

Weibchenassoziationen und Fortpflanzungsstrategien beim Grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar

Vom Fachbereich Biologie der Universität Hannover

zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.

Genehmigte Dissertation

von
Dipl.-Biol. Heike Lutermann
Geboren am 16.01.1970 in Willich

2001

Referentin: Prof. Dr. E. Zimmermann

Korreferent: Prof. Dr. F. Trillmich

Tag der Promotion: 17.12.2001



Have we any right to assume that the Creator works by intellectual powers like those of man?

- Charles Darwin (1859)

Origin of Species

... the more you look the more you see.

- Peter Grant (1986),

Ecology and Evolution of Darwin's Finches

Abstract (deutsch)

Zu Fortpflanzungsstrategien weiblicher Grauer Mausmakis (*Microcebus murinus*) gab es bisher nur wenige Informationen aus dem Freiland und widersprüchliche Befunde aus dem Labor. Vor diesem Hintergrund wurde an einer Population im natürlichen Habitat, den laubabwerfenden Trockenwäldern Nordwest-Madagaskars, Daten zur Populationsökologie, Aktionsraum- und Schlafplatznutzung und zum Verhalten, insbesondere während der Jungenaufzucht erhoben. Die Studie wurde in einem ca. 30 ha großen Untersuchungsgebiet über zwei vollständige Fortpflanzungsperioden durchgeführt (Juli 1998 bis April 1999 und August 1999 bis April 2000). Fang/Wiederfangdaten zeigen eine saisonale Dynamik der Fangzahlen und ein für die Gesamtpopulation zu Gunsten von Männchen verschobenes Geschlechterverhältnis. Sowohl die Entwicklung der Hodenvolumina als auch die Östren gefangener Weibchen belegen zwei deutlich voneinander getrennte Paarungs- bzw. Geburtenperioden. Der Befall mit Ektoparasiten unterlag saisonalen Schwankungen und war bei Männchen stärker ausgeprägt als bei Weibchen. Die Aktionsraumgröße nahm im Verlauf der Saison kontinuierlich ab und Überschneidungen der Streifgebiete waren zwischen Gruppenmitgliedern ausgeprägter als zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen, was auf eine intrasexuelle Nahrungskonkurrenz hinweist. Für insgesamt 26 Sendertiere wurden 332 verschiedene Schlafplätze lokalisiert, die sich in die Typen Baumhöhle, Blattnest und offene Schlafplätze unterscheiden ließen. Schlafplatztypwahl, Nutzungsdauer und der Schlafplatzwechsel unterlagen saisonalen Schwankungen und wurden neben den Klimaparametern vor allem durch die Gruppengröße und die Anwesenheit von Jungtieren beeinflusst. Schlafplätze dienen dem Prädationsschutz, der Thermoregulation sowie der Jungenaufzucht. Bevorzugte Schlafplatzparameter und Pflanzenfamilien traten im Untersuchungsgebiet selten auf, daher ist die Zahl geeigneter Schlafplätze begrenzt und führt zu einer intrasexuellen Konkurrenz zwischen Weibchen um diese Ressource. Weibchen schliefen in Gruppen von zwei bis vier Tieren, die bis zu zwei Saisons eine konstante Zusammensetzung aufwiesen. Mit einer Ausnahme waren die Schlafgruppenmitglieder ausschließlich weiblich und setzten sich meist aus Tieren verschiedener Altersklassen zusammen. Gruppenschlafplätze wiesen eine höhere Qualität in bezug auf prädator- und thermoregulationsrelevante Parameter auf, was auf einen Konkurrenzvorteil von Gruppen hinweist. Schlafgruppen nutzten ihre Schlafplätze exklusiv und zeigten eine strikte räumliche Trennung zwischen verschiedenen Schlafgruppen als Folge der intrasexuellen Konkurrenz. Das Aktivitätsbudget der Fokustiere war konstant, während das Nahrungsspektrum saisonalen Schwankungen unterlag, da Früchte und Insekten vor allem in der Regenzeit auftraten. Soziale Interaktionen traten selten und meist im Reproduktionskontext auf. Das Urinwaschen konnte besonders häufig an Schlaf- und Futterplätzen beobachtet werden (62 bzw. 72 % und 38 %) und spielt wahrscheinlich eine wichtige Rolle bei der territorialen Abgrenzung von Weibchengruppen untereinander. Weibchen hatten in der Regel zwei Würfe mit 1- 3 Jungtieren pro Saison und zeigten sowohl innerhalb als auch zwischen verschiedenen Gruppen eine hohe Geburtensynchronität. Mit zunehmendem Alter der Jungtiere, wurden diese von den Müttern länger allein gelassen. In Gruppen profitierten die Weibchen, da ihre Jungtiere weniger Zeit allein verbrachten. Weibliche Schlafgruppenmitglieder waren meist nahe miteinander verwandt und häufig handelte es sich um Mutter-Tochter-Dyaden. Innerhalb der Population besitzen Weibchen mehr verwandte Tiere als Männchen und die Distanzen zwischen verwandten Weibchen-Dyaden sind deutlich geringer als zwischen Männchen-Dyaden, was auf ein philopatrisches Verhalten von Mausmaki-Weibchen schließen läßt, während Männchen das abwandernde Geschlecht sind. Dies führt zur Ausbildung von Matrilinearitäten, von denen im gesamten Untersuchungszeitraum neun gefunden wurden. Die Ergebnisse zeigen, daß die Ressourcen Nahrung und Schlafplatz für die Reproduktion von Weibchen des Grauen Mausmaki eine wichtige Rolle spielen, die aufgrund der beschränkten Verfügbarkeit dieser Ressourcen zu einer ausgeprägten intrasexuellen Konkurrenz führt. Sie entspricht jedoch weder der Definition für ‚scramble‘ noch für ‚contest competition‘. Daher wird die Bezeichnung ‚kryptische Konkurrenz‘ für diese indirekte Konkurrenz vorgeschlagen.

Schlagerworte: *Microcebus murinus*, Fortpflanzungsstrategien, Konkurrenz um Ressourcen

Abstract (english)

Information from the field about reproductive strategies of female grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*) are limited and data from the laboratory is contradictory. Data has been collected from a population in their natural habitat a dry deciduous forest in Northwest Madagascar on population ecology, home range and sleeping site usage, respectively, with special reference to brood care. This study was carried out in a 30 ha plot covering two complete breeding seasons (July 1998 till April 1999 and August 1999 till April 2000). Mark-recapture data shows seasonal variation in the number of animals captured and a sex ratio bias towards males in the captured population. Seasonal variation of testes volume as well as the occurrence of oestrus in captured females suggest two distinct mating and birth peaks. Ectoparasite load varied seasonally and was more prominent in males than females. Home range size decreased throughout the season and home range overlap was more pronounced within than between sleeping groups, indicating intrasexual competition. Using an overall of 26 radio-collared females 332 different sleeping sites have been located. They could be assigned to three different categories: tree holes, leaf nests and open sites. Choice of sleeping site type, usage duration and changing behaviour showed seasonal variation that was affected by climatic parameters as well as group size and the presence of offspring. Sleeping sites are crucial as predator defence, for thermoregulation as well as rearing young. Preferred sleeping site parameters and plant families were rare at the study site, resulting in limited availability of suitable sites and intrasexual competition between females for this resource. Females formed long-term sleeping groups of two to four individuals lasting for up to two seasons. Apart from one exception sleeping groups consisted exclusively of females, usually from different age classes. Sleeping sites used solely by groups showed higher quality in respect to predator defence and thermoregulatory needs suggesting competitive advantages of groups. Sleeping groups used their sites exclusively and as a consequence of intrasexual competition distribution of sleeping sites showed a clear distinction in space between different groups. The activity budget of focal animals remained constant while diet showed seasonal variation with fruits and insects being eaten mainly during the rainy season. Social interactions could rarely be observed and occurred predominantly in the reproductive context. In particular when leaving sleeping sites and at feeding sites urine washing was shown (62 % and 38 % respectively) suggesting its important role in territorial defence of female groups. Females regularly had two litters per season consisting of 1 – 3 offspring and showed high birth synchrony within as well as between different groups. Females decreased the time spent with their offspring with increasing age of young. They gained benefits from communal care by decreasing the time progeny remained unattended. Female members of sleeping groups frequently were close kin often consisting of mother-daughter dyads. Within the population females commonly had more close kin than males and distances between related female-female dyads tended to be shorter than between male-male dyads, indicating that females were the philopatric sex while males disperse. This leads to the establishment of matrilineal groups of which nine could be identified throughout the whole study. The results of this study show that food and sleeping sites are crucial resources for female reproduction in grey mouse lemurs. Their limited availability leads to intense intrasexual competition for these resources but patterns of competition found are neither covered by the definition for ‘scramble competition’ nor ‘contest competition’. Therefore I suggest ‘cryptic competition’ as a new label for this type of competition.

Keywords: *Microcebus murinus*, reproductive strategies, resource competition

Inhaltsverzeichnis

1.	Einleitung.....	1
1.1	Fortpflanzungsstrategien.....	1
1.2	Gemeinschaftliche Jungenaufzucht.....	4
1.3	Bisherige Forschungsergebnisse	7
1.4	Fragestellungen	12
2.	Material und Methoden	16
2.1	Untersuchungsgebiet und –zeitraum	16
2.2	Populationsökologische Methoden.....	18
2.2.1	Fang/Wiederfang	18
2.2.2	Reproduktionsbiologie.....	19
2.3	Parasitologische Untersuchungen	20
2.4	Radiotelemetrie	20
2.4.1	Nächtliche Aktionsräume.....	21
2.4.2	Intraspezifische Interaktionen	22
2.4.3	Konstanz von Aktionsräumen	22
2.5	Qualitative und quantitative Analysen zur Schlafplatzwahl und –nutzung.....	23
2.5.1	Schlafplatzqualität	23
2.5.2	Schlafplätze als begrenzte Ressource	25
2.5.3	Nutzungsmuster der Schlafplätze	26
2.5.4	Soziale Schlafplatzkonstellation.....	27
2.6	Verhaltensbeobachtungen.....	28
2.6.1	Beobachtungen außerhalb der Jungenaufzucht	29
2.6.2	Beobachtungen während der Jungenaufzucht	31
2.7	Genetische Analysen	32
2.8	Datenverarbeitung und statistische Verfahren	34
3.	Ergebnisse.....	36
3.1	Klimatische Verhältnisse	36
3.2	Populationsökologie	37
3.2.1	Saisonale Dynamik der Gesamtpopulation.....	37
3.2.2	Entwicklung des Körpergewichtes	39
3.2.3	Körpergewicht der Fokustiere	42
3.2.4	Reproduktionsbiologie.....	43

3.3	Kosten von Weibchenassoziationen.....	45
3.4	Konkurrenz um Ressourcen: Aktionsräume	47
3.4.1	Nächtliche Aktionsräume und ihre jahreszeitliche Dynamik.....	47
3.4.2	Aktionsraumüberlappungen	48
3.4.3	Räumliche Konstanz von Aktionsräumen.....	54
3.5	Konkurrenz um Ressourcen: Schlafplätze.....	55
3.5.1	Schlafplatzqualität	55
3.5.2	Nutzungsmuster von Schlafplätzen	60
3.5.3	Soziale Schlafplatzkonstellationen.....	64
3.6	Verhaltensbeobachtungen.....	72
3.6.1	Aktivitätsbudgets.....	72
3.6.2	Nahrung.....	73
3.6.3	Markierverhalten	75
3.6.4	Reihenfolge beim Aufsuchen und Verlassen von Höhlen	77
3.6.5	Reproduktion.....	77
3.6.6	Jungenaufzucht.....	79
3.7	Genetische Analysen	82
3.7.1	Verwandtschaftliche Beziehungen von Schlafgruppenmitgliedern	82
3.7.2	Genetische Struktur der Population.....	85
4.	Diskussion.....	89
4.1	Methodenkritik.....	89
4.2	Populationsökologie	90
4.2.1	Geschlechterverhältnis.....	90
4.2.2	Morphometrie.....	94
4.2.3	Reproduktionsbiologie.....	95
4.3	Schlafgruppen	97
4.3.1	Soziale Schlafplatzkonstellationen.....	97
4.3.2	Reproduktion in Gruppen.....	99
4.3.3	Gemeinschaftliche Jungenaufzucht	101
4.4	Kosten von Weibchenassoziationen: Parasiten.....	103
4.5	Konkurrenz um Ressourcen: Nahrung	107
4.5.1	Aktivitätsbudget und Nahrungsspektrum.....	107
4.5.2	Aktionsraumgröße und -dynamik.....	108
4.5.3	Konkurrenzbeziehungen	110

4.5.4	Räumliche Konstanz	113
4.6	Konkurrenz um Ressourcen: Schlafplätze	114
4.6.1	Schlafplatzqualität und Nutzungsmuster	114
4.6.2	Ressourcenabundanz	118
4.6.3	Konkurrenzbeziehungen	120
4.7	Verwandtschaftliche Beziehungen	124
4.7.1	Verwandtschaftsgrad von Gruppenmitgliedern	124
4.8	Genetische Populationsstruktur	126
4.9	Weibchengruppen beim Grauen Mausmaki: ein Modell	127
5.	Zusammenfassung	131
6.	Literaturverzeichnis	134
Anhang	158

Abkürzungsverzeichnis

Apr	April
Aug	August
B	Beobachtungen
Dez	Dezember
Feb	Februar
F-F	Weibchen-Weibchen-Dyade
Jan	Januar
JBA	Jardin Botanique A
JBB	Jardin Botanique B
Jul	Juli
Jun	Juni
KW	Kruskal-Wallis-Test
Max	Maximum
M-F	Männchen-Weibchen-Dyade
Min	Minimum
M-M	Männchen - Männchen –Dyade
Mrz	März
MWU	Mann-Whitney-U-Test
N	Anzahl der Stichproben
n.s.	nicht signifikant
Nov	November
Okt	Oktober
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
Re	Reproduktionserfolg
Sep	September
T _{max}	Maximaltemperatur
T _{min}	Minimaltemperatur
Wg	Wurfgröße
Z	statistische Prüfgröße

1. Einleitung

1.1 Fortpflanzungsstrategien

Nach Darwin (1859) strebt jedes Individuum danach, eine Fitneßmaximierung zu erzielen. Die Strategien, die ein Individuum wählt, um dieses Ziel zu erreichen, werden von einer Reihe von Faktoren modifiziert und können daher sehr unterschiedlich aussehen (Swartz Soukup & Thompson 1997, Heg & van Teuren 1998). Grundsätzlich wird der Reproduktionserfolg und damit die Fitneß durch den Zugang zu beschränkten Ressourcen bestimmt. Bei den meisten Arten und vor allem den Säugern sind Weibchen das stärker investierende Geschlecht, daher wird der Reproduktionserfolg von Männchen durch den Zugang zu rezeptiven Weibchen beschränkt. Bei den Weibchen dagegen wird der Reproduktionserfolg durch die Verteilung von Ressourcen wie Nahrung, Nistplätze etc. und dem Prädationsdruck bestimmt (Trivers 1972, Wrangham 1980). Die resultierende Konkurrenz um Ressourcen kann verschiedene Ausprägungen haben. Entweder beuten Individuen ein Gebiet mit guten Ressourcen aus, und später ankommenden Tieren steht diese Ressource nicht mehr zur Verfügung (scramble competition) oder die Tiere verteidigen aggressiv bestimmte Ressourcen und schließen auf diese Art andere vom Zugang zu diesen Ressourcen aus (contest competition, Milinski & Parker 1991). Die Fähigkeit der Weibchen, Ressourcen zu nutzen, hängt von deren räumlicher und zeitlicher Verteilung ab. Ist ein einzelnes Tier nicht zur ökonomischen Verteidigung einer Ressource in der Lage, bietet der Zusammenschluß zu einer Gruppe eine Option zur gemeinsamen Nutzung und Verteidigung solcher Ressourcen.

Weibchen sind jedoch nicht nur durch die effektive Nutzung begrenzter Ressourcen in der Lage, ihren Reproduktionserfolg zu steigern. Ein wichtiger Faktor ist auch die Wahl des geeigneten Paarungspartners. Da in der Regel die Weibchen den größten Anteil an den Investitionen in die Nachkommen haben, sollten sie sich hierbei wählerisch zeigen (Krebs & Davis 1996). Durch die Wahl eines Männchens, das in der Lage ist, eine Ressource oder aber Weibchen direkt gegen Konkurrenten zu verteidigen, können solche Eigenschaften, soweit sie genetisch fixiert sind, auch auf die Nachkommen übertragen werden. Bei Weibchen, die Brutpflege betreiben, kann die Fähigkeit und Bereitschaft des Männchens, über die Paarung hinaus in seine Nachkommen zu investieren, ein entscheidendes Auswahlkriterium sein. Die

Kosten der Nachkommenaufzucht für das Weibchen lassen sich dabei in dem Maße verringern, in dem das Männchen seine Investitionen steigert.

Auch die Wahl mehrerer Männchen als Kopulationspartner kann die Kosten der Weibchen reduzieren. Obgleich die während einer Kopulation übertragenen Spermien in der Regel für die Befruchtung aller Eizellen eines Weibchens mehr als ausreichend sind, kann es sich für ein Weibchen auszahlen, mehrfach und mit verschiedenen Männchen zu kopulieren (Alcock 1996, Reynolds 1996). Die Vorteile können vielfältiger Natur sein. Neben direktem materiellen Gewinn, wie er bei Insekten, deren Männchen bei der Paarung Brautgeschenke übergeben, erzielt werden kann (Thornhill & Alcock 1983), ist bei einigen Arten ein promiskues Paarungsverhalten mit der Rekrutierung von Männchen zur Jungenaufzucht verbunden (Poldmaa & Holder 1997, Nakamura 1998). Eine Unsicherheit der Vaterschaft kann Männchen daran hindern, Infantizid zu begehen, und sie dazu veranlassen die Jungtiere vor anderen infantizidalen Männchen zu schützen (van Schaik 1996, van Schaik & Kappeler 1997, Swartz Soukop & Thompson 1997, van Schaik et al. 1999). Sie kann auch die Bereitschaft von Männchen erhöhen, Nachwuchs gegen Prädatoren zu verteidigen (Petrie & Kempnaers 1998). Weibchen können aber auch genetische Vorteile aus wiederholten Paarungen gewinnen, wenn es ihre Fruchtbarkeit erhöht (Trexler et al. 1997, Hoogland 1998) und die Qualität und genetische Vielfalt der Nachkommen steigert (Jennions 1997, Stear et al. 1998, Drickamer et al. 2000, Osikowski & Rafinski 2001). Die Ergebnisse genetischer Analysen verschiedener Vogelarten mit sozialer Monogamie belegen das Ausmaß von Kopulationen außerhalb der Paarbindung und unterstreichen die notwendigerweise damit verbundenen Vorteile dieses Verhaltens für den Reproduktionserfolg von Weibchen (Kempnaers 1998, Brown & Brown 1998, Petrie et al. 1998, Schwagmeyer & Ketterson 1999, Kempnaers et al. 2001). Dennoch sind wiederholte Kopulationen für Weibchen auch mit Kosten verbunden, denn diese Zeit können sie nicht mit Nahrungssuche und –aufnahme verbringen. Betrogene Männchen können ihr elterliches Investment verringern, wenn sie Untreue vermuten. Der sexuelle Kontakt zu mehreren Männchen birgt außerdem ein erhöhtes Risiko der Infektion mit Krankheiten und der Übertragung von Parasiten. Dies ist ein Grund, weshalb Weibchen bei der Wahl von Paarungspartnern auf Indikatoren wie die Ausbildung sexueller Geschlechtsmerkmale achten sollten, die eine mögliche Parasitierung anzeigen (Hamilton & Zuk 1982, Moller 1990a, Moller & Tegelström 1997, Taylor et al. 1998, Buchanan et al. 1999, Kose & Moller 1999). Eine erhöhte Immunkompetenz von Weibchen

mit promiskem Paarungsverhalten wie sie bei Primaten beschrieben wurde (Nunn et al. 2000), ist eine weitere Möglichkeit, diese Kosten zu verringern.

Auch nach der Kopulation können Weibchen noch eine Auswahl auf Ebene der Spermien treffen und damit entscheidend zu ihrem Reproduktionserfolg beitragen. Über die Mechanismen ist bisher wenig bekannt, aber sie können zum Ausschluß genetisch inkompatibler Männchen führen (Jennions 1997). Auf diese Weise werden Fitneßkosten für das Weibchen reduziert. Spermien, die sich bei der Konkurrenz im weiblichen Genitaltrakt gegen andere Spermien durchsetzen, können diese Eigenschaften auf Nachkommen übertragen und so durchsetzungsfähige Nachkommen produzieren (Eberhard & Cordero 1995). Weibchen können möglicherweise auch an im Ejakulat enthaltenen Substanzen die Qualität des Männchens abschätzen und Spermien für die Befruchtung auswählen. Da die Spermienproduktion für Männchen mit Kosten verbunden ist, sollte auch die Anzahl und Qualität der übertragenen Spermien ein Maß für die Qualität des Männchens sein und Weibchen sollten danach wählen (Stockley 1997, Hosken & Stockley 1998).

Die Effizienz der Partnerwahl kann durch die Synchronisation der rezeptiven Phasen der Weibchen erreicht werden. Auf diese Art wird die intrasexuelle Konkurrenz unter den Männchen um Paarungspartner vergrößert. Das ermöglicht es den Weibchen, Männchen zu wählen, die sich in der Konkurrenz als besonders erfolgreich erweisen. Da das synchrone Auftreten von rezeptiven Weibchen das Reproduktionspotential von Männchen besonders bei kurzen Fortpflanzungsperioden stark begrenzen kann, wird dies auch als Methode zur Etablierung monogamer Paarungs- und Sozialsysteme interpretiert (Knowlton 1979). Dies hat sich jedoch nicht immer als zutreffend erwiesen (Kempnaers 1997, Weatherhead 1997). Prinzipiell kann die Synchronisierung weiblicher Zyklen durch endogene und exogene Mechanismen geschehen. Man teilt sie grob in drei Klassen ein: Umwelteinflüsse, innere und soziale Mechanismen (Bronson 1989, Ims 1990a). Signale aus der abiotischen Umwelt sind die Photoperiode, Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Nahrungsverfügbarkeit, die sich im Jahreszyklus verändern. Bei Säugern dienen solche Zeitgeber zur Synchronisation der Reproduktion mit der Zeit der größten Nahrungsverfügbarkeit während der energetisch aufwendigen Laktationsperiode (Bronson 1989, Bronson & Heidemann 1994). Endogene Rhythmen als Feindvermeidungsstrategie werden dagegen bei der Vermehrung von Insekten mit außergewöhnlich langen und explosionsartigen Reproduktionszyklen (13 und 17 Jahre bei manchen Zikaden) vermutet (Ims 1990). Die Östrussynchronisation findet man aber auch bei

vielen sozial lebenden Säugern inklusive des Menschen (McClintock 1982). Dort findet sie häufig über pheromonale und/oder taktile Reize statt. Die Synchronisation von Geburten wurde von Packer und Pusey (1983) bei Löwen nach der Rudelübernahme durch eine neue Männchenkoalition beschrieben. Bei Mäusen wurde wiederholt Infantizid durch trüchtige Weibchen beschrieben, während diese sich gegenüber fremden Jungtieren nicht infantizidal verhalten, wenn sie selber Jungtiere säugen (König 1994a, Manning et al. 1995, Hayes 2000). Geburtensynchronität kann also den Reproduktionserfolg erhöhen und gemeinschaftliche Jungenaufzucht begünstigen. Geburtensynchronität bzw. –asynchronität kann aber auch als Anpassung an Prädationsdruck interpretiert werden, wobei der Erfolg einer solchen Strategie vom Beutespektrum und der saisonalen Aktivität der Beutegreifer abhängt (Ims 1990a und b).

1.2 Gemeinschaftliche Jungenaufzucht

Gemeinschaftliche Jungenaufzucht (communal care), das Teilen der elterlichen Aufgaben zwischen mehreren Individuen, findet man in der Natur bei vielen sozialen Arten. Insekten zeigen dieses Verhalten ebenso wie Vögel und Säuger. Als Vorteile gemeinschaftlicher Jungenaufzucht werden Fitneßgewinne durch gemeinsame Ausbeutung von Nahrungsressourcen, gemeinschaftliche Jagd, Allogrooming, Verteidigung und Thermoregulation vorgeschlagen (Emlen 1991). Ebenso werden aber auch zahlreiche Kosten angeführt wie die gesteigerte Konkurrenz um Nahrung, die größere Auffälligkeit für Prädatoren, Übertragung von Parasiten und Infantizid. Überlegungen, die den Verbleib von Tieren im Geburtsterritorium trotz der damit verbundenen Kosten zu erklären versuchen, lassen sich grob in zwei Kategorien einteilen: ökologische Beschränkungen und Vorteile von Philopatrie. Für den ersten Ansatz werden eine hohe Populationsdichte, die die Zahl der für die Reproduktion zur Verfügung stehenden Territorien beschränkt (Emlen 1991, Hatchwell & Komdeur 2000, Ekman et al. 2001) oder die verbesserte Rate der Lokalisation von Nahrungsquellen in der Gruppe als Erklärung angeführt (Caraco & Brown 1986, Faulkes et al. 1997). Als Vorteile philopatrischen Verhaltens dagegen werden eine verbesserte Thermoregulation während der Wintermonate (Madison et al. 1984), gemeinschaftliche Verteidigung gegen Infantizid (Manning et al. 1995) und Prädatoren diskutiert (van Schaik 1983). Ein weiteres häufig aufgeführtes Argument ist die Möglichkeit, durch die Hilfe bei der Aufzucht von Geschwistern Fähigkeiten für die spätere erfolgreiche Aufzucht eigener Nachkommen zu erlernen (Emlen & Wrege 1989). Dennoch konnte bei z. B.: bei *Picoides borealis* kein Unterschied im Reproduktionserfolg von ehemaligen ‚Helfern‘ und Jungvögeln, die gleich im ersten Jahr selber brüten, nachgewiesen werden (Kahn & Whittingham 1997).

Arnold & Owens (1999) fanden bei Vögeln einen Zusammenhang zwischen dem Auftreten von kooperativer Jungenaufzucht und dem Breitengrad. Gemeinschaftliche Jungenaufzucht tritt vor allem in wärmeren Regionen auf. Dies ist in der Regel mit einem ganzjährig reichhaltigen Nahrungsangebot und einer ganzjährigen Territorialität verbunden. Als Konsequenz ist die Zahl der Brutterritorien begrenzt, und das Verbleiben im Geburtsrevier kann eine Alternative zum Abwandern sein. Zu den gleichen Konsequenzen führt auch eine geringe Adultmortalität, und kooperatives Verhalten tritt vor allem bei langlebigen Arten auf (Hatchwell & Komdeur 2000). Bei Carnivoren wurde ein ähnlicher Zusammenhang gefunden (Johnson et al. 2000). Auch die Ernährungsweise spielt eine wichtige Rolle bei der Evolution kooperativer Reproduktion. Ein extremes Beispiel hierfür sind Mulle, deren Eusozialität hauptsächlich auf die Verteilung der als Nahrungsquelle genutzten Geophyten zurückgeführt wird (Faulkes et al. 1997, Lacey & Sherman 1997). Sowohl inter- als auch intraspezifisch können solche kooperativen Systeme mit einer großen Variabilität verbunden sein (Snowdon 1996). So lebt der europäische Dachs (*Meles meles*) in Großbritannien in großen gemischtgeschlechtlichen Gruppen, auf dem europäischen Festland dagegen einzeln oder in Paaren (Woodroffe & MacDonald 1993). Auch hier wird der Nahrungsverteilung eine entscheidende Bedeutung zugesprochen und davon ausgegangen, daß Nahrung für britische Dachse lokal gehäuft auftritt. Arten mit gemeinschaftlicher Jungenaufzucht verfolgen oft eine k-Strategie, die bei Vögeln mit einer verlängerten Betreuung von Jungtieren nach dem Verlassen des Nestes verbunden ist (Langen 2000). Bei Säugern dagegen werden besonders große Jungtiere und eine beschleunigte Jungtierentwicklung mit der Evolution von kooperativer Jungenaufzucht in Zusammenhang gebracht (Creel & Creel 1991, Creel & MacDonald 1995, Mitani & Watts 1997). Die kooperative Jungenaufzucht ist für Helfer in der Regel mit großen Kosten wie einer verringerten Wachstumsrate, Gewichtsverlusten, erhöhtem Prädationsrisiko und erhöhter Mortalität verbunden (Rabenold 1992, Clutton-Brock et al. 1998, Heinsohn & Legge 1999, Schradin & Anzenberger 2001). Daher hängt die Investition des Helfers auch von seiner Körperkondition ab (Clutton-Brock et al. 2001). Angesichts dieser Kosten überrascht, daß ein offensichtlicher Nutzen des Helfens in Form eines erhöhten Reproduktionserfolges nur bei einigen, aber nicht bei allen untersuchten Arten festgestellt werden konnte und sogar ein verringerter Reproduktionserfolg gefunden wurde. (Heinsohn & Legge 1999, Heymann & Soini 1999, Magrath 2001). Helfen kann aber auch die Adultmortalität deutlich verringern und für den Helfer die Chancen auf eine zukünftige Reproduktion erhöhen. Es ist bei verwandten Tieren mit einer erhöhten inklusiven Fitness verbunden (Rood 1990, Emlen 1991, 1997, Ekman et al. 2001, Balshine et al. 2001).

Bei Arten mit gemeinschaftlicher Jungenaufzucht findet man häufig auch eine asymmetrische Verteilung der Reproduktion (reproductive skew). Sie kann von relativ gleichmäßig über die Gruppenmitglieder verteilter Reproduktion (plural breeding) bis zur Monopolisierung von Reproduktion durch ein dominantes Tier (singular breeding) und der völligen sexuellen Inhibition aller nicht-reproduzierenden Gruppenmitglieder sowie einer Arbeitsteilung zwischen den Gruppenmitgliedern (eusocial breeding) gehen. Der Grad dieser Asymmetrie wird nach dem Modell von Vehrencamp (1983, reproductive skew model) durch den Fitneßgewinn bestimmt, den ein dominantes Tier durch den Beitrag subdominanter Tiere erzielt. Außerdem hat die Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Abwanderung von subdominanten Tieren, der Verwandtschaftsgrad zwischen Gruppenmitgliedern und die Ausprägung der Dominanzbeziehungen zwischen Gruppenmitgliedern einen entscheidenden Einfluß. Wie dieses gehen auch die meisten hieraus weiterentwickelten Modelle davon aus, daß mit zunehmender Wahrscheinlichkeit einer erfolgreichen Abwanderung das dominante Tier Subdominanten Anteile an der Reproduktion zugesteht, um eine Abwanderung zu vermeiden (staying incentives, Cant 1998, Johnstone et al. 1999, Reeve & Ratnieks 1993, Reeve & Emlen 2000). Da verwandte Tiere auch durch indirekte Fitneß Nutzen erzielen können, sollten Dominanzbeziehungen und die reproduktive Asymmetrie zwischen verwandten Tieren ausgeprägter sein als bei nicht verwandten. Tatsächlich trifft dies auch bei einigen Arten wie Callitrichiden (French 1997, Saltzman et al. 1997, Tardif 1997), Zwergmungos (Creel & Waser 1997) und Mullen (Faulkes & Abbott 1997, Lacey & Sherman 1997, Faulkes & Bennett 2001) zu. Cant und Johnstone (1999) stellten ein Modell vor, daß die Kosten für die Produktion von Nachkommen mitberücksichtigt. Die Vorhersagen dieses Modells entsprechen denen der übrigen, wenn die Kosten für die Nachkommenproduktion gering sind wie bei Insekten. Sind diese aber hoch, sollte der umgekehrte Fall eintreten und zwischen nicht verwandten Tieren die reproduktive Asymmetrie besonders ausgeprägt sein. Im Gegensatz zu vorangegangenen Modellen gilt dieses Modell nur für Weibchen.

Das gemeinsame Säugen von Jungtieren unterliegt anderen Selektionsfaktoren als die gemeinschaftliche Jungenaufzucht. Die Laktation ist bei vielen Säugern der energetisch aufwendigste Teil der Reproduktion und übersteigt deutlich die Kosten der Trächtigkeit (Bronson 1989, König et al. 1988, Rogowitz 1997). Bei manchen Arten ist dies mit einer erhöhten Mortalität von Weibchen nach der Fortpflanzungsperiode verbunden (Neuhaus 2000). Potentielle Kosten sind außerdem verlängerte Geburtenintervalle, verringerte Nahrungsaufnahme und ungleich verteilter elterlicher Aufwand (Sousa et al. 1997, Hayes

2000). Entsprechend stark sollte die Selektion auf Weibchen einwirken, das Säugen fremder Jungtiere zu unterbinden. Dennoch wird es bei manchen Arten beobachtet, und es gibt verschiedene Ansätze zur Erklärung dieses Phänomens. Adaptive Hypothesen gehen davon aus, daß sich gemeinschaftliches Säugen positiv auf den Reproduktionserfolg auswirkt, da sich die Wachstumsraten, Entwöhnungsgewichte und die Überlebensrate von Jungtieren erhöhen. Weibchen profitieren zusätzlich, weil sich die Intervalle zwischen mehreren Säugeeinheiten vergrößern (Menella et al. 1991, König 1994, 1997). Wilkinson (1992) interpretiert das Säugen fremder Jungtiere bei Abendseglern (*Nycticeius humeralis*) als adaptiv, da für die nächtliche Nahrungssuche Energie eingespart werden kann. Das selektive Säugen weiblicher Jungtiere interpretiert er als Hinweis auf die Rekrutierung weiterer Mitglieder in die Kolonie aus philopatrischen Weibchen, die thermoregulatorische Vorteile birgt. Nicht-adaptive Erklärungsansätze interpretieren das Säugen fremder Jungtiere als unvermeidbares Nebenprodukt der gemeinschaftlichen Nutzung von Nestern und der Unfähigkeit, eigene und fremde Jungtiere zu unterscheiden (Manning et al. 1995). Bisher liegen zu dieser Frage aber noch wenige Untersuchungen vor, und zukünftige Arbeiten müssen hier weitere Klarheit verschaffen.

1.3 Bisherige Forschungsergebnisse

Die Gattung *Microcebus* gehört zu den Lemuren, die auf Madagaskar und den Komoren leben. Zusammen mit den asiatischen und afrikanischen Lorisiden (*Loris*, *Nycticebus*, *Perodicticus* und *Arctocebus*) und Buschbabies (*Galago*) bilden sie die Gruppe der Strepsirrhini (Tattersall 1982, 1995, Purvis 1995, Martin 2000). Phylogenetisch zählen Mausmakis zu den ursprünglichen Primatenspezies und erscheinen daher ein geeigneter Modellorganismus für die Erforschung der Evolution von Sozialsystemen bei Primaten. Heute unterscheidet man acht verschiedene Arten von Mausmakis (Rasoloarison et al. 2000, Yoder et al. 2000). Der in den Trockenwäldern der Süd- und Westküste Madagaskars vorkommende Graue Mausmaki (*Microcebus murinus*) wird mit einer Körpermasse von knapp 60 g nur von dem erst 1994 entdeckten Goldbraunen Mausmaki (*M. ravelobensis*) mit ca. 70 g in der Größe übertroffen (Zimmermann et al. 1998, Rasoloarison et al. 2000). Bisher wurde der Goldbraune Mausmaki ausschließlich für das Gebiet Ankarafantsika an der Nordwestküste Madagaskars beschrieben. Die Verbreitung des Roten Mausmaki (*M. rufus*) erstreckt sich entlang der Regenwälder der madagassischen Ostküste. Mit einer Körpermasse von ca. 50 g (Harcourt 1987, Atsalis 1999, Randrianambinina 2001) sind sie kleiner als Graue Mausmakis. Außerdem wurden kürzlich drei neue Spezies *M. sambiranensis*, *M. tavarata* und *M.*

griseorufus von verschiedenen Lokalitäten der Westküste beschrieben. Ferner wurden die als *M. myoxinus* beschriebenen Vertreter aus dem Kirindy Wald (Schmid & Kappeler 1995) als neue Spezies (*M. berthae*) identifiziert (Rasoloarison et al. 2000, Yoder et al. 2000). Sie ist mit ca. 30 g der kleinste Vertreter der Mausmakis. Da eine detailliertere Untersuchung der Ostküstenpopulationen bisher aussteht, ist die Entdeckung weiterer Mausmaki-Arten wahrscheinlich.

Wie die meisten Lemuren und im Unterschied zu anderen strepsirrhinen und anthropoiden Primaten zeichnen Mausmakis sich durch das Vorhandensein eines *Tapetum lucidum*, einer besonders reflektierenden Schicht, die sich hinter den lichtempfindlichen Zellen der Augen befindet, aus, die eine Anpassung an ihre nachtaktive Lebensweise darstellt. Sie besitzen ein funktionsfähiges Vomeronasalorgan (Schilling 1987) und verfügen über ein vielfältiges olfaktorisches Verhaltensrepertoire (Glatston 1979, Schilling 1979, 1995, Büsching 1995). Daneben ist der akustische Sinn gut entwickelt. Mausmakis zeigen ein differenziertes akustisches Repertoire, das sich bis in den Ultraschallbereich erstreckt (Zimmermann & Lerch 1993, Hafen et al. 1998, Polenz 2000, Zietemann 2000, Zimmermann et al. 2000).

Mausmakis bewegen sich in der sogenannten ‚fine branch niche‘ (Martin 1972), gehen einzeln auf Nahrungssuche (solitary forager‘, Bearder 1987) und ernähren sich omnivor. Arthropoden und kleine Vertebraten wurden ebenso als Nahrung gefunden wie Sekrete von Insektenlarven, Früchte, Blüten, Nektar, Harze und Blätter (Martin 1972, Petter 1978, Hladik et al. 1980, Corbin & Schmid 1995, Peters 1999, Sarikaya 1999). In ihrem natürlichen Lebensraum unterliegt das Nahrungsangebot saisonalen Schwankungen, die mit den ausgeprägten jahreszeitlichen Klimaveränderungen einhergehen (Ganzhorn 1989, Sorg & Rohner 1996, Ganzhorn et al. 1999). Eine mehrmonatige Regenzeit von November bis März unterscheidet sich deutlich von einer nahezu niederschlagsfreien Trockenzeit von bis zu acht Monaten im natürlichen Lebensraum des Grauen Mausmakis. Die extreme Saisonalität, verbunden mit dem Laubabwurf der meisten Pflanzen, beschränkt die pflanzliche Produktion auf wenige Monate im Jahr.

Neben den jahreszeitlichen Schwankungen der Niederschläge sind auch dramatische Variationen der Temperaturen sowohl im Jahresverlauf als auch im Tagesverlauf zu verzeichnen (Ganzhorn & Kappeler 1996, Sorg & Rohner 1996, Ganzhorn 1999). Um diesen energetisch anspruchsvollen Herausforderungen zu begegnen, haben Mausmakis wie viele

andere Halbaffen einen deutlich abgesenkten Basalstoffwechsel (Müller 1983). Die Reduktion beträgt bei *M. murinus* gegenüber anderen Säugetieren 10-30 % (Chevallard 1976) und ist während der Trockenzeit am größten. Außerdem können Mausmakis einen täglichen, aber auch saisonalen Torpor zeigen (Petter 1978, Petter-Rousseaux 1980, Ortmann & Schmid 1998), durch den eine zusätzliche Energieersparnis von bis zu 38 % bei *M. murinus* (Schmid 1997, 2000) und bis zu 39 % beim kleinsten Mausmaki (*M. myoxinus* bzw. *M. berthae*, Schmid et al. 2001) erzielt werden kann. Im Westen Madagaskars in Kirindy wurden beim Auftreten des saisonalen Torpors geschlechtsspezifische Unterschiede und damit verbundene geschlechtsspezifische Schwankungen im Gewicht beobachtet (Fietz 1995, 1998, Schmid & Kappeler 1998, Schmid 1999). Es waren überwiegend weibliche Tiere, die für einige Monate während der Trockenzeit aus der gefangenen Population verschwanden, während Männchen nur zu einem geringen Anteil in eine inaktive Periode übergingen. Nur Tiere, die ein bestimmtes Mindestgewicht erreichten, zeigten saisonalen Torpor (Schmid 1997, Schmid & Kappeler 1998). Ähnliches wird auch für *M. rufus* aus Mantadia und Ranomafana von der Ostküste berichtet (Atsalis 1999, Randrianambinina 2001). Saisonaler Torpor konnte jedoch in Ampijoroa nicht beobachtet werden und trat in Sekundärwäldern in Kirindy nur in begrenztem Umfang auf (Ganzhorn & Schmid 1998, Radespiel 1998, Ehresmann 2000, Schmelting 2000, Schmelting et al. 2000). In Kirindy wird dies als Folge der höheren Temperaturschwankungen im Sekundärwald und der geringeren Isolationsfähigkeit der dortigen Schlafhöhlen interpretiert.

Schlafplätze können durch thermische Isolation zur Energieersparnis bei stark schwankenden Außentemperaturen beitragen (Schmid 1997, Radespiel et al. 1998). Temperaturmessungen haben eine verbesserte Isolationsfähigkeit von Höhlen in Lebendholz ergeben (Radespiel et al. 1998, Schmid 1998). Gleichzeitig schwankt das Isolationsvermögen aber auch in Lebendholz stärker im Jahresverlauf und nimmt mit fortschreitender Trockenzeit deutlich ab (Schmid 1998). Trotzdem zeigen Studien in Kirindy und Ampijoroa, daß Graue Mausmakis Höhlen in Totholz präferieren (Schmid 1997, Radespiel 1998, Ehresmann 2000). *M. murinus* kann Torpor nur unterhalb von Temperaturen von 28°C aufrecht erhalten. Der Aufenthalt in gut isolierten Höhlen könnte daher einen zusätzlichen Energiegewinn von bis zu 5 % bedeuten (Schmid 1998). Laborbefunde belegen, wie das Schlafen in Gruppen zur Energieersparnis beitragen kann (Perret 1998 a und b). Während der Fortpflanzungsperiode wird bereits bei einer Gruppengröße von zwei Tieren eine Energieersparnis von 20 % erreicht, und sie ist mit 40 % bei vier Tieren maximal. Im Verlauf der Ruheperiode wird schon bei

einer Gruppengröße von zwei Tieren eine maximale Energieersparnis erreicht, da der Basalstoffwechsel bereits abgesenkt ist.

Wie beim saisonalen Torpor ließen sich auch in bezug auf die Nutzung von Schlafplätzen geschlechtsspezifische Unterschiede bei *M. murinus* feststellen. Weibchen nutzen ihre Höhlen länger und sind regelmäßig in Gruppen anzutreffen, während Männchen häufig wechseln und in der Regel alleine schlafen (Radespiel et al. 1998, 2000, Ehresmann 2000, Schmelting 2000). Außerdem sind die von Weibchen genutzten Schlafplätze besser thermisch isoliert (Radespiel 1998). Dies unterstreicht die Bedeutung der Gruppenbildung für die Reproduktion der Weibchen des Grauen Mausmakis und von Schlafplätzen als potentiell begrenzende Ressource. Außerdem wird auch ihre Bedeutung als Schutz vor Prädatoren diskutiert, da der Raubfeinddruck bei dieser kleinen Spezies außerordentlich hoch ist (Goodman et al. 1993, Hawkins 1998). Die Nutzung von Höhlen und Nestern für Ruheperioden tritt bei vielen Strepsirrhini, wenigen Altweltaffen und großen Menschenaffen auf, ist aber insgesamt selten bei Primaten (Anderson 1984, 1998, Kappeler 1998). Neben den Faktoren Thermoregulation und Prädation können weitere Faktoren wie die Körpergröße, Parasiten und die soziale Organisation die Wahl eines Schlafplatzes beeinflussen. Kappeler (1998) sieht die Nutzung von Höhlen und Nestern bei Strepsirrhini im Zusammenhang mit der Wurfgröße und dem Modus des Jungentransportes. Da bei Cheirogaleiden die Wurfgröße in der Regel eins übersteigt und die Jungtiere relativ wenig entwickelt sind, ist es einem Weibchen nicht wie bei anderen Primatenarten möglich, seine Jungtiere am Körper mit sich zu tragen. Statt dessen werden sie in geschützten Orten untergebracht, und später im Geäst ‚geparkt‘ und in der Schnauze transportiert.

Ursprünglich wurde das Paarungssystem von Grauen Mausmakis als ‚dispenser Harem‘ beschrieben mit einem zentralen Männchen, das die Streifgebiete mehrerer Weibchen überlappt (Martin 1972). Periphere, subdominante Männchen leben am Rande dieses sogenannten Populationskerns und sind von der Reproduktion ausgeschlossen. Diese Interpretation beruhte auf einem vorgefundenen Geschlechterverhältnis von 1 Männchen : 4 Weibchen. In Folgestudien wurden diese Schlüsse in Frage gestellt, da telemetrische Studien starke inter- und intrasexuelle Überlappungen von Aktionsräumen beider Geschlechter feststellten (Barre et al. 1988, Pagès-Feuillade 1988, Fietz 1995, Radespiel et al. 1998, 2000, Peters 1999, Sarikaya 1999), während direkte Begegnungen eher selten waren (Barre et al. 1988). Bei den Männchen unterlag die Aktionsraumgröße einer starken jahreszeitlichen

Dynamik im Zusammenhang mit der Reproduktion, während sie bei den Weibchen relativ konstant in ihrer Größe war (Radespiel et al. 1998, 2000, Ehresmann 2000, Schmelting 2000). Diese Daten weisen im Zusammenhang mit der Hodengröße von Grauen Mausmakis auf das Vorliegen von ‚scramble competition‘ hin (Radespiel 1998, 2000, Schmelting 2000).

Wie alle Lemuren weisen auch Graue Mausmakis eine saisonale Reproduktion auf (Martin 1972, Petter-Rousseaux 1968, 1972, 1980), die photoperiodisch induziert wird (Glatston 1979, Perret 1992, Perret & Aujard 2000, Radespiel & Zimmermann 2000, Wrogemann et al. 2001). Im Labor zeigt sich eine deutliche Dynamik in der Gewichtsentwicklung verbunden mit einer starken Gewichtszunahme zu Beginn der Ruheperiode und eine vollständige Reduktion der Hoden (Volumenschwankungen um das acht- bis zehnfache, Perret 1977) bei den Männchen (Perret 1992, 1995, Wrogemann et al. 2001). In Gefangenschaft Die Weibchen bringen nach einer ca. 60tägigen Tragzeit 1 - 4 Jungtiere zur Welt, die bei Haltung in menschlicher Obhut bis zum Alter von 20-25 Tagen im Nest bleiben (Glatston 1979, Lerch 1989). Die Entwöhnung findet mit ca. 40 Tagen statt und die Tiere sind in der Fortpflanzungsperiode nach ihrer Geburt fortpflanzungsfähig (Glatston 1979, Tattersall 1982, Perret 1990, 1997). Wird ein Weibchen nach dem kurzen Östrus (rezeptive Phase 2-4 h, Lebec 1984) nicht trächtig, kann es nach einer mittleren Dauer von ca. 50 Tagen und bis zu drei Mal pro Fortpflanzungsperiode wieder östrisch werden (Glatston 1979, Perret 1982, Perret & Aujard 2001, Radespiel & Zimmermann 2001, Wrogemann et al. 2001). Aufgrund der photoperiodischen Steuerung sind die Östren gemeinsam gehaltener *M. murinus*-Weibchen stark synchronisiert und ein sozialer Mechanismus für dieses Phänomen wurde ausgeschlossen (Radespiel & Zimmermann 2001). Dennoch wird die Östrussynchronität im Zusammenhang mit der Förderung einer gemeinschaftlichen Jungenaufzucht diskutiert (Glatston 1986). Die hierzu aus dem Labor vorliegenden Daten sind widersprüchlich und berichten sowohl von Vorteilen als auch von Nachteilen der Reproduktion in Weibchengruppen. Mit Ausnahme einer Studie (Glatston 1979) wurden keine Dominanzbeziehungen zwischen Weibchen im Labor beobachtet (Perret 1982, 1986, 1990, 1996), wie dies bei Männchen häufig der Fall ist. Bei Männchen wird als Folge der Dominanzhierarchie die sexuelle Inhibition von subdominanten Tieren beschrieben und Jungtiere wurden ausschließlich vom dominanten Männchen gezeugt (Perret 1982, 1985, 1992, 1995, Schilling et al. 1984, Andrès et al. 2000, Perret & Aujard 2001,). In Folgestudien konnte die sexuelle Inhibition allein durch olfaktorische Reize erreicht werden. Für Weibchen wurde keine sexuelle Inhibition beschrieben, obgleich Perret & Aujard (2001) das Ausfallen

des zweiten und dritten Östrus als Folge der Gruppenhaltung von Mausmaki-Weibchen beschreiben. Berichtet wurde von normalen Östruszyklen und unveränderter Fertilität in Weibchengruppen ebenso (Glatston 1986, Perret 1990) wie von verzögerten Östruszyklen und verminderter Fertilität als Folge der Gruppenhaltung (Andriantsiferana 1974, Glatston 1979, 1981, Perret 1995, 1996). Perret (1996) fand außerdem geringere Wurfgrößen bei Weibchen in Gruppen. In Weibchengruppen aus nahe verwandten Tieren (Mutter/Tochter, Schwestern) beobachtete Glatston (1986) einen erhöhten Reproduktionserfolg im Vergleich zu einzeln gehaltenen Mausmaki-Weibchen. Dies führt sie auf die konstantere Aufzuchttemperatur in Gruppen zurück (Glatston 1979, 1981). Sie stellte auch fest, daß Weibchen in Gruppen profitierten, weil die Jungtiere weniger Zeit alleine verbrachten, und Weibchen in Gruppen die Intervalle ihrer Abwesenheit verlängerten, nicht aber die Gesamtdauer, die mit den Jungtieren verbracht wurde (Glatston 1986). Während in manchen Studien Weibchengruppen harmonische Beziehungen pflegten und Jungtiere gemeinsam verteidigten (Glatston 1979, Schulz 1992), kam es in anderen Fällen zu Aborten und zum Infantizid durch Weibchen (Glatston 1979, Perret 1995). Generell wird in Gefangenschaft eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zu Gunsten männlicher Nachkommen bei Weibchen in Gruppenhaltung beobachtet (Perret 1990, 1995, 1996, Watson et al. 1996, Perret & Aujard 2001), während es bei einzeln gehaltenen Weibchen einen Überschuß weiblicher Nachkommen gibt (Perret 1995, Perret & Aujard 2001).

1.4 Fragestellungen

Mausmakis und andere Strepsirrhini sind typische ‚solitary forager‘ (Bearder 1987), die während der Nahrungssuche allein anzutreffen sind. Alle diese Spezies sind klein und nachtaktiv, die Weibchen ‚parken‘ in der Regel ihre Jungtiere und tragen sie nicht ständig mit sich herum (Martin 1972, Charles-Dominique 1977, Klopfer & Boskoff 1979). Diese Merkmale wurden häufig mit einer solitären Lebensweise gleichgesetzt. In jüngerer Zeit hat es viele neue Studien zur Sozialität nachtaktiver Primaten gegeben, die Hinweise zum geselligen Leben der untersuchten Arten liefern (Charles-Dominique 1972, Bearder 1974, 1987, Harcourt 1984, Gursky 2000, Nekaris 2000, Pullen et al. 2000). In vielen dieser Studien werden vor allem Überlappungen von Streifgebieten, abgeschätzt aus Radiotelemetrie-, Fang- oder Schlafplatzdaten für Aussagen zu Sozialsystemen verwendet (Radespiel 1998, 2000, Fietz 1999, Müller 1999a, Atsalis 2000, Gursky 2000, Schwab 2000). Die direkte Beobachtung von sozialen Interaktionen individuell markierter Tiere ist aber die beste Methode, um Daten zu individuellen Bewegungen und sozialen Interaktionen zu sammeln

(Sterling et al. 2000). Bisher gibt es nur wenige Untersuchungen, die beide Methoden miteinander verbinden (Peters 1999, Sarikaya 1999). Diese erstrecken sich nur über einen kurzen Zeitraum und wurden mit einer geringen Anzahl von Tieren durchgeführt. Außerdem fanden die meisten Feldstudien in einen Zeitraum statt, der mit dem Beginn der Paarungszeit zusammenfällt (Barre et al. 1988, Pages-Feuillade 1988, Fietz 1995, Radespiel 1998, Peters 1999, Sarikaya 1999, Ehresmann 2000). Die Arbeit von Schmelting (2000) ist bisher die einzige, die sich über eine vollständige Fortpflanzungsperiode von Grauen Mausmakis erstreckt und dabei den Schwerpunkt auf das Verhalten der Männchen legt. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, komplementäre Daten zum Fortpflanzungsverhalten und der Jungenaufzucht von Mausmaki-Weibchen zu sammeln, die weitere Einblicke in das Paarungs- und Sozialsystem dieser Art geben. Um möglichst zuverlässige Aussagen zu erhalten, erstreckte sie sich über zwei Fortpflanzungsperioden. Vor allem Daten zur Jungenaufzucht und zur möglichen Bedeutung von Weibchengruppen wurden erfaßt. Diese sollten helfen, die Laborbefunde kritisch zu beleuchten und deren Interpretation zu erleichtern. Zudem stellt sie eine Basis für populations- und artübergreifende Vergleiche dar. Hierfür wurden systematische Fang-/Wiederfangdaten über einen Zeitraum von 21 Monaten erfaßt, die Basisdaten zur Populationsökologie liefern sollten. Neben Informationen zur Demographie der Population wurden dabei monatlich morphometrische und reproduktionsbiologische Charakteristika ermittelt. Durch die Besenderung einer großen Anzahl Weibchen und durch die Kombination von Triangulation mit kontinuierlichen Fokusbeobachtungen sollten Daten zum Sozialsystem aus Abschätzungen des Streifgebietes als auch sozialen Interaktionen erhoben werden. Ein besonderer Schwerpunkt lag daher auf der Ermittlung von Schlafplatzdaten. Diese sollten sowohl Informationen über die mögliche Bedeutung von Schlafplätzen als begrenzende Ressource für die Reproduktion als auch über die Zusammensetzung von Schlafgruppen und mögliche jahreszeitliche Veränderungen in Nutzungsmustern liefern. Ein Schwerpunkt lag auch auf der Erfassung der Bedeutung von Schlafgruppen im Zusammenhang mit der Jungenaufzucht. Aus diesem Grunde wurden die Fokusbeobachtungen während dieses Zeitraumes besonders intensiv durchgeführt und dabei Daten zur Synchronität von Geburten und möglichen Koordinierung von Brutpflegeverhalten gesammelt. Genetische Analysen sollten zusätzlich die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Gruppenmitgliedern aufklären und die Befunde vor dem Hintergrund einer möglichen Verwandtenselektion interpretieren helfen.

Durch Verbindung der gesammelten Informationen sollte versucht werden, die Fortpflanzungsstrategien von Weibchen des Grauen Mausmakis zu charakterisieren. Dies sollte im Zusammenhang mit dem Alter, der Erfahrung, der Gruppenkonstellation und der Ressourcenverteilung geschehen. Im Rahmen dieser Arbeit wurden hierzu erstmalig Daten zur Reproduktion im Freiland über zwei Jahre und damit zwei vollständige Reproduktionsperioden erhoben. Zudem ist dies die erste Arbeit über *M. murinus* die auch Freilanddaten aus der Regenzeit enthält und so ein vollständiges Bild von der Reproduktion weiblicher Grauer Mausmakis liefert. Auf der Grundlage der bisher vorliegenden Informationen zur Reproduktion von Grauen Mausmakis sollten in dieser Arbeit folgende Thesen untersucht werden:

1. Weibchen werden meist in Gruppen angetroffen. Falls die primäre Ursache für diese Assoziationen die Thermoregulation darstellt, wird die Gruppenbildung vor allem während der kälteren Trockenzeit erwartet. Ist dagegen die gemeinschaftliche Jungenaufzucht der ultimate Faktor für die Bildung von Gruppen, wird sie vor allem während der Fortpflanzungsperiode erwartet.
2. Weibchengruppen konkurrieren um die Ressource Nahrung. und sollten daher vor allem gruppenfremde Tiere von Futterplätzen ausschließen und geringe Überlappungen der Streifgebiete zeigen.
3. Höhlen können Schutz vor Prädatoren und thermoisolatorischen Nutzen bieten. Daher sollten die Weibchengruppen um Höhlen konkurrieren, wenn ihre Verfügbarkeit beschränkt ist.
4. Weibchen profitieren von der Jungenaufzucht in Gruppen. Dies spiegelt sich in Form eines erhöhten Reproduktionserfolges oder durch eine Verlängerung der Zeit für die Nahrungssuche wieder.
5. Gruppenmitglieder haben stärker synchronisierte Östren als Mitglieder verschiedener Gruppen.
6. Die Reproduktion in Gruppen ist mit Kosten in Form von vermehrtem Parasitenbefall verbunden. Daher sollten in Gruppen lebende Weibchen stärker von Parasitenbefall betroffen sein als einzeln lebende bzw. Männchen.
7. Weibchengruppen, die ihre Jungtiere gemeinsam aufziehen, sind eng miteinander verwandt. Dies trifft nicht notwendigerweise auf Weibchen zu, die aus thermoregulatorischen Gründen zusammenkommen. Als Folge könnte die individuelle

Zusammensetzung von Schlafgruppen außerhalb der Jungenaufzuchtperiode einer größeren Dynamik unterliegen als während der Anwesenheit abhängiger Jungtiere.

2. Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet und –zeitraum

Untersuchungsgebiet

Das Untersuchungsgebiet befindet sich im Nordwesten Madagaskars nahe der Ampijoroa Forststation ($16^{\circ}19'S$, $46^{\circ}48'O$, 200 m ü. NN), inmitten des Reservatkomplexes Ankarafantsika. Ampijoroa liegt an der Nationalstraße 4 von Mahajanga zur Hauptstadt Antananarivo, ca. 110 km von Mahajanga entfernt (Abb. 1).

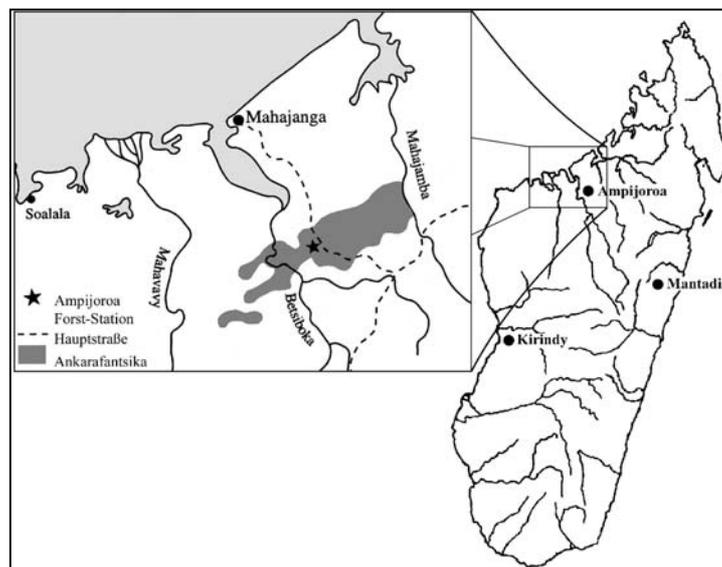


Abb. 1 Lage des Reservatkomplexes Ankarafantsika und der Forststation Ampijoroa (nach A. Müller 1999)

Das ca. 30 ha große Untersuchungsgebiet „Jardin Botanique A“ (JBA) ist 2 km westlich der Forststation gelegen und durch einen laubabwerfenden Trockenwald charakterisiert, dessen Vegetation der Pflanzengemeinschaft *Dalbergia-Commiphora-Hildegardia* (Ramangason 1988, Jenkins 1990) zugerechnet wird. Das Gebiet ist durch ein Wegenetz aus etwa 1 m breiten und jeweils ca. 50 m voneinander entfernten Wegen zugänglich (Abb. 2). In der östlichen Hälfte ist ein zusätzliches System aus Pfaden mit einem Abstand von ungefähr 10 x 10 m angelegt, die einen besseren Zugang für die Beobachtung der Tiere ermöglichen. Alle Kreuzungspunkte sind durch Schilder mit einem Code aus Buchstaben und Zahlen gekennzeichnet.

Neben der in dieser Studie untersuchten Lemurenart kann man im Untersuchungsgebiet sieben weitere Spezies antreffen. Dies sind die ebenfalls nachtaktiven Arten: *Microcebus*

ravelobensis, *Cheirogaleus medius*, *Lepilemur edwardsii* und *Avahi occidentalis*. Außerdem findet man die kathemeralen Arten: *Eulemur fulvus fulvus* und *Eulemur mongoz* sowie die tagaktiven *Propithecus verreauxi coquereli* (Mittermeier et al. 1994, Zimmermann et al. 1998, eigene Beobachtung). Zu den potentiellen Prädatoren für *Microcebus murinus* zählen sowohl diverse Schlangenspezies (u.a. *Sanzinia madagascariensis* und *Acranthophis madagascariensis*, Glaw & Vences 1994), verschiedene Tag- und Nachtgreife (wie z.B.: *Tyto alba* und *Asio madagascariensis*, Goodman et al. 1993, Morris & Hawkins 1998) als auch die endemische Schleichkatzenart *Cryptoprocta ferox* (Hawkins 1998).

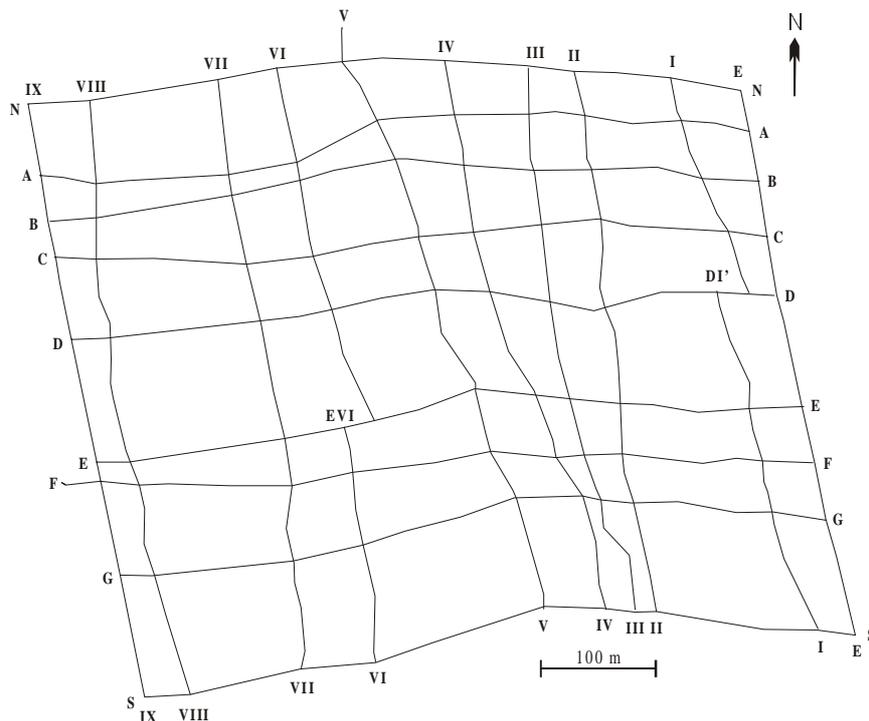


Abb. 2 Wegenetz des Untersuchungsgebietes Jardin Botanique ‚A‘ (JBA)

Untersuchungszeitraum

Der Untersuchungszeitraum erstreckte sich von Juli 1998 bis April 1999 (im weiteren als Saison 98/99 bezeichnet) und von August 1999 bis April 2000 (im weiteren als Saison 99/00 bezeichnet) und deckte zwei Reproduktionszyklen ab. Zusätzlich standen Fangdaten für Mai und Juni 1998 von Blanchard Randrianambinina und Solofo Rasoloharijaona zur Verfügung.

Der Trockenwald in Ampijoroa wird durch ein ausgeprägtes saisonales Klima mit einer siebenmonatigen Trockenzeit (Mai – Oktober) und einer fünfmonatigen Regenzeit (November – April) charakterisiert. Während des gesamten Untersuchungszeitraumes wurden täglich Daten zu Temperatur und Niederschlag von Mitarbeitern der Angonoka-Zuchtstation des Durrell Wildlife Conservation Trust erhoben und für diese Studie zur Verfügung gestellt.

2.2 Populationsökologische Methoden

2.2.1 Fang/Wiederafang

Mittels regelmäßiger monatlicher Fangaktionen mit Sherman-Lebendfallen aus Aluminium (23,5 cm x 8 cm x 9 cm) wurden populationsökologische Daten erhoben. Als Köder wurden Bananenscheiben verwendet. Die Fallen wurden an den Kreuzungspunkten der Hauptwege (insgesamt 90) oder deren unmittelbarer Nähe in einer Höhe von 1,5 bis 2 m in der Vegetation aufgestellt (Abb. 2). Eine reguläre Fangaktion umfaßte drei Fangnächte im Abstand von jeweils zwei Tagen. Die Fallen wurden am späten Abend aufgestellt und am nächsten Morgen kontrolliert. Dabei wurden leere Fallen geschlossen und solche mit gefangenen Tieren für die Vermessung mit zur Forststation genommen. Am Abend wurden die gefangenen Tiere dann wieder an exakt den Orten freigelassen, wo sie zuvor gefangen worden waren. Während der Laktationsperiode fanden die Fallenkontrollen bereits ab ca. 2 Uhr morgens statt, und gefangene Weibchen wurden gleich vor Ort vermessen und wieder freigelassen, um den Zeitraum der Trennung von den Jungtieren möglichst kurz zu halten. Ab Juli 1998 wurden zusätzlich 10 weitere Fallen an Orten im Feingrid aufgestellt, an denen die Distanz zwischen zwei Kreuzungspunkten sehr groß war (ca. 100 m). Daraus resultierte eine Fallenzahl von 100 Fallen pro Nacht. Es wurde darauf geachtet, die Fangtermine in beiden Saisons möglichst genau zu synchronisieren, um die Daten vergleichbar zu halten (Tab. 1). Einige zusätzliche Fangtage eingelegt wurden, um eine ausreichende Anzahl Tiere zu besondern, Sender auszutauschen bzw. abzunehmen. Diese flossen jedoch nicht in die Datenanalyse ein.

Tab. 1 Fangphasen 98-00

Phase	Zeitraum 98/99	Fallen/Nacht	Zeitraum 99/00	Fallen/Nacht
B1	18. – 22.05.98	80	-	
B2	18. – 22.06.98	80	-	
I	14. – 18.07.98	90	-	
II	17. – 21.08.98	100	21. – 25.08.99	100
III	16. – 20.09.98	100	14. – 18.09.99	100
VI	11. – 15.10.98	100	11. – 15.10.99	100
V	12. – 16.11.98	100	12. – 16.11.99	100
VI	10. – 14.12.98	100	10. – 14.12.99	100
VII	04. – 08.01.99	100	05. – 09.01.00	100
VIII	30.01. – 03.02.99	100	02. – 06.02.00	100
IX	27.02. – 03.03.99	100	01. – 05.03.00	100
X	29.03. – 02.04.99	100	01. – 05.04.00	100

B1 und B2: Fangaktionen von B. Randrianambinina und S. Rasoloharijaona

Alle gefangenen Tiere wurden morphometrisch erfaßt und das Gewicht der Tiere mit einer Federwaage (Pesola) auf ein Gramm genau bestimmt. Jedes neu gefangene Tier wurde individuell mit einem subkutan injizierten Transponder (Telinjekt, Römerberg) markiert. Zusätzlich wurden mittels einer feinen Schere maximal drei Markierungsschnitte am Ohr angebracht, die eine lebenslange Identifizierung gewährleisten sollten. Jedes Tier erhielt eine individuelle Tiernummer zugeordnet, die sich aus der Anzahl bereits gefangener Neufänge (Erstfänge für das aktuelle Jahr) und der Jahreszahl ergab. Gefangene Tiere wurden in Wieder- und Neufänge klassifiziert. Bei Wiederfängen handelte es sich um Tiere, die bereits in vorangegangenen Jahren gefangen worden waren. Neufänge wurden in der jeweiligen Saison erstmalig gefangen. Als Jungtiere werden im weiteren nur solche Tiere bezeichnet, die ab Januar gefangen wurden und sich von adulten Tieren durch ein deutlich geringeres Körpergewicht (< 45 g) und geringere Körpergröße unterschieden.

2.2.2 Reproduktionsbiologie

Bei allen männlichen Tieren wurde während jeder Fangperiode einmalig die Hodenbreite und -länge mit einer Präzisionsschublehre (Kanon, Meßbereich bis 15 cm, Genauigkeit 0,1 mm) vermessen. Daraus wurde unter Verwendung der Formel von Bercovitch (1989) das Hodenvolumen der Tiere bestimmt:

$$\text{Hodenvolumen} = \frac{3,14 * \text{Gesamtbreite Hoden} * (\text{mittlere Länge Hoden})^2}{6}$$

Die gewonnenen Daten sollten Aufschlüsse über jahreszeitliche Dynamik und Unterschiede zwischen den beiden Beobachtungssaisons liefern.

Bei den weiblichen Tiere wurde in jeder Fangperiode der Reproduktionsstatus durch optische Kontrolle der Vaginalmorphologie bestimmt. Zwischen den Östren ist diese völlig durch die Perigenitalhaut geschlossen und öffnet sich nur während des Östrus oder zur Geburt. Während des Proöstrus schwillt die Perigenitalhaut an der Basis der Klitoris an und färbt sich schließlich rot. Für die Dauer des Östrus bildet sich dann eine Öffnung in der Perigenitalhaut und bleibt für mehrere Tage bestehen, bevor sie wieder zuwächst (Glatston 1979, Perret 1986). Bei den Mausmaki-Weibchen wurde für jede Fangaktion festgehalten, ob die Vagina geschlossen, geschwollen, geöffnet oder bereits mit einem dünnen Häutchen wieder verschlossen war. Zur Ermittlung von Trächtigkeiten wurde die Unterleibsregion der Weibchen nach Föten abgetastet. Laktierende Weibchen wurden anhand der fehlenden Behaarung rund um die Zitzen und des Ausstoßes von Milch auf leichte Kompression der Zitzen ermittelt.

2.3 Parasitologische Untersuchungen

Während der ersten Saison wurden von Oktober bis April Daten zum Befall mit Ektoparasiten für alle im Verlauf der Fangperioden gefangenen Weibchen und z.T. auch der Männchen bestimmt. In der zweiten Saison erfolgte diese Bestimmung für alle Tiere über den gesamten Untersuchungszeitraum. Betrachtet wurde dabei nur die Kopf- und Ohrenregion der Tiere, auf der ausschließlich Zecken (Gattung *Haemaphysalis*) sowie Milben (Mallophaga, unbek. Spezies) gefunden wurden. Bei den Zecken wurde die Anzahl der gefundenen Individuen bestimmt, während die Mallophagen ausschließlich kategorial erfaßt wurden. Unterschieden wurde hierbei zwischen keinem (0), leichtem (0,5), starkem (1) und sehr starkem Befall (2). Für die Auswertung wurden die Befunde von Zecken- und Mallophagenbefall zusammengefaßt. Hierfür wurden die Kategoriewerte für die beiden Ektoparasitentypen gemittelt. Untersucht wurde der jahreszeitliche Verlauf des Parasitenbefalls ebenso wie geschlechtsspezifische Unterschiede der Befallsraten.

2.4 Radiotelemetrie

Zur Ermittlung der nächtlichen Verhaltensaktivitäten und der Daten zur Schlafplatznutzung wurden Mausmaki-Weibchen mit einem Halsbandsender (TW-4 Knopfzellen-Sender, Biotrack, Dorset, Großbritannien) versehen. Die Sender hatten ein Gewicht von ca. 2,5 g und

die Batterien eine Lebensdauer von etwa 3 bzw. 5 Monaten. Um eine empfohlene Toleranzgrenze von ca. 5 % des Körpergewichtes (Cochran 1980, Kenward 1987) nicht zu überschreiten, wurden nur Tiere mit einem Mindestgewicht von 45 g besendert. Die Senderfrequenzen lagen im Bereich von 150 bis 151 MHz und konnten über die Antenne eines Empfangsgerätes (TR-4 mit RA-14K Antenne, Telonics, Arizona, USA) empfangen werden. Die Reichweite des Empfanges variierte in Abhängigkeit von Vegetationsdichte und Witterungsbedingungen zwischen 40 und 100 m.

Insgesamt wurden in der Saison 98/99 16 und in der Saison 99/00 17 Weibchen besendert. Sieben Weibchen waren in beiden Saisons Sendertiere. Da aus diversen Gründen (Sender ausgefallen, Tier verschwunden etc.) Sendertiere im Laufe einer Saison ausfielen, liegen nicht für alle Sendertiere vollständige Datensätze vor. Entsprechend konnten nicht alle vollständig in die Auswertung einbezogen werden. Die Sendertiere und die entsprechenden Zeiträume, auf die die Ergebnisse der Aktionsraum- und Schlafplatznutzung zurückgehen, sind den Tab. I und Tab. II im Anhang zu entnehmen.

2.4.1 Nächtliche Aktionsräume

Zur Bestimmung der Größe der nächtlichen Aktionsräume wurde die Methode der Triangulation angewandt. Dabei wird durch Kreuzpeilung von zwei Standorten mit bekannten Koordinaten der Aufenthaltsort eines besenderten Tieres ermittelt. Mit Hilfe der durch Kompanen (Silva 15TD) bestimmten Peilwinkel kann man die Koordinaten des Aufenthaltsortes berechnen (White & Garrott 1990). Diese Berechnungen erfolgten mit Hilfe des Programmes TRACKASC (Ganzhorn 1996). Bei ausreichender Anzahl von Datenpunkten pro Tier konnte die Aktionsraumgröße des Tieres unter Einsatz des Programmes Ranges V (Kenward & Hodder 1996) bestimmt werden. Voraussetzung hierfür ist die Unabhängigkeit der Datenpunkte, d.h., zwischen der Aufnahme von zwei Aufenthaltsorten für ein Tier sollte soviel Zeit verstreichen, daß es theoretisch jeden Punkt in seinem Streifgebiet erreichen kann (Swihar & Slade 1985, White & Garrott 1990). Verwendet wurde die Minimum-Konvex-Polygon Methode (Mohr 1947), die ab 30 Datenpunkten pro Tier in der Regel stabile Polygone liefert. Berücksichtigt wurden dabei alle Aufenthaltsorte (100%-Polygon), auch wenn dadurch einzelne Orte die Aktionsraumgröße stark beeinflussen konnten (Harris et al. 1990).

Die Ermittlung der Aktionsraumgröße fand ausschließlich während der Saison 98/99 statt. Sie erfolgte monatlich von Juli bis November und von Januar bis März in einem Zeitraum von 4 bis 9 Tagen (Tab. 2) in jeweils zwei aufeinanderfolgenden sechsstündigen Schichten (18 bis 0 Uhr und 0 bis 6 Uhr bzw. Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang). Die besenderten Tiere wurden im Karussellverfahren, d.h., eines nach dem anderen trianguliert. Das Zeitintervall zwischen der Aufnahme von zwei Datenpunkten für ein Tier schwankte zwischen 35 und 60 Min. Über den gesamten Triangulationszeitraum wurden im Mittel für jedes Tier 47 Aufenthaltsorte in einer Triangulationsphase bestimmt (Min: 32; Max: 53). Die Anzahl und Identität der triangulierten Tiere konnte zwischen verschiedenen Monaten variieren (Anhang, Tab. I und Tab. II).

Tab. 2 Triangulationsphasen 98/99

Phase	Zeitraum
I	22. – 31.07.98
II	22. – 27.08.98
III	20. – 26.09.98
IV	25. – 29.10.98
V	12. – 19.11.98
VI	17. – 27.01.99
VII	17. – 21.02.99
VIII	21. – 24.03.99

2.4.2 Intraspezifische Interaktionen

Die Wahrscheinlichkeit, daß Mausmakis sich während ihrer nächtlichen Streifzüge begegnen und miteinander interagieren, läßt sich durch den Überlappungsgrad ihrer Aktionsräume abschätzen. Deshalb wurden die paarweisen prozentualen Überlappungsgrade der Aktionsräume untereinander mit Hilfe von Ranges V für die einzelnen Triangulationsphasen berechnet. Für jeden Monat wurde die Verteilung über verschiedene Klassen von Überlappungsgraden (0-10 % Überlappung, 10-20 % Überlappung, etc.) sowie der mittlere Überlappungsgrad für alle Tiere bestimmt.

2.4.3 Konstanz von Aktionsräumen

Auf die gleiche Art wie die intraspezifischen Aktionsraumüberlappungen wurden auch die Überlappungen der Streifgebiete eines bestimmten Tieres über einen Zeitraum von mehreren Monaten bestimmt, um Aussagen über die zeitliche Konstanz von Aktionsräumen zu

ermöglichen. Inwieweit die räumliche Konstanz der Streifgebiete von Senderweibchen auch über längere Zeiträume besteht, wurde auf Basis der Fangorte untersucht. Hierzu wurde durch die Berechnung einer mittleren X- und Y-Koordinate aus allen Fangorten für jede Saison der mittlere Fangort jedes Fokustiers bestimmt. Für wiedergefangene Sendertiere wurde dann die Distanz der mittleren Fangorte zwischen verschiedenen Saisons oder Jahren ermittelt. Aus dem Jahr 1997 standen hierfür Daten von Petra Ehresmann und für Mai bis November 2000 von Malaladiana Rahelinirina, Pia Braune und Wiebke Reimann zur Verfügung.

2.5 Qualitative und quantitative Analysen zur Schlafplatzwahl und –nutzung

Täglich wurden die Schlafplätze besenderter Weibchen nach Sonnenaufgang mit Hilfe des Empfangsgerätes (Kapitel 2.4) lokalisiert. Sie wurden mit einem farbigen Plastikband, auf dem Funddatum, Schlafplatznummer (zusammengesetzt aus laufender Nummer und Jahreszahl) und die Sendertiere vermerkt waren, markiert. Später wurde diese Markierung durch ein dauerhaftes Aluminiumschild ersetzt. Von jedem Schlafplatz wurde zusätzlich eine Lageskizze in Relation zum Wegenetz angefertigt. Der Zeitraum, in dem hierzu für jedes Fokustier Daten erhoben wurden ist den Tab. I und Tab. II im Anhang zu entnehmen.

2.5.1 Schlafplatzqualität

Für die weitergehenden Analysen wurde jeder markierte Schlafplatz in eine der Kategorien Baumhöhle, Nest oder offen eingeteilt. Die Kategorien wurden folgendermaßen definiert:

Baumhöhlen:

Hierzu wurden neben den Baumhöhlen auch verdeckte Plätze in Asthöhlen oder Rindenhülsen gezählt (Abb. 3a)

Nest:

Schlafplätze in Blattnestern (Abb. 3b), aber auch tillandsienähnlichen Epiphyten

Offen:

Schlafplätze, bei denen die Tiere ohne sichtbaren Schutz in Astgabeln oder auf dem Boden schlafen (Abb. 3c)



Abb. 3 Schlafplatztypen: a. Baumhöhle; b. Blattnest; c. offener Schlafplatz

Für sämtliche Baumhöhlen wurden die in Tab. 3 aufgeführten Parameter soweit wie möglich erfaßt. Alle berechneten Maße stellen hierbei eine Idealisierung der Gegebenheiten dar und sind mit entsprechenden Fehlern behaftet. Für die Schlafplatztypen Nest und Offen waren nur die ersten vier Parameter vorhanden und konnten für Vergleiche herangezogen werden. Die Bestimmung der Pflanzenspezies erfolgte durch Franck Rakotonasolo vom Parc Botanique et Zoologique Tsimbazaza in Antananarivo. Dies war jedoch in der Regel nur lebende Bäume möglich.

Tab. 3 Erfasste Schlafplatzparameter für die Schlafplätze

Parameter	Definition bzw. Berechnung	Meßmittel
Lebend-/Totholz	Schlafplatz in Lebend- bzw. Totholz	qualitativ
Spezies	Spezies des Schlafbaumes soweit möglich	Bestimmung
DBH	Durchmesser des Stammes auf Brusthöhe, ca. 1,5m	Maßband
Eingangshöhe	Distanz zwischen Boden und unterem Rand der Höhlenöffnung	Zollstock
Stamm-/Astumfang in Schlafplatzhöhe	Umfang des Stammes oder Astes in Höhe des Schlafortes	Maßband
Eingang frei	Eingang frei oder von Vegetation verdeckt	qualitativ
Eingangsgröße	$(\text{Durchmesser der Höhlenöffnung}/2)^2 \times \pi$	Zollstock
Zahl der Eingänge	Anzahl der Eingänge	quantitativ
Lage Eingang	Eingang des Schlafplatzes oben/mittig/unten	qualitativ für jeden Eingang
Innendurchmesser (ID)	Innerer Durchmesser der Höhle auf Eingangshöhe	Zollstock oder Maßband
Wanddicke	$2(\text{Stammumfang}/(2\pi)) - \text{ID}$	
Höhlintiefe	Distanz zwischen Höhlenöffnung und Höhlenende	Maßband
Höhlenvolumen	$\pi \times (\text{ID}/2)^2 \times \text{Höhlintiefe}$	

Schlafplätze können Schutz vor Raubfeinden bieten, wenn sie deren Zugang effektiv behindern. Es wird davon ausgegangen, daß ein versteckter und möglichst kleiner Höhleneingang diese Aufgabe ebenso erfüllt, wie eine große Höhlentiefe. Eine große Eingangshöhe könnte ein effektiver Schutz vor Bodenfeinden sein. Der Einfluß dieser prädatorenrelevanten Parameter auf die Schlafplatzwahl sollte daher überprüft werden. Ebenso sollte dies für isolationsrelevante Parameter geschehen. Die Isolationseigenschaften von Höhlen sollten durch die Parameter Lebendholz, Innendurchmesser, Wanddicke und Höhlenvolumen beeinflusst werden (Radespiel 1998, Schmid 1998, Schmid & Ganzhorn 2000). Naturgemäß liegen diese Daten nur für Schlafhöhlen vor und wurden daher auch nur für diese Kategorie betrachtet.

2.5.2 *Schlafplätze als begrenzte Ressource*

Gute Schlafplätze stellen möglicherweise eine begrenzende Ressource für die Reproduktion von Mausmaki-Weibchen dar. Daher wurde die Verteilung der beobachteten Schlafplatzparameter mit ihrem Auftreten im Untersuchungsgebiet verglichen. Hierzu wurden phenologische Daten für JBA von Antje Rendigs (1999, Anhang Tab. VII - Tab. IX) zur Verfügung gestellt. Die Gegenüberstellung von Daten zur Verteilung des Lianenbewuchses und zum Auftreten von Totholz in den Referenzquadraten mit den von Mausmaki-Weibchen genutzten Schlafplätzen sollte Aufschluß über ihre Verfügbarkeit geben. Außerdem wurden

die gefundenen Schlafplätze nach der Größe ihres DBH in die folgenden vier Klassen kategorisiert:

- (1) DBH < 5 cm
- (2) DBH 5 < x < 10 cm
- (3) DBH 10 < x < 20 cm
- (4) DBH > 20 cm

Der Vergleich mit der Verteilung der DBH-Kategorien im Untersuchungsgebiet erlaubt Aussagen zu möglichen Präferenzen für bestimmte DBH-Größen. Ebenso sollte die Gegenüberstellung der genutzten Pflanzenfamilien mit der Abundanz dieser Familien im Untersuchungsgebiet Rückschlüsse über mögliche Beschränkungen und Präferenzen erlauben. Hierzu wurden prozentual die Anteile der verschiedenen Pflanzenfamilien an allen bestimmten Schlafplatzpflanzen bzw. in allen Referenzquadraten ermittelt und ein Quotient gebildet:

$$\text{Rel. Nutzungshäufigkeit} = \frac{\text{Anteil der Pflanzenfamilie an den Schlafplatzpflanzen [\%]}}{\text{Anteil der Pflanzenfamilie im Untersuchungsgebiet [\%]}}$$

Dieser Quotient stellt ein relatives Maß für die Nutzungshäufigkeit bestimmter Pflanzenfamilien dar. Werte, die größer als 1 sind, geben einen Hinweis auf eine Präferenz für eine bestimmte Familie. Quotienten, die kleiner als 1 sind, deuten dagegen eine Meidung an.

2.5.3 Nutzungsmuster der Schlafplätze

Schlafplatztyp

Die Nutzung verschiedener Schlafplatztypen wurde auf jahreszeitliche Einflüsse untersucht. Hierzu wurden die prozentualen Anteile der verschiedenen Schlafplatztypen für jeden Monat pro Tier bestimmt und zwischen den beiden Saisons verglichen, um mögliche Unterschiede zu bestimmen. Der Einfluß der Klimaparameter auf die Wahl eines bestimmten Schlafplatztyps wurde mittels logistischer Regression (siehe Kap. 2.8) untersucht. Bestimmt wurde die Wahrscheinlichkeit für die Wahl eines Nestes oder offenen Schlafplatzes. Hierfür wurden diese beiden Schlafplatztypen zu einer Kategorie zusammengefaßt. Da sich jüngere Tiere möglicherweise im Hinblick auf ihre Schlafplatzwahl von älteren unterscheiden und die Gruppe ein weiterer Einflußfaktor auf die Wahl des Schlafplatztyps sein kann, wurden das Alter (0: Wiederfang; 1: Neufang) und die Gruppengröße ebenfalls berücksichtigt. Ebenso

kann die Anwesenheit von Jungtieren (Alter: 0 – 21 Tage, abwesend: 0; anwesend: 1) die Schlafplatzwahl beeinflussen und wurde daher einbezogen. Außerdem gingen die Saison (98/99:1; 99/00: 2) und die Jahreszeit (regenarm: Juli – Dezember: 0; regenreich: Januar – April: 1, siehe auch Kap. 3.1) als unabhängige Variablen in die Analyse ein.

Nutzungsdauer von Schlafplätzen

Weiterhin wurde die mittlere Nutzungsdauer eines Schlafplatzes für jeden Typ monatlich bestimmt und auf jahreszeitliche und saisonale Unterschiede hin untersucht. Die Nutzungsdauer wurde folgendermaßen bestimmt:

$$\text{Nutzungsdauer} = \frac{\text{Anzahl der Tage, die ein Schlafplatztyp genutzt wurde}}{\text{Anzahl der genutzten Schlafplätze dieses Schlafplatztyps}}$$

Mit Hilfe einer multiplen Regression (Kap. 2.8) wurden für die Nutzungsdauer die Einflüsse der Variablen Alter des Fokustiers, Saison, Jahreszeit, Gruppengröße, Anwesenheit von Jungtieren und der Klimadaten ermittelt. Da die verschiedenen Schlafplatztypen unterschiedliche Qualitäten im Hinblick auf die Eignung als Prädationsschutz oder für die Thermoregulation haben können, wurde diese Variable ebenfalls in die Analyse einbezogen.

Rückkehr zum Schlafplatz des Vortages

Bestimmt wurde auch die Rückkehrrate zum Schlafplatz und für Tiere, die am Vortag einzeln bzw. in der Gruppe geschlafen hatten, miteinander verglichen. Als Rückkehrrate wurde die Anzahl der Tage in Prozent definiert, an denen das Fokustier in den Schlafplatz des Vortages zurückkehrt. Diese Analyse konnte definitionsgemäß nur für Tage durchgeführt werden, für die die Schlafplatznutzung des Vortages vorlag. Mittels logistischer Regression wurde anschließend unter Einschluß der gleichen Variablen wie bei der Nutzungsdauer die Wahrscheinlichkeit für einen Wechsel des Schlafplatzes bestimmt.

2.5.4 Soziale Schlafplatzkonstellation

Bei den täglichen Schlafplatzkontrollen wurde mittels der Sender und des Transponderlesegerätes (TROVAN, LID 500, Fa. Telinject) bestimmt, ob die Tiere sich alleine oder mit anderen Tieren in einem Schlafplatz befanden. Die Identität der Schlafgruppenmitglieder wurde anhand der Transponder festgestellt. Die Fokustiere wurden in Einzel- und Gruppenschläfer unterteilt. Als Einzeltiere wurden die Sendertiere klassifiziert, die weniger als 50% der Kontrolltage in einer Gruppe angetroffen wurden. Berücksichtigt

wurden hierbei nur Tiere, für die Daten aus einem Zeitraum von wenigstens vier Wochen vorlagen.

Es wurde bestimmt, inwieweit Schlafplätze ausschließlich von Einzeltieren oder von einer Gruppe genutzt wurden. Ein Vergleich der Schlafplatzcharakteristika von Einzel- und Gruppenschlafplätzen sowie solchen, die sowohl von Einzeltieren als auch von Gruppen genutzt wurden, sollte Hinweise auf qualitative Unterschiede liefern. Sie können Auskunft über Konkurrenzvorteile von Gruppen geben. Die graphische Darstellung der Verteilung von Schlafplätzen im Untersuchungsgebiet sollte Interpretationen in bezug auf räumliche Abgrenzungen zwischen den Fokustieren und Schlafgruppen ermöglichen.

2.6 Verhaltensbeobachtungen

Nächtliche Verhaltensbeobachtungen von Sendertieren wurden nach der Methode des ‚continuous-recording‘ (Altmann 1974) mittels ‚focal-animal-sampling‘ (Martin & Bateson 1992) durchgeführt. Die Daten wurden mit Hilfe eines Psion Workabout handheld Computers (Fa. Psion) aufgezeichnet. Zuvor war hierfür eine Konfiguration mit dem Programm ‚The Observer 3.0‘ der Firma Noldus (Wageningen) erstellt worden. Die Datenanalyse erfolgte nach dem Überspielen der Daten auf einen PC wiederum mit dem Programm ‚The Observer 3.0‘, bevor die Daten für weiterführende Analysen nach Excel importiert wurden.

Bei den Beobachtungen wurden solitäre Verhaltensweisen und soziale Interaktionen sowie die Markieraktivität erfaßt (siehe Tab. 4). Für die verschiedenen Markierverhaltensweisen und Kopulationsversuche wurden ausschließlich die Häufigkeiten erfaßt. Bei den übrigen Verhaltensweisen außerdem auch die Dauern des Verhaltens.

Tab. 4 Definition der Verhaltenskategorien für die Fokusbeobachtungen

Kategorie	Verhaltensweise	Definition
Solitärverhalten	Lokomotion	Jegliche Form der Fortbewegung
	Sitzen	Tier verharrt an einer Stelle
	Autogrooming	Tier zeigt Fellpflege
	Fressen	Nahrungsaufnahme
	Anogenitalmarkieren	Tier rutscht mit der Genitalregion über das Substrat
	Kopf-/Körperreiben	Tier reibt mit dem Kopf/Körper am Substrat
	Urinwaschen	Tier urinert in die Pfoten und reibt diese anschließend am Körper
	Zu hoch	Nicht erkennbar, was das Tier genau macht
Sozialverhalten	Annähern	Tier nähert sich einem Artgenossen
	Entfernen	Tier entfernt sich von einem Artgenossen
	Folgen	Tier läuft einem anderen hinterher
	Jagen	Tier läuft einem anderen im agonistischen Kontext hinterher
	Abwehren	Abwehren einer Annäherung eines Artgenossen
	Kopulationsversuch	Aufreiten eines anderen Tieres auf Fokustier
	Allogrooming	Soziale Fellpflege mit einem oder mehreren Artgenossen
Sonstiges	Im Schlafplatz	Tier befindet sich im Schlafplatz und ist nicht zu sehen
	Sieht aus Schlafplatz	Tier ist im Schlafplatz und sieht heraus
	Verläßt Schlafplatz	Tier verläßt den Schlafplatz

2.6.1 Beobachtungen außerhalb der Jungenaufzucht

Außerhalb der Laktationsperiode wurde ein Fokustier für jeweils drei Stunden zu Beginn und am Ende einer Nacht beobachtet. Diese Intervalle wurden gewählt, da sie für Graue Mausmakis als die Nachtphasen mit der größten Aktivität beschrieben wurden (Martin 1972b, Glatston 1979). Die Reihenfolge der Sendertiere war bei den Fokusbeobachtungen zufällig gewählt und jedes Fokustier wurde einmal monatlich von September bis November und Januar bis Februar beobachtet. Da der Beginn der Geburtsaison im ersten Jahr nicht bekannt war, wurden bis zum ersten Wurf (19.11-21.11.98) zusätzlich Fokusbeobachtungen durchgeführt (im folgenden Nov II bezeichnet). In der ersten Nachthälfte begannen die Beobachtungen mit dem Verlassen des Schlafplatzes. In der zweiten Nachthälfte mußten die Tiere zuerst anhand ihres Peilsignals geortet werden und wurden dann bis zum Aufsuchen des Schlafplatzes beobachtet. Das beobachtete Verhalten wurde für jede Einzelbeobachtung auf die Kontaktzeit zum Fokustier bezogen (%) und über alle Fokustiere monatsweise für jede Verhaltensweise der Median bestimmt. Diese Werte wurden im Hinblick auf Unterschiede zwischen den Monaten verglichen.

Bei der Nahrungsaufnahme wurde ein besonderes Augenmerk auf die Art der Nahrungsquelle gelegt. Hierbei wurde unterschieden zwischen Baumexsudaten, Homopterensekret, Früchten, Insekten und unbekanntem bzw. nicht erkennbaren Nahrungsquellen. Bei dem Homopterensekret handelte es sich um Absonderungen der Homopterenlarven der endemischen Zikadenspezies *Flatidia coccinea*. Während der Trockenzeit sind diese Larven in Kolonien anzutreffen (Hladik et al. 1980, Corbin & Schmidt 1995), bevor sie mit Einsetzen der Regenzeit ihre Imaginalhäutung vollziehen (eigene Beobachtung). Das flüssige Sekret der Larven trocknet schnell zu einer weißen, kristallinen Substanz, nachdem es auf den Untergrund getropft ist. Unter die Kategorie Baumexsudate fielen sowohl Baumharz als auch Blütennektar. Die Anteile der einzelnen Nahrungsquellen wurden jeweils als prozentualer Anteil an der Zeit bestimmt, die ein Tier mit der Nahrungsaufnahme verbrachte. Für jeden Monat wurden so die Mediane der einzelnen Nahrungsbestandteile ermittelt und für die verschiedenen Monate miteinander verglichen.

Für soziale Verhaltensweisen wurde der Sozialpartner ebenfalls erfaßt. Dabei wurde zwischen bekannten und unbekanntem Männchen und Weibchen sowie unbekanntem Tieren unterschieden, je nachdem, ob das Geschlecht und die Identität des Interaktionspartners genauer bestimmt werden konnte oder nicht. Die Identifikation geschah durch Sender und Schwanzmarken, die einige Tiere während der Fangaktionen erhalten hatten. Die deutlich sichtbaren Hoden waren bei unbekanntem Individuen ein weiteres wichtiges Identifikationskriterium.

Für Markieraktivitäten wurden ausschließlich die Häufigkeiten erfaßt. Bei der Auswertung wurde für eine Fokusphase jedes Einzelereignis zunächst in Relation zur Tierkontaktzeit gesetzt. Zur besseren Vergleichbarkeit wurde das Verhalten anschließend auf die Frequenz pro Stunde umgerechnet und der Median über alle beobachteten Tiere einer Fokusphase ermittelt. Zusätzlich wurden für alle Fokusbeobachtungen ermittelt, ob Markieren wenigstens einmal aufgetreten ist und in welchem Zusammenhang. Dies wurde sowohl für alle Beobachtungen betrachtet als auch ausschließlich bezogen auf jene beim Verlassen des Schlafplatzes, da hier ein besonderer Zusammenhang vermutet wurde.

Untersucht wurde außerdem, inwiefern eine Hierarchie beim Verlassen und Aufsuchen von Schlafplätzen bestand, die Rückschlüsse über die Koordination der Schlafplatznutzung von Schlafgruppenmitgliedern erlaubt. Hierzu wurde die Reihenfolge, in der

Schlafgruppenmitglieder einen Schlafplatz verlassen bzw. aufsuchen, genauer betrachtet. Untersucht werden sollte dabei, ob das Alter einen Einfluß auf die Reihenfolge hat, in der Schlafplätze verlassen bzw. aufgesucht werden und ob diese Reihenfolge flexibel ist.

2.6.2 Beobachtungen während der Jungenaufzucht

Während der Laktationsperiode fanden die Fokusbeobachtungen ausschließlich direkt an den Schlafplätzen statt, in denen sich die Jungtiere befanden. Wie bei den übrigen Beobachtungen wurde während der ersten und der letzten drei Stunden der Nacht beobachtet. Der beobachtete Schlafplatz wurde jedoch bereits nach 1,5 h gewechselt, so daß in einer Nacht vier verschiedene Nistplätze beobachtet werden konnten. Das Intervall, in dem ein bestimmter Schlafplatz beobachtet wurde, wechselte von einer Nacht auf die nächste, um möglichst die ganze Nacht abzudecken. Auf diese Weise war es möglich, wenigstens jede zweite Nacht ein bestimmtes Weibchen mit seinen Nachkommen zu beobachten und so die Jungenaufzuchtperiode möglichst vollständig zu erfassen. Diese Art der Beobachtung erfolgte täglich, bis die Jungtiere die Höhle verließen. Bei der Datenanalyse lag das Augenmerk auf der Zeit, die die Jungtiere unbeaufsichtigt blieben, bzw. der Zeit, die das einzelne Weibchen bei den Jungtieren verbrachte. Dies wurde für alle Gruppenmitglieder protokolliert. Während der Jungenaufzucht konnte die Gruppengröße zwischen einzelnen Beobachtungen des gleichen Fokustiers schwanken und naturgemäß änderte sich das Alter der Jungtiere kontinuierlich. Da nicht für alle Altersklassen der Jungtiere ausreichend Beobachtungen vorlagen, wurden die Einflüsse dieser Faktoren auf die Anwesenheit bei den Jungtieren bzw. die Zeit, die Jungtiere allein verbringen mittels einer multiplen Regression bestimmt. Unterschiede, die sich durch die Erfahrung eines Weibchens ergeben, wurden durch das Alter der Fokustiere (Neu- bzw. Wiederfang) als weitere unabhängige Variable berücksichtigt. Da Aktivitätsschwankungen im Verlauf der Nacht nicht auszuschließen waren, wurde außerdem das Nachtviertel, in dem die Beobachtung stattgefunden hatte mit einbezogen. Der Zeitpunkt, zu dem die Tiere ihre nächtliche Aktivität beenden, kann nur grob abgeschätzt werden. Daher waren die Beobachtungsintervalle des letzten Nachtviertels in der Regel kürzer als 1,5 h und für die Auswertung wurden alle Werte auf 30 min Intervalle standardisiert. Eine multiple Regression sollte die Einflüsse der oben genannten Faktoren auf die Anwesenheit bei den Jungtieren und die Zeit ohne Anwesenheit eines adulten Tieres bestimmen.

Während der Fokusbeobachtungen an den Schlafplätzen wurden außerdem Markierverhaltensweisen untersucht, die auf einen Zusammenhang mit der Konkurrenz um

Ressourcen stehen könnten. Daher wurde für jede Beobachtung erfaßt, ob Urinwaschen beim Verlassen des Schlafplatzes beobachtet werden konnte. Betrachtet wurde hier auch, ob Variationen in der Häufigkeit des Auftretens von Urinwaschen im Zusammenhang mit dem Beobachtungsintervall bestehen. Aus diesem Grunde wurde die Zahl der Beobachtungen, in denen Urinwaschen beobachtet werden konnte registriert und für die verschiedenen Intervalle verglichen.

Die Fokusbeobachtungen während der Laktationsperiode lieferten auch Informationen zu den Wurfterminen und zur Wurfgröße der Fokustiere. Diese Daten waren Basis für die Ermittlung einer möglichen Synchronität der Geburtstermine innerhalb von Schlafgruppen. Der Vergleich der maximal beobachteten Jungtierzahl mit der Zahl der beim Verlassen des Schlafplatzes beobachteten Jungtiere erlaubte Rückschlüsse über den Reproduktionserfolg. Bei der Ermittlung des Reproduktionserfolges wurden alle Jungtiere, die im Alter von vier bis acht Wochen beobachtet werden konnten, berücksichtigt.

2.7 Genetische Analysen

Die jedem Neufang entnommenen Ohrschnitte wurden in Cryo-Röhrchen (Fa. Roth) in Queen's Lysis Puffer nach Seutin et al. (1991; 0,01 M Tris, ph = 8,0; 0,01 M NaCl; 0,01 M EDTA; 1% N-Lauroyl-Sarcosin, Sigma Chemical Co.) für die späteren genetischen Analysen konserviert. Ebenso wurden Haare ausgezupft und bis zu den genetischen Analysen in Cryo-Röhrchen aufbewahrt. Während des Feldaufenthaltes wurden die Proben bei Lufttemperatur aufbewahrt, später im Labor bei 4°C im Kühlschrank. Die DNS-Extraktion aus den Gewebeproben erfolgte unter Verwendung des QIAamp DNA Mini Kit (Quiagen, #51306). Für jede Probe wurden 7 nukleare Mikrosatelliten amplifiziert (L1, Mm02, Mm03, Mm07, Mm08, Mm09, Mm10). Sechs dieser Loci (Ausnahme: L1) waren zuvor speziell für die in dieser Arbeit untersuchte Spezies entwickelt und angewandt worden (Radespiel et al. 2001). Die ‚Polymerase Chain Reaction‘ (PCR) wurde mit 10 µl Reaktionsvolumen, welches aus 1 – 1,5 mM MgCl₂, PCR-Puffer (Endkonzentration: 20 mM Tris-HCL (ph: 8,4), 50 mM KCL) oder PARR-Puffer (Cambio), 225µM der vier dNTPs, 0,1 – 0,3 µM des jeweiligen Primers und 0,25 U der *Taq*-DNA-Polymerase (Gibco Life Technologies) bestand in einem GeneAmp 9700 Thermocycler (Perkin Elmer) durchgeführt. Nach einer ersten Denaturierung für 4 min bei 94°C folgten 36 30 Sec Zyklen bei 94°C, 20-30 Sec bei 48-55°C, weitere 30 Sec bei 72°C und abschließend noch 7 min bei 72°C (Radespiel et al. 2001). Die Primer waren fluoreszenzmarkiert, und die bei der PCR entstandenen Fragmente wurden mit einem ABI

377 halbautomatischen DNS-Analyse-Gerät aufgetrennt. Mit Hilfe der GeneScan®-Software wurden die Allele analysiert und die Allellänge mit dem Programm Genotyper® bestimmt. Versuchsweise Wiederholungen der PCR zeigten eine 100%-ige Reproduzierbarkeit der Ergebnisse. Dennoch wurde jede homozygote Probe mindestens zwei Mal amplifiziert, um Fehler bei der Typisierung zu minimieren. Die individuellen multilocus Genotypen wurden durch die Kombination der gefundenen Allelpaaire für die verschiedenen Primer ermittelt. Dieser Teil der Analysen wurde von Ute Radespiel und Barthel Schmelting im Labor von Mike Bruford, Cardiff, UK durchgeführt. Der mittlere Verwandtschaftsgrad in der untersuchten Mausmaki-Population lag bei $r = -0,003 \pm 0,000$ ($n = 30628$ Paare, Min: = -0,584; Max: 0,783) und Tab. 5 zeigt die Charakteristika der verwendeten Mikrosatelliten in der Population (Radespiel et al. 2001).

Tab. 5 Charakteristika der verwendeten Mikrosatelliten in der untersuchten Mausmaki-Population

Lokus	n	Mittelwert	Min	Max	Allele	H _{obs}	H _{exp}	Referenz
L1	244	195,7	192	204	5	0,55	0,52	Merenlander 1993
M2	245	162,1	142	172	9	0,62	0,63	Radespiel et al. 2001
M3	245	116,4	93	145	15	0,87	0,84	Radespiel et al. 2001
M7	245	245	241	247	3	0,21	0,24	Radespiel et al. 2001
M8	244	170,5	130	198	29	0,93	0,92	Radespiel et al. 2001
M9	244	176,3	149	193	20	0,90	0,91	Radespiel et al. 2001
M10	245	131	115	155	23	0,93	0,92	Radespiel et al. 2001

Für die Bestimmung des Verwandtschaftsgrades wurde sowohl der Verwandtschaftswert (r-Wert) als auch die Anzahl der Allelausschlüsse herangezogen. Berücksichtigt wurde maximal 1 Allelausschluß. Mit Hilfe des Programmes Kinship 1.2 wurden basierend auf den Berechnungen von Queller & Goodnight (1989) die verwandtschaftlichen Beziehungen von Individuen auf dem Hintergrund ihrer multilocus Genotypen abgeschätzt. Die bestimmten r-Werte sind Abschätzungen unter der Voraussetzung zufälliger Paarungen innerhalb einer Population. Kinship 1.2 verwendet die r-Werte, die Allelfrequenzen innerhalb einer Population und die Genotypen zweier Individuen zur Bestimmung der Wahrscheinlichkeit, daß ein bestimmter Genotyp durch eine spezielle paarweise Beziehung (z.B.: $r = 0,5$ oder $r = 0,25$) entstehen könnte. Das Programm ermittelt einen Wahrscheinlichkeitsquotienten für jedes Individuenpaar (H1/Nullhypothes) und erlaubt die Berechnung des Signifikanz-Niveaus für einen bestimmten Quotienten durch Simulationen. Wegen der großen Zahl möglicher Dyaden (insgesamt liegen Daten für 256 Tiere vor) und um die Wahrscheinlichkeit von

Fehlern 1. Art zu reduzieren, wurden die Tiere als verwandt ($0,125 \leq r \leq 0,5$) oder eng verwandt ($r \geq 0,5$) klassifiziert, wenn das Signifikanzniveau der entsprechenden Wahrscheinlichkeitsquotienten $\leq 0,01$ war.

Für die Untersuchung der verwandtschaftlichen Beziehungen von Gruppenmitgliedern wurden die ermittelten r -Werte für Gruppenmitglieder und Mitglieder verschiedener Schlafgruppen verglichen. Unter Verwendung des Programms Popassign 3.9f (Funk 2001) konnten zusätzlich potentielle Elternschaften ermittelt werden.

In der untersuchten Population wurden die räumlichen Distanzen eng verwandter Individuen für die verschiedenen Geschlechtsklassen (Weibchen-Weibchen, Männchen-Männchen, Weibchen-Männchen) miteinander verglichen. Diese können Aufschluß über art- und geschlechtsspezifisches Abwanderungsverhalten geben, die mit den Reproduktionsstrategien in Zusammenhang stehen. Für die Bestimmung dieser Distanzen wurde das arithmetische Mittel der X- und Y-Koordinaten aller Fangorte eines Tieres gebildet und die räumliche Distanz in Metern zwischen zwei Tieren berechnet. Da manche Tiere in mehreren Jahren gefangen wurden, andere aber nur in einem, erfolgte diese Analyse nach Saisons getrennt.

Um die Identität und Anzahl von Matrilinearitäten in der Population abzugrenzen, wurden sämtliche gefangenen Weibchen auf der Basis ihrer Verwandtschaftsgrade ($r = 0,5$; $p < 0,01$) einander zugeordnet. Dies geschah sowohl für die einzelnen Jahre als auch für die beiden Saisons zusammen. Auf diese Weise wurden Rückschlüsse auf die absolute und auf die in einer Saison anzutreffenden Matrilinearitäten bestimmt. Ein Vergleich der beiden Saisons erlaubte so Aussagen über die zeitliche Konstanz der gefundenen Matrilinearitäten.

2.8 Datenverarbeitung und statistische Verfahren

Außer den bereits erwähnten Programmen wurden bei der Datenverarbeitung die Programme Word 97, Excel 97, Access 97 und Corel Draw 8.0 verwendet. Die statistische Auswertung erfolgte mit SPSS 10.0. Soweit nicht anders angegeben wurde das Signifikanzniveau für statistische Tests auf $p = 0,05$ festgesetzt. Bei der Durchführung serieller Tests erfolgte eine Anpassung des Signifikanzniveaus nach der sequentiellen Bonferroni-Technik (Engel 1997). Da Stichproben zum Teil entweder klein waren oder keine Normalverteilung aufwiesen, wurde hier zur Beschreibung der Datenverteilung in der Regel der Median verwendet. Entsprechend wurden für die statistischen Auswertungen in der Regel nicht-parametrische

Testverfahren verwendet. Genauer beschrieben werden sollen hier die multiple Regression und die logistische Regression. Die übrigen Verfahren sind an den entsprechenden Stellen im Text erwähnt und in der Literatur ausführlich beschrieben (Lamprecht 1992, Köhler et al. 1995, Engel 1997, Siegel 1997, Dytham 2000).

Multiple Regression

Mit Hilfe der multiplen Regression kann die Beziehung zwischen einer abhängigen und mehreren unabhängigen Variablen untersucht werden. Zur Beschreibung des Zusammenhangs wird eine Geradengleichung errechnet, deren Regressionskoeffizienten zugleich die relative Stärke des Einflusses jeder Variablen angeben. Deren Signifikanz drückt sich in der jeweiligen Irrtumswahrscheinlichkeit aus (Sokal & Rohlf, 1981). Dabei wird die Normalverteilung der Daten vorausgesetzt und unabhängige Variablen dürfen untereinander nicht korreliert sein.

Binäre logistische Regression

Mit dem Verfahren der binären logistischen Regression wird die Abhängigkeit einer dichotomen Variablen von anderen unabhängigen Variablen, die beliebiges Skalenniveau aufweisen können, untersucht. In der Regel handelt es sich bei der dichotomen Variablen um ein Ereignis, das eintreten kann oder nicht. Die binäre logistische Regression berechnet dann die Wahrscheinlichkeit des Eintreffens des Ereignisses in Abhängigkeit von den Werten der unabhängigen Variablen. Die Wahrscheinlichkeit für das Eintreten des Ereignisses bei einem Fall wird dabei nach dem Ansatz:

$$p = \frac{1}{1 + e^{-z}}$$

berechnet, wobei $z = b_1 \cdot x_1 + b_2 \cdot x_2 + \dots + b_n \cdot x_n + a$

Dabei sind x_i die Werte der unabhängigen Variablen, b_i sind Koeffizienten, deren Berechnung Aufgabe der binären logistischen Regression ist und a ist eine Konstante. Ergibt sich für p ein Wert kleiner 0,5, nimmt man an, daß das Ereignis nicht eintritt; im anderen Fall nimmt man das Eintreffen des Ereignisses an (Bühl & Zöfel 2000).

3. Ergebnisse

3.1 Klimatische Verhältnisse

Der Verlauf von Temperatur und Niederschlägen während der beiden Untersuchungsaisons ist in Abb. 4 dargestellt. Gezeigt werden die Monatsmittel der Temperaturen und der Gesamtniederschlag pro Monat. Im kältesten Monat Juli lag die mittlere Minimaltemperatur aus beiden Jahren bei 15,7°C und die mittlere Maximaltemperatur bei 31,6°C. Die höchsten Temperaturen wurden vor dem Einsetzen der Regenzeit im Oktober beobachtet ($T_{\min} = 19,1$; $T_{\max} = 37,1$). Die stärksten Niederschläge konnten in der ersten Saison im Dezember mit 338 mm und in der zweiten im Januar mit 593 mm verzeichnet werden. Die Niederschläge im Dezember 1998 fielen ausschließlich in der zweiten Monatshälfte, für die keine Schlafplatzdaten der Fokustiere vorlagen. Daher wurde für die Analysen der Januar als Grenze für die Einteilung in regenarme (Juli bis Dezember) und regenreiche Monate (Januar bis März) gewählt und floß als Variable Jahreszeit ein. Die komplette Regenzeit dagegen erstreckt sich in Ampijoroa über die Monate Oktober bis April. Auffällig ist, daß die Niederschläge im Jahr 1999 noch bis in den Juni hinein relativ kräftig waren.

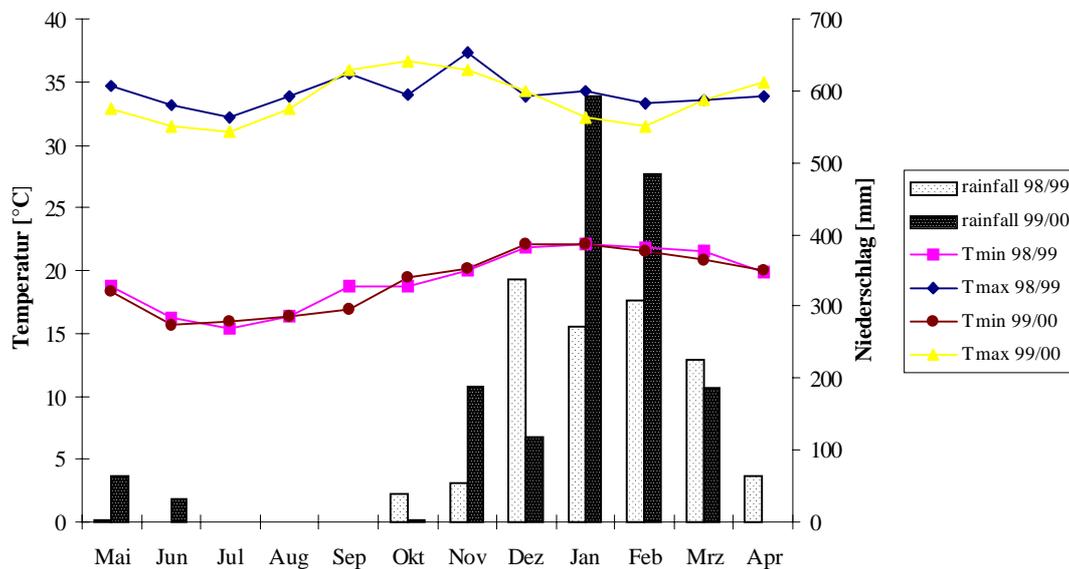


Abb. 4 Temperaturverlauf und Niederschläge in der Saison 98/99 und 99/00

3.2 Populationsökologie

3.2.1 Saisonale Dynamik der Gesamtpopulation

Im Verlauf dieser Studie wurden insgesamt 148 verschiedene Mausmakis (94,52 und zwei Jungtiere unbekanntes Geschlechtes) gefangen. In der ersten Saison 98/99 waren es insgesamt 114 Tiere (73, 41) während es in der zweiten Saison nur 63 Tiere (36,27) waren. Das gefundene Geschlechterverhältnis ist sowohl über beide Jahre hinweg ($df = 1$; $\chi^2 = 10,811$; $p = 0,001$) als auch in der Saison 98/99 ($df = 1$; $\chi^2 = 8,892$; $p = 0,002$) signifikant zu Gunsten der Männchen verschoben. Dies gilt jedoch nicht für die Saison 99/00 ($df = 1$; $\chi^2 = 1,286$; $p > 0,05$).

Die Fluktuation der Individuen in der Population war relativ hoch. Bei 38 (26,12) Tieren in der Saison 98/99 handelte es sich um Wiederfänge aus einer Studie im Jahr 1997 (Ehresmann 2000), was einer Wiederfangquote von 41,8 % entspricht. In der Saison 99/00 wurden 30 Tiere (16,14) aus dem Vorjahr wieder gefangen. Dies entspricht einer Wiederfangrate von 26,3 %. Betrachtet man die geschlechtsspezifischen Wiederfangraten, so zeigen sich in der ersten Saison keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern (W: 42,9 %; M: 41,3 %). In der Saison 99/00 ist die Wiederfangrate bei den Weibchen auf 34,1 % abgesunken, während sie für Männchen mit 21,9 % nur noch etwa halb so hoch wie im Vorjahr gewesen ist.

Die Ergebnisse der einzelnen Fangaktionen für die beiden Saisons sind in Abb. 5 a und b dargestellt. In beiden Jahren ist die Zahl der gefangenen Individuen pro Monat bis Oktober relativ konstant, nimmt dann stetig ab und erreicht im April wieder einen ähnlichen Stand wie vor Beginn der Regenzeit. Die wenigsten Tiere wurden 98/99 im Januar gefangen, während 99/00 das Minimum im März erreicht wurde. Im Februar 99 wurde das erste Jungtier ($n=1$) aus der laufenden Fortpflanzungsperiode gefangen. Der Anteil von Jungtieren unter den gefangenen Tieren stieg dann im März leicht an und umfaßte im April bereits 28,2 % ($n=11$) aller gefangenen Tiere. In der zweiten Saison wurde ebenfalls im Februar das erste Jungtier aus der laufenden Fortpflanzungsperiode gefangen, und im April lag der Anteil der Jungtiere bei 31,3 % ($n=5$).

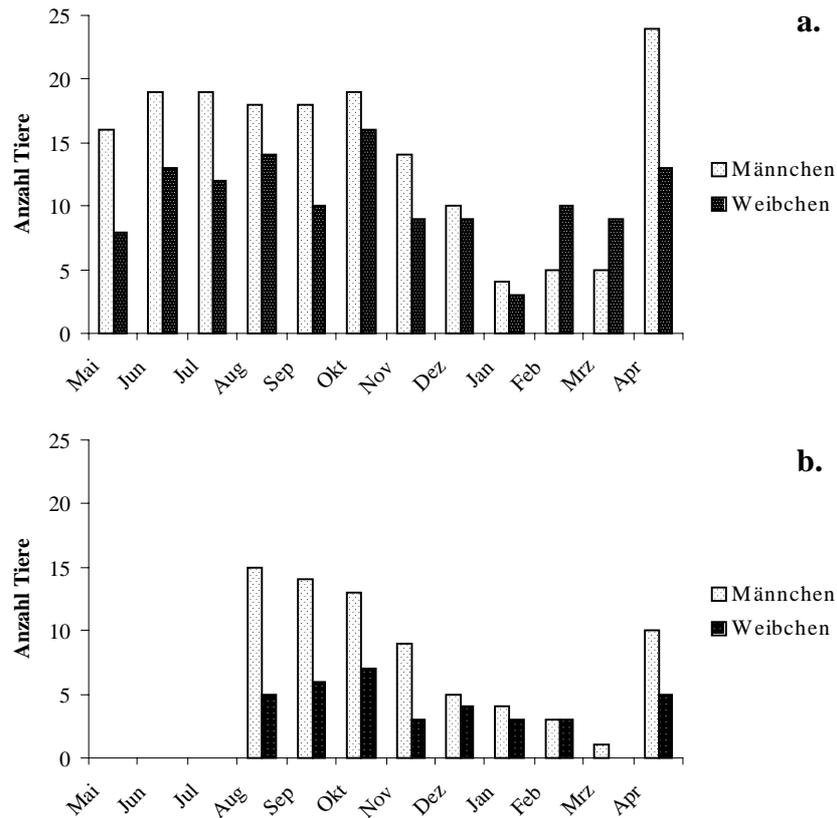


Abb. 5 Ergebnisse der monatlichen Fangaktionen. a. 98/99 b. 99/00

Die scheinbare Verschiebung des Geschlechterverhältnisses zu Gunsten von Männchen (Mai - Jan & Apr) bzw. Weibchen (Feb & Mrz) im ersten Jahr ist nicht signifikant (χ^2 zwischen 0,027 und 3,27; $p > 0,05$). Es läßt sich lediglich in den Monaten Mai ($df = 1$; $\chi^2 = 2,667$; $p = 0,102$) und April ($df = 1$; $\chi^2 = 3,27$; $p = 0,071$) eine Tendenz zu einem Männchenüberschuß bei den gefangenen Tieren feststellen.

Für 99/00 läßt sich ein signifikanter Männchenüberschuß bei den gefangenen Tieren im August ($df = 1$; $\chi^2 = 5,762$; $p = 0,016$) sowie eine Tendenz zu einem Männchenüberschuß für September ($df = 1$; $\chi^2 = 3,2$; $p = 0,074$) und November ($df = 1$; $\chi^2 = 3,0$; $p = 0,083$) feststellen. Für die übrigen Monate gibt es entweder keine signifikanten Unterschiede (Okt), oder statistische Verfahren sind aufgrund der geringen Zahl gefangener Tiere nicht anwendbar (Jan - Mrz).

3.2.2 Entwicklung des Körpergewichtes

Die Entwicklung der Körpermassen der beiden Geschlechter im Verlauf der Saison wird für die beiden Saisons getrennt in Abb. 6 a und b gezeigt. Dargestellt sind jeweils die Gewichtsdaten aller Tiere mit Ausnahme der ab Februar gefangenen Jungtiere aus der laufenden Fortpflanzungsperiode. Der Kurvenverlauf sieht in beiden Jahren sehr ähnlich aus.

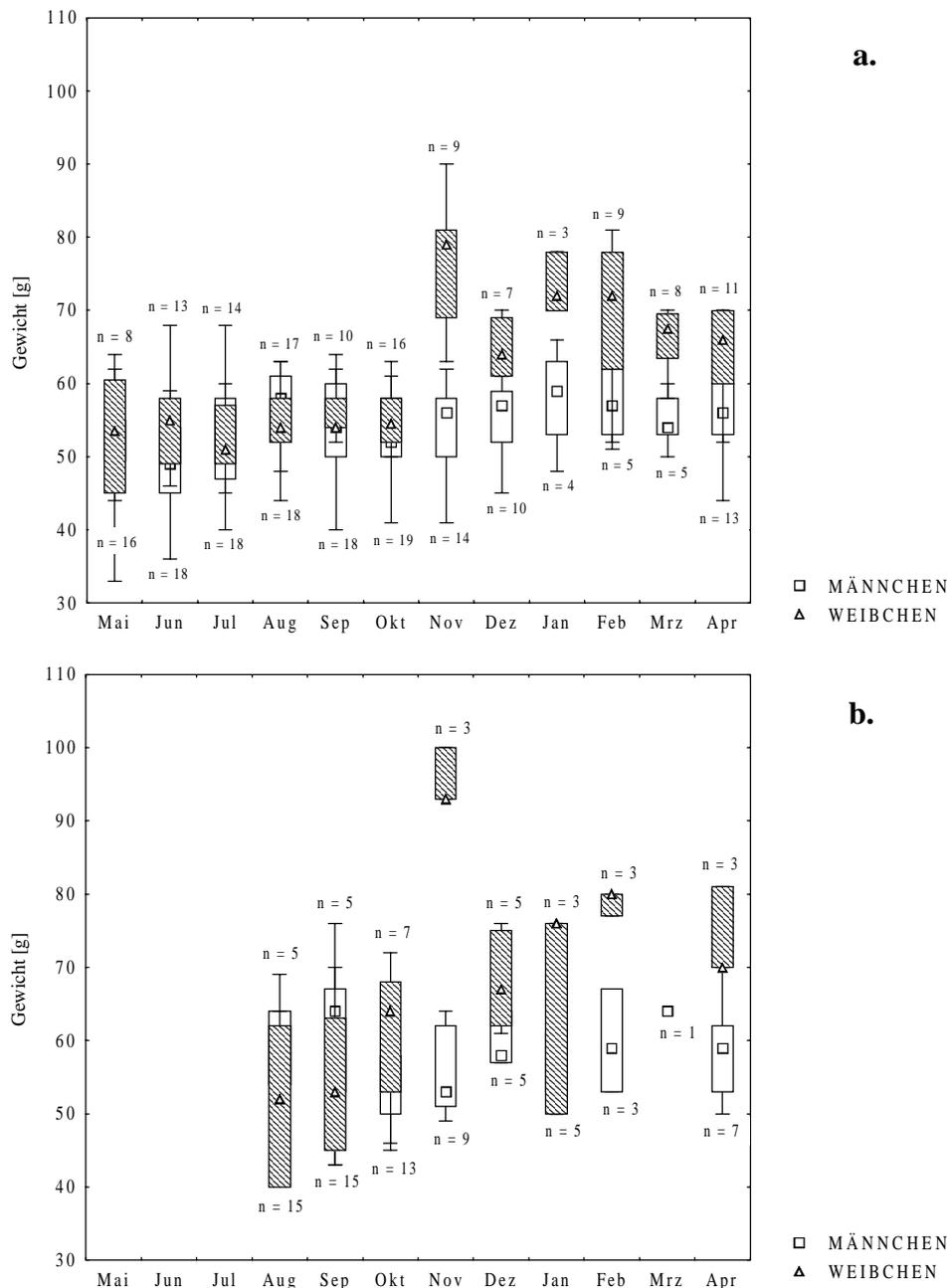


Abb. 6 Geschlechtsspezifischer Verlauf der Gewichtsentwicklung. a. 98/99 b. 99/00

Bis einschließlich Oktober findet sich kein geschlechtsspezifischer Unterschied bei den Gewichten der gefangenen Tiere (MWU-Test, Ausnahme: Juni 98). Von November bis April

sind die Weibchen signifikant bzw. tendenziell schwerer als die Männchen (Tab. 6) mit Ausnahme von Januar 2000, wo der Stichprobenumfang sehr klein ist.

Tab. 6 Geschlechtsspezifische Unterschiede im Körpergewicht für die Saisons 98/99 und 99/00

	98/99			99/00		
	n	Z	p	n	Z	p
Mai	24	-0,368	n.s.	-		
Juni	31	-1,987	< 0,05	-		
Juli	32	-0,400	n.s.	-		
August	35	-0,812	n.s.	20	-1,138	n.s.
September	28	-0,991	n.s.	21	-1,131	n.s.
Oktober	35	-1,252	n.s.	20	-1,632	n.s.
November	23	-3,975	< 0,001	13	-2,327	< 0,05
Dezember	17	-3,136	0,002	9	-1,976	< 0,05
Januar	7	-2,121	< 0,05	8	-0,905	n.s.
Februar	14	-1,940	0,052 (n.s.)	6	-1,993	< 0,05
März	13	-2,712	< 0,01	1	-	-
April	24	-3,056	< 0,01	10	-1,943	0,052 (n.s.)

Zum Vergleich der Gewichtsentwicklung im Saisonverlauf wurden die Daten beider Saisons zusammengefaßt, da der Stichprobenumfang in der Saison 99/00 wegen der niedrigen Fangzahlen für viele Monate zu gering war. Nach der Anpassung des Signifikanz-Niveaus nach der Bonferroni-Methode ($p = 0,025$) läßt sich für die Männchen zwischen Juli und August eine signifikante Gewichtszunahme (Wilcoxon-Test: $n = 8$; $Z = 2,366$; $p < 0,025$) und zwischen September und Oktober eine signifikante Gewichtsabnahme feststellen (Wilcoxon-Test: $n = 22$; $Z = 2,837$; $p < 0,01$). Bei den Weibchen findet von Oktober bis November eine Gewichtszu- und von November bis Oktober eine Gewichtsbnahme statt (Wilcoxon-Test: $n = 8$; $Z = 2,521$; $p < 0,025$). Für alle übrigen Monate läßt sich bei keinem Geschlecht ein Gewichtsunterschied zwischen aufeinanderfolgenden Monaten feststellen ($p > 0,05$).

Stellt man die Gewichtsdaten für die Neu- und Wiederfänge aus vorangegangenen Jahren der beiden Geschlechter gegenüber (Abb. 7 a und b), zeigt sich sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen, daß Wiederfänge bis einschließlich Oktober signifikant schwerer sind als Neufänge (Tab. 7). Für die Männchen findet sich dieser Unterschied auch noch im November.

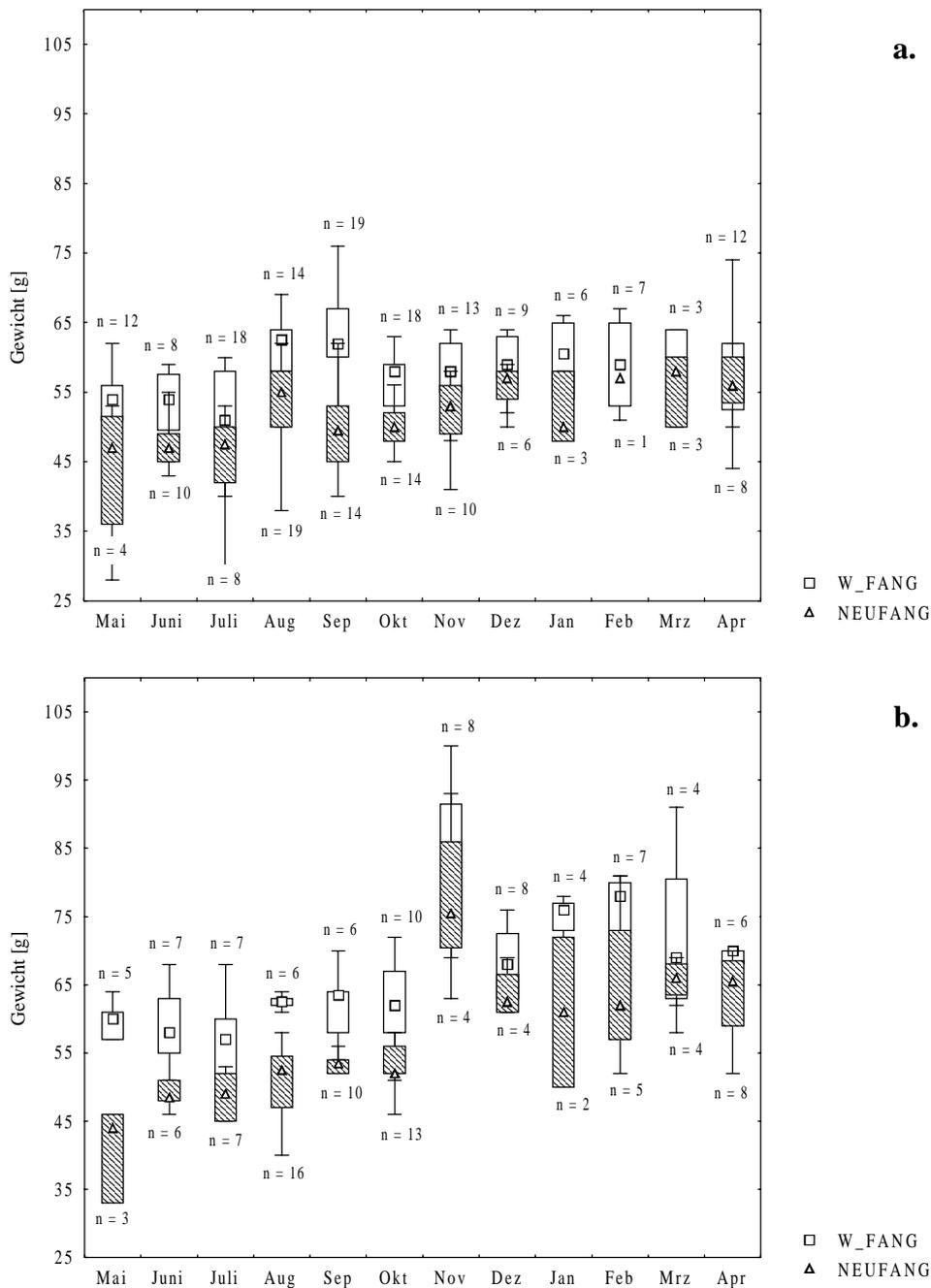


Abb. 7 Vergleich der Gewichte von Neu- und Wiederfängen a. Männchen b. Weibchen

Für die übrigen Monate besteht kein Unterschied in den Gewichten von Neu- und Wiederfängen beider Geschlechter. Dies legt die Vermutung nahe, daß es sich bei Neufängen um Jungtiere aus der vorangegangenen Fortpflanzungsperiode handelt. Die in dieser Studie verwendeten Sendertiere wurden jeweils etwa zur Hälfte aus Neu- und Wiederfängen ausgewählt (Anhang Tab. I und Tab. II, siehe auch 3.2.3).

Tab. 7 Gewichtsvergleiche von Neu- und Wiederfängen 98-00

	Männchen			Weibchen		
	n	Z	p	n	Z	p
Mai	16	-2,132	< 0,05	8	-2,236	< 0,05
Juni	18	-2,181	< 0,05	13	-2,364	< 0,05
Juli	18	-2,755	< 0,01	14	-2,508	< 0,05
August	33	-3,036	< 0,01	22	-3,547	< 0,001
September	33	-4,126	< 0,001	16	-2,977	< 0,01
Oktober	32	-3,796	< 0,001	23	-3,189	0,001
November	23	-2,241	< 0,05	13	-1,099	n.s.
Dezember	15	-1,124	n.s.	11	-0,925	n.s.
Januar	9	-1,807	n.s.	6	-1,409	n.s.
Februar	8	-0,220	n.s.	12	-1,467	n.s.
März	6	-0,218	n.s.	8	-0,866	n.s.
April	20	-0,426	n.s.	14	-1,917	0,055

3.2.3 Körpergewicht der Fokustiere

Anhand der monatlichen mittleren Körpergewichte aller gefangenen Weibchen wurden das Gewicht der Senderweibchen zu diesem Median in bezug gesetzt und die Tiere als leichter oder schwerer bzw. gleich diesem Populationsmedian klassifiziert. Die Häufigkeit, mit der Senderweibchen als gleich oder schwerer als der monatliche Median klassifiziert worden waren, wurde in Relation zu der Anzahl Fangaktionen, in denen es gefangen wurde gesetzt. Dies geschah nur für Tiere, die wenigstens zweimal gefangen worden waren. Die Ergebnisse zeigen, daß Neufänge in einem Drittel der Fälle ein Gewicht hatten, das eher unterhalb des Populationsmittels lag. Dagegen waren Wiederfänge nur in 20 % der Fälle leichter als das Monatsmittel (Tab. 8). Dieser Unterschied zwischen Neu- und Wiederfängen ist signifikant ($df = 1; \chi^2=27,576; p < 0,0001$).

Tab. 8 Körpergewicht der Sendertiere in Relation zum Monatsmittel der Weibchenpopulation 98-00

Tier	Saison	Alter	Fangaktionen	Anteil Fangaktionen schwerer [%]
102-98	98/99	Neufang	3	66,7
21-98	98/99	Neufang	5	40
23-98	98/99	Neufang	9	44,4
58-98	98/99	Neufang	2	0
62-98	98/99	Neufang	6	66,7
64-98	98/99	Neufang	11	63,6
76-98	98/99	Neufang	5	20
91-98	98/99	Neufang	4	0
?	99/00	Neufang	4	0
33-97	98/99	Wiederafang	7	100
45-97	99/00	Wiederafang	8	100
45-97	98/99	Wiederafang	11	90,9
50-97	99/00	Wiederafang	7	100
50-97	98/99	Wiederafang	11	100
5-97	99/00	Wiederafang	2	100
5-97	98/99	Wiederafang	11	81,8
76-98	99/00	Wiederafang	2	0
78-96	98/99	Wiederafang	3	100
9-97	98/99	Wiederafang	2	0

3.2.4 Reproduktionsbiologie

Männchen des Grauen Mausmakis haben außerhalb der Reproduktionsperiode völlig reduzierte Hoden, die erst mit Einsetzen der Fortpflanzungszeit zu wachsen beginnen. Die daraus resultierende Dynamik der Hodenvolumina ist in der Abb. 8 a und b dargestellt. In beiden Jahren zeigt sich ein biphasischer Verlauf mit einem absoluten Maximum im August (98/99: n = 18; Median = 1461,8 mm³; Min: 424,1; Max: 2284,8; 99/00: n = 14; Median = 1517,1 mm³; Min: 837,9; Max: 2392,7). Die geringsten Hodenvolumen findet man in den Monaten Mai (n = 8; Median = 41,3 mm³; Min: 1,7; Max: 85,5), Juni (n = 9; Median = 134,4 mm³; Min: 54,5; Max: 266,0) und April (98/99: n = 12; Median = 107,4 mm³; Min: 86,8; Max: 128,8; 99/00: n = 7; Median = 271,4 mm³; Min: 177,0; Max: 486,9S). Zu diesen Zeitpunkten befinden sich die Hoden bei bis zu 40 % der gefangenen Männchen nicht im Skrotum, was einem meßbaren Hodenvolumen von null entspricht.

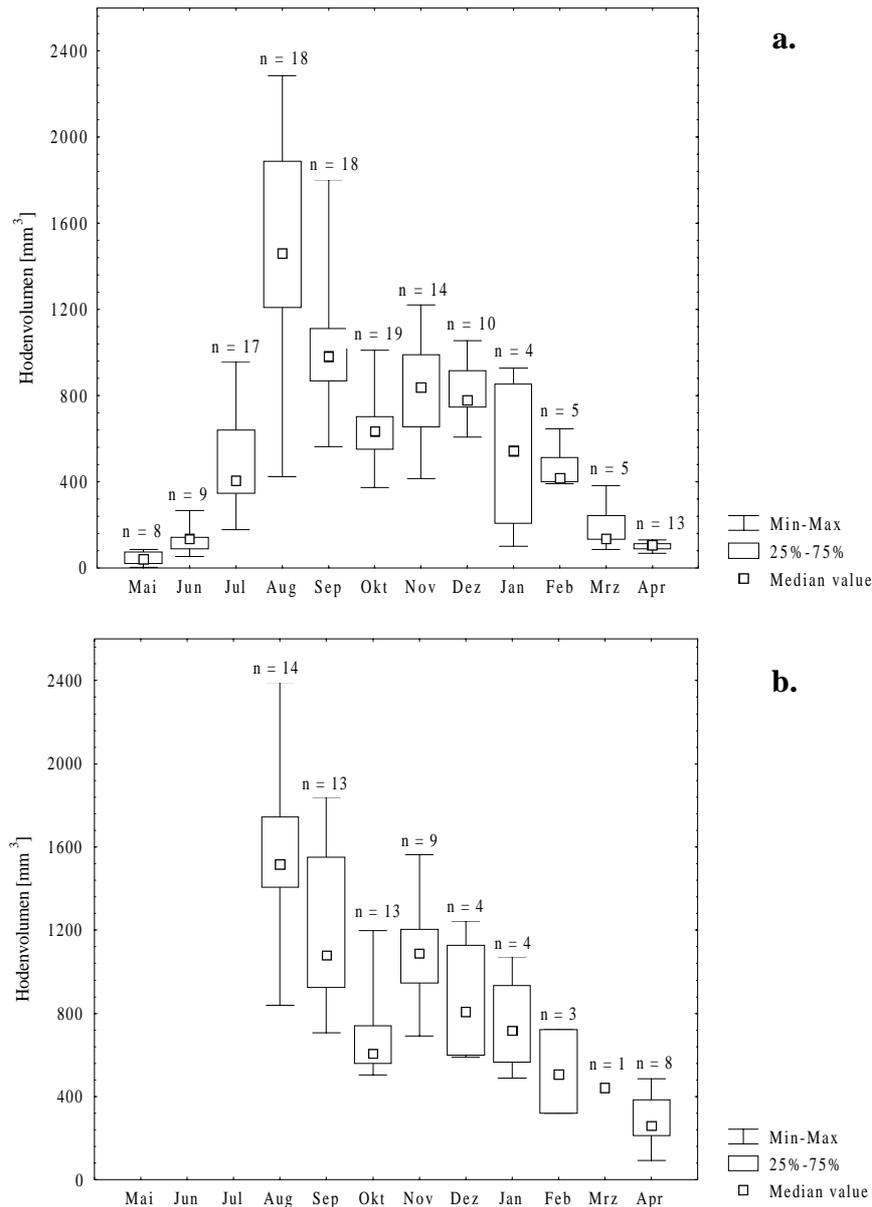


Abb. 8 Entwicklung der Hodenvolumina a. 98/99 b. 99/00

Für den paarweisen Vergleich zwischen aufeinanderfolgenden Monaten wurden auch hier wieder die Daten für beide Saisons zusammengefaßt. Es zeigt sich eine Volumenzunahme von Juni bis August ($Z_{\text{Jun-Jul}} = 2,023$; $n = 5$; $p < 0,05$; $Z_{\text{Jul-Aug}} = 2,366$; $n = 7$; $p < 0,025$), die jedoch nach Bonferroni-Anpassung ($p = 0,025$) für den Vergleich Juni/Juli nicht mehr signifikant ist. Von August bis Oktober nimmt das Hodenvolumen wieder signifikant ab ($Z_{\text{Aug-Sep}} = 3,288$; $n = 18$; $p = 0,001$; $Z_{\text{Sep-Okt}} = 3,920$; $n = 21$; $p < 0,001$), bevor es im November wieder deutlich zunimmt ($Z_{\text{Okt-Nov}} = 3,516$; $n = 16$; $p < 0,001$). Die Hodenvolumina der übrigen Monate zeigen keine signifikanten Veränderungen.

Auch für die Betrachtung der Reproduktionsbiologie von Weibchen wurden die Daten für beide Jahre zusammengefaßt. Gefangene Weibchen, bei denen eine geschwollene, offene oder sich wieder schließende Vagina festgestellt wurde, sind in der Abb. 9 zur Kategorie Östrus zusammengefaßt worden. Zusätzlich wurde der Anteil laktierender Weibchen von allen in einem Monat gefangenen Weibchen gepoolt für beide Saisons dargestellt. Da die Tiere einen postpartum Östrus zeigten, konnten sie sowohl im Östrus als auch laktierend sein und wurden dann in jeder der beiden Kategorien erfaßt. Wie die Abb. 9 zeigt, wurden östrische Weibchen ausschließlich in den Monaten September und Oktober sowie Dezember und Januar gefangen. Laktierende Weibchen wurden nur im Dezember und Januar sowie März und April beobachtet. In den übrigen Monaten waren alle gefangenen Weibchen weder östrisch noch laktierend.

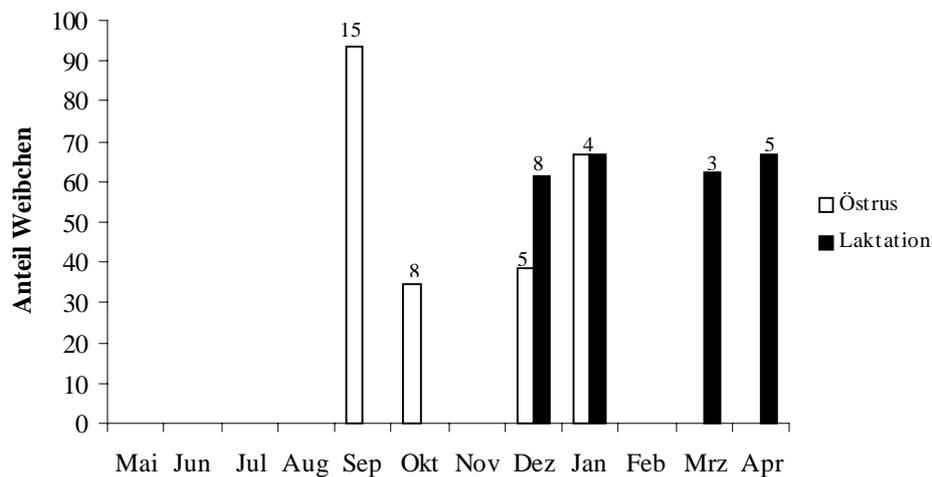


Abb. 9 Anteil der gefangenen Weibchen im Östrus bzw. laktierend 98-00

3.3 Kosten von Weibchenassoziationen

Die relativen Befallsraten mit Ektoparasiten, die während der Fangaktionen dokumentiert wurden, sind in der Abb. 10 für die einzelnen Monate dargestellt. Im Median hatten die Weibchen nur von August bis Oktober einen leichten bis starken Befall mit Ektoparasiten (Aug: n = 8; Median: 1; Min: 1; Max: 1; Sep: n = 8; Median: 0,5; Min: 0; Max: 1; Okt: n = 22; Median: 0,5; Min: 0; Max: 1). Für die übrigen Monate bestand im Median kein Parasitenbefall bei den Weibchen. Vergleicht man die Befallsrate aufeinanderfolgender Monate, war nach der Bonferroni-Angleichung ($p = 0,025$) nur von Oktober auf November eine signifikante Tendenz (Wilcoxon-Test: n = 7; Z = 2,37; $p < 0,025$) einer Verringerung des

Parasitenbefalls zu verzeichnen. Für die übrigen Monate konnte eine solche Veränderung nicht gefunden werden ($p > 0,05$) bzw. war ein statistischer Test nicht möglich.

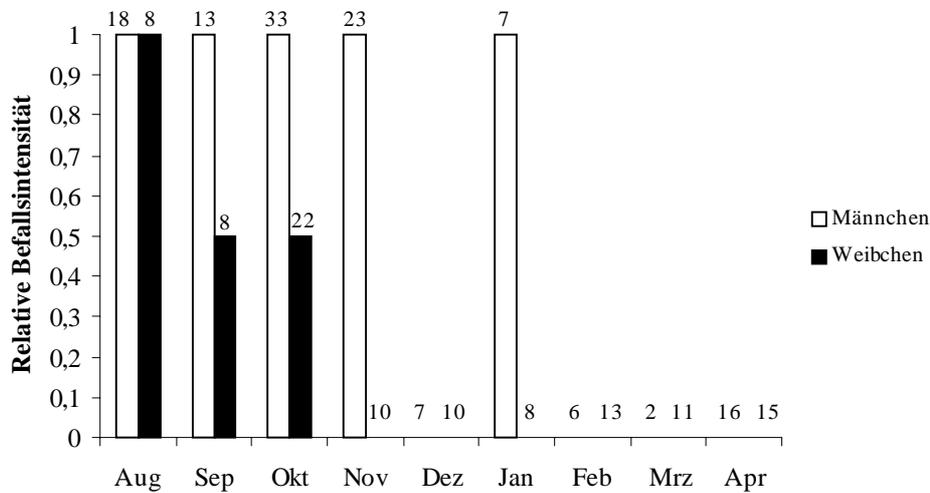


Abb. 10 Geschlechtsspezifische Unterschiede beim Ektoparasitenbefall 98-00

Bei den gefangenen Männchen wurde von August bis einschließlich November und im Januar ein starker Befall mit Ektoparasiten verzeichnet (Aug: $n = 18$; Median: 1; Min: 0; Max: 2; Sep: $n = 13$; Median: 1; Min: 0,5; Max: 2; Okt: $n = 33$; Median: 1; Min: 1; Max: 2; Nov: $n = 23$; Median: 1; Min: 0; Max: 2; Jan: $n = 7$; Median: 1; Min: 0; Max: 1). In den übrigen Monaten bestand im Median kein Ektoparasitenbefall. Wie bei den Weibchen war die Abnahme der Befallsintensität von Oktober auf November auch bei den Männchen am stärksten ausgeprägt (Wilcoxon-Test: $n = 17$; $Z = 2,8$; $p < 0,01$). Für die übrigen Monate konnten keine signifikanten Veränderungen gefunden werden bzw. war ein statistischer Test nicht möglich.

Mit Ausnahme der Monate August, Dezember und Februar zeichneten sich gefangene Männchen in allen Monaten durch einen signifikant stärkeren Befall mit Ektoparasiten aus als die Weibchen (Tab. 9). Dieser Unterschied war in den Monaten Oktober und November besonders ausgeprägt. Für März war ein statistischer Vergleich aufgrund des geringen Stichprobenumfanges nicht möglich.

Tab. 9 Geschlechtsspezifische Unterschiede im Befall mit Ektoparasiten 98-00; MWU-Test

Monat	Z	p
August	-0,604	n.s.
September	2,178	< 0,05
Oktober	5,104	< 0,0001
November	3,450	< 0,001
Dezember	1,746	n.s.
Januar	3,266	< 0,01
Februar	0,577	n.s.
April	2,320	< 0,05

3.4 Konkurrenz um Ressourcen: Aktionsräume

3.4.1 Nächtliche Aktionsräume und ihre jahreszeitliche Dynamik

Die Größe der Streifgebiete der Senderweibchen schwankte zwischen 1,59 ha im Juli und 0,67 ha im Februar (Abb. 11). Obgleich die Aktionsraumgröße im Verlauf der Saison kontinuierlich abnahm, gab es im paarweisen Vergleich der aufeinanderfolgenden Monate nur eine deutliche Größenabnahme zwischen Januar und Februar (Wilcoxon-Test, $n = 6$; $Z = 2,201$; $p < 0,05$) und eine Zunahme zwischen Februar und März (Wilcoxon-Test, $n = 6$; $Z = 1,992$; $p < 0,05$). Unter Berücksichtigung der Bonferroni-Korrektur ($p = 0,025$) ist dieser Unterschied aber nicht signifikant. Bei einem Vergleich der Streifgebietsgrößen von Neu- und Wiederfängen ließ sich für keinen Monat ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Gruppen belegen (Tab. 10).

Tab. 10 Vergleich der Aktionsraumgrößen von Neu- und Wiederfängen (MWU-Test); $p = 0,025$

	Neufänge		Wiederfänge			
	n	Median (Min; Max)	n	Median (Min; Max)	Z	p
Juli	5	1,34 (0,83; 2,02)	5	1,34 (1,22; 1,51)	0,000	n.s.
August	5	1,28 (0,77; 2,01)	3	1,09 (0,84; 1,14)	-0,745	n.s.
September	6	1,13 (0,86; 1,33)	3	0,98 (0,56; 1,56)	-0,775	n.s.
Oktober	5	1,18 (0,69; 1,57)	4	0,82 (0,67; 1,10)	-1,470	n.s.
November	5	1,04 (0,53; 1,20)	4	0,95 (0,65; 0,97)	-1,230	n.s.
Januar	4	0,85 (0,67; 1,13)	5	1,03 (0,71; 1,22)	1,044	n.s.
Februar	5	0,66 (0,47; 0,70)	3	0,67 (0,37; 0,96)	0,149	n.s.
März	4	0,85 (0,57; 0,89)	3	0,73 (0,44; 1,19)	-0,354	n.s.

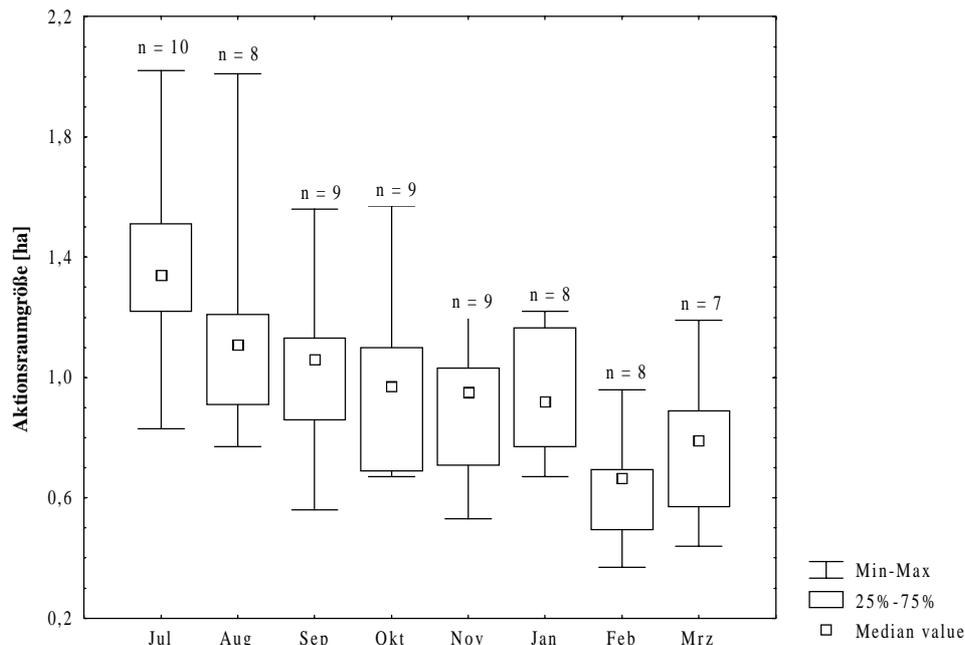


Abb. 11 Aktionsraumgrößen der Senderweibchen in der Saison 98/99

Für die Sendertiere, für die das Körpergewicht des jeweiligen Monats vorlag, konnte keine Korrelation zwischen Körpergewicht des Senderweibchens und Aktionsraumgröße über die gesamte Saison 98/99 festgestellt werden ($n = 38$; $r = -0,228$; $p > 0,05$). Es bestand jedoch eine negative Korrelation zwischen dem Monat und der Aktionsraumgröße ($n = 68$; $r = -0,591$; $p < 0,001$, Anhang Tab. III).

3.4.2 Aktionsraumüberlappungen

Die Anordnung der Aktionsräume der Senderweibchen sowie ihre Überlappungen sind in den Abb. 12 - 19 grafisch dargestellt. Die Streifgebiete vieler Tiere überschneiden sich. Die von Ranges V berechneten paarweisen Überschneidungen sind in Tab. 11 aufgeführt. Wegen der großen Anzahl von Paaren, die keine Überlappungen aufweisen, ist diese insgesamt gering.

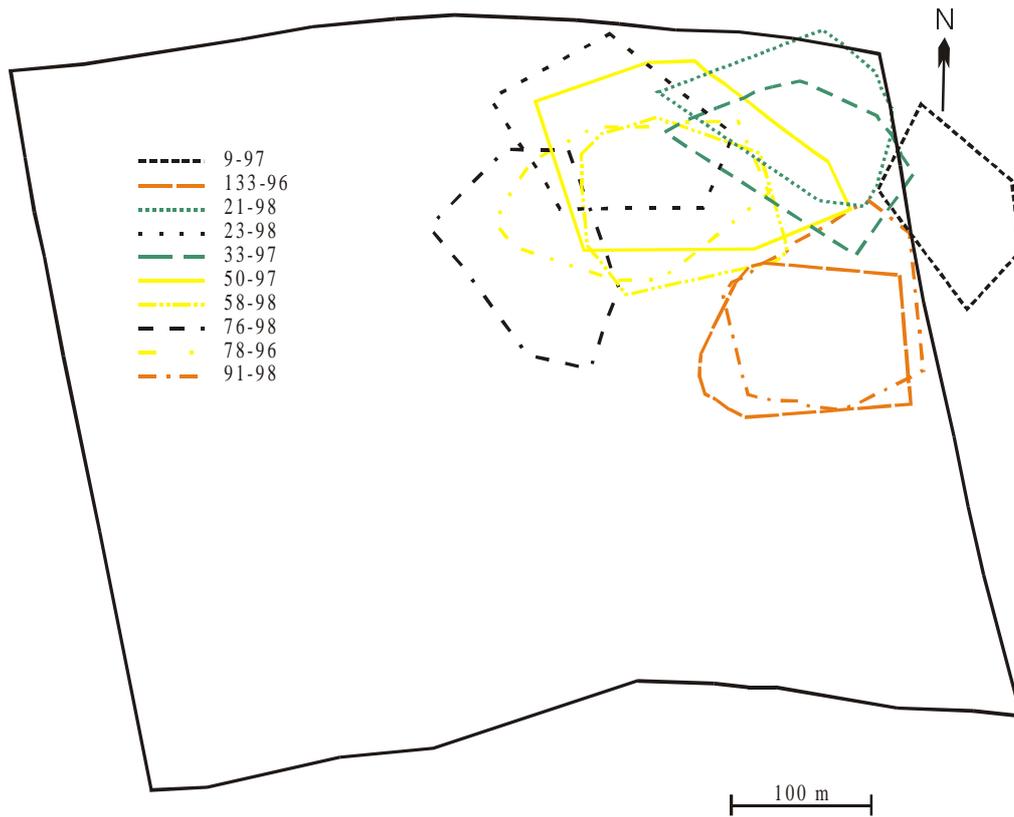


Abb. 12 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im Juli 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

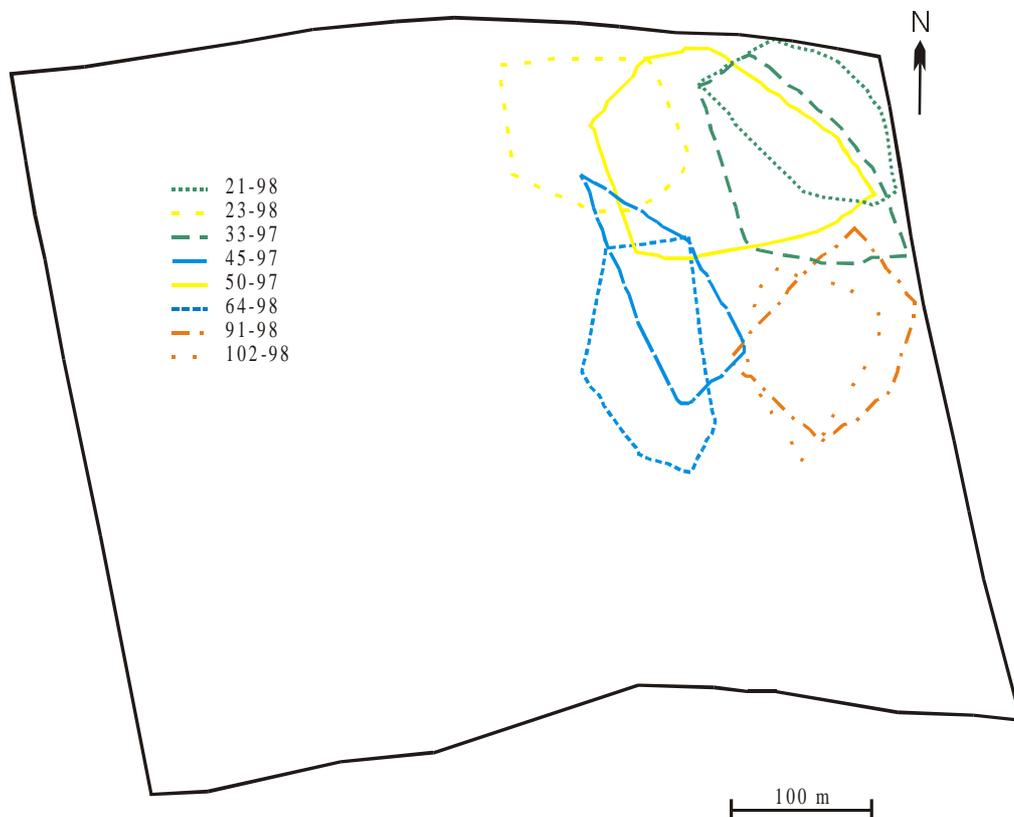


Abb. 13 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im August 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

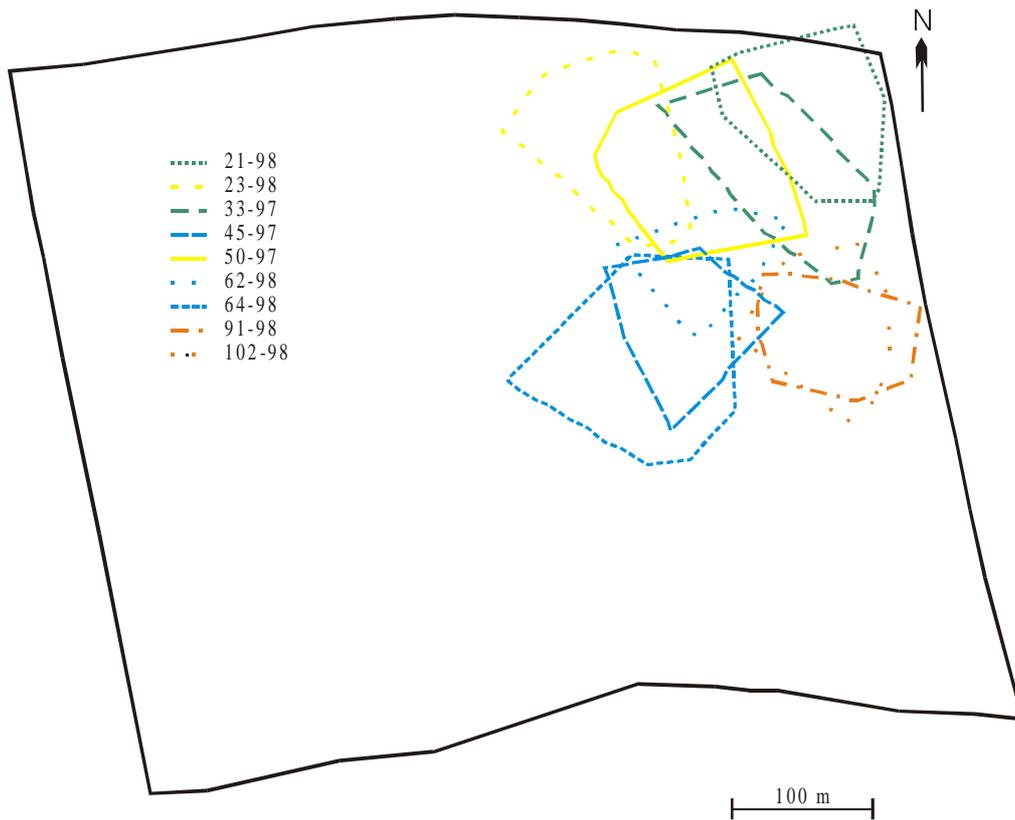


Abb. 14 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im September 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

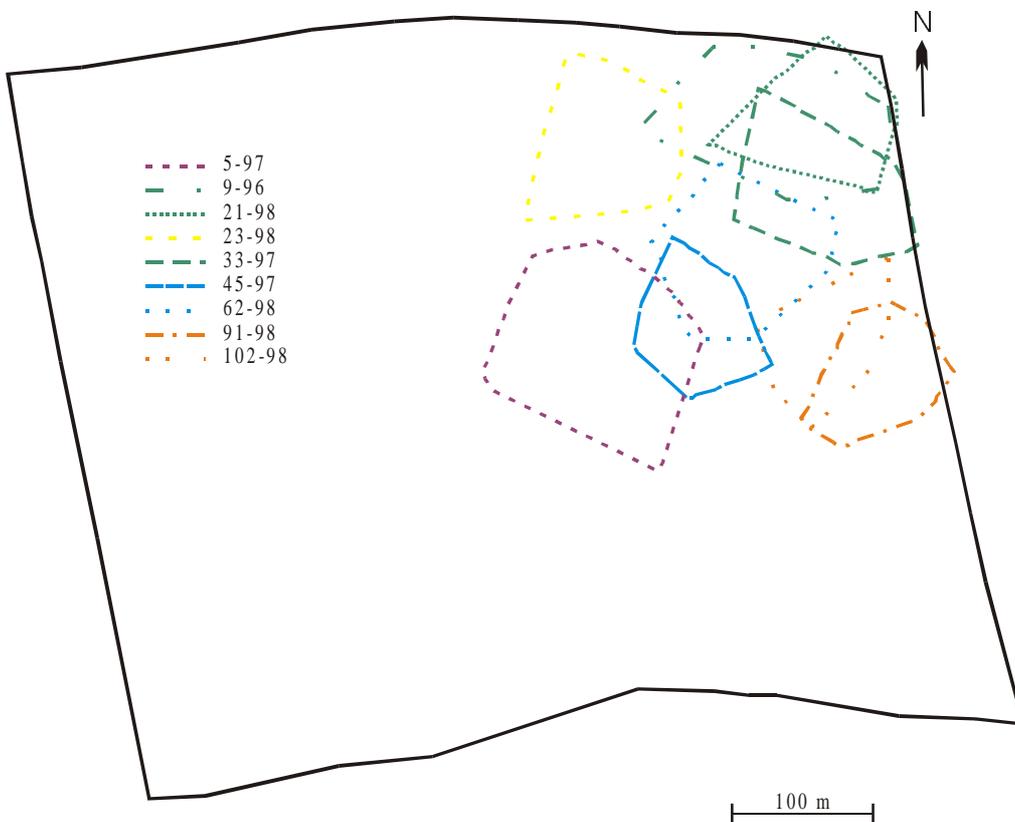


Abb. 15 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im Oktober 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

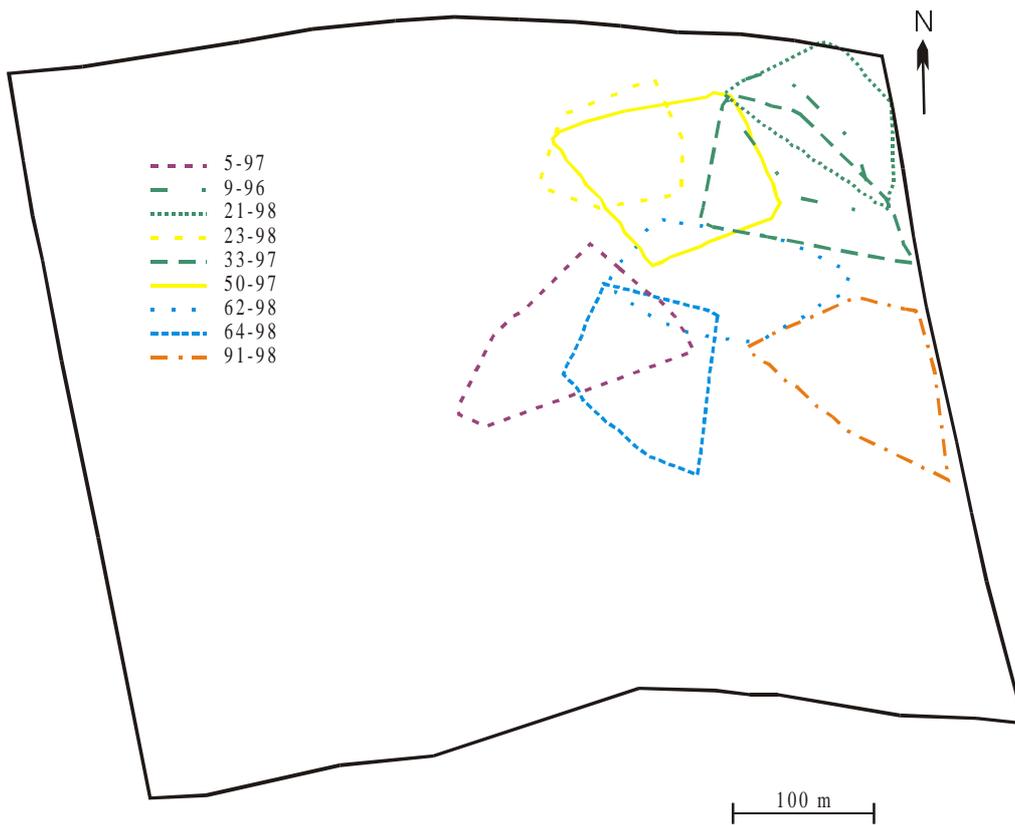


Abb. 16 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im November 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

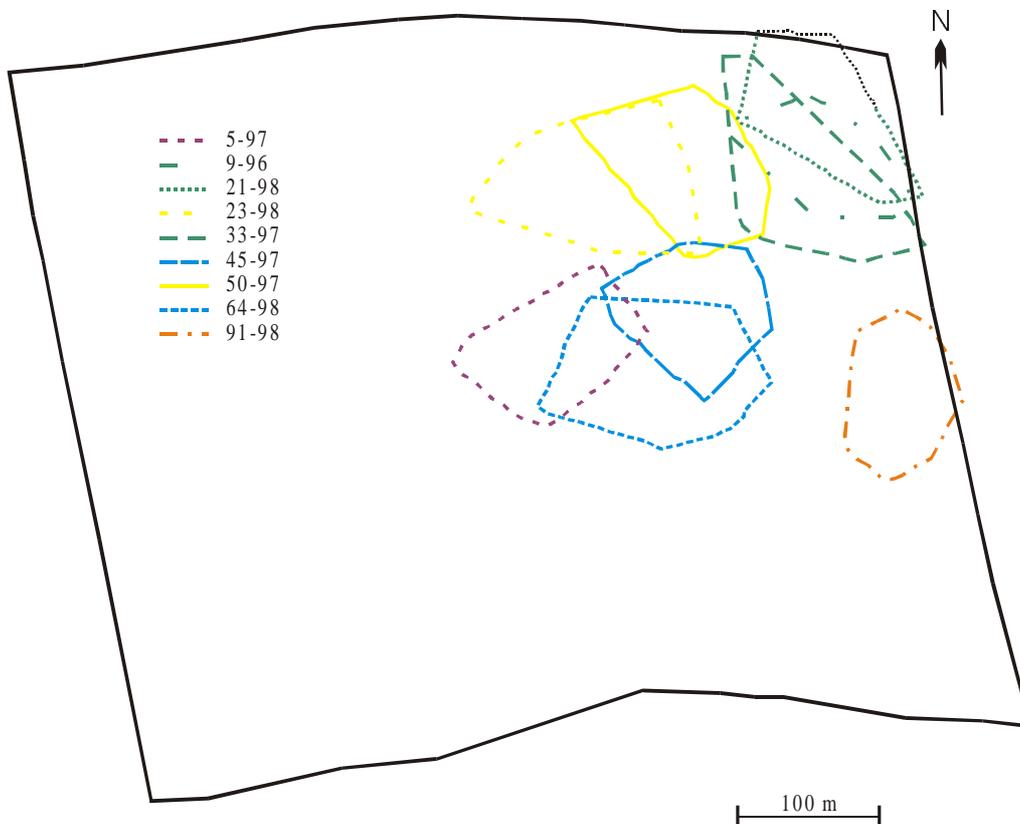


Abb. 17 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im Januar 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

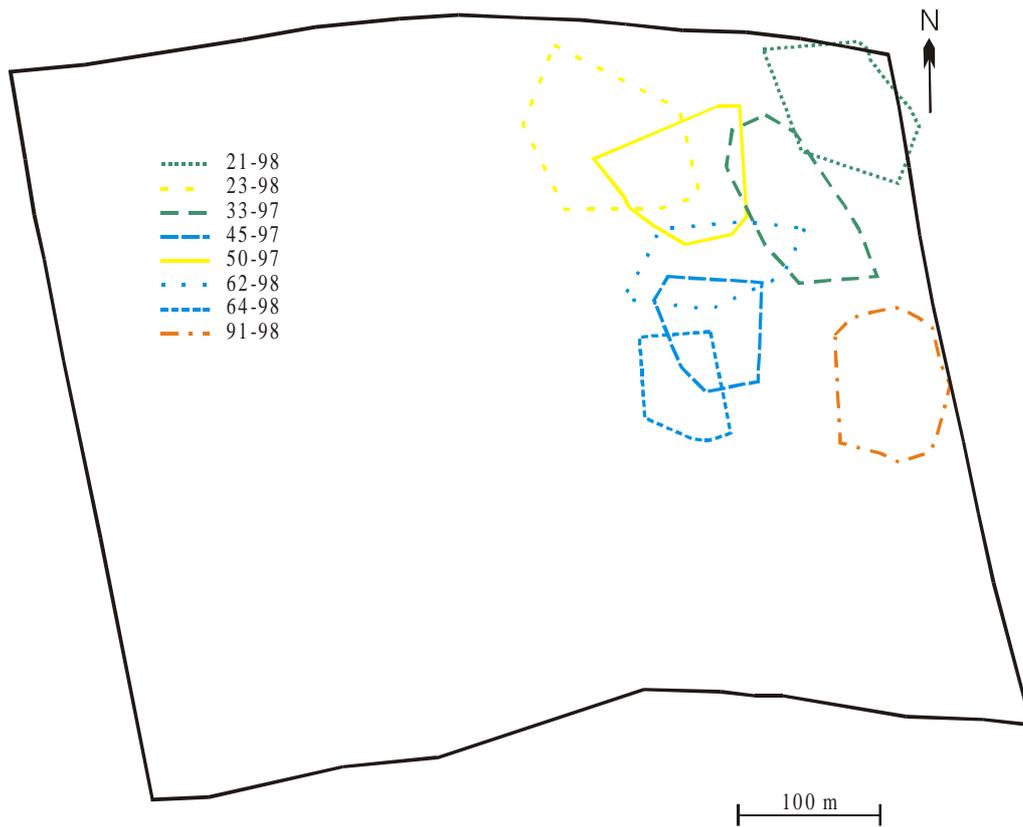


Abb. 18 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im Februar 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

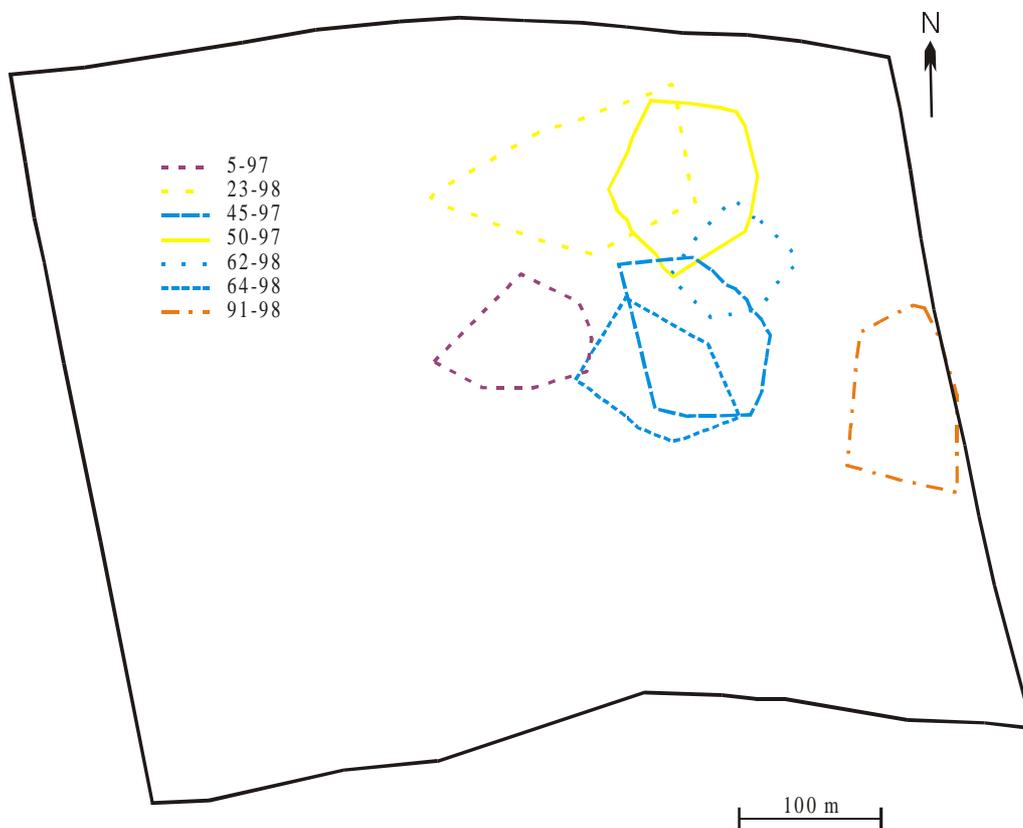


Abb. 19 Nächtliche Aktionsräume der Senderweibchen im März 1998. Mitglieder einer Schlafgruppe sind durch dieselbe Farbe kenntlich gemacht

Tab. 11 Überlappungsgrade der paarweise verglichenen Tiere (Mediane)

Überlappungsgrad [%]	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Jan	Feb	Mrz
0	39	34	36	61	58	58	42	30
0-10	26	11	18	11	12	14	7	4
10-20	4	1	4	3	7	4	2	2
20-30	2	2	1	4	3	1	4	3
30-40	4	1	5	5	3	5	0	1
40-50	3	4	5	3	3	4	1	1
50-60	3	0	0	2	1	2	0	1
60-70	3	3	0	0	1	1	0	0
70-80	4	1	1	0	2	0	0	0
80-90	2	1	2	1	0	1	0	0
90-100	0	0	0	0	0	0	0	0
Paare gesamt	90	55	72	90	90	90	56	43
Anzahl überlappender Paare	51	24	36	29	32	32	14	12
Ø Überlappungsgrad [%]	0,3	0	0,05	0	0	0	0	0
Anteil nicht-überlappender Paare [%]	43,3	56,4	50	67,8	64,4	64,4	75	71,4

Ø Überlappungsgrad: Durchschnittlicher Überlappungsgrad

Aus der Gegenüberstellung der Streifgebiete der Paare, die Mitglieder derselben Schlafgruppe waren und der Paare, die Nicht-Gruppenmitglieder waren, ergaben sich für alle Monate signifikant größere Überlappungsgrade mit Gruppenmitgliedern (Tab. 12). Das bedeutet, Tiere, die gemeinsam schliefen, zeigten auch eine größere Überschneidung ihrer Streifgebiete. Die Befunde dieser Analysen sind jedoch nur eingeschränkt gültig, da nicht benachbarte Tiere zwangsläufig eine geringere Wahrscheinlichkeit für Überlappungen haben. Nicht auszuschließen ist auch, daß weitere unbesenderte Weibchen im gleichen Gebiet vorhanden waren, mit denen Aktionsraumüberlappungen vorlagen.

Tab. 12 Überlappungsgrade innerhalb von Schlafgruppen und zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen

	n Gruppe	n Nicht-Gruppe	Z	p
Juli	10	80	5,283	< 0,001
August	7	49	4,354	< 0,001
September	12	60	5,541	< 0,001
Oktober	14	76	5,521	< 0,001
November	14	76	6,537	< 0,001
Januar	14	76	6,538	< 0,001
Februar	10	46	4,670	< 0,001
März	8	34	3,817	< 0,01

3.4.3 Räumliche Konstanz von Aktionsräumen

In den Abb. I - XI im Anhang wird die Lage der Aktionsräume einzelner Weibchen über die Saison 98/99 gezeigt. Dargestellt sind nur Tiere, für die Daten aus wenigstens drei Monaten vorlagen (n = 11). Beim paarweisen Vergleich der Aktionsräume zwischen verschiedenen Monaten liegen die Überlappungsgrade für die einzelnen Tiere im Bereich von 60,9 bis 83,8 (Tab. 13).

Tab. 13 Überlappungsgrade [%] zwischen den Aktionsräumen der Tiere innerhalb der Saison 98/99

Tier	Anzahl Monate	n	Median [%]	Min	Max
21-98	6	30	83,75	52,1	98,1
23-98	6	30	83,5	47	99,9
33-97	7	42	75,25	34	96
45-97	6	30	74,65	46,5	96
50-97	7	42	80,85	31,7	100
5-97	4	12	67,6	26,7	89,3
62-98	5	20	74,15	38,5	100
64-98	6	30	73,75	23,7	100
91-98	8	56	60,9	20,9	99,9
9-96	3	6	73,55	37,2	93,6
102-98	3	6	72,85	66,7	88,1

Für die Bestimmung der langfristigen, räumlichen Konstanz wurden die mittleren Fangorte verschiedener Jahre miteinander verglichen (1996 – 2000, siehe Anhang Tab. IV). Der Median dieser Distanzen über alle Jahre liegt bei 34 m (n = 26; Min: 0 m; Max: 136 m) und unterscheidet sich nicht zwischen den Jahren (97-98/99; 98/99-99/00; 99/00-00; KW-Test: n = 26; df = 2; $\chi^2 = 0,890$; p > 0,05). Es fanden sich auch keine Unterschiede

zwischen Tieren, die im Vorjahr als Neufang klassifiziert wurden und solchen, die Wiederfänge waren (MWU-Test: $Z = 0,977$; $p > 0,05$). Alle Weibchen zeichnen sich also durch eine hohe räumliche Konstanz auch über längere Zeiträume aus.

3.5 Konkurrenz um Ressourcen: Schlafplätze

Während des Untersuchungszeitraumes wurden insgesamt 332 verschiedene Schlafplätze gefunden. Für die Saison 98/99 waren es 204 und in der Saison 99/00 145. 17 Schlafplätze wurden in beiden Saisons benutzt.

3.5.1 Schlafplatzqualität

Die verschiedenen Schlafplatztypen sind unter den gefundenen Schlafplätzen unterschiedlich stark vertreten (Tab. 14). In beiden Saisons sind Höhlen die häufigste Kategorie mit 50 bzw. 62,9 %, gefolgt von Nestern (21,6 bzw. 28,7 %) und offenen Schlafplätzen (12,7 bzw. 3,5 %). Die Häufigkeiten, mit denen die verschiedenen Schlafplatzkategorien Höhle, Nest, offen und unbekannt in einer Saison gefunden wurden, unterscheiden sich in beiden Saisons signifikant voneinander (98/99: $df = 3$; $\chi^2 = 71,294$; $p < 0,001$; 99/00: $df = 3$; $\chi^2 = 132,664$; $p < 0,001$).

Tab. 14 Anzahl der Schlafplätze der verschiedenen Schlafplatzkategorien für die beiden Saisons

Saison	Höhle	Nest	offen	unbekannt	gesamt
98/99	102	44	26	32	204
99/00	90	41	5	7	143

Zur qualitativen Beschreibung der Schlafplätze wurden die erfaßten Schlafplatzparameter betrachtet (Tab. 15 - Tab. 16). 52% der Baumhöhlen ($n = 173$) befanden sich in lebenden Bäumen, die übrigen in Totholz. Die Eingänge ($n = 160$) waren bei 91,3 % der Höhlen frei zugänglich und nicht durch Vegetation verdeckt. 90,7 % der Höhlen besaßen nur einen Eingang ($n = 150$), der zumeist oberhalb der Höhle gelegen war (65,3 %).

Tab. 15 Schlafplatzcharakteristika der Höhlen 98-00

Parameter	n	Median	Min	Max
DBH [cm]	140	13	2,6	48,7
Eingangshöhe [cm]	162	92,25	0	480
Umfang am Eingang [cm]	147	38,5	10,5	162
Eingangsfläche [cm ²]	131	31,5	1,54	434,7
Anzahl Eingänge	154	1	1	3
Innendurchmesser [cm]	107	5	2,5	18
Höhllentiefe [cm]	123	35	5	193
Höhlenvolumen [cm ³]	93	556,7	95,4	5000,2
Wanddicke [cm]	104	3,2	0,4	17,5

Dagegen waren Nester (n = 70) und offene Schlafplätze (n = 28) in der Regel in lebenden Pflanzen (Nester: 97,1 %; offen: 100 %) zu finden. Damit unterscheidet sich die Nutzung von Tot- und Lebendholz signifikant zwischen Höhlen und Nestern bzw. offenen Schlafplätzen (df = 2; $\chi^2 = 63,698$; p < 0,001).

Tab. 16 Schlafplatzcharakteristika der Nester und offenen Schlafplätze 98-00

	Parameter	n	Median	Min	Max
Nest	DBH [cm]	50	8,2	3,0	25,3
	Eingangshöhe [cm]	59	> 400	0	> 400
offen	DBH [cm]	14	7,2	2,9	24,8
	Eingangshöhe [cm]	28	250	160	420

Auch für die Parameter DBH (KW-Test: df = 2; $\chi^2 = 24,655$; p < 0,001) und Eingangshöhe (bei Nestern und offenen Schlafplätzen entspricht dies der Höhe des Nestes bzw. des schlafenden Tieres) bestehen signifikante Unterschiede zwischen den verschiedenen Schlafplatztypen (KW-Test: df = 2; $\chi^2 = 99,982$; p < 0,001). Baumhöhlen befinden sich in dickeren Stämmen als Nester (MWU-Test: Z = 2047,5; p < 0,001) und offene Schlafplätze (MWU-Test: Z = 590,5; p = 0,014) und haben eine deutlich geringere Eingangshöhe als die beiden anderen Schlafplatztypen (MWU-Test: Höhle-Nest: Z = 1098,5; p < 0,001; Höhle-offen: Z = 801,5; p < 0,001). Nester liegen signifikant höher als offene Schlafplätze (MWU-Test: Z = 479,0; p < 0,001), lassen sich aber nicht im Baumumfang von diesen unterscheiden (MWU-Test: Z = 344,5; p > 0,05).

Schlafplätze stellen für Mausmaki-Weibchen möglicherweise eine begrenzende Ressource dar, um die sie konkurrieren sollten. Ob es sich tatsächlich um eine limitierte Ressource handelt, sollte durch einen Vergleich der Schlafplatzcharakteristika und der als Schlafplatz bestimmten Pflanzenarten mit vorliegenden phenologischen Daten für das Feingrid (36 Referenzplots à 25 m²) im Untersuchungsgebiet (Rendigs 1999) untersucht werden. Totholz wurde bei Schlafhöhlen mit 48 % stärker genutzt, als es in den Plots gefunden wird. Lianen, die in 79 % der Nester und offenen Schlafplätze verwendet wurden, sind ebenfalls in den untersuchten Plots eher die Ausnahme (Tab. 17).

Tab. 17 Anteil der Strukturparameter pro 25 m²-Plot (verändert nach Rendigs 1999)

Strukturparameter	n	Anteil [%]	Min	Max
Totholz	36	13,2	2,4	45,5
Liane keine	36	71,0	42,9	100
Liane schwach	36	20,0	0	42,9
Liane mittel	36	5,5	0	16,7
Liane stark	36	0	0	9,5
Liane sehr stark	36	0	0	12,0

Liane keine: kein Lianenbewuchs, Liane schwach: geringer Lianenbewuchs, Liane mittel: mittlerer Lianenbewuchs, Liane stark: starker Lianenbewuchs, Liane sehr stark: sehr starker Lianenbewuchs

In Abb. 20 ist die Verteilung von Bäumen der vier DBH-Klassen im Untersuchungsgebiet im Vergleich mit den bei Schlafbäumen gefundenen Klassen dargestellt. Sie unterscheiden sich signifikant voneinander ($df = 2$; $\chi^2 = 24,655$; $p < 0,0001$). Die Mausmaki-Weibchen nutzten also in der Regel dickere Bäume, als dies ihrer Verteilung nach zu erwarten gewesen wäre.

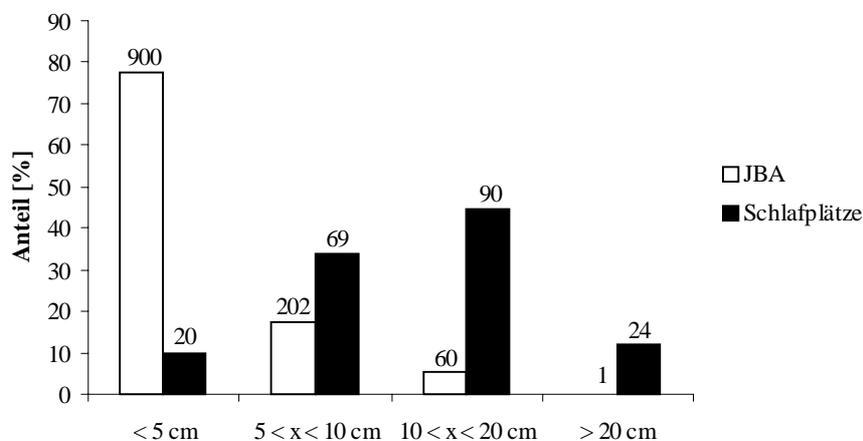


Abb. 20 Vergleich der DBH-Klassen im Untersuchungsgebiet und bei den Schlafbäumen

Insgesamt konnten für 221 Schlafplätze (66,6 %) die genutzten Pflanzen bestimmt werden. Bei Nestern und offenen Schlafplätzen wurden dabei teilweise mehrerer Pflanzen bestimmt, da diese sich häufig in verschiedenen, ineinander verschlungenen Pflanzen befanden. Insgesamt wurden 357 verschiedene Pflanzen bestimmt. Darunter befanden sich 249 Bäume, die sich aus 75 Spezies aus 50 Familien und mindestens 29 Gattungen zusammensetzen. Die 112 gefundenen Lianen stammten aus 21 Spezies, die 18 Gattungen und 15 Familien zuzuordnen sind. Weiterhin wurde einmal die Orchideenart *Microcoelia perrieri* gefunden. Eine detaillierte Auflistung der gefundenen Pflanzenspezies ist im Anhang Tab. V und Tab. VII aufgeführt.

Mit 28,5 % war die Familie Euphorbiaceae unter den bestimmten Bäumen am stärksten vertreten. Die Gattung *Securinega* war mit 18,1 % hier am häufigsten. Auch die Familien Fabaceae (16,1 %), Rubiaceae (8,0 %), Oleaceae (7,6 %) und Ebenaceae (7,2 %) waren noch relativ häufig vertreten, während die übrigen gefundenen Pflanzenfamilien meist deutlich weniger als 5 % ausmachten. In der Abb. 21 ist die relative Nutzungshäufigkeit der verschiedenen Pflanzenfamilien in Abhängigkeit vom Anteil der Pflanzenfamilien im Untersuchungsgebiet in doppelt logarithmischer Auftragung dargestellt.

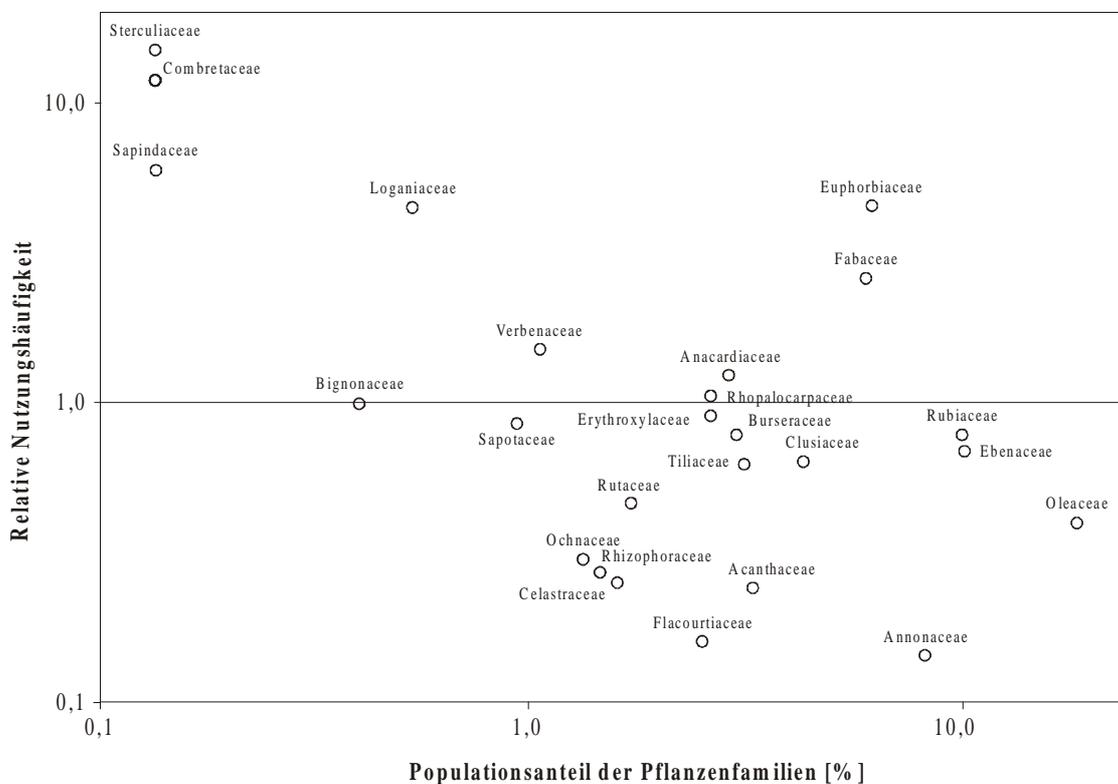


Abb. 21 Nutzungsmuster von Pflanzenfamilien bei der Wahl von Schlafbäumen 98-00

Die Grafik zeigt, daß Schlafbäume aus den selten vertretenen Familien Sterculiaceae, Combretaceae, Sapindaceae und Loganiaceae überproportional stark genutzt wurden. Die durch einen hohen Populationsanteil charakterisierten Euphorbiaceae und Fabaceae wurden ebenfalls überproportional häufig genutzt. Im Gegensatz dazu wurden die häufigen Annonaceae und Oleaceae verhältnismäßig selten als Schlafbaum genutzt.

Von den vor allem bei Nestern aufzufindenden Lianen stammten 67 % aus nur vier Pflanzenfamilien (Abb. 22 und Anhang Tab. VI). Den größten Anteil hatte die Familie Celastraceae mit 18,8 %, dies insbesondere mit der Art *Elachyptera minimiflora* (16,1 %). Am zweitstärksten vertreten war mit 17 % die Familie Combretaceae, wobei *Combretum villosum* mit 12,5 % den größten Anteil ausmachte. Ebenfalls 17 % der Lianen gehörten zur Familie Menispermaceae, bei der die Spezies *Anisocyclea grandidieri* mit 13,4 % den größten Anteil bildet. *Deeringia densiflora* hatte als einziger Vertreter der Familie Amaranthaceae einen Anteil von 14,3 %. Asclepiadaceae waren mit 7,1 %, Opeliaceae (*Pentarhopalopilia madagascariensis*) und Sterculiaceae (*Byttneria vouliyi*: 4,5 %) jeweils mit 5,4 % vertreten. Das Vorkommen der übrigen Familien lag jeweils unter 5 %. Da für Lianen keine Referenzwerte aus dem Untersuchungsgebiet vorlagen, konnte keine Relation der genutzten Familien zum Vorkommen im Gebiet hergestellt werden.

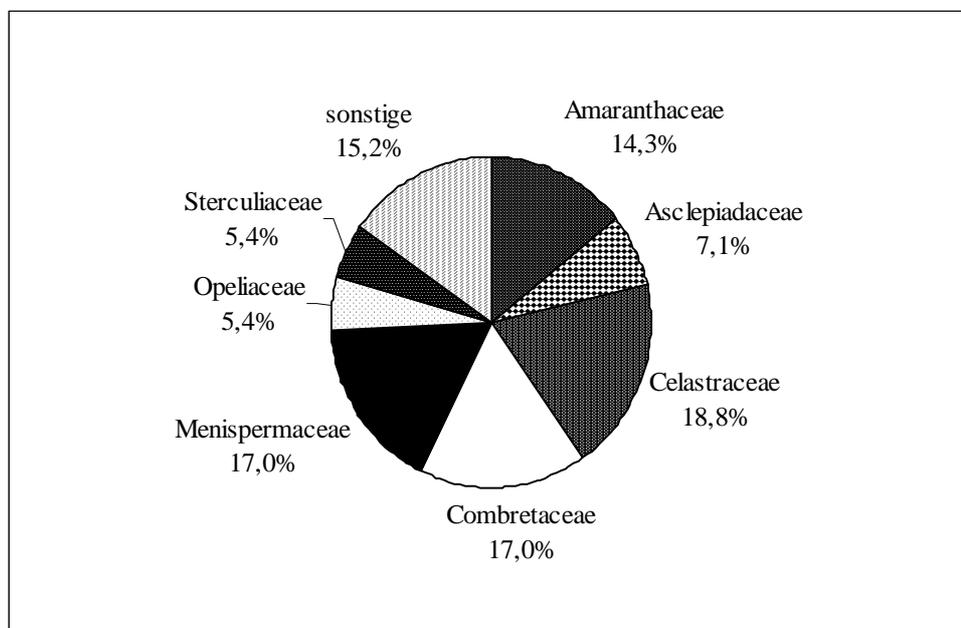


Abb. 22 Anteile der Pflanzenfamilien an den in Schlafplätzen genutzten Lianen 98-

3.5.2 Nutzungsmuster von Schlafplätzen

Die Nutzung der verschiedenen Schlafplatztypen war im Verlauf der Saison nicht gleichmäßig. In der Abb. 23 sieht man, daß bis einschließlich Dezember in beiden Saisons beinahe ausschließlich Höhlen von den Fokusweibchen als Schlafplatz genutzt wurden. In den Monaten Januar bis März stieg dann die Nutzung von Blattnestern drastisch an (von 0-10 % auf 24,7- 84,4 % der Fälle). Diese beiden Phasen zeigten eine auffällige Übereinstimmung mit dem Einsetzen starker, regelmäßiger Regenfälle (Abb. 4). Die Verteilung der Schlafplatztypen unterscheidet sich signifikant vor und nach dem Einsetzen der Regenfälle ($df = 3$; $\chi^2 = 154,084$; $p < 0,0001$, Tab. 18). Während vor den starken Niederschlägen vor allem Höhlen verwendet werden, sind es mit Einsetzen der Regenfälle eher Nester und offene Schlafplätze.

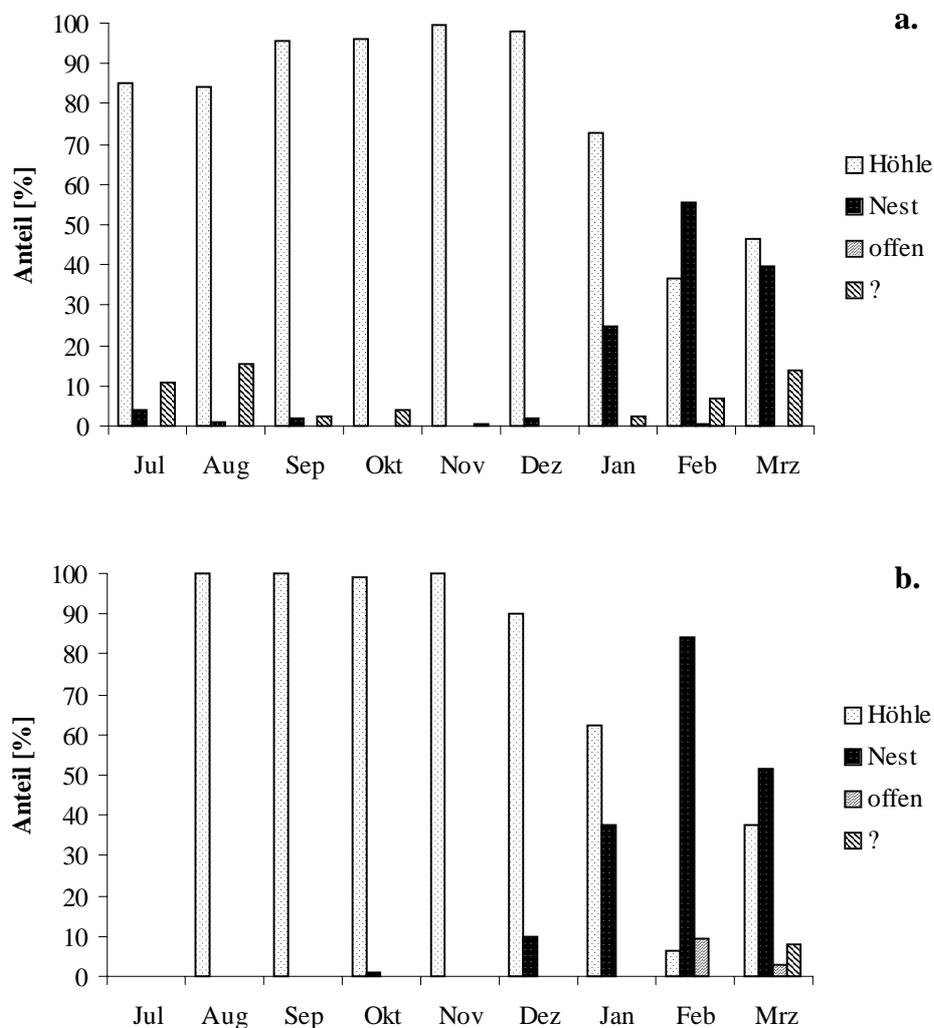


Abb. 23 Wahl des Schlafplatztyps a. 98/99 b. 99/00

Tab. 18 Anzahl der verschiedenen Schlafplätze verschiedener Schlafplatztypen vor und nach Einsetzen starker Regenfälle 98-00

	Jahreszeit	Baumhöhle	Laubnest	Offen	unbekannt	gesamt
98/99	vorher	68	5	3	3	79
	nachher	32	39	23	13	107
99/00	vorher	89	6	1	3	99
	nachher	3	31	4	11	49

Die Ergebnisse der logistischen Regression zur Wahl des Schlafplatztypes zeigen einen signifikanten Einfluß der Variablen Jahreszeit, Gruppengröße, Anwesenheit von Jungtieren und der Maximaltemperatur. Die übrigen Variablen waren nicht signifikant und konnten als Einflußfaktoren ausgeschlossen werden (Tab. 19). Mit diesen Vorhersageparametern ließen sich 90,9 % der 2782 in die Analyse einbezogenen Einzelbeobachtungen richtig zuordnen. Das Modell erklärt 60,8 % der beobachteten Varianz.

Tab. 19 Einfluß signifikanter Variablen auf die Wahrscheinlichkeit der Wahl eines Nestes oder offenen Schlafplatzes 98-00

Variable	Regressionsk. B	Standardfehler	Wald-Statistik	df	p
Jahreszeit	-3,614	0,191	358,050	1	< 0,0001
Gruppengröße	-1,459	0,120	146,813	1	< 0,0001
Jungtiere	0,488	0,187	6,840	1	< 0,01
T _{max}	-0,217	0,029	56,374	1	< 0,0001
Konstante	9,219	0,996	85,718	1	< 0,0001

Diese Befunde unterstützen die Hypothese, daß mit Einsetzen des Regens eher Nester/offene Schlafplätze genutzt werden. Außerdem sinkt mit zunehmender Gruppengröße die Wahrscheinlichkeit für die Nutzung eines Nestes/offenen Schlafplatzes. Das gleiche gilt während der Anwesenheit von Jungtieren und bei höheren Temperaturen (Tab. 19).

Im Verlaufe der Saison variierte nicht nur die Wahl des Schlafplatztyps, sondern auch die Nutzungsdauer der Schlafplätze. Die mittlere Nutzungsdauer in Tagen ist für die beiden Saisons in der Abb. 24 dargestellt. Von August bis Dezember (98/99) bzw. Januar (99/00) war die Nutzungsdauer von Höhlen signifikant länger als in der regenreichen Jahreszeit (Trockenzeit: n = 118; Median: 5,8 Tage; Min: 1,1; Max: 29; Regenzeit: n = 43; Median: 3,5 Tage; Min: 0; Max: 13 Wilcoxon-Test: Z = - 4,387; p < 0,0001). Für Nester und offene Schlafplätze war dieser Vergleich nicht möglich, da sie während der Trockenzeit nur selten genutzt wurden (Anhang, Tab. XIV und Tab. XV).

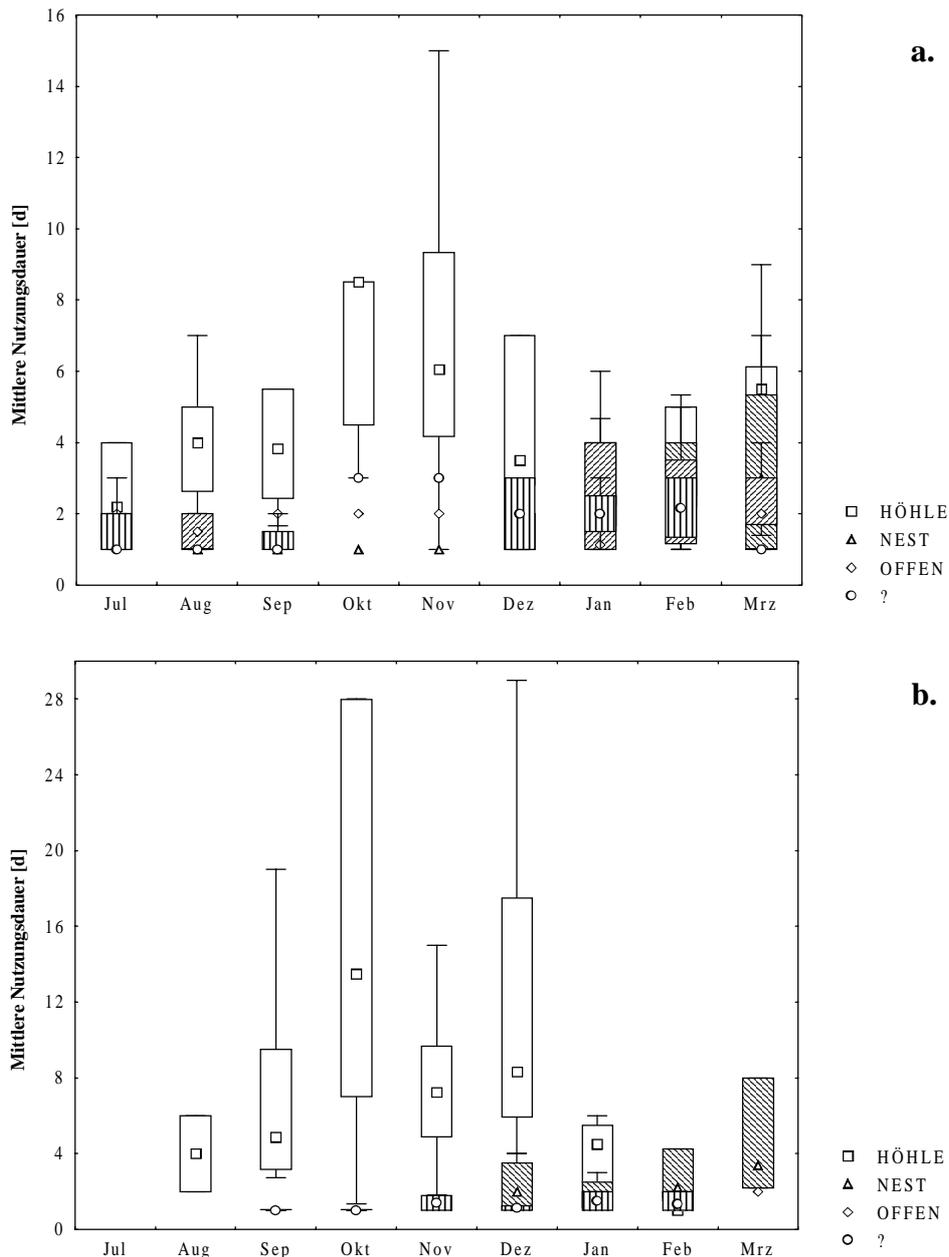


Abb. 24 Mittlere Nutzungsdauer für verschiedene Schlafplatztypen a. 98/99 b. 99/00

Die Ergebnisse der multiplen Regression zeigen einen signifikanten Einfluß des gewählten Schlafplatztyps, der Gruppengröße sowie der Minimal- und Maximaltemperaturen auf die Nutzungsdauer eines Schlafplatzes ($df = 4$; $F = 62,972$; $p < 0001$; Tab. 20). Die drei letzten Parameter führten mit steigenden Werten zu einer verlängerten Nutzungsdauer. Wurden Höhlen genutzt, verlängerte dies die Nutzungsdauer, während sie bei Nestern oder offenen Schlafplätzen abnahm. Mit dem gefundenen Modell konnten 35,5 % der beobachteten Varianz erklärt werden.

Tab. 20 Parameter, die die Nutzungsdauer von Schlafplätzen beeinflussen 98-00; Multiple Regression: df = 4; F = 62,972; p < 0001

	B	Standardfehler	Beta	T	p
Konstante	-11,091	3,948		-2,809	< 0,01
Schlafplatztyp	-2,999	0,201	-0,562	-14,955	< 0,0001
Gruppengröße	0,432	0,118	0,138	3,662	< 0,0001
T _{min}	0,355	0,105	0,127	3,388	0,001
T _{max}	0,164	0,074	0,084	2,228	< 0,05

Betrachtet wurden auch die Tage, an denen ein Fokustier wieder an den gleichen Schlafplatz wie am Vortag zurückkehrte. In einer Gruppe kehrte ein Tier in 74,2 % (98/99; n = 11; Min: 66,3; Max: 82,8) bzw. 95,1 % (99/00; n = 11; Min: 79,7; Max: 98) der Fälle zum Schlafplatz des Vortages zurück. Die Rückkehrtrate in Gruppen ist in der zweiten Saison signifikant höher als in der ersten (MWU-Test: Z = -3,262; p = 0,001). Für die Rückkehrtrate von Tieren, die alleine geschlafen hatten konnte ein solcher Unterschied nicht gefunden werden (98/99: n = 11; Median: 54,7 %; Min: 20; Max: 69,2; 99/00: n = 10; Median: 60,4 %; Min: 41,7; Max: 97,2; MWU-Test: Z = -1,215; p > 0,05). Die Rückkehrtrate zum Schlafplatz ist in Gruppen signifikant höher als bei Tieren, die alleine geschlafen hatten (Wilcoxon-Test: n = 20; Z = -3,92; p < 0,0001).

Die logistische Regression zeigt, daß die Wahrscheinlichkeit den Schlafplatz zu wechseln durch die Parameter Saison, Monat, Gruppengröße, Anwesenheit von Jungtieren und Schlafplatztyp signifikant beeinflusst wird. Mit diesen Variablen konnten 75 % der beobachteten Fälle (n = 2848) richtig zugeordnet werden (Tab. 21). Die Güte des gefundenen Modells lag jedoch nur bei 22,1 %.

Tab. 21 Einfluß signifikanter Variablen auf die Wahrscheinlichkeit des Schlafplatzwechsels 98-00

Variable	Regressionsk. B	Standardfehler	Wald-Statistik	df	p
Saison	0,668	0,109	37,532	1	< 0,0001
Monat*			56,446	8	< 0,0001
Gruppengröße	-0,606	0,080	57,869	1	< 0,0001
Jungtiere	0,725	0,064	127,861	1	0,002
Schlafplatztyp*			40,618	3	< 0,0001

*: die verschiedenen Monate bzw. Schlafplatztypen gehen mit unterschiedlichen Koeffizienten ein

In der ersten Saison wurden Schlafplätze häufiger gewechselt als in der zweiten, und in den Monaten Juli, September und Januar geschah dies häufiger als in den übrigen Monaten. Die

Wahrscheinlichkeit eines Schlafplatzwechsels sank mit zunehmender Gruppengröße und der Wahl einer Höhle als Schlafplatz. Wenn ein Weibchen Junge hatte, wechselte es seinen Schlafplatz häufiger, als wenn es ohne war (Tab. 21).

3.5.3 Soziale Schlafplatzkonstellationen

Senderweibchen wurden meistens in Schlafgruppen gefunden, allein schlafende Tiere waren eher die Ausnahme. In der Saison 98/99 wurden die Sendertiere im Median an 69,3 % der Tage in Gruppen angetroffen (n = 11; Min: 41,4; Max: 90) und in der Saison 99/00 zu 82,6 % (n = 12; Min: 1,8; Max: 98,6). Für beide Saisons liegt der Anteil von Schlafgruppen sehr hoch und unterschied sich statistisch nicht zwischen den beiden Jahren (MWU-Test: $Z = -0,800$; $p > 0,05$).

Anhand der Assoziationsmuster der Sendertiere konnten sie als allein oder gruppenschlafend klassifiziert und bestimmten Schlafgruppen zugeordnet werden (siehe Kap. 2.4.4). Schlafgruppen bestanden während einer Saison immer aus den selben Individuen, die aber nicht ständig alle zusammen schlafen mußten. Insgesamt wurden in der Saison 98/99 fünf verschiedene reine Weibchenschlafgruppen gefunden, die jeweils aus zwei bis drei Individuen bestanden (Abb. 25). Ausschließlich einzeln schlafende Weibchen wurden nicht gefunden. Mit Ausnahme der Gruppe 3 setzten sich alle Gruppen aus wenigstens einem Neu- und einem Wiederfang zusammen. Gruppe 3 bestand nur aus Neufängen. Ein Wiederfang (133-97), der bereits zehn Tage nach der Besenderung nicht mehr gefunden werden konnte, war vom 20. - 30.07.98 ebenfalls Mitglied dieser Schlafgruppe. Dieses Weibchen ist vermutlich einem Prädator zum Opfer gefallen. Ein Mitglied von Gruppe 1 (21-98) schlief an einem Tag gemeinsam mit einem Männchen (66-98, siehe Abb. 25).

In der Zeit vom 17. – 28.07.98 waren Mitglieder der Gruppen 2, 4 und 5 wenigstens einmal gemeinsam mit den Weibchen 58-98 und 78-96 in einer größeren Schlafgruppe in der Höhle 140-97 anzutreffen, die aus bis zu sieben Tieren bestand (Tab. 22). Nachdem 58-98 in der Nacht auf den 28.07.98 vermutlich Opfer eines Prädators wurde, haben einen Tag später alle Gruppenmitglieder den Schlafplatz 140-97 verlassen und kein weiteres Mal im Verlauf dieser Studie wieder genutzt. Anfang August wurde dann 78-98 tot aufgefunden, und die Aufspaltung der übrigen Tiere in die im weiteren Verlauf der Saison gefundenen Gruppen fand statt. Da bis August nur das Weibchen 50-97 besendert war, waren Aussagen über das

Assoziationsverhalten der übrigen Tiere, wenn sie sich nicht in dieser großen Schlafgruppe befanden, nicht möglich.

Tab. 22 Schlafgruppenzusammensetzung vom 17. – 28.07.98; x: in Gruppe; -: nicht in dieser Gruppe; *: Tier gestorben

			Gruppe 2a		Gruppe 4a		Gruppe 5
	58-98	78-96	50-97	45-97	62-98	64-98	5-97
17.07.98	x	x	x	x	x	-	x
20.07.98	x	x	x	-	x	-	-
22.07.98	x	x	x	-	x	-	x
23.07.98	x	x	x	-	x	-	x
24.07.98	x	x	x	x	x	x	x
25.07.98	x	x	x	x	x	-	x
26.07.98	x	x	x	x	-	-	x
27.07.98	x	x	x	-	-	-	x
28.07.98	-*	x	x	-	x	-	x

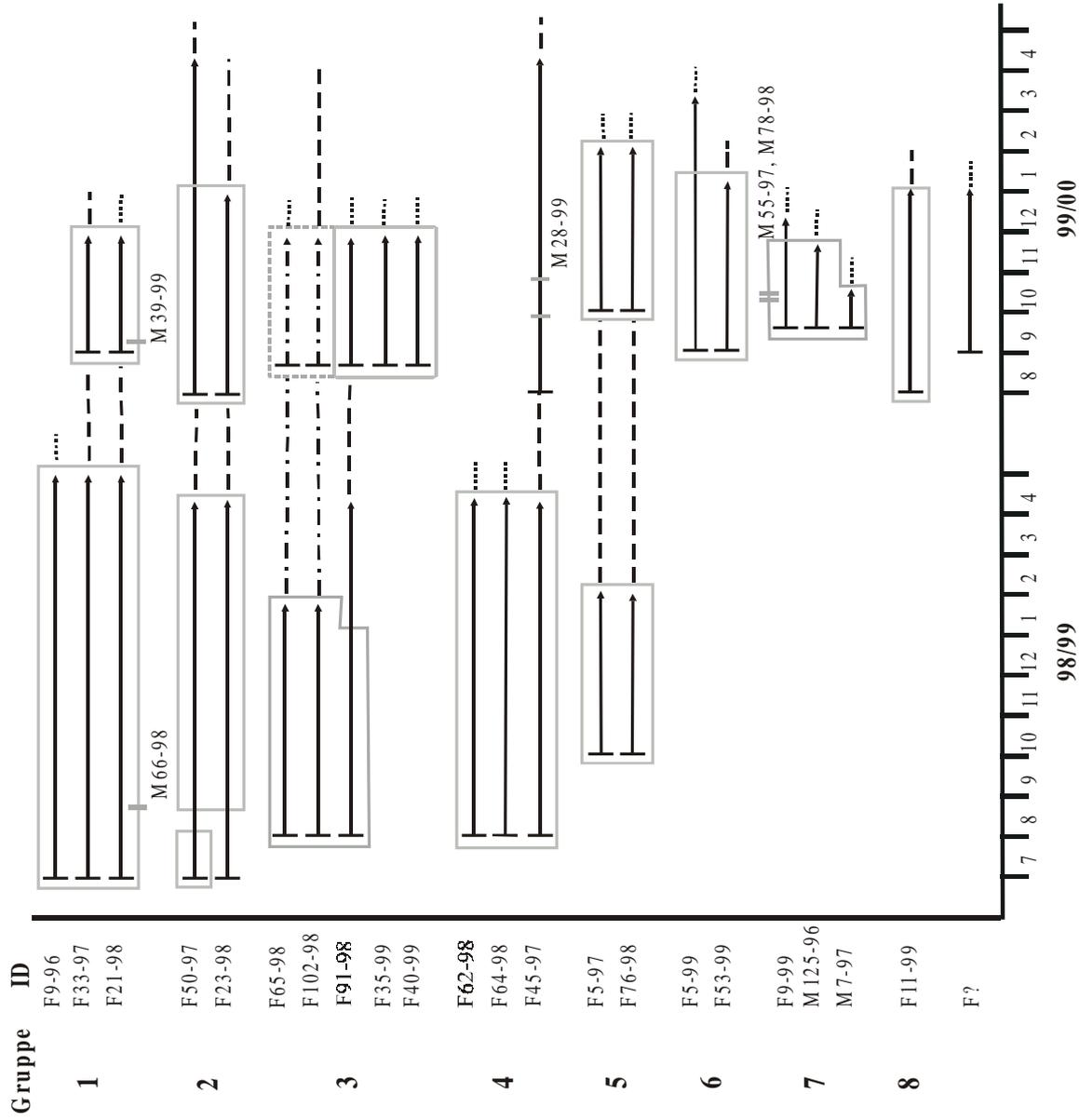


Abb. 25 Beobachtete Schlafgruppe 98-00. Tier besendet; ---- Tier nicht besendet; Verbleib; graue Box: Schlafgruppe. grauer Balken

In der zweiten Saison wurden sieben unterschiedliche Schlafgruppen gefunden, von denen fünf ausschließlich aus Weibchen bestanden und eine aus einem Weibchen (9-99) und zwei Männchen (7-97 und 125-96). An sieben bzw. drei Tagen wurden auch die Männchen 55-97 und 78-98 in dieser Gruppe gefunden (Abb. 25). Die gefundenen Gruppengrößen lagen mit einer Ausnahme (Gruppe von Tier 11-99) bei zwei bis vier Tieren. Vier der Schlafgruppen (1 - 3 und 5) aus der Saison 99/00 wurden bereits in der vorangegangenen Saison in gleicher oder ähnlicher Zusammensetzung angetroffen (Abb. 25). Das Weibchen 11-99 nutzte mit Ausnahme der Zeit kurz nach der Geburt seines Wurfes (23.11.99) ausschließlich eine Höhle. Da diese nicht mit dem Transponderlesegerät zugänglich war, konnten die übrigen Schlafgruppenmitglieder nicht identifiziert werden. Bei den Fokusbeobachtungen wurden aber bis zu 13 Tiere beim Verlassen des Schlafplatzes beobachtet. In Gruppe 1b wurde an einem Tag neben den beiden Weibchen das Männchen 39-99 gefunden (Abb. 25).

Außerdem wurden zwei einzeln schlafende Weibchen (45-97 und ?) gefunden. Die Schlafgruppenpartner von 45-97 aus dem Vorjahr wurden in dieser Saison niemals gefangen (zuvor regelmäßig) und waren vermutlich gestorben. An insgesamt neun Tagen im September und Oktober wurde 45-97 mit dem Männchen 28-99 in einem Schlafplatz angetroffen. Das andere Weibchen war ein Neufang, der an insgesamt drei Tagen mit einem anderen Tier gefunden wurde, dessen Identität aber nicht festgestellt werden konnte. Zwei weitere Senderweibchen (38-99 und 44-99) konnten im Zeitraum vom 12.09. – 12.10.99 insgesamt nur 20 bzw. 14 mal lokalisiert werden, bevor kein Signal mehr empfangen wurde. In dieser Zeit haben diese beiden Neufänge ausschließlich allein geschlafen.

Schlafplatznutzung

Die genutzten Schlafplätze lassen sich klassifizieren nach solchen, die nur alleine aufgesucht wurden, nur als Gruppe oder sowohl allein als auch in der Gruppe (im folgenden unter der Kategorie „Beides“ zusammengefaßt). Die Häufigkeitsverteilung dieser verschiedenen Nutzungstypen für die unterschiedlichen Schlafplatztypen ist in Tab. 23 zusammengefaßt. Sie zeigt, daß Nester (80,5 %) und offene Schlafplätze (83,3 %) signifikant häufiger alleine benutzt wurden als Baumhöhlen (50,8 %; $df = 6$; $\chi^2 = 28,031$; $p < 0,001$).

Tab. 23 Verteilung der verschiedenen Nutzungstypen über die Schlafplatztypen 98-00

Schlafplatztyp	allein	Gruppe	beides	gesamt
Höhle	92	66	25	183
Nest	39	8	3	50
offen	41	7	2	50
unbekannt	9	1	-	10

Beim Vergleich der erfaßten Schlafplatzcharakteristika (Anhang Tab. XI - Tab. XIII) fanden sich ebenfalls Unterschiede für die diversen Nutzungstypen. Schlafhöhlen, die nur von Einzeltieren aufgesucht wurden, waren gleichermaßen in Tot- (53,4 %) und Lebendholz zu finden. Damit unterschieden sie sich signifikant von solchen, die ausschließlich durch Gruppen oder beide genutzt ($df = 2$; $\chi^2 = 6,708$; $p < 0,05$) und fast exklusiv in Lebendholz zu finden waren. Ähnliche Unterschiede lassen sich nicht für die Lage des Einganges ($df = 2$; $\chi^2 = 15,228$; $p > 0,05$) oder seine Zugänglichkeit ($df = 2$; $\chi^2 = 2,081$; $p > 0,05$) finden. In bezug auf die meisten der übrigen erfaßten Schlafplatzcharakteristika unterschieden sich die verschiedenen Nutzungstypen signifikant voneinander (Tab. 24).

Tab. 24 Parametervergleich für Höhlen, der drei Nutzungstypen 98-00; KW-Test; $df = 2$

Parameter	χ^2	p
DBH [cm]	6,449	< 0,05
Eingangshöhe [cm]	15,532	< 0,001
Umfang am Eingang [cm]	4,884	n.s.
Eingangsfläche [cm ²]	3,999	n.s.
Anzahl Eingänge	2,733	n.s.
Innendurchmesser [cm]	11,479	< 0,01
Höhllentiefe [cm]	14,950	0,001
Höhlenvolumen [cm ³]	16,673	< 0,001
Wanddicke [cm]	1,432	n.s.

Einzeln genutzte Schlafhöhlen waren in Bäumen mit geringerem DBH (Median: 11,1 cm; Min: 2,6 cm; Max: 47,4 cm) und lagen auf niedrigerer Eingangshöhe (Median: 49 cm; Min: 0 cm; Max: 410 cm; Anhang Tab. XI - Tab. XIII) als die nur von Gruppen genutzten. Innendurchmesser (Median: 4,5 cm; Min: 2,5 cm; Max: 12,5 cm) und Höhlentiefe (Median: 26,5 cm; Min: 5 cm; Max: 124 cm) waren ebenfalls bei Einzelschlafplätzen signifikant geringer als bei Gruppenschlafplätzen. Im Höhlenvolumen (Median: 422,2 cm; Min: 95,4 cm; Max: 3435,3 cm) unterschieden sie sich sowohl signifikant von den Gruppenschlafplätzen als auch von denen in der Kategorie beides genutzten Schlafplätzen (Tab. 25). Ansonsten

bestanden keine Unterschiede in den Höhlenparametern der Kategorie einzeln und beides oder zwischen Gruppen und beides. Vergleichbare Unterschiede ließen sich bei Nestern und offenen Schlafplätzen für die unterschiedlichen Nutzungsmuster nicht finden (KW-Test; $p > 0,05$).

Tab. 25 Parametervergleich zwischen verschiedenen Nutzungstypen für Schlafhöhlen 98-00; MWU-Test; $p=0,017$

Parameter	einzeln - Gruppe		einzeln - beides		Gruppe - beides	
	Z	p	Z	p	Z	p
DBH [cm]	688,5	< 0,017	1059,5	n.s.	480,0	n.s.
Eingangshöhe [cm]	792,5	< 0,001	1251,0	n.s.	528,0	n.s.
Umfang am Eingang [cm]	707,0	n.s.	1343,5	n.s.	468,0	n.s.
Eingangsfläche [cm]	526,0	n.s.	1106,5	n.s.	382,5	n.s.
Anzahl Eingänge	1119,5	n.s.	1400,5	n.s.	607,5	n.s.
Innendurchmesser [cm]	223,5	< 0,01	592,5	n.s.	151,0	n.s.
Höhlintiefe [cm]	281,0	< 0,001	880,0	n.s.	246,5	n.s.
Höhlenvolumen [cm]	111,0	< 0,001	399,0	0,005	105,0	n.s.
Wanddicke [cm]	353,0	n.s.	647,0	n.s.	188,0	n.s.

Räumliche Verteilung von Schlafplätzen

Die räumliche Verteilung der Schlafplätze verschiedener Schlafgruppen ist für die beiden Saisons in den Abb. 26 und Abb. 27 dargestellt. In beiden Jahren ließ sich eine deutliche räumliche Abgrenzung der genutzten Schlafplätze zwischen unterschiedlichen Gruppen feststellen. Im Verlaufe des gesamten Untersuchungszeitraumes wurde ein Tier aus einer bestimmten Schlafgruppe niemals in einem Schlafplatz, den zuvor ein Mitglied einer anderen Schlafgruppe genutzt hatte, angetroffen. Diese Exklusivität bestand jedoch nur zwischen Weibchen. Gelegentlich wurden Mausmaki-Männchen in Schlafplätzen angetroffen, die zu einem anderen Zeitpunkt von Weibchen genutzt wurden (Schmelting pers. Mittlg., eigene Beobachtung). Die Schlafgruppen, die in beiden Jahren bestanden, benutzten einige Schlafplätze in beiden Saisons. Dies traf für 17 Schlafplätze zu, 13 davon waren Höhlen, deren Parameter im Rahmen der berechneten Präferenzen lagen.

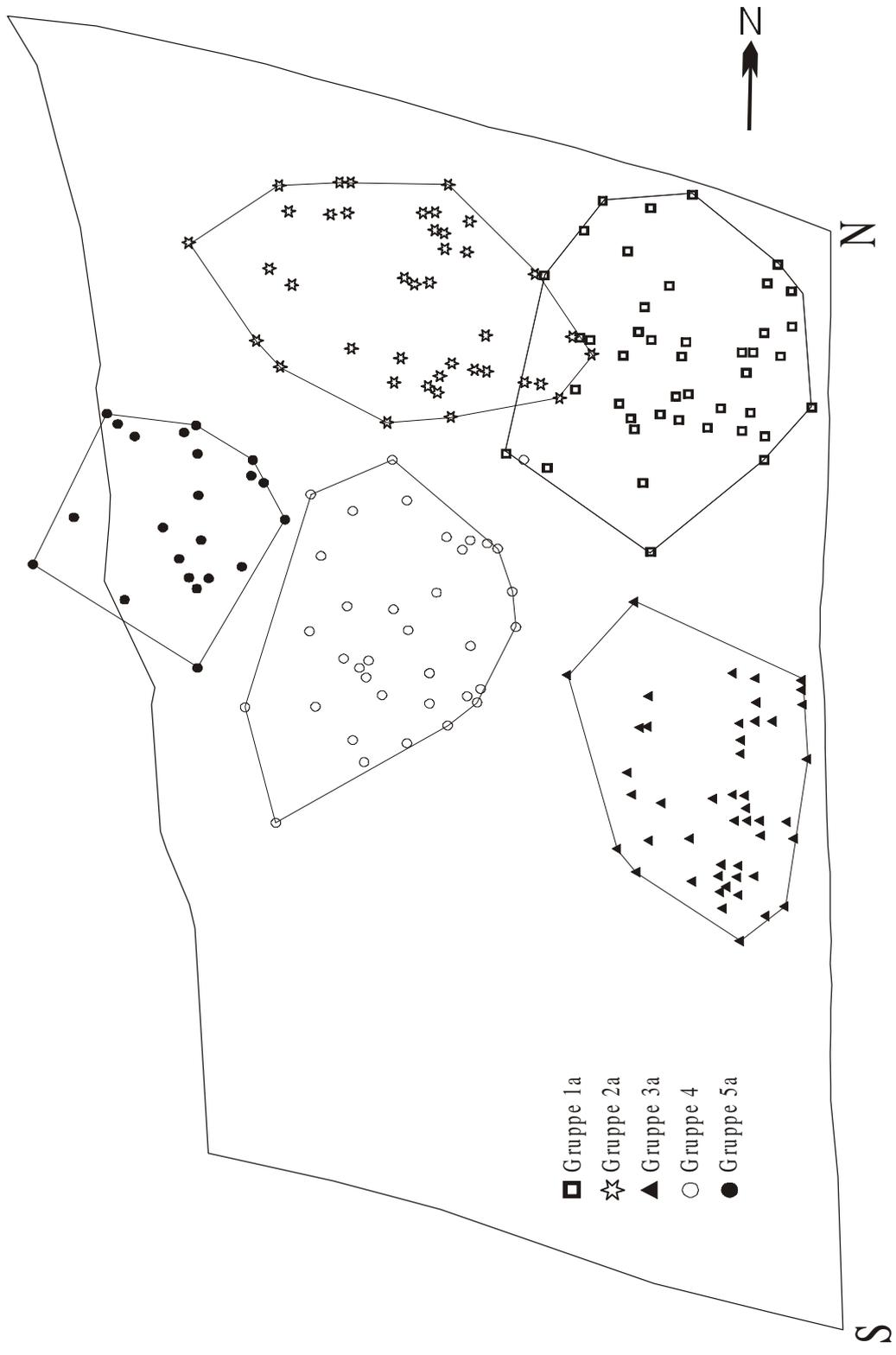


Abb. 26 Lage der Schlafplätze in der Saison 98/99

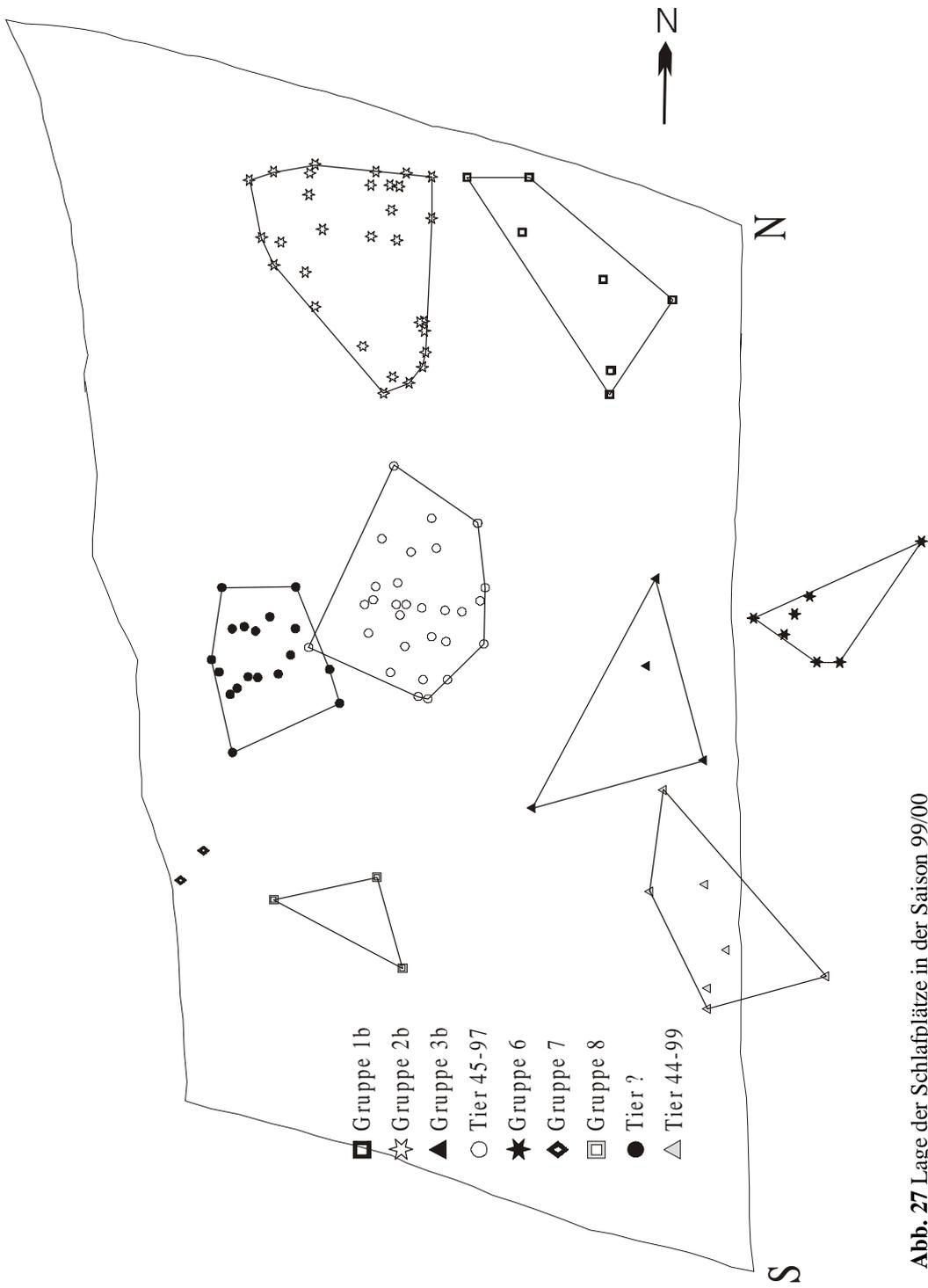


Abb. 27 Lage der Schlafplätze in der Saison 99/00

3.6 Verhaltensbeobachtungen

Insgesamt gingen 250 h 36 min 16 sec Fokusbeobachtungen, bei denen einem bestimmten Fokustier gefolgt wurde, in die Auswertung ein. Die ausgewerteten Beobachtungen während der Jungenaufzucht hatten eine Gesamtdauer von 251 h 3 min 24 sec.

3.6.1 Aktivitätsbudgets

Im Median bestand in der Saison 98/99 zu 20 % (n = 66; Min: 0,9 %; Max: 57,9 %) Sichtkontakt zum Tier und in der Saison 99/00 zu 19,2 % (n = 36; Min: 0,7 %; Max: 53,1 %). In Abb. 28 a und b ist der Anteil der Verhaltenskategorien Fressen, Lokomotion, Sitzen, Autogrooming, Soziale Interaktion und Zu hoch dargestellt. Auffällig ist, daß die ersten drei Kategorien den größten Anteil an den beobachteten Aktivitäten hatten (Fressen: 4,3 – 33,8 %; Lokomotion: 12,9 – 46,8 %; Sitzen: 17,3 – 38,3 %). Soziale Interaktionen kamen selten vor. In keiner der beiden Saisons konnte ein signifikanter Unterschied für eine der Verhaltenskategorien in aufeinanderfolgenden Monaten festgestellt werden ($p > 0,05$). Das Aktivitätsbudget der Weibchen war also relativ konstant.

Beim Vergleich der beiden Jahre untereinander ließ sich jedoch eine Reihe von Unterschieden feststellen. Ausreichende Datenmengen aus beiden Jahren lagen hierfür nur aus den Monaten September, Oktober und November vor. Die Ergebnisse sind in Tab. 26 aufgeführt. In der Saison 99/00 war das Verhalten der Tiere in allen berücksichtigten Monaten signifikant häufiger nicht erkennbar als im Vorjahr. Als Folge wurde Lokomotion in 98/99 länger beobachtet als im darauffolgenden Jahr. Im November 98 ließ sich die Kategorie Sitzen signifikant kürzer beobachten als in der Saison 99/00. Für die übrigen selteneren Kategorien fanden sich keine Unterschiede zwischen den Saisons.

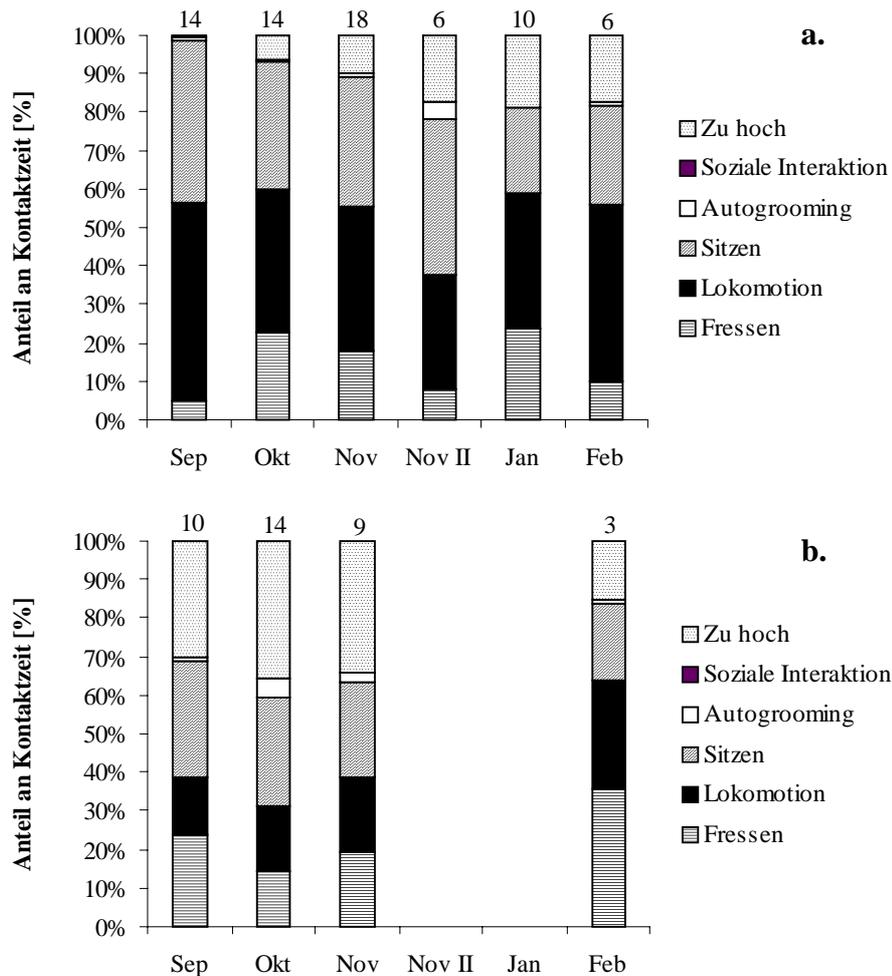


Abb. 28 Verteilung der beobachteten Verhaltenskategorien (Mediane) a. 98/99 b. 99/00

Tab. 26 Vergleich der Verhaltenskategorien zwischen den Saisons 98/99 und 99/00; MWU-Test; $p = 0,025$

	September		Oktober		November	
	Z	p	Z	p	Z	p
Fressen	27,0	n.s.	66,5	n.s.	77,0	n.s.
Lokomotion	4,0	< 0,001	22,0	< 0,001	24,0	< 0,01
Sitzen	35,0	n.s.	86,0	n.s.	13,0	< 0,001
Autogrooming	52,5	n.s.	59,0	n.s.	67,5	n.s.
Sozialkontakt	54,0	n.s.	77,0	n.s.	67,5	n.s.
Nicht erkennbar	0,00	< 0,001	27,0	0,001	17,0	0,001

3.6.2 Nahrung

Die Abb. 29 a und b zeigt die Anteile der Futterquellen Insekten, Sekrete, Früchte und unbekannt an der insgesamt beobachteten Fresszeit. Es ließ sich eine starke Dynamik in der Nutzung verschiedener Nahrungsquellen feststellen. Von September bis Oktober und im

Januar wurden fast ausschließlich (98/99: 72 – 100 %; 99/00: 80,2 – 84,2 %) Sekrete aufgenommen. Im zweiten Jahr war dies auch noch im November der Fall. Bei dem Sekret handelte es sich in den ersten Monaten um Baumharz u. a. von *Calantica gerasifolia* (Flacourtiaceae), *Alleanthus* sp. (Moraceae), *Leguminum* sp. (Leguminosaceae) sowie *Commiphora pervilleana* (Burseraceae) und um das Larvensekret von *Flatidia coccinea*. Im Januar wurde dagegen fast ausschließlich Nektar von *Canthium* sp. gefressen, dessen Früchte später im Jahr ebenfalls als Nahrung dienten. In den übrigen Monaten spielten diese Nahrungsquellen eine eher untergeordnete Rolle. Dafür traten hier die ersten Früchte auf, die in der Saison 98/99 in der zweiten Novemberhälfte einen Anteil von 57,3 % ausmachten. Insekten (u. a. Tenebrioniden, Carabiden, Tettigoniden, Blattodea, Lepidopteren) traten ebenfalls erstmals in der zweiten Novemberhälfte auf und hatten den größten Anteil im Februar mit 17,8 % (98/99) bzw. 88,9 % (99/00). Einmalig konnte auch die Jagd und der Verzehr eines jungen Chamäleons beobachtet werden. Nur für die Monate September bis November war eine statistische Analyse möglich, die aber keine Unterschiede zwischen aufeinanderfolgenden Monaten in bezug auf die genutzten Nahrungsquellen zeigte.

Stellt man die beiden Saisons für die Monate September bis November gegenüber, zeigen sich nur für November deutliche Unterschiede (Tab. 27). Im zweiten Jahr wurden in diesem Monat ausschließlich Sekrete gefressen, die Kategorien Früchte und unbekannt traten im Gegensatz zum Vorjahr nicht auf.

Tab. 27 Vergleich des Nahrungsspektrums zwischen der Saison 98/99 und 99/00; MWU-Test; p = 0,025

	September		Oktober		November	
	Z	p	Z	p	Z	p
Sekret	41,0	n.s.	61,0	n.s.	12,0	0,001
Früchte	56,0	n.s.	49,5	n.s.	32,0	< 0,025
Insekten	47,0	n.s.	66,0	n.s.	51,0	n.s.
unbekannt	30,0	n.s.	63,0	n.s.	23,0	< 0,01

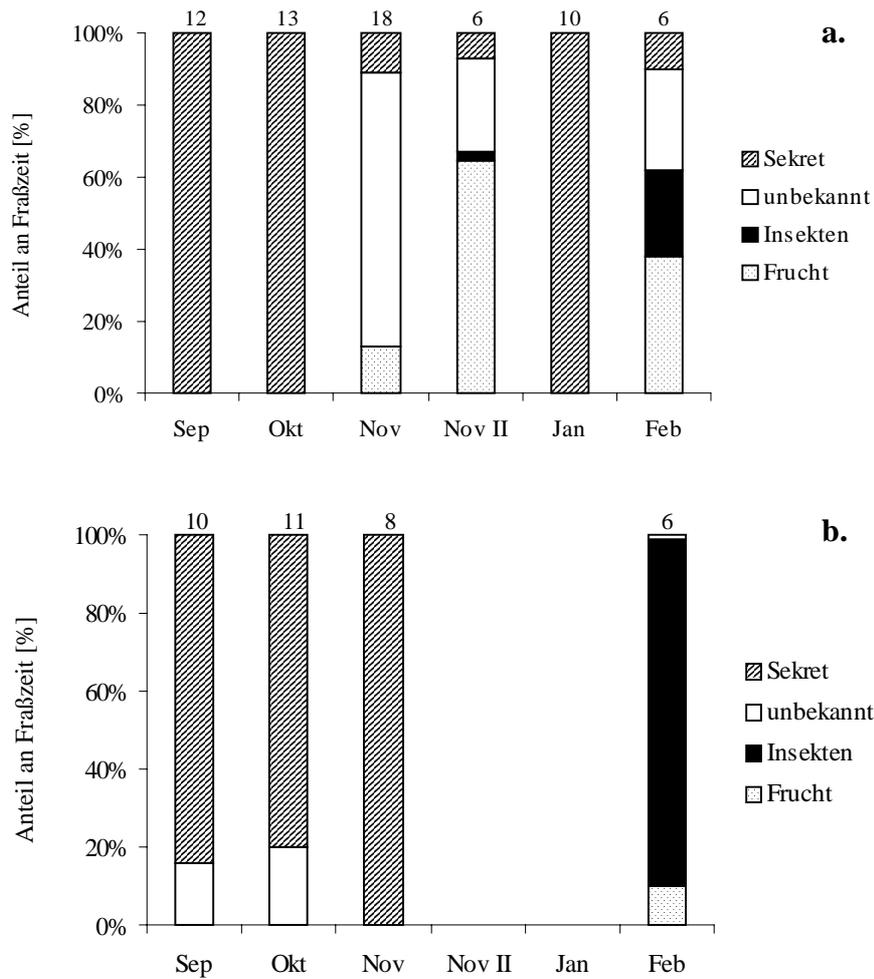


Abb. 29 Anteil der einzelnen Nahrungskategorien an der gesamten Nahrungsaufnahme a. 98/99 b. 99/00

3.6.3 Markierverhalten

Von den aufgenommenen Markierverhaltensweisen wurde nur das Urinwaschen in nennenswerter Häufigkeit beobachtet. In Abb. 30 ist die Häufigkeit des Urinwaschens pro Stunde für die verschiedenen Monate dargestellt. Hierfür wurden die beiden Saisons zusammengefaßt, da kein signifikanter Unterschied zwischen ihnen bestand. Mit Ausnahme des Januar wurde Urinwaschen regelmäßig beobachtet mit einer Häufigkeit/h von 2,9 (September) bis 9,9 (Oktober). Die Rate des Urinwaschens war dabei in aufeinanderfolgenden Monaten relativ konstant (Wilcoxon-Test; $p > 0,05$).

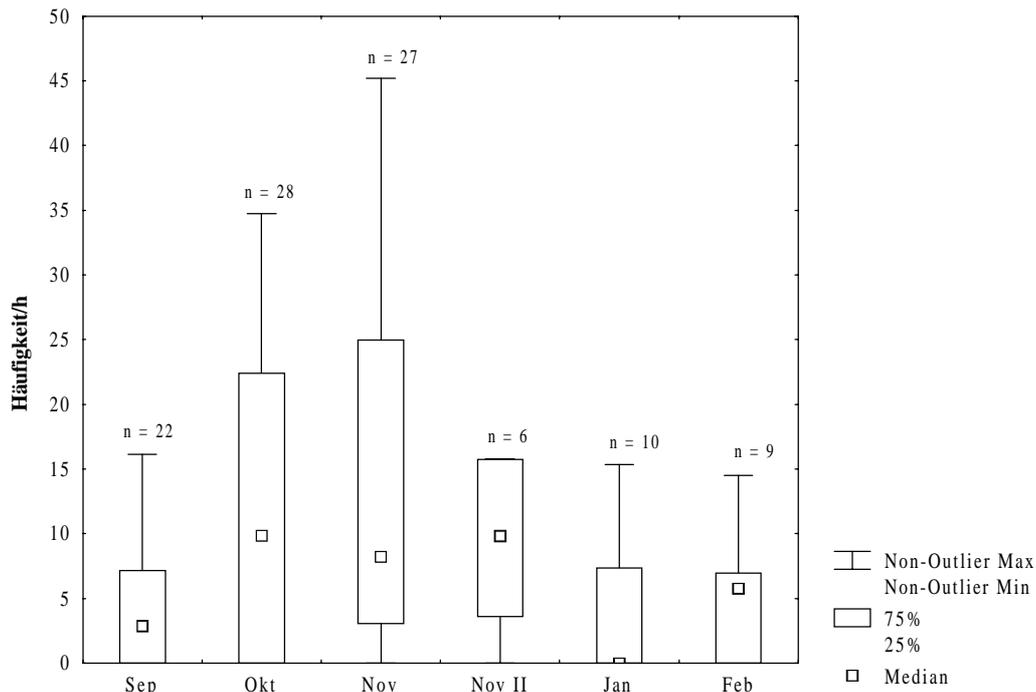


Abb. 30 Häufigkeit des Urinwaschens pro Beobachtungsstunde 98-00

Auch der Kontext, in dem Urinwaschen auftrat, wurde betrachtet. In 61,8 % aller Beobachtungen in der ersten Nachthälfte ($n = 48$) fand man das Markieren des Schlafplatzes beim Verlassen an Ästen in der Umgebung statt. Nur in 8,8 % der Fälle fand es nicht statt, während es für die übrigen 29,4 % der Beobachtungen nicht sicher bestimmt werden konnte. Dies war vor allem bei größeren Gruppen oder schlecht einsehbaren Schlafplätzen der Fall. Beim Aufsuchen des Schlafplatzes wurde das Urinwaschen dagegen nie registriert ($n = 20$).

Insgesamt trat bei 62 Beobachtungen (gesamt: 96) Urinwaschen wenigstens einmal auf. Dabei konnte innerhalb einer Beobachtung sowohl das Markieren am Schlafplatz als auch an Futterplätzen sowie in unbestimmtem Kontext registriert werden. In 85,4 % der Beobachtungen beim Verlassen des Schlafplatzes wurde das Urinwaschen am Schlafplatz gesehen. Auch andere Höhlen ($n = 3$) wurden markiert, jedoch im Verlaufe dieser Studie nie von Fokustieren als Schlafplatz genutzt. In 38,7 % der Beobachtungen wurde an Futterplätzen durch Urinwaschen markiert. Dies wurde beim Verzehr von Baumharz und anderen Pflanzensekreten, aber auch beim Wanzensekret und beim Früchte fressen registriert. In 58,1 % der Beobachtungen konnte aber auch eine Teil der Markieraktivität keinem bestimmten Kontext zugeordnet werden.

3.6.4 Reihenfolge beim Aufsuchen und Verlassen von Höhlen

Aus insgesamt 37 Beobachtungen lagen eindeutige Informationen über die Reihenfolge vor, in der die Mitglieder einer Schlafgruppe den Schlafplatz verlassen ($n = 22$) bzw. aufsuchen ($n = 15$). Diese Beobachtungen entfielen auf vier Gruppen mit zwei bis drei Mitgliedern. Sie wurden auf die Reihenfolge, in der Neu- und Wiederfänge ihren Schlafplatz verlassen bzw. aufsuchen, untersucht. Sowohl beim Verlassen ($df = 1$; $\chi^2 = 20,17$; $p < 0,001$) als auch beim Aufsuchen des Schlafplatzes ($df = 1$; $\chi^2 = 9,0$; $p < 0,01$) wurden signifikant häufiger die Wiederfänge als erste Tiere beobachtet.

3.6.5 Reproduktion

Aus den Beobachtungen hochträchtiger Fokusweibchen ließen sich die Wurftermine relativ exakt bestimmen. Wie Tab. 28 zeigt, hatte die Mehrheit der Sendertiere zwei Würfe pro Saison. Für die zweite Saison waren diese Angaben unvollständig, da viele Sendertiere nicht gefangen und so defekte Sender nicht ersetzt werden konnten.

Tab. 28 Wurftermine und Reproduktionserfolg der Fokustiere in den Saisons 98/99 und 99/00

Tier	98/99		99/00	
	1. Wurf (Jt WG/RE)	2. Wurf (Jt WG/ RE)	1. Wurf (Jt WG / RE)	2. Wurf (Jt WG / RE)
5-97	30.11.98	?	-	-
9-96	21.11.98 (2/2)	20. – 22.02.99 (3/?)	-	-
21-98	21. – 22.11.98 (2/0)	16. – 17.02.99 (1/1)	25.11.99 (2/1)	?
23-98	28.11. – 02.12.98 (1/1)	25.02.99 (?/0)	20. – 21.11.99 (2/1)	?
33-97	26. – 27.11.98 (1/1)	19.02.99 (2/1)	-	-
45-97	29.11. - 05.12.98 (?/0)	26. – 27.02.99 (2/2)	26. – 27.11.99 (3/1)	? (?/0)
50-97	28.11.98 (?/0)	21. – 22.02.99 (2/1)	25.11.99 (3/3)	09.03.00 (2/2)
62-98	28. – 29.11.98 (3/1)	01.03.99 (2/2)	-	-
64-98	29.11. - 05.12.98 (?/0)	17.02.99 (2/2)	-	-
91-98	04.12.98 (?/3)	kein 2. Wurf	-	-
102-98	nach 04.12.98 (?/2)	?	-	-
5-99	-	-	21. – 22.11.99 (3/2)	?
9-99	-	-	30.11.99 (?/1)	?
11-99	-	-	23.11.99 (1?/?)	?
53-99	-	-	23.11.99 (3/3)	kein 2. Wurf

?: Termin nicht bekannt, da Sender ausgefallen bzw. Tier nicht auffindbar; (Jt Wg/ Re): Wurfgröße/Reproduktionserfolg

Die beobachtete Wurfgröße lag für den ersten Wurf (zusammengefaßt für die beiden Saisons) im Median bei 2,5 Jungtieren (Min: 1; Max: 3) und für den zweiten bei 2 Jungtieren (Min: 1;

Max: 3) und unterschied sich nicht zwischen den beiden Würfen (Wilcoxon-Test: $n = 5$; $Z = -0,447$; $p > 0,05$, Tab. 28). Im Alter von ca. drei Wochen verließen die Jungtiere zum ersten Mal eigenständig den Schlafplatz und wurden von den Weibchen nur noch zum Säugen besucht. Die Zahl der im Alter von vier bis sechs Wochen noch angetroffenen Jungtiere betrug für den ersten und zweiten Wurf im Median 1 (1. Wurf: Min: 0; Max: 3; 2. Wurf: Min: 0; Max: 2) und unterscheidet sich nicht zwischen den Würfen (Wilcoxon-Test: $n = 9$; $Z = -0,879$; $p > 0,05$). Die Jungtiere des ersten Wurfs blieben in den meisten Fällen nur bis zur Geburt des nächsten Wurfs bei der Mutter. Nur zwei Ausnahmen konnten beobachtet werden und in einem Fall wurde das Jungtier einmal in Abwesenheit der Mutter beim Eintrag von Nistmaterial beobachtet. Über das Geschlecht und die Identität dieser Jungtiere ist jedoch nichts bekannt.

Stellt man Neu- und Wiederfänge gegenüber, finden sich weder in bezug auf die Wurfgröße (MWU-Test: $Z = 44,5$; $p > 0,05$) noch auf den Reproduktionserfolg (MWU-Test: $Z = 83,0$; $p > 0,05$) Unterschiede zwischen diesen beiden Klassen. Dennoch konnte in beiden Saisons jeweils ein Neufang beobachtet werden, der nach der erfolgreichen Aufzucht eines großen (3 Jungtiere) ersten Wurfs kein zweites Mal trächtig wurde, während alle übrigen einen zweiten Wurf hatten. Dies traf nicht für ein Altier zu, das einen solchen Wurf erfolgreich aufgezogen hatte (Tab. 28).

Untersucht wurden auch die Zeitintervalle, die zwischen dem ersten und dem zweiten Wurf verstrichen waren. Sie konnten für zehn Weibchen sicher bestimmt werden und liegen im Median bei 89 Tagen (Min: 74; Max: 105). Ein signifikanter Unterschied konnte zwischen erfolgreichen (wenigstens ein Jungtier erreicht ein Alter von vier bis sechs Wochen) und erfolglosen Tieren in bezug auf diesen Parameter nicht festgestellt werden (MWU-Test: $Z = 7,0$; $p > 0,05$).

In Abb. 31 sind die Ergebnisse des paarweisen Vergleiches innerhalb von Schlafgruppen und zwischen Mitgliedern verschiedener Gruppen im Hinblick auf den Abstand ihrer Wurftermine dargestellt. Hierfür wurden die Daten aus beiden Saisons und für beide Würfe zusammengefaßt. Insgesamt war das Geburtenintervall der Fokustiere mit knapp 14 Tagen sehr klein, und es ließen sich keine statistischen Unterschiede zwischen Gruppen- und nicht-Gruppen-Mitgliedern feststellen ($df = 2$; $\chi^2 = 0,662$; $p > 0,05$).

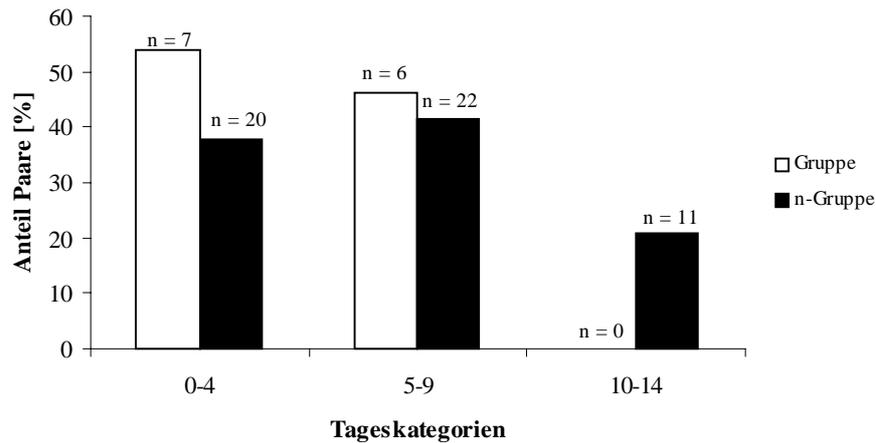


Abb. 31 Paarweiser Vergleich der Geburtstermine von Gruppen und nicht-Gruppenmitgliedern 98-00

Aus dem Labor liegen Hinweise vor, daß Mausmakis sich bereits in der ersten Saison nach ihrer Geburt reproduzieren können. Da Erkenntnisse aus dem Freiland hierzu bisher fehlten, wurde ein besonderes Augenmerk auf diesen Aspekt gelegt. Drei der Fokustiere der Saison 99/00 (5-99, 9-99 und 11-99) wurden in der vorangegangenen Saison erstmalig gefangen und eindeutig als Jungtiere klassifiziert. Alle drei haben sich in der Saison 99/00 erfolgreich reproduziert.

3.6.6 Jungenaufzucht

Während der Laktationsperiode kehrten die Weibchen im Verlaufe ihrer Aktivitätsphase regelmäßig zu ihren Jungen zurück bis diese mit ca. 21 Tagen die Höhle selbständig verlassen. Die Jungtiere werden auch außerhalb der Höhlen von ihren Müttern zum Säugen besucht aber die hohe Mobilität der Jungtiere und das dichte Blätterdach machen Beobachtungen schwierig. Daher liegen ausreichende Daten ausschließlich für die Zeit in den Höhlen vor. Dabei konnten bei Schlafgruppen sowohl Zeiten beobachtet werden, zu denen kein Weibchen anwesend war als auch solche, in denen nur eines oder aber mehrere gleichzeitig bei den Jungen waren. Für die Auswertung wurden die Beobachtungen aus beiden Saisons zusammen betrachtet.

Es wurden Weibchen aus allen Gruppen während der Jungenaufzucht beobachtet und die Gruppengröße während der Beobachtungen lag zwischen 1 und 3 Tieren (1 Tier: 97 Beobachtungen (B), 2 Tiere: 65 B; 3: Tiere: 18 B). Aus den Verhaltensbeobachtungen während der Laktation wurde für jedes Gruppenmitglied (1 - 3) die Anwesenheit in Sec pro

30 min Intervall ermittelt, die es bei den Jungtieren verbrachte ($n = 180$). Ebenso wurde die Zeit, die die Jungtiere ohne Anwesenheit wenigstens eines Weibchens verbrachten, bestimmt. Die multiple Regression war für die Länge der Anwesenheit eines Weibchens bei den Jungtieren signifikant ($df = 1$; $F = 47,348$; $p < 0,0001$). Die einzige signifikante Variable war das Alter der Jungtiere (Tab. 29), mit dem 22,4 % der Varianz erklärt werden konnten. Dieser Befund zeigt, daß sich die Anwesenheit eines Weibchens bei den Jungen mit zunehmendem Alter des Wurfes verringert und kein Einfluß der übrigen Variablen festgestellt werden konnte.

Tab. 29 Beziehung zwischen der Anwesenheit eines Weibchens im Schlafplatz und dem Jungtieralter

	B	Standardfehler	Beta	T	p
Alter Jt	32,960	4,790	0,473	6,881	< 0,0001

Für die Zeit, in der die Jungtiere ohne Betreuung durch wenigstens ein Weibchen waren, ermittelte die multiple Regression die Parameter Alter der Jungtiere und Gruppengröße (Tab. 30) als signifikante unabhängige Variablen ($df = 2$; $F = 34,205$; $p < 0,0001$). Sie erklären 29,6 % der Varianz, während die übrigen Variablen hierzu keinen Beitrag leisteten ($p > 0,05$).

Tab. 30 Beziehung zwischen der Abwesenheit aller Weibchen, dem Jungtieralter und der Gruppengröße

	B	Standardfehler	Beta	T	p
Alter Jt	38,789	4,898	0,523	7,920	< 0,0001
Gruppengröße	-187,747	59,002	-0,210	-3,182	0,002

Mit zunehmendem Jungtieralter waren die Jungtiere länger allein, während eine größere Gruppengröße diese Zeit wieder verringern kann (Abb. 32 und Abb. 33). Dabei bestand nur ein Unterschied zwischen Einzeltieren und solchen in der Gruppe, nicht aber zwischen verschiedenen Gruppengrößen.

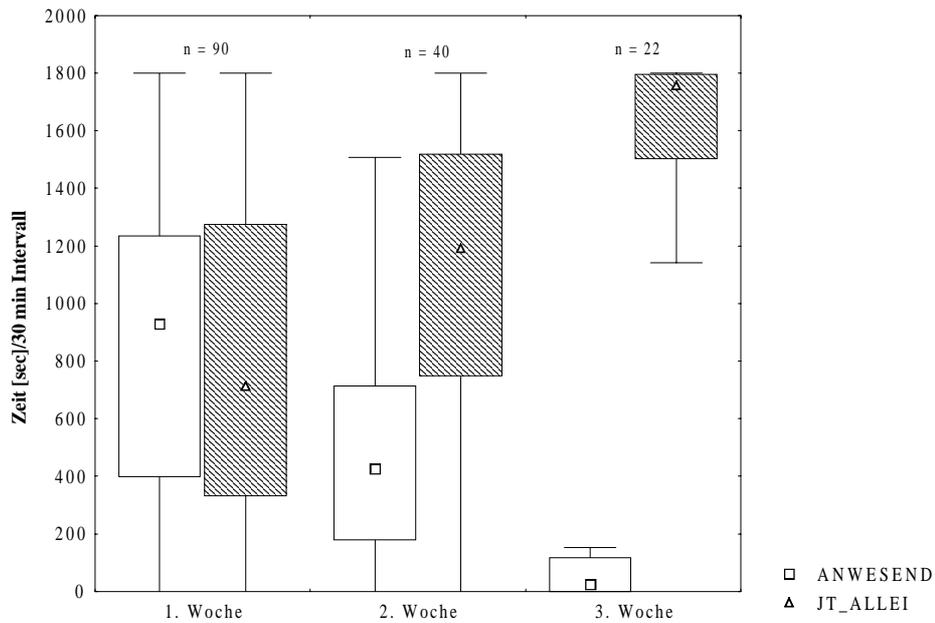


Abb. 32 Anwesenheit der Weibchen bei ihren Jungtieren (Jt) und die Zeit, die die Jt allein waren in Abhängigkeit vom Alter der Jt

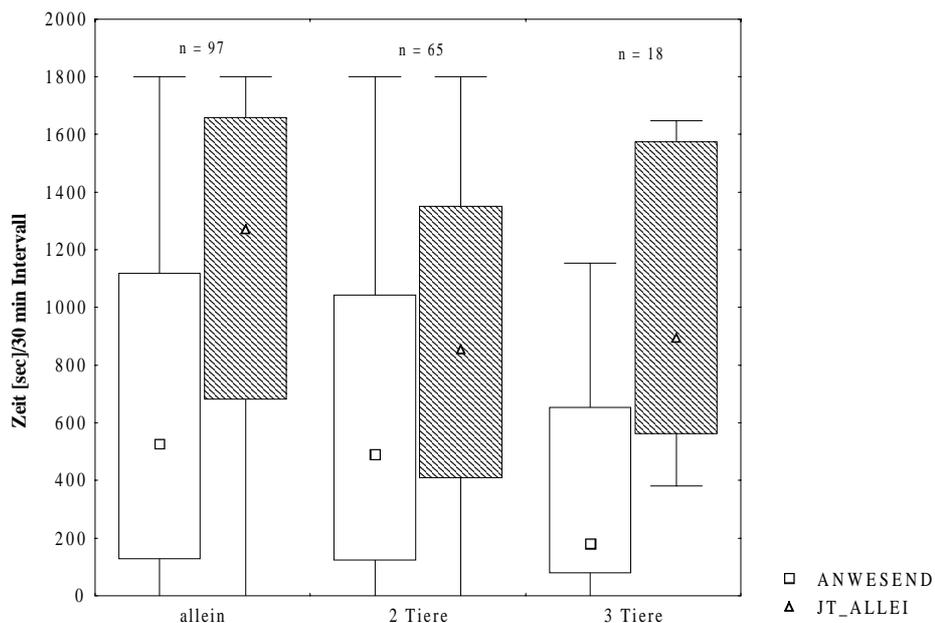


Abb. 33 Anwesenheit der Weibchen bei ihren Jt und die Zeit, die die Jt allein waren in Abhängigkeit von der Gruppengröße

Neben der An- bzw. Abwesenheit der Tiere wurde auch während der Jungenaufzucht das Markierverhalten am Schlafplatz aufgezeichnet. Für insgesamt 82 Beobachtungen konnten hier genaue Angaben gemacht werden und die Ergebnisse sind in Tab. 31 zu sehen. Unterschieden wurde zwischen solchen Beobachtungen, in denen wenigstens einmal beim Verlassen des Schlafplatzes das Urinwaschen beobachtet wurde, und solchen, in denen dies nicht geschah. Die Häufigkeit der Beobachtungen, in denen Urinwaschen beobachtet wurde,

ist dabei signifikant größer als die der Beobachtungen ohne Urinwaschen ($df = 3$; $\chi^2 = 9,595$; $p < 0,05$).

Tab. 31 Anzahl der Beobachtungen in denen das Markieren des Schlafplatzes beobachtet wurde 98-00

	Intervall 1	Intervall 2	Intervall 3	Intervall 4
Urinwaschen	30 (85,7 %)	14 (56 %)	10 (83,3 %)	5 (50 %)
Kein Urinwaschen	5 (14,3 %)	11 (44 %)	2 (16,7 %)	5 (50 %)

3.7 Genetische Analysen

3.7.1 Verwandtschaftliche Beziehungen von Schlafgruppenmitgliedern

Verwandtschaftsgrad innerhalb von Gruppen

Die Verwandtschaftsgrade von Schlafgruppenmitgliedern sind getrennt für die Saisons in den Tab. 32 und 34 aufgeführt. Für alle fünf reinen Weibchenschlafgruppen im ersten Jahr lagen genetische Daten vor (Tab .32). Ihr Verwandtschaftsgrad lag zwischen 0,453 (Gruppe 1a) und 0,534 (Gruppe 2a). Da in dieser Population der r -Wert eng mit dem paarweisen Anteil gemeinsamer Allele korreliert, kann man davon ausgehen, daß die Tiere dieser Schlafgruppen eng miteinander verwandt waren (Radespiel et al. 2001). Bei den Paaren 23-98/50-97, 62-98/45-97, 21-98/9-96, 33-97/9-96, 65-98/133-97, 102-98/133-97 handelte es sich nach den Berechnungen von Popassign 3.9f wahrscheinlich um Mutter-Tochter-Dyaden (alle 0 Allelausschlüsse). 21-98 und 33-97 waren über die potentielle Mutter miteinander verwandt, aber keine Vollgeschwister ($r = -0,003$; Allelausschlüsse: 3). In der Gruppe 1a war das Tier 91-98 relativ nah mit 65-98, nicht aber mit den übrigen Tieren verwandt. Das Männchen 66-98, das einmal mit Weibchen 21-98 schlafend gefunden wurde, war ein potentieller Sohn von 33-97 ($r = 0,633$; Allelausschlüsse: 0).

Tab .32 Verwandtschaftsgrade und Anzahl Allelausschlüsse zwischen Schlafgruppenmitgliedern 98/99; *: $r = 0,5$; $p < 0,01$; (*): $r = 0,5$; $p < 0,05$

Schlafgruppe	Dyade	r-Wert	Allelausschlüsse	r-Wert Gruppe (Median)
Gruppe 1a (98/99)	21-98/33-97	-0,003	3	
	21-98/9-96	0,543(*)	0	0,453
	33-97/9-96	0,524*	0	
Gruppe 2a (98/99)	23-98/50-97	0,534*	0	0,534
Gruppe 3a (98/99)	65-98/91-98	0,270(*)	0	
	65-98/102-98	0,560*	0	
	65-98/133-97	0,519*	0	0,395
	91-98/102-98	-0,177	4	
	91-98/133-97	-0,073	3	
	102-98/133-97	0,607*	0	
Gruppe 4 (98/99)	62-98/64-98	?		
	62-98/45-97	0,310(*)	0	
	64-98/45-97	?		
Gruppe 5 (98/99)	76-98/5-97	0,481*	0	0,481

Für die Schlafgruppe, die nur vom 17. – 28.07.98 existierte und sich nach dem Tod von zwei Mitgliedern in drei Gruppen aufspaltete (Kapitel 3.5.3) sind die Verwandtschaftsgrade der Mitglieder Tab. 33 zu sehen. Das Weibchen 64-98 konnte hierbei nicht berücksichtigt werden, da genetische Daten nicht vorlagen. Der Verwandtschaftsgrad lag im Median bei 0,439 (Min: -0,170; Max: 0,785). Die Tiere dieser Gruppe waren also mit Ausnahme von Weibchen 5-97 alle nah miteinander verwandt. Dieses Weibchen unterscheidet sich von den übrigen durch wenigstens zwei Allelausschlüsse.

Tab. 33 Verwandtschaftsgrade und Anzahl Allelausschlüsse zwischen Schlafgruppenmitgliedern der Gruppe vom 17. – 28.07.98; *: $r = 0,5$; $p < 0,01$; (*): $r = 0,5$; $p < 0,05$

Dyade	r-Wert	Allelausschlüsse	r-Wert Gruppe (Median)
58-98/78-96	0,481*	0	
58-98/5-97	-0,158	4	
58-98/45-97	0,170(*)	1	
58-98/50-97	0,493*	0	
58-98/62-98	0,785*	0	
78-96/5-97	0,215	2	
78-96/45-97	0,558*	0	
78-96/50-97	0,676*	0	0,439
78-96/62-98	0,540*	0	
5-97/45-97	0,216	3	
5-97/50-97	0,234	2	
5-97/62-98	-0,170	4	
45-97/50-97	0,677*	0	
45-97/62-98	0,310(*)	0	
50-97/62-98	0,439*	0	

Im zweiten Jahr gab es neben fünf reinen Weibchengruppen auch eine gemischtgeschlechtliche Gruppe (7), die bis zum ersten Wurf bestand. Für die bekannten verwandtschaftlichen Beziehungen lagen die Verwandtschaftsgrade zwischen den Gruppenmitgliedern zwischen $-0,122$ (Gruppe 4b) und $0,534$ (Gruppe 1b). In der Gruppe 3b handelte es sich bei 35-99 und 91-98 um eine potentielle Mutter-Tochter-Dyade, während die übrigen Mitglieder entfernter miteinander verwandt waren (Tab. 34). In Gruppe 6 lagen die genetischen Daten für 53-99 nicht vor, weshalb die Bestimmung des Verwandtschaftsgrades hier nicht möglich war. Bei der Dyade 9-99/7-97 in Gruppe 7 handelte es sich möglicherweise um eine Vater-Tochter-Dyade, während zu den übrigen Männchen und zwischen den Männchen nur entferntere verwandtschaftliche Beziehungen bestanden. Sowohl 45-97 als auch 9-97 wurden an einigen Tagen gemeinsam mit einem Männchen (jeweils ein Neufang) schlafend angetroffen (Kap. 3.5.3). Da für diese Tiere keine genetischen Daten vorlagen, konnte jedoch keine genauere Aussage zum Verwandtschaftsgrad gemacht werden. Vermutlich handelte es sich aber um Söhne aus der vorangegangenen Fortpflanzungsperiode.

Tab. 34 Verwandtschaftsgrade und Anzahl Allelausschlüsse zwischen Schlafgruppenmitgliedern 99/00 M: Männchen; *: $r = 0,5$; $p < 0,01$; (*): $r = 0,5$; $p < 0,05$

Schlafgruppe	Dyade	r-Wert	Allelausschlüsse	r-Wert Gruppe (Median)
Gruppe 1b (99/00)	21-98/33-97	-0,003	3	
Gruppe 2b (99/00)	23-98/50-97	0,534*	0	0,534
Gruppe 3b (99/00)	35-99/40-99	-0,357	6	
	35-99/91-98	0,422(*)	1	
	35-99/102-98	-0,199	5	-0,122
	40-99/91-98	-0,067	3	
	40-99/102-98	0,373	2	
	91-98/102-98	-0,177	4	
Gruppe 5 (99/00)	76-98/5-97	0,481*	0	0,481
Gruppe 6 (99/00)	5-99/53-99	?	?	
Gruppe 7 (99/00)	9-99/M7-97	0,245(*)	1	
	9-99/M55-97	-0,170	4	
	9-99/M78-98	-0,307	3	
	9-99/M125-96	-0,123	4	
	M7-97/M55-97	-0,156	4	-0,163
	M7-97/M78-98	-0,400	5	
	M7-97/M125-96	-0,205	5	
	M55-97/M78-98	-0,105	3	
	M55-97/M125-96	0,303	3	
	M78-98/M125-96	0,022	4	

Vergleich zwischen Gruppen

Gegenübergestellt wurden auch die Verwandtschaftsgrade von Weibchen-Weibchen-Dyaden (F-F) und Männchen-Männchen-Dyaden (M-M). Es zeigte sich, daß F-F signifikant enger miteinander verwandt waren als M-M (F-F: $n = 21$; Median: 0,373; Min: -0,357; Max: 0,607; M-M: -0,135; Min: -0,4; Max: 0,303; MWU-Test: $Z = 2,159$; $p < 0,05$). Bei einem paarweisen Vergleich der Verwandtschaftsgrade von F-F in beiden Jahren waren die Weibchen innerhalb einer Schlafgruppe enger miteinander verwandt als solche in unterschiedlichen Schlafgruppen ($n = 151$; Median: 0,064; Min: -0,272; Max: 0,677; MWU-Test: $Z = 2,308$; $p < 0,05$).

3.7.2 Genetische Struktur der Population

In der Saison 98/99 hatten Männchen im Median 1 verwandtes Tier in der Population ($n = 68$; Min: 0; Max: 5), während Weibchen im Median 2 nahe Verwandte in der Population besaßen ($n = 35$; Min: 0; Max: 7). 46,6 % der Männchen ($n = 12$) hatten zwei oder mehr Verwandte in der Population im Gegensatz zu 77,4 % bei den Weibchen ($n = 15$). Damit hatten Mausmaki-

Weibchen in dieser Population signifikant mehr verwandte Tiere als Männchen (MWU-Test: $Z = -3,105$; $p < 0,01$). Für die zweite Saison konnte ein solcher Unterschied nicht gefunden werden (MWU-Test: $Z = -0,830$; $p > 0,05$), denn beide Geschlechter hatten im Median nur ein verwandtes Tier in der in diesem Jahr gefangenen Population (M: $n = 21$; Min: 0; Max: 6; W: $n = 25$; Min: 0; Max 5). Männchen hatten in 23,8 % der Fälle ($n = 5$) mehr als zwei Verwandte in der Population und Weibchen in 44 % der Fälle ($n = 11$).

Die Bestimmung der Distanzen verwandter Tiere aus den Fangdaten sollten Aussagen zur Hypothese der Philopatrie von Weibchen erlauben. In Tab. 35 sind die Weibchen-Weibchen- (F-F), Männchen-Männchen- (M-M) und Weibchen-Männchen-Dyaden (F-M) aufgeführt, für die diese Distanzen bestimmt werden konnten. Die Abb. 35 und 36 zeigen die grafische Darstellung der Verteilung verwandter F-F und M-M in der Saison 98/99.

Tab. 35 Distanzen zwischen eng verwandten Dyaden auf der Grundlage der Fangdaten 98-00

Dyade	Saison	n	Median [m]	Min [m]	Max [m]	KW-Test	MWU-Test ($p = 0,017$)
F-F	98/99	30	103	20	629	$df = 2$	FF vs. MM: $Z = -3,578$; $p < 0,001$
M-M	98/99	31	278	47	686	$\chi^2 = 13,560$	FF vs. FM: $Z = -2,163$; $p < 0,05$
F-M	98/99	36	193	0	685	$P < 0,01$	MM vs. FM: $Z = 1,811$; n.s.
F-F	99/00	14	142	28	300	$df = 2$	FF vs. MM: $Z = -2,238$; $p < 0,05$
M-M	99/00	7	467	89	583	$\chi^2 = 6,022$	FF vs. FM: $Z = -1,581$; n.s.
F-M	99/00	10	170	25	564	$P < 0,05$	MM vs. FM: $Z = 1,074$; n.s.

In beiden Saisons sind die Distanzen zwischen nahe verwandten F-F am geringsten und die zwischen M-M am größten. Die F-M liegen mit ihren Distanzen zwischen den beiden anderen. In der Saison 98/99 ist der Unterschied zwischen der Entfernung von F-F und M-M signifikant. Für den Vergleich von F-F und F-M ist nach der Bonferroni-Angleichung nur noch ein Trend zu größeren Distanzen bei F-M im Verhältnis zu F-F zu verzeichnen, während F-M und M-M sich im Hinblick auf ihre Entfernungen voneinander statistisch nicht unterscheiden lassen. In der zweiten Saison besteht ein Trend für die Distanzen von M-M, die größer sind als die von F-F. Die übrigen Dyaden unterscheiden sich nicht signifikant im Hinblick auf Distanzen zwischen nahe verwandten Tieren. Für keine der Dyadentypen unterscheiden sich die beiden Saisons voneinander (MWU-Test, $p > 0,05$; Abb. 34).

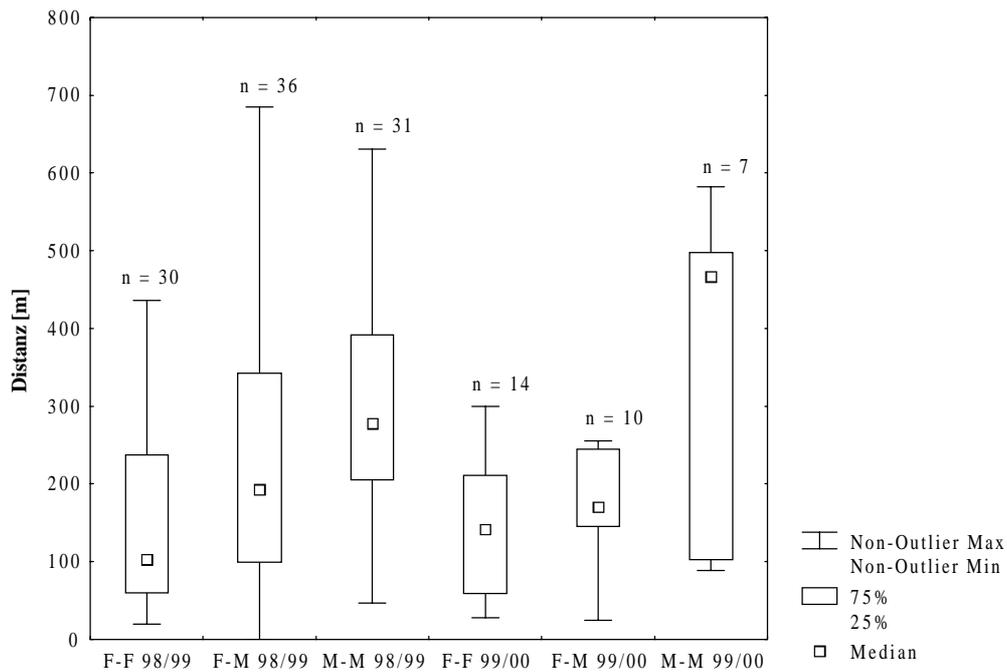


Abb. 34 Räumliche Distanzen zwischen verschiedenen Dyadentypen 98-00

Auf der Grundlage ihrer Verwandtschaftsgrade konnten die insgesamt 40 Weibchen aus der Gesamtpopulation 98-00 neun verschiedenen Matrilinearitäten zugeordnet werden, die alle bereits in der Saison 98/99 gefunden wurden. Fünf dieser Matrilinearitäten bestanden auch in der Saison 99/00 weiter fort. Die Größe der Matrilinearität lag im ersten Jahr im Median bei 2 Weibchen (Min: 2; Max: 7). In der Saison 99/00 lag die Größe der Matrilinearitäten im Median bei 4 Weibchen (Min: 2; Max: 5).

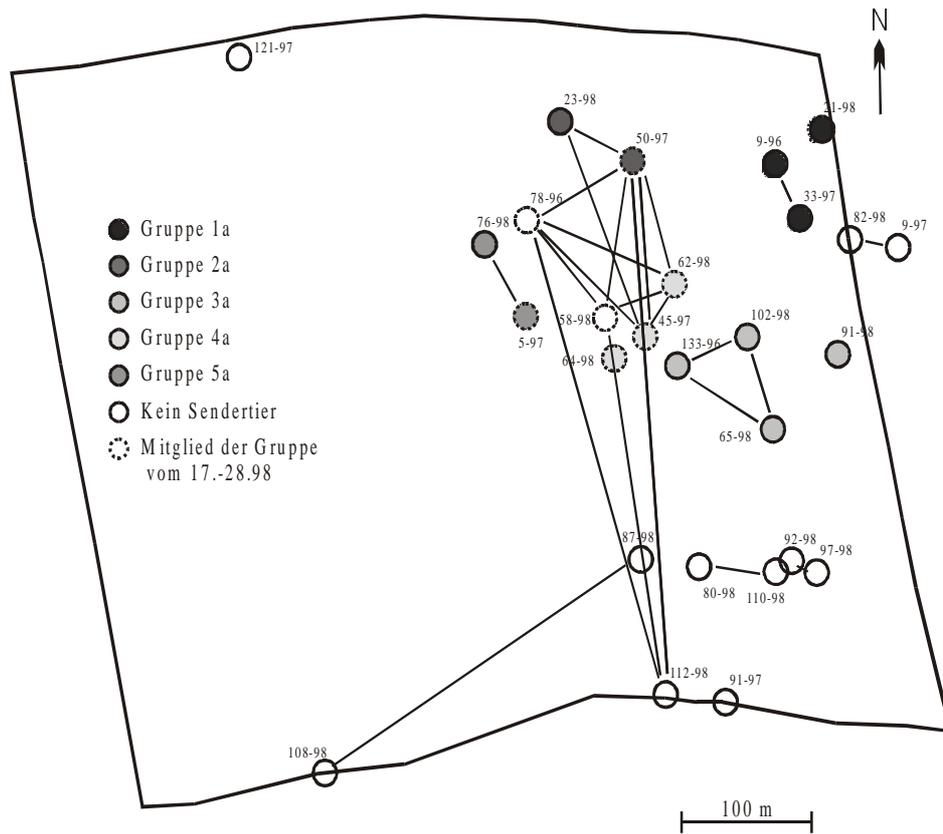


Abb. 35 Räumliche Distanzen zwischen nahe verwandten Weibchen ($r = 0,5$; $p < 0,01$) in der Population 98/99. Verwandte Tiere sind durch Linien miteinander verbunden.

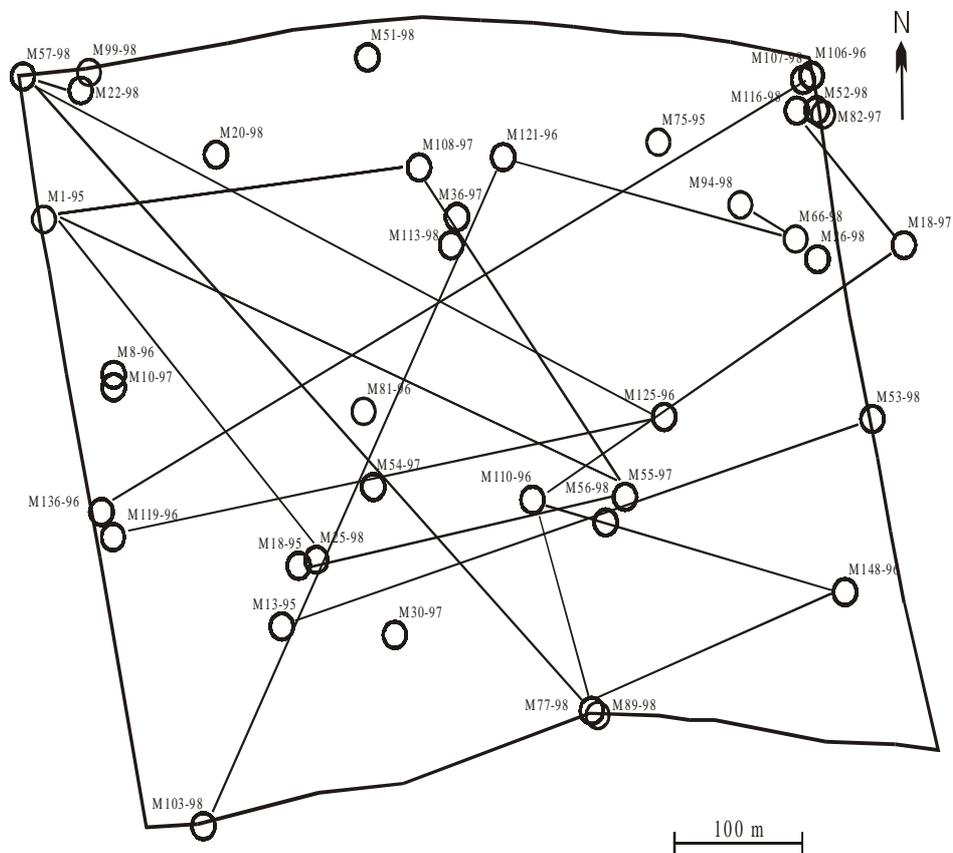


Abb. 36 Räumliche Distanzen zwischen nahe verwandten Männchen ($r = 0,5$; $p < 0,01$) in der Population 98/99.

4. Diskussion

4.1 Methodenkritik

In der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene Methoden eingesetzt, die Vorteile bieten aber auch mit systematischen Fehlern behaftet sind. So bietet die Methode des Fang/Wiederfang den großen Vorzug, daß individuelle Identifikationen von Tieren möglich sind und Daten zur Morphometrie, Reproduktionsbiologie und Parasitologie zugänglich werden. Damit ist sie der Transekt-Methode überlegen, die Fehler durch die mangelnde individuelle Unterscheidung von Tieren mit sich bringt. Bei der Transekt-Methode werden dagegen die Ergebnisse nicht durch individuelle Schwankungen in der Fanghäufigkeit von Individuen beeinflusst. Aussagen aus Fangdaten gelten daher immer nur für die gefangene Population aber nicht notwendigerweise für die Gesamtpopulation. Die Zahl der gefangenen Individuen kann außerdem durch die Fallenzahl limitiert werden. Vorangegangene Untersuchungen belegen jedoch, daß die Anzahl der aufgestellten Fallen die Zahl der gefangenen Individuen im Untersuchungsgebiet nicht beschränkt (Radespiel 1998, Ehresmann 2000).

Die Radiotelemetrie zur Abschätzung von Streifgebieten hat methodische Vorteile, da parallel mehrere Tiere erfaßt und ihre Bewegungen miteinander in bezug gesetzt werden können. Ein direkter Kontakt zum Tier ist hierzu nicht notwendig. Die Kalkulation der Aktionsräume stellt aber auch eine Idealisierung dar und muß daher nicht zwangsläufig mit den realen Bedingungen übereinstimmen. Durch die Wahl des Zeitintervalls zwischen der Aufnahme zweier Datenpunkte wird die Qualität der Daten dabei entscheidend beeinflusst. Je länger dieses Intervall ist, desto mehr Zeit verbleibt dem Tier sich möglicherweise in seinem Streifgebiet mehrfach hin und her zu bewegen und dies kann eine Unterschätzung des tatsächlichen Aktionsraumes zur Folge haben (siehe auch Schmelting 2000). Daher stellt die kontinuierliche Telemetrie die optimale Methode dar, die technisch jedoch nicht immer durchführbar ist.

Fokusbeobachtungen sind eine Form der kontinuierlichen Telemetrie, die direkte Informationen zum Verhalten des Tieres liefert und dies kann insbesondere im Hinblick auf soziale Interaktionen wichtig sein. Gleichzeitig schränkt sie aber auch die Zahl der parallel zu beobachtenden Tiere ein. Soziale Begegnungen zwischen Individuen wurden während der

Beobachtungen im Rahmen dieser Arbeit nur selten beobachtet. Dies könnte auch an dem gewählten Zeitfenster liegen, da bei Goldbraunen Mausmakis besonders in der Mitte der Nacht Begegnungen zwischen Schlafgruppenmitgliedern verbunden mit intensiven sozialen Aktivitäten beobachtet wurden (Hagenah 2001, Weidt 2001). In der Zwischenzeit durchgeführte Beobachtungen im gleichen Zeitfenster bei Grauen Mausmakis belegen aber kein vergleichbares Verhalten (Reimann, pers. Mitteilung).

Die rein qualitative Erfassung von Parasitierungsraten schränkt die Anwendung statistischer Methoden und damit die Aussagekraft der Daten ein (Siegel 1997). Außerdem ist die Verteilung von Parasiten auf bestimmten Körperregionen nicht zwangsläufig repräsentativ und eine vollständige Erfassung ist vorzuziehen. Dennoch liefern die erhobenen Daten erste grundlegende Informationen zu einem bisher wenig bekannten Wirt-Parasit-System. Sie können die Grundlage für weiterführende Arbeiten zu Lebensgeschichteparametern von Wirt und Parasit sowie deren Interaktionen liefern. Ergänzend ist aber auch die Erfassung von Endoparasiten notwendig, die zur Vervollständigung besonders der Überlegungen zu den Kosten der Sozialität bei Mausmakis unerlässlich sind. Sie erfordern jedoch eine gute Kenntnis bestimmungsrelevanter Merkmale von Eiern und Dauerstadien diverser Parasiten und einen technischen Aufwand, der sich im Freiland nicht immer leicht realisieren läßt. Dennoch wäre die Ausschöpfung dieser Möglichkeiten in zukünftigen Arbeiten wünschenswert.

4.2 Populationsökologie

4.2.1 Geschlechterverhältnis

Das Geschlechterverhältnis von Männchen und Weibchen erlaubt Rückschlüsse auf das Vorliegen und das Ausmaß intrasexueller Konkurrenz (Kvanermo & Ahnesjö 1996). Die Daten aus der ersten Saison (1,8:1) und der Gesamtpopulation (1,8:1) zeigen ein zu Gunsten männlicher Tiere verschobenes Geschlechterverhältnis in der untersuchten Population. Dies entspricht den Befunden aus vorangegangenen Arbeiten an der gleichen Population in den Jahren 1995 bis 1997 (Radespiel 1998, Ehresmann 2000). Für ein solches Ergebnis kann es unterschiedliche Ursachen geben, die im Folgenden dargestellt werden sollen:

1. Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Aktivität, wie sie in anderen Populationen gefunden wurden (Schmid & Kappeler 1998), könnten sich in unterschiedlichen Fangzahlen der beiden Geschlechter niederschlagen. Diese Erklärung erscheint für die Population in

Ampijoroa unzutreffend, da keine Anzeichen für saisonalen Torpor gefunden wurden. Die Zahl der gefangenen Weibchen steigt mit Einsetzen der Fortpflanzungsperiode nicht wie in Kirindy an und nimmt mit Fortschreiten der Saison sogar ab. Telemetrische Daten aus dieser und einer vorangegangenen Arbeit, die sich über die gesamte Trockenzeit erstreckte, belegen zusätzlich, daß Mausmaki-Weibchen in dieser Population keinen saisonalen Torpor zeigen (Ehresmann 2000).

2. Die beiden Geschlechter sind zwar in einem ausgeglichenen Verhältnis in der Population vorhanden, unterscheiden sich aber im Hinblick auf die Wahrscheinlichkeit, in die Fallen zu gehen. *M. murinus*-Männchen zeigen im Gegensatz zu den Weibchen im Verlaufe einer Saison starke Fluktuationen der Größe ihrer Streifgebiete, die ihre größte Ausdehnung in den Monaten September und November erreichen. In dieser Zeit sind Mausmaki-Männchen besonders intensiv mit der Suche nach östrischen Weibchen beschäftigt und erhöhen so die Wahrscheinlichkeit, auf eine Falle zu treffen (Radespiel 1998, 2000, Ehresmann 2000, Schmelting 2000). Verlängerte Nachtwanderstrecken und vermehrte agonistische Interaktionen erhöhen den Energiebedarf in diesem Zeitraum deutlich. Gleichzeitig nimmt die mit Nahrungsaufnahme verbrachte Zeit ab (Schmelting 2000). Männchen könnten daher die recht einfach zu erschließenden Bananenköder als zusätzliche Nahrungsquelle während des in der Trockenzeit stark eingeschränkten Nahrungsangebotes bevorzugt nutzen. Dies läßt die zweite Erklärung möglich erscheinen. Die Fangbarkeit unterschied sich aber in einer anderen Arbeit nicht für die beiden Geschlechter (Radespiel 1998).

3. Es besteht tatsächlich ein Überschuß an Männchen in der Population. Diese Erklärung steht im Einklang mit dem seit 1995 dokumentierten Männchenüberschuß in der Population in Ampijoroa (Radespiel 1998, Ehresmann 2000). Das Fehlen von jahreszeitlichen Fluktuationen im Geschlechterverhältnis wie in Kirindy läßt diese Erklärung als die wahrscheinlichste erscheinen. Martin (1972a) geht von einem Männchenüberschuß in Randgebieten und einem Weibchenüberschuß in den Populationskernen aus. Diese Daten beruhen jedoch nicht auf systematischen Fangaktionen, sondern vor allem auf der Analyse von Schlafnestern, die durch geschlechtsspezifische Unterschiede in der Schlafplatznutzung ein verzerrtes Bild widerspiegeln (Radespiel et al. 1998, Sarikaya 1999, Peters 1999, Ehresmann 2000, Radespiel 2000). Es stellt sich jedoch die Frage nach der Ursache des Männchenüberschusses. Aus Laborkolonien wurde wiederholt von einem Überschuß männlicher Nachkommen berichtet (Perret 1990, 1996, Watson et al. 1996) und dieser mit der lokalen Konkurrenz um Ressourcen zu erklären versucht, die zur Produktion des abwandernden Geschlechtes führt (Clark 1978). Außerdem wurde ein stärkeres Investment in

Würfe, die Männchen enthalten, bzw. generell in männliche Nachkommen (Colas 1999) und die erhöhte Mortalität weiblicher Nachkommen festgestellt. Dies könnte eine Erklärung für den vorgefundenen Männchenüberhang sein. Eine geschlechtsspezifische Adultmortalität kann ebenfalls nicht ausgeschlossen werden. Anhand der Wiederfänge von seit 1995 markierten Tieren konnte festgestellt werden, daß die ältesten gefangenen Weibchen ein Alter von wenigstens drei Jahren hatten, während die Männchen ein Alter von wenigstens vier bis fünf Jahren erreichten. Dies kann auf eine geschlechtsspezifische Adultmortalität deuten, die Ursachen hierfür sind jedoch nicht bekannt.

In der Saison 99/00 konnte im Gegensatz zu den vorangegangenen Jahren kein Männchenüberschuß in der gefangenen Population gefunden werden. Dies läßt sich zum einen durch die insgesamt kleinere Stichprobe erklären. Zum anderen war die Wiederfangrate bei den Männchen auf einen Wert von 53 % der Rate des Vorjahres abgefallen, während sie bei den Weibchen nur auf einen Wert von 78,5 % des vorherigen Wertes abgefallen war. Diese Beobachtung läßt sich durch die Unterschiede im Nahrungsangebot zwischen der Saison 98/99 und 99/00 erklären. In der Saison 98/99 wurden im Gegensatz zu sonstigen Jahren noch bis in den Juni kräftige Niederschläge verzeichnet (siehe Kap. 3.1). Als Folge waren im August 1999 die meisten Bäume stark belaubt und viele Arthropoden aktiv. Im vorangegangenen Jahr dagegen waren die Bäume unbelaubt, und eine Zunahme der Arthropodenfauna konnte etwa ab September registriert werden (eigene Beobachtung). Vermutlich war das Nahrungsangebot in der Saison 99/00 daher bereits relativ früh im Jahr sehr reichhaltig, und die Fallenköder waren für die Mausmakis kein so starker Anreiz wie im vorangegangenen Jahr.

Mit dem Nahrungsangebot läßt sich auch die Fluktuation der Fangzahlen im Jahresverlauf erklären. In den laubabwerfenden Wäldern der madagassischen Ostküste besteht ein enger Zusammenhang zwischen Niederschlägen und der Nahrungsverfügbarkeit. Die Bäume blühen in der Regel kurz vor dem Einsetzen der Regenfälle und bald darauf setzt der Austrieb neuer Blätter ein. Im Verlauf der Regenzeit nimmt dann das Nahrungsangebot stetig zu, um gegen Ende wieder abzunehmen (Hladik et al. 1980, Ganzhorn 1996, 1999, Sorg & Rohner 1996, Ganzhorn et al. 1999a, Ganzhorn et al. 1999b). Als Anpassung an die Zeit der Nahrungsknappheit während der Trockenzeit wird der Trockenschlaf der Fettschwanzmakis (*Cheirogaleus medius*) und der saisonale Torpor weiblicher Mausmakis in Kirindy interpretiert (Petter et al. 1977, Wright & Martin 1995, Schmid & Kappeler 1998, Müller

1999). Graue Mausmakis in Ampijoroa zeigen keinen saisonalen Torpor und nutzen daher in der Trockenzeit die Bananen der aufgestellten Fallen als zusätzliche Nahrungsquelle. Die Bedeutung dieser Ressource nimmt jedoch in dem Maße ab, wie das Nahrungsangebot in ihrem natürlichen Habitat zunimmt, und weniger Tiere gehen in die Fallen. Die energetischen Anforderungen laktierender Weibchen könnten den großen Weibchenanteil in den Fallen im Februar und März 1999 erklären. Zu diesem Zeitpunkt nimmt die Nahrungsverfügbarkeit bereits wieder ab und die Attraktivität der Köder entsprechend zu.

Mausmakis könnten aber auch nach einiger Zeit lernen, die Fallen zu vermeiden. Diese Erklärung erscheint jedoch eher unwahrscheinlich, da man eine entsprechende Reaktion nicht erst nach mehreren Monaten erwarten würde. Außerdem gibt es starke individuelle Schwankungen in der Häufigkeit des Aufsuchens von Fallen. Einige Tiere wurden in 30 von 30 Fallennächten gefangen, andere dagegen nur einmal. Der Köder könnte von diesen Tieren als ‚Belohnung‘ für das Aufsuchen der Fallen gelernt worden sein, was einen positiven Lerneffekt durch die Fallen impliziert.

Mausmakis sind einem extrem hohen Prädationsdruck ausgesetzt, so daß Prädation zu einem Rückgang der gefangenen Individuen beitragen könnte (Goodman et al. 1993, Hawkins 1998). Während Fossa (*Cryptoprocta ferox*) und die verschiedenen Greifvögel das ganze Jahr über aktiv sind, sind Schlangen in Ampijoroa erst ab September anzutreffen (eigene Beobachtung). Ihr Einfluß könnte zu einem Rückgang der Mausmaki-Population beitragen. Damit kann aber nicht der Rückgang in den Fangzahlen für *M. murinus* erklärt werden, da dieser erst ab November zu verzeichnen war. Einige Sendertiere konnten in diesem Zeitraum nicht mehr gefangen werden. Durch ihre Besenderung konnte jedoch nachgewiesen werden, daß sie nicht Opfer von Prädatoren geworden waren.

Obgleich Wiederfangraten von 20 bis 40 % relativ niedrig erscheinen, liegen sie doch deutlich höher als die für Populationen in Kirindy in West-Madagaskar. Von dort werden Wiederfangquoten von 10 bis 20 % für Populationen im Primärwald und 0 % im Sekundärwald berichtet (Ganzhorn & Schmid 1998). Die Ursachen für diese Unterschiede können durch die geringere Reproduktionsrate dieser Populationen und/oder den hohen Prädationsdruck erklärt werden. Eberle & Kappeler (1999) stellten in Kirindy nur einen Östrus bei Weibchen fest. Dies deutet auf ein doppelt so hohes Reproduktionspotential der Population in Ampijoroa hin, wenn die Überlebensraten der Jungtiere sich nicht

unterscheiden. Außerdem weist die Gegend um Kirindy die höchste Populationsdichte an Fossas in Madagaskar auf. Mausmakis machen bis zu 30 % ihrer Nahrung aus und daher spielt die Fossa eine bedeutende Rolle für die Populationsdynamik von Mausmakis in Kirindy (Hawkins 1998).

4.2.2 *Morphometrie*

Als Folge der sexuellen Selektion zeigen die meisten Primaten wie auch andere Spezies einen ausgeprägten Sexualdimorphismus in der Körpergröße bzw. -masse und den Eckzähnen, die meistens bei den Männchen stärker ausgeprägt sind (Gaulin & Sailer 1984, Smuts 1987, Placvan & van Schaik 1992, 1997, Placvan et al. 1995). Lemuren unterscheiden sich in diesen Merkmalen grundsätzlich von anderen Primaten und in der Regel ist kein Sexualdimorphismus vorhanden (Kappeler 1991, Kappeler & Heymann 1996). Von Mai bis Oktober konnten keine geschlechtsspezifischen Unterschiede im Körpergewicht bei den *M. murinus* der untersuchten Population festgestellt werden, während in den übrigen Monaten die Weibchen zumindest tendenziell schwerer waren. Da in den Monaten November, Februar bzw. März alle gefangenen Weibchen trächtig waren, ist der Unterschied in diesen Monaten auf die fortgeschrittene Gravidität zurückzuführen. Für die Monate Dezember bis April liegen ähnliche Befunde aus Kirindy vor. Allerdings wird hier von nur einem Wurf ausgegangen und die Gewichtszunahme im März und April als Vorbereitung auf den saisonalen Torpor der Weibchen interpretiert (Schmid & Kappeler 1998). Anders als dort konnte in Ampijoroa keine Umkehrung des Gewichtsdimorphismus zu Beginn der Fortpflanzungsperiode beobachtet werden. Dieser wurde wiederum auf den Torpor der Weibchen zurückgeführt, der in Ampijoroa nicht beobachtet werden kann. Im Labor dagegen sind Weibchen in der Regel während des ganzen Jahres schwerer als Männchen, und für beide Geschlechter wird eine Akkumulation von Fett vor Beginn der Ruheperiode berichtet (Perret 1977, Perret & Aujard 2001, Wrogemann et al. 2001). Dies könnte durch das ganzjährige *ad libitum* Nahrungsangebot im Labor im Gegensatz zum Freiland begründet sein. Offensichtlich ermöglicht das wachsende Nahrungsangebot zu Beginn der Regenzeit den Weibchen im Freiland, während der Trächtigkeit zusätzlich Reserven anzulegen, die während der energetisch anspruchsvollen Laktation genutzt werden können. Dies erklärt die höheren Gewichte der Weibchen in den Monaten Dezember und April.

Neu- und Wiederfänge der untersuchten Population unterscheiden sich bis Oktober bzw. November deutlich im Gewicht voneinander. Das läßt den Schluß zu, daß es sich bei den

Neufängen in der Hauptsache um Jungtiere aus der vorangegangenen Reproduktionsperiode handelt. Obgleich Jungtiere sich im Labor schnell entwickeln und schon mit wenigen Monaten kaum von adulten Tieren zu unterscheiden sind, benötigen sie im Freiland wenigstens fünf Monate, um das Adultgewicht zu erreichen. Dabei scheint es jungen Weibchen im Freiland zu gelingen, während der Trächtigkeit nicht nur in die heranwachsenden Föten zu investieren, sondern noch zusätzlich Gewicht zuzulegen. Aus diesem Grunde lassen sie sich ab diesem Zeitpunkt nicht mehr von adulten Weibchen unterscheiden. Das Gewicht gefangener Tiere bis zum Oktober könnte daher ein guter Indikator für die Alterseinschätzung unbekannter Tiere in dieser Population sein.

Auf dieser Abschätzung läßt sich ein dritter Wurf im Frühjahr 1999 vermuten. Einige Neufänge, die im August 1999 gefangen wurden, zeigten Gewichte (bis zu 35 g), die denen der Neufänge, die im Vorjahr im Mai gefangen wurden, entsprachen. Aufgrund der erwähnten guten Bedingungen als Folge der anhaltenden Niederschläge haben einige Weibchen möglicherweise einen zusätzlichen Wurf zur Welt gebracht. Ein derartig opportunistisches Verhalten ist für viele andere Kleinsäuger mit einer hohen Prädationsrate beschrieben worden (Bronson 1989). Der geringe Stichprobenumfang und das Fehlen direkter Beobachtungen läßt jedoch zu diesem Punkt keine abschließenden Aussagen zu.

4.2.3 Reproduktionsbiologie

Die Entwicklung des Hodenvolumens bei den Männchen und die Östrusdaten bei den Weibchen von *M. murinus* in Ampijoroa zeigen eine starke Synchronität, wie man es bei Spezies, deren Reproduktion photoperiodisch induziert wird, erwartet (Bronson 1989). Laboruntersuchungen zeigen ebenso wie Daten von der Population aus Kirindy einen ähnlichen biphasischen Verlauf der Hodenvolumina (Perret 1977, Glatston 1979, Schmid & Kappeler 1998, Wrogemann et al. 2001). In Kirindy geht man dennoch nur von einer Paarungszeit pro Saison aus (Eberle & Kappeler 1999). Laboruntersuchungen zeigen, daß das Hodenwachstum photoperiodisch gesteuert wird (Perret 1977, 1992, Glatston 1979, Perret & Aujard 2001, Wrogemann 2001). Der enorme Zuwachs des Hodenvolumens läßt auf das Vorliegen einer starken intrasexuellen Konkurrenz von Mausmaki-Männchen um den Zugang zu rezeptiven Weibchen schließen. Diese Konkurrenz wird durch die engen Zeitfenster, in denen rezeptive Weibchen angetroffen werden, noch verstärkt und unterstützt die Hypothese zur ‚scramble competition‘ bei Grauen Mausmakis (Radespiel 1998, Peters 1999, Schmelting 2000).

Mehrere Östruspeaks, wie sie in Ampijoroa gefunden wurden, sind bisher in der Literatur nicht beschrieben, obgleich sie bereits 1972 von Martin postuliert wurden. Die Gründe hierfür liegen möglicherweise in den fehlenden systematischen Erfassungsmethoden und der kurzen Dauer vieler Studien. Außerdem sind die meisten Feldstudien zu Grauen Mausmakis nur zu Beginn der Fortpflanzungsperiode durchgeführt worden (Pagès-Feulliade 1988, Radespiel 1998, Sarikaya 1999, Peters 1999). Im Labor wurden bisher mehrere Östren ausschließlich für Weibchen beschrieben, die nicht konzipiert bzw. einen Abort oder ihre Jungtiere verloren hatten. Diese zeigen in einem Abstand von ca. 50 Tagen einen weiteren Östrus, wobei der erste Östrus stärker synchronisiert war als die folgenden (Radespiel & Zimmermann 2000, Perret & Aujard 2001). Überträgt man diese Befunde auf das Freiland, würde man eine kontinuierliche Fortpflanzungsperiode erwarten. Da dies in der untersuchten Population nicht der Fall war, kann man darauf schließen, daß neben den photoperiodischen auch soziale Reize eine Rolle für die Synchronisation des Östrus spielen und so die gemeinschaftliche Jungenaufzucht ermöglichen. Bereits die von Perret (1995, 1996) beobachtete Verzögerung des Östrus und der Ausfall von zweitem und drittem Östrus als Folge der Gruppenhaltung deuten die Funktion von sozialen Faktoren an. Jedoch wirken sie sich in dieser Arbeit eher nachteilig auf den Reproduktionserfolg der Weibchen aus. Da Glatston (1986) ähnliches bei Weibchengruppen aus verwandten Tieren nicht beobachten konnte, besteht hier möglicherweise ein Zusammenhang mit der Verwandtschaft bzw. Vertrautheit der Weibchen untereinander und dem positiven oder negativen Folgen der sozialen Interaktionen.

Die Entwicklung der Hodenvolumina und das Auftreten des ersten Östrus zeigen, daß die Fortpflanzungsperiode in Ampijoroa im Vergleich mindestens zwei Monate länger ist als in Kirindy (Fietz 1995, Schmid 1997, Schmid & Kappeler 1998). Dieser Unterschied ist wahrscheinlich in der deutlich südlicheren Lage Kirindys (ca. 400 km) und in den damit verbundenen klimatischen Unterschieden begründet. Die Regenzeit setzt dort etwa einen Monat später ein und ist einen Monat früher beendet. Außerdem liegen die mittleren Temperaturen deutlich unter denen in Ampijoroa. Graue Mausmakis besitzen also nicht nur lokal eine Plastizität in der Reproduktion, sondern auch regional als Antwort auf klimatische Unterschiede. Ähnliches wurde auch für andere Säuger wie Mäuse der Gattung *Peromyscus*, Kaninchen und Hasen, aber auch Hirsche beschrieben (Bronson 1989).

4.3 Schlafgruppen

4.3.1 Soziale Schlafplatzkonstellationen

Senderweibchen wurden in der Regel im Verlauf dieser Studie in Schlafgruppen angetroffen. Diese zeigten eine hohe Konstanz in ihrer Zusammensetzung und bestanden bis zu zwei Saisons lang. In beiden Saisons wurden jeweils fünf reine Weibchenschlafgruppen gefunden, von denen vier in beiden Saisons mit kleineren Änderungen in der Zusammensetzung konstant waren. Für eine Gruppe ist die Identität und das Geschlecht der Gruppenmitglieder nicht bekannt. Eine weitere bestand bis zur Geburt des ersten Wurfes aus einem Weibchen und zwei Männchen sowie zwei weiteren Männchen, die jedoch nur gelegentlich in dieser Gruppe schliefen. Sonst wurden Männchen bloß vereinzelt und an wenigen Tagen in Schlafgruppen angetroffen. Nur zwei Weibchen wurden im zweiten Jahr über einen längeren Zeitraum allein angetroffen. Diese Ergebnisse entsprechen den Befunden aus vorangegangenen Untersuchungen, die von einer Trennung der Geschlechter im Hinblick auf die Schlafplatznutzung und dem Schlafen in Gruppen bei den Weibchen berichten (Martin 1972, Barre et al. 1988, Pagès-Feulliade 1988, Radespiel et al. 1998, , Sarikaya 1999, Ehresmann 2000, Radespiel 2000, Radespiel et al. 2001). Ungewöhnlich erscheint daher die gemischtgeschlechtliche Gruppe. Reine Männchenschlafgruppen über einen Zeitraum von ca. einem Monat wurden bisher nur von Schmelting (2000) beschrieben. Sonst wurden Männchen nur vereinzelt in Weibchengruppen angetroffen (Martin 1972, Radespiel et al. 1998). Mit Ausnahme des Männchens 7-97 bildeten alle in der gemischtgeschlechtlichen Gruppe gefundenen Männchen bereits im Vorjahr zwischen Oktober und Ende November eine Schlafgruppe (Schmelting 2000). Dabei bestand ein enger Zusammenhang zwischen der Bildung von Schlafgruppen bei Männchen und einem bestimmten Schlafplatz. Im Verlauf dieser Arbeit wurde eine gemischtgeschlechtliche Gruppe von Mitte September bis Ende November ausschließlich in einer Höhle beobachtet. Bei Weibchen spielt dagegen neben dem Schlafplatz die soziale Attraktion eine wichtige Rolle. Tiere, die bei der Rückkehr zum Schlafplatz ihre Schlafgruppenpartner nicht antrafen, vokalisiert häufig (eigene Beobachtung). Wenn darauf kein weiteres Weibchen erschien, suchten sie in der Regel weiter Schlafplätze auf, bis sie die Gruppenmitglieder gefunden hatten. Von diesem sogenannten ‚Sammelruf‘ (gathering call, Glatston 1979) wurde bereits in anderen Arbeiten berichtet (Pagès-Feulliade 1988, Braune, pers. Mitteilung) und auch Goldbraune Mausmakis zeigen dieses Verhalten (Hagenah 2001, Weidt 2001). Obgleich außerhalb der Laktationsperiode thermoregulatorische Aspekte im Vordergrund stehen sollten, zeigte die individuelle Gruppenzusammensetzung keine saisonalen Veränderungen und Mausmaki-Weibchen

assoziiieren sich nicht wie Fledermäuse bevorzugt entsprechend ihres reproduktiven Status (Kerth & König 1999). Dennoch kommt der Reproduktion im Zusammenhang mit der Gruppenbildung wahrscheinlich eine große Bedeutung zu. Bei langlebigen Organismen wie Primaten spielen soziale Interaktionen für die langfristige Entwicklung von Sozialstrukturen in Gruppen eine wichtige Rolle (Berman et al. 1997, Hemelrijk 1999, 2000, te Boekhorst & Hemelrijk 1999). Eine große Vertrautheit zwischen den Weibchen einer reproduktiven Einheit ist wahrscheinlich auch für Mausmakis wichtig und kann den Reproduktionserfolg stark beeinflussen. Ein solcher Zusammenhang konnte auch für Mäuse (*Mus musculus domesticus*) nachgewiesen werden (König 1994 a und b) und sollte einen entscheidenden Einfluß auf die Dynamik von Schlafgruppen bei Mausmakis haben.

Bei der Schlafplatzwahl scheinen ältere Weibchen eine entscheidende Rolle zu spielen, da sie signifikant häufiger die ersten waren, die einen Schlafplatz aufsuchten. Möglicherweise geben sie auf diese Weise ihr Wissen über gute Schlafplätze an andere Gruppenmitglieder weiter und diese können davon profitieren. Die Wahl eines Schlafplatzes wird aber nicht nur von einem einzelnen Tier getroffen. Einmal konnte eine Gruppe von drei Weibchen mit drei Jungtieren im Alter von acht bis zwölf Wochen beobachtet werden, die sich am Ende der Nacht traf. Sie suchte gemeinsam mehrere Schlafplätze auf, bevor sie schließlich einen als Tagesquartier wählte. Die Weitergabe von Informationen über Ressourcen wird als ein wichtiger Vorteil der Evolution von Gruppen vor allem bei koloniebrütenden Vögeln und Fledermäusen angesehen und steht meist im Zusammenhang mit der Ressource Nahrung (Wilkinson 1985, 1995, Buckley 1997, Rolland et al. 1998, Barta & Giraleau 2001). Obgleich dies auch für die Bechsteinfledermaus (*Myotis bechsteinii*) angenommen wurde, zeigen die Streifgebiete für die Nahrungssuche nur geringe Überlappungen zwischen den Tieren und sind über mehrere Jahre konstant (Kerth et al. 2001a). Wie bei Mausmaki-Weibchen haben aber Tagesquartiere eine große Bedeutung für die Thermoregulation und die Jungenaufzucht. Die Weitergabe von Informationen über geeignete Schlafplätze wird daher als wahrscheinlich angesehen (Kerth & König 1999, Kerth et al. 2001a und b). Aufgrund der starken intrasexuellen Konkurrenz von *M. murinus*-Weibchen um Futter spielt bei ihnen die Weitergabe von Informationen über die Lage von Nahrungsquellen wahrscheinlich eine eher untergeordnete Rolle. Selbst Jungtiere wurden nie auf die Nahrungssuche mitgenommen, wenn sie die Höhle verlassen hatten (eigene Beobachtung). Mehrfach konnte beobachtet werden, daß die ersten Ausflüge außerhalb des Nestes in Abwesenheit der Mutter unternommen wurden. Später versuchten die Jungtiere zwar, ihrer Mutter bei der

Nahrungssuche zu folgen aber durch Agonistik und ihre größere Mobilität unterband sie dies regelmäßig. Schlafplätze sind im Gegensatz zu Nahrung eine Ressource, die geteilt werden kann und geeignete Höhlen sind nur begrenzt verfügbar. Aus thermoregulatorischen Gründen, als Prädatorenschutz und für die Jungenaufzucht sind sie bei Grauen Mausmakis jedoch von entscheidender Bedeutung und durch einen Informationsaustausch innerhalb von Gruppen über diese Ressource profitieren alle Mitglieder. Daten zur Schlafplatznutzung aus vorangegangenen Arbeiten unterstützen diese Vermutung, da auch Schlafplätze aus diesen Jahren genutzt wurden (Radespiel 1998, Sarikaya 1999, Ehresmann 2000).

Grundsätzlich wurden männliche Schlafgruppenmitglieder nur bis zur Geburt der Jungtiere in Schlafgruppen gefunden aber nie während der Jungenaufzucht. Dies könnte ein Mechanismus zur Vermeidung von Infantizid durch Männchen sein. Im Gegensatz zu diesen Befunden sind beim Goldbraunen Mausmaki gemischtgeschlechtliche Gruppen die Regel und reine Weibchengruppen eher die Ausnahme (Ehresmann 2000, Hagenah 2001, Randrianambinina, Weidt 2001). Diese Unterschiede in der Struktur von Schlafgruppen und der Ressourcennutzung lassen auf gravierende Unterschiede im Sozialsystem der Zwillingarten schließen. Bei Grauen Mausmakis stehen die Schlafgruppen in einem direkten Zusammenhang mit der gemeinschaftlichen Reproduktion und der Ressourcenverteidigung.

4.3.2 *Reproduktion in Gruppen*

Zwei Würfe mit 1-3 Jungtieren waren die Regel bei den Fokustieren in dieser Studie und wurden damit zum ersten Mal für Mausmakis in ihrem natürlichen Habitat dokumentiert. Zwar hat bereits Martin (1972b) bis zu drei Würfe pro Saison für Mausmakis vorhergesagt aber aus Kirindy wird bisher nur von einem Wurf pro Saison ausgegangen bzw. von der Produktion eines neuen Wurfes, wenn der erste nicht erfolgreich aufgezogen werden kann (Eberle & Kappeler 1999). Dies entspricht auch den Befunden aus dem Labor (Perret 1982, 1995, 1996, Radespiel & Zimmermann 2001, Wrogemann et al. 2001). Die einzige Ausnahme stellen die Beobachtungen von Andriansiferana et al. (1974) dar. Zwei Wildfänge hatten im Labor einen zweiten Wurf, nachdem sie bereits einen erfolgreich aufgezogen hatten. Die große Fruchtbarkeit von Mausmakis im Vergleich zu anthropoiden Altweltaffen wird in der Regel mit der geringen Körpergröße und einer energiereichen Ernährungsweise in Verbindung gebracht (Portmann 1970, Chapman et al. 1990). Die saisonale Beschränkung der Fortpflanzungsperiode und der hohe Prädationsdruck, dem Mausmakis ausgesetzt sind, sind weitere wichtige Faktoren, die eine hohe Reproduktionsrate begünstigen (Leutenegger 1979,

Ross 1998, Goodman 1993, Ims 1999a und b). Im Vergleich zu anthropoiden Altweltaffen verfolgen Graue Mausmakis daher ein r-Strategie, die aber dennoch nicht zu einem vergleichbaren Reproduktionspotential führt wie bei anderen Säugern ähnlicher Größe, wie etwa Wühlmäusen (Bronson 1989, Stearns 1992, Ross & Jones 1999, Lambin & Yoccoz 2001).

Eine hohe Synchronität der Geburtstermine wurde sowohl innerhalb von Schlafgruppen als auch zwischen den Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen beobachtet. Das gesamte Geburtenintervall erstreckte sich dabei über einen Zeitraum von nur 14 Tagen. Aufgrund dieses sehr kurzen Intervalls unterschieden sich Gruppenmitglieder von Nicht-Gruppenmitgliedern nicht signifikant in ihrer Synchronität. Ursache hierfür könnte die photoperiodische Induktion der Reproduktion bei Mausmakis sein. Sie synchronisiert nicht nur die Laktationsperiode mit der Nahrungsverfügbarkeit, sondern begünstigt auch die gemeinschaftliche Jungenaufzucht (Glatston 1979, 1986, Perret 1977, 1992, Perret & Aujard 2001). Die Steuerung der Reproduktion durch die Photoperiode führt im Labor selbst bei Weibchen in getrennten Räumen zu einer hohen Synchronität der Östren (Radespiel & Zimmermann 2001). In der gleichen Studie zeigte der erste Östrus aber auch ein größere Synchronität als die folgenden. Vergleichbares konnte in bezug auf die Geburten im Freiland nicht festgestellt werden. Unabhängig vom Erfolg ihres ersten Wurfes unterschieden sich Weibchen nicht in den Zeitintervallen zwischen zwei Geburten. Dies deutet auf eine aktive Synchronisation zwischen Gruppenmitgliedern hin. Trächtige Mäuseweibchen begehen häufig Infantizid, wenn sie die Gelegenheit dazu bekommen, während dies bei säugenden Weibchen nie beobachtet wurde (König 1994a, Manning et al. 1995). Eine Synchronisierung der Östren von Gruppenmitgliedern kann also auch das Potential für Infantizid verringern. In diesem Zusammenhang erscheint die Beobachtung interessant, daß in Gruppe 1 zwei Gruppenmitglieder, die zum gleichen Zeitpunkt geworfen hatten, das dritte Weibchen nicht mehr in die Höhle lassen wollten. Sie schlief schließlich bis zur Geburt ihres eigenen Wurfes allein. Danach nutzten die drei Tiere wieder einen gemeinsamen Schlafplatz. Die von Sarikaya (1999) beschriebene Aufspaltung einer Weibchengruppe zum Zeitpunkt der Geburten könnte ähnliche Ursachen haben. Es ist nicht bekannt, ob diese Tiere nach der Geburt aller Jungtiere wieder zu einer gemeinsamen Schlafgruppe zusammenkamen. Sie wurden jedoch zu Beginn der Saison 98/99 alle wieder in einer Schlafgruppe gefunden. Die auch im Labor zu beobachtende Unverträglichkeit von Weibchen kurz vor dem Wurftermin

(Glatston 1979, 1981, Schulz 1992) könnte also eine Methode zur Vermeidung von Infantizid durch andere Weibchen sein.

Daß kein Unterschied in der Östrussynchronität beim Vergleich von Gruppen- und nicht-Gruppenmitgliedern gefunden wurde, könnte aber auch eine andere Ursachen haben. Gruppenmitglieder können Östren so steuern, daß innerhalb von Gruppen eine hohe Synchronität besteht jedoch dennoch keine vollkommene Überschneidung der Östren. Dieses Phänomen wurde für Kattas (*Lemur catta*) beschrieben (Pereira 1991). Weibchen in einer sozialen Gruppe kommen alle in einem Zeitraum von nur 7 bis 20 Tagen in Östrus. Dennoch konnten in elf ‚Gruppenjahren‘ nur zwei sich überschneidende Östren gefunden werden. Weibchen erhöhten auf diese Art aktiv ihr Potential zur Partnerwahl, vermieden aber gleichzeitig die intrasexuelle Konkurrenz um Paarungspartner zwischen Weibchen. Soziale und umweltbedingte Zeitgeber für Östrussynchronität lassen sich nur schwer voneinander unterscheiden. Wahrscheinlich dient bei Grauen Mausmakis die Photoperiode als primärer Zeitgeber für die Reproduktion und erfährt durch soziale Signale eine Feinabstimmung. Ein größerer Stichprobenumfang ist jedoch für die Einschätzung der einzelnen Anteile notwendig.

4.3.3 Gemeinschaftliche Jungenaufzucht

Anders als bei Brutpaaren des Kardinals (*Cardinalis cardianlis*, Halkin 1997) konnte bei Mausmaki-Weibchen keine Koordination des Brutpflegeverhaltens von Gruppenmitgliedern beobachtet werden. Die Anwesenheit bei den Jungtieren wurde allein durch das Alter der Jungtiere bestimmt, die mit zunehmenden Alter länger allein gelassen wurden. Dies deckt sich mit den Befunden von Glatston (1979, 1981), die bei der Aufzucht im Labor einen Einfluß des Jungtieralters aber nicht der Gruppengröße auf die Anwesenheit der Mutter feststellen konnte. Wie in dieser Arbeit hatte die Gruppengröße aber einen entscheidenden Einfluß auf die Zeit, die die Jungtiere alleine waren. Mit zunehmender Gruppengröße steigt also die Wahrscheinlichkeit, daß ein Alttier bei den Jungtieren ist. Dies kann sich vorteilhaft auf die Entwicklung der Jungtiere auswirken, die eine Aufzuchttemperatur von 30°C für ein optimales Wachstum benötigen (Glatston 1979, 1981, 1986). Gleichzeitig sichert es eine bessere Verteidigung von Jungtieren gegen Prädatoren oder infantizidale Artgenossen. Eine höhere Anzahl Jungtiere in einem Nest kann aber ebenso zu einer besseren Thermoregulation führen und durch den Verdünnungseffekt die Überlebenschancen der eigenen Nachkommen erhöhen, wie es für einige gemeinschaftlich brütende Vogelarten nachgewiesen wurde (Vehrencamp 2000). Jungtiere in Gruppen werden häufiger gegroomt als solche von

Einzeltieren und dies könnte sich auch vorteilhaft auf den Befall von Jungtieren mit Ektoparasiten und damit langfristig ihr Überleben und den Reproduktionserfolg auswirken (Russell 1983, Brown & Brown 1986, König 1997). Häufig sind Jungtiere anfälliger für Ektoparasiten bzw. können nur geringere Parasitierungsraten tolerieren und profitieren hiervon besonders (Christe et al. 2000, Mooring & Hart 2000). Da in dieser Studie der Stichprobenumfang von Weibchen, die ihre Jungtiere allein aufziehen, zu gering war, sind Aussagen zu diesen Aspekten bisher nicht möglich.

Inwiefern während der Jungenaufzucht das Säugen fremder Jungtiere in Schlafgruppen auftritt, ist nicht bekannt. Beobachtungen deuten jedoch an, daß Weibchen ihre eigenen Jungtiere von fremden unterscheiden können und daher eher selektiv säugen. So konnte beobachtet werden, wie ein Weibchen einer Dreiergruppe ihr Jungtier aus der Höhle lockte und dort säugte, sich aber nicht um die übrigen Jungtiere kümmerte. Videobeobachtungen aus Höhlen in Kirindy deuten eine ähnliche Selektivität an (Eberle & Kappeler 2001, unveröff.). Die Jungenaufzucht in Gruppen kann aber auch eine Sicherung des Reproduktionserfolges für den Fall sein, daß ein Weibchen stirbt (König 1994b). Bei Mäusen zieht das überlebende Weibchen die Jungtiere allein groß und ähnliches könnte auch bei Mausmakis zutreffen (König 1994b, 1997). Tatsächlich wurden in Kirindy in zwei Fällen überlebende Jungtiere gefunden, deren Mutter während der Laktationsperiode gestorben war (Eberle & Kappeler 2001, unveröff.). Diese Jungtiere müssen also vom Säugen bei fremden Weibchen profitiert haben. Über die Häufigkeit dieses Verhaltens und die Fähigkeit von Mausmakis-Weibchen eigene Jungtiere von fremden zu unterscheiden, ist jedoch bisher nichts bekannt.

Falls gemeinschaftliches Säugen auftreten sollte, würde dies die fehlenden Unterschiede im Reproduktionserfolges von Neu- und Wiederfängen erklären. Erfahrene, ältere Weibchen können eine ungenügende Kompetenz primiparer Weibchen in Gruppen kompensieren und so deren Reproduktionserfolg steigern. Grundsätzlich ist aber die Betrachtung einzelner Würfe nur ein unzureichender Parameter für die Abschätzung des Erfolges einer Reproduktionsstrategie (Clutton-Brock 1988). So fand sich bei Mäusen kein Unterschied im Reproduktionserfolg einzelner Mäuse im Gegensatz zu solchen in Paaren, wenn nur einzelne Würfe verglichen wurden. Bei einem Vergleich des Lebenszeitreproduktionserfolges wurden jedoch signifikante Unterschiede festgestellt (König 1994a). Dieser Faktor ist bei Arten mit einer größeren Lebenserwartung wie den Mausmakis besonders wichtig.

Infantizid durch Männchen wird bei tagaktiven Primaten als ein Faktor für die Gruppenbildung diskutiert (Sterck et al. 1997, van Schaik & Kappeler 1997, Kappeler 1999). Die saisonale Reproduktion von Mausmakis und die konstanten Geburtenintervalle unabhängig vom Aufzuchterfolg lassen die Wahrscheinlichkeit eines Infantizids durch Männchen jedoch bei dieser Spezies gering erscheinen, da sie nicht mit einem Fitneßgewinn verbunden wäre (Hrady 1983). Unterstützt wird diese These durch die Beobachtung eines Weibchens kurz nachdem sie geworfen hatte. Während ihrer Anwesenheit bei den Jungtieren kam ein Männchen in die Höhle und blieb dort ungefähr 15 Minuten, ohne daß Abwehrreaktionen ihrerseits verzeichnet werden konnten (Schmelting, pers. Mitteilung). Vermutlich kam es während dieser Zeit zu einer Kopulation. Die Jungtiere blieben aber unbehelligt vom Männchen. Möglicherweise spielt bei Grauen Mausmakis eher der potentielle Infantizid durch andere Weibchen eine Rolle. Bei Erdhörnchen (*Spermophilus beecheyi*) sind es vor allem Weibchen, die Infantizid begehen und dadurch ihren eigenen Reproduktionserfolg erhöhen (Trulio 1996). Dies wird als Folge der intrasexuellen Ressourcenkonkurrenz gedeutet und bedeutet einen zusätzlichen energetischen Gewinn für Weibchen, die getötete Jungtiere fressen (Hrady 1983). Der beobachtete Infantizid durch nicht-verwandte Weibchen im Labor kann daher ein adaptives Verhalten darstellen. Im Freiland minimieren Weibchen durch die Wahl verwandter Gruppenmitglieder und die Abgrenzung gegen gruppenfremde Tiere das Infantizidrisiko durch andere Weibchen. Ein weiterer Faktor zur Verminderung von Infantizid könnte die Tendenz zur Absonderung der Weibchen um den Geburtstermin sein (Glatston 1979). Ähnlich wurde bei Erdmännchen (*Suricata suricatta*) die Vertreibung subdominanter Weibchen durch das trächtige, dominante Weibchen aus der Gruppe beobachtet, die einige Zeit nach der Geburt wieder zur Gruppe stoßen (Clutton-Brock et al. 1998). Die beobachteten Weibchengruppen könnten also neben der Konkurrenz um Schlafplätze auch der Verteidigung der Nachkommen gegen infantizidale, fremde Weibchen dienen.

4.4 Kosten von Weibchenassoziationen: Parasiten

Die qualitativen Daten zum Parasitenbefall zeigen sowohl jahreszeitliche Unterschiede als auch eine geschlechtsspezifische Differenzierung. Weibchen mit Ektoparasiten im Kopfbereich wurden ausschließlich von August bis Oktober beobachtet, Männchen dagegen bis einschließlich November und dann wieder im Januar. Dabei waren die Mausmaki-Männchen in der Regel stärker von Parasiten befallen als die Weibchen. Dieser Befund steht im Widerspruch zu den häufig aufgeführten Nachteilen des Gruppenlebens (Krebs & Davies

1996). Obwohl Mausmaki-Weibchen in der Regel in Gruppen schliefen, hatten sie signifikant weniger Ektoparasiten als die Männchen. Für diesen scheinbaren Widerspruch zur zuvor erwähnten These gibt es mehrere mögliche Erklärungen.

Nach der Immunkompetenz-Handicap-Hypothese (Folstad & Karter 1992, eine Ergänzung von Hamilton & Zuk 1982) besteht ein Zusammenhang („trade-off“) zwischen den Investitionen in die Reproduktion und der Immunkompetenz eines Individuums. Tatsächlich zeigten *Drosophila*-Larven, die auf Resistenz gegenüber Parasitoiden selektiert worden waren, eine geringere Durchsetzungskraft bei der intraspezifischen Konkurrenz um Nahrung (Kraaijeveld & Godfray 1997). Auch Sorci et al. (1997) berichten von dem Zusammenhang einer Selektion auf eine Parasitenresistenz auf Kosten anderer Parameter der Lebensgeschichte. Häufig wurde ein Zusammenhang zwischen Testosteron, das für die Ausbildung männlicher sexueller Geschlechtsmerkmale verantwortlich ist, und der Immunkompetenz hergestellt (Sheldon & Verhulst 1996). Männliche Spatzen (*Passer domesticus*, Poiani et al. 2000) und Zauneidechsen (*Sceloporus undulatus hyacinthinus*, Klukowski & Nelson 2001) zeigten eine positive Korrelation zwischen dem Befall mit Ektoparasiten und der Testosteron-Konzentration im Blut. Falls ein ähnlicher Zusammenhang auch für *M. murinus* besteht, würde dies den stärkeren Befall mit Ektoparasiten bei den Männchen ebenso erklären wie den Anstieg der Parasitierungsrate zum Zeitpunkt des zweiten Östrus. Bei Mausmaki-Männchen wurde eine kontinuierliche Zunahme der Fellpflegeaktivitäten von November bis März beobachtet (Schmelting 2000). Dies könnte zusammen mit dem beinahe täglichen Wechsel des Schlafplatzes während der Regenzeit eine Strategie von Männchen sein, den Parasitenbefall dennoch zu reduzieren.

Aber auch für weibliche Tiere trifft das Immunkompetenz-Handicap-Prinzip zu, und bei Fledermäusen (*Myotis myotis*) waren trächtige Weibchen stärker mit für diese Art spezifischen Ektoparasiten (*Spinturnix myoti*, Acarina) befallen als nicht-trächtige. Außerdem zeigten sie eine schwächere Immunantwort (Christe et al. 2000). Besonders stark war der Befall zu Beginn der Gravidität, wenn die Immunantwort reduziert ist, um eine Abstoßung von Föten zu verhindern (Haig 1993). Bei weiblichen Dickhornschafen (*Ovis canadensis*) wurden während der Laktation mehr Larven des Lungenwurms im Kot gefunden als bei nicht-laktierenden. Weiterhin waren Schafe mit weiblichen Lämmern weniger stark befallen als Weibchen mit männlichen Lämmern, die bei dieser Art kostenaufwendiger sind (Festa-Bianchet 1989). Nimmt man eine ähnliche Beziehung auch bei Mausmakis an, wäre gerade

während der Trächtigkeit und Laktation eine erhöhte Belastung mit Parasiten zu erwarten. Diese wurde aber in dieser Studie nicht festgestellt. Daher trifft die Annahme bei der untersuchten Spezies entweder nicht zu, oder es gelingt den Weibchen, diese Kosten erfolgreich zu kompensieren.

Bei Elstern (*Pica pica*) fand man eine negative Korrelation zwischen Körperkondition und Parasitenbefall, wobei der Befall bei Männchen stärker ausgeprägt war als bei Weibchen (Blanco et al. 2001). Vorausgesetzt, ein solcher Zusammenhang zwischen der Kondition und der Belastung mit Parasiten bestünde auch bei Mausmakis, wäre der Rückgang der Befallsraten beider Geschlechter auf das verbesserte Nahrungsangebot zu Beginn der Regenzeit und die daraus resultierende verbesserte Körperkondition zurückzuführen. Dies würde die jahreszeitlichen Schwankungen in den Befallsraten beider Geschlechter erklären. Der Anstieg in der Befallsintensität der *M. murinus*-Männchen zum Zeitpunkt des zweiten Östrus wäre dann eine direkte Folge des ‚trade-offs‘ zwischen erneutem Investment in die nach Suche rezeptiven Weibchen und der Nahrungsaufnahme (Schmelting 2000).

Obleich die Arbeit von Brown & Brown (1986) häufig zitiert wird, um den Zusammenhang von Gruppengröße und Parasitenbefall zu zeigen, sind die Befunde dieser Arbeit nicht eindeutig. Kosten für das Leben in Kolonien wurden nur für den Befall mit der Wanzenart (*Oeciacus vicarius*) festgestellt, die ein Wirtsspezialist ist und vor allem Jungtiere schädigt. Die parallel untersuchten Flöhe (*Ceratophyllus celsus*) befallen eher adulte Tiere und für sie konnten keine meßbaren Kosten in Abhängigkeit von der Koloniegröße festgestellt werden. Welche Kosten ein Ektoparasit für seinen Wirt verursacht, hängt stark von der Mobilität des Parasiten ab. Côtè und Poulin (1995) fanden heraus, daß eine positive Korrelation der Gruppengröße des Wirtes mit der Häufigkeit und der Intensität des Befalls mit infektiösen bzw. wenig mobilen Parasiten (contagious parasites) besteht, die durch direkten Kontakt übertragen werden. Für sehr bewegliche Parasiten dagegen wurde der umgekehrte Zusammenhang gefunden, und in Gruppen lebende Individuen wurden seltener befallen als Einzeltiere. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen Untersuchungen an Primaten, Vögeln und an Meeresschnecken (Freeland 1976, Loye & Carole 1995, Wikelski 1999). Inwiefern diese Aspekte für die beiden gefundenen Ektoparasitenarten zutreffen, kann zu diesem Zeitpunkt nicht gesagt werden, da genauere Kenntnisse der Lebensgeschichte-Parameter für diese beiden Spezies bisher nicht vorhanden sind. Deshalb kann auch nicht ausgeschlossen werden, daß die beobachteten Zecken und Haarlinge nur einen Teil ihres Lebenszyklus auf dem Wirt

verbringen bzw. ihre Reproduktion saisonal ist. So hat für kanadische Elche (*Alces alces*) der Befall mit der Zecke *Dermacentor albipictus* nur während des Winters Bedeutung (Mooring & Samuel 1998). Vier von fünf Ektoparasitenspezies einer amerikanischen Fledermausart (*Antrozous pallidus*) verbringen einen Teil ihres Lebenszyklus an den Wänden der Übernachtungsquartiere. Die Tiere verringern das Infektionsrisiko mit häufigen Wechseln der Schlafplätze (Lewis 1996). Ähnliche Merkmale können auch auf die bei *M. murinus* gefundenen Parasiten zutreffen und das Wechselverhalten der Tiere erklären.

Mooring et al. (1996) fanden bei Impalas (*Aepyceros melampus*) einen Zusammenhang zwischen dem Geschlecht, dem Status und der Zeit, die mit der Fellpflege verbracht wurde. Als Folge waren territoriale Böcke stärker mit Zecken (*Boophilus decoloratus*) befallen als Junggesellen und Weibchen. Groomen ist ein effektives Mittel zur Beseitigung von Ektoparasiten wie Zecken (Murray 1987, Hart 1990). Im Verlauf dieser Arbeit wurden ausschließlich Parasiten in der Kopfregion der gefangenen Tiere erfaßt, die diesen bei der Fellpflege nur schwer zugänglich sind. Das Leben in der Gruppe könnte für Weibchen den Vorteil der gegenseitigen Fellpflege bergen und so der Bekämpfung von Ektoparasiten in der Kopfregion dienen. Dies würde den Nachteil eines erhöhten Risikos für Ektoparasitenbefall abschwächen oder sogar umkehren. Tatsächlich konnten die Tiere regelmäßig vor dem Verlassen ihrer Schlafplätze bei der gegenseitigen Fellpflege beobachtet werden. Dies würde eine weitere Erklärung für die beobachteten geschlechtsspezifischen Unterschiede bieten. In diesem Zusammenhang erscheint eine weitere Beobachtung besonders interessant: Gewöhnlich beginnen die Weibchen nach dem Verlassen des Schlafplatzes zügig mit der Nahrungssuche und scheinen sich nicht für die übrigen Mitglieder der Schlafgruppe zu interessieren (eigene Beobachtungen). In der ersten Saison konnte jedoch in einer Gruppe zweimal ausgiebige gegenseitige Fellpflege außerhalb der Höhle beobachtet werden, bevor die Tiere sich einige Minuten später auf die Nahrungssuche begaben. Außerdem wurden zwei Weibchen dabei beobachtet, wie sie kurz vor der Geburt ihres Wurfes eine Höhle ausleckten, in der ihr Wurf dann seine ersten Tage verbrachte. Dies könnte eine gezielte Strategie zur Reduzierung von Parasiten und zur Verminderung des Infektionsrisikos für die Jungtiere sein.

Die hier vorgestellten Erklärungen für die jahreszeitlichen und geschlechtsspezifischen Unterschiede des Befalls mit Ektoparasiten bei Grauen Mausmakis schließen sich nicht gegenseitig aus. Die vorliegende Datenmenge reicht jedoch zu einem endgültigen Schluß nicht aus und gezielte Untersuchungen zu Teilaspekten müssen hier Klarheit schaffen.

4.5 Konkurrenz um Ressourcen: Nahrung

4.5.1 Aktivitätsbudget und Nahrungsspektrum

Die Aktivität der Sendertiere setzte sich in der Hauptsache aus den Verhaltensweisen Lokomotion, Fressen und Sitzen zusammen. Der Anteil der verschiedenen Verhaltensweisen war dabei relativ konstant im Verlauf der Saison. Ähnlich verhielt es sich auch mit dem Aktivitätsbudget von weiblichen Schimpansen in Gombe (Matsumoto-Oda & Oda 2001). Der signifikant verlängerte Anteil der Kategorie nicht sichtbar in der Saison 99/00 ist wahrscheinlich auf die schlechtere Sicht durch die bereits stark belaubten Bäume in der zweiten Saison zurückzuführen.

Das Nahrungsspektrum der Fokustiere bestand aus Früchten, Nektar, Baumharzen, Insektensekreten und Insekten sowie kleinen Vertebraten. Die Anteile der verschiedenen Futterquellen schwankten dabei im Jahresverlauf. Baumharze und Zikadensekret wurden vornehmlich während der Trockenzeit gefressen. Ab November nahm dann der Anteil an Früchten und Insekten zu, der ein Maximum im Februar erreichte. Auffällig war die ausschließliche Nutzung von Nektar von *Canthium spec.* im Januar. Die Tiere suchten jede der in Dolden direkt am Stamm sitzenden Blüten auf und erst, nachdem der ganze Baum abgesucht worden war, wechselten sie zum nächsten. Offensichtlich stellt diese Spezies eine sehr ergiebige Nahrungsquelle dar, und möglicherweise spielen Mausmakis für sie auch eine Rolle als Bestäuber (siehe auch Schmelting 2000). Ein solcher Zusammenhang wurde für den Großen Fettschwanzmaki (*Cheirogaleus major*) bei der Bestäubung von *Strongylodon craveniae* (Leguminosae) nachgewiesen, deren Blüten spezielle Anpassungen an diesen Bestäuber besitzen (Nilsson et al. 1993). Obgleich Mausmakis ursprünglich als insektivor klassifiziert wurden, fand Atsalis (1998, 1999) bei Roten Mausmakis (*M. rufus*) neben einem festen Anteil von *Bakerellia*-Samen saisonal wechselnde Anteile diverser anderer Nahrungsquellen. Ihre Ernährung wird folglich ebenfalls stark durch saisonale Fluktuationen in der Nahrungsverfügbarkeit bestimmt, und sie könnten wichtig für die Samenverbreitung der semiparasitischen *Bakerellia* sein. Die jahreszeitlichen Schwankungen in der Nahrungsverfügbarkeit wurden auch von Hladik et al. (1980) beschrieben. Sie haben Folgen für die intraspezifische Konkurrenz um diese Ressource und können sich auf die Streifgebiete der Tiere auswirken.

4.5.2 Aktionsraumgröße und -dynamik

Die Größe der nächtlichen Streifgebiete der Fokustiere schwankte im Verlauf dieser Arbeit zwischen 1,59 und 0,67 ha. Die beobachteten Aktionsraumgrößen waren mit denen aus anderen Studien im gleichen Gebiet vergleichbar (Radespiel 1998, 2000, Sarikaya 1999, Ehresmann 2000). Auch wenn zwischen den einzelnen Monaten keine signifikanten Veränderungen der Größe festgestellt werden konnten, korrelierte die Größe der Aktionsräume negativ mit dem Voranschreiten der Saison. Eine Korrelation mit dem Gewicht der Weibchen, wie sie beim interspezifischen Vergleich von Säugerweibchen gefunden wurde (LaBarbera 1989), konnte nicht festgestellt werden. Dies weist auf einen Zusammenhang zwischen der Größe des Streifgebietes und der Nahrungsverfügbarkeit im Habitat hin.

Nach Clutton-Brock & Harvey (1978) bestimmt die Verteilung der Ressourcen die Verteilung der beiden Geschlechter. Zu diesen gehört im Falle der Weibchen die Nahrung. Bei vielen Arten wurde eine inverse Beziehung zwischen der Ausdehnung der Streifgebiete und der Nahrungsverfügbarkeit festgestellt (Boutin 1984, Guillet et al. 1996, Hulbert et al. 1996). Auch Veränderungen in der Qualität der Nahrung können Einfluß auf Aktionsräume haben. Gursky (2000a) konnte bei Tarsiern (*Tarsius spectrum*) in Sulawesi nachweisen, daß sie in der nahrungsreichen Periode weniger Zeit mit der Nahrungssuche verbrachten und qualitativ hochwertigere Nahrung zu sich nahmen. Trächtige Weibchen des Diademsifaka (*Propithecus diadema edwardsi*) unterscheiden sich in der Wahl der Nahrung von den Männchen. Sie können so ihren energetischen Ansprüchen gerecht werden, ohne ihren Aktionsraum im Verhältnis zu den Männchen zu vergrößern (Hemingway 1999). Zur Vorhersage des Nahrungsangebotes und damit auch der Aktionsraumgröße können Niederschläge ein guter Parameter sein. Dies haben Untersuchungen an verschiedenen Känguruharten ergeben (Priddel et al. 1988, Clancy & Croft 1990, Fisher 2000). Eine vergleichende Arbeit an Känguruhs und ihren Verwandten zeigt, daß im Gegensatz zu den Säugern der nördlichen Breiten bei makropoden Beuteltieren nicht die Körpergröße der entscheidende Faktor zur Vorhersage der Aktionsraumgröße von Weibchen ist (Fisher & Owens 2000). Statt dessen erklärt der jährliche Niederschlag mehr als die Hälfte der Variation zwischen den Arten. Weitere, aber deutlich geringerer Einflußfaktoren sind die Gruppengröße und die Populationsdichte. Ein ähnlicher Zusammenhang kann auch für Mausmakis angenommen werden.

Daß die Populationsdichte ein entscheidender Faktor für die Größe von Streifgebieten sein kann, zeigen Studien an Mäusen und Hirschen. In beiden Arbeiten waren die Aktionsräume bei hohen Populationsdichten deutlich kleiner als bei niedrigen (Ostfield & Canham 1995, Vincent et al. 1995). Ähnliche Beziehungen könnten auch bei Mausmakis bestehen, wie Untersuchungen an zwei Populationen des Goldbraunen Mausmakis (*M. ravelobensis*) zeigen. Diese Zwillingart des Grauen Mausmaki kommt im Untersuchungsgebiet sympatrisch mit *M. murinus* vor (Zimmermann et al. 1998). Ihre Populationsdichte und die Aktionsraumgröße entsprechen in etwa der des Grauen Mausmakis (Ehresmann 2000). Außerdem gibt es eine weitere Population ca. 2 km entfernt (JBB). Dort kommt sie exklusiv in einer etwa zehnfachen Dichte vor, und die Streifgebiete sind deutlich kleiner als im Untersuchungsgebiet (Hagenah 2001, Randrianambinina 2001, Weidt 2001). Bisher liegen aber noch keine genaueren Untersuchungen über die Ursachen dieser unterschiedlichen Populationsdichten vor. Auch in der untersuchten *M. murinus*-Population kann von einem Einfluß der Populationsdichte ausgegangen werden.

Clutton-Brock & Harvey (1977, 1979) fanden bei Primaten einen Zusammenhang zwischen der Streifgebietsgröße bzw. der Populationsdichte von Primatenfamilien und den Faktoren Individual- bzw. Gruppengewicht sowie der Ernährungsweise. Der Anteil folivorer Ernährung und das Individualgewicht waren dabei negativ mit der Größe des Aktionsraumes korreliert. Außerdem hatten nachtaktive Arten generell ein kleineres Streifgebiet als tagaktive. Ein entscheidender Einfluß der Ernährungsweise auf die Größe der Streifgebiete wurde auch bei Carnivoren gefunden (Gittleman & Harvey 1982). Graue Mausmakis ernähren sich omnivor und sind in der Wahl ihrer Futterquelle opportunistisch. Im Vergleich zeigen Große Fettschwanzmakis (*Cheirogaleus major*) in den Regenwäldern der Ostküste bei einem Körpergewicht von etwa 440 g Aktionsraumgrößen von 4 ha, und die sympatrisch mit *M. murinus* vorkommenden Mittleren Fettschwanzmakis (*C. medius*) haben ein mittleres Gewicht von 282 g und eine Aktionsraumgröße von 1 bis 4 ha (Hladik et al. 1980, Müller 1999). Bei einem mittleren Körpergewicht von 302 g liegt die Größe der Streifgebiete von Mirza-Weibchen (*Mirza coquereli*) bei etwa 3 ha (Kappeler 1997). Diese drei Arten haben eine vergleichbare Ernährungsweise wie *M. murinus*, wenn auch die Anteile der verschiedenen Nahrungsquellen sich unterscheiden mögen. Berücksichtigt man die Unterschiede in der Körpermasse, hat das Streifgebiet von Grauen Mausmakis eine ähnliche Größe wie bei den genannten Arten.

Der Vergleich mit anderen Arten legt die Schlußfolgerung nahe, daß auch die Weibchen des Grauen Mausmakis ihre Aktionsräume als Reaktion auf ein verbessertes Nahrungsangebot verkleinern. Das beobachtete Minimum in der Streifgebietsgröße im Februar fällt aber auch mit der Anwesenheit von Jungtieren zusammen, die von ihren Müttern gleich nach der Geburt nur für kurze Ausflüge verlassen werden. Die Populationsdichte und die Ernährungsweise sind weitere Faktoren, die das Ausmaß des Streifgebietes modifizieren. Den größten Einfluß auf die Veränderungen in der Aktionsraumgröße bei *M. murinus* hat jedoch das wachsende Nahrungsangebot.

4.5.3 Konkurrenzbeziehungen

Konkurrenz innerhalb von Schlafgruppen

Die Streifgebiete von Schlafgruppenmitgliedern zeigen untereinander Überschneidungen, die im Verlaufe der Saison abnehmen. Diese Beobachtung ist vermutlich primär auf ein wachsendes Nahrungsangebot in der Regenzeit zurückzuführen, kann aber nicht die alleinige Ursache sein. Nur zweimal konnten zwei Mitglieder einer Schlafgruppe (45-97 und 64-98) in der Regenzeit im gleichen Baum beim Verzehr von Früchten beobachtet werden, ohne daß direkte Interaktionen stattfanden. Im Vergleich mit den Aktionsraumüberlappungen der Männchen nach der Paarungszeit im Februar und März (Schmelting 2000) sind sie zwischen Gruppenmitgliedern geringer ausgeprägt. Dies ist ein Hinweis auf eine Nahrungskonkurrenz zwischen Weibchen einer Schlafgruppe. Nahrungskonkurrenz spielt für die sozialen Beziehungen zwischen Primatenweibchen eine zentrale Rolle (Wrangham 1980, van Schaik 1989, Sterck et al. 1997). Die Nutzung räumlich getrennter Streifgebiete für die Nahrungssuche trägt dazu bei, diese Konkurrenz zu reduzieren. Im Februar und März haben die meisten Weibchen ihren zweiten Wurf und müssen den damit verbundenen energetischen Ansprüchen mit einer entsprechenden Nahrungsaufnahme begegnen (Bronson 1989). Daß sie dennoch nicht in der Nähe der Jungtiere auf Nahrungssuche gehen, sondern ihre entfernteren Streifgebiete aufsuchen, spricht für eine aktive Minimierung der Nahrungskonkurrenz innerhalb der Gruppe. Bereits beim Verlassen der Höhle orientieren sich die Tiere in unterschiedliche Richtungen und kommen dann zum Schlafen wieder zusammen (Reimann, pers. Mitteilung, eigene Beobachtung). Diese Ergebnisse belegen eine Konkurrenz um Nahrung zwischen Gruppenmitgliedern. Die bisherigen Befunde liefern Hinweise auf eine aktive Meidung unter den Gruppenmitgliedern, um so der Intra-Gruppenkonkurrenz zu begegnen.

Konkurrenz zwischen Schlafgruppen

Die Aktionsraumüberlappungen sind zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen signifikant geringer ausgeprägt als zwischen Gruppenmitgliedern. Dies steht im Gegensatz zu Beobachtungen bei Goldbraunen Mausmakis, die auch zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen ausgeprägte Überschneidungen der Streifgebiete zeigen (Hagenah 2001, Weidt 2001) und deutet auf eine intrasexuelle Nahrungskonkurrenz zwischen Schlafgruppen hin. Agonistische Interaktionen zwischen Weibchen verschiedener Gruppen konnten dennoch nicht beobachtet werden. Dies kontrastiert stark mit der bei anderen Strepsirrhini anzutreffenden agonistischen Abgrenzung von Territorien (Gursky 2000). Auch die Weibchen vieler solitärer Musteliden verteidigen ihre Streifgebiete in der Regel agonistisch untereinander (Johnson 2000). Im Gegensatz dazu scheint die Ausbildung separater Streifgebiete verschiedener Gruppen bei Grauen Mausmakis eher durch das Vermeiden fremder Artgenossen erreicht zu werden. Als Mittel für die gegenseitige Abgrenzung können dabei akustische und olfaktorische Signale eine Rolle spielen. In 38,7 % der Beobachtungen konnten Fokusweibchen beim Markieren an Futterplätzen beobachtet werden und diese Marken dienen möglicherweise einer territorialen Abgrenzung zwischen Weibchen verschiedener Gruppen. Da es sich beim Urinwaschen nicht um eine auffällige Verhaltensweise handelt und die Tiere sich bei der Nahrungssuche meist auf einigen Metern Höhe befanden, findet es wahrscheinlich tatsächlich häufiger statt. Die gefundenen Werte stellen also eher eine Unterschätzung der wahren Verhältnisse dar.

Intersexuelle Konkurrenz

Ein Vergleich der Aktionsraumgrößen von Männchen aus dem selben Untersuchungszeitraum spiegelt deutlich die verschiedenen Strategien der beiden Geschlechter wider. Schmelting (2000) fand in seiner Arbeit eine starke Fluktuation der Streifgebiete, die im Zusammenhang mit der Reproduktion stand. Während im Juli die Streifgebiete der Männchen in ihrer Größe denen der Weibchen entsprechen, steigen sie im August stark an und erreichen ihr Maximum im September mit einer mittleren Größe von ca. 3 ha. Im Oktober werden sie dann wieder kleiner, sind aber mit einer mittleren Größe von ungefähr 1,7 ha immer noch deutlich größer als die der Weibchen. Im November, vor dem Beginn der Geburtsaison, wird dann mit einer Größe von ca. 2,5 ha ein weiterer Spitzenwert erreicht. Danach nimmt die Aktionsraumgröße kontinuierlich ab und ist ab Februar von der der Weibchen nicht mehr zu unterscheiden. Diese Beobachtung entspricht dem Modell von Erlinge & Sandell (flexible territorial model, 1986), nach dem Männchen ihre Streifgebiete in der Fortpflanzungsperiode

an die Verteilung der Weibchen anpassen, während in der übrigen Zeit des Jahres die Ressource Nahrung im Vordergrund steht. Im Gegensatz zu den Weibchen zeigen die Männchen deutliche intrasexuelle Überschneidungen der Streifgebiete, die die Bedeutung der Nahrungskonkurrenz bei Weibchen unterstreichen. Bei Grauen Mausmakis findet man außerdem ausgeprägte intersexuelle Überschneidungen der Aktionsräume (Radespiel et al. 1998, Ehresmann 2000, Radespiel 2000), die zu einer Konkurrenz zwischen den Geschlechtern führen können. In dieser Arbeit fand die Mehrheit der seltenen sozialen Begegnungen während der nächtlichen Aktivität der Fokustiere zwischen den verschiedenen Geschlechtern statt. Sie standen zumeist im Zusammenhang mit der Reproduktion und waren häufig agonistischer Natur. Agonistische Interaktionen wurden auch an Futterplätzen, an denen das Zikadensekret aufgeleckt wurde, beobachtet und waren hier immer gegen Männchen gerichtet. Diese wurden in der Regel von den Futterplätzen vertrieben. Für Mausmakis wurde im Labor weibliche Dominanz nachgewiesen (Radespiel 1998, Doye 1999, Radespiel & Zimmermann, 2001, im Druck) und ist auch bei anderen Lemurenarten wie den Kattas (*Lemur katta*) zu finden (Jolly 1998, Pollock 1989, Pereira et al. 1999). Diese bei Säugern ungewöhnliche Eigenschaft wird mit den hohen energetischen Ansprüchen von Lemurenweibchen während der Reproduktion begründet (Pollock 1989, Young et al. 1990, Jolly 1998, Pereira et al. 1999). Vor diesem Hintergrund kann auch die Vertreibung von Männchen von Nahrungsquellen, insbesondere in der Trockenzeit, bei *M. murinus* als intersexuelle Strategie zur Monopolisierung von Nahrungsressourcen interpretiert werden. Sie wurde weder bei monogamen Fettschwanzmakis (Müller 1999) noch bei in gemischtgeschlechtlichen Gruppen lebenden Goldbraunen Mausmakis beobachtet (Hagenah 2001, Weidt 2001) und hängt daher wohl auch eng mit dem Sozialsystem von Cheirogaleiden zusammen.

Die Ergebnisse dieser Arbeit zu den Streifgebieten bei Mausmaki-Weibchen belegen eine starke intrasexuelle Konkurrenz um die Ressource Nahrung. Diese ist innerhalb von Gruppen weniger stark ausgeprägt als zwischen verschiedenen Gruppen, wird aber in beiden Fällen mit der Vermeidung intrasexueller Begegnungen beantwortet. Dies führt zu räumlichen Trennung von Streifgebieten, die zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen ausgeprägter ist als innerhalb einer Schlafgruppe. Olfaktorische und wahrscheinlich auch akustische Signale spielen dabei eine Rolle. Auf intersexueller Ebene wird keine räumliche Ausgrenzung beobachtet und eine direkte Konkurrenz an Futterplätzen tritt auf. Durch die Dominanz der Weibchen gelingt es ihnen, Männchen an Futterplätzen zu vertreiben.

4.5.4 Räumliche Konstanz

Weibchen des Grauen Mausmaki zeigten in dieser Studie eine hohe räumliche Konstanz ihrer Aktionsräume. Dies gilt sowohl innerhalb einer Saison als auch langfristig über mehrere Jahre. Nach Linn (1984) liegt der adaptive Wert bekannter Aktionsräume in der effizienten Nutzung vorhandener Ressourcen. Aufgrund des Wissens über die Lage und Verteilung solcher Ressourcen kann Zeit und Energie gespart sowie das Prädationsrisiko verringert werden. Gleichzeitig lohnt es sich jedoch nur, Aktionsräume mit ausreichender Ressourcenverfügbarkeit über einen längeren Zeitraum zu nutzen. Tatsächlich wurden Weibchen, die in beiden Saisons Fokustiere waren, dabei beobachtet, wie sie an exakt den gleichen Plätzen das Sekret der Zikadenlarven fraßen. Diese Zikaden bevorzugten möglicherweise bestimmte Nahrungspflanzen und daher besteht eine gewisse Wahrscheinlichkeit, dort in mehreren Jahren Zikadenlarven anzutreffen. Ähnlich verhält es sich mit Harzbäumen und solchen, die für die Mausmakis verwertbare Früchte produzieren, wenn deren Produktion vorhersagbar ist. Phenologische Daten zeigen, daß die Produktion der Pflanzen in den stark saisonalen Trockenwäldern der madagassischen Westküste einem relativ festen Muster folgt, während dies für die asaisonalen Regenwälder der Ostküste eher nicht der Fall ist (Ganzhorn 1989, 1999, Sorg & Rohner 1996, Ganzhorn et al. 1999). Auch Schlafplätze wurden zum Teil in beiden Jahren genutzt. Das erworbene Wissen über die Eignung bestimmter Schlafplätze könnte auch hier einen reproduktiven Vorteil bedeuten. In einer Untersuchung an Eichhörnchen (*Tamiasciurus hudsonicus*) in Großbritannien beeinflusste die Nahrungsverfügbarkeit das Abwanderungsverhalten von Weibchen (Lurz et al. 1997). Vereinzelt kam es vor, daß Weibchen ihr Territorium einem Nachkommen überließen und ein benachbartes Territorium bezogen. Dies wird mit der höheren Konkurrenzfähigkeit adulter Weibchen und einer hohen Wintermortalität für abwandernde Jungtiere in Verbindung gebracht. Bei hohen Populationsdichten wurde gelegentlich das Verlassen des Territoriums (,breeding territory‘) beobachtet, wenn es von schlechter Qualität war und ein Nachbarrevier frei wurde. In einer Population von Turmfalken (*Falco naumanni*) in Spanien hing die Wahrscheinlichkeit für eine Abwanderung nach der ersten Brutperiode (,breeding dispersal‘) von der Erfahrung der Tiere ab (Serrano et al. 2001). Beide Geschlechter zeigten ein zunehmend philopatrisches Verhalten mit wachsender Erfahrung, das auf eine wachsende Vertrautheit mit den lokalen Gegebenheiten zurückgeführt werden konnte. Die detaillierte Analyse von Fangdaten über einen Zeitraum von fünf Jahren und genetische Untersuchungen aus der untersuchten Population ergaben, daß bei Grauen

Mausmakis Männchen eine geringere Standorttreue nach dem Erreichen des Reproduktionsstatus zeigen als Weibchen (Radespiel et al. eingereicht). Die Männchen sind dabei generell variabel in ihrer Neigung abzuwandern. Auch Fangdaten von Goldbraunen Mausmakis weisen auf Standorttreue über längere Zeiträume hin (Hagenah 2001, Randrianambinina 2001, Weidt 2001). Detailliertere Analysen liegen aber für *M. ravelobensis* bisher nicht vor. Wahrscheinlich spielt bei den Weibchen des Grauen Mausmakis die Kenntnis von der Ressourcenverteilung eine große Rolle und ist mit einem Konkurrenzvorteil verbunden. Dies hat eine große Standorttreue zur Folge.

4.6 Konkurrenz um Ressourcen: Schlafplätze

4.6.1 Schlafplatzqualität und Nutzungsmuster

Mausmaki-Weibchen in Ampijoroa nutzen drei verschiedene Schlafplatztypen: Baumhöhlen, Blattnester und offene Schlafplätze. Dabei sind Höhlen der am häufigsten genutzte Schlafplatztyp und dies vor allem während der regenarmen Jahreszeit. Für Kirindy sind bislang nur Baumhöhlen und offene Schlafplätze, aber keine Nester als Schlafplätze für Graue Mausmakis beschrieben worden (Fietz 1995, Schmid 1997). Die Untersuchungen dort fanden jedoch nur während der Trockenzeit mit einer begrenzten Anzahl von Sendertieren statt, und es ist nicht auszuschließen, daß auch dort Blattnester verwendet werden. Unterschiede können aber auch im Zusammenhang mit den unterschiedlichen Waldtypen und der Zahl großer Bäume in Ampijoroa und Kirindy stehen (Ganzhorn & Schmid 1998, Rendigs et al, eingereicht). Die überwiegende Nutzung von Blattnestern wurde für beide Geschlechter von *M. ravelobensis* beschrieben, wobei auch hier nur Daten für die Trockenzeit vorliegen. Zudem unterscheiden sich diese in ihrer Definition deutlich von den in dieser Arbeit gefundenen und beschriebenen Nestern. Sie bestehen bei *M. ravelobensis* in der Regel aus heruntergefallenen Blättern, die sich im Geäst oder in Lianen angesammelt haben (Ehresmann 2000, Hagenah 2001, Randrianambinina 2001, Weidt 2001). Es ist bisher nichts darüber bekannt, inwieweit die Tiere auch aktiv Blätter hinzufügen. Offene Schlafplätze in Lianen wurden für *M. myoxinus* in Kirindy beschrieben und als Folge der interspezifischen Konkurrenz mit *M. murinus* gedeutet (Schwab 2000). Es konnten dabei jedoch nur 18 von 112 Schlafplätzen von *M. myoxinus* sicher lokalisiert werden und die beschriebenen sind daher nicht unbedingt repräsentativ.

Baumhöhlen unterscheiden sich sowohl im Hinblick auf die erfaßten Schlafplatzcharakteristika als auch hinsichtlich ihrer Nutzung signifikant von Blattnestern und

offenen Schlafplätzen. Höhlen sind in signifikant dickeren Bäumen lokalisiert als Blattnester und offene Schlafplätze. Sie liegen in der Regel mit ca. 90 cm Höhe deutlich niedriger als Nester und offene Schlafplätze mit über 4 m. Dies läßt sich zum einen mit strukturellen Unterschieden erklären. Bäume müssen einen bestimmten Durchmesser haben, um eine Höhle aufzuweisen, die groß genug für Mausmakis ist. Ein Parameter, der für Nester und offene Schlafplätze nicht entscheidend ist. Die Belaubung der Bäume beginnt in der Regel erst ab einer bestimmten Höhe, und nur dort können Laubnester gebaut werden. Zudem bieten Laubnester in niedrigen Höhen keinen guten Schutz gegen Prädatoren wie die Fossa oder Schlangen. Erst in größeren Höhen ist ein ausreichender Schutz vor der Mehrzahl der Prädatoren gewährleistet. Dort sind Nester in dünnen Ästen lokalisiert, die das Gewicht einer Fossa oder einer Boa nicht tragen können. Im Blätterdach der Bäume sind die Blattnester kaum zu erkennen und daher vermutlich auch vor Greifvögeln gut geschützt. Baumhöhlen bieten umgekehrt einen guten physischen Schutz vor Bodenfeinden, und die geringe Eingangsgröße und große Höhlentiefe können diesen noch verbessern (Martin 1972, Radespiel 1998). Dieser Schutz scheint so gut zu sein, daß ein versteckter Eingang für die Tiere keine Rolle zu spielen scheint bzw. eher gemieden wird. Bei Vögeln spielen Strukturmerkmale der Nestumgebung und des Nestes selber, insbesondere aber die Höhe, eine große Rolle für den Reproduktionserfolg (Caccamise 1977, Glück 1979, Joern & Jackson 1983, Ludvig et al. 1995). Ein guter Sichtschutz ist dabei häufig ein entscheidender Parameter für den Bruterfolg (Cresswell 1997) und in Abhängigkeit von der Lage sind unterschiedliche Prädatoren von Bedeutung (Wray & Withmore 1979, Osborne & Osborne 1980, Moller 1987, 1990, Söderström et al. 1998). Graue Mausmakis wählen wahrscheinlich ebenfalls Schlafplätze, die ihnen einen optimalen Schutz vor Prädatoren gewährleisten. Sichere Schlafplätze sollten so oft wie möglich aufgesucht werden (Radespiel et al. 1998). Dies könnte auf Höhlen im Vergleich zu Nestern und offenen Schlafplätzen zutreffen. Höhlen bieten im Vergleich zu den anderen Schlafplatztypen den besten Schutz vor Prädatoren. Häufig genutzte Schlafplätze sind aber auch für Prädatoren leichter zu lokalisieren und erhöhen daher das Prädationsrisiko (Hrdy 1977). Eine gemischte Strategie von einigen bevorzugten Schlafplätzen und vielen selten genutzten könnte hier erfolgreich bei der Raubfeindvermeidung sein (Di Bitetti et al. 2000).

Im Vergleich zur Regenzeit werden in der Trockenzeit vor allem Höhlen genutzt und dies länger als während der Regenzeit und in größeren Gruppen. Dies unterstreicht ihre Bedeutung im Zusammenhang mit der Thermoregulation. Obgleich Temperaturmessungen belegen, daß

Höhlen in lebenden Bäumen bessere Isolationseigenschaften haben als solche in Totholz (Radespiel 1998, Schmid 1998), zeigen die Tiere eine deutliche Präferenz für Höhlen in Totholz (Fietz 1995, Radespiel 1998, Schmid 1997, Ehresmann 2000, diese Arbeit). Die Isolationseigenschaften von Höhlen in Lebendholz unterliegen aber jahreszeitlichen Fluktuationen. Diese sind bei Totholz nicht zu finden (Schmid 1998), was die Präferenz für diese Höhlen erklären kann. Höhlen treten möglicherweise in Totholz einfach häufiger auf und werden daher von den Tieren häufiger genutzt. Die besseren Isolationseigenschaften von Höhlen im Vergleich zu Blattnestern (Schmid 1997) sind ein weiterer Faktor, der die längere Nutzungsdauer von Höhlen bedingen kann. Bei Grauen Mausmakis ist außerdem die Gruppengröße von großer Bedeutung für die Wahl eines neuen Schlafplatzes. Thermoregulatorische Aspekte spielen hierbei wahrscheinlich eine wichtige Rolle. Perret (1998a und b) konnte im Labor zeigen, daß Mausmakis energetische Vorteile aus dem Schlafen in der Gruppe gewinnen. Unter konstanten Laborbedingungen waren diese Vorteile während der Fortpflanzungsperiode größer als in der Ruheperiode, da der Basalstoffwechsel in der Ruheperiode der Tiere bereits abgesenkt war. Anders als im Labor schwanken die Temperaturen im Freiland sowohl im Jahres- als auch im Tagesverlauf sehr stark. Aufgrund der geringeren Temperaturen während der Trockenzeit kann daher die Bedeutung der Gruppengröße im Freiland höher sein als im Labor. Schmid (1997) fand in Kirindy im Mai und Juni größere Schlafgruppen als zu Beginn der Paarungszeit. Die Bedeutung des thermoregulatorischen Aspektes wird auch durch den signifikanten Einfluß der Temperaturen auf die Nutzungsdauer eines Schlafplatzes unterstrichen. Die höchsten Maximaltemperaturen werden im Oktober erreicht und fallen mit der Spitze in der Nutzungsdauer zusammen. Mausmakis beginnen ab einer Temperatur von 28°C mit einer aktiven Erwärmung und der Aufwachphase, die mit einem wachsenden Energieverbrauch verbunden ist (Schmid 1997, 2000). Gut isolierende Schlafplätze können das Ansteigen der Temperaturen in einer Höhle zeitlich verzögern und so zu einer Energieersparnis beitragen (Schmid 1998). Also sollte auch die Bedeutung gut isolierender Schlafplätze zum Zeitpunkt der höchsten Temperaturen (die gleichzeitig auch eine nahrungsarme Zeit ist) besonders groß sein. Fledermäuse zeigen vergleichbare Schlafplatzmuster in Anpassung an thermoregulatorische Bedürfnisse. Bechsteinfledermäuse (*Myotis bechsteinii*) bevorzugten außerhalb der Laktation signifikant kühlere Schlafplätze als während der Laktation (Kerth et al. 2001). Amerikanische *Antrozous pallidus* haben saisonal unterschiedliche Schlafplatzpräferenzen. Während der kalten Jahreszeit wurden Schlafplätze in Felsspalten, die von der Sonne aufgeheizt wurden, bevorzugt und im Sommer solche in Höhlen, die auch tagsüber kühl blieben (Lewis 1996).

Für Mausmakis müssen noch weitere, in dieser Arbeit nicht erfaßte Parameter eine Rolle für die Nutzungsdauer und die Wahrscheinlichkeit, den Schlafplatz zu wechseln, spielen, da die gefundenen Variablen nur einen geringen Teil der beobachteten Varianz erklären. Dennoch haben thermoregulatorische Aspekte einen deutlichen Einfluß auf die Wahl und Nutzungsdauer von Schlafplätzen bei Grauen Mausmakis.

Die Anwesenheit von Jungtieren im Alter von bis zu drei Wochen begünstigt die Wahl einer Höhle als Schlafplatz und erhöht die Wahrscheinlichkeit eines Schlafplatzwechsels. Offensichtlich bevorzugen *M. murinus*-Weibchen für die Jungenaufzucht Höhlen. Hierfür kommen unterschiedliche Ursachen in Frage. Zum einen bieten Höhlen einen besseren physischen Schutz vor Prädatoren. Ein weiterer Aspekt kann aber auch die geringe Isolationsfähigkeit von Blattnestern sein (Schmid 1997). Mausmakis sind Nesthocker, deren Behaarung und Koordinationsfähigkeit zum Zeitpunkt der Geburt nicht vollständig ausgebildet ist (Glatston 1979). Regelmäßig wurden Weibchen beim Eintrag von Blättern als Nistmaterial um den Zeitraum der Geburt beobachtet, aber nie außerhalb dieser Zeit. Eine gut isolierende Höhle kann die Jungtiere vor der Auskühlung bewahren und helfen, die optimale Aufzuchttemperatur von 30°C aufrechtzuerhalten (Glatston 1979, 1981). Da kein Unterschied im Reproduktionserfolg von ersten und zweiten Würfen gefunden wurde, können die Weibchen aber die Nachteile der Blattnester scheinbar kompensieren. Das häufige Aufsuchen von Schlafplätzen während der Laktationsperiode macht diese für potentielle Prädatoren auffälliger. Deshalb wechseln Weibchen in dieser Zeit den Schlafplatz häufiger, um ihre Jungtiere zu schützen. Sie sind während der Jungenaufzucht auch deutlich anfälliger für Störungen durch den Beobachter.

Trotz der Präferenz für Höhlen für die Jungenaufzucht, nutzen Mausmaki-Weibchen in der Regenzeit auch häufig Blattnester, was möglicherweise mit einer begrenzten Verfügbarkeit von Höhlen verbunden ist. Martin konnte beobachten, daß *M. murinus* diese Blattnester selber bauen, was auch in anderen Arbeiten berichtet wird (Shaw 1879 in Starmühlner 1960, Petter 1962). Starmühlner (1960) dagegen folgert aus der Beobachtung Shaws und aus Laborbeobachtungen, daß Mausmakis nicht in der Lage sind, selber Nester zu bauen und stattdessen alte Vogelnester verwenden. Obgleich die Konstruktion von Blattnestern im Rahmen dieser Arbeit nie direkt beobachtet werden konnte, gibt es Hinweise darauf, daß sie tatsächlich von den *M. murinus*-Weibchen gebaut wurden. Bei Kontrollen von Männchenschlafplätzen an aufeinanderfolgenden Tagen wurde ein Blattnest in der Nähe eines

solchen Schlafplatzes gefunden, welches tags zuvor sicher noch nicht dort war (Schmelting, pers. Mitteilung, siehe auch Schmelting 2000). Häufig fanden sich in der Nähe von Blattnestern Blätter auf dem Boden, und gelegentlich wurden einzelne Weibchen beim Sammeln von Blättern beobachtet. Die Analyse eines Blattnestes ergab folgenden Aufbau: die äußere Schicht bestand aus ledrigen Blättern von *Bathiorhamus louveli* var. *reticulatus* (Rhamnaceae), die mit einer dicken Wachsschicht überzogen waren. Innen war das Nest mit Blättern von *Eusiphon geayi* (Acanthaceae), die eine behaarte Oberfläche besitzen und sehr weich sind, ausgepolstert. Die Blätter dieses Baumes wurden auch regelmäßig in der Umgebung anderer Blattnester gefunden, und die Weibchen trugen sie um den Zeitpunkt der Geburt als Nistmaterial ein. Die genauere Analyse einer großen Anzahl von Nestern muß zeigen, ob die Art der Konstruktion gezielt als Schutz gegen Niederschläge eingesetzt wird.

Andere Arten wie Buschbabies (*Galago demidovii*), Vertreter der Strepsirrhini vom afrikanischen Kontinent, bauen Nester aus Blättern oder schlafen offen in Ästen (Charles-Dominique 1972). Bei *G. crassicaudatus* werden diese Nester nur für die Jungenaufzucht gebaut, wohingegen sie bei *G. senegalensis* ganzjährig zu finden sind (Bearder & Doyle 1974). Ebenso bauen Varis (*Varecia variegata variegata*) für ihre Jungtiere Blattnester, in denen sie diese in den ersten Lebensstagen zurücklassen, wenn sie auf Nahrungssuche gehen (Pereira et al. 1987). Nester werden auch bei ihnen ausschließlich während der Jungenaufzucht benutzt. Der Schutz der Jungtiere vor Prädatoren und thermoregulatorische Aspekte im Zusammenhang mit der Reproduktion könnten auch bei ihnen die Ursache für dieses Verhalten sein. Schlafplätze scheinen für Strepsirrhini generell eine wichtige Rolle im Zusammenhang mit der Reproduktion zu spielen (Kappeler 1998) und sollten daher eine Ressource sein, um die Weibchen miteinander konkurrieren.

Die Ergebnisse dieser Arbeit unterstützen die Hypothese, daß Schlafplätze für Weibchen des Grauen Mausmakis eine wichtige Rolle im Zusammenhang mit dem Schutz vor Prädation, der Thermoregulation und der Jungenaufzucht spielen. Sie stellen daher für die Reproduktion eine wichtige Ressource dar, um die zwischen verschiedenen Weibchengruppen konkurriert werden sollte.

4.6.2 Ressourcenabundanz

Mausmaki-Weibchen wählen Schlafplätze mit Charakteristika, die im Untersuchungsgebiet eher selten auftreten. Bäume mit dem präferierten DBH werden überdurchschnittlich häufig

genutzt, sind aber wie Totholz und Lianen nur in geringem Maße in JBA zu finden (Rendigs 1999). Die Verteilung solcher Bäume ist im Untersuchungsgebiet nicht gleichmäßig, und auch Graue Mausmakis werden im Untersuchungsgebiet nicht überall im gleichen Umfang gefangen. Es besteht eine enge Korrelation zwischen der Verteilung dickerer Bäume und den Fangorten von *M. murinus* im Untersuchungsgebiet, die die Bedeutung dieser Ressource unterstreicht (Rendigs et al., eingereicht). Neben diesen physischen Präferenzen bestehen auch Präferenzen für bestimmte Pflanzenfamilien. Nur wenige Familien werden häufig genutzt und die meisten eher gemieden. Die Ursachen hierfür sind möglicherweise mit den physischen Parametern der Vertreter der verschiedenen Pflanzenfamilien verbunden. Exemplare der häufigen Familien Euphorbiaceae und Fabaceae waren vielfach sehr groß (eigene Beobachtungen), was die Wahrscheinlichkeit für das Auftreten geeigneter Höhlen erhöht. Umgekehrt verhielt es sich dagegen mit der am stärksten vertretenen Familie Oleaceae. Bäume dieser Familie waren vielfach recht dünn (Reimann, pers. Mitteilung) und konnten daher vermutlich meist keine geeigneten Höhlen bieten.

Die Zahl der in Schlafnestern benutzten Lianenfamilien mit einem Anteil von wenigstens 5 % beschränkte sich auf nur sieben Pflanzenfamilien. Referenzdaten aus dem Untersuchungsgebiet, wie sie für die Baumfamilien vorlagen, fehlen bisher. Daher ist es nicht möglich, endgültige Aussagen zur relativen Nutzungshäufigkeit zu machen. Die geringe Zahl genutzter Pflanzenfamilien bei den Lianen könnte aber ein Hinweis auf eine Bevorzugung bestimmter Familien sein.

Höhlen werden in der Trockenzeit signifikant häufiger genutzt als in der Regenzeit. Dies ist vermutlich eine direkte Folge der eingeschränkten Verfügbarkeit. Nach starken Niederschlägen sind die meist nach oben offenen Höhlen häufig mit Wasser überschwemmt und können von den Mausmaki-Weibchen nicht mehr genutzt werden (eigene Beobachtung). Die kürzere Nutzungsdauer, die im gleichen Zeitraum für Höhlen und andere Schlafplätze beobachtet werden kann, ist wahrscheinlich eine Folge davon.

Parasiten können ebenfalls einen entscheidenden Einfluß auf die Nutzungsdauer von Schlafplätzen haben. Klippenschwalben und Kohlmeisen meiden Nester, die stark von Ektoparasiten befallen sind, während sie sonst oft alte Nester wieder nutzen (Brown & Brown 1986, Heeb et al. 1998). Fledermäuse wechseln häufig ihren Schlafplatz als Reaktion auf den Befall mit Ektoparasiten (Lewis 1996). Meerechsen wechseln ihren Schlafplatz, wenn die

Zahl der Parasiten eine bestimmte Anzahl überschreitet (Wikelski 1999), und ähnlich könnten sich auch Mausmakis verhalten. Freeland (1976) vermutet, daß bei Primaten in Trockenwäldern Parasiten an Schlafplätzen aufgrund der Trockenheit, der Sonneneinstrahlung und der hohen Temperaturen eine untergeordnete Rolle spielen. Während der Regenzeit ändert sich dies jedoch, und das Risiko einer Parasiteninfektion erhöht sich bei wiederholter Nutzung des gleichen Schlafplatzes. Dies kann auch die unterschiedlichen Nutzungsdauern von Schlafplätzen in der Trocken- und der Regenzeit beim Grauen Mausmaki erklären. Das Infektionsrisiko schränkt so die Verfügbarkeit guter (parasitenfreier) Schlafplätze in der Regenzeit zusätzlich ein.

M. murinus-Weibchen zeigen generell eine Präferenz für Schlafplatzcharakteristika, die im Untersuchungsgebiet selten vertreten sind. Außerdem variiert die Verfügbarkeit von geeigneten Schlafplätzen jahreszeitlich als Folge der Niederschläge und eines unterschiedlichen Infektionsrisikos. Hieraus resultiert eine beschränkte Verfügbarkeit von Schlafplätzen und das Bestehen einer intrasexuellen Konkurrenz um diese Ressource zwischen den Weibchen.

4.6.3 Konkurrenzbeziehungen

Schlafgruppen

Schlafplätze sind eine teilbare Ressource und können daher auch von Gruppen genutzt werden. Innerhalb der von den Gruppenmitgliedern genutzten Schlafplätzen bestehen dennoch qualitative Unterschiede. Höhlen, die ausschließlich allein genutzt werden, sind in signifikant dünneren Bäumen, haben eine geringere Eingangshöhe und Höhlentiefe und ihr Innendurchmesser und das Höhlenvolumen sind signifikant kleiner als bei denen, die ausschließlich von Gruppen genutzt werden. Höhlen, die von Gruppen genutzt wurden, waren nur in Ausnahmefällen in schlechter isolierendem Totholz zu finden, während ca. 46 % der Einzelhöhlen in Totholz lokalisiert waren. Dies kann ein Hinweis auf eine bessere Konkurrenzfähigkeit in der Gruppe sein.

Konkurrenz zwischen Schlafgruppen

Die räumliche Verteilung von Schlafplätzen der verschiedenen Schlafgruppen zeigt eine strikte Trennung zwischen den unterschiedlichen Schlafgruppen. Schlafplätze wurden von Gruppenmitgliedern exklusiv genutzt und im Verlauf dieser Arbeit niemals von Mitgliedern fremder Gruppen aufgesucht. Zudem haben Fokustiere, die in beiden Saisons beobachtet wurden, einige Schlafplätze in beiden Saisons benutzt.

Da agonistische Auseinandersetzungen zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen bisher nicht beobachtet werden konnten (Sarıkaya 1999, Radespiel 2000, diese Arbeit), stellt sich die Frage, wie diese Konkurrenz zwischen den Weibchen ausgetragen wird. Weibchen zeigen auffällig häufig Urinwaschen an ihren Schlafplätzen, bevor sie mit der Nahrungssuche beginnen (Sarıkaya 1999, diese Arbeit). Nur in etwa 9 % der Fälle konnte es nicht beobachtet werden. Wie Laboruntersuchungen belegen, kann das Urinwaschen vor allem zu Beginn der Aktivitätsphase beobachtet werden und nimmt im Verlaufe der Nacht ab (Glatston 1979). Während der Laktation kann es im Verlaufe der Nacht in ca. 72 % der Beobachtungen gesehen werden, wenn die Weibchen die Jungtiere wieder verlassen. Dies legt die Vermutung nahe, daß dieses Markierverhalten eine Funktion in der intraspezifischen Kommunikation hat und Territorialansprüche signalisiert. Auch bei Galagos markieren Gruppenmitglieder besonders ausgedehnt an Schlafplätzen (Bearder & Doyle 1974). Zwergmungos (*Helogale parvula*) zeigen an ihren Bauen ein ausgeprägtes Markierverhalten, wobei Äste oder Erhebungen in der Nähe intensiv von den Gruppenmitgliedern markiert werden (Rasa 1973). *Cheirogaleus medius* markiert seine Reviergrenzen olfaktorisch durch Auftragen von Kot (Fietz & Dausmann pers. Mitteilung). Bei Tarsiern (*Tarsius spectrum*) grenzen sich verschiedene Familien durch akustische Mittel ebenso ab wie durch olfaktorische (MacKinnon & MacKinnon 1980a). Diese Arten verteidigen ihre Reviere jedoch außerdem durch direkte agonistische Interaktionen. Markierverhalten wurde bei Grauen Mausmakis auch im Zusammenhang mit der Reproduktion diskutiert. Olfaktorische Marken können nicht nur Informationen über die Identität und das Geschlecht des Senders enthalten, sondern auch dessen Reproduktionszustand. Bei *M. murinus* wurde ein Anstieg des Markierverhaltens von Weibchen während des Östrus registriert. Genauere Analysen ergaben einen Anstieg des Anogenital- und Mundwinkelmarkierens, während die Häufigkeit des Urinwaschens eher zurückging (Glatston 1979, Büsching et al. 1998). Diese Befunde zeigen, daß Urinwaschen bei weiblichen Mausmakis eine untergeordnete Rolle im Zusammenhang mit der Reproduktion spielt. Eine Funktion des Urinwaschens im Zusammenhang mit der

Verteidigung von Ressourcen ist jedoch wahrscheinlich. Interessant erscheint in diesem Zusammenhang, daß bei *M. ravelobensis* im Verlauf mehrerer Monate das Urinwaschen am Schlafplatz nur einmal beobachtet werden konnte. Der Anstieg in der Häufigkeit dieser und anderer Markierverhaltensweisen zu Beginn der Paarungszeit läßt auf eine größere Bedeutung im reproduktiven Kontext bei Goldbraunen Mausmakis schließen (Hagenah 2001, Weidt 2001). Die Beobachtungen bei *M. murinus* legen nahe, daß Urinmarken bei Weibchen des Grauen Mausmaki eine große Rolle bei der Konkurrenz um Schlafplätze spielen. Akustische Signale spielen bei der Kommunikation von Mausmakis ebenfalls eine große Rolle (Zimmermann & Lerch 1993, Büsching et al. 1998, Hafen et al. 1998, Polenz 2000, Zietemann 2000, Zimmermann et al. 2000). Es ist daher anzunehmen, daß sie auch im Zusammenhang mit der Konkurrenz um Schlafplätze wichtig sind. Laufende Untersuchungen (Braune, unveröff.) sollen hierzu Aufschluß geben.

Intersexuelle Konkurrenz

Im Gegensatz zur räumlichen Separation bei den Weibchengruppen besteht zwischen den Geschlechtern keine solche Trennung der Schlafplätze (Radespiel et al. 1998). Beim Grauen Mausmaki unterscheiden sich Weibchen von den Männchen durch die Wahl von Baumhöhlen mit größeren Höhlentiefen und –volumina und besseren Isolationseigenschaften (Radespiel et al. 1998, Ehresmann 2000). Gleichzeitig befinden sich die Schlafplätze der beiden Geschlechter häufig in direkter Nachbarschaft zueinander (eig. Beobachtung, Schmelting pers. Mitteilung). Die intersexuelle Konkurrenz resultiert also nicht in einem räumlichen sondern einem qualitativen Ausschluß. Auch untereinander zeigen Mausmaki-Männchen nicht die bei den Weibchen zu findende räumliche Exklusivität und können nahe beieinander schlafend angetroffen werden (Schmelting, in Vorbereitung). Männchen monopolisieren Schlafplätze nicht untereinander, wie es Weibchen tun (Peters 1999). Dies läßt darauf schließen, daß die Exklusivität der Schlafplatznutzung eine Folge der intrasexuellen Konkurrenz der Weibchen um diese Ressource ist. Wie bei Goldbraunen Mausmakis und im Gegensatz zu den *M. murinus*-Weibchen steht bei Männchen das Urinwaschen eher im reproduktiven Kontext (Glatston 1979, Schmelting 2000). Bei Nagern enthalten Urinmarken Informationen über den Status und die Identität des Senders, die für die intrasexuelle Konkurrenz zwischen Männchen eine große Rolle spielen. Ähnliches kann auch für männliche Mausmakis zutreffen (Rich & Hurst 1998, Hurst & Rich 1999). Peters (1999) konnte Urinwaschen aber auch bei Männchen an Schlafplätzen beobachten.

Mausmaki-Männchen zeigen eine ähnliche Veränderung in ihrem Nutzungsverhalten von Schlafplätzen wie die Weibchen. In der Regenzeit nimmt der Anteil von offenen Schlafplätzen drastisch auf Kosten der Höhlen zu, während in der Trockenzeit überwiegend Höhlen genutzt werden (Schmelting 2000). Für beide Geschlechter gelten also offensichtlich die gleichen ökologischen Zwänge bei der Wahl des Schlafplatzes. Bisher wurden bei Männchen niemals Blattnester gefunden (Peters 1999, Sarikaya 1999, Ehresmann 2000, Schmelting 2000). Zwar beschreiben Radespiel et al. (1998) die vermehrte Nutzung von Blattnestern durch Männchen. Die Beschreibung dieser Nester entspricht aber eher der in dieser Arbeit verwendeten Kategorie ‚offene Schlafplätze‘. Diese geschlechtsspezifischen Unterschiede unterstreichen die Bedeutung von Schlafplätzen für die Reproduktion der Weibchen. Wenn ihnen keine Baumhöhlen zur Verfügung stehen, weichen sie auf Blattnester aus.

Interspezifische Konkurrenz

Neben dem intraspezifischen Konkurrenzdruck sind Mausmaki-Weibchen auch einer interspezifischen Konkurrenz um die Ressource Schlafplatz ausgesetzt. Sympatrische Fettschwanzmakis (*Cheirogaleus medius*) zeigen eine extrem konstante Nutzung von Schlafplätzen sowohl während ihres Winterschlafes als auch während ihrer Aktivität in der Regenzeit (Müller 1999). Sie sind ungewöhnlich unter Primaten, da sie 6 bis 8 Monate des Jahres ihre Aktivität einstellen und einen Trockenschlaf halten (Foerg 1982, Petter 1978, Müller 1999). Ihre Körpertemperatur hängt im Verlauf des Winterschlafes anders als bei anderen Kleinsäugetieren ausschließlich von der Umgebungstemperatur ab (Dausmann & Heldmaier 2001). Aus diesem Grunde könnten Schlafplätze mit guten Isolationseigenschaften für sie von besonderer Bedeutung sein, und ihre Körpergröße macht sie den Mausmakis im Konkurrenzkampf überlegen. Mehrfach wurden ab September Fettschwanzmakis in Höhlen angetroffen, die zuvor regelmäßig von Mausmakis genutzt worden waren. Diese interspezifische Konkurrenz könnte ein Faktor sein, der Mausmaki-Weibchen zur Nutzung von Schlafplätzen mit schlechteren isolatorischen Konditionen zwingt. Aber auch verschiedene andere Kleinsäugetiere und Reptilien (wie *Oplurus cuveri*), die einen Trockenschlaf halten und dann im September wieder aktiv werden, können mit den Mausmakis um gute Höhlen konkurrieren.

Weibchen des Grauen Mausmakis nutzen Schlafplätze unter den Aspekten Prädationsschutz, Thermoregulation und Jungenaufzucht. Dabei bevorzugen sie Schlafplatzcharakteristika, die

in ihrem Habitat rar sind und so die Verfügbarkeit von geeigneten Schlafplätzen einschränken. Klimatische Schwankungen und Parasiten tragen zusätzlich zu einer Beschränkung dieser Ressource bei. Aus diesem Grunde konkurrieren Mausmaki-Weibchen stark um Schlafplätze, was sich aber nicht durch Agonistik sondern olfaktorische und wahrscheinlich auch akustische Signale äußert. Dagegen wird die intersexuelle Konkurrenz wahrscheinlich eher durch direkte Interaktionen ausgetragen. Die interspezifische Konkurrenz in den Monaten September bis April verstärkt die Konkurrenzsituation für Graue Mausmakis zusätzlich.

4.7 Verwandtschaftliche Beziehungen

4.7.1 Verwandtschaftsgrad von Gruppenmitgliedern

Die Mitglieder von Schlafgruppen, für die Daten zum Verwandtschaftsgrad vorlagen, waren in der Regel eng miteinander verwandt ($r = 0,395 - 0,534$, $p < 0,01$). In vielen Fällen handelte es sich um Mütter und Töchter bzw. Geschwister aber auch weiter entfernte Verwandtschaften waren möglich. In der zweiten Saison lagen die gefundenen Verwandtschaftsgrade von Gruppenmitgliedern niedriger als in der ersten Saison. Über die Gruppenmitglieder aus der vorangegangenen Saison, die nicht mehr in der Gruppe vertreten waren, lassen sich diese Beziehungen jedoch erklären. Neben der direkten Verwandtschaft scheint also auch die Vertrautheit von Individuen wichtig für die Zusammensetzung von Weibchengruppen zu sein. Dies erklärt auch das Schlafen von 5-97 in der großen Schlafgruppe in den ersten beiden Wochen der zweiten Saison. Ihre Mutter war Mitglied dieser Schlafgruppe in vorangegangenen Jahren und sie wurde vermutlich in dieser Gruppe geboren (Radespiel et al. 2001b). Die Notwendigkeit von Familiarität könnte auch erklären, weshalb sich das Weibchen 45-97 nicht der Gruppe 2 angeschlossen hat, nachdem es seine beiden Gruppenmitglieder verloren hatte, obgleich ihre Mitglieder zur gleichen Matriline gehörten. Es ist jedoch nicht bekannt, ob sie jemals einen Versuch dazu unternommen hat. Bei Mäusen beeinflusst sowohl der Verwandtschaftsgrad als auch die Vertrautheit der Weibchen entscheidend den Reproduktionserfolg der einzelnen Gruppenmitglieder (König 1994 a und b). Unter nicht-verwandten Weibchen entwickeln sich eher despotische Beziehungen die in einem stark asymmetrischen Reproduktionserfolg der Gruppenmitglieder resultieren. Zur Vermeidung der mit solchen Beziehungen verbundenen Kosten, können Mausmakis verwandte Gruppenmitglieder bevorzugen.

Im Gegensatz zu den Weibchengruppen war der Verwandtschaftsgrad zwischen den Mitgliedern der gemischtgeschlechtlichen Gruppe signifikant geringer. Das gleiche galt für eine von Radespiel et al. (2001) und die von Schmelting (2000) beschriebene Männchenschlafgruppe und unterstützt die Vermutung, daß Männchen aus anderen Gründen gemeinsam schlafen als Weibchen. Da sie außerdem im Vergleich zu Weibchengruppen auch deutlich kürzeren Bestand hatten und mit der Nutzung eines bestimmten Schlafplatzes im Zusammenhang standen, erklärt sich ihre Existenz vermutlich aus rein thermoregulatorischen Aspekten. Weitergehende Untersuchungen müssen hier für Klarheit sorgen. Das Weibchen 9-99 hat sich möglicherweise einer Männchengruppe angeschlossen, weil sie keine verwandten Weibchen in der Nähe hatte und auf diese Art dennoch einen energetischen Nutzen erzielen konnte. Für das Senderweibchen ? lagen keine genetischen Daten vor, daher kann hier nichts zu ihrer Beziehung zu anderen Weibchen in der Population gesagt werden. Radespiel et al. (2001) fanden in ihrer Arbeit einzeln schlafende Weibchen in der Population und führen dies auf den Mangel an verwandten Weibchen in erreichbarer Nähe zurück. Ähnlich könnte es auch für Weibchen ? sein. Möglicherweise nehmen etablierte Schlafgruppen keine fremden Weibchen in ihre Gruppen auf. Eine Gruppenbildung von nicht-verwandten Weibchen könnte jedoch auch eine Strategie für Weibchen ohne Verwandte in der Nähe sein, wenn Gruppen große Vorteile bieten. Weibchen des Roten Brüllaffen (*Alouatta seniculus*) bilden bei der Formierung neuer Gruppen häufig Koalitionen von nicht-verwandten Tieren (Pope 2000). Nach der Etablierung der Gruppen und erfolgreicher Reproduktion ziehen sie jedoch verwandte Tiere vor und haben mit diesen auch einen größeren Reproduktionserfolg. Wenn Männchen weniger selektiv bei der Wahl ihrer Schlafplatzpartner sind, könnten einzelne Weibchen das Schlafen mit ihnen als Alternative wählen, wenn diese zur Verfügung steht. Bisher liegen aber Daten zu einzeln schlafenden Weibchen und dem Auftreten von Männchenschlafgruppen nicht in ausreichendem Umfang für eine eindeutige Interpretation vor.

Ein Grund, aus dem Weibchen nahe verwandte Tiere als Schlafgruppenpartner wählen, könnte die gemeinschaftliche Jungenaufzucht sein. Wenn Weibchen bei der Jungenaufzucht kooperieren, können sie in Gruppen aus verwandten Tieren zusätzliche Fitneßgewinne erzielen (Hamilton 1964, Trivers 1985). Bei vielen gruppenlebenden, tagaktiven Primaten bestehen Weibchenassoziationen aus Matrilineen, die sich gegenseitig bei agonistischen Konflikten unterstützen und in verschiedenen Verhaltenskontexten miteinander kooperieren (Wrangham 1980, Gouzoules & Gouzoules 1986, van Schaik 1989, Sterck et al. 1997). Auch

bei Grauen Mausmakis kann die Assoziation von verwandten Weibchen ein Mittel zur Steigerung der Konkurrenzfähigkeit und zur Kooperation bei der Jungenaufzucht sein. Die solitäre Nahrungssuche ist dabei wahrscheinlich eine Methode zur Verringerung des Prädationsrisikos und der Nahrungskonkurrenz zwischen Gruppenmitgliedern. Dies unterstreicht, daß eine solitäre Nahrungssuche nicht zwangsläufig mit einer geringen sozialen Komplexität verbunden ist, wie dies häufig für nachtaktive Primaten angenommen wurde (Müller & Thalmann 2000).

4.8 Genetische Populationsstruktur

In der untersuchten Mausmaki-Population in Ampijoroa hatten Weibchen in der Regel mehr Verwandte als Männchen. Außerdem waren die Distanzen zwischen eng verwandten Weibchen geringer als die zwischen nahe verwandten Männchen. Die von Männchen-Weibchen-Dyaden lagen dazwischen. Dies läßt darauf schließen, daß bei Grauen Mausmakis wie bei den meisten Säugern Abwanderungsverhalten vor allem von Männchen gezeigt wird, was in der Regel mit dem Paarungssystem und der Inzuchtvermeidung verknüpft ist (Greenwood 1980, Dobson 1982, Künkele & von Holst 1996, Pusey & Wolf 1996). Der Zugang zu Ressourcen beeinflußt bei beiden Geschlechtern das Abwanderungsverhalten entscheidend. Männliche Säuger zeigen im Verhältnis zu Weibchen meist wenig elterliches Investment und konkurrieren hauptsächlich intrasexuell um den Zugang zu rezeptiven Weibchen. Die Verteilung von Weibchen dagegen wird primär durch die Verteilung begrenzender Ressourcen beeinflußt (Emlen & Oring 1977, Clutton-Brock & Harvey 1978, Clutton-Brock 1989). Daher profitieren Männchen in der Regel stärker von einer Abwanderung, da sie die Wahrscheinlichkeit für das Antreffen nicht-verwandter Weibchen erhöhen. Weibchen profitieren dagegen von philopatrischem Verhalten (Greenwood 1980, Dobson 1982). Ist die Ressourcenabundanz ungenügend und die Wahrscheinlichkeit für eine erfolgreiche Reproduktion gering, tendieren auch Weibchen eher zur Abwanderung (Gerlach 1996, Lurz et al. 1997, Smale et al. 1997, Gundersen & Andreassen 1998). Weibchen profitieren von ihrer Standorttreue, wenn die Kenntnis von der Ressourcenverteilung ihnen einen Vorteil verschafft (Waser 1988, Emlen 1991, Schjorring 2001). Die profunde Kenntnis der Verteilung von Nahrung und guten Schlafplätzen ist auch von großer Bedeutung für die erfolgreiche Reproduktion bei Grauen Mausmakis und daher würde man philopatrisches Verhalten erwarten (Radespiel et al. 2001). Die Lebenserwartung von Mausmaki-Weibchen beträgt im Freiland nur wenige Jahre (Schmelting, in Vorbereitung) und ihre Reproduktion ist saisonal beschränkt. Die Abwanderung von Weibchen und die Suche nach einem geeigneten

Ort für die Reproduktion könnte mit Kosten durch einen verzögerten Beginn der Reproduktion verbunden sein, der die Fitneß mindern würde. Der Erfolg vorangegangener Reproduktionsperioden kann einen entscheidenden Einfluß auf die langfristige Standorttreue haben (Switzer 1997, Serrano et al. 2001). Bei Primaten und anderen Säugern spielen Koalitionen verwandter Weibchen außerdem eine wichtige Rolle bei der Konkurrenz um Ressourcen. Diese Koalitionspartner gehen bei einer Abwanderung aber verloren und die hiermit verbundenen Kosten für *M. murinus*-Weibchen sind sehr hoch (van Schaik 1989, Smale et al. 1997, Sterck et al. 1997).

Ein beschränktes Migrationsverhalten von Nachkommen durch die damit verbundenen Kosten führt zu Clustern verwandter Tiere und stellt die Grundlage für die Evolution von kooperativen Gruppen dar (Emlen 1991, 1997, Johnson et al. 2000, Hatchell & Komdeur 2001, Russell 2001). Bei den Mausmakis führt das beschränkte Angebot an Nahrung und guten Schlafplätzen zur Philopatrie von Weibchen und als Ergebnis findet man Matrilinearitäten, die über längere Zeiträume Bestand haben (diese Arbeit, Radespiel et al. 2001, Radespiel et al., eingereicht). Sie stellen die Basis für die beobachtete Kooperation bei der Verteidigung von Ressourcen und die gemeinschaftliche Jungenaufzucht beim Grauen Mausmaki dar. Die Weitergabe von Informationen über die Ressourcenverteilung im Habitat führt dabei zur Ausbildung von ‚Dynastien‘, innerhalb derer gute Territorien weitervererbt werden, wie es Emlen (1997) für intakte Familien vorgeschlagen hat.

4.9 Weibchengruppen beim Grauen Mausmaki: ein Modell

Der Prädationsdruck wird bei Primaten als der ultimate Faktor für die Evolution der Sozialität angesehen (Clutton-Brock & Harvey 1977, Anderson 1986, Terborgh & Jansen 1986, van Schaik 1989, Dunbar 1997). Dies gilt vor allem für tagaktive Arten. Bei nachtaktiven Primaten wird dagegen ein solitäre Lebensweise als Adaptation an den Prädationsdruck interpretiert (Eisenberg 1972, Hill & Dunbar 1997). Daneben wurden die Nahrungskonkurrenz, gemeinschaftliche Jungenaufzucht, Infantizid, phylogenetische Hintergründe und die Größe des Neocortex als modifizierende Einflüsse vorgeschlagen (Chapman 1990, Dunbar 1992, 1995, van Schaik 1996, Sterck et al. 1997, Fuentes 1999, Kirkpatrick 1999). Prädation beeinflusst auch die Reproduktionsrate maßgeblich und nur eine hohe Nachkommenzahl kann eine hohe Prädationsrate kompensieren (Hill & Dunbar 1997). Vor dem Hintergrund dieser Überlegungen und mit den Ergebnissen dieser Arbeit soll im

folgenden ein Modell zu den Fortpflanzungsstrategien, die *M. murinus*-Weibchen verfolgen, um ihren Reproduktionserfolg zu optimieren, vorgestellt werden,.

Der hohe Prädationsdruck auf Graue Mausmakis führt zur Verfolgung einer r-Strategie mit großen Würfen und relativ wenig entwickelten Jungtieren. Die Saisonalität des Habitates beschränkt den Zeitraum für die Reproduktion und über die Schwankungen in der Nahrungsverfügbarkeit die für die Reproduktion zur Verfügung stehenden Energieressourcen. Diese Faktoren führen zu hohen energetischen Kosten für die Reproduktion bei Grauen Mausmakis. Torpor und das Schlafen in Gruppen tragen dazu bei, Energiereserven zu bewahren, die dann in die Reproduktion investiert werden können (Perret 1998 a und b, Schmid & Kappeler 1998, Power 1999, Schmid 2000). Die um zwei Monate verkürzte Reproduktionssaison und die deutlich niedrigeren Temperaturen in Kirindy sind dabei Faktoren, die die Unterschiede in der Ausprägung des saisonalen Torpor zwischen Kirindy und Ampijoroa erklären (Sorg & Rohner 1996). Saisonale Schwankungen im Nahrungsangebot und die resultierende Nahrungsverteilung sind entscheidend für die Nahrungskonkurrenz zwischen Schlafgruppenmitgliedern aber auch zwischen Tieren aus verschiedenen Schlafgruppen. Die solitäre Nahrungssuche und exklusive Nutzung von Aktionsräumen bei Grauen Mausmakis ist eine Strategie zur Minimierung, der durch diese Modalitäten verursachten Kosten. Schlafplätze sind für die Unterbringung der Mausmaki-Jungtiere notwendig. Gleichzeitig können sie deutlich zur Energieersparnis und dem Schutz vor Raubfeinden beitragen, wobei die Nutzung von Parasiten modifiziert wird. Ihre Eignung wird durch Parameter wie die Höhe, das Volumen und die Wanddicke maßgeblich beeinflusst und schränkt die Zahl geeigneter Schlafplätze deutlich ein. Daneben haben die intra- und interspezifische Konkurrenz sowie die Saisonalität des Habitats durch Niederschläge und Belaubung der Bäume einen entscheidenden Einfluß auf die Verfügbarkeit von Schlafplätzen. Junge Weibchen sollten sich daher philopatrisch verhalten. Dies verschafft ihnen Vorteile durch einen verbesserten Zugang und das Wissen über die Verteilung der Ressourcen Nahrung und Schlafplatz. Außerdem sichert es Partner für die gemeinschaftliche Nutzung und Verteidigung von Ressourcen und die Jungenaufzucht. Die Standorttreue junger Weibchen führt langfristig zur Ausbildung von Matrilinearitäten bei Grauen Mausmakis. Wie bei Elefanten und Walen können diese Matrilinearitäten eine Art ‚soziales Gedächtnis‘ darstellen, daß alle Gruppenmitglieder mit Informationen über die Ressourcenverteilung versorgt, indem junge Weibchen dieses Wissen von älteren erwerben (Dunbar 1992, Weilgart et al. 1996, Connor et al. 1998, McComb et al. 2001, unveröff.). Streifgebiete mit einer guten Verfügbarkeit von

Schlafplätzen und Nahrung werden auf diese Art innerhalb einer Matrilinie ‚vererbt‘. Die langfristige Nutzung von Aktionsräumen durch Mitglieder einer Matrilinie fördert die Kenntnis von benachbarten Gruppen und kann auf diese Art direkte agonistische Interaktionen verringern. Das bei *M. murinus* beobachtete Konkurrenzmuster entspricht weder der Definition der ‚scramble‘ noch der ‚contest competition‘, da Ressourcen exklusiv genutzt wurden, ohne daß es zu intrasexueller Aggression kam. Individuelle Kenntnis untereinander und die Nutzung von bekannten olfaktorischen und akustischen Signalen zur gegenseitigen Abgrenzung könnten die direkten Interaktionen überflüssig machen. Dies stellt eine besondere Art der Konkurrenz dar, für die der Begriff ‚Kryptische Konkurrenz‘ vorgeschlagen wird.

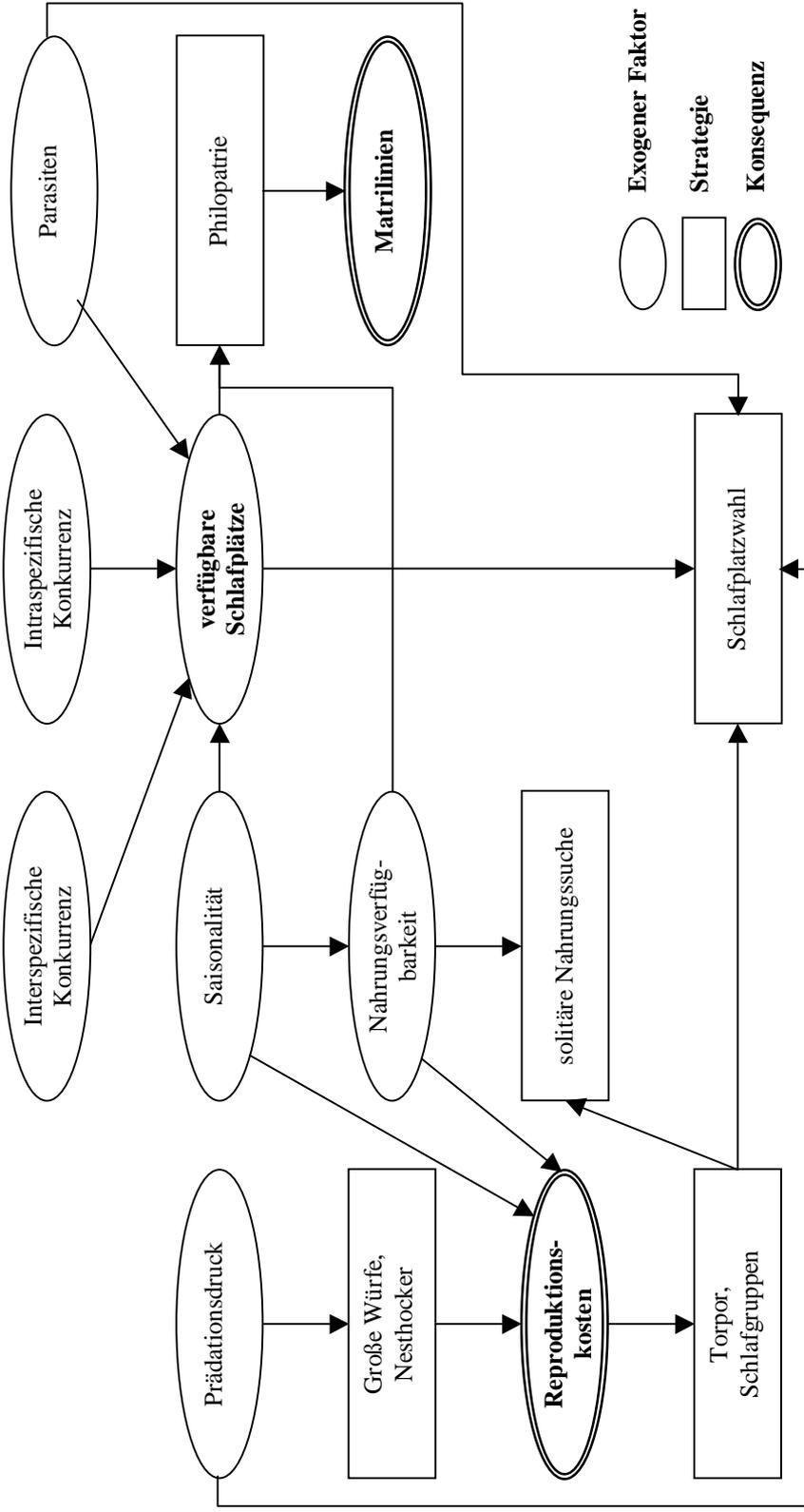


Abb. 37 Modell zu Fortpflanzungsstrategien bei *M. murinus*-Weibchen

5. Zusammenfassung

Weibliche Fortpflanzungsstrategien und die Bedeutung von Weibchenassoziationen beim Grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*) wurden in seinem natürlichen Habitat in einem laubabwerfenden Trockenwald Nordwest-Madagaskars untersucht. In einem ca. 30 ha großen Untersuchungsgebiet wurden erstmalig über zwei vollständige Reproduktionsperioden (Juli 1998 – April 1999 und August 1999 – April 2000) mit Hilfe populationsökologischer und telemetrischer Methoden sowie Fokusbeobachtungen Daten zur Reproduktion dieser Lemurenart gesammelt. Die Erfassung parasitologischer Befunde und der Einsatz genetischer Methoden lieferte zusätzliche Informationen.

Mit der Fang/Wiederfangmethode wurden in der ersten Saison 114 Tiere (73 Männchen, 41 Weibchen) und in der zweiten Saison 63 Tiere (36 Männchen, 27 Weibchen) gefangen. Das Geschlechterverhältnis war in den meisten Fangaktionen zu Gunsten der Männchen verschoben. Dieser Befund war auf die Gesamtpopulation bezogen und für die Saison 98/99 signifikant. Die Fluktuation der Individuen in der untersuchten Population war groß und die Wiederfangraten lagen bei 41 bzw. 26 % (98/99 bzw. 99/00). Saisonaler Torpor, wie er von anderen Standorten im Verbreitungsgebiet beschrieben wurde, trat bei der untersuchten Population nicht auf. Die Gewichte und Hodenvolumina der gefangenen Männchen nahmen von Juli bis August signifikant zu und von September bis Oktober wieder ab. Eine erneute Zunahme der Hodenvolumina wurde im November festgestellt. Weibchen nahmen mit fortschreitender Trächtigkeit von Oktober bis November deutlich an Körpergewicht zu und im Dezember wieder ab. Von November bis April waren sie zumeist deutlich schwerer als die Männchen. Östrische Weibchen wurden nur im September und Oktober bzw. Dezember und Januar gefangen, laktierende nur im Dezember und Januar bzw. März und April. Erstmals wurde in dieser Arbeit ein postpartum Östrus bei Grauen Mausmakis gefunden.

Der Befall mit Ektoparasiten zeigte sowohl saisonale Schwankungen als auch geschlechtsspezifische Unterschiede. Bei Weibchen war der Befall signifikant niedriger und nur von August bis Oktober zu beobachten. Männchen dagegen zeigten bis November und dann wieder im Januar starke Befallsintensitäten, während in den übrigen Monaten wie bei den Weibchen kein Befall mit Ektoparasiten festgestellt werden konnte.

Im Verlauf der ersten Saison wurden für 16 Senderweibchen die Aktionsräume mittels Triangulation bestimmt. Die Größe der Streifgebiete schwankte zwischen 0,7 und 1,6 ha und nahm im Verlauf der Saison ab. Ein Zusammenhang mit dem Gewicht der Sendertiere oder der Altersklasse (Neu- bzw. Wiederfang) konnte dabei nicht festgestellt werden.

Aktionsraumüberlappungen traten in allen Monaten auf, waren jedoch bei Schlafgruppenmitgliedern stärker ausgeprägt als zwischen Mitgliedern verschiedener Schlafgruppen. Sowohl innerhalb einer Saison als auch längerfristig zeigten die Senderweibchen eine große Standorttreue.

332 verschiedene Schlafplätze (98/99: 204; 99/00: 145) konnten lokalisiert werden, von denen 17 in beiden Saisons genutzt wurden. Sie ließen sich in die drei Klassen: Baumhöhle, Blattnest und offene Schlafplätze einteilen, die sich signifikant in ihren Parametern voneinander unterschieden. Ein Vergleich mit phenologischen Referenzdaten des Untersuchungsgebietes zeigte, daß Bäume mit der präferierten Dicke selten sind. Die in 79 % der Blattnester und offenen Schlafplätze verwendeten Lianen kommen im Untersuchungsgebiet nur in geringem Maß vor. Die Tiere bevorzugten wenige, im Untersuchungsgebiet mit geringer Abundanz vorkommende Pflanzenfamilien als Schlafbäume und mieden die häufigeren. Dies kann ein Hinweis auf die begrenzte Verfügbarkeit geeigneter Schlafbäume sein. Die Wahl des Schlafplatztyps, die Nutzungsdauer und die Wahrscheinlichkeit, den Schlafplatz zu wechseln, unterlagen jahreszeitlichen Schwankungen, die von Klimaparametern beeinflusst wurden. Daneben hatten vor allem die Gruppengröße und die Anwesenheit von Jungtieren eine große Bedeutung.

In der Regel schliefen die Senderweibchen in Gruppen aus zwei bis vier Tieren. In der Saison 98/99 wurden fünf solcher Schlafgruppen gefunden, von denen vier auch in der zweiten Saison anzutreffen waren. Insgesamt wurden in der zweiten Saison sieben Gruppen beobachtet. Mit einer Ausnahme setzten sich die erfaßten Schlafgruppen ausschließlich aus weiblichen Mitgliedern verschiedener Altersklassen zusammen. Außer bei dieser gemischtgeschlechtlichen Gruppe wurden Männchen nur an einzelnen Tagen mit Weibchen schlafend angetroffen, dies jedoch niemals während der Jungenaufzucht. Schlafplätze der Kategorie ‚allein‘ besaßen in bezug auf prädatorenrelevante und thermoregulatorische Parameter geringere Qualitäten als Gruppenschlafplätze, was auf mögliche Konkurrenzvorteile von Gruppen hinweist. Zwischen verschiedenen Schlafgruppen bestand eine klare räumliche Trennung von Schlafplätzen. Einige Schlafplätze wurden dabei von bestimmten Tieren über mehrere Saisons genutzt.

Das Aktivitätsbudget war saisonal konstant. Dagegen unterlag das Nahrungsspektrum saisonalen Veränderungen. In der Trockenzeit wurden vor allem Baumharz und Insektensekrete aufgenommen, in der Regenzeit dagegen Nektar, Früchte und Insekten. Die Präferenz für Nektar von *Canthium spec.* im Januar deutet die mögliche Funktion von Grauen Mausmakis für die Bestäubung dieser Pflanze an. Markierverhalten wurde generell selten

beobachtet, es zeigte sich jedoch eine auffällige Häufung von Urinwaschen beim Verlassen des Schlafplatzes (62 bzw. 72 % der Beobachtungen). Außerdem wurde Urinwaschen an Futterplätzen (38,7 %) registriert, so daß ein Zusammenhang mit der Konkurrenz um Ressourcen naheliegend erscheint. Allerdings wurde in 58, 1 % der Beobachtungen Urinwaschen auch ohne für den Beobachter offensichtlichen Kontext beobachtet.

Die Fokustiere hatten in der Regel zwei Würfe mit ein bis drei Jungtieren pro Saison, die sich weder in der Größe noch im Reproduktionserfolg zwischen Neu- und Wiederfängen unterschieden. Der Reproduktionserfolg hatte keinen Einfluß auf des Intervall zwischen diesen beiden Würfen. Sowohl innerhalb von Gruppen als auch zwischen Mitgliedern verschiedener Gruppen bestand eine hohe Synchronität der Geburtstermine, die in einem Zeitraum von 14 Tagen auftraten. Während der Jungenaufzucht bestimmt das Alter der Jungtiere die Dauer der Anwesenheit eines Weibchens bei ihren Jungtieren. Sowohl die Gruppengröße als auch das Alter der Jungtiere hatten dagegen einen Einfluß auf die Zeit, die die Jungtiere allein im Schlafplatz verbrachten.

Die weiblichen Mitglieder von Schlafgruppen waren in der Regel eng miteinander verwandt und häufig handelte es sich um Mutter-Tochter-Dyaden. Dagegen waren männliche Schlafgruppenmitglieder nicht miteinander verwandt. Der Verwandtschaftsgrad zwischen verschiedenen Schlafgruppen war signifikant geringer als innerhalb von Schlafgruppen und weist auf eine bevorzugte Assoziation mit verwandten Tieren hin.

In der untersuchten Population hatten Mausmaki-Weibchen mehr nahe Verwandte als die Männchen. Die räumlichen Distanzen zwischen F-F waren in der ersten Saison signifikant und in der zweiten tendenziell größer als zwischen M-M während die von M-F dazwischen lagen. Anhand der Verwandtschaftsgrade konnten neun Matrilinearitäten identifiziert werden, von denen fünf in beiden Untersuchungszeiträumen anzutreffen waren. Die Ergebnisse dieser Arbeit belegen die Bedeutung der Ressourcen Nahrung und vor allem von Schlafplätzen für die Reproduktion von Weibchen des Grauen Mausmakis. Saisonalität, Prädationsdruck, Thermoregulation und die Jungtieraufzucht bestimmen dabei die Wahl und Verfügbarkeit von Schlafplätzen und führen zu Gruppenbildung verwandter Weibchen und gemeinschaftlicher Jungenaufzucht.

6. Literaturverzeichnis

- Alcock, J. (1996): Das Verhalten der Tiere aus evolutionsbiologischer Sicht. Stuttgart, Gustav Fischer Verlag.
- Altmann, J. (1974): Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.
- Anderson, C. M. (1986): Predation and primate evolution. *Primates* **27** (1): 15-39.
- Anderson, J. R. (1984): Ethology and ecology of sleep in monkeys and apes. *Advances in the Study of Behavior* **14**: 165-229.
- Anderson, J. R. (1998): Sleep, sleeping sites, and sleep-related activities: awakening to their significance. *American Journal of Primatology* **46** (1): 63-75.
- Andrès, M., Gachot-Neveu, H., and Perret, M. (2000): Local sexual competition rather than sperm competition in a nocturnal prosimian? Evidence from genetic determination of paternity in captive grey mouse lemurs. *European Federation of Primatology 2000 Meeting* : 15-15.
- Andriantsiferana, R., Rarijaona, Y., and Randrianaivo A. (1974): Observations sur la reproduction du microcèbe (*Microcebus murinus*, Miller 1777) en captivité. *Mammalia* **38**: 234-243.
- Arnold, K. E. and Owens, I. P. F. (1999): Cooperative breeding in birds: the role of ecology. *Behav Ecol* **10** (5): 465-471.
- Atsalis, S. (1998): Feeding ecology and aspects of life history in *Microcebus rufus*. The City University of New York.
- Atsalis, S. (1999): Seasonal fluctuations in body fat and activity levels in a rain-forest species of mouse lemur, *Microcebus rufus*. *International Journal of Primatology* **20** (6): 883-910.
- Atsalis, S. (1999): Diet of the brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana National Park, Madagascar. *International Journal of Primatology* **20** (2): 193-229.
- Atsalis, S. (2000): Spatial distribution and population composition of the Brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana national park, Madagascar, and its implications for social organization. *American Journal of Primatology* **51**: 61-78.
- Balshine, S., Leach, B., Neat, F., Reid, H., Taborsky, M., and Werner, N. (2001): Correlates of group size in a cooperatively breeding chichlid fish (*Neolamprologus pulcher*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **10.1007/s002650100343**
- Barre, V., Lebec, A., Petter, J.-J., and Alagnac, R. (1988): Etude du Microcèbe par Radiotracking dans la Forêt de l'Ankarafantsika. 61-71. L'Equilibre des Ecosystèmes Forestiers à Madagascar. Actes d'un Seminaire International. In: Rakotovo, L., Barre, V., and Sayer, J (eds.). IUCN, Gland.

- Barta, Z. and Giraleau, L.-A. (2001): Breeding colonies as information centers: a reappraisal of information-based hypotheses using the producer-scrounger game. *Behav Ecol* **12** (2): 121-127.
- Bearder, S. K. (1974): Aspects of the ecology and behaviour of the thick-tailed bushbaby *Galago crassicaudatus*. University of the Witwatersrand, South Africa.
- Bearder, S. K. and Doyle, G. A. (1974): Ecology of bushbabies *Galago senegalensis* and *Galago crassicaudatus*, with some notes on their behaviour in the field. 109-130. Prosimian Biology. In: Martin, R. D., Doyle, G. A., and Walker, A. C. (eds.). London, Gerald Duckworth & Co. Ltd.
- Bearder, S. K. (1987): Lorises, Bushbabies, and Tarsiers: diverse societies in solitary foragers. 11-23. Primate Societies. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., and Struhsaker, T. T. (eds.). Chicago, Chicago University Press.
- Bercovitch, F. B. (1989): Body size, sperm competition, and determinants of reproductive success in male savanna baboons. *Evolution* **43**: 1507-1521.
- Berman, C. M., Rasmussen, K. L. R., and Suomi, S. J. (1997): Group size, infant development and social networks in free-ranging rhesus monkeys. *Animal Behaviour* **53**: 405-421.
- Blanco, G., de la Puente, J., Corroto, M., Baz, A., and Colás, J. (2001): Condition-dependent immune defence in the Magpie: how important is ectoparasitism? *Biol.J.Linn.Soc.* **72**: 279-286.
- Boutin, S. (1984): Effect of winter food addition on numbers and movements of snowshoe hares. *Oecologia* **62**: 393-400.
- Bronson, F. H. (1989): Mammalian reproductive biology. The University Press of Chicago.
- Bronson, F. H. and Heideman, P. D. (1994): Seasonal regulation of reproduction in mammals. 541-573. The Physiology of Reproduction. In: Knobil, E. and Neill, J. D. (eds.). New York, Raven Press Ltd.
- Brown, C. R. and Bruford, M. W. (1986): Ectoparasitism as a cost of coloniality in cliff swallows (*Hirundo pyrrhonota*). *Ecology* **67** (5): 1206-1218.
- Brown, C. R. and Bomberger Brown, M. (1998): Fitness components associated with alternative reproductive tactics in cliff swallows. *Behavioral Ecology* **9** (2): 158-171.
- Buchanan, K. L., Catchpole, C. K., Lewis, J. W., and Lodge, A. (1999): Song as an indicator of parasitism in the sedge warbler. *Animal Behaviour* **57**: 307-314.
- Buckley, N. J. (1997): Experimental tests of the information-center hypothesis with black vultures (*Coragyps atratus*) and turkey vultures (*Cathartes aura*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **41**: 267-279.
- Bühl, A. and Zöfel, P. (2000): SPSS Version 10 - Einführung in die moderne Datenanalyse unter Windows. 7. München, Boston, San Francisco, Harlow, Don Mills, Sydney, Mexico City, Madrid, Amsterdam, Addison-Wesley.

- Büsching, C. D. (1995): Verhaltensbiologische und endokrinologische Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie von Mausmakiweibchen (*Microcebus murinus*, Miller 1777). Universität Erlangen-Nürnberg.
- Büsching, C. D., Heistermann, M., Hodges, J. K., and Zimmermann, E. (1998): Multimodal oestrus advertisement in a small nocturnal prosimian, *Microcebus murinus*. *Folia Primatologica* **69** (suppl 1): 295-308.
- Caccamise, D. F. (1977): Breeding success and nest site characteristics of the red-winged blackbird. *The Wilson Bulletin* **89** (3): 396-403.
- Cant, M. A. (1998): A model for the evolution of reproductive skew without reproductive suppression. *Animal Behaviour* **55**: 163-169.
- Cant, M. A. and Johnstone, R. A. (1999): Costly young and reproductive skew in animal societies. *Behav Ecol* **10** (2): 178-184.
- Caraco, T. and Brown, J. L. (1986): A game between communal breeders: when is food-sharing stable? *J.theor.Biol.* **118**: 379-393.
- Chapman, C. A., Walker, S., and Lefebvre, L. (1990): Reproductive strategies of primates: the influence of body size and diet on litter size. *Primates* **31** (1): 1-13.
- Chapman, C. A. (1990): Ecological constraints on group size in three species of neotropical primates. *Folia Primatologica* **55**: 1-9.
- Charles-Dominique, P. (1972): Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808; Prosimii). *Z.Tierpsychol.* **9**: 7-41.
- Charles-Dominique, P. (1978): Solitary and gregarious prosimians: evolution of social structures in primates. 139-149. Evolution. In: Chivers, D. J. and Joysey, K. A. (eds.). London, Academic Press.
- Chevillard, M.-C. (1976): Capacités thermorégulatrices d'un lémurien malgache, *Microcebus murinus* (Miller, 1777). Université Paris.
- Christe, P., Alrettaz, R., and Vogel, P. (2000): Variation in intensity of a parasitic mite (*Spinturnix myoti*) in relation to the reproductive cycle and immunocompetence of its bat host (*Myotis myotis*). *Ecology Letters* **3** (3): 207-212.
- Clancy, T. F. and Croft, D. B. (1990): Home range of the common Wallaroo, *Macrops robustus erubescens*, in far western New South Wales. *Australian Wildlife Research* **17**: 659-673.
- Clark, M. M. and Galef, Jr. B. G. (2000): Why some male Mongolian gerbils may help at the nest: testosterone, asexuality and alloparenting. *Animal Behaviour* **59**: 801-806.
- Clutton-Brock.T.H. and Harvey, P. H. (1977): Primate ecology and social organization. *J.Zool.Lond.* **183**: 1-39.
- Clutton-Brock.T.H. and Harvey, P. H. (1978): Mammals, resources and reproductive strategies. *Nature* **273**: 191-194.

- Clutton-Brock, T. H. and Harvey, P. H. (1979): Home range size, population density and phylogeny in primates. (9): 1-22. Primate ecology and human origins: ecological influences on social organization. In: Bernstein, I. S. and Smith, E. O. (eds.). New York, London, Garland STPM Press.
- Clutton-Brock, T. H. (1988): Reproductive success - studies of individual variation in contrasting breeding systems. In: Clutton-Brock, T. H. (eds.). Chicago and London, The University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T. H. (1989): Mammalian mating systems. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **236**: 339-371.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., Smith, R., McIlrath, G. M., Kansky, R., Gaynor, D., O'Riain, M. J., and Skinner, J. D. (1998): Infanticide and expulsion of females in a cooperative mammal. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **265**: 2291-2295.
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., O'Riain, M. J., Griffin, A. S., Gaynor, D., Kansky, R., Sharpe, L., and McIlrath, G. M. (2001): Contributions to cooperative rearing in meerkats. *Animal Behaviour* **61**: 705-710.
- Cochran, W. W. (1980): Wildlife telemetry. **4** : 507-520. Wildlife Management Techniques Manual. Washington, The Wildlife Society.
- Colas, S. (1999): Evidence for sex-biased behavioral maternal investment in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*). *International Journal of Primatology* **20** (6): 911-926.
- Connor, R. C., Mann, J., Tyack, P. L., and Whitehead, H. (1998): Social evolution in toothed whales. *Trends in Ecology & Evolution* **13** (6): 228-232.
- Corbin, G. D. and Schmid, J. (1995): Insect secretion determine habitat use patterns by a female lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *American Journal of Primatology* **37**: 317-324.
- Côté, I. M. and Poulin, R. (1995): Parasitism and group size in social animals: a meta-analysis. *Behav Ecol* **6** (2): 159-165.
- Creel, S. R. and Creel, N. M. (1991): Energetics, reproductive suppression and obligate communal breeding in carnivores. *Behavioral Ecology and Sociobiol* **28**: 263-270.
- Creel, S. R. and MacDonald, D. W. (1995): Sociality, group size, and reproductive suppression among carnivores. *Advances in the Study of Behavior* **24**: 203-257.
- Creel, S. R. and Waser, P. M. (1997): Variation in reproductive suppression among dwarf mongooses: interplay between mechanisms and evolution. (6): 150-170. Communal breeding in mammals. In: Solomon, N. G. and French, J. A. (eds.). Cambridge University Press.
- Cresswell, W. (1997): Nest predation: the relative effects of nest characteristics, clutch size and parental behaviour. *Animal Behaviour* **53**: 93-103.
- Dausmann, K. H. and Heldmaier, G. (2001): Social hibernation in a tropical primate species (*Cheirogaleus medius*). *Advances in Ethology* **36**: 140

- Di Bitetti, M. S., Vidal, E. M. L., Baldovino, M. C., and Benesovsky, V. (2000): Sleeping site preferences in tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology* **50**: 257-274.
- Dobson, F. S. (1982): Competition for mates and predominant juvenile male dispersal in mammals. *Animal Behaviour* **30**: 1183-1192.
- Doye, M. (1999): Untersuchungen zur Nahrungskonkurrenz bei Grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*). Universität Hannover.
- Drickamer, L. C., Gowaty, P. A., and Holmes, C. M. (2000): Free female mate choice in house mice affects reproductive success and offspring viability and performance. *Animal Behaviour* **59**: 371-378.
- Dunbar, R. I. M. (1995): Neocortex size and group size in primates: a test of the hypothesis. *J Human Evol* **28**: 287-296.
- Dunbar, R. I. M. (1997): The monkeys defence alliance. *Nature* **386**: 555-557.
- Dytham, C. (2000): Choosing and using statistics. Oxford, London, Edingburgh, Blackwell Science.
- Eberhard, W. G. and Cordero, C. (1995): Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products - a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 493-496.
- Eberle, M. and Kappeler, P. M. (1999): Mating strategies of gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *Primatologie im nächsten Jahrhundert* 6. Kongreß der Gesellschaft für Primatologie: 21
- Ehresmann, P. (2000): Ökologische Differenzierung von zwei sympatrischen Mausmaki-Arten (*Microcebus murinus* und *M. ravelobensis*) im Trockenwald Nordwest-Madagaskars. Universität Hannover.
- Eisenberg, J. F., Muckenhirn, N. A., and Rudran, R. (1972): The relation between ecology and social structure in primates. *Science* **176** (4037): 863-874.
- Ekman, J., Eggers, S., Griesser, M., and Tegelström, H. (2001): Queuing for preferred territories: delayed dispersal of Siberian jays. *Journal of Animal Ecology* **70**: 317-324.
- Emlen, S. T. and Oring, L. W. (1977): Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science* **197** (4300): 215-223.
- Emlen, S. T. and Wrege, P. H. (1989): A test of alternative hypothesis for helping in white-fronted bee-eaters in Kenya. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **25**: 303-319.
- Engel, J. (1997): Signifikante Schule der schlichten Statistik. Filander Verlag GmbH.
- Erlinge, S. and Sandell, M. (1986): Seasonal changes in the social organisation of male stoats, *Mustela erminea*: an effect of shifts between two decisive resources. *OIKOS* **47**: 57-62.
- Faulkes, C. G., Bennett, N. C., Bruford, M. W., OBrien, H. P., Aguilar, G. H., and Jarvis, J. U. M. (1997): Ecological constraints drive social evolution in the african mole-rats. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **264**: 1619-1627.

- Faulkes, C. G. and Abbott, D. H. (1997): The physiology of a reproductive dictatorship: regulation of male and female reproduction by a single breeding female in colonies of naked mole-rats. (11): 302-334. Communal breeding in mammals. In: Solomon, N. G. and French, J. A. (eds.). Cambridge University Press.
- Faulkes, C. G. and Bennett, N. C. (2001): Family values: group dynamics and social control of reproduction in African mole-rats. *Trends in Ecology & Evolution* **16** (4): 184-190.
- Festa-Bianchet, M. (1989): Individual differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Animal Ecology* **58**: 785-795.
- Fietz, J. (1995): Paarungs- und Sozialsystem des Grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*, Cheirogaleidae; J.F. Miller 1777) im laubabwerfenden Trockenwald West-Madagaskars. Universität Tübingen.
- Fietz, J. (1998): Body mass in wild *Microcebus murinus* ober the dry season. *Folia Primatologica* **69** (suppl 1): 183-190.
- Fietz, J. (1999): Monogamy as a rule rather than exception in nocturnal lemurs: the case of the fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Ethology* **105**: 259-272.
- Fisher, D. O. (2000): Effects of vegetation structure, food and shelter on the home range and habitat use of an endangered wallaby. *J Appl Ecol* **37**: 660-671.
- Fisher, D. O. and Owens, I. P. F. (2000): Female home range size and the evolution of social organization in macropod marsupials. *Journal of Animal Ecology* **69**: 1083-1098.
- Foerg, R. (1982): Reproduction in *Cheirogaleus medius*. *Folia Primatologica* **39**: 49-62.
- Folstad, I. and Karter, A. J. (1992): Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* **139** (3): 603-622.
- Freeland, W. J. (1976): Pathogens and the evolution of primate sociality. *Biotropica* **8** (1): 12-24.
- French, J. A. (1997): Proximate regulation of singular breeding in callitrichid primates. (3): 34-75. Communal breeding in mammals. In: Solomon, N. G. and French, J. A. (eds.). Cambridge University Press.
- Fuentes, A. (1999): Variable social organization: what can looking at primate groups tell us about the evolution of plasticity in primate societies? (21): 183-188. The nonhuman primates. In: Dolhinow, P. and Fuentes, A. (eds.). London, Toronto, Mayfield Publishing Company.
- Ganzhorn, A. (1996): TRACKASC. (3.0) Ganzhorn, A.
- Ganzhorn, J. U. (1989): Niche separation of seven lemur species in the eastern rainforest of Madagascar. *Oecologia* **79**: 279-286.
- Ganzhorn, J. U. and Kappeler, P. M. (1996): Lemurs of the Kirindy forest. *Primate Report* **46** (1): 257-274.

- Ganzhorn, J. U. and Schmid, J. (1998): Different population dynamics of *Microcebus murinus* in primary and secondary deciduous dry forests of Madagascar. *International Journal of Primatology* **19** No. 5: 785-796.
- Ganzhorn, J. U. (1999): Body mass, competition and the structure of primate communities. (8): 141-157. Primate Communities. In: Fleagle, J. G., Janson, C., and Reed, K. E (eds.). Cambridge, Cambridge University Press.
- Ganzhorn, J. U., Wright, P. C., and Ratsimbazafay, J. (1999): Primate communities: Madagascar. (4): 75-89. Primate Communities. In: Fleagle, J. G., Janson, C., and Reed, K. E (eds.). Cambridge University Press.
- Gerlach, G. (1996): Emigration mechanisms in feral house mice - a laboratory investigation of the influence of social structure, population density, and aggression. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **39**: 159-170.
- Gittleman, J. L. and Harvey, P. H. (1982): Carnivore home-range size, metabolic needs and ecology. *Behavioral Ecology and Sociobiol* **10**: 57-63.
- Glatston, A. R. (1979): Reproduction and behaviour of the Lesser Mouse Lemur (*Microcebus murinus*, Miller 1777) in captivity. University of London.
- Glatston, A. R. (1981): The husbandry, breeding and hand-rearing of the Lesser mouse lemur *Microcebus murinus*. 131-137. International Zoo Yearbook 21. In: Olney, P. J. S. (eds.). Zoological Society of London.
- Glatston, A. R. (1986): The influence of other females on maternal behaviour and breeding success in the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). (VII.4): 355-361. Primate ontogeny, cognition and social behaviour. In: Else, J. G. and Lee, P. C. (eds.). Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney, Cambridge University Press.
- Glaw, F. and Vences, M. (1994): Amphibians and Reptiles of Madagascar. Köln, M. Vences & F. Glaw Verlags GbR.
- Glück, E. (1979): Abhängigkeit des Bruterfolges von der Lichtmenge am Neststandort. *Journal of Ornithology* **120**: 215-220.
- Goodman, S. M., OConner, S. O., and Langrand, O. (1993): A review of predation on lemurs: implications for the evolution of social behavior in small, nocturnal primates. 51-65. Lemur Social Systems and Their Ecological Basis. In: Kappeler, P. M. and Ganzhorn, J. U. (eds.). New York, Plenum Press.
- Gouzoules, S. and Gouzoules, H. (1986): Kinship. (24): 299-305. Primate Societies. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., and Struhsaker, T. T. (eds.). Chicago, University of Chicago Press.
- Greenwood, P. J. (1980): Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behaviour* **28**: 1140-1162.
- Guillet, C., Bergstrom, R., and Cederlund, G. (1996): Size of winter home range of roe deer *Copreolus capreolus* in two forest areas with artificial feeding in Sweden. *Wildlife Biology* **2**: 107-111.

- Gunderson, G. and Andreassen, H. P. (1998): Causes and consequences of natal dispersal in root voles, *Microtus oeconomus*. *Animal Behaviour* **56**: 1355-1366.
- Gursky, S. (2000): Effect of seasonality on the behavior of an insectivorous primate, *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology* **21** (3): 477-495.
- Gursky, S. (2000): Sociality in the Spectral Tarsier, *Tarsius spectrum*. *American Journal of Primatology* **51**: 89-101.
- Gursky, S. (2000): Allocare in a nocturnal primate: data on the spectral tarsier, *Tarsius spectrum*. *International Journal of Primatology* **71** (1-2): 39-54.
- Hafen, T., Neveu, H., Rumpler, Y., Wilden, I., and Zimmermann, E. (1998): Acoustically dimorphic advertisement calls separate morphologically and genetically homogenous populations of the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatologica* **69** (suppl 1): 342-356.
- Hagenah, N. (2001): Ökologie und intrasexuelle Konkurrenz Goldbrauner Mausmaki-Männchen (*Microcebus ravelobensis*) in Nordwest-Madagaskar während der Trockenzeit. Universität Hannover.
- Haig, D. (1993): Genetic conflicts in human pregnancy. *Q.Rev.Biol.* **68**: 495-532.
- Halkin, S. L. (1997): Nest-vicinity song exchanges may coordinate biparental care of northern cardinals. *Animal Behaviour* **54**: 189-198.
- Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behavior. I and II. *J theor Biol* **7**: 1-52.
- Harcourt, C. S. (1984): The behaviour and ecology of galagos in Kenyan coastal forest. Girton College Cambridge.
- Harcourt, C. S. (1987): Brief trap/retrap study of the Brown mouse lemur (*Microcebus rufus*). *Folia Primatologica* **49**: 209-211.
- Harris, S., Cresswell, W. J., Forde, P. G., Trewella, W. J., Wooland, T., and Wray, S. (1990): Home range analysis using radio-tracking data - a review of problems and techniques particularly as applied to the study of mammals. *Mammal Review* **20**: 97-123.
- Hart, B. L. (1990): Behavioural adaptations to pathogens and parasites: five strategies. *Neurosci.Biobehav.Rev.* **14**: 273-294.
- Hatchwell, B. J. and Komdeur, J. (2000): Ecological constraints, life history traits and the evolution of cooperative breeding. *Animal Behaviour* **59**: 1079-1086.
- Hawkins, C. E. (1998): Behaviour and ecology of the fossa, *Cryptoprocta ferox* (Carnivora: Viverridae) in a dry deciduous forest, western Madagascar. University of Aberdeen.
- Hayes, L. D. (2000): To nest communally or not to nest communally: a review of rodent communal nesting and nursing. *Animal Behaviour* **59**: 677-688.
- Heeb, P., Werner, I., Kölliker, M., and Richner, H. (1998): Benefits of induced host responses against an ectoparasite. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **265**: 51-56.

- Heg, D. and van Treuren, R. (1998): Female-female cooperation in polygynous oystercatchers. *Nature* **391**: 687-691.
- Heinsohn, R. and Legge, S. (1999): The cost of helping. *Trends in Ecology & Evolution* **14** (2): 53-57.
- Hemelrijk, C. K. (1999): An individual-orientated model of the emergence of despotic and egalitarian societies. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **266**: 361-369.
- Hemelrijk, C. K. (2000): Towards the integration of social dominance and spatial structure. *Animal Behaviour* **59**: 1035-1048.
- Hemingway, C. A. (1999): Time budgets and foraging in a malagasy primate: do sex differences reflect reproductive condition and female dominance? *Behavioural Ecology & Sociobiology* **45**: 311-322.
- Heymann, E. W. and Soini, P. (1999): Offspring number in pygmy marmosets, *Cebuella pygmaea*, in relation to group size and the number of adult males. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **46**: 400-404.
- Hill, R. A. and Dunbar, R. I. M. (1997): An evaluation of the roles of predation rate and predation risk as selective pressures on primate grouping behaviour. *Behaviour* **135**: 411-430.
- Hladik, C. M., Charles-Dominique, P., and Petter, J.-J. (1980): Feeding strategies of five nocturnal prosimians in the dry forest of the west coast of Madagascar. (2): 41-73. Nocturnal malagasy primates: ecology, physiology and behaviour. In: Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, A., Hladik, C. M., Pagès, E., Pariente, P. G., Petter-Rousseaux, A., Petter, J.-J., and Schilling, A. (eds.). New York, Academic Press.
- Hoogland, J. L. (1998): Why do female Gunnisons prairie dogs copulate with more than one male? *Animal Behaviour* **55**: 351-359.
- Hosken, D. J. and Stockley, P. (1998): Sperm counts. *Trends in Ecology & Evolution* **13**: 91-92.
- Hrdy, S. (1977): *The Langurs of Abu: Female and Male Strategies of Reproduction*. New York, Harvard University Press.
- Hrdy, S. (1983): Adaptive and nonadaptive classes of infanticide. 11-17. Perspectives in Primate Biology. In: Seth, P. K. (eds.). New Delhi, Today & Tomorrow's Printers and Publishers.
- Hulbert, I. A. R., Iason, G. R., Elston, D. A., and Racey, R. A. (1996): Home range sizes in a stratified upland landscape of two lagomorphs with different feeding strategies. *J Appl Ecol* **33**: 1479-1488.
- Ims, R. A. (1990): The ecology and evolution of reproductive synchrony. *Trends in Ecology & Evolution* **5** (5): 135-140.
- Ims, R. A. (1990): On the adaptive value of reproductive synchrony as a predator-swamping strategy. *The American Naturalist* **136** (4): 485-498.

- Jenkins, M. D. (1990): Madagascar. Profile de l'environnement. IUCN, PNEU, WWF, Gland and Cambridge
- Jennions, M. D. (1997): Female promiscuity and genetic incompatibility. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 251-253.
- Joern, W. T. and Jackson, J. F. (1983): Homogeneity of vegetational cover around the nest and avoidance of nest predation in mockingbirds. ? 497-499.
- Johnson, D. D. P., MacDonald, D. W., and Dickman, A. J. (2000): An analysis and review of models of the sociobiology of the Mustelidae. *Mammal Review* **30** (3 & 4): 171-196.
- Johnstone, R. A., Woodroffe, R., Cant, M. A., and Wright, J. (1999): Reproductive skew in multimember groups. *The American Naturalist* **153** (3): 315-331.
- Johnstone, R. A. and Cant, M. A. (1999): Reproductive skew and indiscriminate infanticide. *Animal Behaviour* **57** : 243-249.
- Jolly, A. (1998): Pair-bonding, female aggression and the evolution of lemur societies. *Folia Primatologica* **69** (suppl 1): 1-13.
- Kappeler, P. M. (1991): Patterns of sexual dimorphism in body weight among prosimian primates. *Folia Primatologica* **57**: 132-146.
- Kappeler, P. M. and Heymann, E. W. (1996): Nonconvergence in the evolution of primate life history and socio-ecology. *Biol.J.Linn.Soc.* **59**: 297-326.
- Kappeler, P. M. (1997): Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **45**: 115-127.
- Kappeler, P. M. (1998): Nests, tree holes, and the evolution of primate life histories. *American Journal of Primatology* **46** (1): 7-33.
- Kappeler, P. M. (1999): Primate socioecology: new insights from males. *Naturwissenschaften* **85**: 18-29.
- Kappeler, P. M. (1999): Lemur social structure and convergence in primate socioecology. (10): 273-299. Comparative Primate Socioecology. In: Lee, P. C. (eds.).
- Kempenaers, B. (1997): Does reproductive synchrony limit male opportunities or enhance female choice for extra-pair paternity? *Behaviour* **134** (7-8): 551-562.
- Kempenaers, B., Everding, S., Bishop, C., Boag, P., and Robertson, R. J. (2001): Extra-pair paternity and the reproductive role of male floaters in tree swallow (*Tachycineta bicolor*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **49**: 251-259.
- Kenward, R. E. (1987): Radio tagging and the analysis of animal movements. (6)Microcomputers in environmental biology. Oxford, IRL Press.
- Kenward, R. E. and Hodder, K. H. (1996): RANGES V, An analysis system for biological location data. UK, Institute of Terrestrial Ecology.

- Kerth, G. and König B. (1999): Fission, fusion and nonrandom associations in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*). *Behaviour* **136**: 1187-1202.
- Kerth, G., Weissmann, K., and König B. (2001): Day roost selection in female Bechstein's bats (*Myotis bechsteinii*): a field experiment to determine the influence of roost temperature. *Oecologia* DOI [10.1007/s004420000489](https://doi.org/10.1007/s004420000489)
- Kerth, G., Wagner, M., and König B. (2001): Roosting together, foraging apart: information transfer about food is unlikely to explain sociality in female Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* DOI [10.1007/s002650100352](https://doi.org/10.1007/s002650100352)
- Kirkpatrick, R. C. (1999): Colobine diet and social organization. (10): 93-105. The nonhuman primates. In: Dolhinow, P. and Fuentes, A. (eds.). London, Toronto, Mayfield Publishing Company.
- Klopfer, P. H. and Boskoff, K. J. (1979): Maternal behavior in prosimians. (4): 123-156. The study of prosimian behavior. In: Doyle, G. A. and Martin, R. D. (eds.). New York, San Francisco, London, Academic Press.
- Klukowski, M. and Nelson, C. E. (2001): Ectoparasite loads in free-ranging northern fence lizards, *Sceloporus undulatus hyacinthinus*: effects of testosterone and sex. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **49**: 289-295.
- Knowlton, N. (1979): Reproductive synchrony, parental investment, and the evolutionary dynamics of sexual selection. *Animal Behaviour* **27**: 1022-1033.
- Kose, M. and Moller, A. P. (1999): Sexual selection, feather breakage and parasites: the importance of white spots in the tail of the barn swallow (*Hirundo rustica*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **45**: 430-436.
- Köhler, W., Schachtel, G., and Voleske, P. (1995): Biostatistik. 2. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo, Hong Kong, Barcelona, Budapest, Springer Verlag.
- König B. (1994): Communal nursing in mammals. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* **87** (2): 115-127.
- König B. (1994): Components of lifetime reproductive success in communally and solitarily nursing house mice - a laboratory study. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **34**: 275-283.
- König B. (1997): Cooperative Care of young in mammals. *Naturwissenschaften* **84**: 95-104.
- Kraaijeveld, A. R. and Godfray, H. C. J. (1998): Trade-off between parasitoid resistance and larval competitive ability in *Drosophila melanogaster*. *Nature* **389**: 278-280.
- Krebs, J. R. and Davies, N. B. (1996): Einführung in die Verhaltensökologie. Berlin, Wien, Blackwell Wissenschaftsverlag.
- Künkele, J. and von Holst, D. (1996): Natal dispersal in the European wild rabbit. *Animal Behaviour* **51** (3): 1047-1059.
- Kvarnemo, C. and Ahnesjö, I. (1996): The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 404-408.

- Lacey, E. A. and Sherman, P. W. (1997): Cooperative breeding in naked mole-rats: implications for vertebrate and invertebrate sociality. (10): 267-301. Communal breeding in mammals. In: Solomon, N. G. and French, J. A. (eds.). Cambridge University Press.
- Lambin, X. and Yoccoz, N. G. (2001): Adaptive precocial reproduction in voles: reproductive costs and multivoltine life-history strategies in seasonal environments. *Journal of Animal Ecology* **70**: 191-200.
- Lamprecht, J. (1992): Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation. Pareys Studentexte.
- Langen, T. A. (2000): Prolonged offspring dependence and cooperative breeding in birds. *Behav Ecol* **11** (4): 367-377.
- Leutenegger, W. (1979): Evolution of litter size in primates. *American Naturalist* **114** (4): 525-531.
- Lewis, S. E. (1996): Low roost-site fidelity in pallid bats: associated factors and effect on group stability. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **39**: 335-344.
- Linn, I. (1984): Home ranges and social systems in solitary mammals. *Acta Zool.Fennica* **171**: 245-249.
- Loye, J. and Carroll, S. (1995): Birds, bugs and blood: avian parasitism and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* **10**: 232-235.
- Ludvig, E., Vanicsek, L., Török, J., and Csörgö, T. (1995): The effect of nest-height on the seasonal pattern of breeding success in blackbirds *Turdus merula*. *ARDEA* **83**: 411-418.
- Lurz, P. W. W., Garson, P. J., and Wauters, L. A. (1997): Effects of temporal and spatial variation in habitat quality on red squirrel dispersal behaviour. *Animal Behaviour* **54** (427): 435-
- MacKinnon, J. and MacKinnon, K. (1980): The behavior of wild spectral tarsiers. *International Journal of Primatology* **1**: 361-379.
- Magrath, R. D. (2001): Group breeding dramatically increases reproductive success of yearling but not older female scrubwrens: a model for cooperatively breeding birds? *Journal of Animal Ecology* **70**: 370-385.
- Manning, C. J., Dewsbury, D. A., Wakeland, E. K., and Potts, W. K. (1995): Communal nesting and communal nursing in house mice, *Mus musculus domesticus*. *Animal Behaviour* **50**: 741-751.
- Martin, P. and Bateson, P. (1992): Measuring behaviour: An introductory guide. **2nd**: 48-69. London, Cambridge University Press.
- Martin, R. D. (1972): A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J.F. Miller 1777). *Z.Tierpsychol.* **9** (suppl.): 43-89.
- Martin, R. D. (1972): Adaptive radiation and behaviour of Malagasy lemurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* **264**: 295-352.

- Martin, R. D. (1973): A review of the behaviour and ecology of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). 1-68. *Comparative Ecology and Behaviour of Primates*. In: Michael, R. P. and Crook, J. H. (eds.). London, Academic Press.
- Martin, R. D. (1995): Prosimians: from obscurity to extinction? 535-564. *Creatures of the Dark. The nocturnal Prosimians*. In: Alterman, L., Doyle, G. A., and Izard, M. K. (eds.). New York, Plenum Press.
- Martin, R. D. (2000): Origins, diversity and relationships of lemurs. *International Journal of Primatology* **21** (6): 1021-1049.
- Matsumoto-Oda, A. and Oda, R. (2001): Activity budgets of wild female chimpanzees in different reproductive states. *J Ethol* **19**: 17-21.
- McClintock, M. K. (1981): Social control of the ovarian cycle and the function of estrus synchrony. *Amer.Zool.* **21**: 243-256.
- McCracken, G. F. and Bradbury, J. W. (1981): Social organization and kinship in the polygynous bat *Phyllostomus hastatus*. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **8**: 11-34.
- Milinski, M. and Parker, G. A. (1991): Competition for resources. (5): 137-168. *Behavioural Ecology - An Evolutionary Approach*. In: Krebs, J. R. and Davies, N. B. (eds.). London, Blackwell Scientific Publications.
- Mitani, J. C. and Watts, D. (1997): The evolution of non-maternal caretaking among anthropoid primates: do helpers help? *Behavioural Ecology & Sociobiology* **40**: 213-220.
- Mittermeier, R. A., Tattersall, I., Konstant, W. R., Meyers, D. M., and Mast, R. B. (1994): *Lemurs of Madagascar*. Washington D.C., Conservation International.
- Mohr, C. O. (1947): Table of equivalent populations of North American small mammals. *Am.Midl.Nat.* **37**: 223-249.
- Moller, A. P. (1987): Egg predation as a selective factor for nest design: an experiment. *OIKOS* **50**: 91-94.
- Moller, A. P. (1990): Nest predation selects for small size in the blackbird. *OIKOS* **57**: 237-240.
- Moller, A. P. and Tegelström, H. (1997): Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica*. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **41**: 353-360.
- Moller, A. P. (2000): Male parental care, female reproductive success, and extrapair paternity. *Behav Ecol* **11** (2): 161-168.
- Mooring, M. S., McKenzie, A. A., and Hart, B. L. (1996): Grooming in impala: role of oral grooming in removal of ticks and effects of ticks in increasing grooming rate. *Physiology & Behavior* **59**: 965-971.
- Mooring, M. S., McKenzie, A. A., and Hart, B. L. (1996): Role of sex and breeding status in grooming and total tick load in impala. *Behavioral Ecology and Sociobiol* **39**: 259-266.

- Mooring, M. S. and Samuel, W. M. (1998): The biological basis of grooming in moose: programmed versus stimulus-driven grooming. *Animal Behaviour* **56**: 1561-1570.
- Mooring, M. S. and Hart, B. L. (2000): Self grooming in impala mothers and lambs: testing the body size and tick challenge principles. *Animal Behaviour* **53**: 925-934.
- Morris, P. and Hawkins, F. (1998): Birds of Madagascar - a photographic guide. In: Redman, N. (eds.). Robertsbridge, Pica Press.
- Murray, M. D. (1987): Effects of host grooming on louse populations. *Parasitol.Today* **3**: 276-278.
- Müller, A. E. (1999): The social organisation of the Fat-tailed Dwarf lemur, *Cheirogaleus medius* (Lemuriformes; Primates). Universität Zürich.
- Müller, A. E. (1999): Social organization of the Fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*) in Northwestern Madagascar. (8): 139-158. New directions in lemur studies. In: Rakotosamimanana, B., Rasamimanana, H., Ganzhorn, J. U., and Goodman, S. M. (eds.). New York, Plenum Publishers.
- Müller, A. E. and Thalmann, U. (2000): Origin and evolution of primate social organisation: a reconstruction. *Biol.Rev.* **75**: 405-435.
- Müller, E. F. (1983): Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae). *Bonner zoologische Beiträge* **34**: 29-71.
- Nakamura, M. (1998): Multiple mating and cooperative breeding in polygynandrous alpine accentors. I. Competition among females. *Animal Behaviour* **55**: 259-275.
- Nekaris, K. A. I. (2000): The socioecology of the mysore slender loris (*Loris tardigradus lydekkerianus*) in Dingigul, Tamil Nadu, South India. Washington University.
- Neuhaus, P. (2000): Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **48**: 75-83.
- Nilsson, L. A., Rabakonandrianina, E., Petterson, B., and Grünmeier, R. (1993): Pollination in lemurs. *Evolutionary Trends in Plants* **7** (2): 49-56.
- Nunn, C. L., Gittleman, J. L., and Antonovics, J. (2000): Promiscuity and the primate immune system. *Science* **290** (10): 1168-1170.
- Ortmann, S. and Schmid, J. (1998): Effizientes Energiesparen bei Mausmakis. *Spektrum der Wissenschaften* **2**: 22-25.
- Osborne, P. and Osborne, L. (1980): The contribution of nest site characteristics to breeding success among blackbirds *Turdus merula*. *IBIS* **122**: 512-517.
- Osikowski, A. and Rafinski, J. (2001): Multiple insemination increases reproductive success of female Montadon's newt (*Triturus montandoni*, Caudata, Salamandridae). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **49**: 145-149.

- Ostfield, R. S. and Canham, C. D. (1995): Density-dependent processes in meadow voles: an experimental approach. *Ecology* **76**: 521-532.
- Packer, C. and Pusey, A. E. (1983): Male takeovers and female reproductive parameters: a simulation of oestrus synchrony in lions (*Panthera leo*). *Animal Behaviour* **31**: 716-728.
- Pagès-Feuillade, E. (1988): Modalités de l'occupation de l'espace et relations interindividuelles chez un prosimien nocturne malgache (*Microcebus murinus*). *Folia Primatologica* **50**: 204-220.
- Pereira, M. E., Klepper, A., and Simons, E. L. (1987): Tactics of care for young infants by forest-living ruffed lemurs (*Varecia variegata variegata*): ground nests, parking, and biparental guarding. *American Journal of Primatology* **13**: 129-144.
- Pereira, M. E. (1991): Asynchrony within estrous synchrony among ringtailed lemurs (Primates: Lemuridae). *Physiology & Behavior* **49**: 47-52.
- Pereira, M. E., Strohecker, R. A., Cavigelli, S. A., Hughes, C. L., and Pearson, D. D. (1999): Metabolic strategy and social behavior in Lemuridae. (6): 93-118. New directions in lemur studies. In: Rakotosamimanana, B., Rasamimanana, H., Ganzhorn, J. U., and Goodman, S. M. (eds.). New York, Plenum Publishers.
- Perret, M. (1977): Influence du groupement social sur l'activation sexuelle saisonnière chez le male de *Microcebus murinus* (Miller 1777). *Z.Tierpsychol.* **43**: 159-179.
- Perret, M. (1982): Influence du groupement social sur la reproduction de la femelle de *Microcebus murinus* (Miller, 1777). *Z.Tierpsychol.* **60**: 47-65.
- Perret, M. (1990): Influence of social factors on sex ratio at birth, maternal investment and young survival in a prosimian primate. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **27**: 447-454.
- Perret, M. (1992): Environmental and social determinants of sexual function in the male lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatologica* **59**: 1-25.
- Perret, M. (1995): Chemocommunication in the reproductive function of mouse lemur. 377-392. Creatures of the dark: the nocturnal prosimians. In: Alterman, L., Doyle, G. A., and Izard, M. K. (eds.). New York, Plenum Press.
- Perret, M. (1996): Manipulation of sex ratio at birth by urinary cues in a prosimian primate. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **38**: 259-266.
- Perret, M. (1998): Energetic advantage of nest-sharing in a solitary primate, the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Journal of Mammalogy* **79** (4): 1093-1102.
- Perret, M. (1998): Thermoregulatory advantages for gregarious sleeping in mouse lemurs. *Folia Primatologica* **59** : 41-60.
- Perret, M. and Aujard, F. (2001): Regulation by photoperiod of seasonal changes in body weight and reproductive function in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*): differential responses by sex. *International Journal of Primatology* **22** (1): 5-24.

- Peters, C. (1999): Intrasexuelle Konkurrenz bei Grauen Mausmaki-Männchen (*Microcebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar. Universität Göttingen.
- Petrie, M. and Kempnaers, B. (1998): Extra-pair paternity in birds: explaining variation between species and populations. *Trends in Ecology & Evolution* **13**: 52-58.
- Petter-Rousseaux, A. (1968): Cycles genitax saisonniers des lemuriens malgaches. 11-22. Cycles genitax saisonniers de Mammifères sauvages. In: Canivenc, R. (eds.). Paris, Maason et Cie.
- Petter-Rousseaux, A. (1972): Application d'un système semestriel de variation de la photoperiode chez *Microcebus murinus* (Miller, 1777). *Ann.Biol.Anim.Biochem.Biophys.* **12**: 367-375.
- Petter-Rousseaux, A. (1980): Seasonal activity rhythms, reproduction, and body weight variations in five sympatric nocturnal primates. 137-152. Nocturnal Malagasy Primates. In: Charles-Dominique, P., Cooper, H. M., Hladik, A., Hladik, C. M, Pariente, P. G., Petter-Rousseaux, A., and Schilling, A. (eds.). New York, Academic Press.
- Petter, J.-J. (1962): Ecological and behavioral studies of Madagascar lemurs in the field. *Ann.NY Acad.Sci.* **102**: 67-281.
- Petter, J.-J., Albignac, R., and Rumpler, Y. (1977): Mammifères Lémuriens. Faune de Madagascar. Paris, 44. ORSTOM CNRS.
- Petter, J.-J. (1978): Ecological and physiological adaptation of five sympatric lemurs to seasonal variations in food production. 211-223. Recent advances in primatology. In: Chivers, H. (eds.). New York, Academic Press.
- Plavcan, J. M. and van Schaik, C. P. (1992): Intrasexual competition and canine dimorphism in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology* **87**: 461-477.
- Plavcan, J. M., van Schaik, C. P., and Kappeler, P. M. (1995): Competition, coalitions and canine size in primates. *J.Hum.Evol.* **28**: 245-276.
- Plavcan, J. M. and van Schaik, C. P. (1997): Intrasexual competition and body weight dimorphism in anthropoid primates. *American Journal of Physical Anthropology* **103**: 37-68.
- Poiani, A., Goldsmith, A. R., and Evans, M. R. (2000): Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of the immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **47**: 230-242.
- Poldmaa, T. and Holder, K. (1997): Behavioural correlates of monogamy in the noisy miner, *Manorina melanocephala*. *Animal Behaviour* **54**: 571-578.
- Polenz, S. (2000): Akustisches und soziales Verhalten des Goldbraunen Mausmakis (*Microcebus ravelobensis*) während der Paarungszeit. Universität Hannover.
- Pollock, J. I. (1989): Intersexual relationship amongst prosimians. *Human Evolution* **4** (2 - 3): 133-143.

- Pope, T. R. (2000): Reproductive success increases with degree of kinship in cooperative coalitions of female red howler monkeys (*Alouatta seniculus*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **48**: 253-267.
- Portmann, O. (1970): Nutrition requirements (NCR) for nonhuman primates. Feeding and nutrition of nonhuman primates. In: Harris, R. S. (eds.). New York, Academic Press.
- Power, M. L. (1999): Aspects of energy expenditure of callitrichid primates: physiology and behavior. (28): 225-230. The nonhuman primates. In: Dolhinow, P. and Fuentes, A. (eds.). London, Toronto, Mayfield Publishing Company.
- Priddel, D., Shepherd, N., and Wellard, G. (1988): Home ranges of sympatric red kangaroos *Macropus rufus*, and western grey kangaroos *M. fuliginosus*. *Australian Wildlife Research* **15**: 405-411.
- Pullen, S. L., Bearder, S. K., and Dixson, A. F. (2000): Preliminary observations on sexual behavior and the mating system in free-ranging lesser galago (*Galago moholi*). *American Journal of Primatology* **51**: 79-88.
- Purvis, A. (1995): A composite estimate of primate phylogeny. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* **348**: 405-421.
- Pusey, A. and Wolf, M. (1996): Inbreeding avoidance in animals. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 201-206.
- Queller, D. C. and Goodnight, K. F. (1989): Estimating relatedness using genetic markers. *Evolution* **43** (2): 258-275.
- Rabenold, K. N. (1990): *Campylorhynchus* wrens: the ecology of delayed dispersal and cooperation in the Venezuelan savanna. 159-196. Cooperative breeding in birds. In: Stacey, P. B. and Koenig, W. D. (eds.). Cambridge, Cambridge University Press.
- Radespiel, U., Cepok, S., Zietemann, V., and Zimmermann, E. (1998): Sex-specific usage patterns of sleeping-sites in grey mouse lemurs. *American Journal of Primatology* **46** (1): 77-84.
- Radespiel, U. (1998): Die soziale Organisation des grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777) - Eine freilandökologische und laborexperimentelle Studie. Tierärztliche Hochschule Hannover.
- Radespiel, U. (2000): Sociality in the Gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. *American Journal of Primatology* **51**: 21-40.
- Radespiel, U., Lutermann, H., Schmelting, B., Zimmermann, E., and Bruford, M. W. (2001): Sex-biased dispersal in a nocturnal primate, *Microcebus murinus*, revealed by microsatellite data. *submitted*
- Radespiel, U., Sarikaya, Z., Zimmermann, E., and Bruford, M. W. (2001): Socio-genetic structure in a free-living nocturnal primate population sex-specific differences in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **DOI.ORG/10.1007/s002650100402**

- Radespiel, U., Funk, S. M., Zimmermann, E., and Bruford, M. W. (2001): Isolation and characterization of microsatellite loci in the grey mouse lemur (*Microcebus murinus*) and their amplification in the family Cheirogaleidae. *Molecular Ecology Notes* **1**: 16-18.
- Radespiel, U. and Zimmermann, E. (2001): Dynamics of estrous synchrony in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *International Journal of Primatology* **22** (1): 71-90.
- Radespiel, U. and Zimmermann, E. (2001): Female dominance in captive gray mouse lemurs. *American Journal of Primatology* **in press**
- Ramangason, G. S. (1988): Flore et végétation de la forêt d'Ampijoroa. 130-137. L'Equilibre des Ecosystemes Forestiers à Madagascar: Actes d'un Séminaire International. In: Rakotovo, L., Barre, V., and Sayer, J (eds.). IUCN, Gland.
- Randrianambinina, B. (2001): Contribution a L'Etude Comparative de L'Ecologie de deux Microcèbes rouges de Madagascar (*Microcebus ravelobensis*, *Microcebus rufus*). Université Antananarivo, Madagascar.
- Rasa, O. A. E. (1973): Marking behaviour and its social significance in the African dwarf mongoose, *Helogale undulata rufula*. *Z.Tierpsychol.* **32**: 293-318.
- Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M., and Ganzhorn, J. U. (2000): Taxonomic revision of mouse lemurs (*Microcebus*) in the western portions of Madagascar. *International Journal of Primatology* **21** (6): 963-1019.
- Reeve, H. K. and Ratnieks, F. L. W. (1993): Queen-queen conflicts in polygynous societies: mutual tolerance and reproductive skew. 45-85. Queen number and sociality in insects. In: Keller, L. (eds.). Oxford, Oxford University Press.
- Reeve, H. K. and Emlen, S. T. (2000): Reproductive skew and group size: an *N*-person staying incentive model. *Behav Ecol* **11** (6): 640-647.
- Rendigs, A. (1996): Verhaltensbiologische Untersuchungen zum Aufzuchtverhalten von Mausmaki-Weibchen und zur akustischen Kommunikation von Mausmaki-Männchen (*Microcebus murinus*, Miller 1777).
- Rendigs, A. (1999): Freilandökologische Untersuchungen zur Habitatstruktur und Ernährung sympatrisch und exklusiv lebender Mausmakiarten im Trockenwald Nordwest-Madagaskars. Universität Göttingen.
- Reynolds, J. D. (1996): Animal breeding systems. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 68-72.
- Rich, T. J. and Hurst, J. L. (1998): Scent marks as reliable signals of the competitive ability of mates. *Animal Behaviour* **56**: 727-735.
- Rolland, C., Danchin, E., and de Fraipont, M. (1998): The evolution of coloniality in birds in relation to food, predation, and life-history traits: a comparative analysis. *American Naturalist* **151**: 514-529.
- Rood, J. P. (1990): Group size, survival, reproduction, and routes to breeding in dwarf mongooses. *Animal Behaviour* **39**: 566-572.

- Ross, C. (1998): The intrinsic rate of natural increase and reproductive effort in primates. *Journal of Zoology* **214**: 199-219.
- Ross, C. and Jones, K. E. (1999): Socioecology and the evolution of primate reproductive rates. (4): 73-110. *Comparative Primate Socioecology*. In: Lee, P. C. (eds.).
- Russell, A. F. (2001): Dispersal costs set the scene for helping in an atypical avian cooperative breeder. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **268**: 95-99.
- Russell, J. K. (1983): Altruism in coati bands: nepotism or reciprocity? 263-290. *Social behavior of female vertebrates*. In: Waser, S. K. (eds.). New York, Academic Press.
- Saltzman, W., Schultz-Darken, N. J., Severin, J. M., and Abbott, D. H. (1997): Escape from social suppression of sexual behavior and of ovulation in female common marmosets. *Ann.NY Acad.Sci.* **807**: 567-570.
- Sarikaya, Z. (1999): Fortpflanzungsstrategien von Weibchen des grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar. Universität Göttingen.
- Schilling, A. (1979): Olfactory communication in prosimians. 461-542. *The study of prosimian behavior*. In: Doyle, G. A. and Martin, R. D. (eds.). New York, Academic Press.
- Schilling, A., Perret, M., and Predine, J. (1984): Sexual inhibition in a prosimian primate: a pheromon-like effect. *J.Endocr.* **102**: 143-151.
- Schilling, A. (1987): L'organe voméronasal des mammifères. *J.Physiol.Norm.Pathol.* **81**: 221-278.
- Schilling, A. (1995): Current research on the chemosensory systems in the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Folia Primatol.* **64**: 91-92.
- Schjorring, S. (2001): Ecologically determined natal philopatry within a colony of great cormorants. *Behav Ecol* **12** (3): 287-294.
- Schmelting, B. (2000): Saisonale Aktivität und Reproduktionsbiologie von Grauen Mausmaki-Männchen (*Microcebus murinus*, J.F.Miller 1777) in Nordwest-Madagaskar. Tierärztliche Hochschule Hannover.
- Schmelting, B., Ehresmann, P., Lutermann, H., Randrianambinina, B., and Zimmermann, E. (2000): Reproduction of two sympatric mouse lemur species (*Microcebus murinus* and *M. ravelobensis*) in north-west Madagascar: first results of a long term study. *Diversité et Endémisme à Madagascar* : 165-175. Mémoires de la Société de Biographie. In: Lourenco, W. R. and Goodman, S. M. (eds.). Paris,
- Schmid, J. and Kappeler, P. M. (1994): Sympatric mouse lemurs (*Microcebus* spp.) in Western Madagascar. *Folia Primatol.* **63**: 162-170.
- Schmid, J. (1997): Torpor beim Grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*) in Madagaskar: Energetische Konsequenzen und ökologische Bedeutung. Universität Tübingen.
- Schmid, J. (1998): Tree holes used for resting by gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*) in Madagascar: insulation capacities and energetic consequences. *International Journal of Primatology* **19**: 797-809. 5.

- Schmid, J. and Kappeler, P. M. (1998): Fluctuating sexual dimorphism and differential hibernation by sex in a primate, the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*). *Behavioural Ecology & Sociobiology* **43**: 125-132.
- Schmid, J. (1999): Sex-specific differences in activity patterns and fattening in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) in Madagascar. *Journal of Mammalogy* **80** (3): 749-757.
- Schmid, J. (2000): Daily torpor in the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*) in Madagascar: energetic consequences and biological significance. *Oecologia* **123**: 175-183.
- Schmid, J., Ruf, T., and Heldmaier, G. (2001): Metabolism and temperature regulation during daily torpor in the smallest primate, the pygmy mouse lemur (*Microcebus myoxinus*) in Madagascar. *J Comp Physiol B* **170**: 59-68.
- Schradin, C. and Anzenberger, G. (2001): Costs of infant carrying in common marmosets, *Callithrix jacchus*: an experimental analysis. *Animal Behaviour* **62**: 289-295.
- Schulz, C. (1992): Beobachtungen zum Sozialverhalten von Mausmakis (*Microcebus murinus*) im Nachttierhaus des Zoo Berlin. *Bongo* : 25-32.
- Schwab, D. (2000): A preliminary study of spatial distribution and mating system of pygmy mouse lemur (*Microcebus cf myoxinus*). *American Journal of Primatology* **51**: 41-60.
- Serrano, D., Tella, J. L., Forero, M. G., and Donázar, J. A. (2001): Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *Journal of Animal Ecology* **70**: 568-578.
- Seutin, G., White, B. N., and Boag, P. T. (1991): Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analysis. *Can.J.Zool.* **69**: 82-90.
- Sheldon, B. C. and Verhulst, S. (1996): Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **11**: 317-321.
- Siegel, S. (1997): Nichtparametrische Statistische Methoden. Eschborn, Verlag Dietmar Klotz GmbH.
- Smale, L., Nunes, S., and Holekamp, K. E. (1997): Sexually dimorphic dispersal in mammals: patterns, causes, and consequences. 181-250. In: Slater, P. J., Rosenblatt, J. S., Snowdon, C. T., and Milinski, M. (eds.). San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto, Academic Press. *Advances in the Study of Behavior*
- Smuts, B. B. (1987): Sexual competition and mate choice. 385-399. *Primate Societies*. In: Smuts, B. B., Cheney, D. L., Seyfarth, R. M., Wrangham, R. W., and Struhsaker, T. T. (eds.). Chicago, The University of Chicago Press.
- Snowdon, C. T. (1996): Infant care in cooperatively breeding species. 643-689. Parental care evolution, mechanisms and adaptive significance. In: Rosenblatt, J. S. and Snowdon, C. T. (eds.). San Diego, Academic Press. *Advances in the study of behavior*
- Sokal, R. R. and Rohlf, F. J. (1980): *Biometry*. New York, W.H. Freeman and Company.
- Sorci, G., Pape Moller, A., and Boulinier, T. (1997): Genetics of host-parasite interactions. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 196-200.

- Sorg, J.-P. and Rohner, U. (1996): Climate and tree phenology of the dry deciduous forest of the Kirindy forest. *Primate Report* **46** (1): 57-80.
- Sousa, M. B. C., Silva, H. P. A., and Vidal, J. F. (1999): Litter size does not interfere with fertility in common marmosets, *Callithrix jacchus*. *Folia Primatologica* **70**: 41-46.
- Söderström, B., Pärt, T., and Rydén, J. (1998): Different nest predator faunas and nest predation risk on ground and shrub nests at forest ecotones: an experiment and a review. *Oecologia* **117**: 108-118.
- Starmühlner, F. (1960): Beobachtungen am Mausmaki (*Microcebus murinus*). *Natur und Volk* **90**: 194-204.
- Stear, M. J., Bairden, K., Duncan, J. L., Holmes, P. H., McKellar, Q. A., Park, M., Strain, S., and Murray, M. (1997): How hosts control worms. *Nature* **389**: 27-27.
- Stearns, S. C. (1992): The evolution of life histories. Oxford New York Tokyo, Oxford University Press.
- Sterck, E. H. M., Watt, D. P., and van Schaik, C. P. (1997): The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **41**: 291-309.
- Sterling, E. J., Nguyen, N., and Fashing, P. J. (2000): Spatial patterning in nocturnal prosimians: a review of methods and relevance of studies of sociality. *American Journal of Primatology* **51**: 3-19.
- Stockley, P. (1997): Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology & Evolution* **12**: 154-159.
- Swartz Soukup, S. and Thompson, C. F. (1997): Social mating system affects the frequency of extra-pair paternity in house wrens. *Animal Behaviour* **54**: 1089-1105.
- Swihar, R. K. and Slade, N. A. (1985): Testing for independence of observations in animal movements. *Ecology* **66**: 1176-1184.
- Switzer, P. V. (1997): Past reproductive success affects future habitat selection. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **40**: 307-312.
- Tardif, S. D. (1997): The Bioenergetics of parental behavior and the evolution of alloparental care in marmosets and tamarins. (2): 11-33. Communal breeding in mammals. In: Solomon, N. G. and French, J. A. (eds.). Cambridge University Press.
- Tattersall, I. (1982): The Primates of Madagascar. New York, Columbia University Press.
- Taylor, M. I., Turner, G. F., Robinson, R. L., and Stauffer Jr, J. R. (1998): Sexual selection, parasites and bower height skew in a bower-building chichlid fish. *Animal Behaviour* **56**: 379-384.
- te Boekhorst, I. J. A. and Hemelrijk, C. K. (1999): Nonlinear and synthetic models for primate societies. 19-43. Dynamics in human and primate societies - agent-based modeling of social and spatial processes. In: Kohler, T. A. and Gumerman, G. J. (eds.). New York, Oxford, Oxford University Press.

- Terborgh, J. (1986): The socioecology of primate groups. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* **17**: 111-135.
- Trexler, J. C., Travis, J., and Dinep, A. (1997): Variation among populations of the sailfin molly in the rate of concurrent multiple paternity and its implications for mating-system evolution. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **40**: 297-305.
- Trivers, R. L. (1972): Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection and the Descent of Man*. In: Campbell, B. (eds.). Oxford, Oxford University Press.
- Trivers, R. L. (1985): *Social evolution*. Menlo Park, The Benjamin/Cummings Publication Company.
- Trulio, L. A. (1996): The functional significance of infanticide in a population of California ground squirrels (*Spermophilus beecheyi*). *Behavioral Ecology and Sociobiol* **38**: 97-103.
- van Schaik, C. P. (1983): Why are diurnal primates living in groups? *Behaviour* **87**: 120-144.
- van Schaik, C. P. (1989): The ecology of social relationships amongst female primates. 195-218. The behavioural ecology of humans and other mammals. In: Standen, V. and Foley, R. A. (eds.). Oxford, Blackwell Scientific Publications.
- van Schaik, C. P. (1996): Social evolution in primates: the role of ecological factors and male behaviour. *Proceedings of the British Academy* **88**: 9-31.
- van Schaik, C. P. and Kappeler, P. M. (1997): Infanticide risk and the evolution of male-female association in primates. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **264**: 1687-1694.
- van Schaik, C. P., van Noordwijk, M. A., and Nunn, C. L. (1999): Sex and social evolution in primates. (8): 204-240. *Comparative Primate Socioecology*. In: Lee, P. C. (eds.).
- Vehrencamp, S. L. (1983): A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour* **31**: 667-682.
- Vehrencamp, S. L. (2000): Evolutionary routes to joint-female nesting in birds. *Behav Ecol* **11** (3): 334-344.
- Vincent, J. P., Bideau, E., Hewison, A. J. M., and Angibault, J. M. (1995): The influence of increasing density on body weight, kid production, home range and winter grouping in roe deer (*Capreolus capreolus*). *J.Zool.Lond.* **236**: 371-382.
- Waser, P. M. (1988): Resources, philopatry, and social interactions among mammals. (6): 109-130. *The ecology of social behavior*. In: ? (eds.). Academic Press.
- Watson, S., Ward, J., and Stafford, D. (1996): An analysis of birth sex ratio bias in captive prosimian species. *American Journal of Primatology* **38**: 303-314.
- Weatherhead, P. J. (1997): Breeding synchrony and extra-pair mating in red-winged blackbirds. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **40**: 151-158.
- Weidt, A. (2001): Ökologie und Soziobiologie von Weibchen des Goldbraunen Mausmakis (*Microcebus ravelobensis*) während der Trockenzeit in Nordwest-Madagaskar. Universität Göttingen.

- Weilgart, L., Whitehead, H., and Payne, K. (1996): A colossal convergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **93**: 8792-8795.
- White, G. C. and Garrott, R. A. (1990): Analysis of wildlife radio-tracking data. New York, Academic Press.
- Wikelski, M. (1999): Influences of parasites and thermoregulation on grouping tendencies in marine iguanas. *Behav Ecol* **10** (1): 22-29.
- Wilkinson, G. S. (1985): The social organization of the common vampire bat: I. Pattern and cause of association. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **17**: 111-121.
- Wilkinson, G. S. (1985): The social organization of the common vampire bat: II. Mating system, genetic structure, and relatedness. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **17**: 123-134.
- Wilkinson, G. S. (1992): Communal nursing in the evening bat, *Nycticeius humeralis*. *Behavioural Ecology & Sociobiology* **31**: 225-235.
- Wilkinson, G. S. (1995): Information transfer in bats. *Symp.Zool.Soc.London* **67**: 345-360.
- Woodroffe, R. and MacDonald, D. W. (1993): Badger sociality - models of spatial grouping. *Symposia Zool.Soc.London* **65**: 145-169.
- Wrangham, R. W. (1980): An ecological model of female-bonded primate groups. *Behaviour* **75**: 335-368.
- Wray, T. II and Whitmore, R. C. (1979): Effects of vegetation on nesting success of vesper sparrows. *Auk* **96**: 802-805.
- Wright, P. C. and Martin, L. B. (1995): Predation, pollination and torpor in two nocturnal prosimians: *Cheirogaleus major* and *Microcebus rufus* in the rain forest of Madagascar. 45-60. *Creatures of the dark: the nocturnal prosimians*. New York, L. Altermann et al.
- Wright, P. C. (1999): Lemur traits and Madagascar Ecology: Coping with an island environment. *Yearbook of Physical Anthropology* **42**: 31-72.
- Wrogemann, D., Radespiel, U., and Zimmermann, E. (2001): Comparison of reproductive characteristics and changes in body weight between captive populations of rufous and gray mouse lemurs. *International Journal of Primatology* **22** (1): 91-108.
- Yoder, A. D., Rasoloarison, R. M., Goodman, S. M., Irwin, J. A., Atsalis, S., Ravosa, M. J., and Ganzhorn, J. U. (2000): Remarkable species diversity in Malagasy mouse lemurs (primates, *Microcebus*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **97** (21): 11325-11330.
- Young, A. L., Richard, A. F., and Aiello, L. S. (1990): Female dominance and maternal investment in strepsirrhine primates. *The American Naturalist* **135** (4): 473-488.
- Zietemann, V. (2000): Artendiversität bei Mausmakis: die Bedeutung der akustischen Kommunikation. Universität Hannover.

Zimmermann, E. and Lerch, C. (1993): The complex acoustic design of an advertisement call in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*, Prosimii, Primates) and sources of its variation. *Ethology* **93**: 211-224.

Zimmermann, E., Cepok, S., Rakotoarison, N., Zietemann, V., and Radespiel, U. (1998): Sympatric mouse lemurs in north-west Madagascar: a new rufous mouse lemur species (*Microcebus ravelobensis*). *Folia Primatologica*

Zimmermann, E., Vorobieva, E., Wrogemann, D., and Hafen, T. (2000): Use of vocal fingerprinting for specific discrimination of Gray (*Microcebus murinus*) and Rufous mouse lemurs (*Microcebus rufus*). *International Journal of Primatology* **21** (5): 837-852.

Anhang

Tab. I Sendertiere in der Saison 98/99

Tier	Status	Lokalisationszeitraum	Lokalisationstage	Aktionsraumanalyse
5-97	Wiederafang	19.09.98 - 25.03.99	88	IV, V, VI, VIII
9-96	Wiederafang	17.07.98 - 11.03.99	176	IV, V, VI
9-97	Wiederafang	20.07.98 - 01.08.98	10	I
21-98	Neufang	20.07.98 - 24.03.99	189	I, II, III, IV, V, VII
23-98	Neufang	17.07.98 - 25.03.99	183	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII
33-97	Wiederafang	17.07.98 - 30.03.99	176	I, II, III, IV, V, VI, VII
45-97	Wiederafang	22.08.98 - 30.03.99	171	II, III, IV, VI, VII, VIII
50-97	Wiederafang	17.07.98 - 25.03.99	183	I, II, III, V, VI, VII, VIII
58-98	Neufang	17.07.98 - 28.07.98	8	I
62-98	Neufang	21.09.98 - 29.03.99	152	III, IV, V, VII, VIII
64-98	Neufang	20.08.98 - 30.03.99	171	II, III, IV, V, VI, VII, VIII
76-98	Neufang	20.07.98 - 01.08.98	85	I
78-96	Wiederafang	17.07.98 - 26.08.98	13	I
91-98	Neufang	20.07.98 - 27.03.99	181	I, II, III, IV, V, VI, VII, VIII
102-98	Neufang	22.08.98 - 07.02.99	90	II, III, IV,
133-96	Wiederafang	20.07.98 - 01.08.98	9	I

Tab. II Sendertiere in der Saison 99/00

Tier	Status	Lokalisationszeitraum	Lokalisationstage	Aktionsraumanalyse
5-97	Wiederafang	19.09.99 – 21.10.99	13	-
5-99	Neufang	31.08.99 – 08.01.00	109	-
9-97	Wiederafang	31.08.99 – 20.11.99	134	-
9-99	Neufang	12.09.99 – 24.12.99	88	-
11-99	Neufang	24.08.99 – 09.01.00	114	-
?	Neufang	26.08.99 – 06.01.00	112	-
21-98	Wiederafang	12.09.99 – 30.11.99	67	-
23-98	Wiederafang	22.08.99 – 28.12.99	106	-
35-99	Neufang	26.08.99 – 22.11.99	72	-
38-99	Neufang	12.09.99 – 12.10.99	20	-
40-99	Neufang	26.08.99 – 15.11.99	72	-
44-99	Neufang	19.09.99 – 09.10.99	14	-
45-97	Wiederafang	22.08.99 – 23.03.00	164	-
50-97	Wiederafang	22.08.99 – 02.04.00	164	-
53-99	Neufang	20.11.99 – 10.03.00	145	-
54-98	Neufang	11.12.99 – 06.01.00	19	-
76-98	Wiederafang	12.12.99 – 15.12.99	13	-

Tab. III Beziehung zwischen Aktionsraumgröße und Monat in der Saison 98/99

Tier	Aktionsraumgröße [ha]							
	Jul	Aug	Sep	Okt	Nov	Jan	Feb	Mrz
102-98		0,84	0,89	0,67	0,71	1,2	0,69	
133-96	1,34							
21-98	1,22	0,98	0,98	0,82	0,65		0,96	
23-98	1,39	1,14	1,14	0,97				1,19
33-97	1,15	1,28	1,28	1,01	1,03	1,13	0,7	
45-97		0,77	0,86	0,69		0,83	0,47	0,85
5-97				1,57	1,05	0,85		0,57
50-97	2,02	2,01	1,33		1,2	0,99	0,66	0,89
62-98			0,56	1,1	0,95		0,52	0,44
64-98		1,13	1,56		0,95	1,22	0,37	0,67
76-98	1,28							
78-96	1,57							
9-96								
9-97	0,83			1,35	0,53	0,67		
91-98	1,51	1,09	0,81	0,68	0,97	0,71	0,67	0,79
58-98	1,34							
Anzahl	10	8	9	9	9	8	8	7

Tab. IV Vergleich der Fangortkoordinaten zwischen aufeinanderfolgenden Jahren für die Fokustiere

Tier	Distanz zum Vorjahr [m]		
	97-98/99	98/99-99/00	99/00-00
5-97	34,4	32,9	
9-96	0,3		
9-97	21,4	37,5	48,9
102-98			25,8*
133-96	135,9*		
21-98		29,7	
23-98		32,5	100,7
33-97	38,3		42,2*
45-97	21,7	12,4	32,1
50-97	35,2	30,4	16,1
76-98		41,5	
78-96	77,0		
5-99		50,8	
9-99		0,3	49,4
11-99		59,9	49,6
Mittelwert	45,4	32,8	45,6

Tab. V Artenliste der als Schlafplätze genutzten Bäume

Anteil [%]	Taxon	%	Taxon
	Acanthaceae	0,8	<i>Croton subaemulans</i>
0,8	<i>Eusiphon geayi</i>	0,4	<i>Euphorbia pyriformis</i>
	Anacardiaceae	1,6	<i>Euphorbia</i> sp
0,4	<i>Pourpartia minor</i>	0,4	<i>Phyllanthus decaryanus</i>
0,4	<i>Pourpartia sivatika</i>	0,4	<i>Phyllanthus fusco-luridus</i>
2,4	<i>Protorhus perrieri</i>	2,8	<i>Phyllanthus romboidalis</i>
0,4	<i>Protorhus</i> sp	0,8	<i>Sapium melanostrictum</i>
	Annonaceae	18,1	<i>Securinega</i> sp
0,4	<i>Monothaxis boivinii</i>		Fabaceae
0,4	<i>Monothaxis micratha</i>	1,6	<i>Acacia schweinfurthii</i>
0,4	<i>Xylopi buxifolia</i>	1,6	<i>Albizia</i> sp
	Bignoniaceae	4,4	<i>Baudouinia fluggeiformis</i>
0,4	<i>Phyllartrou subumbellatum</i>	1,6	<i>Bussea perrieri</i>
	Burseraceae	0,4	<i>Chadsia aff. magnifica</i>
2,4	<i>Commiphora pervilleana</i>	2,4	<i>Dalbergia greviana</i>
	Celastraceae	3,6	<i>Dalbergia</i> sp
0,4	<i>Elaeodendron</i> sp	0,4	unbekannt
	Clusiaceae		Flacourtiaceae
1,2	<i>Garcinia</i> sp	0,4	<i>Ludia</i> sp
0,8	<i>Mammea punctata</i>		Loganiaceae
0,8	<i>Psorospermum malifolium</i>	2,0	<i>Strychnos madagascariensis</i>
	Combretaceae	0,4	<i>Strychnos</i> sp Nov
1,6	<i>Terminalia mantaly</i>		Moraceae
	Ebenaceae	0,4	<i>Trilepsium madagascariensis</i>
0,8	<i>Diospyros gracilipes</i>		Myrtaceae
0,8	<i>Diospyros</i> sp	0,8	<i>Eugenia</i> sp 1
1,6	<i>Diospyros</i> sp 1		Ochnaceae
1,2	<i>Diospyros</i> sp 2	0,4	<i>Diporidium</i> sp
1,2	<i>Diospyros</i> sp 3		Oleaceae
1,6	<i>Diospyros</i> sp 4	3,6	<i>Noronhia boenensis</i>
	Erythroxylaceae	3,6	<i>Noronhia myrthoides</i>
2,0	<i>Erythroxylum platycladum</i>	0,4	<i>Noronhia seyrigii</i>
0,4	<i>Erythroxylum</i> sp		Rhamnaceae
	Euphorbiaceae	0,4	<i>Bathiorhamnus louveli</i> var <i>reticulatus</i>
0,4	<i>Acalypha reticulata</i>		Rhizophoraceae
2,0	<i>Alchornea alnifolia</i>	0,4	<i>Cassipourea lanceolata</i> var <i>boenensis</i>
0,4	<i>Antidesma petiolare</i>		
0,4	<i>Croton danguyana</i>		

Anteil [%]	Taxon	%	Taxon
	Rubiaceae		Sapotaceae
0,4	<i>Bathiorhamnus louveli var reticulatis</i>	0,8	<i>Capurondendron pervillei</i>
0,4	<i>Cassipourea lanceolata var boinensis</i>		Spaerosepalaceae (Rhopalocarpaceae)
0,4	<i>Coffea ambongense</i>	2,0	<i>Nesogordonia stylosa</i>
0,4	<i>Euclinia suavissima</i>		Tiliaceae
0,4	<i>Leroya richardiae</i>	0,4	<i>Grewia grandulosa</i>
4,0	<i>Mapouria boenyana</i>	0,8	<i>Grewia nucifera</i>
0,4	<i>Rothmannia decaryi</i>	0,4	<i>Grewia pervillei</i>
0,8	<i>Rothmannia sp</i>	0,4	<i>Grewia picta</i>
0,8	<i>Schizenterospermum rotundifolium</i>		Urticaceae
	Rutaceae	0,8	<i>Obetia radula</i>
0,4	<i>Vepris arenicola</i>		Verbenaceae
0,4	<i>Vepris sp</i>	0,4	<i>Vitex beravinensis</i>
	Sapindaceae	0,8	<i>Vitex perrieri</i>
0,8	<i>Allophyllus cobbe</i>	0,4	<i>Vitex sp</i>

Tab. VI Artenliste der als Schlafplätze genutzten Lianen

Anteil [%]	Taxon	%	Taxon
	Amaranthaceae		Lauraceae
14,3	<i>Deeringia densiflora</i>	0,9	<i>Cassytha filiformis</i>
	Asclepiadaceae		Menispermaceae
1,8	<i>Cynachum decaisnianum</i>	13,4	<i>Anisocyclea grandidieri</i>
3,6	<i>Secamone cristata</i>	3,6	<i>Chasmanthera uriformis</i>
1,8	<i>Secamone sp</i>		Opeliaceae
	Capparidaceae	5,4	<i>Pentarhopalopilia madagascariensis</i>
2,7	<i>Capparis chrysomeia</i>		Orchidaceae
	Celastraceae	1,8	<i>Microcoelia perrieri</i>
16,1	<i>Elachyptera minimiflora</i>		Passifloraceae
2,7	<i>Salacia leptoclada</i>	0,9	<i>Adenia fringalavensis</i>
	Combretaceae		Rubiaceae
1,8	<i>Combretum mantaly</i>	0,9	<i>Paederia bojeriana</i>
2,7	<i>Combretum obscurum</i>		Sterculiaceae
12,5	<i>Combretum villosum</i>	4,5	<i>Byttneria voolily</i>
	Delliniaceae	0,9	<i>Dombeya ambalabensis</i>
1,8	<i>Tetracera rutenbergii</i>		Vitaceae
	Dioscoreaceae	0,9	<i>Cayrata triternata</i>
0,9	<i>Dioscorea maciba</i>		
	Euphorbiaceae	1,8	unbekannt
2,7	<i>Delechampia chlorocephala</i>		

Tab. VII Artenliste der Bäume in JBA (nach Rendigs 1999)

Anteil [%]	Taxon	%	Taxon
	Acanthaceae	0,2	<i>Polycardia lateralis</i>
0,2	<i>Baleria</i> sp		Chlenaceae
0,2	<i>Forsithiopsis</i> sp	0,2	<i>Phodolaena</i> sp
0,2	<i>Hypoestes arachnoides</i>	0,2	<i>Schizoilaena</i> sp
0,2	<i>Hypoestes lasiocladus</i>		Clusiaceae
1,7	<i>Hypoestes</i> sp	0,2	<i>Garcinia</i> sp
0,5	<i>Ruellia</i> sp	2,1	<i>Mammea punctata</i>
	Anacardiaceae	2,8	<i>Rheedia</i> sp
1,7	<i>Protorhus</i> sp	0,6	<i>Psorospermum</i> sp
0,9	<i>Rhus</i> sp		Combretaceae
	Annonaceae	0,2	<i>Polvrea</i> sp
0,2	<i>Artabotrys</i> sp	0,2	<i>Terminalia</i> sp
0,2	<i>Isolona madagascariensis</i>		Ebenaceae
0,6	<i>Polyalthia</i> sp	3,2	<i>Diospyros trophophylla</i>
4,5	<i>Xylopi</i> sp	1,7	<i>Diospyros</i> sp
	Apocynaceae		Eleocarpaceae
0,2	<i>Carissa</i> sp	0,2	<i>Eleocarpus</i> sp
0,2	<i>Cerbera</i> sp		Erythroxylaceae
0,2	<i>Pachypodium</i> sp	0,2	<i>Erythroxylum buxifolium</i>
0,5	<i>Tabernaemontana coffeoides</i>	0,2	<i>Erythroxylum retusum</i>
1,1	<i>Tabernaemontan</i> sp	2,1	<i>Erythroxylum</i> sp
	Araliaceae		Euphorbiaceae
0,2	<i>Polyscias</i> sp	0,5	<i>Acalypha</i> sp
	Bignonaceae	0,4	<i>Alchornea</i> sp
0,2	<i>Phyllarthron bernierium</i>	0,2	<i>Amyrea</i> sp
0,2	<i>Stereospermum euphorioides</i>	2,0	<i>Croton</i> sp
	Boraginaceae	0,9	<i>Euphorbia</i> sp
0,2	<i>Ehretia</i> sp.	1,1	<i>Phyllanthus</i> sp
	Burseraceae	0,2	<i>Sapium melanostictum</i>
0,2	<i>Commiphora aprevalii</i>	1,1	<i>Securinega</i> sp
0,2	<i>Commiphora grandifolia</i>		Fabaceae
0,2	<i>Commiphora monstrosa</i>	1,7	<i>Baudouinia fluggeiformis</i>
3,6	<i>Commiphora</i> sp	0,6	<i>Baudouinia</i> sp
	Canelbaceae	0,2	<i>Bussea perrieri</i>
0,5	<i>Cinnamosa fragans</i>	1,0	<i>Bussea</i> sp
	Capparidiaceae	0,2	<i>Chadsia</i> sp
0,2	<i>Thylachium angustifolium</i>	0,2	<i>Cynometra</i> sp
	Celasteraceae	0,2	<i>Dalbergia</i> sp
1,7	<i>Mystroxylon aethiopicum</i>	0,2	<i>Indigofera</i> sp

Tab. VIII Artenliste der Bäume in JBA (nach Rendigs 1999), Fortsetzung

Anteil [%]	Taxon	%	Taxon
0,2	<i>Tephrosia purpurea</i>		Ptaeroxylaceae
0,6	<i>Albizia</i> sp	0,2	<i>Credrelopsis grevei</i>
	Flacourtiaceae	0,2	<i>Credrelopsis trivaleris</i>
1,4	<i>Scolopia madagascariensis</i>		Rhizophoraceae
	Hippocrataceae	0,6	<i>Macarisia pyramidata</i>
0,9	<i>Hippocratea</i> sp	4,0	<i>Macarisia</i> sp
	Liliaceae		Rhopalocarpaceae
0,2	<i>Dracaena reflexa</i>	0,4	<i>Rhopalocarpus similis</i>
	Loganiaceae	2,1	<i>Rhopalocarpus</i> sp
0,6	<i>Strychnos madagascariensis</i>		Rosaceae
0,2	<i>Strychnos vacacou</i>	0,2	<i>Grangeria porosa</i>
0,4	<i>Strychnos</i> sp		Rubiaceae
	Loranthaceae	2,0	<i>Breonia</i> sp
0,2	<i>Viscum</i> sp	0,4	<i>Canthium</i> sp
	Meliaceae	0,8	<i>Coffea buxifolia</i>
0,2	<i>Astrochilia astrotricha</i>	0,2	<i>Enterospermum</i> sp
0,2	<i>Malleastrum antsyngiense</i>	1,3	<i>Gardenia</i> sp
1,9	<i>Malleastrum</i> sp	0,2	<i>Hymenodictyon</i> sp
1,0	<i>Trichilia</i> sp	0,6	<i>Ixora</i> sp
	Mimosaceae	3,6	<i>Rothmannia</i> sp
1,9	<i>Dychrostachys</i> sp	0,2	<i>Tarenna</i> sp
	Myrsinaceae	0,2	<i>Tricalysia</i> sp
0,5	<i>Oncostemum</i> sp		Rutaceae
	Myrthaceae	0,4	<i>Vepris elliotir</i>
0,6	<i>Eugenia</i> sp	2,4	<i>Vepris</i> sp
	Ochnaceae		Sapindaceae
0,6	<i>Campylospermum</i>	0,2	<i>Allophyllus</i>
0,9	<i>Diporidium</i> sp	1,3	<i>Macphersonia gracilis</i>
	Olaceae	0,2	<i>Tina isoneura</i>
0,2	<i>Olax androyensis</i>		Sapothaceae
1,7	<i>Olax</i> sp	1,9	<i>Sideroxylon</i> sp
	Oleaceae		Sterculiaceae
1,1	<i>Linociera tropophylla</i>	0,4	<i>Nesogordonia stylosa</i>
0,4	<i>Noronhia buxifolia</i>	1,5	<i>Nesogordonia</i> sp
7,0	<i>Noronhia</i> sp		Tiliaceae
1,0	<i>Olea lanciflora</i>	0,2	<i>Grewia calvata</i>
	Oleaceae	4,0	<i>Grewia</i> sp
0,2	<i>Phopalopilia</i> sp		Verbenaceae
		0,2	<i>Premna</i> sp

Tab. IX Artenliste der Bäume in JBA (nach Rendigs 1999), Fortsetzung

Anteil [%]	Taxon	%	Taxon
0,6	<i>Vitex beraviensis</i>		Violaceae
0,2	<i>Vitex sp</i>	0,8	<i>Rinorea sp</i>

Tab. X Rückkehrrate in Gruppen und allein zum Schlafplatz des Vortages

Gruppe [%]		Allein [%]	
98/99	99/00	98/99	99/00
79,1	91,7	67,6	56,8
74,2	86,7	35,9	41,7
77,6	94,7	69,2	50,0
69,4	91,2	37,7	58,33
70,6	79,7	55,4	62,5
82,8	96,0	65,4	63,6
71,4	96,1	44,9	75,0
81,3	95,1	54,7	75,0
74,2	95,2	55,6	97,2
66,3	97,2	37,3	49,46
68,1	97,8	20	

Tab. XI Schlafplatzparameter für ausschließlich alleine genutzte Höhlen 98-00

Parameter	n	Median	Min	Max
Baumhöhe [m]	84	> 4	0,2	> 4
DBH [cm]	63	11,1	2,6	47,4
Eingangshöhe [cm]	82	49	0	> 400
Umfang an Eingang [cm]	76	38	17	122
Eingangsfläche [cm]	66	29,5	1,5	195,5
Anzahl Eingänge	77	1	1	3
Innendurchmesser [cm]	61	4,5	2,5	12,5
Höhlentiefe [cm]	64	26,5	5	124
Höhlenvolumen [cm]	53	422,2	95,4	3435,3
Wanddicke [cm]	59	3,1	0,5	14,3

Tab. XII Schlafplatzparameter für ausschließlich in der Gruppe genutzte Höhlen 98-00

Parameter	n	Median	Min	Max
DBH [cm]	32	15,1	6,5	48,7
Eingangshöhe [cm]	34	190	0	> 400
Umfang an Eingang [cm]	26	46,8	21,5	162
Eingangsfläche [cm]	22	37,9	6	434,7
Anzahl Eingänge	31	1	1	3
Innendurchmesser [cm]	15	6	3,5	7,8
Höhllentiefe [cm]	20	55	15	180
Höhlenvolumen [cm]	12	1759,3	327,1	5000,2
Wanddicke [cm]	15	3,5	1,1	10,0

Tab. XIII Schlafplatzparameter für sowohl allein als auch in der Gruppe genutzte Höhlen 98-00

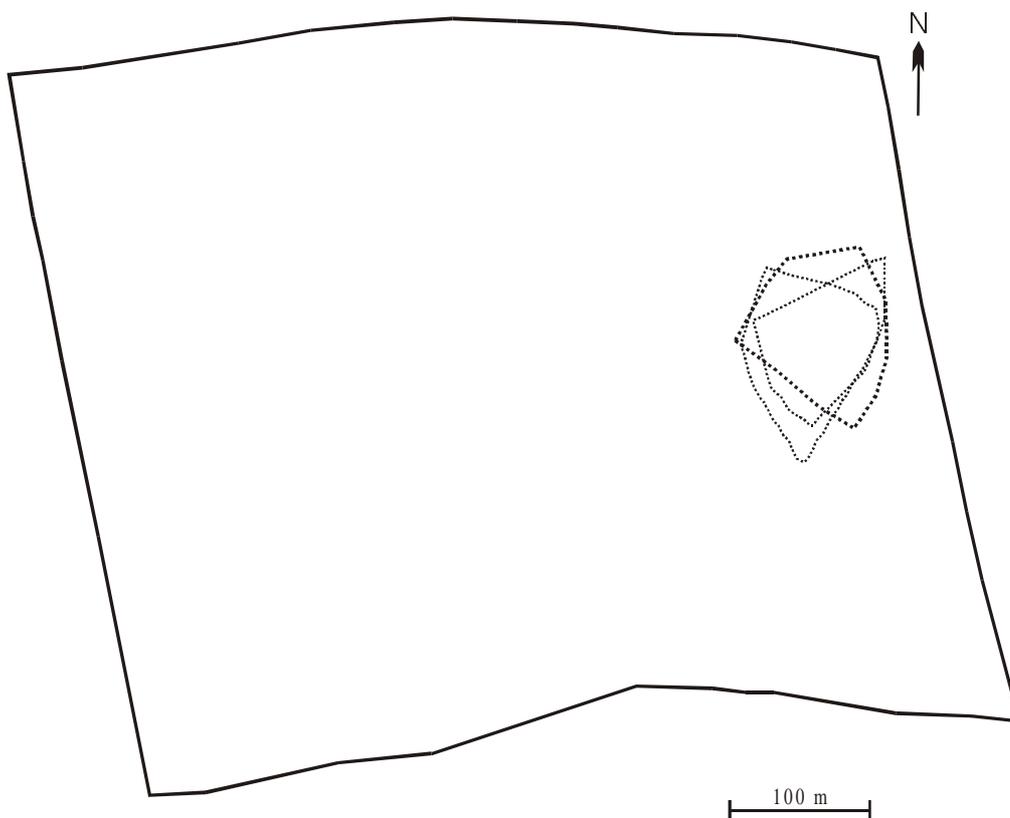
Parameter	n	Median	Min	Max
DBH [cm]	38	12,8	4	26,6
Eingangshöhe [cm]	41	102	0	383
Umfang an Eingang [cm]	41	39	10,5	132
Eingangsfläche [cm]	39	31,5	6,9	368,7
Anzahl Eingänge	41	1	1	2
Innendurchmesser [cm]	27	5,5	3,2	18
Höhllentiefe [cm]	36	35,5	11,5	193
Höhlenvolumen [cm]	25	954,3	107,2	4523,9
Wanddicke [cm]	26	3,1	0,4	17,5

Tab. XIV Vergleich der Schlafplatzparameter von Nestern unterschiedlicher Nutzungstypen 98-00

	Parameter	n	Median	Min	Max
allein	DBH [cm]	42	8,2	3,8	25,3
	Eingangshöhe [cm]	46	400	0	> 400
Gruppe	DBH [cm]	3	11,5	3,5	19,9
	Eingangshöhe [cm]	7	400	220	> 400
beides	DBH [cm]	5	6,7	3	12,7
	Eingangshöhe [cm]	6	> 400	340	> 400

Tab. XV Vergleich der Schlafplatzparameter von offenen Schlafplätzen unterschiedlicher Nutzungstypen 98-00

	Parameter	n	Median	Min	Max
allein	DBH [cm]	9	9,1	3	24,8
	Eingangshöhe [cm]	23	250	160	> 400
Gruppe	DBH [cm]	3	3,2	2,9	14
	Eingangshöhe [cm]	3	258	175	> 400
beides	DBH [cm]	2	6,5	6,4	6,7
	Eingangshöhe [cm]	2	> 400	340	> 400

**Abb. I** Aktionsräume von Sendertier 102-98 in der Saison 98/99

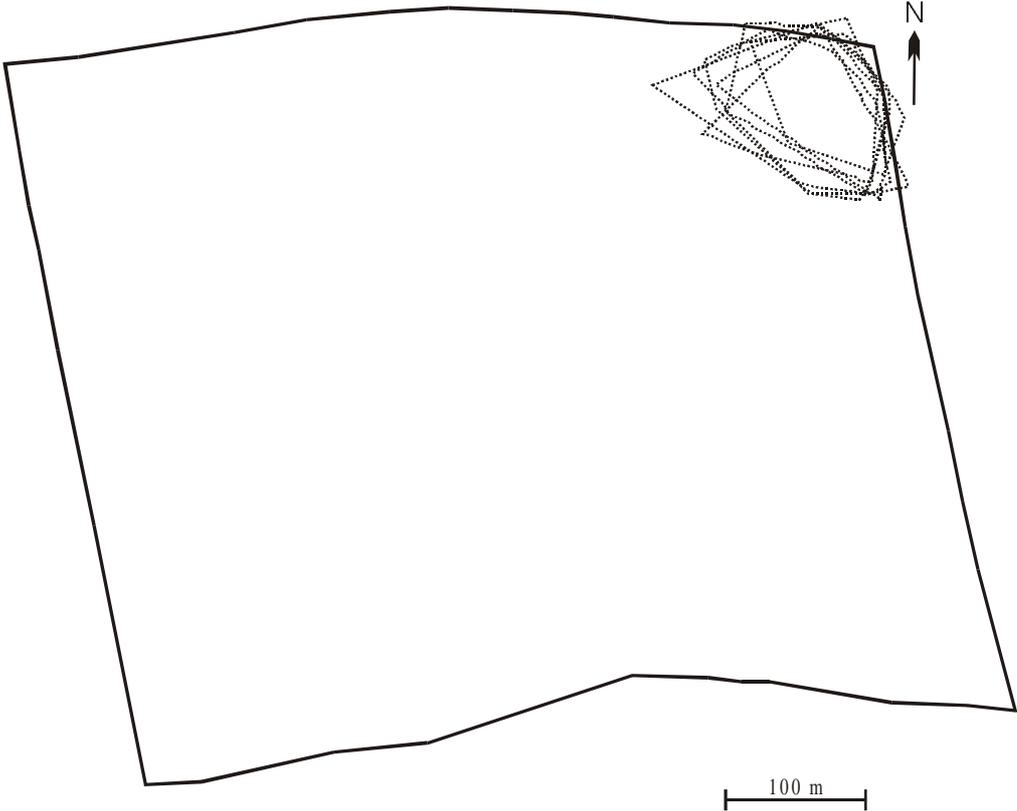


Abb. II Aktionsräume von Sendertier 21-98 in der Saison 98/99

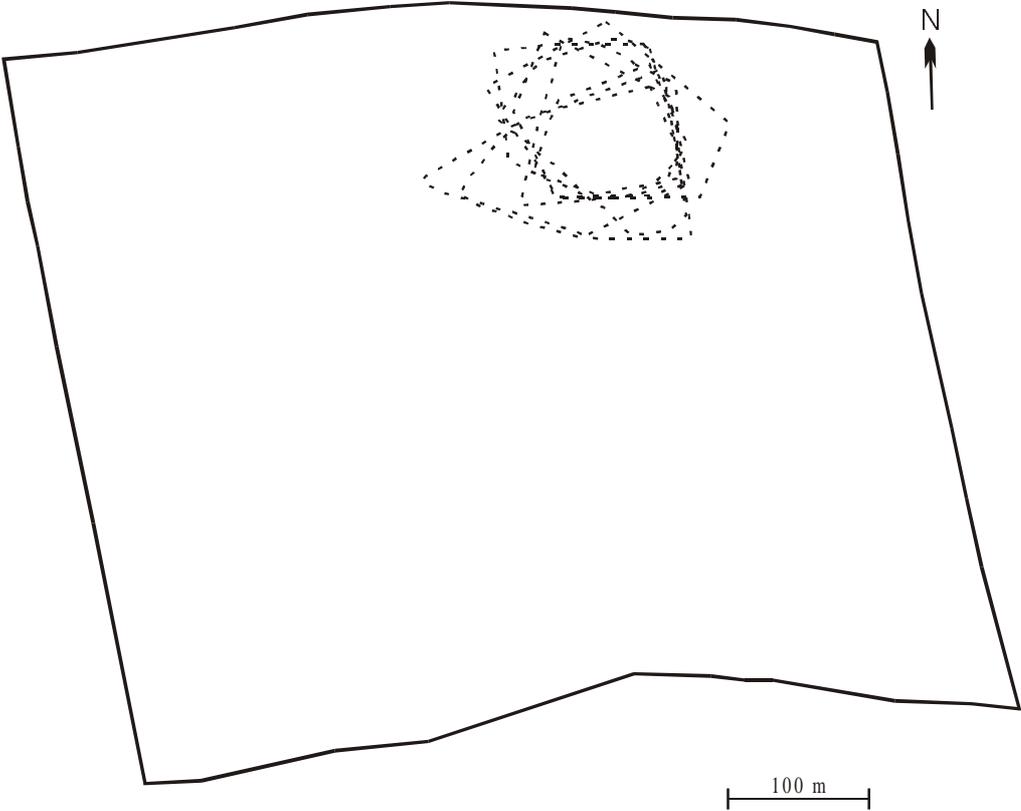


Abb. III Aktionsräume von Sendertier 23-98 in der Saison 98/99

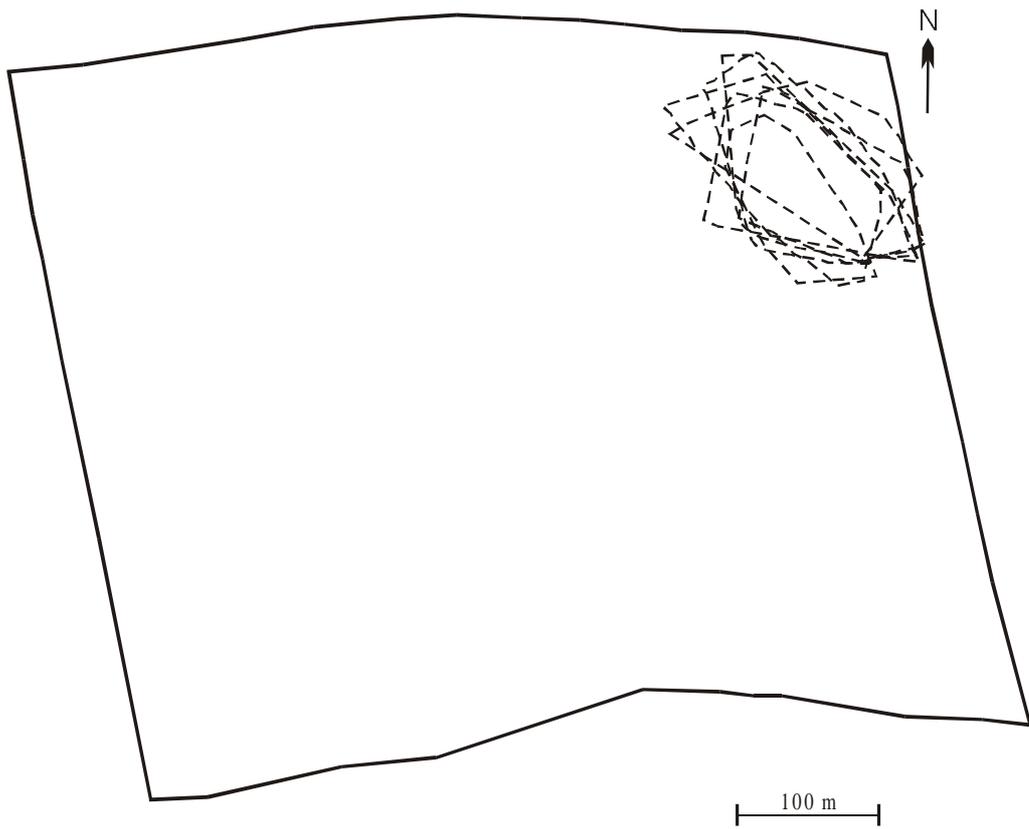


Abb. IV Aktionsräume von Sendertier 33-97 in der Saison 98/99

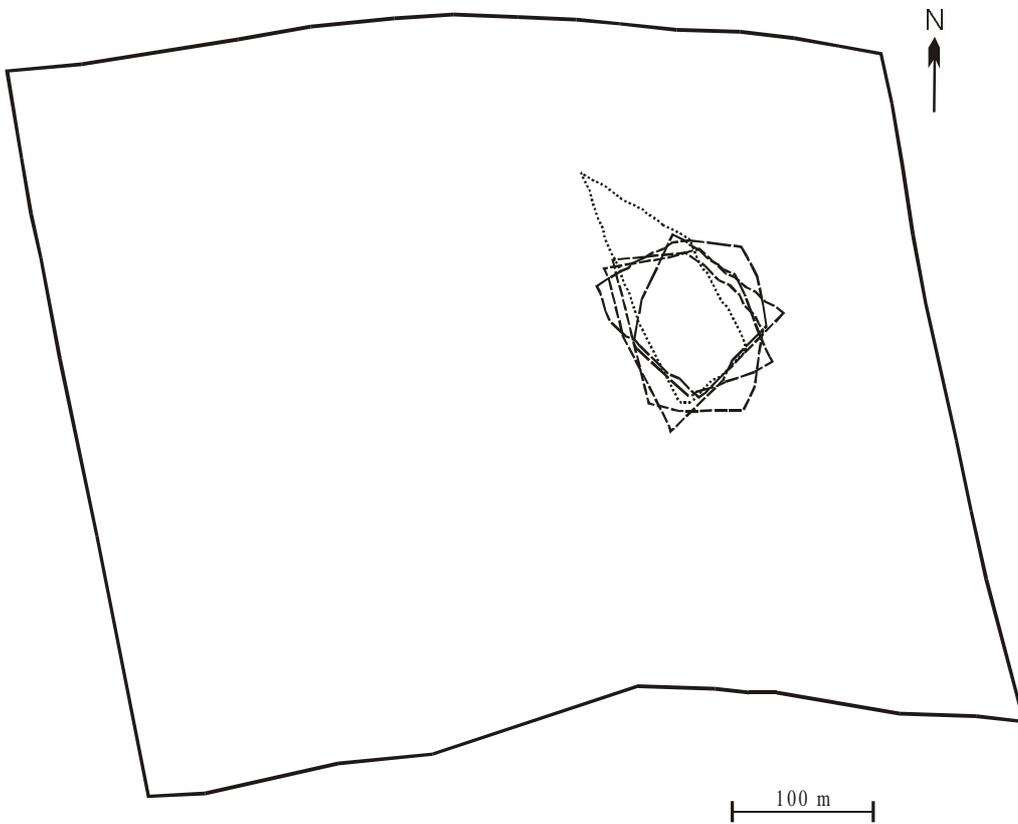


Abb. V Aktionsräume von Sendertier 45-97 in der Saison 98/99

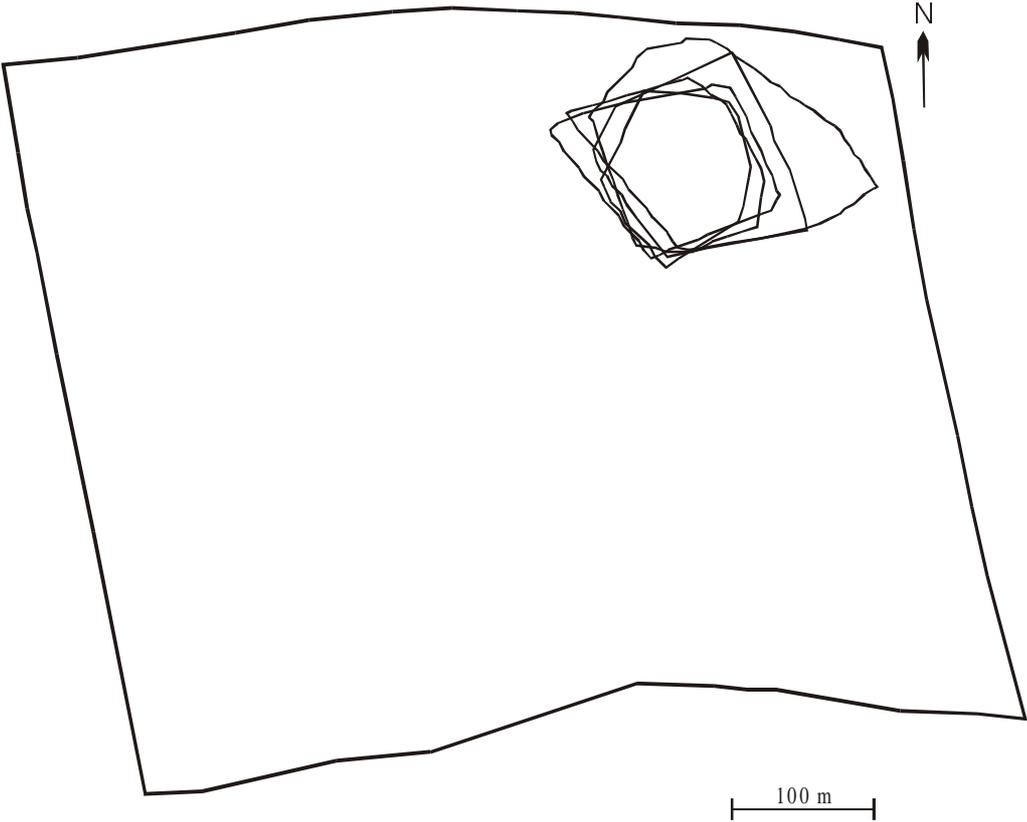


Abb. VI Aktionsräume von Sendertier 50-97 in der Saison 98/99

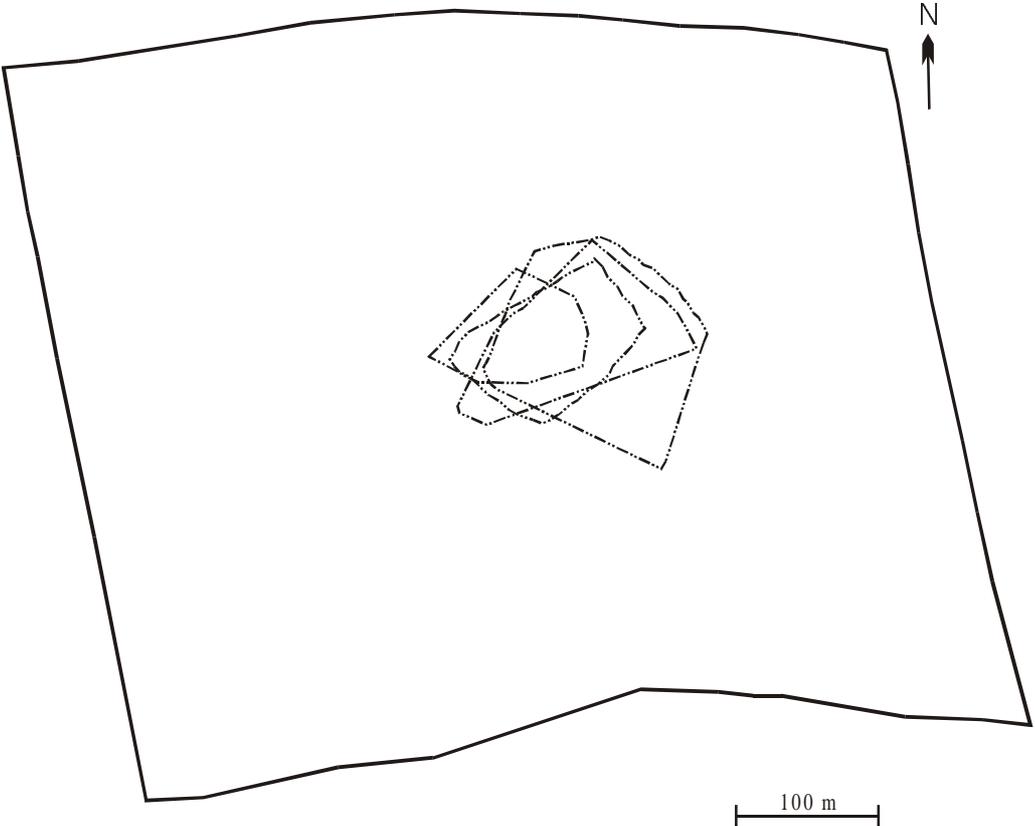


Abb. VII Aktionsräume von Sendertier 5-97 in der Saison 98/99

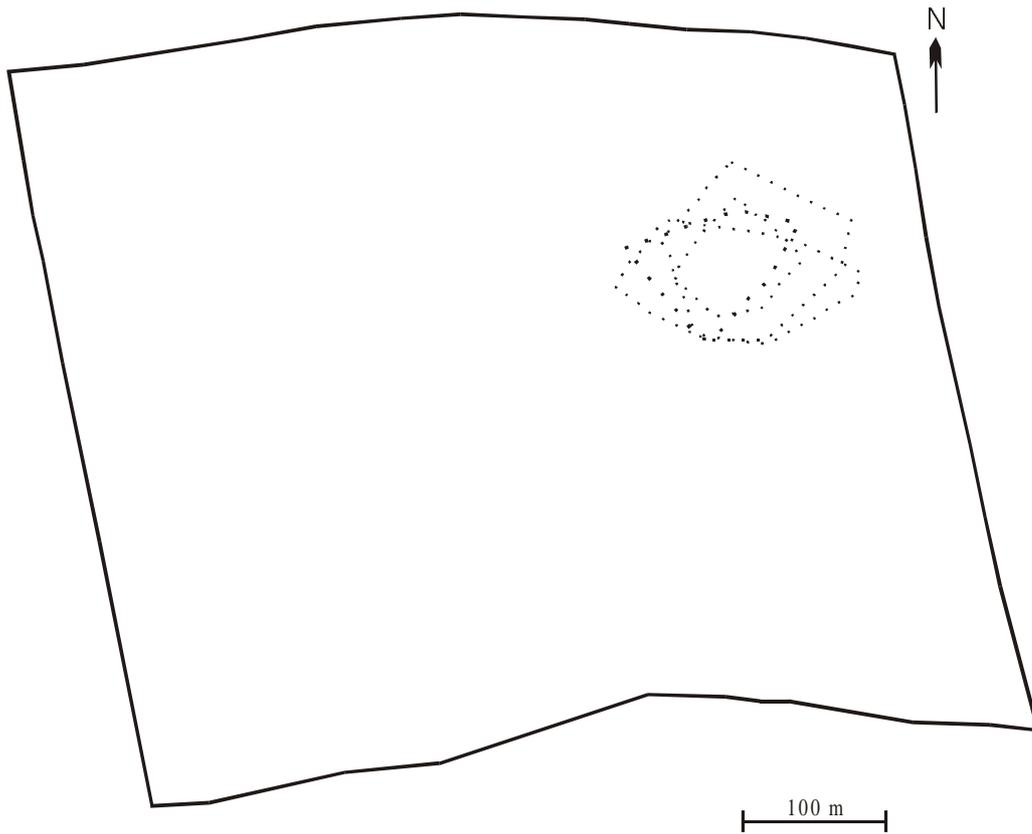


Abb. VIII Aktionsräume von Sendertier 62-98 in der Saison 98/99

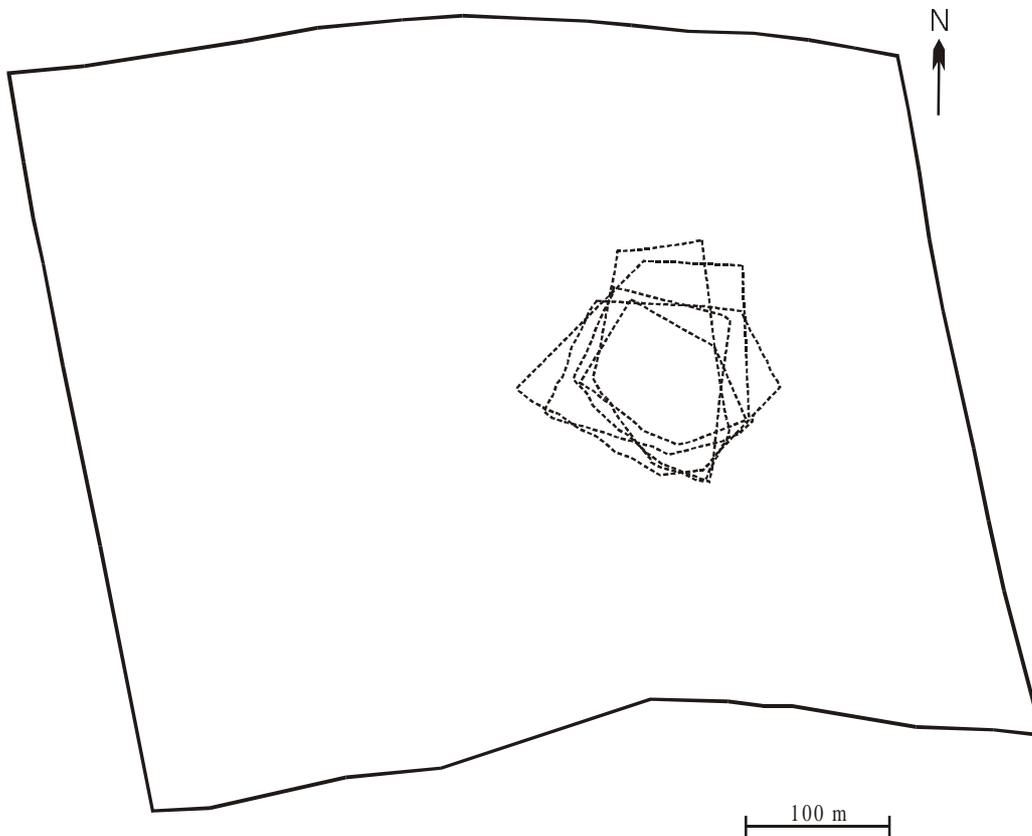


Abb. IX Aktionsräume von Sendertier 64-98 in der Saison 98/99

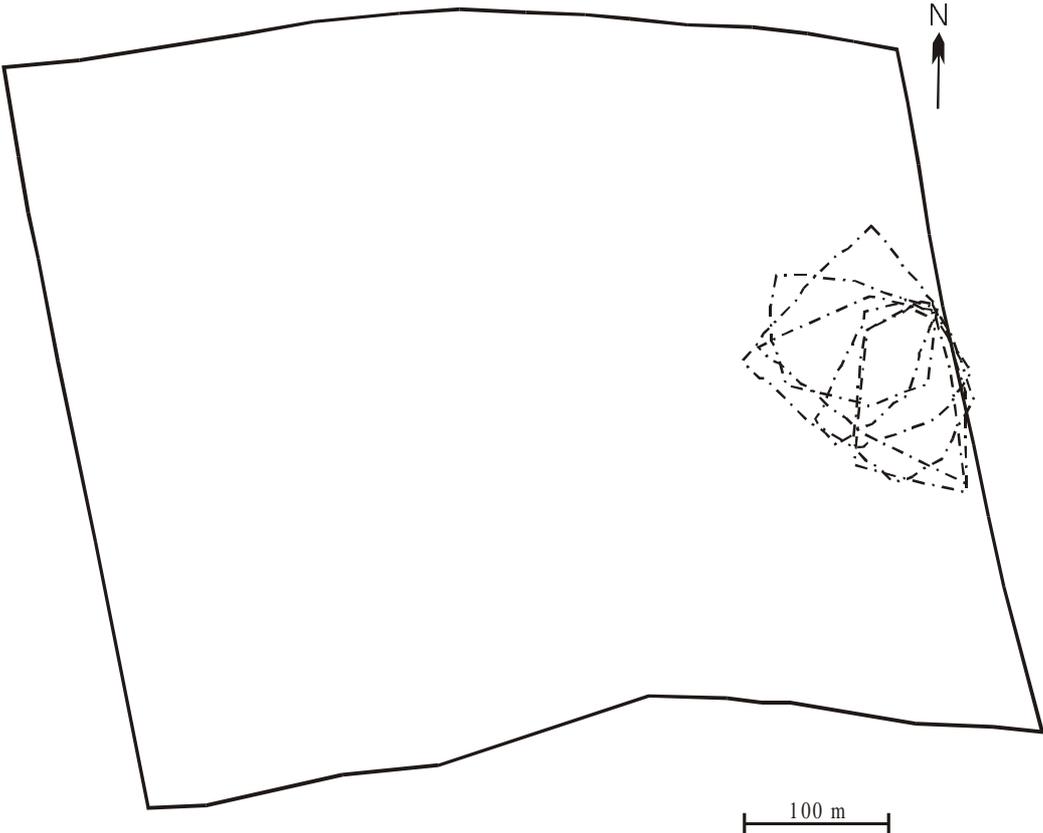


Abb. X Aktionsräume von Sendertier 91-98 in der Saison 98/99

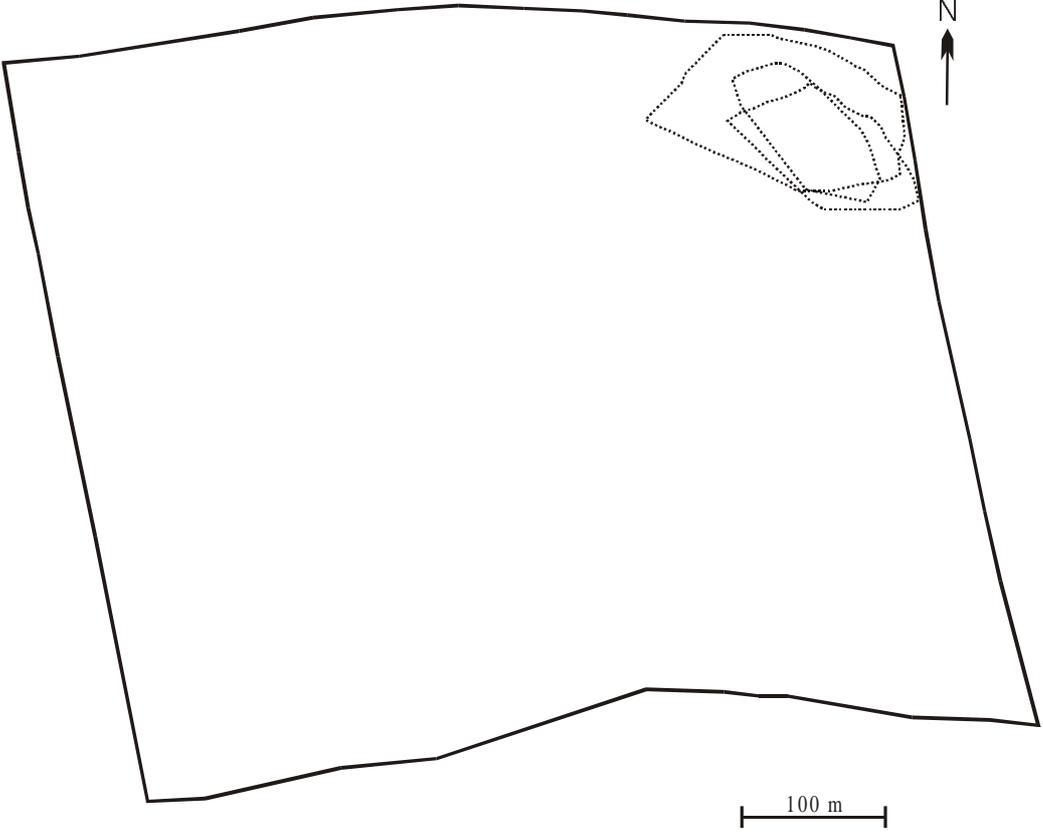


Abb. XI Aktionsräume von Sendertier 9-96 in der Saison 98/99

Danksagung

Frau Prof. Elke Zimmermann danke ich für die Überlassung des Themas und die erhaltene Unterstützung für meine Arbeit. Dem Deutschen Akademischen Austauschdienst und der Deutschen Forschungsgemeinschaft (Zi 345/12-1 und ZI 345/12-2) danke ich für die finanzielle Unterstützung, durch die die Durchführung dieser Arbeit und der Madagaskaraufenthalt ermöglicht wurden.

Gedankt sei auch den madagassischen Institutionen und Behörden, die mir die Arbeit in Ampijoroa ermöglicht haben, insbesondere die Direction des Eaux et Forêts, die Association pour la Gestion des Aires Protégées und Conservation International. Mein besonderer Dank gilt Prof. Berthe Rakotosamimanana, Blanchard Randrianambinina und Solofo Rasoloharijaona, deren Einsatz sehr zur Bewältigung der madagassischen Bürokratie beigetragen haben. *Misaotra betsaka tompoko!*

Den Mitarbeitern der Angonoka-Zuchtstation des Durrell Wildlife Conservation in Ampijoroa sei für die zur Verfügung gestellten Wetterdaten und Vazaha lava voloa (Gerardo Garcia) für die anregenden Gespräche über das Innenleben von Rere's und die geduldige Zuhörerschaft bei den täglichen Problemen gedankt.

Herzlichen Dank auch Petra Ehresmann, Zübeyde Sarikaya, Carola Peters und Antje Rendigs für die methodische Einarbeitung, das tolle Klima und die Einführung in das andere ‚Nachtleben‘ Madagaskars. Hierzu haben auch Herilala, Blanchard, Solofo, Jaofetra, Vanessa, Mahita und Manana beigetragen. Bedanken will ich mich auch bei Robin und Joe Paulin für die gemeinsamen kulinarischen Experimente, die einem die Heimat wieder näher brachten und Gespräche, die nicht mit der Arbeit zu tun hatten.

Barthel Schmelting verdanke ich einen Teil der aufgenommenen Triangulationsdaten und der genetischen Daten, Blanchard Randrianambinina und Solofo Rasoloharijaona die Fang/Wiederfangdaten für Mai und Juni 1998 und Antje Rendigs die Referenzdaten zu den Schlafplätzen. Außerdem möchte ich Dr. Ute Radespiel für die Einarbeitung in die Laborarbeit, die zur Verfügung gestellten genetischen Daten und Hilfestellungen danken. Bei den Arbeiten in Ampijoroa unterstützten mich außerdem Ares Jové Rénon, Marianne Soisalo Windorfer, Jess Myers, Sybille Schulz zur Wiesch, Oliver Matzke, Delphine Verrier, Hélène

Choutka, Ricarda Modaresse, Ursula Schulze, Kristina Rune, Harisoa Vololoharivo Voahangihirinirina. Ohne ihren Einsatz wäre vieles nicht möglich gewesen und sie haben ebenso wie Silke Polenz und Helene Altrichter für ein angenehmes soziales Umfeld gesorgt. Einen entscheidenden Beitrag hierzu leisteten auch Piper und ihre Tochter, Nervensäge und die Hundefamilie mit ihrer uneingeschränkten Begeisterung über meine Anwesenheit.

James Mackinnon und Oliver Pierson sei für die gewährte Gastfreundschaft und den wundervollen Ausblick auf Tana gedankt. Danke auch allen, die mir durch ihre Briefe die Zeit in Ampijoroa verkürzt und wichtige moralische Unterstützung geleistet haben.

Dr. Dik Heg möchte ich vielmals für die Einführung in die Abgründe der logistischen Regression und seine stete Hilfsbereitschaft bei statistischen Problemen danken. Auch den übrigen Mitgliedern meiner alten Arbeitsgruppe danke ich für ihre Kritik und Diskussionsbereitschaft.

Herzlichen Dank an Verena Neuburg und Wiltraud Pollmanns, die beim Korrekturlesen großen Einsatz gezeigt und sich dabei wiederholt über die merkwürdigen Dinge gewundert haben, mit denen Biologen sich so beschäftigen.

Mein besonderer Dank gilt Dirk Pollmanns, der nicht nur 18 Monate Trennung akzeptiert und durch eifriges Briefe schreiben verkürzt hat, sondern auch durch seine Hilfe beim Korrekturlesen, Formatieren und die kritische Diskussion entscheidend zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat. Vor allem in den letzten Wochen dieser Arbeit hat er mit seinen Kochkünsten für ausreichend Energie gesorgt und verhindert, daß meine Wohnung völlig im Chaos versinkt.

Schließlich möchte ich den Mausmakis danken, die meist sehr kooperativ waren und mir so einen Einblick in ihr Leben gewährt haben.