso cuerpecillo").

# 4. Aktivitätsmuster und Sauerstoffverbrauch

#### 4.1 Einleitung

Einer der interessantesten Aspekte der Biologie subterraner Säugetiere ist die zeitliche Orientierung und Strukturierung der Verhaltensaktivität in einer stabilen, dunklen Umgebung (vgl. Burda *et al.*, 1990*a*; Nevo, 1979, 1990). In Anbetracht der monotonen Umwelt, der meist konstanten Verfügbarkeit pflanzlicher Nahrung, der unterirdischen Dunkelheit und ihres schwach oder gar nicht ausgebildeten Gesichtssinns ist zu erwarten, dass besonders die herbivoren unterirdisch lebenden Nagetiere keine klaren circadianen Wach-Schlaf-Muster erkennen lassen. Tatsächlich zeigten sowohl Feld- als auch Laborstudien von amerikanischen Geomyiden (*Geomys bursarius* – Vaughan & Hansen, 1961; *Thomomys bottae* – Gettinger, 1984) und afrikanischen Bathyergiden (*Heliophobius argenteocinereus* – Jarvis, 1973; *Cryptomys hottentotus* – Bennett, 1992; Hickman, 1980; *Heterocephalus glaber* – Davis-Walton & Sherman, 1994), dass die Aktivität dieser Tiere über den gesamten Tag verstreut, also arhythmisch und ohne klare Schlaf-Wach-Zyklen ist.

Interessanterweise gibt es drei weitere Arten strikt unterirdisch lebender Nagetiere, die vorwiegend tagsüber aktiv sind und endogene circadiane Aktivitätsrhythmen zeigen, welche in konstantem Dämmerlicht freilaufen und durch äußere Licht-Dunkel-Wechsel beeinflusst werden können: Dieses sind die aus Israel stammende Blindmaus (*Spalax ehrenbergi*, Spalacidae – Ben-Shlomo *et al.*, 1995; Pevet *et al.*, 1984; Rado *et al.*, 1991), der Kapmull (*Georychus capensis*, Bathyergidae – Lovegrove & Muir, 1996; Lovegrove & Papenfus, 1995) und der Damaraland-Graumull (*Cryptomys damarensis*, Bathyergidae – Lovegrove *et al.*, 1993).

Die Untersuchung der Aktivitätsmuster weiterer unterirdisch lebender Nagetierarten ist daher erforderlich, um zwei Arten von Faktoren für circadiane Wach-Schlaf-Muster zu identifizieren. Dies sind zum einen die ultimaten Faktoren, die die Rhythmizität in einer konstanten Umgebung erhalten und zum anderen die proximaten Faktoren, die die Synchronisation der endogenen Rhythmik mit dem äußeren Tag-Nacht-Wechsel ermöglichen.

Bisher ist nur wenig über die Aktivitätsmuster südamerikanischer subterraner Nagetiere bekannt. Lediglich der Degu (*Octodon degus*), der ebenfalls zur Familie der Octodontidae gehört, jedoch nicht subterran lebt, ist bislang gut erforscht worden. Seine Aktivitätsmuster und die soziale Synchronisation wurden im Feld sowie unter kontrollierten Laborbedingungen untersucht (Goal & Lee, 1996, 1997). Während Redford & Eisenberg (1992) berichteten, dass der Degu tagaktiv sei, ergaben andere Studien, dass die Tiere dämmerungs- bzw. nachtaktiv sind, sofern sie Zugang zu Laufrädern hatten (Kas & Edgar, 1998, 1999). Über die Aktivitätsmuster des Coruros ist jedoch nahezu nichts bekannt. Nach Reig (1970) scheinen Coruros im Freiland nur während des Tages aktiv zu sein, wobei die Aktivitätsspitze in der Mittagszeit liegt. Reise & Gallardo (1989*b*) fanden Aktivitätsschübe um 17.00 Uhr, 21.00 Uhr und zwischen 6.00 und 7.00 Uhr im Labor. Im Gegensatz dazu konnte Contreras (1986) keine systematische Variation des Sauerstoffverbrauchs im Tagesverlauf beobachten. Die Studie von Reig (1970) basierte auf einer fünftägigen Beobachtung der Tiere im Feld. Auch die Kurzmitteilung von Reise & Gallardo (1989*b*) enthielt keine näheren Angaben zum Versuchsaufbau. Somit bedarf die Klärung der Frage, ob *Spalacopus* circadiane Rhythmen besitzt oder nicht, weiterer Untersuchungen. In diesem Kapitel möchte ich grundlegende Informationen zu den täglichen Aktivitätsmustern und zum Sauerstoffverbrauch der Coruros unter Laborbedingungen vorstellen. Freilandbeobachtungen.

# 4.2 Material und Methoden

#### Tiere und Haltung

Zwölf adulte Coruros (5 Männchen, 7 Weibchen), die in Deutschland geboren wurden, sind während der zweimonatigen Studie im Labor von Prof. Dr. Serge Daan an der Rijksuniversiteit Groningen (Niederlande) untersucht worden. Das durchschnittliche Körpergewicht der Tiere betrug  $108,1 \pm 21,5$  (*SD*) g, wobei es keine signifikanten geschlechtsspezifischen Unterschiede gab. Die Tiere lebten in fünf kleinen Gruppen unterschiedlichen Geschlechts (vier Paare und 1 Familie von vier Tieren). Die Familie bestand aus den Eltern und ihren beiden adulten Töchtern. Alle Paare wurden nach 23 Tagen der Aktivitätsregistrierungen getrennt, und die Individuen wurden für weitere 32 Tage einzeln untersucht. Die aus vier Tieren bestehende Gruppe blieb auch nach dem 23. Tag der Registrierung zusammen und wurde videounterstützt beobachtet.

Die Plastik- bzw. Stahlkäfige (60 cm  $\times$  80 cm  $\times$  60 cm), in denen die Tiere untergebracht waren, standen in Klimakammern mit einer gleichbleibenden Lufttemperatur von 25 ± 2 °C. Die Käfige waren mit einer etwa 5 cm hohen Schicht aus Holzspänen gefüllt und mit je einer hölzernen Nestbox ausgestattet. Das Futter (Karotten, Kartoffeln, Äpfel, Chicorée und Müsli) wurde täglich zu unterschiedlichen Zeiten *ad libitum* angeboten.

Als Lichtquelle diente eine Deckenhalogenlampe, die mittels einer Zeitschaltuhr kontrolliert wurde. Während der Dunkelphase des Licht-Dunkel-Zyklus (LD) und in der Dauerdunkelperiode (DD) war eine rote 5W Glühbirne kontinuierlich angeschaltet. Die Lichtintensität wurde mit einem 40× Optometer (United Technology, Inc.) gemessen und betrug während der Lichtphase der Licht-Dunkel-Zyklen 220 Lux und weniger als 2 Lux während der Dunkelphasen. Die Lichtwechsel erfolgten ohne künstliche Dämmerung.

# Aktivität

Die lokomotorische Aktivität wurde durch passive Infrarot-Sensoren (Wonderex FX-35, Optex Co. LTD, Niohama Otsu, Japan), die oberhalb der Käfige positioniert waren, aufgenommen. Die Datensammlung und -speicherung erfolgte in zweiminütigen Intervallen mittels eines Computers und einem von der Abteilung für Verhaltensbiologie der Universität Groningen entwickelten Computerprogramm (EVENT RECORDING SYSTEM). Alle registrierten Bewegungen innerhalb eines 2-Minuten-Intervalls wurden addiert und die Summe dann als Aktivität gezählt. Die Aktivität der fünf Gruppen und acht isolierten Individuen wurde über einen Zeitraum von 23 bzw. 32 aufeinanderfolgenden Tagen gemessen (Tab. 6). Sowohl die Aufzeichnungen der Gruppen- als auch der Einzelaktivität begannen unter LD-Bedingungen von 12:12 für eine Dauer von 10 Tagen. Nach dieser Initialphase wurde jeweils eine Phasenverschiebung des Zeitgebers vorgenommen (6 h Verzögerung), um zu überprüfen, ob die registrierten Aktivitätsmuster auf Entrainment oder Masking basieren. Diese Periode dauerte 13 Tage während der Gruppen- und 10 Tage während der Einzelmessungen. Am Ende der Einzelmessungen wurde die Aktivität der Individuen im Dauerdunkel (< 2 Lux) registriert, um zu testen, ob die beobachteten Rhythmen tatsächlich endogener Herkunft waren.

Dauer	Bedingungen	Licht an	Tiere
10 Tage	LD (12:12)	06:00	Gruppen
13 Tage	LD (12:12)	12:00 (Phase-shift I)	Gruppen
10 Tage	LD (12:12)	12:00	Individuen
10 Tage	LD (12:12)	18:00 (Phase-shift II)	Individuen
12 Tage	DD		Individuen

Tab. 6: Zeitplan der Aktivitätsuntersuchungen.

#### Videounterstützte Beobachtungen

Für die Aufzeichnung der Oberflächenaktivität wurde das Terrarium der Vierergruppe mit einer 25 cm dicken Erdschicht gefüllt. Das Futter wurde zu unterschiedlichen Zeiten an der Erdoberfläche angeboten. Die Tiere waren individuell mit Haarfarbe (blondierter Fleck) auf dem Rücken markiert. Die Videofilmaufzeichnungen begannen nach drei Tagen der Gewöhnung an die neuen Bedingungen (neues Substrat, Möglichkeit des Grabens). Insgesamt wurde die Oberflächenaktivität über 72 Stunden (LD 12:12) mit einer Infrarotkamera (Hitachi KP-16 1) und einem Videorekorder (Panasonic AG 6040) im Zeitraffermodus (1 Bild pro 3 Sekunden) aufgezeichnet. Während der Dunkelphasen wurde Infrarotlicht durch eine Infrarotquelle (VT Videor Technical) erzeugt. Für die Analyse der Oberflächenaktivität wurde jedes 5. Bild, also 240 Bilder pro Stunde, für jedes Tier individuell ausgewertet. Der Aufenthalt (ober- oder unterirdisch) wurde bestimmt und falls ein Tier an der Oberfläche aktiv war, wurde das Verhalten kategorisiert (vgl. Tab. 7).

### Sauerstoffverbrauchsmessungen

Der Sauerstoffverbrauch wurde bei allen zwölf Individuen jeweils über einen Zeitraum von 48 Stunden (LD 12:12) unter Verwendung eines 6-Kanal-Systems (*open flow*) gemessen. Trockenluft wurde durch die Atmungskammern mithilfe eines Massenfluss-Kontrollgerätes (Typ 5850 Brooks) gepumpt, das auf 30 l/h (Genauigkeit 1 %) eingestellt war. Die ausweichende Luft wurde über Molekularsieben (3 Å, Merck) getrocknet. Alle 6 Minuten wurde von jedem Kanal je eine Probe der ein- und ausgehenden Luft mit einem Computer kontrollierten Ventilsystem genommen. Dabei wurden die Kanäle minütlich gewechselt; die Auswaschzeit betrug 45 Sekunden. Die Luft wurde durch einen Zirkoniumoxid-Sensor geschleust (S-3A/II Sauerstoff-Analysegerät, Applied Electrochemistry, Genauigkeit 0,01 %). Die Kalibrierung des Sauerstoff-Analysegerätes erfolgte in regelmäßigen Abständen mit nachgewiesenen Gasstandards. Die Umgebungstemperatur betrug bei allen Messungen 26 °C gemäß der unteren Grenze der Thermoneutralzone für *Spalacopus cyanus* (Contreras, 1986). Der LD-Zyklus entsprach den vorhergehenden Haltungsbedingungen (LD12:12). Die Tiere hatten in den Kammern Zugang zum Futter (*ad libitum*). Der vom Körpergewicht abhängige Sauerstoffverbrauch (*VO*<sub>2</sub>) wurde nach der folgenden Formel berechnet

$$\dot{V}_{O_2} = \frac{(p_i - p_e) \cdot V}{m} \operatorname{ml} O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$$

mit  $p_i$  = Sauerstoffkonzentration der einfließenden Luft (‰),  $p_e$  = Sauerstoffkonzentration der ausfließenden Luft (‰), V = Luftflussrate (L/h), m = durchschnittliches Körpergewicht (g) vor und nach der 48-stündigen Messung. Der Ruhemetabolismus jedes Tieres (RMR) wurde als das Minimum der  $VO_2$ -Werte über alle 30-Minuten-Intervalle definiert. Die lokomotorische Aktivität wurde während der Messungen mittels passiver Infrarot-Sensoren registriert, die über jeder Respirationskammer angebracht waren.

# Freilandbeobachtungen

Die Oberflächenaktivität von Kolonie LM3 aus Los Maitenes wurde über einen Zeitraum von drei Tagen (jeweils 14 Stunden pro Tag: 7:00-21:00 Uhr Ortszeit) beobachtet. Im Wechsel von 4 Stunden haben ein Helfer und ich das an einem Hang gelegene Gangsystem beobachtet, wobei wir uns etwa 15 m vom Gangsystem entfernt befanden. Alle 60 Sekunden wurde mithilfe eines Fernglases überprüft, ob Tiere in den Tunneleingängen zu sehen waren. Die Wertung erfolgte minutenweise, auch wenn die Tiere für nur wenige Sekunden an der Oberfläche aktiv waren. Alle Tiere dieser Kolonie (n = 7) wurden erst nach Abschluss der dreitägigen Beobachtungsphase gefangen.

# 4.3 Ergebnisse

### Aktivität

Im Labor lag für alle fünf Gruppen unter LD-Bedingungen ein circadianer Rhythmus mit einer Periodenlänge von  $23,9 \pm 0,1$  h vor. Die lokomotorische Aktivität war nicht auf die Dunkelphase beschränkt, sondern stieg während der Lichtphase an und nahm während der Nacht ab, nachdem Spitzenwerte nach Einsetzen der Dunkelheit erreicht waren. Bevor der künstliche Zeitgeber um 6 Stunden verschoben wurde, sind  $71,8 \pm 13,7$  % der Gesamtaktivität während der Nacht ausgeführt worden. Nach dem *Phase-shift* I war in drei der fünf Gruppen eine leichte Tendenz zur Tagaktivität erkennbar. In diesen Gruppen war eine Gewöhnung an die neuen Bedingungen offensichtlich nicht möglich.

Da die Gruppen nicht in erwarteter Weise reagierten, wurden alle Coruro-Paare getrennt, so dass die Aktivität der Individuen gemessen werden konnte. Unter LD-Bedingungen zeigten alle Tiere circadiane Rhythmen von nahezu 24 Stunden ( $\tau_{LD} = 23,95 \pm 0,27$  h). Wie die Aktivitätsmuster der drei exemplarisch gewählten Tiere in Abbildungen 13 a-c zeigen, waren die Individuen vornehmlich nachts aktiv, obwohl sich die aktive Phase oftmals bis in die ersten Morgenstunden erstreckte. Ein männliches Individuum (Abb. 13 d) war anfänglich überwiegend tagaktiv.



Abb. 13 a-d: Vier Aktogramme einzeln gehaltener Coruros (*Spalacopus cyanus*). Die schattierten Bereiche geben Zeiten der Dunkelheit an. Schwarze Balken bedeuten Aktivität. Am 33. Tag erfolgte eine Phasenverschiebung des Zeitgebers (6 h Verzögerung). Ab dem 43. Tag wurden die Tiere unter konstanten Lichtbedingungen (Dauerdunkel) gehalten.

Nach dem *Phase-shift* II verschob sich der Beginn der Ruhephase graduell um etwa eine Stunde pro Tag, bis das vorherige Aktivitätsmuster wiederhergestellt war. Diese Übergangszyklen liefern einen starken Hinweis darauf, dass das Aktivitätsmuster durch einen inneren circadianen Oszillator kontrolliert wird. Nachfolgend konnte das auch durch klare freilaufende Rhythmizität unter konstanten Dunkelbedingungen bei allen Individuen belegt werden (Abb. 13 a-d). Die Längen der freilaufenden Perioden ( $\tau_{LD}$ ) reichten von 23,67 h bis 23,8 h (Mittelwert 23,74 ± 0,1 h).

### Oberflächenaktivität im Labor

Durch die Haltung der Vierergruppe in einem Terrarium mit einer hohen Schicht aus Erde wurde den Tieren die Möglichkeit gegeben, Gänge anzulegen und sich unterirdisch aufzuhalten. Die Oberflächenaktivität war praktisch auf die 12 Stunden Dunkelheit begrenzt (Abb. 14).



Abb. 14: Oberflächenaktivität der vier Familienmitglieder (leere Symbole = Weibchen; gefülltes Symbol = Männchen) und Mittelwert (Linie). Schwarze Balken kennzeichnen die Zeiten der Dunkelheit. Die Oberflächenaktivität wurde pro Stunde berechnet, indem die Male, in denen ein Individuum oberirdisch und aktiv war, gezählt wurden.

Die Tiere hielten sich zu  $89 \pm 4$  % der Gesamtzeit (72 Stunden) unterirdisch auf. Während 72 % der Zeit waren alle Tiere gleichzeitig unter der Erde, d. h. in der übrigen Zeit befand sich mindestens ein Tier an der Erdoberfläche. Ein Aktivitätsschub konnte regelmäßig während der ersten Nachtstunden bei allen vier Tieren beobachtet werden. Nur ein Individuum, das Männchen, tendierte dazu, das Gangsystem auch während des Tages zu verlassen. Die vorherrschenden Verhaltensweisen, die an der Oberfläche auftraten, umfassten das Graben an der Oberfläche, Umherlaufen und Fressen (Tab. 7). Unterirdische Aktivität konnte nicht aufgezeichnet werden.

Tab. 7: Quantitative Analyse der Verhaltenskomponenten, die während der 72-stündigen Videoaufzeichnung registriert und für jedes der vier Familienmitglieder (C11, C12, C14, C16) gesondert berechnet wurden. Die Anteile beziehen sich auf die Gesamtdauer ( $8,1 \pm 2,8$  h), während der sich die Tiere oberirdisch aufhielten.

Kategorie	C11w	C12w	C14m	C16w	Mittelwert ±SD
Graben (oberirdisch)	5,4	5,9	5,6	1,8	4,7 ± 1,9
Umhergehen	2,1	2,5	4,8	2,4	2,9 ± 1,2
Fressen	1,8	1,0	2,5	0,6	$1,5 \pm 0,8$
Kurzes Ruhen (< 3 Min.)	0,7	1,4	2,5	1,9	1,6 ± 0,8
Langes Ruhen (> 3 Min.)	0,3	0,4	0,7	0,0	$0,3 \pm 0,3$
Kontaktsuche	0,1	0,1	0,2	0,1	$0,1 \pm 0,05$
Fellpflege	0,0	0,1	0,0	0,0	< 0,1

# Oberflächenaktivität im Freiland

Eine individuelle Unterscheidung der im Freiland beobachteten Tiere war selbst mithilfe eines Fernglases nicht möglich. Es konnte lediglich anhand der Körpergröße geschätzt werden, ob es sich um adulte oder juvenile Tiere handelte. In der gesamten Zeit (42 h) waren von den insgesamt sieben Tieren nur einmal vier (zwei Adulte und zwei Jungtiere) und zweimal drei Tiere (2 Adulte und 1 Jungtier bzw. 1 Adultes und 2 Jungtiere) gleichzeitig an der Oberfläche gesehen worden. Gelegentlich (19 Mal) erschienen zwei Tiere gleichzeitig in verschiedenen Eingängen des Gangsystems und in allen übrigen Fällen war nur ein einzelnes Tier an der Oberfläche aktiv. Die Verteilung der Aktivität während der drei Beobachtungstage ist in Abb. 15 dargestellt. Zu den beobachteten "Aktivitäten" zählten das Eintragen von Pflanzenteilen (vorwiegend Blätter der Ackerwinde), das Graben, das Vokalisieren, aber auch das nahezu reglose Verharren der Tiere in den Tunneleingängen.



Abb. 15: Protokolle der Oberflächenaktivität einer Freiland-Kolonie, die für die Dauer von drei Tagen beobachtet wurde. Die schwarzen Balken spiegeln die Präsenz von mindestens einem Tier wieder, nicht jedoch die exakte Dauer (in Sekunden). Morgens dämmerte es bis etwa 7:45 Uhr und abends ab 20:30 Uhr.

# Tageszeitliche Schwankungen des Sauerstoffverbrauchs

Abbildung 16 zeigt eine repräsentative Messung der Aktivität und des Sauerstoffverbrauchs über einen Zeitraum von 48 Stunden. Der Langzeit-Mittelwert des O<sub>2</sub>-Verbrauchs betrug  $1,59 \pm 0,39$  ml O<sub>2</sub>/h gemessen für 12 Tiere, deren Körpergewichte zwischen 65,5 g und 141,9 g lagen. Spitzenwerte des O<sub>2</sub>-Verbrauchs wurden gewöhnlich während intensiver Aktivität beobachtet, die mit Beginn der Dunkelheit einsetzte. Auch der Maximalwert für jedes Tier wurde typischerweise nachts registriert. Die mittlere Rate des Ruhemetabolismus betrug  $1,08 \pm 0,25$  ml  $O_2 \cdot g^{-1} \cdot h^{-1}$  (n = 12).

Der Minimalverbrauch wurde in 10 von 12 Fällen während der Lichtphasen registriert, was auch mit dem allgemeinen Aktivitätsmuster in Einklang steht. Sowohl die minimalen  $(r^2 = 0,75)$  als auch die maximalen  $(r^2 = 0,87)$  O<sub>2</sub>-Verbrauchswerte waren positiv mit dem Körpergewicht der Tiere korreliert.



Abb. 16: Sauerstoffverbrauch eines Tieres (C16w) über 48 h. Die schwarzen Balken oben kennzeichnen die Zeiten der Dunkelheit. Die Umgebungstemperatur betrug 26 °C. Vertikale Linien stellen die lokomotorische Aktivität dar, die mit einem passiven Infrarot-Sensor gemessen wurde.

# 4.4 Diskussion

#### Circadiane Aktivität

Die Aufnahmen und Analysen der lokomotorischen Aktivität zeigen, dass Coruros über endogene Rhythmen verfügen und dass diese über exogene Zeitgeber trainiert werden können. Trotz der unterirdischen Lebensweise und im Gegensatz zu vielen anderen subterranen Nagetieren, verfügt *Spalacopus* über relativ gut entwickelte funktionelle Augen, so dass die Wahrnehmung von Licht und damit das *Entrainment* eines circadianen Rhythmus mit Licht-Dunkel-Zyklen demnach kein besonderes Problem darstellt.

Im Gegensatz zu den Feldbeobachtungen, scheinen Coruros im Labor überwiegend nachtaktiv zu sein. Der offensichtliche Widerspruch zwischen den Labor- und Felddaten mag zum einen durch die kurze Beobachtungsperiode im Freiland, die nur die Lichtphase des Tages abgedeckt hat, begründet sein und beruht zum anderen auf den Schwierigkeiten, (schwarze!) Coruros bei Nacht zu beobachten. Auch die unterirdisch ausgeführte Aktivität konnte im Freiland nicht registriert werden. Der Einsatz radiotelemetrischer Methoden wäre daher sehr hilfreich, um zu entscheiden, ob Coruros im Freiland nacht- oder tagaktiv sind.

Eine freilaufende circadiane Periode gemessen in konstanter Dunkelheit ( $\tau_{DD}$  = 23,74 h) von weniger als 24 Stunden ist typisch für nachtaktive Arten (Aschoff, 1981) und wurde bei allen individuell registrierten Coruros gefunden. Das unterstützt die Annahme, dass Coruros grundlegend nachtaktiv sind (Abb. 13).

### Phasenverschiebung

Die meisten der in dieser Studie untersuchten Gruppen zeigten nicht die erwartete Reaktion auf eine 6-stündige Phasenverschiebung des Zeitgebers. Möglicherweise bleiben die Rhythmen des endogenen Schrittmachers bedingt durch starke soziale Interaktionen in der Gruppe verborgen. Im Gegensatz zu den Gruppen waren alle einzeln gehaltenen Tiere in der Lage, sich dem neuen Rhythmus anzupassen. Auf die 6-stündige Verschiebung des LD-Zyklus folgten die Tiere mit einer graduellen Verschiebung ihrer Aktivitätsrhythmen über die nachfolgende Woche (Abb. 13). Diese Übergänge traten am deutlichsten für die Beendigung der Aktivität hervor, die sich mit einer Rate von etwa 1 Stunde pro Tag nach hinten verschob. Dagegen war zumindest bei einigen Tieren (Abb. 13 a, b) der Beginn der Aktivität eindeutig durch den Einfluss des Lichtes "maskiert". Nach der Phasenverschiebung zeigten alle Tiere eine stärkere Tendenz zur Nachtaktivität, was möglicherweise an einer späten Gewöhnung an die Bedingungen der sozialen Isolation liegt. Die deutlichere Tendenz zur Nachtaktivität einzeln gehaltener Tiere kann durch die Aufnahmemethode der Aktivität bedingt sein: Bei den Gruppenmessungen kann nämlich jedes der Tiere eine Registrierung auslösen und es gibt keine Möglichkeit zu unterscheiden, welches Tier zu welchem Zeitpunkt aktiv war.

## Oberflächenaktivität

Die Analysen der Videoaufnahmen der Oberflächenaktivität halfen zumindest ansatzweise, die Unterschiede zwischen den Gruppen- und Einzelmessungen aufzudecken: Während jedes Tier separat betrachtet eindeutig nachtaktiv war, ergab die Bewertung der gesamten Gruppe (Summe aller Aktivitäten) ein zu den Gruppenaufzeichnungen mittels passiver Infrarot-Sensoren vergleichbares Ergebnis, d. h. es lagen indifferente Aktivitätsphasen vor, die große Teile des Tages und der Nacht abdeckten.

Während der Videofilmaufzeichnungen wurde das Futter nur an der Erdoberfläche angeboten, um die Tiere so wenig wie möglich zu stören. Auf diese Weise waren die Tiere jedoch gezwungen, ihr Futter oberirdisch zu suchen. Das spiegelt jedoch nicht die Situation im Freiland wider, wo sich die Tiere zumindest in den meisten Regionen (z. B. El Alamo) ausschließlich von Speicherorganen von Geophyten ernähren, die nur unterirdisch gefunden werden können. Würde man das Futter im Labor ebenfalls unter der Erde anbieten, so wären die Tiere vermutlich noch seltener an der Oberfläche registriert worden.

Während der Freilandbeobachtungen von Kolonie LM3 aus Los Maitenes sind die Tiere trotz der fehlenden unterirdischen Futterquelle (vgl. Kapitel 2) nur gelegentlich an der Oberfläche während des Tages gesichtet worden. Insofern waren die videounterstützten Laboraufzeichnungen und die Feldbeobachtungen ähnlich. Im Gegensatz zu den Laboruntersuchungen waren die Beobachtungsphasen im Freiland allerdings auf die Tageszeiten beschränkt.

## Sauerstoffverbrauchsmessungen

Die Messungen des Sauerstoffverbrauchs bestätigten die für die lokomotorische Aktivität gewonnenen Ergebnisse. Der Nachweis eines klaren LD-Zeitgeber-Effekts, der bei fast allen untersuchten Tieren vorhanden war, steht im Gegensatz zu den Messungen über 24 Stunden durch Contreras (1986) und könnte durch die längere Messperiode in meiner Untersuchung erklärt werden. Der durchschnittliche Ruhemetabolismus von 1,08 ml O<sub>2</sub>/g·h war höher als die entsprechenden Werte in bisherigen Studien (McNab, 1979: 0,79 ml O<sub>2</sub>/g·h; Contreras, 1986: 0,85 ml O<sub>2</sub>/g·h). Allerdings befanden sich die Tiere in den o. g. Studien während der Messungen in einem post-absorptiven Zustand. Da ich jedoch nicht die Absicht hatte, die Tiere über eine längere Periode hungern zu lassen, kann der unterschiedliche Zustand der Tiere die Differenzen im Ruhemetabolismus erklären. Zudem könnte das sehr hohe Körpergewicht (durchschnittlich 185 g) der Tiere in McNabs (1979) Untersuchung zu den geringen Werten des gewichtsspezifischen Sauerstoffverbrauchs beigetragen haben. Das dabei angegebene Körpergewicht ist sehr viel höher als jemals für *Spalacopus* berichtet wurde. Da die Tiere während meiner Messungen Zugang zum Futter hatten, ist ein Vergleich mit den nach dem Kleiberschen Gesetz (Kleiber, 1961) zu erwartenden Werten nicht möglich.

# 5. Akustische Kommunikation

# 5.1 Einleitung

Studien der Vokalisation obligat subterraner Säugetiere wie *Spalax* (Heth *et al.*, 1988), *Cryptomys* (Credner *et al.*, 1997) oder *Heterocephalus* (Pepper *et al.*, 1991) haben gezeigt, dass auch das akustische Verhalten an das subterrane Biotop angepasst ist. Diese Tiere sind speziell auf das Vokalisieren im niederfrequenten Bereich eingestellt, da in einem Tunnel der Schall tiefer Frequenzen am besten weitergeleitet wird (Heth *et al.*, 1986).

Auch das Lautrepertoire von *Spalacopus cyanus* wurde bereits unter Laborbedingungen im jeweiligen Verhaltenskontext hinsichtlich der physikalischen Parameter eingehend untersucht (Eisenberg, 1974; Roth, 1997; Thomas *et al.*, 1999). Adulte Coruros produzierten im Labor elf echte Vokalisationen und einen mechanischen Laut, Jungtiere brachten insgesamt sieben Laute vor (Thomas *et al.*, 1999). Wir konnten zeigen, dass die physikalischen Eigenschaften der Laute sowohl an die akustischen Bedingungen der Gänge als auch der Oberfläche, angepasst sind. Dies deckt sich mit den Beobachtungen, dass Coruros zwar prinzipiell als subterrane Tiere klassifiziert werden, gelegentlich jedoch an der Oberfläche zu sehen sind und auch dort akustisch kommunizieren (siehe Kapitel 2 und 4).

Ein generelles Problem bioakustischer Untersuchungen ist die Vergleichbarkeit von Labor- und Feldaufnahmen. Die physikalischen Eigenschaften der Erde beziehungsweise der Käfige im Labor könnten die Aufnahmen beeinflussen, so dass ein Vergleich nicht möglich wäre. Darüber hinaus stellt sich die Frage, inwiefern die einzelnen Laute veränderbar sind: Da die im Labor gehaltenen Tiere wenig Grabemöglichkeiten haben und ein eher oberirdisches Leben führen, wäre es möglich, dass sich die Lautäußerungen unter Laborbedingungen ändern, was vor allem die in Gefangenschaft geborenen Tiere betreffen würde. Aufnahmen aus dem Feld wären somit von großem Wert, sind jedoch sehr schwierig zu erhalten, da der Zugang zu den Gangsystemen stark eingeschränkt ist und die unterirdisch vokalisierenden Tiere in der Regel nicht exakt zu lokalisieren sind.

In der Literatur ist bislang noch nicht von Freilandaufnahmen der Vokalisationen subterran lebender Tiere berichtet worden. Im Folgenden möchte ich Vokalisationsaufnahmen von Coruros aus dem Freiland vorstellen und diese hinsichtlich der physikalischen Parameter mit den Lauten von Labortieren vergleichen. Da im Freiland lediglich der Alarmruf – ein musikalischer Triller – aufgenommen werden konnte, beschränke ich mich auf die Präsentation und Besprechung dieses sehr typischen Lautes.

# 5.2 Material und Methoden

# Tiere und Haltung

Während der Laborstudien wurde das Vokalisationsrepertoire von 17 adulten Coruros (9 Weibchen, 8 Männchen) untersucht (vgl. Thomas *et al.*, 1999). Einzelheiten zu den Haltungsbedingungen sind Kapitel 6 zu entnehmen. Die Aufnahmen wurden in einer runden Arena (Durchmesser = 1 m; Höhe = 40 cm) durchgeführt, deren Wand aus einer 0,1 cm dicken PVC-Platte bestand. Der Boden der Arena war mit einer dünnen Schicht Erde (circa 0,5 cm) bedeckt. Die Laute wurden in verschiedenen Verhaltenskontexten aufgenommen und das Mikrophon wurde so nah wie möglich zum vokalisierenden Tier positioniert (Abstand: 2-10 cm).

Die Freilandaufnahmen wurden bei je zwei Kolonien der Lokalitäten El Alamo und Los Maitenes durchgeführt (siehe Kapitel 2 für nähere Beschreibung der Lokalitäten). Die Lautäußerungen wurden direkt im Gangsystem aufgenommen, wobei das Mikrophon etwa 20 cm in einen der Tunnel eingeführt wurde. Oberirdisches Klopfen an verschiedenen Stellen oberhalb der vermuteten Gänge half, den Alarmruf auszulösen. Der Abstand des Mikrophons zu den vokalisierenden Tieren betrug schätzungsweise weniger als 50 cm. Die Aufnahmen wurden unter natürlichen Bedingungen durchgeführt, also bevor weitere Studien (wie beispielsweise das Fangen von Tieren oder die Ausgrabungen der Gangsysteme) begonnen hatten.

### Technische Ausrüstung und Datenanalyse

Ein elektrisches Kondensor-Stereo-Mikrophon (Sony ECM-959A, Frequenzantwort 50 Hz -18 kHz, Richtungswinkel  $120^{\circ}$ ) wurde benutzt, um die Vokalisationen mit einem DAT-Recorder (Sony TCD-D8, Frequenzantwort 20 Hz-20 kHz ± 1,0 dB) aufzunehmen.

Von den Freilandaufnahmen wurden etwa 50 Sonagramme mithilfe der AVISOFT-SONAGRAPH PRO Software (Version 2.3) erstellt. Von den insgesamt 250 Sonagrammen der Laboraufnahmen (Thomas *et al.*, 1999) wurden für diese Arbeit nur die des Trillers verwendet. Fast-Fourier-Transformation (FFT) mit 256 Punkten, Hamming-Fenster und ein 50% iger Überlappungsgrad wurden benutzt, so dass die höchste registrierbare Frequenz 22 kHz betrug.

# 5.3 Ergebnisse

### Analyse der physikalischen Parameter

Der Triller ist ein echter, d. h. mit dem Kehlkopf produzierter, tonaler Laut, der aus pfeifähnlichen Tönen besteht, die mit einer Rate von 8 Silben pro Sekunde wiederholt werden. Die Dauer eines Trillers betrug im Durchschnitt 8 Sekunden, doch sowohl im Labor als auch im Freiland konnten Triller von bis zu 2 Minuten Länge aufgenommen werden. Die meisten Sonagramme zeigten mindestens vier Harmonische – also unterscheidbare Frequenzbänder ganzzahliger Vielfacher der fundamentalen (niedrigsten) Frequenz (siehe Abb. 17). Die mittleren Frequenzspektren lassen erkennen, dass die Fundamentalfrequenz die höchste Intensität aufwies. Diese lag bei Trillern adulter Labortiere zwischen 0,86 und 1,21 kHz und bei Wildtieren zwischen 0,86 und 1,89 kHz (Tab. 8).



Abb. 17: Mittlere Frequenzspektren und Sonagramme der Triller von Coruros aufgenommen im Labor (links) und im Freiland (rechts). Das unter dem jeweiligen Frequenzspektrum angegebene Intervall (in Sekunden) kennzeichnet die Länge des im Sonagramm gemessenen Lautes.

Der gesamte Frequenzbereich betrug 0,34-10,16 kHz (Labor) bzw. 0,17-8,96 kHz (Freiland). Die Silben und die Pausen zwischen den Silben dauerten in etwa gleich lang und waren bei den Freilandaufnahmen kürzer als bei den Vokalisationen der im Labor geborenen Tiere (siehe Tab. 8).

Tab. 8: Charakteristische physikalische Merkmale des Trillers von Coruros im Labor (adulte Tiere) (vgl. Thomas *et al.*, 1999) und im Freiland (Alter und Größe der vokalisierenden Tiere unbekannt), (F = Fundamentalfrequenz).

	Frequenz-	Fundamental-	Anzahl der	Frequenzen	Dauer der	Dauer der
	bereich	frequenz	Harmonischen	hoher Intensität	Silben	Pausen
	(kHz)	(kHz)		(kHz)	$\overline{x}$ (Sek.)	$\overline{x}$ (Sek.)
Labor	0,34-10,16	0,86-1,21	≥4	0,86-1,21 = F	0,07	0,06
				0,86-6,03		
Freiland	0,17-8,96	0,86-1,89	≥4	0,86-1,89 = F	0,04	0,04
				0,86-3,79		

#### Verhaltenskontexte

Coruros stießen sowohl im Labor als auch im Freiland bei drohender Gefahr ihren typischen Alarmruf – den Triller – aus. Er ist von allen Vokalisationen der auffälligste und wurde am häufigsten vernommen. Im Labor vokalisierten Weibchen häufiger als Männchen und nicht bei jedem Tier wurde das Trillern durch die gleiche Situation ausgelöst. Während es gelegentlich beim bloßen Betreten des Tierraums zu hören war, riefen viele Tiere erst, wenn sie beispielsweise zum wöchentlichen Wiegen aus dem Käfig genommen wurden. Oftmals fielen ein oder mehrere Tiere in den begonnenen Ruf mit ein. Als Reaktion auf den Triller verharrten die anderen Koloniemitglieder meist reglos im Käfig. Beim Testen von einzelnen Tieren oder Paaren genügte es oft schon, das Mikrophon in die Arena zu halten, um den Alarmruf zu provozieren. Bei einem missglückten Paarungsversuch vokalisierte das von dem Männchen gejagte Weibchen. Auch juvenile Tiere produzierten Alarmrufe, wobei der Triller erstmals acht Tage nach der Geburt vernommen wurde und als Disstresslaut als Reaktion auf die Isolation von der Mutter zu werten war (vgl. Thomas *et al.*, 1999).

Im Freiland konnte ich beobachten, dass Coruros gelegentlich mit ihren Köpfen aus den Eingängen der Gangsysteme hervorschauten (siehe Abb. 6, Kapitel 2). Näherte man sich dann einem Tier, so begann es, bei Unterschreitung eines "Sicherheitsabstandes" von etwa 5-8 m zu trillern und verschwand im Gangsystem. Interessanterweise konnte der Kurs, den das rufende Tier unter der Erde nahm, oberirdisch verfolgt werden. Da die Aufnahmen im Freiland unterirdisch durchgeführt wurden, konnte nicht festgestellt werden, welches Tier vokalisierte.

### **5.4 Diskussion**

# Physikalische Parameter

Die physikalischen Parameter der Labor- und Freilandaufnahmen zeigten geringfügige Unterschiede, die zum Teil auf die größeren Entfernungen zwischen Sender (also vokalisierendem Tier) und Mikrophon im Freiland und unterschiedliche akustische Bedingungen (Tunnel *versus* offenes Feld) zurückzuführen sind. Ein weiterer wichtiger Faktor, der u. a. den Frequenzbereich beeinflusst, ist die Körpergröße des Tieres, die als Maß für die Größe der an der Lauterzeugung beteiligten Organe und Resonanzräume angesehen werden kann. Tatsächlich wies auch der Triller juveniler Coruros eine höhere Fundamentalfrequenz als bei adulten Coruros auf (Thomas *et al.*, 1999). Auch die Einzeltöne (0,03-0,06 Sek.) und die Pausen zwischen den Silben (0,015 Sek.) waren bei Jungtier-Trillern kürzer (Thomas *et al.*, 1999). Da diese Intervalle bei den von mir untersuchten Freilandaufnahmen im Durchschnitt ebenfalls etwas kürzer waren als bei den Laboraufzeichnungen adulter Coruros, waren vermutlich unter den aufgenommenen Wildtierlauten auch die juveniler Tiere vorhanden. In der Struktur der Laute gab es keine Unterschiede zwischen Labor- und Freilandaufzeichnungen: Die Sonagramme zeigten stets mindestens vier Harmonische und die meiste Energie lag auf der Fundamentalfrequenz.

Insgesamt lässt sich aus der Analyse der physikalischen Parameter schlussfolgern, dass der Alarmruf bei Labor- und Wildtieren prinzipiell gleich ist und somit durch die oberirdische Haltungsweise im Labor keiner Veränderung unterlag.

# Funktion und Anpassungswert des Trillers

Der Triller ist ein einzigartiger Laut, der in dieser Form bei keinem anderen Säugetier vorkommt. Er erinnert an den Gesang einiger Vögel, wonach der Coruro unter Hobbyzüchtern auch als "singendes Nagetier" bezeichnet wird (Mettler, 1991).

Den physikalischen Parametern nach zu urteilen, wird der Triller für die Kommunikation bei großen Distanzen eingesetzt. Heth *et al.* (1986) zeigten, dass in subterranen Gangsystemen Töne mit einer Frequenz von 440 Hz im Vergleich zu niedrigeren (220 Hz) oder höheren Frequenzen (> 880 Hz) am effektivsten weitergeleitet werden. Die Fundamentalfrequenz des Trillers ist relativ niedrig und somit gut an das subterrane Habitat angepasst. Da sie jedoch um mehr als eine Oktave über dem Optimum für die unterirdische Ausbreitung der Schallwellen liegt, ergibt sich die Frage, ob der Triller nicht auch bei der oberirdischen Kommunikation eine Rolle spielt.

Möglicherweise agieren die Tiere, die gelegentlich in den Tunneleingängen gesichtet wurden, als Wächter, die bei drohender Gefahr ihre Koloniemitglieder warnen. Da Coruros gelegentlich die Gangsysteme verlassen (beispielsweise um Nistmaterial einzutragen, siehe Kapitel 2), wäre es sinnvoll, wenn ein Wächter bei der Sichtung von Prädatoren auch oberirdisch alarmieren würde. Die große Dichte an (unverschlossenen) Tunneleingängen (siehe Kapitel 2) ermöglicht ein schnelles Zurückziehen in die Gangsysteme. Mindestens genauso wichtig wie die oberirdische Warnung ist die Ausbreitung des akustischen Signals unter der Erde: Andere Koloniemitglieder sollten bei Gefahr natürlich die Gänge nicht verlassen. Der Triller kann aufgrund seiner physikalischen Eigenschaften sowohl oberirdisch als auch unterirdisch eingesetzt werden und ist daher als Alarmruf für die Kolonie gut geeignet. Auf den ersten Blick steht die ungewöhnlich lange Dauer des Trillers jedoch im Gegensatz zu den Annahmen über die optimale Struktur eines Warnsignals, da der Signalgeber dadurch auf sich aufmerksam macht und sich einer Gefahr aussetzt (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Ein kurzer, einzelner Laut wäre als Alarmruf optimal und es gibt zahlreiche Beispiele anderer Arten, die entsprechende Vokalisationen zum Warnen vor Prädatoren aus der Luft benutzen (z. B. Erdhörnchen, Mangusten; Beispiele aus Bradbury & Vehrencamp, 1998). Bei den Coruros verhält es sich allerdings so, dass nur der Anfang des Trillers oberirdisch ausgestoßen wird, da sich die vokalisierenden Tiere sehr schnell in ihre Gangsysteme zurückziehen. Unter der Erde können die Tiere beliebig lang mit dem Alarmieren fortfahren, ohne dass sie sich in Gefahr bringen, da ihnen die unterirdischen Gänge ein hohes Maß an Sicherheit bieten.

Vielleicht hat der Triller aber nicht nur die Funktion, andere Koloniemitglieder bei drohender Gefahr zu warnen. Da Tiere im Labor oftmals in den begonnenen "Gesang" einfielen, könnte der Triller auch dem Gruppenzusammenhalt, also der Stärkung der Familien- oder Koloniebindung, dienen. Weitere Laborexperimente werden benötigt, um die Funktion des Trillers noch genauer zu ergründen.

# 6. Reproduktion, postnatale Entwicklung und Wachstum

# 6.1 Einleitung

Während die Reproduktionsbiologie, die postnatale Entwicklung und das Wachstum der sozialen, subterran lebenden afrikanischen Bathyergiden gut beschrieben wurden (Begall & Burda, 1998; Bennett *et al.*, 1991; Bennett & Jarvis, 1988; Burda, 1989*b*, 1990; Jarvis, 1991; Scharff *et al.*, 1999), ist nur wenig über diese Aspekte beim chilenischen Coruro (*Spalacopus cyanus*) bekannt. So beschrieb Kleiman (1974) einige Aspekte des Paarungsverhaltens und Reig (1970) berichtete, dass im Feld bei zwei trächtigen Weibchen jeweils drei Embryonen gefunden wurden. Nach Mann (1978) gebären Weibchen ein bis zwei mal pro Jahr zwischen November und März bei einer Wurfgröße von zwei bis drei Neugeborenen (siehe auch Redford & Eisenberg, 1992). Reise & Gallardo (1989*b*) fanden im Feld sexuell aktive Tiere im Mai und November. Neben der Grundbedeutung, die den Kenntnissen der Reproduktionsbiologie für die Erforschung einer Art zukommt, können auch allgemeine Schlussfolgerungen zum Paarungssystem oder Sozialverhalten abgeleitet werden. In diesem Kapitel präsentiere ich die Ergebnisse meiner langfristigen Laborstudien und vergleiche diese mit den Felddaten.

### 6.2 Material und Methoden

# Wildfänge

Insgesamt wurden 137 juvenile, subadulte und adulte Coruros mittels Schnappfallen (Typ Victor Oneida No. 0) "wahllos" gefangen, d. h. es wurde nicht versucht, die komplette Kolonie zu fangen und zwischen Mitgliedern verschiedener Kolonien zu unterscheiden. Das Fangen der Tiere nach dieser Methode wurde von Mitarbeitern des Instituts für Ökologie und Evolution der Universität Valdivia jeweils von März bis November 1987-1991 in den chilenischen Provinzen Choapa (Lokalitäten Canela Huentelauquén und Los Vilos) und Ñuble (Lokalität Quirihue) durchgeführt.

Zusätzliche Informationen lieferten die von mir in der Zeit von September 1997 bis März 1998 komplett gefangenen Kolonien (siehe Kapitel 2.2) aus den Lokalitäten El Alamo (Quirihue, Provinz Ñuble) und Los Maitenes (Puchuncaví, Provinz Valparaíso).

#### Zucht und Haltung der Labortiere

Die Zucht wurde insgesamt über einen Zeitraum von drei Jahren durchgeführt und begann mit 16 Tieren, die in sechs kleinen Gruppen durch den Zoologischen Garten Rheine und private Hobbyzüchter gestellt wurden. Da sich einige der Tiere in diesen Gruppen noch nicht fortgepflanzt hatten und auch noch keine Anzeichen sexueller Aktivität zeigten, wurden sie in heterosexuelle Paare eingeteilt und mehrfach kombiniert (siehe 6.3 Ergebnisse). Auf diese Weise konnten sechs fortpflanzungsfähige Kolonien etabliert werden, die zur Zeit bis zu 21 Koloniemitglieder umfassen. Die Tiere wurden in einem natürlich belichteten Raum der Abteilung Allgemeine Zoologie, Fachbereich 9 der Universität-GH Essen bei einer durchschnittlichen Temperatur von 22 °C gehalten. Die Plastikkäfige oder Glasterrarien  $(100 \text{ cm} \times 70 \text{ cm} \times 40 \text{ cm})$ , in denen die Tiere lebten, waren mit einer etwa 5 cm dicken Schicht aus Holzspänen oder Gartentorf versehen. Zellstoffpapier und Heu dienten als Nistmaterial. Steine sowie Ton- und Pappröhren wurden zur "Anreicherung" in die Käfige gelegt. Die Tiere wurden mit Karotten, Kartoffeln, Salat, Gurken, Äpfeln und Körnerfutter ad libitum gefüttert. Es wurde kein zusätzliches Wasser angeboten. Adulte Tiere wurden wöchentlich gewogen, Neugeborene und Jungtiere jeden zweiten Tag bis zum Erreichen des Adultgewichtes.

#### Auswertung der Gewichtsdaten

Für einige Individuen (n = 8), für die ein kompletter Datensatz (vom Geburts- bis zum Erwachsenengewicht) vorlag, wurden Wachstumsparameter nach der Gompertzgleichung (siehe Gompertz, 1825; Begall, 1997) berechnet:

$$m(t) = A \cdot e^{-e^{-K \cdot (t-I)}}$$

mit m(t) = Körpergewicht (g) zur Zeit t (Tage), A = Asymptote (g), K = Wachstumskonstante (Tage<sup>-1</sup>) und I = Alter am Wendepunkt (Tage). Alle drei Wachstumsparameter wurden durch die Levenberg-Marquardt-Iteration angenähert.

# 6.3 Ergebnisse

#### Paarungsverhalten und Kopulation

Unbekannte Individuen – gleich welchen Geschlechts – neigten bei ihrer ersten Begegnung zu Aggressionen. Die Kämpfe nahmen teilweise ein solches Ausmaß an, dass sie zu ernsthaften Verletzungen und sogar zum Tod geführt hätten, sofern die Tiere nicht getrennt

worden wären. Das agonistische Verhalten war charakterisiert durch das Gegenübertreten der betreffenden Individuen, schnelle Bewegungen des Schwanzes und Knurren (intensive tieffrequente Vokalisationen) oder Zähnewetzen. Die Aggressionen konnten reduziert und das Interesse am Partner konnte geweckt bzw. gesteigert werden, wenn die Tiere einige Tage vor der Paarung isoliert gehalten wurden. Dennoch waren einige Tiere auch dann noch sehr wählerisch, so dass die Partner mehrere Male kombiniert werden mussten, um harmonische Paare zu erhalten. Der Kontakt unbekannter Tiere endete entweder in bereits erwähntem Kampf oder in unterwürfigem Verhalten eines der beiden Tiere. Bei den Demutsgesten legte sich das unterwürfige Tier auf den Rücken und gab glucksende Laute von sich, während das dominante Tier die Anogenitalregion des Partners beschnupperte. Kopulationen konnten bei einem Paar beobachtet und analysiert werden. Die Kopulationen (n = 4) bestanden aus einer einzelnen 15 Sekunden dauernden Intromission und fanden frühestens 30 Minuten nach der ersten Begegnung statt. Während der Paarung führte das Männchen Beckenstöße aus, wobei keine Anzeichen für einen "Verschluss" (d. h. eine mechanische Verbindung zwischen Vagina und Penis)<sup>2</sup> wahrgenommen wurden. Die Paarung fand ihren Höhepunkt in einem postkopulativen Schrei, der von dem Weibchen ausgestoßen wurde. Bei Paaren mit enger Bindung kuschelten sich die Tiere oft in dem gemeinsamen Nest aneinander und betrieben gegenseitige Fellpflege.

#### Reproduktive Aktivität

Im Feld wurden alle trächtigen Weibchen (n = 18/99) von Ende Juli (Winter) bis März (beginnender Sommer) gefangen. Plazentalnarben wurden bei 22 von 99 Weibchen von Mai (Herbst) bis März (Sommer) gefunden. Neugeborene sind bei Grabearbeiten im Oktober und Dezember in Nestern entdeckt worden (siehe auch Kapitel 2). Adulte Männchen (n = 23/88) mit einem Körpergewicht von mehr als 80 g und großen Hoden (Länge = 9-13 mm, Breite = 6-7,5 mm) wurden während des gesamten Jahres gefangen.

Im Labor sind 11 von 14 Würfen während des borealen Frühjahrs und Sommers (Mitte März bis Mitte September) und nur drei Würfe während des borealen Winters (Ende Dezember und Mitte Januar) geboren worden. Der Abstand der Würfe bei drei multiparen Weibchen betrug durchschnittlich  $123 \pm 35$  Tage.

<sup>&</sup>lt;sup>2</sup> Nach Dewsbury (1972) ist ein Entscheidungskriterium für einen sogenannten Verschluss (*lock*), dass sich die Partner nach vollzogener Kopulation nur mit Schwierigkeiten wieder lösen können. Dies wurde bei *Spalacopus* nicht beobachtet.

# Tragzeit

Ein primipares Weibchen wurde gleich nach der Kopulation isoliert, so dass in diesem Fall die genaue Länge der Tragzeit ermittelt werden konnte. Sie betrug 77 Tage und resultierte in der Geburt zweier Jungtiere. Die Weibchen nahmen während der Trächtigkeit zwischen 35 % (Würfe mit zwei Tieren, n = 4) und 50 % (Würfe mit fünf Tieren, n = 5) ihres Normalgewichtes zu (107 ± 11,8 g, n = 9). Das Endgewicht wurde innerhalb einer Woche vor der Geburt bestimmt.

# Wurfgröße und Geschlechtsverhältnis der Neugeborenen

Die im Freiland gefangenen trächtigen Weibchen (n = 18) hatten jeweils durchschnittlich 3,5 ± 0,6 Embryonen/Föten. Bei weiteren 19 im Feld gefangenen Weibchen wurden im Mittel 3,4 ± 0,9 Plazentalnarben gezählt. Die Plazentalnarben und Embryonen/Föten waren gleichmäßig auf beide Uteri verteilt.

Im Labor wurden 49 Jungtiere in 14 Würfen von 6 Müttern geboren. Pro Wurf wurden ein bis fünf Jungtiere geboren und die durchschnittliche Wurfgröße betrug  $3,4 \pm 1,7$  (n = 14) Neugeborene. Schließt man die beiden im Feld gefundenen Würfe von drei bzw. fünf Jungtieren mit ein, so beträgt die Wurfgröße  $3,5 \pm 1,6$  (n = 16). Während primipare Weibchen bei ihrem ersten Wurf durchschnittlich  $2,2 \pm 1,1$  (n = 5) Jungtiere gebaren, lag die Wurfgröße der Folgewürfe der drei multiparen Weibchen bei  $4,1 \pm 1,5$  (n = 9). Das Geschlechtsverhältnis der im Labor geborenen Tiere betrug 1,04 Männchen : 1 Weibchen (25 Männchen, 24 Weibchen). Neun von 49 Neugeborenen starben während der ersten vier Wochen nach der Geburt, was in einer Mortalitätsrate von 18,4 % resultierte.

# Beschreibung der Neugeborenen

Die im Labor geborenen Tiere hatten ein durchschnittliches Geburtsgewicht von  $9,05 \pm 1,63$  g (Min. = 5,02; Max. = 12,8; n = 39), wobei es keine signifikanten Unterschiede zwischen dem Körpergewicht männlicher ( $8,6 \pm 1,8$  g; n = 18) und weiblicher Neugeborener ( $9,4 \pm 1,4$  g; n = 21) gab (*t*-Test, p > 0,05). Das Geburtsgewicht und die Wurfgröße scheinen negativ korreliert zu sein (vgl. Abb. 18).



Abb. 18: Durchschnittliche Körpergewichte neugeborener Coruros in Abhängigkeit von der Wurfgröße.

Die Kopf-Rumpf-Länge der Neugeborenen im Labor betrug  $56,2 \pm 2,8 \text{ mm}$  (n = 6) bei einer Schwanzlänge von  $18,7 \pm 1,1 \text{ mm}$  (n = 6). Bei der Geburt waren die Augen der Neugeborenen noch geschlossen, die oberen und unteren Incisivi ragten jedoch schon hervor. Während ein Flaum von dunkelgrauem Fell den Rücken bedeckte, war der pigmentierte Bauch noch nahezu nackt. Bei einigen Individuen zeichnete sich schon in diesem jungen Stadium eine typische Blesse (blonder Fellfleck) auf der Bauchseite ab. Der Rest der Nabelschnur war noch einige Tage nach der Geburt vorhanden.

# Entwicklung der Jungtiere

Die Neugeborenen sind in der Lage sich fortzubewegen und einige versuchten bereits wenige Stunden nach der Geburt, das Nest zu verlassen. Sie wurden jedoch immer von der Mutter zurückgeholt, die ihre Jungen zwischen ihren Nagezähnen transportierte. Während des Säugens lag die Mutter entweder auf der Seite (siehe Abb. 19) oder sie stand über ihren Jungen. Gelegentlich leckte die Mutter die Anogenitalregion ihrer Jungen ab, während diese auf dem Rücken lagen.

Die Jungtiere öffneten ihre Augen 4  $\pm$  1,6 Tage nach der Geburt (Min. = 2; Max. = 8; n = 17) als sie ein durchschnittliches Gewicht von 9,7  $\pm$  1,1 g erreichten.

Das Kratzen mit den Hinterpfoten wurde bei einem zwei Tage alten Jungen eines Wurfes beobachtet (d. h. noch vor dem Zeitpunkt des Augenöffnens), in anderen Würfen jedoch nicht vor dem neunten Tag. Grabeverhalten, das in der gleichen Weise wie bei Erwachsenen durchgeführt wurde, zeigte sich erstmals 14-15 Tage nach der Geburt.



Abb. 19: Coruro-Weibchen, das in liegender Position ihre Jungen säugt.

Die Neugeborenen begannen, am 11. Tag (Min. = 8; Max. = 12) zu vokalisieren. Dazu wurde ein musikalischer Triller ausgestoßen, der typischerweise dann auftrat, wenn die Tiere sich erschreckten (siehe Kapitel 5). Geschwister eines Wurfes spielten miteinander erstmals am 18. Tag und begannen dann auch mit der regelmäßigen Fellpflege. Feste Nahrung in Form von Haferflocken und Gurken wurde frühestens 18 (im Durchschnitt  $29 \pm 7$ ; n = 8) Tage nach der Geburt verzehrt. Karotten und Kartoffeln wurden erst nach der Entwöhnung mit 60  $\pm 8$  Tagen (Min. = 42; Max. = 70; n = 8) angenommen, wenn die Jungtiere ein durchschnittliches Körpergewicht von 46,4  $\pm 5$ ,0 g (Min. = 40,2; Max. = 53,6; n = 8) erreicht hatten. Die Zitzen der Mutter waren noch einige Tage nach der vollständigen Entwöhnung gut sichtbar. Die Jungtiere wurden in die Familienstruktur integriert und es gab keine offensichtlichen aggressiven Auseinandersetzungen zwischen älteren und jüngeren Tieren.

# Wachstum

Die Wachstumskurven von Jungtieren für die ersten 60 Tage nach der Geburt verliefen linear (Abb. 20) mit einer durchschnittlichen Wachstumsrate (definiert als die mittlere Steigung aller Regressionsgeraden) von  $0,7 \pm 0,1$  g/Tag und einem Ordinatenschnittpunkt von  $6,6 \pm 2,0$  g (n = 9). Die komplette Wachstumskurve (d. h. bis zum Erreichen des Adultgewichtes) zeigt einen klaren sigmoidalen Verlauf (Abb. 21), wobei das Wachstum während der juvenilen Phase (Abb. 20) den ersten Teil einer sigmoidalen Kurve widerspiegelt.



Abb. 20: Wachstumskurve für neun Jungtiere von *Spalacopus cyanus* während der frühen (linearen) Phase der Wachstumsperiode (m = Männchen; w = Weibchen; C17-C18, C19-C20 und C21-C25 sind Geschwister, die aus den Würfen von drei primiparen Müttern stammten).

Tab. 9: Vergleich der Körpergewichte adulter Coruros (Weibchen waren nicht trächtig).

		Labor		Freiland					
	$\overline{x}$ (SD)	Min.	Max.	п	$\overline{x}$ (SD)	Min.	Max.	п	
Männchen	106 (6,9)	94	115	8	93 (6,7)	80,5	103	13	
Weibchen	95 (17,7)	71	119	12	89,8 (7,7)	76,3	103	22	

Die nach dem Gompertzmodell bestimmten Wachstumsparameter ermittelt für acht repräsentative Tiere, die ihr Adultgewicht erreichten, betrugen: A (Asymptote) = 102,14 ± 20,92 g; K (Wachstumskonstante) = 0,021 ± 0,003 Tage<sup>-1</sup>, und I (Alter am Wendepunkt) = 45,24 ± 7,34 Tage. Das Körpergewicht von adulten Coruros aus dem Freiland (Oktober – März) war sowohl für Männchen als auch für nicht-trächtige Weibchen geringer als für Labortiere (Tab. 9). Die Unterschiede zwischen beiden Geschlechtern waren nicht signifikant (t-Test, p > 0,05). Die Labortiere erreichten ihr Adultgewicht im Alter von etwa 300 Tagen nach der Geburt.



Abb. 21: Wachstumskurve eines Coruros nach dem Gompertzmodell (ungefüllte Kreise stellen die Residuen dar).

# Koloniegröße und -struktur

Von den in 1997/1998 gefangenen Tieren (n = 138) gehörten 109 komplett gefangenen Kolonien (n = 7) an, die im Durchschnitt aus 16 ± 10 Tieren bestanden. In größeren Kolonien waren mehr adulte Männchen und Weibchen sexuell aktiv als in kleineren (Tab.10).

Tab. 10: Zusammensetzung von kompletten Coruro-Kolonien, die an zwei Lokalitäten gefangen wurden. Adulte Tiere wogen mehr als 80 g, Subadulte: 60-80 g, Juvenile: 40-60 g. Alle Neugeborenen hatten geschlossene Augen. W = Weibchen; M = Männchen: P = mit Plazentalnarben; E = mit Embryonen/Föten; V = keine Anzeichen früherer Schwangerschaften, jedoch mit offener Vagina; O = keine Anzeichen sexueller Aktivität oder früherer Schwangerschaften; ? = Geschlechtsbestimmung nicht möglich; E = entwischte (adulte) Tiere.

			Adult	e		Suba	dulte	Juve	enile	1	Neonat	i		
Kolonie	Μ	W <sub>P</sub>	W <sub>E</sub>	Wv	Wo	М	W	М	W	М	W	?	E	Summe
El Alamo														
Ant7	1		1					2						4
Juan	5	1	1		1									8
Ant8	1	2	2			3	1	1	1	1	3	1		16
Jose	4	1	4	1		1		7	5	1	2			26
Los Maitenes														
LM3	1	1				2		2	1					7
LM1	1	1		2	3	2	1	2	4					16
LM11a	2	2	2	3	4	3	6	2	4				4	32

Das einzige adulte Weibchen aus Kolonie Ant7 (4 Tiere, El Alamo, November 1997) hatte drei Föten von je etwa 21 mm Länge. In Kolonie Juan (8 Tiere, El Alamo, November 1997) hatte ein Weibchen Plazentalnarben und ein weiteres war trächtig mit vier Embryonen von 8 mm Länge. In Kolonie Ant8 (16 Tiere, El Alamo, Oktober 1997) waren alle adulten Weibchen reproduktiv: Zwei Weibchen waren trächtig mit zwei bzw. vier Föten von etwa 34 mm Länge und die beiden anderen Weibchen hatten Plazentalnarben. Im Nest wurde ein Wurf mit 5 Neugeborenen gefunden. In Kolonie Jose (26 Tiere, El Alamo, Dezember 1997) wies ein Weibchen Plazentalnarben auf, während vier Tiere trächtig waren. Eines der trächtigen Weibchen befand sich in einem frühen Trächtigkeitsstadium, in den Uteri von zwei weiteren Weibchen waren jeweils zwei Embryonen von 7,5 mm Länge und ein Weibchen hatte drei Föten von etwa 18 mm Länge. Das fünfte adulte Weibchen aus Kolonie Jose hatte zwar eine offene Vagina (Anzeichen einer Kopulation oder eines Östrus), zeigte aber keine Merkmale einer früheren Schwangerschaft. Diese Kolonie umfasste einen Wurf mit drei Neugeborenen. Kolonie LM3 (7 Tiere, Los Maitenes, Januar 1998) umfasste nur ein adultes Weibchen, und dieses hatte auch Plazentalnarben. In Kolonie LM1 (16 Tiere, Los Maitenes, Januar 1998) hatten drei Weibchen eine offene Vagina, aber nur eines von ihnen wies Plazentalnarben auf. Keines der gefangenen Weibchen war trächtig und es wurden keine Neugeborenen gefunden. Kolonie LM11 (32 Tiere, Los Maitenes, März 1998) war die größte der komplett gefangenen Kolonien. Von den insgesamt 11 adulten Weibchen hatten zwei Plazentalnarben und zwei waren trächtig mit drei Föten (35 mm Länge) bzw. zwei Embryonen (Größe nicht bestimmbar). Drei weitere Weibchen hatten eine offene Vagina jedoch ohne eindeutige Anzeichen früherer Schwangerschaften.

Während der Laborstudie bestand die größte Familie aus 21 Tieren (Eltern plus 19 Jungtiere aus fünf Würfen), wobei das Elternpaar noch immer reproduktiv aktiv ist. Bei allen Laborfamilien pflanzte sich jeweils nur ein Weibchen fort. Außer der Mutter kümmerten sich auch andere Familienmitglieder (ältere Geschwister oder der Vater) um die Jungtiere, indem sie diese im gemeinsamen Nest wärmten oder pflegten. Das Ausmaß der Versorgung durch einzelne Individuen wurde nicht quantifiziert.

	Geschlechtsverhältnis	Anzahl
	(M : W)	
Labor		
- gesamt	0,91 : 1	65
- Neugeborene	1,04 : 1	49
Feld ("wahllose" Fänge)		
- gesamt	0,93 : 1	137
- Nichtreproduktive Tiere	1,23 : 1	89
- Reproduktive Tiere	0,55 : 1	48
Feld (komplette Kolonien)		
- gesamt	0,73 : 1	104
- Nichtreproduktive Tiere	0,86 : 1	67
- Reproduktive Tiere	0,54 : 1	37

Tab. 11: Vergleich der Geschlechtsverhältnisse von Coruros, die im Labor gehalten wurden mit Tieren aus dem Freiland. Bei den "wahllosen" Fängen wurde nicht versucht, die komplette Kolonie zu fangen (siehe 6.2, Seite 58).

Das Geschlechtsverhältnis von "wahllos" gefangenen Coruros im Feld (66 M : 71 W) war vergleichbar mit dem von Labortieren (31 M : 34 W) (siehe Tab. 11). Unter den komplett gefangenen Kolonien gab es weitaus mehr Weibchen als Männchen (44 M : 60 W). Für das Ungleichgewicht ist vor allem der Weibchenüberschuss unter den Adulten – vorwiegend in der Gruppe der reproduktiven Tiere (13 M: 24 W) – verantwortlich.

Reproduktive Weibchen machten einen Anteil von 42 % aller gefangenen Weibchen aus (44 % der "wahllos" gefangenen Weibchen und 40 % der komplett gefangenen Kolonien), während 28 % aller gefangenen Männchen reproduktiv waren (26 % bzw. 30 %). Unter den adulten Tieren der komplett gefangenen Kolonien waren 75 % der Weibchen (24 von 32) und 87 % der Männchen (13 von 15) reproduktiv.

#### 6.4 Diskussion

#### Reproduktive Aktivität

Das Vorhandensein von Plazentalnarben (Mai bis März), Embryonen bzw. Föten (Juli bis März), Neugeborenen (Oktober bis Dezember) und sexuell aktiven Männchen und Weibchen (März bis Januar) im Freiland, liefert einen Hinweis darauf, dass Coruros während eines Großteils des Jahres reproduktiv sind. Offensichtlich finden Paarungen zumindest von Juni bis Januar statt und Jungtiere werden zumindest zwischen Oktober und März geboren (vgl. Mann, 1978). Im Feld können Neugeborene nur durch das Ausgraben der unterirdischen Nester gefunden werden; diese Methode habe ich jedoch nur von Oktober bis März angewendet. Unter Berücksichtigung der im Labor ermittelten Tragzeit von 77 Tagen und einem minimalen Abstand von 102 Tagen zwischen zwei Geburten kann ein Weibchen einbis zweimal pro Jahr werfen, was auch der Schätzung von Mann (1978) entspricht. Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Daten sind nicht durch regionale Unterschiede beeinflusst und waren für alle Lokalitäten vergleichbar.

Es mag spekulativ sein, den Zeitraum der Geburten im Labor (Deutschland) mit dem im Freiland (Chile) in Beziehung zu setzen. Während das Futter und die Umgebungstemperatur im Labor konstant waren, gab es natürliche Schwankungen der Tageslänge während des Jahres. Die Geburten im Labor schienen gehäuft im beginnenden borealen Sommer zu erfolgen. Das bedeutet, dass in den meisten Fällen die zur Konzeption führenden Paarungen zwischen März und Juni stattfanden, d. h. in dem Zeitraum, in dem die Tage zunehmend länger werden als die Nächte. Auch die Hauptpaarungszeit in Chile scheint im Sommer zu liegen. Der Effekt der Tageslänge auf die Reproduktion sollte in Laborversuchen getestet werden.

#### Reproduktions- und Entwicklungsparameter

Es wurden keine Unterschiede zwischen der durchschnittlichen Wurfgröße im Feld und im Labor festgestellt und die vergleichbare Anzahl von Neugeborenen und Plazentalnarben bzw. Embryonen und Föten zeigt, dass die Mortalitätsrate unter neugeborenen Coruros vernachlässigbar ist. In der Laborstudie haben nur drei Weibchen mehr als einmal geworfen. Bei diesen Müttern schien die Wurfgröße mit der "reproduktiven Geschichte" bzw. mit dem Alter anzusteigen. Eine signifikante positive Korrelation zwischen der Paritie und der Wurfgröße wurde auch bei sambischen Graumullen, *Cryptomys anselli* (Begall & Burda, 1998), *Cryptomys mechowi* (Scharff *et al.*, 1999) und *Ctenomys talarum* (Malizia & Busch, 1997) gefunden und scheint ein eher allgemeines Phänomen von Nagetieren zu sein (vgl. Lackey, 1978; Myers & Master, 1983; Wauters & Dhondt, 1989).

# Phylogenetische und ökologische Aspekte

Spalacopus zeigt einige typische Charakteristika der Hystricognatha wie beispielsweise eine relativ lange Tragzeit, eine langsame postnatale Entwicklung der Jungtiere und eine laterale Position der Zitzen (vgl. Weir, 1974). Das Kopulationsmuster von *Spalacopus cyanus* entspricht gemäß der Klassifizierung von Dewsbury (1972) Muster #12 (kein "Verschluss", Beckenstöße, einzelne Intromissionen und Ejakulationen) und entspricht in dieser Hinsicht dem von *Ctenomys mendocinus* (Camín, 1999). Nach Kleiman (1974) sind bei hystricomorphen Nagetieren hauptsächlich noch zwei weitere Kopulationsmuster vertreten, die von dem oben genannten Muster lediglich in den letzten beiden Merkmalen abweichen. Somit ist das Kopulationsverhalten bei allen Hystricomorphen sehr ähnlich.

Während die Neugeborenen der meisten Hystricognatha typischerweise Nestflüchter sind, haben neugeborene Coruros geschlossene Augen und ein spärlich ausgebildetes Fell. Die Abhängigkeit von der Mutter erstreckt sich über einige Wochen. Sie sind jedoch reifer als die Neugeborenen der Graumulle (*Cryptomys*), eines anderen Hystricognathen (vgl. Burda 1989*b*). Offensichtlich ist die Entwicklungsstufe, auf der die Jungen zur Welt kommen, ein plastischeres Merkmal als die Entwicklungsdauer. Burda (1989*a*) brachte vor, dass Säugetiere mit einer relativ langen bzw. langsamen ontogenetischen Entwicklung (wie Hystricognatha) eine Tendenz (in phylogenetischen Linien) zeigen, bei der eine Abnahme des Körpergewichts mit einer Tendenz zur Verkürzung der Schwangerschaft auf Kosten einer verlängerten Laktationszeit korreliert ist. Die stabile und sichere subterrane Umgebung würde eine solche Verschiebung erlauben. Bei *Spalacopus* ist die Entwicklungszeit (definiert als der Zeitraum von der Konzeption bis zum Augenöffnen) relativ zum mütterlichen Körpergewicht innerhalb der Spannbreite der für andere Hystricognatha gefundenen Werte (vgl. Burda, 1989*a*).

Die Zeit des Augenöffnens wird eher durch das erreichte Körpergewicht (Variationskoeff. = 11,3 %) als durch das postnatale Alter (Variationskoeff. = 40 %) bestimmt. Burda (1989*b*) fand eine ähnliche Beziehung bei sambischen Graumullen, *Cryptomys anselli*, und interpretierte das als einen Beweis für die Variation in der Länge der Tragzeit trotz konstanter Rate der postkonzeptionalen Entwicklung. Im Gegensatz zu den Graumullen scheint der Zeitpunkt der Entwöhnung bei Coruros von dem postnatalen Alter (Variationskoeff. = 13,3 %) wie auch von dem erreichten Körpergewicht (Variationskoeff. = 10,8 %) abzuhängen. Obwohl *Cryptomys* und *Spalacopus* vergleichbar groß sind, ist die gesamte Entwicklung von *Spalacopus* kürzer als die von *Cryptomys*. So beträgt bei *Cryptomys* beispielsweise die durchschnittliche Tragzeit 98 Tage, das Augenöffnen erfolgt mit 23 Tagen nach der Geburt und die Entwöhnung mit 84 Tagen.

Die postnatale Entwicklung der neugeborenen Coruros ist jedoch langsamer als bei den verwandten, oberirdisch lebenden Degus (*Octodon degus*), deren Junge schon am Tag der Geburt die Augen öffnen, 6-7 Tage nach der Geburt feste Nahrung zu sich nehmen und mit 4-6 Wochen bereits entwöhnt sind (Reynolds & Wright, 1979). Auch das postnatale Wachstum der Coruros ist langsamer als das der Degus (vgl. Wachstumsparameter von *Octodon degus* nach Zullinger *et al.* (1984): A = 202 g; K = 0.032 Tage<sup>-1</sup>; I = 27 Tage).

Mit ihren fossoriellen wie auch nicht-fossoriellen Vertretern ist die Familie der Octodontidae einzigartig. Weitere Untersuchungen der *life histories* von Coruros und anderen Octodontiden könnten die Parameter der Reproduktion und Entwicklung, die durch die Phylogenie und Ökologie beeinflusst sind, aufdecken. Ob die relativ lange Entwicklung ein Faktor ist, der zur kooperativen Brutpflege führt (Burda, 1989b) oder die langsame Entwicklung eine Konsequenz der Sozialität darstellt (Bennett *et al.*, 1991), kann nicht ohne weiteres geklärt werden. Auf jeden Fall wird eine Korrelation zwischen der Sozialität und der Entwicklungsrate erwartet. Zwei Tatsachen zeigen, dass die Entwicklungsrate ein sehr konservatives Merkmal ist: 1. die phylogenetischen Beziehungen bestimmen die relativen Entwicklungsraten genauer als ökologische Parameter (Burda, 1989*a*) und 2. die Entwicklungsrate nind zumindest bei sambischen Graumullen (*Cryptomys anselli*) unabhängig von der Wurfgröße oder der Familiengröße (Begall & Burda, 1998). Es ist daher wahrscheinlicher, dass eine langsame Wachstumsrate der kooperativen Brutpflege vorausgeht als umgekehrt.

# Koloniegröße- und struktur

Durch den Fund von Kolonien mit 26 bzw. 32 Tieren, die jeweils eine Vielzahl von Jungtieren und mehreren trächtigen Weibchen einschlossen, konnte ich zeigen, dass die Kolonien offensichtlich weitaus größer sein können als von Reig (1970) berichtet wurde.

Ein Geschlechtsverhältnis von etwa 1 : 1 lag bei Tieren, die im Feld "wahllos" gefangen wurden sowie bei den Labortieren vor. Jedoch scheinen sich weniger Männchen (bis zu 30 %) als Weibchen (bis zu 44 %) im Freiland fortzupflanzen. Solomon & Getz (1997) diskutierten die Auswirkungen, die ein zugunsten der Männchen verschobenes Geschlechtsverhältnis adulter Tiere haben könnte, wie es der Fall bei Nacktmullen, Graumullen und mongolischen Rennmäusen ist (Agren *et al.*, 1989; Braude, 1991 (zitiert in Solomon & Getz, 1997); Genelly, 1965). Die Weibchen sind in diesem Fall ein limitierender Faktor und für Männchen ohne Paarungspartner könnte es von Vorteil sein, nicht abzuwandern, sondern zu warten, bis sich ihnen eine Paarungschance bietet. Bei *Spalacopus* sind allerdings die Weibchen in der Überzahl und entsprechend der Hypothese von Solomon & Getz (1997) verbleiben diese vermutlich in der Heimatkolonie.

Bereits grobe Analysen der Koloniestrukturen und der Geschlechtsverhältnisse lassen auf ein polygynes Fortpflanzungssystem schließen, wobei Männchen vermutlich früher abwandern als Weibchen. Möglicherweise haben die Männchen dadurch eine höhere Mortalitätsrate, wodurch sich das ungleiche Geschlechtsverhältnis unter den adulten Tieren im Freiland erklären ließe. Ein Hinweis, der dafür spricht, dass Männchen eher abwandern als Weibchen, ist mein Fund eines einzelnen Männchens im Freiland, das in etwa 200 m Entfernung von der nächstliegenden Kolonie (vermutlich seiner Heimatkolonie) versuchte, ein Gangsystem zu etablieren.

Dass im Labor im Gegensatz zum Freiland nur jeweils ein einziges Weibchen pro Kolonie reproduktiv war, könnte durch Inzuchtvermeidung zwischen Vätern und ihren Töchtern bzw. zwischen Geschwistern untereinander erklärt werden. Falls das System tatsächlich auf einer Inzuchthemmung basiert, dann wird erwartet, dass im Freiland die reproduktiven Weibchen einer Kolonie mit den reproduktiven Männchen nicht verwandt sind. Diese Weibchen hingegen könnten durchaus Schwestern sein. Die Hypothesen zur Inzestvermeidung könnten durch Verhaltensexperimente im Labor getestet werden (vgl. Burda, 1995, zu Graumullen).

Bemerkenswert ist, dass bei den im Labor gehaltenen Familien keine Anzeichen von Aggressivität und keine offensichtlichen Versuche der Jungtiere beobachtet wurden, sich von der Familie zu trennen. Die Auswirkung der Gefangenschaft auf den Zusammenhalt der Gruppe sollte aber in künftigen Studien noch überprüft werden. Dennoch ist angesichts der großen Kolonien, die ich im Freiland fand, die Vermutung naheliegend, dass das Abwandern der Jungtiere verzögert einsetzt und dass die Überlappung von mindestens zwei Jungtier-Generationen auch ein generelles Merkmal freilebender Coruro-Kolonien ist. Die Ergebnisse der Mikrosatellitenanalyse geben Aufschluss über die Verwandtschaftsverhältnisse der reproduktiven Tiere im Freiland und werden in Kapitel 8 eingehend diskutiert. Doch zunächst präsentiere ich im nächsten Kapitel die Grundlagen der Populationsstrukturen bei *Spalacopus cyanus*.

# 7. Populationsgenetische Analyse

# 7.1 Einleitung

Populationsgenetische Analysen geben Aufschluss über die Variabilität und demische<sup>3</sup> Strukturierung von Arten und ermöglichen Vergleiche zwischen Populationen (siehe Reviewartikel von Bruford & Wayne, 1993). Für gefährdete Tierarten können durch die Untersuchungen des Genpools Erhaltungsprogramme erstellt werden (z. B. Gottelli *et al.*, 1994). Die Untersuchung der Populationsstruktur erfolgte häufig durch Allozymuntersuchungen (z. B. Gallardo *et al.*, 1995; Johnson & Selander, 1971, Patton *et al.*, 1972). Da bei dieser Methode jedoch das Problem besteht, dass Allozymloci generell nur geringe Level an Polymorphismen zeigen (Nei, 1987), würden subjektive Fehler, die beim Probensammeln oder Auswerten entstehen können, großen Einfluss nehmen.

Mikrosatelliten, d. h. DNA-Abschnitte, die aus einer variablen Anzahl von Tandemwiederholungen sehr kurzer Kernsequenzen von gewöhnlich weniger als fünf Nukleotiden bestehen (Tautz *et al.*, 1986; Tautz, 1989), bieten sich an, um hypervariable *Single-Locus-Marker* zu finden, da sie in großer Anzahl über das gesamte eukaryotische Genom verteilt sind (Edwards *et al.*, 1991). Die Entstehung der Wiederholungsstruktur erfolgt vermutlich eher durch Addition oder Deletion von repetitiven Einheiten als durch Substitutionen (Weber & Wong, 1993).

Gewöhnlich sind Mikrosatellitenloci hoch polymorph (gelegentlich findet man mehr als 12 Allele an einem einzigen Locus) und die Heterozygotielevel liegen zwischen 40 und 90 % (Beckmann & Weber, 1992; Ellegren *et al.*, 1992; Hughes & Queller, 1993; Ishibashi *et al.*, 1995; Taylor *et al.*, 1994). Selbst Arten, die einen sogenannten *Bottleneck* passierten (d. h. eine drastische Reduktion des Genpools innerhalb eines kurzen Zeitraums erfuhren) oder deren Populationsgrößen kontinuierlich abnehmen, weisen ebenfalls noch mehr als 20 % Heterozygotie bei Mikrosatellitenloci auf (Dinerstein & McCracken, 1990; Gottelli *et al.*, 1994; Taylor *et al.*, 1994). Im Vergleich dazu findet man mittels Allozymuntersuchungen nur in 10-30 % der untersuchten Gene Polymorphismen und die Heterozygotielevel betragen lediglich 3-15 % (Nei, 1987; Nevo, 1978).

Da die Gesamtlänge der Mikrosatelliten im allgemeinen weniger als 300 Basenpaare (bp) beträgt, kann die DNA einzelner Loci mithilfe der Polymerase-Kettenreaktion (PCR) amplifiziert werden. Dies hat den Vorteil, dass nur geringe Mengen Proben-DNA benötigt

<sup>&</sup>lt;sup>3</sup> Dem: Lokale Population einer Art; lokale Gruppe, deren Mitglieder sich paaren könnten (vgl. Strickberger, 1995).
werden, die sogar aus getrocknetem Blut, archäologischen oder Museumsproben (Hagelberg & Sykes, 1989), Kot (Flagstad *et al.*, 1999), Haaren (Goossens *et al.*, 1998) oder Gewöllen (Taberlet & Fumagalli, 1996) gewonnen werden können.

Mit der vorliegenden Untersuchung präsentiere ich Daten zur genetischen Variation von drei Freiland-Populationen von *Spalacopus cyanus*, die mithilfe von sechs Mikrosatellitenloci ermittelt wurden. Wie bereits in Kapitel 1 erwähnt wurde und auch aus der Karte in Abbildung 1 (Seite 9) ersichtlich ist, liegen zwischen der Lokalität El Alamo und der nächsten Lokalität im Norden etwa 200 km. Die geographische Isolation der Population El Alamo könnte sich stark auf die genetische Variabilität auswirken.

Die Populationen wiederum sind in räumlich getrennte Kolonien unterteilt. Falls die Migrationsrate zwischen den Kolonien sehr gering ist, sollte sich die räumliche Gliederung auch in einer hohen genetischen Substrukturierung innerhalb der Populationen widerspiegeln. Insgesamt gilt es, die folgenden Fragen zu beantworten:

- Gibt es signifikante Differenzen in der molekulargenetischen Diversität der Populationen?
- Wie groß ist das Ausmaß demischer Strukturierung auf Populations- und Kolonieebene?
- Sind die genetischen Abstände zwischen den Kolonien einer Population vergleichbar?

Diese Untersuchung ist in zweifacher Hinsicht eine Pionierarbeit, da bislang weder für subterrane Säugetiere noch für Vertreter der Octodontidae Mikrosatellitenanalysen durchgeführt wurden. Die berechneten Parameter können jedoch mit den Ergebnissen für andere Säugetiere verglichen werden (z. B. Gockel *et al.*, 1997; Ishibashi *et al.*, 1997; Moncrief *et al.*, 1997), um so die genetische Variabilität der Populationen abzuschätzen.

#### 7.2 Material und Methoden

#### Lokalitäten und Auswahl der Proben

Von den insgesamt 138 gefangenen Coruros gehörten 64 Tiere zur Population El Alamo und 74 Tiere zur Population Los Maitenes (für eine detaillierte Beschreibung der Fangmethoden siehe Kapitel 2). Um die Probennahme naher Verwandter zu vermeiden, wurden die Genotypen von Embryonen/Föten, Neugeborenen, Jungtieren und Subadulten (bis 70 g Körpergewicht) bei der Analyse der Populationsstruktur nicht gewertet, so dass 35 Tiere aus El Alamo und 52 Tiere aus Los Maitenes berücksichtigt werden konnten. Die Tiere stammten aus insgesamt 17 Kolonien (El Alamo: n = 9; Los Maitenes: n = 8), von denen je Population fünf unvollständig gefangen wurden. Die Struktur der sieben kompletten Kolonien wird im nächsten Kapitel ausführlich beschrieben. Für Vergleiche zwischen den Kolonien wurden nur solche Kolonien verwendet, die mindestens drei (sub-)adulte Tiere (Köpergewicht > 70 g) umfassten (El Alamo: 5 Kolonien; Los Maitenes: 6 Kolonien). Tabelle 20 in Anhang A gibt die genauen Anzahlen der untersuchten Gewebeproben pro Kolonie an. Die geographischen Entfernungen zwischen den jeweiligen Kolonien wurden mithilfe eines GPS-Navigationsgerätes (Garmin) bestimmt und sind in Tabelle 21 (Anhang B) angegeben.

Fünf weitere Tiere wurden im Jahr 1990 von Mitarbeitern der Universidad Austral de Chile in Los Vilos (Provinz Choapa, 31°55'W 71°31'S) mit Victor Oneida Schnappfallen gefangen. Die Entfernung der Lokalität Los Vilos betrug rund 100 km zur Lokalität Los Maitenes und etwa 500 km zur Lokalität El Alamo. Von allen Tieren aus dem Freiland wurden Haut- und Leberproben genommen, die in 95 % Ethanol aufbewahrt wurden.

## DNA-Extrahierung und Analyse der Mikrosatellitenloci

Die genetischen Analysen wurden im Labor von Prof. Dr. Rodney L. Honeycutt an der Texas A & M University in College Station, Texas, im Department of Wildlife and Fisheries Sciences durchgeführt. Die Primer für sechs Mikrosatellitenloci (Tab. 12) wurden mit herkömmlichen Methoden entworfen (Sambrock et al., 1989). Die genomische DNA wurde aus Haut- oder Leberzellen durch enzymatische Verdauung mithilfe von Proteinase K und anschließender Fällung mit Phenol-Chloroform-Isopropanol isoliert. Die Allele von Mikrosatelliten aus genomischer DNA wurden nachgewiesen, indem jeweils ein Primer mit radioaktivem  $[\gamma^{32}P]ATP$  in einer Kinase-Reaktion unter Verwendung von T4-Polynucleotidkinase markiert wurde (Sambrock et al., 1989) und 35 Zyklen der PCR-Amplifizierung (Denaturierung: 95 °C für 45 Sek.; Hybridisierung: 52-57 °C für 25 Sek.; Verlängerung: 72 °C für 45 Sek.) durchgeführt wurden. Die 25 µl Reaktionsvolumina enthielten 100-200 ng DNA-Probe, 0,5 µl 10x BSA (Bovine serum albumine), 2,5 mM je dNTP, 1,5-2,5 mM MgCl<sub>2</sub>-Puffer, 0,5 μM R-Primer, 0,3 μM γ<sup>32</sup>P F-Primer und 2,5 Einheiten Taq Polymerase. Von jedem PCR-Produkt wurden 2 µl mit jeweils 2 µl Formamid gemischt und unmittelbar vor der Fraktionierung auf einem 6%igen Polyacrylamid-Gel (50 % w/v Urea) für die Dauer von 5 Min. auf 95 °C erhitzt. Neben den Proben wurde auf jedes Gel ein Längenmarker aufgetragen (Sequenzierung des Phagen M13), so dass die absoluten Fragmentlängen bestimmt werden konnten und Vergleiche zwischen verschiedenen Gelen möglich waren. Die Gele wurden für etwa 12 Stunden autoradiographiert.

Tab. 12: Primersequenzen für die Amplifizierung von sechs Mikrosatellitenloci von *Spalacopus cyanus*. Wiederholungsmotive und Anzahl der Tandemwiederholungen (n) sind für den Originalklon (Individuum 163) angegeben.

Locus	Primer		Motiv	n
	(5° <b>→</b> 3°)			
SN177	SN117F	AAGTTGAGGCTAGTTGTTTG	GT	20
	SN117R	GATCACAGGCACCACATAC		
SL117	SL117F	GATTCAAAACAGAGTATGGC	CA	21
	SL117R	TGTGAGGGTGAAATGGTTGT		
SD144	SD144F	CTTAGGCAAGTGGCAGGGTC	CA	26
	SD144R	CTGTTCTATCTTCCAGCAGA		
SK95	SK95F	TCCCAACCACTTTCTTCTCT	GT	19
	SK95R	AGCCCTGGACAACTTAGTCAT		
SG39	SG39F	TCTGGCTTTCTGGCTGACAA	CA	15
	SG39R	AGGGGCTGGGGGAGGACTGCT		
SB111	SB111F	AGGCACTTGGTCTGTTGAGC	CA	15
	SB111R	AGTATAGCCATTTGGGGTAAT		

## Statistische Analyse

Standard-Diversitäts-Indizes, Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht, und genetische Abstände wurden mithilfe des BIOSYS-1 Programms (Swofford & Selander, 1989) berechnet. Ein Locus wurde dann als polymorph angesehen, wenn das häufigste Allel nicht mehr als 95 % am Gesamtanteil der Allele dieses Locus ausmachte. Der genetische Polymorphismus einer jeden Population wurde anhand der Standard-Diversitäts-Indizes gemessen: 1. Anteil polymorpher Loci, 2. mittlere Allelanzahl pro Locus (*A*), 3. beobachteter Anteil Heterozygoter ( $H_0$ ) und 4. nach Hardy-Weinberg erwarteter Heterozygotielevel ( $H_E$ ) (Nei 1978, 1987). Nach Nei und Roychoudhury (1974) ist  $H_E$  ein besseres Maß für die genetische Variabilität als der direkt ermittelte Anteil Heterozygoter  $H_0$ . Die Unterschiede der  $H_{E^-}$  und  $H_0$ -Werte zwischen den Populationen wurden mit einem Wilcoxon-Vorzeichen-Rang-Test bewertet (Snedecor & Cochran, 1978) und für den Vergleich der mittleren Allelanzahlen pro Locus wurde eine einfaktorielle Varianzanalyse (ANOVA) benutzt (Sokal & Rohlf, 1981).

Die Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht wurden mittels Chi-Quadrat-Test mit und ohne *Pooling* (Hartl & Clark, 1989) getestet. Es wurden beide Tests benutzt, da einige Loci eine Vielzahl seltener Allele aufwiesen. Für den Chi-Quadrat-Test mit *Pooling* wurden die Genotypen in drei Klassen geteilt (Homozygote für das am häufigsten vorkommende Allel, gewöhnliche/seltene Heterozygote und andere Genotypen). Die Verteilung der Allelfrequenzen wurde aufgrund der hinreichend großen Anzahl an Stichproben nur für die beiden Populationen El Alamo und Los Maitenes untersucht.

Für paarweise Vergleiche der genetischen Verschiedenheit zwischen Populationen oder Kolonien wurden genetische Abstände *D* (Nei, 1978) berechnet und darauf basierend wurde mit der UPGMA-Routine des BIOSYS-1 Programms ein Dendrogramm erstellt.

Die F-Statistiken wurden nach der Methode von Weir & Cockerham (1984) mithilfe von GENEPOP (Raymond & Rousset, 1995) berechnet. Der Fixierungsindex  $F_{ST}$  misst den Effekt der Unterteilung einer Population in Subpopulationen und gibt demnach den Grad demischer Strukturierung an. Der Inzuchtkoeffizient  $F_{IS}$  misst die Reduzierung der Heterozygotie eines Individuums aufgrund von nicht-zufälliger Paarung innerhalb seiner Subpopulation.

Die traditionellen *F*-Koeffizienten basieren auf dem "Infiniten Allelmodel" (*engl.*, *infinite allele model*, IAM) von Kimura & Crow (1964). Da aber vermutet wird, dass die Entstehung von Mikrosatelliten schrittweise durch Addition oder Deletion einzelner repetitiver Sequenzen erfolgt, ist für Mikrosatelliten eine Statistik geeigneter, die auf dem "Schrittweisen Mutationsmodell" (*engl.*, *stepwise mutation model*, SMM) nach Ohta & Kimura (1973) basiert. *Rho* ist eine zu *F* analoge Statistik, die jedoch die Varianz in der Allelgröße nach dem SMM mitberücksichtigt (Rousset, 1996). Daher habe ich zusätzlich  $R_{ST}$ -Werte nach der Methode von Michalakis & Excoffier (1996) berechnet.

Der Genfluss (*Nm*) wurde indirekt 1. mit der Methode "privater Allele" (d. h. Allele, die nur in einer einzigen Population vorkommen) nach Slatkin (1985) und 2. aufgrund der inversen Beziehung zwischen  $F_{ST}$  und *Nm* ermittelt:  $F_{ST} = (1+4Nm)^{-1}$ , wobei *N* die Populationsgröße und *m* die Migrationsrate ist (Slatkin, 1987; Wright, 1969).

Um mögliche Korrelationen zwischen den paarweisen  $F_{ST}$ -Werten und den geographischen Abständen aufzudecken, wurden nicht-parametrische Tests nach Mantel (1967) mithilfe des ISOLDE Programms (in GENEPOP) durchgeführt. Diese wurden zum einen auf die drei weit entfernt liegenden Populationen El Alamo, Los Maitenes und Los Vilos und zum anderen auf Kolonien innerhalb der Populationen El Alamo und Los Maitenes angewendet.

In Anhang C sind die in diesem Kapitel verwendeten Abkürzungen aufgeführt.

## 7.3 Ergebnisse

#### *Mikrosatellitenloci*

Von den sechs Mikrosatellitenloci war ein Locus (SB111) monomorph, die anderen fünf Loci waren moderat bis hoch polymorph (Abb. 22). Insgesamt wurden 37 Allele gefunden, wobei die Anzahl pro Locus zwischen eins (Locus SB111) und elf (Locus SD144) variierte.



Abb. 22: Auf einem Polyacrylamidgel gelöste PCR-Produkte für Locus SD144 von 15 Individuen. Die schwachen Banden 2 und 4 Basenpaare unterhalb bzw. 2 bis 4 Basenpaare oberhalb der Hauptbanden sind Artefakte der PCR-Amplifizierung von Dinukleotid-Wiederholungen (sogenannte Stotterbanden). Der Längenmarker (Sequenzierung des Phagen M13) ist in der Mitte aufgetragen. Die Genotypen für die Individuen lauten: 081-bd, 083-ag, 084-bg, 087-df, 088-di, 089-dd, 091-dg, 099-dd, 104-cd, 105-dd, 106-dd, 108-dg, 110-cg, 111-df, 112-dd, mit a = 188, b = 186, c = 184, d = 182, f = 178, g = 176, i = 172 (A = Adenin, C = Cytosin, G = Guanin, T = Thymin).

## Standard-Diversitäts-Indizes

In der El Alamo Population waren zwei Loci (SG39 und SB111) nicht polymorph, d. h. das jeweils häufigste Allel machte mehr als 95 % am Gesamtanteil aller Allele dieser Loci aus. Somit betrug der Anteil polymorpher Loci (*P*) für El Alamo 67 %. Bei allen anderen Populationen war lediglich ein Locus (SB111) monomorph, so dass insgesamt 83 % der untersuchten Loci polymorph waren.

Die Alleldiversität *A* (Anzahl der Allele pro Locus) war in den Populationen Los Maitenes und Los Vilos etwa doppelt so hoch wie in der El Alamo Population (Tab. 13; F = 9,44; p < 0,05; siehe auch Anhang D). Der tatsächlich gezählte Anteil Heterozygoter  $H_0$  lag zwischen 0,029 und 1 (Tab. 13). Die direkt gezählten Anteile Heterozygoter waren beim Vergleich von Los Vilos und El Alamo signifikant unterschiedlich (kleinste Rangsumme = 15; p < 0,05). Der Mittelwert  $H_0$ für El Alamo ist zwar auch deutlich geringer als für Los Maitenes, doch dieser Unterschied ist nicht signifikant, da die El Alamo Population für den Locus SD144 einen relativ hohen Anteil an Heterozygoten aufweist (Tab. 13). Die erwarteten Heterozygotielevel waren für Los Vilos und Los Maitenes signifikant höher als für El Alamo (kleinste Rangsumme = 15; p < 0,01). Bei dem Vergleich von Los Maitenes und Los Vilos war der Unterschied von  $H_E$  nicht signifikant (p > 0,05).

Tab. 13: Stichprobengröße (n), Anzahl der Allele (A), beobachteter ( $H_O$ ) und erwarteter ( $H_E$ ) Heterozygotielevel für drei Coruro-Populationen aus Chile (El Alamo, Los Maitenes, Los Vilos). In Klammern ist jeweils die Anzahl unterschiedlicher Allele eines Locus angegeben. Die signifikante Abweichung vom Hardy-Weinberg-Equilibrium ist mit einem Stern gekennzeichnet.

Locus	Population	n	Α	$H_O$	$H_E$
SN177	El Alamo	35	3	0,543	0,530
(6)	Los Maitenes	52	5	0,692	0,743
	Los Vilos	5	3	0,800	0,689
SL117	El Alamo	35	2	0,229	0,205
(7)	Los Maitenes	51	6	0,745	0,715
	Los Vilos	5	5	0,600	0,667
SD144	El Alamo	35	2	0,571	0,497
(11)	Los Maitenes	52	7	0,500	0,569
	Los Vilos	5	6	0,800	0,867
SK95	El Alamo	35	4	0,629	0,699 *
(7)	Los Maitenes	52	5	0,843	0,717
	Los Vilos	5	6	1,000	0,889
SG39	El Alamo	35	2	0,029	0,029
(5)	Los Maitenes	52	3	0,462	0,454
	Los Vilos	5	5	0,800	0,756
SB111	alle		1	0,000	0,000
(1)	Populationen				
Mittel-	El Alamo	35,0	2,3	0,333	0,327
wert		$(\pm 0,0)$	(±0,4)	(±0,420)	(±0,118)
	Los Maitenes	51,8	4,5	0,540	0,533
		(±0,2)	(±0,9)	(±0,123)	(±0,116)
	Los Vilos	5,0	4,3	0,667	0,644
		$(\pm 0,0)$	(±0,8)	(±0,143)	(±0,134)

### Abweichungen vom Hardy-Weinberg-Gleichgewicht

In der El Alamo Population war einer der Loci (SK95) aufgrund eines Überschusses an Homozygoten nicht im Hardy-Weinberg-Gleichgewicht (p < 0,05). In den Populationen Los Maitenes und Los Vilos zeigte keiner der fünf polymorphen Loci signifikante Abweichungen von der Verteilung der Genotypen nach Hardy-Weinberg (p > 0,05). Die beobachtete Abweichung von den nach Hardy-Weinberg erwarteten Anteilen eines von fünf Loci in den





Abb. 23: Häufigkeitsverteilungen der Allele für fünf Loci in den Populationen El Alamo und Los Maitenes. Locus SB111 wird aufgrund der Fixierung eines einzigen Allels nicht präsentiert.

## Vergleiche zwischen Coruro-Populationen

Abbildung 23 demonstriert die Unterschiede in den Häufigkeitsverteilungen der Allele in den Populationen El Alamo und Los Maitenes. Seltene Allele kamen häufig nur in der Los Maitenes Population vor. Dagegen war für drei Loci der El Alamo Population für das jeweils häufigste Allel kein entsprechendes Allel in der Los Maitenes Population vertreten (SN177, SK95, SG39), umgekehrt galt dies für zwei Loci (SL177, SG39).

Die geringe Überlappung wurde auch durch den großen genetischen Abstand nach Nei deutlich (D = 0.678; El Alamo – Los Maitenes). Zwischen den übrigen Populationen betrugen die genetischen Abstände 0,478 (El Alamo – Los Vilos) und 0,201 (Los Maitenes – Los Vilos).

Der durchschnittliche  $F_{ST}$ -Wert der paarweisen Vergleiche der Populationen El Alamo, Los Maitenes und Los Vilos betrug 0,306 ± 0,107 und stand im Einklang mit den großen genetischen Abständen zwischen den Populationen. Auch der durchschnittliche  $R_{ST}$ -Wert von 0,444 ± 0,158 wies auf ein hohes Ausmaß an demischer Strukturierung hin (siehe Tab. 14). Der Mantel-Test ergab, dass keine signifikante Verknüpfung zwischen  $F_{ST}$  oder  $R_{ST}$  und den geographischen Abständen bestand (p > 0,16 bzw. p > 0,49).

Die aufgrund der Methode privater Allele ermittelte Anzahl an Migranten (*Nm*) zwischen El Alamo und Los Maitenes betrug 0,127. Demnach würde ein Individuum etwa jede achte Generation zwischen den Populationen ausgetauscht. Die anhand der inversen Beziehung zwischen  $F_{ST}$  und *Nm* ermittelte Anzahl an Migranten beträgt 0,39 (bzw. 0,25 für  $R_{ST}$ ), was einen Austausch von einem Individuum in jeder dritten bzw. vierten Generation bedeutet.

Der für Los Maitenes und El Alamo ermittelte Inzuchtkoeffizient ( $F_{IS} = -0,015$  bzw.  $R_{IS} = 0,011$ ) lässt auf zufällige Paarungen innerhalb dieser Populationen schließen.

	El Alamo	Los Maitenes	Los Vilos
El Alamo	—	0,388	0,344
Los Maitenes	0,505	—	0,185
Los Vilos	0,563	0,265	

Tab. 14:  $F_{ST}$  (oberhalb der Diagonale – kursiv) und  $R_{ST}$ -Werte (unterhalb der Diagonale) für paarweise Vergleiche der Populationen El Alamo, Los Maitenes und Los Vilos.

## Vergleiche zwischen Coruro-Kolonien

Der paarweise genetische Abstand zwischen den Kolonien innerhalb einer Population betrug durchschnittlich  $0,116 \pm 0,07$  und war somit signifikant geringer (*t*-Test, p < 0,001) als der durchschnittliche genetische Abstand für paarweise Vergleiche von Kolonien verschiedener Populationen (0,779 ± 0,16; siehe Tab. 15). Die Mittelwerte über die genetischen Abstände zwischen den Kolonien aus El Alamo ( $\overline{D} = 0,093$ ) und Los Maitenes ( $\overline{D} = 0,131$ ) waren nicht signifikant unterschiedlich (*t*-Test, p > 0,05).

	El Alamo			Los Maitenes						Los		
Kol.	Juan	Ant8	Jose	Ant1	Ant2	LM3	LM1	LM11	LM12	LM4	LM2	Vilos
Juan	_	0,142	0,116	0,186	0,142	0,705	0,718	0,653	0,696	0,563	0,764	0,537
Ant8			0,017	0,096	0,019	0,964	0,806	0,871	0,999	0,756	1,125	0,444
Jose			_	0,107	0,004	0,831	0,711	0,736	0,825	0,631	1,072	0,477
Ant1					0,105	0,913	0,541	0,590	0,768	0,463	0,836	0,422
Ant2					_	0,869	0,742	0,735	0,897	0,637	0,967	0,461
LM3						—	0,227	0,263	0,150	0,165	0,261	0,466
LM1							—	0,088	0,061	0,029	0,181	0,386
LM11								—	0,097	0,000	0,094	0,194
LM12										0,071	0,209	0,512
LM4											0,069	0,500
LM2												0,535

Tab.15: Genetische Abstände zwischen Kolonien von Spalacopus cyanus (Gelb: El Alamo; Rot: Los Maitenes).

Die Clusteranalyse, die auf den genetischen Abständen basiert, zeigt im Phänogramm (Abb. 24) deutlich, dass die Kolonien der jeweiligen Populationen zusammengehören. Insgesamt wurden drei Untergruppen identifiziert. Dabei bildeten die fünf getesteten Kolonien der südlichen Population aus El Alamo einen Cluster. Der zweite Cluster bestand aus fünf Kolonien aus Los Maitenes. Kolonie LM3 bildete mit den Proben der Tiere aus Los Vilos einen weiteren Cluster.



Abb. 24: Dendrogramm basierend auf den genetischen Abständen nach Nei (1978) zwischen Kolonien von *Spalacopus cyanus*. Kophänetischer Korrelationskoeffizient: 0,898.

Innerhalb der Populationen betrugen die  $F_{ST}$ -Werte 0,220 für El Alamo (fünf Kolonien) und 0,103 für Los Maitenes (sechs Kolonien) und die  $R_{ST}$ -Werte 0,233 bzw. 0,142. Die  $F_{ST}$ - und  $R_{ST}$ -Werte der paarweisen Vergleiche für die Kolonien aus El Alamo und Los Maitenes sind in Tabelle 16 angegeben. Die genetischen und geographischen Abstände waren weder für El Alamo noch für Los Maitenes korreliert (Mantel-Test, p > 0,05).

Tab. 16:  $F_{ST}$  (oberhalb der Diagonale – kursiv) und  $R_{ST}$ -Werte (unterhalb der Diagonale) für paarweise Vergleiche der 5 Kolonien aus El Alamo bzw. 6 Kolonien aus Los Maitenes.

	Juan	Ant8	Jose	Ant1	Ant2
Juan		0,261	0,206	0,289	0,227
Ant8	0,352	_	0,089	0,365	0,084
Jose	0,122	0,235	_	0,287	0,029
Ant1	0,282	0,381	0,346		0,268
Ant2	0,173	0,263	0,178	-0,031	

El Alamo

Los Maitenes

	LM3	LM1	LM11	LM12	LM4	LM2
LM3	—	0,208	0,159	0,162	0,130	0,158
LM1	0,185		0,085	0,090	0,065	0,198
LM11	0,332	0,201		0,092	-0,004	0,075
LM12	0,067	0,011	0,055		0,108	0,198
LM4	0,074	0,142	0,046	0,012		0,089
LM2	0,096	-0,034	0,197	0,037	0,070	

Die Anzahl der Migranten zwischen den Kolonien war in El Alamo durchweg geringer als in Los Maitenes (Tab. 17). Die Inzuchtkoeffizienten betrugen für El Alamo  $F_{IS} = R_{IS} =$ -0,24 und für Los Maitenes  $F_{IS} = R_{IS} = -0,08$ .

Tab. 17: Anhand unterschiedlicher Methoden geschätzte Anzahlen der Migranten Nm innerhalb der Populationen El Alamo und Los Maitenes. Benutzt wurde (a) die Methode der privaten Allele, sowie die inversen Beziehungen zwischen (b)  $F_{ST}$  und Nm bzw. (c)  $R_{ST}$  und Nm.

Methode	El Alamo	Los Maitenes
a	0,11	0,16
b	0,88	2,19
с	0,82	1,51

## 7.4 Diskussion

## Genetische Diversität

Die in dieser Studie ermittelte Variabilität für *Spalacopus cyanus* ist erwartungsgemäß weitaus höher als die in früheren Untersuchungen mittels Allozymmarkern gefundene (Gallardo *et al.*, 1992). Nur acht von 23 Allozymloci waren polymorph mit einer durchschnittlichen Anzahl von 1,4 Allelen pro Locus (Gallardo *et al.*, 1992). Im Gegensatz dazu betrug bei den sechs hier untersuchten Mikrosatellitenloci die durchschnittliche Anzahl an Allelen 6,2. Die hohe Diversität bei der Untersuchung mit Mikrosatellitenmarkern erlaubt daher feinere Analysen der genetischen Strukturierung als mit Allozymmarkern.

Die Proben aus Los Maitenes und Los Vilos (im Folgenden als nördliche Populationen bezeichnet) zeigen ähnlich große Variabilität wie Populationen anderer Säugetierarten (Tab. 18). Die Standard-Diversitäts-Indizes sind allerdings aufgrund eines monomorphen Locus (SB111) etwas niedriger als es bei anderen Säugern der Fall ist.

Die Population aus El Alamo (südliche Population) wies signifikant weniger Allele pro Locus und geringere Heterozygotielevel ( $H_E$  und  $H_O$ ) auf. Auch der Anteil polymorpher Loci war für El Alamo geringer. Insgesamt ist die Mikrosatelliten-Diversität in der isolierten Population El Alamo vergleichbar mit denen anderer in der Größe reduzierten Populationen von Säugetieren (Tab. 18).

Die von Gallardo *et al.* (1992) mit Allozymmarkern untersuchten Proben stammten von drei nördlichen Populationen (Los Vilos, Los Cristales, Huentelauquén) sowie der Population El Alamo (dort als Quirihue bezeichnet). Auch sie fanden signifikant geringere genetische Divergenz in der El Alamo Population im Vergleich zu den nördlichen Populationen. So waren beispielsweise für El Alamo nur 8,7 % der Loci polymorph und der Anteil Heterozygoter betrug lediglich 0,6 % (im Vergleich zu 26,1 % Polymorphismus und 7,3 % Heterozygotie für die Population Los Vilos).

Tab. 18: Übersicht über die durchschnittlichen Anteile polymorpher Loci (*P*), Alleldiversität (*A*), beobachtete ( $H_0$ ) und erwartete ( $H_E$ ) Heterozygotielevel einiger Säugetiere ermittelt mit Mikrosatellitenmarkern. Isolierte oder gefährdete Arten sind grau unterlegt.

Art	<b>P</b> (%)	A	$H_0$	$H_E$	Quelle
	M	IARSUPIA	ALIA		
Lasiorhinus latifrons	94	4,4	0,62	0,66	Taylor <i>et al.</i> (1994)
		(±0,6)	(±0,06)	(±0,05)	
Lasiorhinus krefftii	56	1,8	0,28	0,27	Taylor <i>et al.</i> (1994)
	100	(±0,2)	(±0,07)	(±0,07)	
Macrotis lagotis	100	9,0	0,81	0,81	Moritz <i>et al.</i> (1997)
(Nordaustralien)	100	$(\pm 2,3)$	$(\pm 0, 13)$	$(\pm 0, 10)$	$M_{\pi}$
(Queensland)	100	7,0 (±1,0)	(+0.12)	(+0.06)	Montz <i>et al.</i> (1997)
Phascolarctos cinereus	100	$(\pm 1,9)$	(±0,13)	$(\pm 0,00)$	Houlden <i>et al.</i> (1996)
(Nordaustralien)	100	(+1.4)		0,051	110010011 <i>Et ut</i> . (1990)
Petrogale xanthopus		7,5		0,73	Pope et al. (1996)
DI I I	0.2	5.0		0.404	H 11 1 (100.0)
Phascolarctos cinereus	83	5,3		0,436	Houlden <i>et al.</i> (1996)
(Sudaustralien)		$(\pm 1,0)$			
	100	KODEN I			$C_{2} = 1 = 1 + (-1) (1007)$
Apoaemus flavicollis	100	(+2.6)	(+0.07)		Gockel <i>et al.</i> (1997)
Arvicola terrestris	100	$(\pm 2,0)$	$(\pm 0,07)$		Stewart et al. (1998)
Arvicola lerrestris	100	(+2.4)	(+0.66)		Stewart et al. (1990)
Clethrionomys glareolus	100	12.4	0.86		Gockel et al. (1997)
		(±1,5)	(±0,06)		
Clethrionomys rufocanus	100	13,8	0,77	0,81	Ishibashi et al.
		(±4,9)	(±0,23)	(±0,21)	(1995, 1997)
Mus musculus	100	8,4		0,70	Blouin et al. (1996)
		(±3,2)		(±0,18)	
Spalacopus cyanus	83	5,8	0,60	0,59	diese Studie
(Nordpopulationen)		(±3,3)	$(\pm 0,32)$	(±0,29)	1. G. 1.
Spalacopus cyanus (Fl Alamo)	5/	2,3 (±0,4)	0,33	0,33	alese Stuale
		<u>arniv</u>	$\frac{(\pm 0, 42)}{R \Delta}$	$(\pm 0,12)$	
Canis latrans	100	50	0.54	0.65	Rov et al. (1994)
	100	(+0.6)	(+0.07)	(+0.04)	Roy <i>et ut</i> . (1994)
Canis lupus	100	5.9	0.58	0.68	Rov et al. (1994)
- · · · · · · · · · · · · · · · · · · ·		$(\pm 0.8)$	(±0,08)	(±0,07)	
Canis simensis	88	2,4	0,24	0,24	Gottelli et al. (1994)
		(±0,3)	(±0,06)	(±0,06)	
Ursus americanus	100	6,6		0,65	Paetkau & Strobeck
(Festland)		(±3,6)		(±0,25)	(1994)
Ursus americanus	75	2,3		0,36	Paetkau & Strobeck
	100	$(\pm 0,5)$	-	$(\pm 0,22)$	(1994)
Ursus maritimus	100	8,38		(+0.08)	Paetkau <i>et al.</i> (1995)
		DININIDET		(±0,08)	
Halichoarus arvnus	100		0.75	T	Allen at al. (1995)
Hanchberus grypus	100	(+1.8)	0,75		Anen <i>ei ui</i> . (1775)
	PER		TYLA		
Equus sp	100	50		0.57	Ellegren <i>et al.</i> (1992)
Equus sp.	100	$(\pm 1.6)$		$(\pm 0.16)$	
Rhinoceros unicornis	31	2,2	0,10	(==,==)	Dinerstein &
		(±0,4)	(±0,05)		McCracken (1990)
	AR	TIODAC	ГYLA		
Cervus elaphus		8,8		0,76	Marshall et al.
		(±2,3)		(±0,05)	(1998)
Ovis aries	100	3,6		0,57	Bancroft et al. (1995)
(Hirta-Insel, St. Kilda)		$(\pm 1, 1)$		$(\pm 0,01)$	

#### Gründe für die geringe Variabilität der El Alamo Population

Der neutralistischen Theorie der Evolution zufolge ist der Großteil der Mikrosatellitenloci selektiv neutral, unterliegt also nicht der natürlichen Selektion (Kimura, 1983, 1991). Eine adaptive Bedeutung wäre daher bei der geringen genetischen Variabilität der El Alamo Population nicht anzunehmen. Die geringe genetische Diversität in dieser Population beruht wahrscheinlich auf lokalen *Bottleneck*- oder Gründereffekten. Hierbei kommt es zur geographischen Isolation eines Teils der Hauptpopulation, was eine Verminderung in der Häufigkeit von Heterozygoten in der Subpopulation zur Folge hat. Das folgende Szenario wäre denkbar:

Alle Subpopulationen gehörten ursprünglich zu einer großen Population, in der ein ausreichendes Ausmaß an Migration bestand. Durch Naturereignisse (beispielsweise Vulkanausbrüche) wurde ein kleiner Teil der Population abgeschnitten, der sich unabhängig von der nördlicheren Hauptpopulation evolvierte und sich weiter nach Süden ausbreitete. Vielleicht migrierten aber einige Tiere auch (aufgrund des guten Nahrungsangebots) Richtung Süden. Die historischen Ereignisse sind heute leider nicht mehr nachvollziehbar.

In jedem Fall müsste aber der Teil der Population, der nach Süden zog, die Fähigkeit erworben haben, die großen Flüsse<sup>4</sup> zu überqueren. Reise & Gallardo (1989a) fanden, dass sich Tiere aus dem Norden Chiles anders gegenüber Wasser verhielten als Tiere aus der Population El Alamo. In Laborversuchen setzten sie jeweils ein Tier auf einen leicht erhöhten Stein in die Mitte eines mit Wasser gefüllten Aquariums. Während die Tiere aus Los Vilos den typischen Warnruf ausstießen und sich erst nach mehr als fünf Minuten (Max. = 20 Minuten) ins Wasser wagten, scheuten die Tiere aus El Alamo das Wasser nicht und sprangen ohne Zögern ins Wasser. Sie begannen sofort zu schwimmen und gaben keinen Warnruf von sich. Dem unterschiedlichen Verhalten gegenüber Wasser könnte in der Tat ein adaptiver Wert beigemessen werden, da Teile der südlichen Regionen regelmäßig in den Wintermonaten und insbesondere während der El Niño-Regenzeiten überflutet werden. Ob die unterschiedlichen Verhaltensweisen jedoch auch das longitudinale Migrationsverhalten widerspiegeln, ist fraglich. Möglicherweise unterstützte angeschwemmte Vegetation den Migrationsprozess, indem größere Pflanzenteile als Flöße dienten. Es ist ebenfalls denkbar, dass die Fluss-Systeme in früheren Zeiten trocken lagen oder zugefroren waren, die Coruros also "zu Fuß" das andere Ufer erreichten. Zumindest sind die großen Flüsse heute eine effektive Barriere, die eine Ausbreitung verhindert.

<sup>&</sup>lt;sup>4</sup> Die Population El Alamo ist durch mindestens zwei große Flüsse von der nördlichen Hauptpopulation getrennt (siehe auch Abb. 1, Seite 9).

Es sei noch erwähnt, dass nicht alle Wissenschaftler die neutralistische Theorie der Evolution annehmen, sondern in der natürlichen Selektion die treibende Kraft für die vorhandenen Polymorphismen sehen Evolution der ("Neutralisten-Selektionisten-Kontroverse"). Hier seien insbesondere die Arbeiten von Nevo und seinen Mitarbeitern erwähnt (z. B. Nevo et al., 1997; Nevo, 1999), die signifikante Korrelationen zwischen dem Polymorphiegrad bei Allozymloci und den klimatischen Bedingungen fanden. Ihrer Ansicht nach wurde dadurch die auf Selektion basierende Nischen-Weiten-Variations-Hypothese bestätigt, nach welcher höhere Polymorphiegrade eher in "weiten Nischen" (z. B. klimatisch ungünstige Habitate oder hohe Infestationsraten durch Parasiten) vorkommen. Das in dieser Arbeit gefundene Muster würde zwar nicht der selektionistischen Theorie widersprechen, da die Bedingungen in El Alamo (geringer Polymorphiegrad) im Vergleich mit Los Maitenes ("weite Nische") insgesamt eher günstig sind ("enge Nische"), doch für eine Verifizierung ist die Untersuchung weiterer Populationen nötig.

#### Vergleiche zwischen Coruro-Populationen

Dass die Proben der unterschiedlichen Lokalitäten auch zu unterschiedlichen Populationen gehören, war kein vorweggenommenes Ergebnis, sondern wurde durch den hohen  $F_{ST}$ -Wert bestätigt. Der durchschnittliche  $F_{ST}$ -Wert von 0,306 für die drei Freiland-Populationen zeigt an, dass 30,6 % der gesamten genetischen Variation auf die Unterschiede zwischen den Populationen zurückzuführen sind. Genauer gesagt, wirkt sich die genetische Drift von Allelen innerhalb der Populationen in diesem Maße aus (Hartl & Clark, 1989).

Der hohe  $F_{ST}$ -Wert steht auch im Einklang mit dem großen genetischen Abstand nach Nei ( $\overline{D} = 0,452$  für Los Vilos, Los Maitenes und El Alamo). Allerdings ist die genetische Isolierung nicht mit der geographischen Distanz *per se* zu korrelieren. Dies zeigt das nichtsignifikante Ergebnis des Mantel-Tests ( $F_{ST}$ : p > 0,16;  $R_{ST}$ : p > 0,49). Auch Gallardo *et al.* (1992) fanden keine signifikante Korrelation zwischen den geographischen und genetischen Abständen bei der Untersuchung von vier Populationen. Die bereits diskutierten physiogeographischen Gegebenheiten und historischen Ereignisse wie beispielsweise *Bottlenecks* hatten vermutlich einen weitaus größeren Einfluss.

Zwischen der El Alamo Population und den nördlichen Populationen scheint kaum noch oder eventuell gar kein Genfluss mehr zu bestehen, während innerhalb der nördlichen Hauptpopulation in Gebieten, die nicht durch Flüsse geteilt sind, ein geringer Grad an Migration anzunehmen ist.

#### Vergleiche zwischen Coruro-Kolonien

Die Untersuchung der Unterschiede zwischen den Kolonien innerhalb einer Population ergab kein einheitliches Ergebnis für El Alamo und Los Maitenes. Die relativ hohen  $F_{ST}$ und  $R_{ST}$ -Werte für El Alamo ( $F_{ST} = 0,267$ ;  $R_{ST} = 0,248$ ) deuteten auf ein hohes Ausmaß an Substrukturierung hin. Dagegen zeigten die Werte für Los Maitenes ( $F_{ST} = 0,103$ ;  $R_{ST} =$ 0,142) an, dass eine stärkere Durchmischung herrscht. Die Anzahl an Migranten ist je nach angewendeter Methode unterschiedlich hoch und schwankt für El Alamo zwischen 0,11 und 0,88 und für Los Maitenes zwischen 0,16 und 2,19. Lediglich die Methode privater Allele lieferte ähnliche Ergebnisse für El Alamo (0,11) und Los Maitenes (0,16). Die negativen Inzuchtkoeffizienten  $F_{IS}$  (bzw.  $R_{IS}$ ) für den Vergleich der Kolonien innerhalb von El Alamo und Los Maitenes könnten dadurch erklärt werden, dass Männchen eher als Weibchen von ihren Heimatkolonien migrieren (siehe Kapitel 6), da sexuell asymmetrische Migration in einem *Outcrossing*-Effekt bei den Nachkommen resultiert, was wiederum einen negativen  $F_{IS}$ zur Folge hat (Hartl & Clark, 1989).

# Unterschiede zwischen F<sub>ST</sub> und R<sub>ST</sub>

Die *F*- und *Rho*-Statistiken beruhen auf unterschiedlichen Modellen, die die Evolution von Mikrosatelliten beschreiben. Das Infinite Allel Modell (IAM) basiert auf der Vorstellung, dass nahezu jede Mutation ein neues elektrophoretisch unterscheidbares Allel hervorbringt. Homoplasien werden bei diesem Modell also nicht mitberücksichtigt. Tatsächlich ist aber auch bei Allozymmarkern ein geringer Grad an Homoplasien bekannt. Dagegen gibt es bei Mikrosatelliten aufgrund des vermuteten Evolutionsprozesses (Addition oder Deletion von repetitiven Einheiten) einen sehr großen Anteil an Homoplasien. Das Vorhandensein von Homoplasien führt aber zur Unterbewertung der Gesamtmenge an genetischer Variabilität bzw. der genetischen Abstände und zur Überschätzung der genetischen Ähnlichkeit. Das Schrittweise Mutationsmodell (SMM) berücksichtigt das große Ausmaß an Homoplasien bei Mikrosatelliten. In der vorliegenden Arbeit wurden beide Statistiken benutzt und meistens waren die Tendenzen der *F*<sub>ST</sub> und *R*<sub>ST</sub>-Werte einheitlich. Eine Ausnahme bildeten die paarweisen Vergleiche der Kolonien innerhalb der Populationen. Die Ursache hierfür ist allerdings unklar.

# 8. Verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Kolonien

#### 8.1 Einleitung

Die Verwandtschaftsanalysen innerhalb von Gemeinschaften oder Kolonien, insbesondere die Beziehungen zwischen Nachkommen und potentiellen Vätern, beruhten bislang meist auf direkten Verhaltensbeobachtungen (z. B. Frame et al., 1979; Hausfater, 1975; Lott, 1979). Die Methode des direkten Beobachtens ist jedoch bei Coruros, wie auch bei allen anderen subterran lebenden Tieren, im Feld nicht anwendbar. Außerdem wurde gezeigt, dass die von den beobachteten Verhaltensweisen abgeleiteten Schlussfolgerungen unter Umständen auch falsch oder unzureichend sind. So wiesen beispielsweise Amos et al. (1993) bei Seehunden (Halychoerus grypus) nach, dass der nach den Verhaltensdaten als wahrscheinlich geltende Vater oftmals nicht der genetische Vater war. Auch bei Löwen führte die Überprüfung der Verhaltensbeobachtungen mittels genetischer Methoden zu dem unerwarteten Ergebnis, dass in größeren Koalitionen weniger Männchen als bis dato vermutet reproduktiv waren (Packer et al., 1991). Der umgekehrte Fall ist bei Makaken (Macaca sinica) der Fall, wo sich mehr Männchen fortpflanzten als bislang angenommen wurde (Keane et al., 1991). Offensichtlich können nicht alle Kopulationen bei Verhaltensstudien registriert werden, was zu einer Überbewertung des reproduktiven Erfolgs einzelner Männchen führt. Die Wahrscheinlichkeit falscher Zuordnungen ist besonders hoch, wenn heimliche Paarungen (sneaky matings) subdominanter Tiere üblich sind oder wenn es zu sogenannten short visit matings kommt, bei denen fremde Tiere lediglich zu Reproduktionszwecken die jeweiligen Gemeinschaften aufsuchen. Auch bei promiskuitiven Arten wie z. B. Meerschweinchen (Keil & Sachser, 1998) stellt sich die Frage, welche Männchen bei multiplen Begattungen eines Weibchens als Vater in Frage kommen.

Molekulargenetische Methoden, wie zum Beispiel *Multilocus DNA fingerprinting* oder die Analyse von *VNTRs*<sup>5</sup> können Aufschluss darüber geben, welche Tiere innerhalb einer Kolonie wahrscheinlich an der Reproduktion beteiligt waren bzw. welche nach dem Exklusionsprinzip als potentielle Eltern nicht in Frage kommen (Krawczak & Schmidtke, 1994). Die Vorteile der Anwendung von Mikrosatelliten gegenüber anderen Methoden sind von Queller *et al.* (1993) beschrieben worden. Da Mikrosatellitenloci gewöhnlich hoch polymorph sind, ist es sogar möglich, mit diesen Markern Familienstammbäume zu erstellen (Blouin *et al.*, 1996).

<sup>&</sup>lt;sup>5</sup> VNTR = *Variable number of tandem repeats*; zu dieser Klasse molekularer Marker zählen Mini- und Mikrosatelliten.

In Kapitel 6 wurden bereits Hinweise dafür aufgezeigt, dass Coruros über ein polygynes Paarungssystem verfügen. In einigen Kolonien war lediglich ein adultes Männchen vorhanden, so dass im Extremfall eine Haremsstruktur anzunehmen ist. Ob dieses Männchen auch der genetische Vater der Jungtiere ist und wie viele Männchen in *Multi male*-Kolonien reproduktiv sind, soll in diesem Kapitel geklärt werden. Des Weiteren wird die Hypothese getestet, dass die reproduktiven Tiere innerhalb der Kolonie als Folge der Inzuchtvermeidung nicht miteinander verwandt sind. Da in den meisten Kolonien eine Vielzahl von subadulten Tieren vorhanden war, liegt die Vermutung nahe, dass Jungtiere verzögert oder gar nicht abwandern. In diesem Fall ist anzunehmen, dass subadulte und adulte Tiere (im Folgenden als (sub)adult bezeichnet) innerhalb der Kolonien enger miteinander verwandt sind als (Sub)adulte verschiedener Kolonien.

## 8.2 Material und Methoden

### Lokalitäten und Auswahl der Proben

Für die vorliegende Untersuchung wurden die Gewebeproben aller 138 Wildfänge aus El Alamo und Los Maitenes verwendet (vgl. Kapitel 2 und 7). Für vier Tiere aus El Alamo (Neugeborene eines Wurfes) konnte keine DNA amplifiziert werden, da das Material in Formalin konserviert war. Es konnten jedoch Proben von drei Föten einer Mutter aus El Alamo zusätzlich untersucht werden, so dass Genotypen von insgesamt 63 Coruros (davon 62 für alle Loci) vorlagen. Von den 74 Tieren aus El Alamo konnten bei 73 alle Loci amplifiziert werden. Die gefangenen Coruros gehörten 19 verschiedenen Kolonien an (El Alamo: 11 Kolonien; Los Maitenes: 8 Kolonien), von denen 7 komplett gefangen wurden.

### Ermittlung des Verwandtschaftsgrades

Der Verwandtschaftsgrad wurde anhand der Genotypen und Allelfrequenzen der Mikrosatellitenloci mithilfe des RELATEDNESS-Programms (Version 5.0) berechnet (Queller & Goodnight, 1989). Für zwei Individuen oder Gruppen, x und y, ist der Verwandtschaftsgrad wie folgt definiert:

$$R = \frac{\sum_{x} \sum_{k} \sum_{l} (P_{y} - P^{*})}{\sum_{x} \sum_{k} \sum_{l} (P_{x} - P^{*})},$$

mit k = Anzahl der Loci; l = Allelposition;  $P^*$  = Frequenz des l-ten Allels am k-ten Locus innerhalb der Gesamtpopulation.  $P_x$  und  $P_y$  kennzeichnen die Frequenzen des jeweiligen Allels in x bzw. y. Bei diploiden Organismen beträgt  $P_x$  also 0,5 oder 1. Für die Berechnungen der Allelfrequenzen *P*\* sollten nach Möglichkeit alle mutmaßlichen Verwandten von x ausgeschlossen werden (Queller & Goodnight, 1989). Daher sind Biaskorrekturen mithilfe der Wurfvariablen (Embryonen/Föten, Neugeborene, Juvenile) vorgenommen worden.

Der Wertebereich von R liegt im Intervall von -1 und 1, wobei Werte nahe 1 eine enge Verwandtschaft bedeuten. Negative Werte zeigen an, dass die Individuen weniger Allele teilen als der Durchschnitt in der Population. Den theoretischen Verwandtschaftsgrad r nach Hamilton (1964a,b) unterscheide ich vom empirisch ermittelten Verwandtschaftsgrad R nach Queller & Goodnight (1989) durch Benutzung von Klein- bzw. Großbuchstaben. Aufgrund der starken Substrukturierung der Populationen El Alamo und Los Maitenes (siehe Kapitel 7) wurden die Berechnungen für jede Population gesondert durchgeführt. Da sich im Rahmen der populationsgenetischen Studien zeigte, dass der Locus SG39 für El Alamo monomorph war, blieb er bei allen Berechnungen innerhalb dieser Population unberücksichtigt.

#### Vergleiche zwischen Kolonien

Für Vergleiche zwischen den Kolonien wurden für die Population El Alamo 11 Kolonien und für die Population Los Maitenes 8 Kolonien verwendet. Die geographischen Entfernungen zwischen den Kolonien sind in Tabelle 21 (siehe Anhang B) angegeben.

Zur Untersuchung einer Beziehung zwischen Verwandtschaftsgrad und geographischer Entfernung, wurden nicht-parametrische Tests nach Mantel (1967) mithilfe des ISOLDE-Programms (GENEPOP) durchgeführt (Mantel, 1967; Raymond & Rousset, 1995). Dazu wurden die durchschnittlichen Verwandtschaftsgrade zwischen je zwei Kolonien berechnet und auf Korrelationen (Spearmans Rangkorrelationskoeffizient) zwischen der geographischen Entfernung und diesen *R*-Werten getestet. Die Verteilung der durch eine 10.000fache Randomisierung der Entfernungsmatrix erhaltenen *Z*-Werte wurde mit der *Z*-Statistik nach Mantel auf Signifikanz geprüft.

## Vergleiche zwischen Paaren von Tieren

Für die Klärung der Frage, ob (sub)adulte Coruros innerhalb der Kolonien enger miteinander verwandt sind als (Sub)adulte verschiedener Kolonien, wurde jedes Paar (sub)adulter Coruros (El Alamo: 780 Paare (40 Tiere); Los Maitenes: 1176 Paare (49 Tiere)) einer von sechs Klassen zugewiesen: (1) Männchen derselben Kolonie, (2) Männchen verschiedener Kolonien, (3) Weibchen derselben Kolonie, (4) Weibchen verschiedener Kolonien, (5) Tiere unterschiedlichen Geschlechts (im Folgenden Männchen/Weibchen genannt) derselben Kolonie und (6) Männchen/Weibchen verschiedener Kolonien. Durchschnittliche *R*-Werte und Standardabweichungen wurden für jede der sechs Kategorien gebildet.

Ein selbstgeschriebenes  $Aw\kappa^6$ -Programm wurde benutzt, um 1000 Simulationen durchzuführen, bei denen jedem (sub)adulten Individuum eine Kolonie zufällig zugewiesen wurde. Die Anzahl der Mitglieder und die Geschlechtsverhältnisse in den simulierten Kolonien entsprachen den tatsächlichen Verhältnissen. Nach jedem Simulationsschritt wurden alle Paare erneut den sechs Kategorien zugeordnet und Mittelwerte über die *R*-Werte jeder Kategorie gebildet. Auf diese Weise erhielt ich eine Verteilung der *R*-Werte unter der Annahme, dass Verwandtschaftsgrad und Koloniezugehörigkeit voneinander unabhängig sind (siehe Anhang E). Die Mittelwerte der tatsächlich beobachteten *R*-Werte in den sechs Klassen wurden mit der simulierten Zufallsverteilung verglichen und die Irrtumswahrscheinlichkeiten *p* entsprachen den jeweiligen Quantilen. *SE* bezeichnet den Standardfehler des Mittelwertes.

Für diese Analysen wurden nur die paarweisen *R*-Werte adulter und subadulter Tiere verwendet, da Embryonen bzw. Föten, Neugeborene und Jungtiere (aufgrund der gegebenen Verwandtschaft zu ihren Müttern und auch ihren Vätern, sofern diese noch innerhalb der Kolonie sind) die *R*-Werte der Kategorie "gleiche Kolonie" überbewerten würden.

#### Eltern/Nachkommen-Analysen

Die Zuordnung von Individuen zu potentiellen Eltern erfolgte mithilfe von CERVUS Version 1.0 (Marshall *et al.*, 1998), einem frei verfügbaren Computerprogramm (http://helios.bto.ed.ac.uk/evolgen/). Dieses Programm erlaubt, die Genotypen von Nachkommen mit denen von Elternkandidaten zu vergleichen. In der vorliegenden Untersuchung wurden die komplett gefangenen Kolonien jeweils gesondert untersucht und alle Föten, Neugeborenen, Jungtiere und Subadulte einer Kolonie wurden als Nachkommen betrachtet. Weibchen, die Anzeichen vorhergehender reproduktiver Aktivität zeigten (z. B. Plazentalnarben, Embryonen bzw. Föten, geöffnete Vagina, prominente laktierende Zitzen) und alle adulten Männchen wurden als potentielle Elternkandidaten eingeordnet. Da in fast allen untersuchten Kolonien mehr Weibchen mit Anzeichen vorhergehender reproduktiver Aktivität als adulte Männchen vorhanden waren, wurden zunächst die potentiellen Väter untersucht. Im Anschluss daran wurden die weiblichen Kandidaten getestet, wobei für die Tiere, denen bereits im ersten Schritt ein Männchen als Vater signifikant wahrscheinlich zugeordnet wurde, die Annahme zu Grunde lag, dass dieses Elternteil bereits bekannt sei.

<sup>&</sup>lt;sup>6</sup> Awk ist eine Skriptsprache in der Unixumgebung.

CERVUS berechnet für alle potentiellen Eltern eines Nachkommen *log-likelihood* Quotienten (auch *LOD scores* genannt (*LOD*: '*logarithm of the odds*')) und bestimmt für die beiden wahrscheinlichsten Kandidaten mit positiven *LOD scores* die Differenz (definiert als *Delta*). Die Signifikanzlevel für *Delta* werden mithilfe von Computersimulationen<sup>7</sup> generiert, die u. a. die Anzahl der Elternkandidaten als einen Parameter mitberücksichtigen (Marshall *et al.*, 1998). Da dieser Parameter in den von mir untersuchten Kolonien zwischen eins und neun lag, wurde für jede Elternschaftsanalyse eine neue Simulation durchgeführt. Der Anteil der Kandidaten, für die Genotypen vorliegen und der Anteil der ausgewerteten Loci wurden mit 0,9 geschätzt. Für die Fehlerrate wurde der *Default*-Wert von 0,01 übernommen.

Anhand der mit CERVUS zugewiesenen Eltern wurden Stammbäume für insgesamt 6 Kolonien (El Alamo: Ant7, Ant8, Jose; Los Maitenes: LM1, LM3, LM11) erstellt. Das Geschlechtsverhältnis und die Zusammensetzung dieser Kolonien sind Kapitel 6 (Tab. 10, Seite 65) zu entnehmen.

## 8.3 Ergebnisse

## Vergleiche zwischen Kolonien

Der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad (*R*) zwischen je zwei Kolonien betrug in El Alamo  $0,199 \pm 0,36$  (55 paarweise Vergleiche; 11 Kolonien) und in Los Maitenes  $-0,008 \pm 0,2$  (28 paarweise Vergleiche, 8 Kolonien). Für Los Maitenes lag eine negative Korrelation zwischen geographischer Entfernung und Verwandtschaftsgrad vor (siehe Abb. 25; p = 0,016). Die schwache negative Korrelation dieser Parameter für die Population El Alamo war nicht signifikant (p = 0,065).

<sup>&</sup>lt;sup>7</sup> Die Simulation in CERVUS erzeugt anhand der beobachteten Allelfrequenzen in der Gesamtpopulation mütterliche und väterliche Genotypen und leitet davon einen Nachkommen ab. Eine entsprechende Anzahl simulierter Elternkandidaten werden mit dem "tatsächlichen" Vater des Nachkommens verglichen. Für alle Kandidaten (einschl. des Vaters) werden *LOD scores* und ein *Delta*-Wert für die beiden wahrscheinlichsten Männchen gebildet. Dieser Prozess wird 10000 Mal wiederholt und die resultierenden *Delta*-Werte bilden die Grundlage der Statistik.



Los Maitenes



Abb. 25: Korrelationen zwischen dem Verwandtschaftsgrad (*R*) und der geographischen Entfernung zwischen einzelnen Kolonien (El Alamo: y = 0,27-0,16x; Los Maitenes: y = 0,2-0,77x).

#### Verwandtschaft zwischen (sub)adulten Individuen (paarweise Vergleiche)

Die Verwandtschaftsgrade (*R*-Werte) zwischen 40 bzw. 49 (sub)adulten Coruros aus El Alamo und Los Maitenes konnte mithilfe von RELATEDNESS ermittelt werden. Der durchschnittliche *R*-Wert zwischen allen (sub)adulten Männchen betrug in El Alamo  $0,072 \pm 0,540$  (*SE* = 0,036) und in Los Maitenes  $-0,028 \pm 0,342$  (*SE* = 0,029). Für Paare (sub)adulter Weibchen lag der *R*-Wert bei durchschnittlich  $0,056 \pm 0,515$  (*SE* = 0,042) in El Alamo und  $-0,005 \pm 0,324$  (*SE* = 0,015) in Los Maitenes. Da die Mittelwerte für Männchen und Weibchen in den jeweiligen Populationen weniger als einen Standardfehler differierten, kann davon ausgegangen werden, dass keine geschlechtsspezifischen Unterschiede im Verwandtschaftslevel bestanden. Paare (sub)adulter Männchen sind also in gleichem Maße miteinander verwandt wie Paare (sub)adulter Weibchen.

Die Verteilung der Verwandtschaftsgrade (*R*) für die insgesamt 1956 Paare innerhalb der sechs Kategorien (Geschlecht – Koloniezugehörigkeit) ist in Anhang E (Abb. 27) für beide Populationen gesondert dargestellt. Die Mittelwerte und Standardabweichungen für diese Verteilungen sind in Tabelle 19 angegeben und wurden für die Analyse der Verwandtschaftsstrukturen im Hinblick auf die Koloniezugehörigkeit verwendet. Hierbei zeigte sich in beiden Populationen, dass Paare innerhalb der Kolonien signifikant höhere *R*-Werte aufwiesen als unter einer zufälligen (simulierten) Koloniezugehörigkeit zu erwarten wäre. Das galt sowohl für Männchen-Männchen-Paare ( $p \le 0,002$ ), Weibchen-Weibchen-Paare ( $p \le 0,026$ ) als auch für Paare unterschiedlichen Geschlechts ( $p \le 0,012$ ). Paarweise Vergleiche der *R*-Werte (sub)adulter Coruros aus verschiedenen Kolonien ergaben, dass diese Tiere signifikant weniger miteinander verwandt waren als erwartet ( $p \le 0,032$ ).

Tab. 19: Mittelwerte und Standardabweichungen der mithilfe von RELATEDNESS geschätzten Verwandtschaftsverhältnisse für Paare von *Spalacopus cyanus*, die gemäß ihres Geschlechts und der Koloniezugehörigkeit klassifiziert wurden ("beobachtete" *R*-Werte). Die Signifikanz der *R*-Werte wurde bestimmt, indem die beobachteten Werte mit der Verteilung der Mittelwerte von 1000 Simulationen (Randomisierung der Koloniezugehörigkeit) verglichen wurden. Mittelwert und Standardabweichung in den Kategorien der Simulationen sind ebenfalls angegeben ("simulierte" *R*-Werte). M = Männchen, W = Weibchen.

		Beobachtete		"Simulierte"	
Geschlecht	Kategorie	<i>R</i> -Werte	п	<i>R</i> -Werte	р
El Alamo					
M/M-Paare	gleiche Kolonien	$0{,}548 \pm 0{,}472$	27	$0,\!070\pm0,\!106$	<0,001
	versch. Kolonien	$0,\!009 \pm 0,\!518$	204	$0,072 \pm 0,014$	<0,001
W/W-Paare	gleiche Kolonien	$0,381 \pm 0,441$	28	$0,057 \pm 0,097$	0,004
	versch. Kolonien	$-0,017 \pm 0,503$	125	$0,057 \pm 0,022$	0,006
M/W-Paare	gleiche Kolonien	$0,\!488\pm0,\!437$	69	$0,076 \pm 0,061$	<0,001
	versch. Kolonien	$-0,014 \pm 0,510$	327	$0,073 \pm 0,013$	<0,001
Los Maitenes					
M/M-Paare	gleiche Kolonien	$0,303 \pm 0,387$	13	$-0,027 \pm 0,088$	0,002
	versch. Kolonien	$-0,063 \pm 0,319$	123	$-0,028 \pm 0,009$	0,004
W/W-Paare	gleiche Kolonien	$0,\!083 \pm 0,\!352$	146	$-0,004 \pm 0,032$	0,026
	versch. Kolonien	$-0,042 \pm 0,301$	350	$-0,006 \pm 0,013$	0,032
M/W-Paare	gleiche Kolonien	$0{,}080\pm0{,}353$	82	$-0,041 \pm 0,054$	0,012
	versch. Kolonien	$-0,063 \pm 0,349$	462	$-0,041 \pm 0,010$	0,014

Eine Untersuchung der Verwandtschaftsklassen (*R*-Wert-Intervalle der Länge 0,2) sollte Aufschluss darüber geben, welche dieser Klassen zu den hoch signifikanten Ergebnissen beigetragen haben (siehe Abb. 26). Es zeigte sich, dass in El Alamo in den Verwandtschaftsklassen ab R > 0,6 mehr (sub)adulte Paare gleicher Kolonien vorhanden waren. In Los Maitenes lag in allen Klassen ab R > 0,2 ein Überschuss an Paaren gleicher Kolonien vor, wobei die Gruppen mit weiblichen Paaren und Paaren unterschiedlichen Geschlechts weniger starke Schwankungen zeigten als die Gruppe männlicher Paare. In beiden Populationen gab es Defizite bei den negativen *R*-Wert-Klassen (größerer Anteil an Paaren unterschiedlicher Kolonien im Vergleich mit Paaren gleicher Kolonien). Insgesamt zeigt das Ergebnis, dass viele Verwandtschaftsklassen zu den signifikanten Ergebnissen beim Vergleich zwischen beobachteten und simulierten *R*-Werten geführt haben.

Betrachtet man die einzelnen Kolonien in den jeweiligen Populationen gesondert, so zeigte sich bei 8 von 8 Kolonien, dass die Weibchen innerhalb einer Kolonie stärker miteinander verwandt waren als sie es zu Weibchen anderer Kolonien waren. Für Männchen war dies in 7 von 8 und für Paare unterschiedlichen Geschlechts in 8 von 11 Kolonien gegeben.



Los Maitenes



Abb. 26: Häufigkeitsdifferentiale der *R*-Wert-Klassen. Für jedes der betrachteten *R*-Wert-Intervalle (Länge 0,2) wurde in den einzelnen Kategorien der prozentuale Anteil der Coruros verschiedener Kolonien von dem prozentualen Anteil der Coruros innerhalb der Kolonien subtrahiert. Ein Balken oberhalb der Nulllinie repräsentiert demnach einen Überschuss und unterhalb der Linie ein Defizit an Coruros innerhalb der Kolonie im Vergleich zu Coruros verschiedener Kolonien.

## Verwandtschaftliche Beziehung der Individuen innerhalb einer Kolonie

Die mithilfe von CERVUS ermittelten Zuordnungen von Nachkommen zu potentiellen Eltern erlaubten, für insgesamt 6 komplett gefangene Kolonien (El Alamo: Ant7, Ant8, Jose; Los Maitenes: LM1, LM3, LM11) Stammbäume zu erstellen. Für Kolonie Juan (8 Tiere) aus El Alamo, die ebenfalls komplett gefangen wurde, konnten aufgrund der Ähnlichkeit der elterlichen Genotypen keine Zuweisungen erfolgen. In der nachfolgenden Box sind die benutzten Symbole und Details zu den Stammbäumen erläutert.

#### Box: Erläuterungen zu den Stammbäumen

Alle Männchen sind durch Rechtecke gekennzeichnet (reproduktive Männchen: blau), Weibchen durch Ovale. Die Nummern der Tiere entsprechen der Fangreihenfolge. Das Alter der Tiere wurde anhand der Gewichte geschätzt (siehe auch Kapitel 6). Föten sind nur dann einzeln aufgeführt und in der Vaterschaftsanalyse berücksichtigt worden, sofern amplifizierbare DNA vorhanden war. Embryonen, Föten und Neugeborene für die keine Genotypen vorlagen, wurden mit ihren Müttern verbunden (rote Verbindungslinie). Zuordnungen, die aus verschiedenen Gründen fraglich erschienen, sind durch gestrichelte Linien gekennzeichnet. Für alle Nachkommen sind die Signifikanzniveaus für die väterliche und mütterliche Zuordnung angegeben, wobei \* strikte Signifikanz (95 %) und + "gemilderte" (*relaxed*) Signifikanz (80 %) bedeuten (vgl. Marshall *et al.*, 1998). Zuordnungen, die nur auf positiven *LOD-scores* beruhten, ansonsten aber nicht signifikant waren, sind durch - markiert. Das Signifikanzniveau der väterlichen Zuordnung steht an erster, das der mütterlichen Zuordnung (durch / getrennt) an zweiter Stelle (Bsp.: \*/+ bedeutet Vater strikt signifikant, Mutter *relaxed* signifikant). Tiere, denen kein Elternteil zugewiesen werden konnte, sind gesondert aufgeführt.

Kolonien der Population El Alamo Stammbaum Ant7



Kolonie Ant7 war mit vier Tieren die kleinste komplett gefangene Familie, so dass eine klare Zuordnung möglich war. Die beiden Adulten wurden als Eltern der Nachkommen eines Wurfes sowie der drei Föten des Weibchens 036 strikt signifikant zugewiesen. Dies ist die einzige Kolonie bei der auch für die Föten amplifizierbares Material vorlag. Der Verwandtschaftsgrad zwischen den reproduktiven Tieren betrug R = 0,36.



#### Stammbaum Ant8

Das einzige adulte Männchen dieser Kolonie ist mit großer Wahrscheinlichkeit Vater aller subadulten und juvenilen Tiere. Alle Weibchen trugen Föten oder hatten Plazentalnarben, die auf kürzlich erfolgte Geburten hinwiesen. In dem einzigen im Gangsystem vorhandenen – und somit vermutlich gemeinsam genutzten – Nest wurden fünf Neugeborene mit geschlossenen Augen gefunden, die einem oder beiden Weibchen 011 und 014 aufgrund "frischer" Plazentalnarben zugeordnet werden können. Die Zuweisungen der adulten Weibchen waren bis auf eine Ausnahme nicht signifikant. Dies ist auch der Grund, weshalb ich auf die Verwandtschaftsgrade zwischen den vermutlich reproduktiven Tieren dieser Kolonie nicht näher eingehe.

## Stammbaum Jose (siehe Seite 98)

In Kolonie Jose, der größten komplett gefangenen Kolonie in El Alamo, waren vermutlich mindestens zwei adulte Männchen und fünf adulte Weibchen an der Reproduktion beteiligt. Von den Weibchen waren jedoch nur noch vier in der Kolonie vorhanden: Keines der adulten Weibchen zeigte Anzeichen einer kürzlich erfolgten Geburt, so dass die drei in

# Stammbaum Jose



Tiere ohne Zuweisung: adult 045w, 061w

subadult 055m

juvenil 052m, 056m, 059w, 060w

einem Nest gefundenen Neugeborenen lediglich dem Männchen 048 als potentiellem Vater zugeordnet werden konnten. Es ist fraglich, ob das adulte Männchen 041 wie im Stammbaum dargestellt, tatsächlich mit Weibchen 046 einen Nachkommen hatte. Wenn dem so wäre, basierte der Wurf mit den Tieren 050 und 053 auf einer multiplen Vaterschaft. Es ist zu beachten, dass das Ergebnis nur gemildert signifikant ist. Des Weiteren ist die Beziehung zwischen Männchen 048 und Weibchen 047 zweifelhaft, da der Verwandtschaftsgrad zwischen diesen Tieren sehr hoch ist (R = 0,69) und damit nicht ausgeschlossen werden kann, dass es sich um Vollgeschwister handelt (siehe auch Diskussion). Zwischen den übrigen reproduktiven Tieren betrug der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad  $\overline{R} = -0,02$  (n = 3).

# Kolonien der Population Los Maitenes





Tiere ohne Zuweisung: adult 074 w

Auch in Kolonie LM1 ist ähnlich wie in Kolonie Ant8 aus El Alamo das einzige adulte Männchen (070m) Vater aller (sub)adulten und juvenilen Tiere. Es wurden zwei adulte Weibchen (073w und 082w) als Mütter zugewiesen. Während der Großteil der Nachkommen auf das Paar 070-082 zurückgeht, haben 070-073 nur einen gemeinsamen Nachkommen. Zwei weitere adulte Weibchen wurden 073w zugeordnet, wobei der Vater für diese Tiere nicht ermittelt werden konnte. Alle Zuweisungen waren signifikant. Der Verwandtschaftsgrad betrug R = -0,025 zwischen 073 und 070 bzw. R = 0,354 zwischen 082 und 070.

juvenil 072m

#### Stammbaum LM3



In Kolonie LM3 konnten alle Familienmitglieder eindeutig zugeordnet werden. Die als (sub)adult gekennzeichneten Männchen 086 und 097 hatten nahezu das durchschnittliche Adultgewicht (80 g) erreicht. Das reproduktive Paar hatte einen Verwandtschaftsgrad von R = -0.54.

# Stammbaum LM11 (siehe Seite 101)

Die Zuordnungen innerhalb der Kolonie LM11 erwiesen sich als äußerst schwierig, da in dieser sehr großen Gruppe von insgesamt 32 Tieren vier Tiere versehentlich entwischten. Dadurch bedingt konnten sieben Tiere gar nicht zugeordnet werden und eine Vielzahl der Zuweisungen war nur *relaxed* signifikant. Unter den vier entwischten Tieren befand sich u. a. ein adultes Männchen, das vermutlich auch reproduktiv war, da den Nachkommen von drei Weibchen kein Vater zugeordnet werden konnte. Das Männchen 121 schien als potentieller Vater für eine Vielzahl von Tieren unterschiedlicher Altersklassen in Frage zu kommen, die sich aus Paarungen mit mindestens sechs Weibchen ergaben. Der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zwischen den reproduktiven Weibchen und Männchen 121 betrug  $\overline{R} = 0,19$ .

# Stammbaum LM11



Tiere ohne Zuweisung: adult 092m

subadult 115m, 120w

juvenil 098w, 103m, 105m, 106w

Ergänzungen zu Kolonie LM11:



#### 8.4 Diskussion

## Interpretation der Verwandtschaftsgrade (R-Werte)

Das Bestreben, zwei Individuen einen Verwandtschaftsgrad zuzuordnen, geht auf die Arbeiten Hamiltons (1964*a*,*b*) zurück, bei denen der Nutzen altruistischen Verhaltens für den Altruisten im Rahmen der indirekten Fitness ermittelt werden soll. Der Theorie nach sollte ein Verwandtschaftsgrad von r = 0.5 Verwandte ersten Grades (Nachkommen, Vollgeschwister), r = 0.25 Verwandte zweiten Grades (Enkel, Halbgeschwister) usw. anzeigen. Ein Verwandtschaftsgrad nahe Null indiziert unverwandte Individuen. Wie ist nun der Zusammenhang zwischen theoretischem und empirischem Verwandtschaftsgrad? Theoretisch sollte sich bei Arten ohne Inzucht bei der Untersuchung einer infiniten Anzahl an Loci mittels molekulargenetischen Markern eine Annäherung der beiden Werte ergeben, d. h. R konvergiert gegen r für  $n \rightarrow \infty$  (mit n: Anzahl der Loci). Da aber bei molekulargenetischen Studien nur ein winziger Teil des Genoms untersucht werden kann, sollte für jede neue Studie eine Kalibrierung vorgenommen werden. Das bedeutet, dass die *R*-Werte für einige Individuen mit bekannten Verwandtschaftsverhältnissen vorab bestimmt werden, um diese dann mit den R-Werten aus unbekannten Verwandtschaftsbeziehungen vergleichen zu können. Bei Freilandarbeiten kann innerhalb einer Population nur die Beziehung der Embryonen/Föten zu ihren Müttern als bekannt vorausgesetzt werden. Bereits die Relation der Ungeborenen untereinander ist fraglich, da unklar ist, ob es sich um Vollgeschwister oder – im Falle multipler Vaterschaften (superfecundatio) - um Halbgeschwister handelt. Da in meiner Studie lediglich die Föten eines Weibchens amplifizierbares Material lieferten, war eine Kalibrierung nicht möglich. Der Mittelwert über die R-Werte aller Individuen kann aber als Maß für nichtverwandte Tiere angenommen werden.

Bei den Vergleichen zwischen den Kolonien einer Population zeigte sich, dass der durchschnittliche Verwandtschaftsgrad zwischen zwei Kolonien aus El Alamo ( $\overline{R} = 0,199$ ) wesentlich höher war als für zwei Kolonien aus Los Maitenes ( $\overline{R} = -0,008$ ). Dies hängt sicherlich mit dem geringen Polymorphiegrad der Population El Alamo zusammen (vgl. Kapitel 7), was zur Folge hat, dass die Marker für El Alamo nicht so hoch auflösend sind wie für Los Maitenes. Bei der nachfolgenden Diskussion – insbesondere bei den Stammbäumen – ist dieser Punkt stets zu berücksichtigen.

#### Vergleiche zwischen Kolonien

Die Korrelation zwischen dem Verwandtschaftsgrad und der geographischen Entfernung zwischen Kolonien war zumindest für Los Maitenes signifikant (p < 0.05). Für El Alamo lag die Irrtumswahrscheinlichkeit nur knapp über dem 5%-Level, so dass die Untersuchung einer größeren Anzahl an Kolonien möglicherweise zu einem signifikanten Ergebnis führen könnte. Die nachgewiesenen Tendenzen bedeuten, dass näher verwandte Kolonien dichter beieinander siedeln. Möglicherweise gründen Coruros neue Kolonien bevorzugt in der Nähe der elterlichen Kolonien (oder erweitern lediglich das elterliche Gangsystem). Negative Korrelationen zwischen Verwandtschaftsgrad und geographischer Entfernung wurden auch bei *Clethrionomys rufocanus* (Ishibashi *et al.*, 1997) und *Crocidura russula* (Favre *et al.*, 1997) mit molekulargenetischen Methoden nachgewiesen. Bei umfangreicherem Datenmaterial könnten auch für Männchen und Weibchen gesonderte Überprüfungen vorgenommen werden, um zu bestimmen, ob die aufgezeigte Korrelation geschlechtsspezifisch bedingt ist.

## Vergleiche zwischen Paaren (sub)adulter Tiere

Für die paarweisen Vergleiche der *R*-Werte zwischen (sub)adulten Tieren verschiedener Kolonien waren die Computersimulationen erforderlich, da nicht-parametrische Tests (wie z. B. Mann-Whitney *U*-Test) aufgrund der statistischen Abhängigkeit der Proben nicht angewendet werden können (Andrea Taylor, Macquarie University, Sydney, pers. Mitteilung, vgl. auch Taylor *et al.*, 1997). Für die spezielle Problematik, die Koloniezugehörigkeit zu simulieren, erwies sich ein selbstgeschriebenes Computerprogramm am geeignetsten.

Die Vergleiche belegten eindeutig, dass (sub)adulte Tiere innerhalb der Kolonie stärker miteinander verwandt sind als (Sub)adulte verschiedener Kolonien. Dies galt für alle drei Kategorien (Weibchen-Weibchen-Paare, Männchen-Männchen-Paare und Männchen-Weibchen-Paare) und ist ein starkes Indiz dafür, dass es auch in natürlichen Coruro-Kolonien zu einer Überlappung mehrerer Generationen kommt. Jungtiere bzw. (Sub)adulte scheinen also verzögert oder gar nicht abzuwandern.

#### Elternschaftsnachweise

Die Zuweisung von Nachkommen zu potentiellen Elternkandidaten aufgrund von *log-likelihood* Quotienten wurde bereits in früheren Studien häufig durchgeführt, wobei die von Thompson (1976) entwickelte Formel oftmals Anwendung fand (z. B. Meagher, 1986). Das von Marshall *et al.* (1998) entwickelte Computerprogramm CERVUS basiert ebenfalls auf dieser Formel, ist jedoch insofern erweitert worden, als nunmehr eine Fehlerquote, die bei genetischen Analysen unumgänglich ist, berücksichtigt wird. Außerdem ist CERVUS das erste Programm in diesem Kontext, das auch die Signifikanzniveaus zu den jeweiligen Zuweisun-

gen berechnet. In der vorliegenden Studie wurden auch Zuordnungen gemilderter Signifikanz (80 %) berücksichtigt. Dass Aussagen auch aufgrund niedrigerer Signifikanzniveaus durchaus berechtigt sind, wurde von Coltman *et al.* (1998)) ausführlich erläutert. Trotz der als positiv zu bewertenden Einführung von Signifikanzniveaus, sollten die Zuordnungen dennoch kritisch reflektiert werden: Wenn ein hoher Verwandtschaftsgrad zwischen dem vermeintlich reproduktiven Paar vorliegt, könnte es sich auch um Geschwister oder eine Eltern-Kind-Beziehung handeln. Die diesem Paar aufgrund der genetischen Ähnlichkeit fälschlicherweise zugeordneten Kinder sind dann möglicherweise in Wirklichkeit ebenfalls Geschwister des "Paars". Da die theoretischen *r*-Werte für solche Beziehungen identisch sind, kann das Computerprogramm eine derartige Unterscheidung nicht vornehmen.

Bislang wurden Stammbäume von Familien oder Kolonien freilebender Säugetiere mithilfe von genetischen Markern nur für arktische Grizzlybären (*Ursus arctos*; Craighead *et al.*, 1995), australische Kaninchen-Nasenbeutler (*Macrotis lagotis*, Moritz *et al.*, 1997) und Wombats (*Lasiorhinus krefftii*; Taylor *et al.*, 1997) erstellt. Die meisten der genannten Autoren betonten, dass es sich nur um einen Versuch handelt, die Familienbeziehungen aufzudecken, da die Methode der Elternzuweisung noch immer relativ unsicher ist. Auch die in dieser Studie erstellten Stammbäume sollten aufgrund der oben geschilderten Problematik unter Vorbehalt angesehen werden.

#### Paarungssystem

Die Analysen der Verwandtschaftsstrukturen innerhalb von *Spalacopus*-Kolonien zeigten, dass in Gruppen mit nur einem adulten Männchen, dieses auch der Vater fast aller Nachkommen (Föten, Neugeborene, Juvenile, Subadulte) war. Auch in *Multi male*-Gruppen blieb die reproduktive Aktivität meist auf ein Männchen beschränkt. Ob dieses System auf einer Gruppenhierarchie basiert, bei der das reproduktive Männchen andere adulte Männchen unterdrückt, bleibt zu überprüfen. Da in fast allen Fällen mehr als ein adultes Weibchen reproduktiv war, ist ein polygynes Paarungssystem (im Extremfall als Harem) bei *Spalacopus cyanus* nachgewiesen.

Der Entstehung eines polygynen (und zugleich monoandrischen) Paarungssystems könnten folgende proximate Mechanismen zugrunde liegen: 1. Ein Männchen monopolisiert die Weibchen durch die Unterdrückung der anderen adulten Männchen (Unterdrückung durch Dominanz), 2. Die Weibchen präferieren aufgrund von bestimmten Eigenschaften dieses Männchen ("Damenwahl"), 3. Aufgrund von Inzuchtvermeidung kommen manche Männchen nicht als Partner in Frage. Welche der genannten Gründe bei Coruros eine Rolle spielen könnten, wird im Folgenden kurz diskutiert. Gegen eine Unterdrückung durch Dominanz spricht, dass keine Anzeichen von agonistischen Auseinandersetzungen oder Spuren von Kampfverletzungen bei den Männchen zu erkennen waren. Auch die Tatsache, dass kein Geschlechtsdimorphismus in der Körpergröße vorhanden ist, deutet darauf hin, dass es keinen Selektionsdruck hierfür gibt und damit keine auf Stärke beruhende Dominanz. Außerdem sollte man auch dann einige Paarungen zwischen subdominanten Tieren (Geschwistern) oder zwischen dem dominanten Männchen und den Töchtern erwarten. Dies ist weder im Labor noch im Freiland der Fall.

Für die "Damenwahl" spricht die Tatsache, dass die Weibchen in Paarungsexperimenten (siehe Kapitel 6) sehr wählerisch waren. Dies sind jedoch unnatürliche Situationen, bei denen die Wahl durch die relativ geringe Anzahl an zur Verfügung stehenden Männchen im Labor beschränkt war. Es ist jedoch möglich, dass die Weibchen tatsächlich das am wenigsten verwandte Männchen (z. B. solche mit komplementärem MHC (*major histocompatibility complex*)) auswählen. Damit würde es sich im Prinzip um die Unterscheidung zwischen fremd *versus* verwandt und somit um Punkt 3 handeln.

Die Inzestvermeidung kommt als "sparsamste" Erklärung der empirischen Daten aus der Zuchtpraxis am ehesten in Frage: Geschwistergruppen pflanzen sich nicht fort und in jedem Käfig ist nur ein Paar reproduktiv. Auch die Beobachtungen aus dem Freiland sind konsistent mit den im Labor gesammelten Ergebnissen.

#### Verzögertes Abwandern

Wie wir sowohl anhand der paarweisen Vergleiche (sub)adulter Tiere als auch der Analyse der Stammbäume sehen konnten, scheinen juvenile und subadulte Tiere beider Geschlechter philopatrisch zu sein. Die ultimaten Gründe für ein verzögertes Abwandern sind vielfach diskutiert worden, wobei die Hypothesen von Studien an Vögeln abgeleitet wurden: Während einige Autoren das verzögerte Abwandern als Folge ökologischer Zwänge ansehen (z. B. Mangel an Paarungspartnern oder geeigneten Habitaten, geringe Wahrscheinlichkeit des erfolgreichen Abwanderns), stellen andere den Nutzen durch die Philopatrie in den Vordergrund (z. B. Zunahme der indirekten Fitness, Erwerb elterlicher Fähigkeiten, Übernahme des elterlichen Reviers) (vgl. Reviewartikel von Emlen, 1994; Jennions & Macdonald, 1994). Für viele Befürworter der einen wie auch der anderen Hypothese scheinen die beiden Kategorien gegensätzlich zu sein, doch König *et al.* (1992) konnten zeigen, dass beide Ansätze miteinander vereinbar sind. In dem von ihnen entwickelten *Delayed-dispersal threshold model* benutzten sie einen graphischen Ansatz, der das Wechselspiel von Nutzen durch Philopatrie und Zwängen durch limitierende Fortpflanzungsgelegenheiten zur Erhaltung des verzögerten Abwanderns demonstriert. Nach Emlen (1994) führten im Verlauf der Evolution stark einschränkende Gelegenheiten einer erfolgreichen frühen Reproduktion, gekoppelt mit einer geringen Fitness bei frühem Abwandern zu dem Verbleib der Jungtiere bei ihren Eltern. Nachdem Familien einmal etabliert waren, kam es erst sekundär zu dem Nutzen durch Philopatrie (Emlen, 1994).

Für junge Coruros sind sowohl Vorteile durch den Verbleib in der elterlichen Kolonie als auch ökologische Zwänge zu nennen, die die Philopatrie fördern. Neben den oben bereits genannten ökologischen Faktoren seien auch die hohen Kosten der Etablierung eines Gangsystems zu erwähnen. Besonders für Jungtiere könnte das Graben neuer Gangsysteme eine Schwierigkeit darstellen, die zu dem Verbleib in der elterlichen Kolonie führt. Zu beachten ist aber, dass auch subterrane, solitär lebende Arten von den gleichen ökologischen Zwängen betroffen sind und dass deren Jungtiere dennoch abwandern. Überdies herrschen zumindest in El Alamo derart günstige Bedingungen (gleichmäßige Verteilung der Knollen im Boden, relativ leichte Bearbeitbarkeit des Bodens zu bestimmten Jahreszeiten), dass ein Abwanderungsverhalten zu erwarten ist. Dass aber auch dort große Gruppen vorkommen, stützt die Annahme, dass die Philopatrie nicht nur durch ökologische Faktoren erklärt werden kann (siehe auch Kapitel 2, *Aridity-food-distribution-hypothesis*).

Freilandfunde einzelner Männchen (siehe Kapitel 6) sprechen dafür, dass Männchen eher als Weibchen abwandern. Eine höhere Abwanderungsrate der Männchen ist die Regel bei Säugetieren (Greenwood, 1980), doch es bleibt für *Spalacopus* offen, ob die Männchen freiwillig abwandern oder von einem oder mehreren Männchen aus der Heimatkolonie verjagt werden.

Des Weiteren stellt sich die Frage, warum nicht alle subdominanten Männchen abwandern? Möglicherweise verbleiben diese Männchen in der Kolonie, da dadurch zumindest eine geringe Chance besteht, in der Kolonie zur Fortpflanzung zu kommen und so die direkten Fitnessgewinne zu erhöhen (siehe Stammbaum Jose).

## Kooperative Brutpflege

Dass juvenile Tiere verzögert oder gar nicht abwandern, macht aus evolutionsbiologischer Sicht nur dann Sinn, wenn diese Tiere in der elterlichen Kolonie die Rolle von Helfern übernehmen, da dies eine evolutionär stabile Strategie darstellt (Burda, 1999). In diesem Fall kann auch von kooperativer Brutpflege gesprochen werden, die von Jennions & Macdonald (1994) wie folgt definiert wird: Kooperative Brutpflege liegt dann vor, wenn mehr als ein Paar Individuen bei der Aufzucht von Jungtieren hilft oder dem reproduktiven Paar assistiert. Die Stammbaumanalysen zeigen, dass es sich bei den juvenilen und subadulten Tieren einer Kolonie meist um Halb- oder Vollgeschwister handelt, so dass durch die Hilfe der indirekte Fitnessgewinn erhöht wird.

#### Verwandtschaftsgrad zwischen reproduktiven Tieren

Dem Verwandtschaftsgrad nach zu urteilen, sind die reproduktiven Tiere vermutlich nicht miteinander verwandt, obwohl große Schwankungen vorhanden waren. Zu beachten ist dabei, dass in El Alamo durchweg höhere *R*-Werte vorlagen, was aber sehr wahrscheinlich mit dem eingangs diskutierten geringen Polymorphiegrad zusammenhängt. So lag beispielsweise der *R*-Wert für das reproduktive Paar in der Kolonie Ant7 bei 0,36, was normalerweise auf eine Verwandtschaft zweiten Grades hinweist. In der Population El Alamo ist dieser Wert jedoch als gering einzustufen.

# Offene Fragen

Über die Frage, wie es zur Entstehung neuer Kolonien kommt, kann nur spekuliert werden. In Anlehnung an die Forschungsergebnisse über afrikanische Grau- und Nacktmulle, seien die folgenden Möglichkeiten aufgezählt: 1. Nach dem Tod des reproduktiven Männchens übernimmt ein subdominantes Tier dessen Status, 2. Teile der Gruppe sondern sich ab (*Fission*) und gründen eine neue Kolonie (induzierte Abwanderung), 3. Männchen fremder Kolonien übernehmen die reproduktiven Weibchen und verjagen die bisherigen (dominanten) Männchen, 4. Nicht-verwandte Tiere unterschiedlichen Geschlechts (aus aus benachbarten Gangsystemen) treffen beim Graben aufeinander und etablieren eine neue Kolonie.

Des Weiteren stellt sich die Frage, wie es zur Monopolisierung der Weibchengruppe durch ein fremdes Männchen kommt? Hierzu könnte man testen, wie sich die reproduktiven und nichtreproduktiven Weibchen und die nichtreproduktiven Männchen gegenüber einem Eindringling (= fremdes adultes Männchen) verhalten, wenn der Partner (bzw. Vater) noch in der Familie lebt oder wenn er entfernt wurde.

Auch die Mechanismen der Erkennung von Verwandten und Koloniemitgliedern (olfaktorisch, akustisch, etc.) sollen in künftigen Studien noch erforscht werden.

# 9. Zusammenfassung und Ausblick

Mit der vorliegenden Arbeit wurden diverse Aspekte der Biologie von chilenischen Coruros (*Spalacopus cyanus*) präsentiert, wobei die subterrane Lebensweise und die Sozialität der Tiere stets im Mittelpunkt der Studien standen. Als Grundlagen dienten die siebenmonatige Freilandstudie an zwei Lokalitäten in Chile (El Alamo und Los Maitenes) sowie verschiedene Untersuchungen im Labor.

Ausgrabungen von Gangsystemen, Beobachtungen der Oberflächenaktivität im Labor und im Freiland und ein sehr geringer Anteil von Coruro-Schädeln in Eulengewöllen in El Alamo lassen darauf schließen, dass *Spalacopus* als subterran zu klassifizieren ist und damit ein interessantes Objekt für das Studium der globalen Konvergenz subterraner Säugetiere darstellt.

Die Untersuchungen zur Aktivität und zum Sauerstoffverbrauch zeigten, dass Coruros überwiegend nachts aktiv sind, wobei die Tiere ein durch Licht trainiertes inneres circadianes Programm ihrer Verhaltensmuster benutzen.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen auch die enorm langen, nicht-linearen Strukturen der Gangsysteme sowie die sehr großen Vorräte von Geophyten-Knollen, deren adaptive Bedeutung noch weiterer Forschung bedarf. Das gelegentliche kurze Erscheinen an der Oberfläche wurde sowohl im Freiland als auch im Labor dokumentiert. Neben der Futtersuche (zumindest in Los Maitenes) ist über die Funktion der Oberflächenaktivität nichts bekannt. Eine mögliche Erklärung, die in künftigen Untersuchungen überprüft werden sollte, wäre, dass die direkte Lichteinwirkung für den Vitamin-D Stoffwechsel (anders als bei Bathyergiden) notwendig ist, wobei die schwarze Farbe des Fells der bestmöglichen Absorption der Sonnenstrahlung dienen könnte.

Die einzigartige Vokalisation der Coruros bietet ihnen sowohl ober- als auch unterirdisch eine ideale Basis zur Kommunikation. Die physikalischen Eigenschaften des Trillers unterstützen die Aussagen über die gelegentliche Oberflächenaktivität der Tiere.

Häufigere Oberflächenaktivität der Tiere in Los Maitenes als in El Alamo, hängt vermutlich mit dem Fehlen unterirdischer Futterquellen in dieser Lokalität zusammen. Auch die sonstigen Unterschiede zwischen den beiden Populationen sind sehr interessant: So konnte bei den Untersuchungen zur Populationsgenetik mit großer Wahrscheinlichkeit ein sog. *Bottleneck*-Effekt festgestellt werden, der durch eine Abtrennung der Population El Alamo entstand, was zu einer bedeutenden Reduzierung der Standard-Diversitäts-Indizes führte.
Die Analyse der Koloniefeinstrukturen mithilfe von Mikrosatelliten zeigte mit anderen Beobachtungen zusammen, dass Coruros über ein polygynes Paarungssystem verfügen. Durch das verzögerte Abwandern kommt es zur Überlappung mehrerer Generationen und die Laborbeobachtungen weisen darauf hin, dass kooperative Brutpflege bei Coruros ein allgemeines Merkmal ist. Die Entwicklung weiterer Mikrosatelliten für *Spalacopus* würde helfen, die noch ungewissen Beziehungen (bzw. die nicht-signifikanten Zuweisungen) innerhalb der Kolonien - insbesondere innerhalb der Population El Alamo – aufzudecken. Allerdings ist bislang nicht klar, wie es zur Entstehung neuer Kolonien kommt und wie die Struktur erhalten wird (z. B. ob es innerhalb der Gruppe eine Dominanzhierarchie gibt). Langfristige video- und computerunterstützte Beobachtungen und Verhaltensanalysen werden benötigt, um diese und weitere Fragen noch zu beantworten.

Die Evolution und adaptive Bedeutung des Sozialverhaltens subterraner Säugetiere bleibt ein spannendes Thema, wobei die vorliegende Arbeit für die von einigen Wissenschaftlern vertretene Hypothese *Aridity-food-distribution* (AFDH) keine Unterstützung lieferte. Vielmehr sprechen die Parameter der Reproduktionsbiologie (langsame Entwicklung und Wachstum) für die Hypothese, dass die Sozialität durch phylogenetische Zwänge bedingt ist. Das Studium anderer südamerikanischer Octodontiden (insbesondere des subterran lebenden *Pithanotomys* (= *Aconaemys*) und verschiedener Arten von *Ctenomys*) ist notwendig, um Vergleiche zu den hier vorliegenden Ergebnissen ziehen zu können. Interessant sind in diesem Zusammenhang sicherlich auch die Untersuchungen an *Ctenomys sociabilis*, bei dem ebenfalls ein polygynes Reproduktionssystem vermutet wird: Für diese Art sind Mikrosatellitenanalysen bereits in Vorbereitung (E. Lacey, Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley, persönliche Mitteilung).

### Literaturverzeichnis

- Agren, 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.
- Alexander, R. D. (1974): The evolution of social behavior. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 325-383.
- Alexander, R. D.; Noonan, K. M. & Crespi, B. J. (1991): The evolution of eusociality. In *The biology of naked mole-rats* (P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey
- Allen, P. J.; Amos, W.; Pomeroy, P. P. & Twiss, S. D. (1995): Microsatellite variation in grey seals (*Halichoerus grypus*) shows evidence of genetic differentiation between two British breeding colonies. *Mol. Ecol.* 4: 653-662.
- Amos, W.; Twiss, S.; Pomeroy, P. P. & Anderson, S. S. (1993): Male mating success and paternity in the grey seal, *Halichoerus grypus*: a study using DNA fingerprinting. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 252: 199-207.
- Andersen, D. C. (1988): Tunnel-construction methods and foraging path of a fossorial herbivore, *Geomys bursarius*. J. Mammal. 69: 565-582.
- Antinuchi, C. D. & Busch, C. (1992): Burrow structure in the subterranean rodent *Ctenomys talarum*. *Z. Säugetierk*. 57: 163-168.
- Araya, B. & Millie, G. (1986): *Guía de campo de las aves de Chile*. Vol. 7, Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Aschoff, J. (1981): Handbook of Behavioral Neurobiology, Vol. 4, Biological Rhythms. Plenum, New York.
- Bancroft, D. R.; Pemperton, J. M. & King, P. (1995): Extensive protein and microsatellite variability in an isolated, cyclic ungulate population. *Heredity*. 74: 36-336.
- Batschelet, E. (1981): Circular statistics in biology. Academic Press London, London.
- Beckmann, J. S. & Weber, J. L. (1992): Survey of human and rat microsatellites. *Genomics*. 12: 627-631.
- Begall, S. (1997): The application of the Gompertz model to describe body growth. *Growth, Dev. & Aging.* 61: 61-67.
- Begall, S. & Burda, H. (1998): Reproductive characteristics and growth rate in the eusocial Zambian common mole-rat (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). Z. Säugetierk. 63: 297-306.

- Begall, S.; Burda, H. & Gallardo, M. H. (1999): Reproduction, postnatal development and growth of social coruros, *Spalacopus cyanus* (Octodontidae, Rodentia) from Chile. *J. Mammal.* 80: 210-217.
- Bennett, N. C. (1992): The locomotory activity patterns of a functionally complete colony of *Cryptomys hottentotus hottentotus* (Rodentia: Bathyergidae). J. Zool., Lond. 228: 435-445.
- Bennett, N. C. & Jarvis J. U. M. (1988): The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat, *Cryptomys damarensis* (Rodentia, Bathyergidae). *J. Mammal.* 69: 293-302.
- Bennett, N. C.; Jarvis, J. U. M.; Aguilar, G. H. & McDaid, E. J. (1991): Growth and development in six species of African mole-rats (Rodentia: Bathyergidae). J. Zool., Lond., 225: 13-26.
- Ben-Shlomo, R.; Ritte, U. & Nevo, E. (1995): Activity pattern and rhythm in the subterranean mole rat superspecies *Spalax ehrenbergi. Behav. Gen.* 25: 239-245.
- Blouin, M. S.; Parsons, M.; Lacaille, V. & Lotz, S. (1996): Use of microsatellite loci to classify individuals by relatedness. *Mol. Ecol.* 5: 393-401.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. (1998): *Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Braude, S. (1991): *The behavior and demographics of the naked mole-rat, Heterocephalus glaber*. Dissertation. University of Michigan, Ann Arbor.
- Brett, R. A. (1986): *The ecology and behavior of the naked mole-rat (Heterocephalus glaber Rüppell) (Rodentia: Bathyergidae)*. Dissertation. University of London.
- Brett, R. A. (1991): The ecology of naked mole-rat colonies: burrowing, food, and limiting factors. In *The biology of the naked mole-rat*. (P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Bruford, M. W. & Wayne, R. K. (1993): Microsatellites and their application to population genetic studies. *Curr. Opin. Gen. Dev.* 3: 939-943.
- Bunn, D. S. (1972): Regular daylight hunting by barn owls. British Birds. 65: 26-30.
- Burda, H. (1989*a*): Relationships among rodent taxa as indicated by reproductive biology. *Z. zool. Syst. Evol.forsch.* 27: 49-57.
- Burda, H. (1989b): Reproductive biology (behaviour, breeding, and postnatal development) in subterranean mole-rats, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). Z. Säugetierk. 54: 360-376.

- Burda, H. (1990): Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats. Z. zool. Syst. Evol.forsch. 28: 26-39.
- Burda, H. (1995): Individual recognition and incest avoidance in eusocial common mole-rats rather than reproductive suppression by parents. *Experientia*. 51: 411-413.
- Burda, H. (1999): Syndrome of eusociality in African subterranean mole-rats (Bathyergidae, Rodentia), its diagnosis and aetiology. In *Evolutionary theory and processes: modern perspectives, Papers in honour of Eviatar Nevo* (S. P. Wasser, Ed.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Burda, H.; Bruns, V. & Müller, M. (1990a): Sensory adaptations in subterranean mammals. In *Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels* (E. Nevo, & O. A. Reig, Eds.). Alan R. Liss, Inc., New York.
- Burda, H.; Marhold, S.; Westenberger, T.; Wiltschko, R. & Wiltschko, W. (1990b): Magnetic compass orientation in the subterranean rodent *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Experientia.* 46: 528-530.
- Camín, S. (1999): Mating behaviour of *Ctenomys mendocinus* (Rodentia, Ctenomyidae). Z. *Säugetierk*. 64: 230-238.
- Coltman, D. W.; Bowen, W. D. & Wright, J. M. (1998): Male mating success in an aquatically mating pinniped, the harbour seal (*Phoca vitulina*), assessed by microsatel-lite DNA markers. *Mol. Ecol.* 7: 627-638.
- Contreras, L. C. (1986): Bioenergetics and distribution of fossorial *Spalacopus cyanus* (Rodentia): Thermal stress, or cost of burrowing? *Physiol. Zool.* 59: 20-28.
- Contreras, L. C. & Gutiérrez, J. R. (1991): Effects of the subterranean herbivorous rodent *Spalacopus cyanus* on herbaceous vegetation in arid coastal Chile. *Oecologia*. 87: 106-109.
- Contreras, L. C.; Gutiérrez, J. R.; Valverde, V. & Cox, G. W. (1993): Ecological relevance of subterranean herbivorous rodents in semiarid coastal Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 66: 357-368.
- Craighead, L.; Paetkau, D.; Reynolds, H. V.; Vyse, E. R. & Strobeck, C. (1995): Microsatellite analysis of paternity and reproduction in Arctic grizzly bears. J. Heredity, 86: 255-261.
- Credner, S.; Burda, H. & Ludescher, F. (1997): Acoustic communication underground: vocalization charasteristics in subterranean social mole-rats (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). J. Comp. Physiol. A. 180: 245-255.

- Davies, K. & Jarvis, J. U. M. (1986): The burrow systems and burrowing dynamics of the mole-rats *Bathyergus suillus* and *Cryptomys hottentotus* in the fynbos of the southwestern Cape, South Africa. J. Zool., Lond. 209: 125-147.
- Davis-Walton, J. & Sherman, P. W. (1994): Sleep arrhythmia in the eusocial naked mole-rat. *Naturwiss.* 81: 272-275.
- Dewsbury, D. A. (1972): Patterns of copulatory behavior in male mammals. *Quart. Rev. Biol.* 47: 1-33.
- Dinerstein, E. & McCracken, G. F. (1990): Endangered greater one-horned rhinoceros carry high levels of genetic variation. *Conserv. Biol.* 4: 417-422.
- Durán, J. C.; Cattan, P. E. & Yañez, J. L. (1987): Food habits of foxes (*Canis* sp.) in the Chilean national chinchilla reserve. *J. Mammal.* 68: 179-181.
- Du Toit, J. T.; Jarvis, J. U. M. & Louw, G. N. (1985): Nutrition and burrowing energetics of the Cape mole-rat *Georychus capensis*. *Oecologia*. 66: 81-87.
- Ebensperger, L. A. (1998): Sociality in rodents: the New World fossorial hystricognaths as study models. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 71: 65-77.
- Edwards, A.; Civitello, A.; Hammond, H. A. & Caskey, C. T. (1991): DNA typing and genetic mapping with trimeric and tetrameric tandem repeats. *Am. J. Hum. Genet.* 49: 746-756.
- Eisenberg, J. F. (1974): The function and motivational basis of hystricomorph vocalizations. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 34: 211-247.
- Ellegren, H.; Johannson, M.; Sandberg, K. & Andersson, L. (1992): Cloning of highly polymorphic microsatellites in the horse. *Anim. Gen.* 23: 133-142.
- Emlen, S. T. (1994): Benefits, constraints and the evolution of the family. TREE. 9: 282-285.
- Erdmann, O. (1999): Analyse von Eulengewöllen aus Chile. Examensarbeit. Lehramt Sek. II, FB9, Universität-GH Essen.
- Favre, L.; Balloux, F.; Goudet, J. & Perrin, N. (1997): Female-biased dispersal in the monogamous mammal *Crocidura russula*: evidence from field data and microsatellite patterns. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 264: 127-132.
- Flagstad, Q.; Roed, K.; Stacy, J. E. & Jakobsen, K. S. (1999): Reliable noninvasive genotyping based on excremental PCR of nuclear DNA purified with a magnetic bead protocol. *Mol. Ecol.* 8: 879-883.
- Frame, L.; Malcolm, J.; Frame, G. & Lawick, H. V. (1979): Social organization of African wild dogs (*Lycaon pictus*) on the Serengeti Plains, Tanzania, 1967-1978. *Z. Tierpsychol.* 50: 225-249.

- Gallardo, M. H. & Anrique, J. A. (1991). Populational parameters and burrow systems in *Ctenomys maulinus brunneus* (Rodentia, Ctenomyidae). *Medio Ambiente*. 11: 48-53.
- Gallardo, M. H.; Araneda, C. & Köhler, N. (1992): Genic divergence in *Spalacopus cyanus* (Rodentia, Octodontidae). Z. Säugetierk. 57: 231-237.
- Gallardo, M. H.; Bickham, J. W.; Honeycutt, R. L.; Ojeda, R. A. & Köhler, N. (1999): Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature*. 401: 341.
- Gallardo, M. H.; Köhler, N. & Araneda, C. (1995): Bottleneck effects in local populations of fossorial *Ctenomys* (Rodentia, Ctenomyidae) affected by vulcanism. *Heredity*. 74: 638-646.
- Genelly, R. E. (1965): Ecology of the common mole-rat (*Cryptomys hottentotus*) in Rhodesia. *J. Mammal.* 46: 647-665.
- Gettinger, R. D. (1984): A field study of activity patterns of *Thomomys bottae*. J. Mammal. 65: 76-84.
- Goal, N. & Lee, T. M. (1996): Relationship of circadian activity and social behaviors to reentrainment rates in diurnal *Octodon degus* (Rodentia). *Physiol. Behav.* 59: 817-826.
- Goal, N. & Lee, T. M. (1997): Social cues modulate free-running circadian activity rhythms in the diurnal rodent, *Octodon degus. Am. J. Physiol.* 273: 797-805.
- Gockel, J.; Harr, B.; Schlötterer, C.; Arnold, W.; Gerlach, G. & Tautz, D. (1997): Isolation and characterization of microsatellite loci from *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Muridae) and *Clethrionomys glareolus* (Rodentia, Cricetidae). *Mol. Ecol.* 6: 597-599.
- Gompertz, B. (1825): On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new method of determining the value of life contingencies. *Phil. Trans. Roy. Soc.* 513-585.
- Goossens, B.; Waits, L. P. & Taberlet, P. (1998): Plucked hair samples as a source of DNA: reliability of dinucleotide microsatellite genotyping. *Mol. Ecol.* 7: 1237-1241.
- Gottelli, D.; Sillero-Zubiri, C.; Applebaum, G. D.; Roy, M. S.; Girman, D. J.; Garcia-Moreno, J.; Ostrander, E. A. & Wayne, R. K. (1994): Molecular genetics of the most endangered canid: the Ethiopian wolf *Canis simensis*. *Mol. Ecol.* 3: 301-312.
- Greenwood, P. J. (1980): Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. Anim. Behav. 28: 1140-1162.
- Grzimek, B. (Ed.) (1988): Grzimeks Enzyklopädie Säugetiere. Kindler Verlag, München.
- Hagelberg, E. & Sykes, B. (1989): Ancient bone DNA amplified. Nature, 342: 485.
- Hamilton, W. D. (1964*a*): The genetical evolution of social behaviour, I. *J. Theoret. Biol.* 7: 1-16.

- Hamilton, W. D. (1964b): The genetical evolution of social behaviour, II. J. Theoret. Biol. 7: 17-52.
- Hartl, D. L. & Clark, A. G. (1989): *Principles of population genetics*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Hausfater, G. (1975): Dominance and reproduction in baboons (*Papio cynocephalus*), a quantitative analysis. *Contr. Primat.* 7: 1-150.
- Heth, G. (1989): Burrow patterns of the mole rat *Spalax ehrenbergi* in two soil types (terrarossa and rendzina) in Mount Carmel, Israel. *J. Zool., Lond.* 217: 39-56.
- Heth, G.; Frankenberg, E. & Nevo, E. (1986): Adaptive optimal sound for communication in tunnels of a subterranean mammal (*Spalax ehrenbergi*). *Experientia*. 42: 1287-1289.
- Heth, G.; Frankenberg, E. & Nevo, E. (1988): "Courtship" call of subterranean mole rats (*Spalax ehrenbergi*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 31-33.
- Heth, G.; Golenberg, E. M. & Nevo, E. (1989): Foraging strategy in a subterranean rodent, *Spalax ehrenbergi*: a test case for optimal foraging theory. *Oecologia*. 79: 496-505.
- Hickman, G. C. (1977): Burrow system structure of *Pappogeomys castanops* (Geomyidae) in Lubbock County, Texas. *Am. Midl. Nat.* 97: 50-58.
- Hickman, G. C. (1979): Burrowing system structure of the Bathyergid *Cryptomys hottentotus* in Natal, South Africa. Z. Säugetierk. 44: 153-162.
- Hickman, G. C. (1980) Locomotory activity of captive *Cryptomys hottentotus* (Mammalia: Bathyergidae), a fossorial rodent. *J. Zool., Lond.* 192: 225-235.
- Hickman, G. C. (1988): The swimming ability of *Ctenomys fulvus* (Ctenomyidae) and *Spalacopus cyanus* (Octodontidae), with reference to swimming in other subterranean mammals. Z. Säugetierk. 53: 11-21.
- Hickman, G. C. & Brown, L.N. (1973): Pattern and rate of mound production in the southeastern pocket gopher (*Geomys pinetis*). J. Mammal. 54: 971-975.
- Houlden, B. A.; England, P. R.; Taylor, A. C.; Greville, W. D. & Sherwin, W. B. (1996): Low genetic variability of the koala *Phascolarctos cinereus* in south-eastern Australia following a severe population bottleneck. *Mol. Ecol.* 5: 269-281.
- Hughes, C. R. & Queller, D. C. (1993): Detection of highly polymorphic microsatellite loci in a species with little allozyme polymorphism. *Mol. Ecol.* 2: 131-137.
- Ishibashi, Y.; Saitoh, A.; Abe, S. & Yoshida, M. C. (1995): Polymorphic microsatellite DNA markers in the grey red-backed vole *Clethrionomys rufocanus bedfordiae*. *Mol. Ecol.* 4: 127-128.

- Ishibashi, Y.; Saitoh, A.; Abe, S. & Yoshida, M. C. (1997): Sex-related spatial kin structure in a spring population of grey-sided voles *Clethrionomys rufocanus* as revealed by mitochondrial and microsatellite DNA analyses. *Mol. Ecol.* 6: 63-71.
- Jaksic, F. M. & Yáñez, J. L. (1979): The diet of the barn owl in central Chile and its relation to the availability of prey. *The Auk*. 96: 619-621.
- Jarvis, J. U. M. (1973): Activity patterns in the mole-rats *Tachyoryctes splendens* and *Heliophobius argenteocinereus*. *Zool. Afric.* 8: 101-119.
- Jarvis, J. U. M. (1985): Ecological studies on *Heterocephalus glaber*, the naked mole-rat, in Kenya. *Nat. Geogr. Soc. Res. Rep.* 20: 429-437.
- Jarvis, J. U. M. (1991): Reproduction of naked mole-rats. In *The biology of the naked mole-rat* (P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Jarvis, J. U. M. & Bennett, N. C. (1991): Ecology and behavior of the family Bathyergidae. In *The biology of the naked mole-rat* (P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Jarvis, J. U. M.; Bennett, N. C. & Spinks, A. C. (1998). Food availability and foraging by wild colonies of Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*): implications for sociality. *Oecologia*. 113: 290-298.
- Jarvis, J. U. M.; O'Riain, M. J.; Bennett, N. C. & Sherman, P. W. (1994): Mammalian eusociality: A family affair. *Trends Ecol. Evol.* 9: 47-51.
- Jarvis, J. U. M. & Sale, J. B. (1971): Burrowing and burrow patterns of East African molerats *Tachyoryctes*, *Heliophobius* and *Heterocephalus*. J. Zool., Lond. 163: 451-479.
- Jennions, M. D. & Macdonald, D. W. (1994): Cooperative breeding in mammals. *TREE*. 9: 89-93.
- Johnson, A. W. (1965): *The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia, and Peru.* Platt Establecimientos Gráficos, Buenos Aires.
- Johnson, E. W. & Selander, R. K. (1971): Protein variation and systematics in Kangaroo rats (genus *Dipodomys*). *Syst. Zool.* 20: 377-405.
- Kas, M. J. H. & Edgar, D. H. (1998): Crepuscular rhythms of EEG sleep-wake in a hystricomorph rodent, *Octodon degus. J. Biol. Rhyth.* 13: 9-17.
- Kas, M. J. H. & Edgar, D. H. (1999): A non-photic stimulus inverts the diurnal-nocturnal phase preference in *Octodon degus. J. Neurosc.* 19: 328-333.

- Keane, B.; Dittus, W. P. J. & Melnick, D. J. (1997): Paternity assessment in wild groups of toque macaques *Macaca sinica* at Polonnaruwa, Sri Lanka using molecular markers. *Mol. Ecol.* 6: 267-282.
- Keil, A. & Sachser, N. (1998): Reproductive benefits from female promiscuous mating in a small mammal. *Ethology*. 104: 897-903.
- Kimura, M. (1983): *The neural theory of molecular evolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kimura, M. (1991): Recent development of the neutral theory viewed from the Wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 88: 5969-5973.
- Kimura, M. & Crow, J. F. (1964): The number of alleles that can be maintained in a finite population. *Genetics*. 49: 725-738.
- Kleiber, M. (1961): The fire of life. Wiley, New York.
- Kleiman, D. G. (1974): Patterns of behaviour in hystricomorph rodents. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 34: 171-209.
- König, W. D.; Pitelka, F. A.; Carmen, W. J.; Mumme, R. L. & Steinback, M. T. (1992): The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Quart. Rev. Biol.* 67: 111-149.
- Krawczak, M. & Schmidtke, J. (1994): *DNA Fingerprinting*. Spektrum Akademischer Verlag (Reihe Focus), Heidelberg.
- Lacey, E. A.; Braude, S. H. & Wieczorek, J. R. (1997): Burrow sharing by colonial tuco-tucos (*Ctenomys sociabilis*). J. Mammal. 78: 556-562.
- Lacey, E. A. & Sherman, P. W. (1997): Cooperative breeding in naked mole-rats: Implications for vertebrate and invertebrate sociality. In *Cooperative breeding in mammals* (N. G. Solomon & J. A. French, Eds.). Cambridge Univ. Press, New York.
- Lackey, J. A. (1978): Reproduction, growth and development of high-latitude and lowlatitude populations of *Peromyscus leucopus*. J. Mammal. 59: 69-83.
- Lott, D. F. (1979): Dominance relations and breeding rate in mature American Bison. Z. Tierpsychol. 49: 418-432.
- Lovegrove, B. G.; Heldmaier, G. & Ruf, T. (1993): Circadian activity rhythms in colonies of 'blind' molerats *Cryptomys damarensis* (Bathyergidae). *S. Afr. J. Zool.* 28: 46-55.
- Lovegrove, B. G. & Jarvis, J. U. M. (1986). Coevolution between mole-rats (Bathyergidae) and a geophyte, *Micranthus* (Iridaceae). *Cimbebasia*. A. 8: 79-85.
- Lovegrove, B. G. & Muir, A. (1996): Circadian body temperature rhythms of the solitary cape mole rat *Georychus capensis* (Bathyergidae). *Physiol. & Behav.* 60: 991-998.

- Lovegrove, B. G. & Papenfus, M. E. (1995): Circadian activity rhythms in the solitary cape molerat (*Georychus capensis*: Bathyergidae) with some evidence of splitting. *Physiol.*& *Behav.* 58: 579-685.
- Malizia, A. I. & Busch, C. (1997): Breeding biology of the fossorial rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia, Octodontidae). *J. Zool., Lond.* 242: 463-471.
- Mann, G. (1978): Los pequeños mamíferos de Chile. Gayana: Zoología 40. Universidad de Concepción, Chile.
- Mantel, N. (1967): The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27: 209-220.
- Marshall, T. C.; Slate, J.; Kruuk, L. & Pemberton, J. M. (1998): Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations. *Mol. Ecol.* 7: 639-655.
- McKenna, M. C. & Bell, S. K. (1997): *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York.
- McNab, B. K. (1979): The influence of body size on the energetics and distribution of fossorial and burrowing mammals. *Ecology*. 60: 1010-1021.
- Meagher, T. R. (1986): Analysis of paternity within a natural population of *Chamaelirium luteum*. 1. Identification of most-likely male parents. *Am. Nat.* 128: 199-215.
- Mettler, M. (1991): Cururo ein singendes Nagetier. Der Zoofreund. 79: 2-6.
- Michalakis, Y. & Excoffier, L. (1996): A generic estimation of population subdivision using distances between alleles with special interest to microsatellite loci. *Genetics*. 142: 1061-1064.
- Moncrief, N. D.; Cockett, N. E.; Neff, A. D.; Thomas, W. L. & Dueser, R. D. (1997): Polymorphic microsatellites in the meadow vole *Microtus pennsylvanicus*: conservation of loci across species of rodents. *Mol. Ecol.* 6: 299-301.
- Moritz, C.; Heideman, A.; Geffen, E. & McRae, P. (1997): Genetic population structure of the Greater Bilby *Macrotis lagotis*, a marsupial in decline. *Mol. Ecol.*, 6: 925-936.
- Myers, P. & Master, L. L. (1983): Reproduction by *Peromyscus maniculatus*: size and compromise. *J. Mammal.* 64: 1-18.
- Nedbal, M. A.; Allard, M. W. & Honeycutt, R. L. (1994): Molecular systematics of hystricognath rodents: evidence from the mitochondrial 12S rRNA gene. *Mol. Phylogenet. Evol.* 3: 206-220.
- Nei, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 89: 583-590.
- Nei, M. (1987): Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York.

- Nei, M. & Roychoudhury, A. K. (1974): Sampling variances of heterozygosity and genic distance. *Genetics*. 76: 379-390.
- Nevo, E. (1978): Genetic variation in natural populations: patterns and theory. *Theor. Pop. Biol.* 13: 121-177.
- Nevo, E. (1979): Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 269-308.
- Nevo, E. (1990): Evolution of nonvisual communication and photoperiodic perception in speciation and adaptation of blind subterranean mole rats. *Behavior*. 114: 249-276.
- Nevo, E. (1995): Mammalian evolution underground. The ecological-genetic-phenetic interfaces. *Acta Theriol.* 3: 9-31.
- Nevo, E. (1999): Mosaic evolution of subterranean mammals. Regression, progression, and global convergence. Oxford University Press Inc., New York.
- Nevo, E.; Kirzhner, V. M.; Beiles, A. & Korol, A. B. (1997): Selection versus random drift: Long-term polymorphism persistence in small populations (evidence and modelling). *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 352: 381-389.
- Nowak, R. M. (1991): Walker's mammals of the world. Vol. 5, Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- Ohta, T. & Kimura, M. (1973): A model of mutation appropriate to estimate the number of electrophoretically detectable alleles in a finite population. *Genet. Res.* 22: 201-204.
- Osgood, W. H. (1943): The mammals of Chile. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., 30.
- Packer, C.; Gilbert, D. A.; Pusey, A. E. & O'Brien, S. J. (1991): A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature*. 351: 562-565.
- Paetkau, D.; Calvert, W.; Stirling, I. & Strobeck, C. (1995): Microsatellite analysis of population structure in Canadian polar bears. *Mol. Ecol.* 4: 347-354.
- Paetkau, D. & Strobeck, C. (1994): Microsatellite analysis of genetic variation in black bear populations. *Mol. Ecol.* 3: 489-495.
- Patton, J. L.; Selander, R. K. & Smith, M. H. (1972): Genetic variation in hybridizing populations of gophers (genus *Thomomys*). *Syst. Zool.* 21: 263-270.
- Pearson, O. P. (1959): Biology of the subterranean rodents, *Ctenomys*, in Peru. *Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado"*. 9: 3-56.
- Pearson, O. P.; Binsztein, N.; Boiry, L.; Busch, C.; Di Pace, M; Gallopin, G.; Penchaszade, P. & Piantanida, M. (1968): Estructura social, distribucion espacial y composicion por edades de una poblacion de tuco-tucos (*Ctenomys talarum*). Investigaciones Zoologicas Chilenas. 13: 47-80.

- Pepper, J. W.; Braude, S. H.; Lacey, E. A. & Sherman, P. W. (1991): Vocalization of the naked mole-rat, In *The biology of the naked mole-rat* (P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander, Eds.). Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- Pevet, P.; Heth, G.; Haim, A. & Nevo., E. (1984): Photoperiod perception in the blind mole rat (*Spalax ehrenbergi*, Nehring): Involvement of the Harderian gland, atrophied eyes and melatonin. J. Exp. Zool. 232: 41-50.
- Pope, L. C.; Sharp, A. & Moritz, C. (1996): Population structure of the yellow-footed rock wallaby, *Petrogale xanthopus* (Gray, 1854) inferred from mtDNA and microsatellites. *Mol. Ecol.* 5: 6629-640.
- Queller, D. C. & Goodnight, K. F. (1989): Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution*. 43: 258-275.
- Queller, D. C.; Strassmann, J. E. & Hughes, C. R. (1993): Microsatellites and kinship. *TREE*. 8: 285-288.
- Rado, R.; Gev, H.; Goldman, B. D. & Terkel, J. (1991): Light and circadian activity in the blind mole rat, In *Photobiology* (E. Riklis, Ed.). Plenum, New York.
- Raymond, M. & Rousset, F. (1995): GENEPOP: A population genetics software for exact test and ecumenicism. *J. Heredity*, 86: 248-249.
- Redford, K. H. & Eisenberg, J. F. (1992): *Mammals of the Neotropics. The Southern Cone*, Vol. 2. University of Chicago Press, Chicago.
- Rehm, S. & Espig, G. (1996): Die Kulturpflanzen der Tropen und Subtropen: Anbau, wirtschaftliche Bedeutung, Verwertung. Vol. 3, Ulmer, Stuttgart.
- Reichman, O. J.; Whitham, T. G. & Ruffner, G. A. (1982): Adaptive geometry of burrow spacing in two pocket gopher populations. *Ecology*. 63: 687-695.
- Reig, O. A. (1970): Ecological notes on the fossorial octodont rodent *Spalacopus cyanus* (Molina). *J. Mammal.* 51: 592-601.
- Reig, O. A.; Spotorno, A. & Fernández, R. (1972): A preliminary survey of chromosomes in populations of the Chilean burrowing rodent *Spalacopus cyanus* Molina (Caviomorpha, Octodontidae). *Biol. J. Linn. Soc.* 4: 29-38.
- Reise, D. (1973): Clave para la determinación de los cráneos de marsupiales y roedores chilenos. *Gayana*, *Zool.* 27: 1-20.
- Reise, D. & Gallardo, M. H. (1989a): Intraspecific variation in facing-water behaviour of Spalacopus cyanus (Octodontidae, Rodentia). Z. Säugetierk. 54: 331-333.

- Reise, D. & Gallardo, M. H. (1989b): Biology of the cururo, Spalacopus cyanus maulinus, Osgood (Rodentia, Octodontidae) from Chile, In Abstracts of papers and posters of the Fifth International Theriological Congress Rome, Vol. 1, 33-34.
- Reynolds, T. J. & Wright, J. W. (1979): Early postnatal physical and behavioural development of degus (*Octodon degus*). *Lab. Anim. Sc.* 13: 93-99.
- Rosi, M. I.; Cona, M. I.; Puig, S.; Videla, F. & Roig, V. G. (1996): Size and structure of burrow systems of the fossorial rodent *Ctenomys mendocinus* in the piedmont of Mendoza province, Argentina. Z. Säugetierk. 61: 352-364.
- Roth, S. (1997): Vokale Kommunikation bei subterranen Nagetieren. Examensarbeit. Lehramt Sek. II, FB9, Universität-GH Essen.
- Rousset, F. (1996): Equilibrium values of mesure of population subdivision for stepwise mutation processes. *Genetics*. 142: 1357-1362.
- Roy, M. S.; Geffen, E.; Smith, D.; Ostrander, E. A. & Wayne, R. K. (1994): Patterns of differentiation and hybridization in North American wolflike canids, revealed by analysis of microsatellite loci. *Mol. Biol. Evol.* 11: 553-570.
- Sambrock, J., Fritsch, E.F. & Maniatis, T. (1989): *Molecular cloning: a laboratory manual*. Vol. 2, Cold Spring Harbour Laboratory Press, New York.
- Scharff, A. (1998): Systematik und Verhaltensökologie sambischer Sandgräber (Bathyergidae, Rodentia). Dissertation. Dr. rer. nat., FB9, Universität-GH Essen.
- Scharff, A.; Begall, S.; Grütjen, O. & Burda, H. (1999): Reproductive characteristics and growth of Zambian giant mole-rats, *Cryptomys mechowi* (Rodentia: Bathyergidae). *Mammalia* (im Druck).
- Scharff, A. & Grütjen, O. (1997): Evidence for aboveground activity of Zambian molerats (*Cryptomys*, Bathyergidae, Rodentia). Z. Säugetierk. 62: 253-254.
- Sherman, P. W.; Jarvis, J. U. M. & Alexander, R. D. (Eds.) (1991): *The biology of the naked mole-rat*. Princeton University Press, Princeton.
- Slatkin, M. (1985): Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*. 39: 53-65.
- Slatkin, M. (1987): Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science*. 236: 787-792.
- Snedecor, G. W. & Cochran, W. G. (1978): *Statistical methods*. Vol. 6, Iowa State University Press, Ames.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981): Biometry. Vol. 2, W. H. Freeman & Co., New York.

- Solomon, N. G. & Getz, L. L. (1997): Examination of alternative hypotheses for cooperative breeding in rodents, In *Cooperative breeding in mammals* (N. G. Solomon & J. A. French, Eds.). Cambridge Univ. Press, New York.
- Stewart, W. A.; Piertney, S. B. & Dallas, J. F. (1998): Isolation and characterization of highly polymorphic microsatellites in the water vole, *Arvicola terrestris*. *Mol. Ecol.* 7: 1247-1263.
- Strickberger, M. W. (1995): *Evolution*. Vol. 2, Jones & Bartlett Publishers. Sudbury, Massachusetts.
- Swofford, D. L. & Selander, R. B. (1989): BIOSYS-1. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics. Illinois Nat. Hist. Survey, Illinois.
- Taberlet, P. & Fumagalli, L. (1996): Owl pellets as a source of DNA for genetic studies of small mammals. *Mol. Ecol.* 5: 301-305.
- Tautz, D. (1989): Hypervariability of simple sequences as a general source for polymorphic DNA markers. *Nucleic Acids Res.*, 17: 6463-6471.
- Tautz, D.; Trick, M.; Dover, G. A. (1986): Cryptic simplicity in DNA is a major source of genetic variation. *Nature*. 322: 652-656.
- Taylor, A. C.; Horsup, A.; Johnson, C. N.; Sunnucks, P. & Sherwin, B. (1997): Relatedness structure detected by microsatellite analysis and attempted pedigree reconstruction in an endangered marsupial, the northern hairy-nosed wombat *Lasiorhinus krefftii*. *Mol. Ecol.* 6: 9-19.
- Taylor, A. C.; Sherwin, W. B. & Wayne, R. K. (1994): Genetic variation of microsatellite loci in a bottlenecked species: the northern hairy-nosed wombat *Lasiorhinus kreffti. Mol. Ecol.* 3: 277-290.
- Thomas, O. (1925): A second species of Spalacopus from Chile. Ann. Mag. Nat. Hist. 9: 585.
- Thomas, S.; Begall, S. & Burda, H. (1999): Ecological determinants of vocalization parameters: The case of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a fossorial social rodent. *Bioacoustics* (eingereicht).
- Thompson, E. A. (1976): Inference of genealogical structure. Soc. Sci. Inform. 15: 477-526.
- Vaughan, T. A. & Hansen, R. M. (1961): Activity rhythm of the plains pocket gopher. J. Mammal. 42: 541-543.
- Vleck, D. (1981): Burrow structure and foraging costs in the fossorial rodent, *Thomomys bottae*. Oecologia. 49: 391-396.

- Wauters, L. & Dhondt, A. A. (1989): Body weight, longevity and reproductive success in red squirrels (*Sciurus vulgaris*). J. Anim. Ecol. 58: 637-651.
- Weber, J. L. & Wong, C. (1993): Mutation of human short tandem reapeats. *Hum. Mol. Genet.* 2: 1123-1128.
- Weir, B. J. (1974): Reproductive characteristics of hystricomorph rodents. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 34: 265-301.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. (1984): Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution*. 38: 1358-1370.
- Wright, S. (1969): Evolution and the genetics of populations. Vol. 2: The theory of gene frequencies. University of Chicago Press, Chicago.
- Zullinger, E. M.; Ricklefs, R. E.; Redford, K. H. & Mace, G. M. (1984): Fitting sigmoidal equations to mammalian growth curves. *J. Mammal.* 65: 607-636.

## Anhang A

Tab. 20: Anzahl der den genetischen Analysen zugrunde liegenden Gewebeproben.

- Spalten 2-4: Für die Vergleiche der *R*-Werte (sub)adulter Tiere (Kapitel 8) wurden **alle** subadulten und adulten Tiere verwendet. Die Anzahlen der männlichen und weiblichen (Sub)adulten sind für jede Kolonie gesondert angegeben.
- Spalte 5: Für die populationsgenetischen Analysen (Kapitel 7) wurden nur (sub)adulte Tiere mit einem Körpergewicht von mehr als 70 g verwendet, um "offensichtlichen" Nachwuchs wie Neugeborene oder Jungtiere auszuschließen.

	(Sub-)Adulte				
Kolonie	Männchen	Weibchen	gesamt	Kap. 7	
Ant1	2	1	3	3	
Seb	-	1	1	-	
Ant6	1	-	1	-	
Ant4	1	-	1	-	
Ant8	4	5	9	9	*
Juan	5	3	8	7	*
Ant7	1	1	2	-	*
Oscar	1	-	1	-	*
Jose	5	6	11	11	*
Ant2	1	1	2	-	
Ant3	1	_	1	_	
Ant2-6				5	
Summe	22	18	40	31	

**El Alamo** 

	(Sub-)Adulte					
Kolonie	Männchen	Weibchen	gesamt	Kap. 7		
LM1	3	7	10	9	*	
LM2	-	3	3	3		
LM3	3	1	4	4	*	
LM4	2	2	4	4		
LM11	3	16	19	17	*	
LM12	2	2	4	3		
LM13c	2	-	2	-		
LM14	2	1	3	-		
Summe	17	32	49	40		

#### Los Maitenes

## Anhang B

### El Alamo

Tab. 21: Entfernungen (m) zwischen den Kolonien innerhalb der Populationen El Alamo und Los Maitenes.

	Ant1	Seb	Ant6	Ant4	Ant8	Juan	Ant7	Oscar	Jose	Ant2	Ant3
Ant1	-										
Seb	380	-									
Ant6	90	360	-								
Ant4	150	360	80	-							
Ant8	90	400	50	70	-						
Juan	260	430	180	120	170	-					
Ant7	130	500	150	190	120	270	-				
Oscar	1590	1250	1610	1610	1630	1680	1710	-			
Jose	530	630	440	390	440	270	510	1830	-		
Ant2	110	380	30	50	30	150	150	1620	420	-	
Ant3	30	390	110	180	120	290	130	1590	560	140	-

### Los Maitenes

	LM1	LM2	LM3	LM11b	LM11a	LM4	LM11c	LM11d
LM1	-							
LM2	260	-						
LM3	410	430	-					
LM11b	260	230	610	-				
LM11a	60	280	470	230	-			
LM4	300	220	620	50	270	-		
LM11c	220	260	600	70	180	110	-	
LM11d	210	140	520	90	200	110	120	-

# Anhang C

Abkürzungen zur populationsgenetischen Analyse (Kapitel 7)

Α	Anzahl der Allele pro Locus
ANOVA	Einfaktorielle Varianzanalyse (Analysis of Variance)
D	Genetischer Abstand nach Nei (1978)
F <sub>IS</sub>	Inzuchtkoeffizient (basierend auf dem IAM)
$F_{ST}$	Fixierungsindex (basierend auf dem IAM)
$H_E$	erwarteter Anteil Heterozygoter
$H_O$	beobachteter (= gezählter) Anteil Heterozygoter
IAM	Infinites Allelmodell (Infinite Allele Model)
т	Migrationsrate
Ν	Größe der Population
Nm	Anzahl an Migranen; Genfluss
Р	Polymorphiegrad (Anteil polymorpher Loci)
SMM	Schrittweises Allelmodell (Stepwise Allele Model)
R <sub>IS</sub>	Inzuchtkoeffizient (basierend auf dem SMM)
$R_{ST}$	Fixierungsindex (basierend auf dem SMM)
UPGMA	$\underline{U}$ nweighted $\underline{P}$ air- $\underline{G}$ roup $\underline{M}$ ethod with $\underline{A}$ rithmetic Averaging

## Anhang D

Tab. 22: Beobachtete Allelfrequenzen der fünf Mikrosatellitenloci, die den populationsgenetischen Studien zugrunde lagen. Die Namen der Allele entsprechen der jeweiligen Größe in Basenpaaren.

Locus		Populationen	
	El Alamo	Los Maitenes	Los Vilos
SD144			
192	0	0	0,300
190	0	0	0,100
188	0	0,010	0
186	0	0,058	0
184	0	0,096	0
182	0,571	0,635	0,100
180	0,429	0	0,300
178	0	0,019	0,100
176	0	0,135	0
174	0	0	0,100
172	0	0,048	0
SG39		^	
163	0,014	0,183	0,100
161	0	0,712	0,100
159	0	0	0,200
157	0	0	0
155	0,986	0	0,100
153	0	0,106	0,500
SK95			
220	0,343	0	0
218	0,400	0	0,100
216	0,143	0,225	0,100
214	0,114	0,392	0,100
212	0	0,284	0,200
210	0	0,039	0,300
208	0	0,059	0,200
SL117			
180	0	0,069	0,100
178	0	0	0,100
176	0,114	0,088	0,100
174	0,886	0,157	0,600
172	0	0,206	0,100
170	0	0,461	0
168	0	0,020	0
SN177			
141	0	0,183	0
139	0	0,038	0
137	0	0	0
135	0	0	0
133	0,200	0,337	0,300
131	0,157	0,317	0,500
129	0	0,125	0,200
127	0.643	0	0

## Anhang E



Abb. 27*a*: Durch 1000fache Simulation entstandene Verteilung der *R*-Werte innerhalb der sechs Kategorien (El Alamo).



Abb. 27*b*: Durch 1000fache Simulation entstandene Verteilung der *R*-Werte innerhalb der sechs Kategorien (Los Maitenes).

# Abbildungsverzeichnis

Abb. 1: Karte mit nachgewiesenen Lokalitäten von Spalacopus	9
Abb. 2: Coruros zeigen einige der für unterirdisch lebende Nagetiere	
typischen Anpassungen.	11
Abb. 3: Vegetationsreiche Landschaft in El Alamo	16
Abb. 4: Karge Landschaft in Los Maitenes	17
Abb. 5: Temperaturverlauf in einem Gangsystem in El Alamo	20
Abb. 6: Coruro, der aus einer Tunnelöffnung herausblickt (Los Maitenes).	21
Abb. 7: Verteilung der Richtungen der Tunnelöffnungen von 10 Kolonien in	
El Alamo.	22
Abb. 8: Aufsicht auf ein partiell ausgegrabenes Gangsystem in El Alamo	23
Abb. 9: Inhalt des Nestes einer Kolonie aus Los Maitenes	24
Abb. 10: Blick in den Tageseinstand einer Schleiereule in Los Maitenes	34
Abb. 11: Beutetierspektrum der Schleiereule in El Alamo.	37
Abb. 12: Beutetierspektrum der Schleiereule in Los Maitenes	37
Abb. 13: Vier Aktogramme einzeln gehaltener Coruros (Spalacopus cyanus)	44
Abb. 14: Oberflächenaktivität der vier Familienmitglieder.	45
Abb. 15: Protokolle der Oberflächenaktivität einer Freiland-Kolonie	47
Abb. 16: Sauerstoffverbrauch eines Tieres (C16w) über 48 h.	48
Abb. 17: Mittlere Frequenzspektren und Sonagramme der Triller von Coruros	54
Abb. 18: Durchschnittliche Körpergewichte neugeborener Coruros in Abhängigkeit	
von der Wurfgröße.	62
Abb. 19: Coruro-Weibchen, das in liegender Position ihre Jungen säugt	63
Abb. 20: Wachstumskurve für neun Jungtiere von Spalacopus cyanus während der	
frühen (linearen) Phase der Wachstumsperiode.	64
Abb. 21: Wachstumskurve eines Coruros nach dem Gompertzmodell	65
Abb. 22: Auf einem Polyacrylamidgel gelöste PCR-Produkte	77
Abb. 23: Häufigkeitsverteilungen der Allele für fünf Loci in den Populationen	
El Alamo und Los Maitenes.	79
Abb. 24: Dendrogramm basierend auf den genetischen Abständen nach Nei	
zwischen Kolonien von Spalacopus cyanus	82
Abb. 25: Korrelationen zwischen dem Verwandtschaftsgrad und der Entfernung	
zwischen einzelnen Kolonien	93
Abb. 26: Häufigkeitsdifferentiale der <i>R</i> -Wert-Klassen	95
Abb. 27 <i>a</i> : Durch 1000fache Simulation entstandene Verteilung der <i>R</i> -Werte	
innerhalb der sechs Kategorien (El Alamo).	128
Abb. 27b: Durch 1000fache Simulation entstandene Verteilung der R-Werte	
innerhalb der sechs Kategorien (Los Maitenes).	129

# Tabellenverzeichnis

Tab. 1: Heimbereich pro Kolonie und minimaler Abstand zwischen zwei	
Coruro-Kolonien	20
Tab. 2: Ausrichtungen der Tunnelöffnungen in zwei Lokalitäten.	22
Tab. 3: Größe und Inhalt der Nester und Futterkammern verschiedener Kolonien	25
Tab. 4: Vergleich von Gangsystemparametern einiger subterraner Nagetiere	28
Tab. 5: Nahrungsspektrum der Schleiereule (Tyto alba) an den beiden	
Standorten El Alamo und Los Maitenes	35
Tab. 6: Zeitplan der Aktivitätsuntersuchungen.	41
Tab. 7: Quantitative Analyse der Verhaltenskomponenten.	46
Tab. 8: Charakteristische physikalische Merkmale des Trillers von Coruros	55
Tab. 9: Vergleich der Körpergewichte adulter Coruros	64
Tab. 10: Zusammensetzung von kompletten Coruro-Kolonien	65
Tab. 11: Vergleich der Geschlechtsverhältnisse von Coruros	67
Tab. 12: Primersequenzen für die Amplifizierung von sechs Mikrosatellitenloci	
von Spalacopus cyanus	75
Tab. 13: Stichprobengröße, Anzahl der Allele, beobachteter und erwarteter	
Heterozygotielevel für drei Coruro-Population aus Chile	78
Tab. 14: F <sub>ST</sub> und R <sub>ST</sub> -Werte für paarweise Vergleiche der Populationen	80
Tab.15: Genetische Abstände zwischen Kolonien von Spalacopus cyanus	81
Tab. 16: $F_{ST}$ und $R_{ST}$ -Werte für paarweise Vergleiche der 5 Kolonien aus El Alamo	
bzw. 6 Kolonien aus Los Maitenes	82
Tab. 17: Anhand unterschiedlicher Methoden geschätzte Anzahlen der Migranten	83
Tab. 18: Übersicht über die durchschnittlichen Anteile polymorpher Loci, Allel-	
diversität, beobachtete und erwartete Heterozygotielevel einiger Säugetiere	84
Tab. 19: Mittelwerte und Standardabweichungen der mithilfe von RELATEDNESS	
geschätzten Verwandtschaftsverhältnisse für Paare von Spalacopus	
cyanus	94
Tab. 20: Anzahl der den genetischen Analysen zugrunde liegenden	
Gewebeproben	124
Tab. 21: Entfernungen zwischen den Kolonien innerhalb der Populationen	
El Alamo und Los Maitenes	125
Tab. 22: Beobachtete Allelfrequenzen der fünf Mikrosatellitenloci, die den	
populationsgenetischen Studien zugrunde lagen	127

#### Danksagung

Mein größter Dank gilt Herrn **Prof. Dr. Hynek Burda** für die Überlassung dieses interessanten Themas, die Anleitung zum wissenschaftlichen Arbeiten und die zahlreichen Diskussionen, die wir führten. Stets hatte er ein offenes Ohr für mich und ich danke ihm besonders für die exzellente und liebenswürdige Betreuung.

Ich möchte meinen Dank auch an verschiedene Personen richten, die mir bei den Freilandarbeiten in Chile oder bei der Auswertung des gesammelten Materials halfen: Während meines siebenmonatigen Aufenthalts in Chile stand mir Dr. Milton H. Gallardo (Universidad Austral de Chile, Valdivia) mit Rat zur Seite. Dank seiner Hilfe konnte ich die anfänglichen sprachlichen und kulturellen Schwierigkeiten schnell überwinden. Er vermittelte mir den Kontakt zu Familie Bustos, auf deren Ländereien zahlreiche Coruro-Kolonien zu finden waren und die mich praktisch als siebtes Kind "adoptierten". Servicio Agricola y Ganadero (SAG) danke ich für die Ausstellung der Fangerlaubnis. Bei den Ausgrabungen der Gangsysteme halfen Julio Montes und Jorge Bustos. Der Veterinärmediziner Juan Parra errichtete mir in seinem Haus ein kleines Labor und versorgte mich mit Formalin für die Konservierung der Tiere. Victor Bernal beobachtete mit mir die Oberflächenaktivität einer Freilandkolonie in Los Maitenes. Fredy Monaca (Universidad Austral de Chile) danke ich für die freundliche Einweisung in die Bestimmung von Schädeln aus Eulengewöllen. Oliver Erdmann bestimmte im Rahmen seiner Examensarbeit einen Großteils der Schädel aus Eulengewöllen. Silke Roth erstellte die Sonagramme im Rahmen der Vokalisationsstudien.

**Prof. Dr. Rodney L. Honeycutt** (Texas A & M University, College Station) ermöglichte durch die Bereitstellung der Geräte, des Laborbedarfs und des *Know-hows* die Studien zur Mikrosatellitenanalyse. Ich bin ihm sehr dankbar, dass ich für die Dauer von drei Monaten in seinem Labor arbeiten konnte. **James W. Schroeder** entwickelte die Primer für die Mikrosatellitenanalyse und half mir bei der Optimierung der Primer und der Anwendung auf meine Proben.

Herrn **Prof. Dr. Serge Daan** (Rijksuniversiteit Groningen, Haren) danke ich für die Möglichkeit, in seinem Labor Untersuchungen zur Aktivität und zum Sauerstoffverbrauch durchführen zu können. **Ina Everts** und **Gerard Overkamp** halfen bei der Registrierung der Daten und wiesen mich in die Registriertechniken ein.

Dem Zoologischen Garten Rheine (speziell Herrn Achim Johann) und Herrn Ralf Narres danke ich für die leihweise Überlassung von zwei kleinen Coruro-Gruppen. Diese Arbeit wurde durch Stipendien im Rahmen der Graduiertenföderung Nordrhein-Westfalen und für die Dauer des Auslandaufenthaltes des Deutschen Akademischen Austauschdienstes gefördert.

Meinem Ehemann **Christoph Begall** bin ich sehr für die Diskussionsbereitschaft und seine unendliche Geduld dankbar, die ich gleich nach unserer Heirat durch meine diversen Auslandsaufenthalte auf die Probe stellte. Besonders in der letzten Phase, die durch die Geburt unserer Tochter Sophie Karina Begall am 08.03.1999 zwar sehr schön, aber auch anstrengend war, unterstützte er mich sehr.

## LEBENSLAUF

## Sabine Begall (geb. Mosch)

## Personalien

Geburtsdatum und -ort	02.12.1968; Duisburg
Nationalität	deutsch
Adresse	Kardinal-Graf-Galen-Str. 34, 45468 Mülheim
Familienstand	verheiratet seit 24.07.1997
Ehemann	Christoph Begall, * 25.05.1972, Informatikstudent
Kind	Sophie Karina Begall, *08.03.1999

## Schul- und Berufsausbildung

1975-1979	Städtische Gemeinschaftsgrundschule Duisburg-Kaßlerfeld
1979-1985	Gustav-Heinemann-Realschule
1985-1987	Steueranwärterin im Finanzamt Duisburg-Süd (Beamtin im mittleren Dienst
	der Finanzverwaltung)
1987-1990	Abendgymnasium der Stadt Duisburg
12.12.1990	Allgemeine Hochschulreife

# Studium und Berufserfahrung

1987 - 1991	Tätigkeit als Steuersekretärin im Finanzamt Duisburg-West
SS 1991 -	Biologie- und Mathematikstudium an der Universität-GH Essen;
WS 1995/96	Lehramt Sekundarstufe I/II
14. Juni 1996	Staatsexamen in Biologie und Mathematik; Universität-GH Essen
Juli 1996 – Sept. 1996	Tätigkeit als Steuersekretärin im Finanzamt Duisburg-West

## Tätigkeiten als studentische bzw. wissenschaftliche Hilfskraft

Jan. 1992 – Sept.1993	Studentische Hilfskraft in der Abteilung Pflanzensoziologie
Sept. 1992 – Okt. 1992	Betreuung eines zoologischen Mikroskopierkurses
Okt. 1993 – Feb. 1995	Tutorentätigkeit im Fachbereich 6 (Mathematik)
April 1995 – Sept. 1995	Studentische Hilfskraft in der Abteilung Zoologie (Fachbereich 9)
Okt. 1995 – Feb. 1996	Betreuung des Kurses "PC und Medien in Biologie-Forschung und Lehre"
Juni 1996 – Dez. 1997	Wissenschaftliche Hilfskraft in der Abteilung Zoologie (Fachbereich 9)

## Wissenschaftliche Laufbahn

seit Juli 1996	Promotionsstudium an der Universität-GH Essen; Fachbereich 9 (Bio- und
	Geowissenschaften); Lehrstuhl Prof. Dr. H. Burda; Abteilung Allgemeine
	Zoologie; Titel der Dissertation: "Verhaltensökologische und genetische
	Analysen der Sozial- und Populationsstruktur von Coruros (Spalacopus
	cyanus, Octodontidae, Rodentia) aus Chile"
	Abgabe der Dissertation: Dezember 1999
Sept. 1996 – Sept. 1999	Förderung nach dem Graduierten-Förderungsgesetz (Land NW)
Sept. 1997 – März 1998	Forschungsaufenthalt in Chile (Förderung durch den DAAD): Freilandarbeit
	zur Erforschung der Verhaltensökologie von Spalacopus cyanus
Aug. 1998 – Okt. 1998	Forschungsaufenthalt in Texas (USA): Genetische Analyse der Populations-
	und Sozialstruktur mithilfe von Mikrosatelliten
Seit Nov. 1998	Gutachterin für die Zeitschrift Growth, Development & Aging

# Posterpräsentationen und Vorträge

17. Jan.1997	University of Groningen (Niederlande); Vortrag: Biology of coruros
	(Spalacopus cyanus).
611. Sept. 1997	7 <sup>th</sup> International Theriological Congress in Acapulco (México); Vortrag:
	Activity pattern and vocal communication of coruros (Spalacopus cyanus;
	Octodontidae) from Chile.
710. Okt. 1997	XXX. Reunión Anual; Sociedad de Genética de Chile in Puerto Varas,
	Chile.
1924. Juli 1998	Euro-American Mammal Congress in Santiago de Compostela (Spanien);
	Posterpräsentation: Burrow systems of the octodontid rodent Spalacopus
	cyanus from Chile.
611. Sept. 1998	16. Ethologentreffen in Halle; Posterpräsentation: Colony structure,
	parameters of reproduction and development of social coruros, Spalacopus
	cyanus (Octodontidae, Rodentia) from Chile.
9. Feb. 1999	Universität-GH Essen; Vortrag: Verhaltensökologie des subterran, sozial
	lebenden Coruros (Spalacopus cyanus) aus Chile.

### Publikationen

- <u>Begall, S.</u> (1997): The application of the Gompertz model to describe body growth. *Growth, Development & Aging.* 61: 61-67.
- <u>Begall, S.</u> & Burda, H. (1998): Reproductive characteristics and growth in the eusocial
  Zambian Common mole-rat (*Cryptomys* sp., Bathyergidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*.
  63: 297-306.
- Begall, S., Burda, H. & Gallardo, M.H. (1999): Reproduction, postnatal development and growth of social coruros, *Spalacopus cyanus* (Octodontidae, Rodentia) from Chile. *Journal of Mammalogy*. 80: 210-217.
- Burda, H., <u>Begall, S.</u>, Grütjen, O., Scharff, A., Nevo, E., Beiles, A., Cerveny, J. & Prucha, K.(1999): How to eat a carrot? Convergence in feeding behaviour among subterranean mammals. *Naturwissenschaften*. 86: 325-327.
- <u>Begall, S.</u> & Gallardo, M.H.(1999): *Spalacopus cyanus*: an extremist in tunnel constructing and food storing among subterranean mammals. *Journal of Zoology, London* (im Druck).
- Scharff, A., <u>Begall, S.</u>, Grütjen, O. & Burda, H. (1999): Reproductive characteristics and growth of Zambian giant mole-rats, *Cryptomys mechowi* (Rodentia: Bathyergidae). *Mammalia* (im Druck).
- Burda, H., Honeycutt, R. L., <u>Begall, S.</u>, Scharff, A. & Grütjen, O. (1999): Are common and naked mole-rats eusocial, and if so why? (im Druck).
- <u>Begall, S.</u>, Daan, S., Burda, H. & Overkamp, G. J. F. (1999): Activity and oxygen consumption in a subterranean social rodent *Spalacopus cyanus* (Octodontidae). *Journal of Mammalogy* (einge reicht).
- Thomas, S., <u>Begall, S.</u> & Burda, H. (1999): Ecological determinants of vocalization parameters: The case of the coruro (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae), a fossorial social rodent. *Bioacoustics* (eingereicht).

### Fremdsprachenkenntnisse

Englisch, Spanisch, Französisch

#### Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. §6 Abs. 2, Nr. 7 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich das Arbeitsgebiet, dem das Thema "Verhaltensökologische und genetische Analysen der Sozial- und Populationsstruktur von Coruros (*Spalacopus cyanus*, Octodontidae, Rodentia) aus Chile" zuzuordnen ist, in Forschung und Lehre vertrete und den Antrag von Frau Sabine Begall befürworte.

Essen, 10.12.1999

(Prof. Dr. Hynek Burda)

#### Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. §6 Abs. 2, Nr. 6 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich die vorliegende Dissertation selbständig verfasst und mich keiner anderen als der angegebenen Hilfsmittel bedient habe.

Essen, 10.12.1999

(Sabine Begall)

#### Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. §6 Abs. 2, Nr. 8 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich keine andere Promotion bzw. Promotionsversuche in der Vergangenheit durchgeführt habe und dass diese Arbeit von keiner anderen Fakultät abgelehnt worden ist.

Essen, 10.12.1999

(Sabine Begall)