

Abschlußbericht

Dienstanschrift: Dr. Joanna Fietz
Institut für Experimentelle Ökologie
Universität Ulm
Albert-Einstein-Allee 11
D-89069 Ulm, Deutschland
Telnr.: ++49 (0)731 5022668
Fax: ++49 (0)731 5022683
e-mail: Joanna.Fietz@uni-ulm.de

Privatanschrift: Birkenstr. 9
72072 Tübingen
Tel.: 07071/ 51392

Projekt: Reproduktionsdynamik des Siebenschläfers (*Glis glis*) als Zeigerfunktion für den Status von Mischwäldern

1. Projektübersicht

Der Siebenschläfer (*Glis glis*) ist der größte Vertreter der heimischen Bilche und aufgrund seines starken Rückgangs in den nördlichen Bundesländern Deutschlands dort vom Aussterben bedroht. Der Rückgang des Schläfers ist auf die Dezimierung natürlicher Mischwälder mit alten und toten Bäumen zurückzuführen, welche ihm Futter und Naturhöhlen (Jungenaufzucht und Schlafgelegenheit) bieten. Siebenschläfer sind obligate Winterschläfer und haben eine außergewöhnliche „life history“, da sie für Kleinsäuger ungewöhnlich lange leben (bis zu 12 Jahre) und ihre Fruchtbarkeit relativ gering ist. Langzeitdaten zeigen, daß diese Art starke jährliche Schwankungen in ihrer Geburtenrate mit kompletten Reproduktionsausfällen aufweist. In Jahren mit unterdurchschnittlicher Geburtenrate entwickelt nur ein Teil der Männchen funktionsfähige Hoden. Da die Gonadenreifung der Männchen mit hohen thermoregulatorischen Kosten verbunden ist, könnte der Reproduktionserfolg der Siebenschläfer primär durch energetische Kosten der Männchen limitiert sein.

Ziel dieser Studie war es, durch die Integration von Hormon- und genetischen Elternschaftsanalysen, sowie Stoffwechsellmessungen in eine Freilandstudie die Reproduktionsbiologie des Siebenschläfers zu untersuchen. Insbesondere sollte hier das Auftreten von extremen Schwankungen in seiner Geburtenrate bis hin zu überregional auftretenden Reproduktionsausfällen erklärt und deren Bedeutung für das Fortbestehen der Art evaluiert werden. Dabei stellte sich die Frage, durch welche Faktoren der Reproduktionserfolg beider Geschlechter beeinflusst wird und ob ausschließlich Männchen oder beide Geschlechter diese Schwankungen verursachen. Außerdem sollte die Bedeutung der Schwankungen in den Geburtenraten für die individuelle Fitness evaluiert werden. Hier stellte sich insbesondere die Frage, ob Männchen, die funktionstüchtige Hoden entwickeln und damit hohe Reproduktionskosten erfahren sich auch erfolgreich reproduzieren. Eine weitere zentrale Frage war, welche Individuen sich in den Jahren mit geringer Geburtenrate erfolgreich fortpflanzen und wie die Überlebenschancen dieser Jungtiere im Vergleich zu denen der Jungtiere aus geburtenstarken Jahrgängen sind.

2. Zusammenfassung

Die Ergebnisse dieser Studie bestätigten meine Annahme, dass sexuell aktive Männchen hohe energetische Kosten haben. So haben Stoffwechsellmessungen im Freiland gezeigt, dass Männchen mit funktionstüchtigen Hoden einen höheren Ruhestoffwechsel haben als sexuell inaktive Männchen. Aus vorangegangenen Studien war bereits bekannt, dass sexuelle Aktivität Männchen daran hindert in Tagerstorpor zu gehen. In dieser Studie konnten wir zeigen, dass Männchen mit großen Hoden höhere Testosteronkonzentrationen in Blutplasma aufwiesen, als Männchen mit kleinen Hoden. Dies deutet darauf hin, dass Testosteron beim Siebenschläfer wie bei anderen Arten auch die Torporfrequenz senkt. Aufgrund dieser hohen energetischen Kosten zeigten sexuell aktive Männchen während der Paarungszeit eine deutliche Körpermassenabnahme, während sexuell inaktive Männchen in dieser Zeit zunahmen.

Der hohe Energieverbrauch sexuell aktiver Männchen kann also zumindest zum Teil auf hohe thermoregulatorische Kosten, verursacht durch hohe Testosteronkonzentrationen im Blutplasma, zurückgeführt werden. Eine Möglichkeit diese Kosten zu senken ist die soziale Thermoregulation, bei der sich mehrere Individuen in Schlafgruppen zusammenfinden und dadurch ihre thermoregulatorischen

Kosten senken. Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass Siebenschläfer durch soziale Thermoregulation bis zu 40 % ihrer Energie einsparen können, und dass bei sexuell aktiven Männchen die Gruppengröße der Schlafgruppe mit zunehmender Hodengröße ansteigt, während sie mit zunehmender Körpermasse und Umgebungstemperatur abnimmt. Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass, reproduktive Männchen, welche nicht in Tagestorpor gehen können, ihren Energiebedarf durch soziale Thermoregulation reduzieren.

Eine andere Möglichkeit auf einen hohen Energieverbrauch zu reagieren, ist es die Assimilation der Nahrung zu verbessern. Assimilationsexperimente im Labor zeigten jedoch, dass die hohen energetischen Kosten von reproduktiven Siebenschläfermännchen nicht durch eine erhöhte Nahrungsaufnahme oder eine bessere Verdauungseffizienz während der Paarungszeit kompensiert werden. Die Körpermassenreduktion während dieser Zeit zeigt vielmehr, dass die Kosten zumindest zum Teil durch körpereigene Fettreserven beglichen werden. Auch während der Fetttakkumulation vor dem Winterschlaf veränderte sich die Verdauungseffizienz nicht, während jedoch die Menge des aufgenommenen Futters anstieg. Zudem änderten Siebenschläfer im Freiland ihr Nahrungsspektrum und ernährten sich hauptsächlich von energiereichen lipidhaltigen Samen.

Bei weiblichen Säugern wird davon ausgegangen, dass diese hohe energetische Kosten während der Trächtigkeit und Laktation haben. In dieser Studie konnten wir ausserdem zeigen, dass reproduzierende Weibchen zudem höhere thermoregulatorische Kosten haben als nicht reproduzierende Weibchen. Wie bei den Männchen hat die sexuelle Aktivität bei den Weibchen einen Einfluss auf ihre Thermoregulation und trächtige Weibchen hatten signifikant höhere Körpertemperaturen als nichtträchtige Weibchen.

Eine zentrale Frage dieser Studie war, ob nur die Männchen, oder auch die Weibchen die Geburtenrate bestimmen. Sowohl die Auswertungen der Genitalabstriche als auch die Tatsache, dass in Jahren in denen reproduktionsfähige Männchen vorhanden waren keine Jungtiere geboren wurden, zeigen, dass sowohl Weibchen als auch Männchen in reproduktionsschwachen Jahren zu einem geringeren Anteil reproduktionsfähig sind als in reproduktionsstarken Jahren.

Die Ergebnisse der Langzeitstudie sprechen dafür, dass die Fortpflanzungsfähigkeit sowohl der Männchen als auch der Weibchen durch die natürliche Nahrungsverfügbarkeit beeinflusst wird. So waren zwischen 1995 und 2006 die Buchenmastzahlen mit den Hodengrößen, den Wurfgrößen und der Anzahl der pro Jahr geborenen Jungtiere positiv korreliert.

Aufgrund der hohen energetischen Reproduktionskosten beider Geschlechter und der Korrelation zwischen natürlicher Nahrungsverfügbarkeit und Reproduktivität, nahm ich daher an, dass die Energieverfügbarkeit im Frühjahr den Auslöser für die Reproduktivität beider Geschlechter darstellt und führte entsprechend Zufütterungsexperimente im Freiland durch.

Sowohl bei den Weibchen als auch bei den Männchen hatte die Zufütterung einen positiven Einfluss auf die Körpermasse. In einem guten Reproduktionsjahr (2006) entwickelten die zugefütterten Männchen in der Paarungszeit ausserdem grössere Hoden als die Kontrollmännchen, was ein Fortpflanzungsvorteil für die jeweiligen Männchen darstellen könnte. Zugefütterte Weibchen hatten in einem guten Reproduktionsjahr (2006) größere Würfe als die Kontrollweibchen und waren am Ende der Laktation schwerer. Durch die Zufütterung konnten also die natürlich auftretenden Wurfgrößen während sehr guter

Mastjahre noch übertroffen werden. Das bedeutet, dass bei Siebenschläfern Wurfgrößen nicht primär durch die Physiologie Mütter (z.B. die Kapazität der Milchdrüsen Milch zu produzieren) limitiert werden, sondern durch verfügbare Nahrungsressourcen. Die Jungtiere aus dem Zufütterungsgebiet zeigten in ihrer Körpermasse in der ersten Lebenswoche keinen signifikanten Unterschied zu Jungen aus dem Kontrollgebiet. In der Zweiten Woche der Laktation waren die Jungtiere der zugefütterten Weibchen allerdings schwerer als die aus dem Kontrollgebiet. Im Gegensatz zur Körpermasse hatte die Futterzugabe jedoch keinen Effekt auf das Wachstum der Jungtiere während der Laktation. Jungtiere aus dem Zufütterungsgebiet waren am Ende der Laktation dementsprechend schwerer aber nicht grösser als Jungtiere aus dem Kontrollgebiet. Vor Einsetzen des Winterschlafs 2006 hatten weder die Weibchen noch die Jungtiere aus dem Zufütterungsgebiet höhere Körpermassen als die Individuen aus der Kontrollgebiet. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass 2006 ein gutes Mastjahr für die Buche war und den Weibchen und Jungtieren aus dem Kontrollgebiet ebenfalls ausreichend Nahrung zur Verfügung stand und die Weibchen ihren Energieaufwand während der Reproduktion kompensieren konnten. 2006 konnte ausserdem kein Unterschied in dem Anteil der reproduktiven Individuen zwischen Kontroll- und Zufütterungsgebiet nachgewiesen werden, was ebenfalls durch das gute natürlich auftretende Nahrungsangebot erklärt werden kann.

Obwohl diese Ergebnisse zeigen, dass die Reproduktionsfähigkeit der Siebenschläfer durch die Nahrungsverfügbarkeit offensichtlich beeinflusst wird, konnte durch Zufütterung in einem Mastausfalljahr (2008) keine Reproduktion initiiert werden, trotz des positiven Einflusses der Zufütterung auf die Körpermassen beider Geschlechter. So wurde 2008 trotz Zufütterung kein einziges Jungtier im Untersuchungsgebiet registriert und der Anteil der sexuell aktiven Männchen im Zufütterungsgebiet unterschied sich deutlich von einem Erwartungswert von 100 %. Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, dass die Verfügbarkeit von energiereicher Nahrung am Ende des Winterschlafs die Fortpflanzungsbiologie der Siebenschläfer beeinflusst, aber nicht den Auslöser für seine Fortpflanzungsfähigkeit darstellt.

Um zu erfahren zu welchem Zeitpunkt die Gonadenreifung bei den Weibchen einsetzt entnahmen wir Blutproben im Herbst vor einem guten und einem schlechten Buchenmastjahr und analysierten den Östradiolspiegel im Blutplasma der Weibchen. Diese Analyseergebnisse deuten darauf hin, dass die Follikelreifung bereits vor Beginn des Winterschlafs ausgelöst wird, wenn das Nahrungsvorkommen im darauf folgenden Jahr gut ist und das Weibchen an der Reproduktion teilnimmt.

Die Ergebnisse dieser Studie zeigen, dass beide Geschlechter in Jahren in denen keine Jungtiere geboren werden nicht reproduktiv sind. Reproduktionsausfälle können also nicht allein auf die sexuelle Inaktivität der Männchen zurückgeführt werden. Ausserdem ist die Reproduktion bei beiden Geschlechtern mit hohen energetischen Kosten verbunden. Obwohl die Nahrungsverfügbarkeit im Frühling die Fortpflanzungsfähigkeit beider Geschlechter beeinflusst, stellt sie nicht den Auslöser für die Reproduktion dar. Daher muss die „Energetische Kosten“ Hypothese (siehe Antrag) aufgrund der hier vorliegenden Ergebnisse abgelehnt werden. Ergebnisse dieser Studie zeigen aber auch, dass die Reproduktivität nicht durch das Masten im Vorjahr bestimmt wird und daher die „Mast Hypothese“ ebenfalls abgelehnt werden muss, da das Zufüttern keinen Einfluss auf den Anteil der reproduktiven Individuen im Folgejahr hatte. Endokrinologische Untersuchungen deuten zudem darauf hin, dass die Follikel der Weibchen bereits vor Einsetzen des Winterschlafs reifen und dies nur in Jahren, die guten

Mastjahren vorangehen. Dieses Ergebnis könnte darauf hindeuten, dass die reproduktive Aktivität der Weibchen bereits vor Einsetzen des Winterschlafs ausgelöst wird. Der Auslöser für die Reproduktion könnte demnach ein Pflanzeninhaltsstoff sein, der bereits im Herbst vor einem Mastjahr in den Pflanzen vorhanden ist. Der Einfluss von unterschiedlichen Reproduktionsstrategien auf die individuelle Fitness konnte in dieser Studie bislang nicht untersucht werden, da Siebenschläfer offensichtlich eine generell niedrige Variabilität in Bezug auf ihre Mikrosatelliten haben und dadurch das Etablieren eines aussagekräftigen Primersets deutlich länger dauerte als erwartet. Trotzdem lassen die bisherigen genetischen Analysen den Schluss zu, dass Siebenschläfer sich promisk paaren, der männliche Reproduktionserfolg ungleich auf die Population verteilt ist und multiple Vaterschaften relativ häufig auftreten.

Die Ergebnisse dieser Studie und die Tatsache, dass Siebenschläfermännchen und Weibchen trotz guter Nahrungsgrundlage in den Reproduktionsjahren eine geringere Überlebenschance haben als in Jahren in denen sie sich nicht reproduzieren zeigen, dass beide Geschlechter viel in die Reproduktion investieren und entsprechend hohe Reproduktionskosten haben. Insgesamt kann man davon ausgehen, dass die Synchronisation der Reproduktion des Siebenschläfers mit der Samenproduktion von Rotbuche oder unterschiedlichen Eichenarten, es den Siebenschläfern ermöglicht die hohen energetischen Kosten der Reproduktion zumindest zum Teil zu begleichen. Das Vorkommen von alten Rotbuchen-Eichenbestände, die ein ausgeprägtes Mastmuster zeigen, ist daher die Grundlage für eine erfolgreiche Reproduktion und das Überleben des Siebenschläfers.

3. Arbeitsbericht

Das Forschungsprojekt bestand zum einen aus einer intensiven Fang- / Wiederfangstudie der Siebenschläfer in einem Untersuchungsgebiet bei Tübingen, innerhalb derer die Tiere vermessen und individuell markiert wurden. Zum anderen wurden diverse Analysemethoden in das Projekt integriert. Mit Hilfe von Hormonanalysen habe ich den Zeitpunkt der Gonadenreife der Weibchen und den Testosterongehalt im Blutplasma der Männchen bestimmt. Die Kosten der Reproduktivität haben wir wiederum durch Stoffwechsellmessungen mit Hilfe tragbarer Stoffwechselboxen und der Methode des „Schweren Wassers“ an frei lebenden Individuen quantifiziert. Mit Genitalabstrichen wurde der Anteil an östrischen Weibchen innerhalb der Population für reproduktionsstarke und –schwache Jahre bestimmt und vergleichend untersucht. Um den Fortpflanzungserfolg zu charakterisieren, wurde ein Set von artspezifischen Mikrosatellitenprimern etabliert. Zudem führten wir Fütterungsexperimente innerhalb eines Teilgebietes des Untersuchungsgebiets durch, um zu untersuchen, ob eines oder beide Geschlechter im Hinblick auf ihre Reproduktionsfähigkeit energetisch limitiert sind.

3.1 Forschungsarbeit

Nistkastenkontrollen

Von Juni bis Oktober 2005 bis 2009 habe ich mit Hilfe von studentischen Hilfskräften wöchentlich Nistkastenkontrollen durchgeführt. Dabei haben wir insgesamt 1363 Siebenschläfer, davon 491 Adulte, vermessen und gewogen, sowie individuell mit Transpondern markiert. Das Kernuntersuchungsgebiet wurde 2005 an den Randgebieten erweitert und 45 weitere Nistkästen zusätzlich kontrolliert, um so ein größeres Kontrollgebiet für das Zufütterungsexperimente in den darauf folgenden Jahren zur Verfügung

zu haben. 2006 und 2009 waren sehr gute Reproduktionsjahre, während 2008 in unserem Untersuchungsgebiet die Reproduktion der Siebenschläfer komplett ausfiel und 2005 lediglich 7 Jungtiere registriert wurden. 2007 war in Bezug auf die Reproduktion ein intermediäres Jahr (Tab.1).

Tabelle 1: Anzahl der gefangenen Individuen pro Altersklasse. Buchenmast: 1= 0-10%; 2= 11-30%; 3=31-60%; 4=61-100 % blühende oder fruchtrtragende Bäume (Angaben der Forstbehörde Nagold).

| Jahr | Adulte | Jungtiere | Buchenmast |
|--------------|---------------|------------------|-------------------|
| 2005 | 199 | 7 | 1 |
| 2006 | 371 | 413 | 3 |
| 2007 | 267 | 147 | 2 |
| 2008 | 157 | 0 | 1 |
| 2009 | 107 | 305 | 3 |
| Total | 491 | 872 | |

Zufütterungsexperiment

Von 2006 bis 2008 wurde in einem ca. 3 ha großen Teilgebiet von Ende Mai bis Mitte Oktober zugefüttert. Dazu haben wir energiereiches Mäusezuchtfutter (Firma sniff) und fetthaltige Sonnenblumenkerne verwendet. Das Futter wurde jeweils an 50 Nistkästen in Spendern, die direkt oberhalb der Nistkästen angebracht waren, angeboten. Diese Spender wurden regelmäßig neu befüllt. Mit diesem Experiment haben wir den Einfluss der Nahrungsverfügbarkeit auf die Reproduktionsfähigkeit bei beiden Geschlechtern untersucht. Die Siebenschläfer nahmen das Futter sehr gut an.

Phänologie

Auf die Erhebung der phänologischen Daten innerhalb des Untersuchungsgebiets habe ich verzichtet und dafür auf die Mastdaten der Forstbehörde Baden-Württemberg zurückgegriffen. Langjährige Daten zeigen, dass diese repräsentativ für die Buchenmast des in dieser Studie untersuchten Gebiets sind. 2005 und 2008 ist die Mast der Buche ausgefallen, während 2006 und 2009 gute Mastjahre waren. 2007 verzeichnete die Forstbehörde ein intermediäres Buchenmastjahr (Tab.1).

Hormonanalysen

Im Jahr 2003 hatte ich bereits Blutplasmaproben von 8 adulten Männchen gesammelt. 2005 wurden Blutproben von 13, 2006 und 2007 jeweils Blutproben von 10 weiteren adulten Männchen mit bekannten Hodengrößen entnommen. Die Testosteronkonzentrationen im Blutplasma haben wir mit den Hodengrößen der Männchen in Beziehung gesetzt.

Von den Weibchen wurden 2005 11 Blutproben kurz vor Beginn des Winterschlafs im September entnommen. 2006 wurden von 16 adulten Weibchen Blutproben kurz nach Ende des Winterschlafs im Juli und von 16 weiteren kurz vor Beginn des Winterschlafs im September entnommen. Im Frühjahr und im Herbst 2007 haben wir erneut jeweils 11 Blutplasmaproben von adulten Weibchen entnommen. Die Blutplasmaproben wurden von Dipl.-Biol. Timo Kager in Zusammenarbeit mit Dipl.-Biol. Stefan Klose im Labor des Instituts für Experimentelle Ökologie der Tiere (Universität Ulm) analysiert. Diese Ergebnisse wurden zwischen Mast- und Nichtmastjahr verglichen, um zu untersuchen, ob der Hormonstatus sich

grundsätzlich zwischen Jahren mit stark unterschiedlichem Futterangebot unterscheidet und ob sich anhand dieser Informationen Vorhersagen für die Reproduktionsaktivität im jeweils darauf folgenden Jahr treffen lassen.

Auswertung der Genitalabstriche

Während der Feldsaison 2005, welches für die Siebenschläfer ein sehr schwaches Reproduktionsjahr darstellte, habe ich 40 Genitalabstriche von 28 unterschiedlichen Weibchen gesammelt. 2003, welches ein sehr gutes Reproduktionsjahr war, hatte ich bereits 83 Abstriche von 38 unterschiedlichen Weibchen gesammelt. Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Weibchen im reproduktionsschwachen Jahr (2005: 7 Jungtiere) zu einem geringeren Anteil in Östrus gingen, als im sehr reproduktionsstarken Jahr (2003: 271 Jungtiere). Dieses Ergebnis unterstützt die Hypothese, dass sowohl Weibchen als auch Männchen in reproduktionsschwachen Jahren zu einem geringeren Anteil reproduktionsfähig sind als in reproduktionsstarken Jahren.

Stoffwechselfmessungen

a) Transportable Stoffwechselbox

Dipl.-Biol. Timo Kager hat im Jahr 2005 29 Stoffwechselfmessungen an 17 unterschiedlichen nicht-reproduzierenden Weibchen registriert. 2006 hat Timo Kager Stoffwechselfmessungen von 32 unterschiedlichen reproduzierenden Weibchen mit 6er und 8er Würfeln aufgenommen. Hier wurden sowohl während der Trächtigkeit als auch im wöchentlichen Abstand während der Aufzucht der Jungtiere insgesamt 85 Messungen durchgeführt. Bei 13 der Weibchen wurden in unterschiedlichen Jahren die Stoffwechselraten sowohl im reproduzierenden als auch im nicht-reproduzierenden Zustand gemessen. 2006 sollten ausserdem schwerpunktmäßig Stoffwechselfmessungen sowohl an sexuell aktiven als auch an sexuell inaktiven Männchen und Weibchen durchgeführt werden, um deren energetische Reproduktionskosten zu quantifizieren und Jahreseffekte zu kontrollieren. In Zusammenarbeit mit Sebastian Schauer wurden 2006 16 Stoffwechselfmessungen von adulten Männchen mit gut entwickelten Hoden und von Messungen von 25 Männchen mit kleinen bzw. ohne sichtbare Hoden registriert. Von 14 dieser Männchen gibt es Messungen im sexuell aktiven und inaktiven Zustand. Bei den Weibchen reproduzierten 2006 bis auf drei Individuen alle gefangenen Tiere innerhalb des Untersuchungsgebiets. Es konnten daher als Referenz nur von drei nicht-reproduzierenden Weibchen Stoffwechselfmessungen aufgenommen werden.

Ausserdem haben wir Stoffwechselraten von allein und in Gruppen sitzenden Siebenschläfern im Freiland gemessen und ausgewertet, um zu untersuchen, in wie weit sexuell aktive Männchen ihre hohen thermoregulatorischen Kosten durch soziale Thermoregulation reduzieren können.

Die Ergebnisse der Stoffwechselfmessungen an trächtigen und nichtträchtigen Weibchen werden derzeit noch ausgewertet.

b) Methode des „Schweren Wassers“

Bei 3 sexuell aktiven Männchen habe ich 2005 mit Frau Dr. Jutta Schmid Schweres Wasser injiziert und anschließend Blutproben entnommen. In den Jahren 2001 bis 2003 hatten wir bereits Proben von 4 adulten reproduzierenden Weibchen und 6 adulten Männchen von denen die Hälfte entwickelte Hoden

hatten, entnommen und im Labor von Dr. J. Speakman in Aberdeen analysieren lassen. Die Ergebnisse dieser Analysen liegen uns vor. Drei weitere Proben werden derzeit analysiert und anschließend gemeinsam mit den anderen Proben ausgewertet.

Registrierung der Körpertemperaturen

Bei den Stoffwechselfmessungen haben wir uns ausschließlich auf normotherme Individuen beschränkt und daher auf die sehr aufwändigen Körpertemperaturmessungen verzichtet. Als nachtaktive Art gehen Siebenschläfer in den Morgenstunden in Tagestorpor. Im Laufe des Nachmittags steigt die Körpertemperatur wieder an und vor Beginn der Aktivitätsphase in der Nacht sind die Siebenschläfer wieder normotherm. Es ist daher davon auszugehen, dass Individuen, die morgens normotherm angetroffen werden, an diesem Tag nicht mehr in Tagestorpor gehen werden.

Genetische Elternschaftsanalysen

Von Juni bis Oktober 2005-2009 haben wir Gewebeproben von insgesamt 596 adulten Individuen und 428 Jungtieren für genetische Elternschaftsanalysen gesammelt (Tab.2). Somit stehen nun insgesamt mit den Proben aus den Vorjahren Gewebeproben von 907 Adulten und 984 Jungtieren für die Verwandtschaftsanalysen zur Verfügung.

In Kooperation mit Dr. G. Segelbacher, *Institut für Wildtierökologie, Universität Freiburg*, wurden seit Februar 2006 Primerpaare für insgesamt 157 Mikrosatellitenloci entwickelt und anschließend an 4 unverwandten Tieren aus unterschiedlichen Untersuchungsgebieten und 2 Familien getestet. Mit dieser Voruntersuchung zur Feststellung genetischer Variabilität konnten nur 9 Primerpaare identifiziert werden, die an polymorphen Loci amplifizieren (Tab.6). Die Zielsequenz weist bei 2 Primerpaaren Dinukleotidmotive auf, bei den restlichen 7 Primerpaaren Tetranukleotidmotive. Bislang wurden 63 Adulte und 100 Jungtiere aus 19 Familien mit diesen Mikrosatelliten genotypisiert. Die Verwandtschaftsanalysen wurden von Dipl.-Biol. Tanja Weis-Dootz und Tanja Heinz im Rahmen einer Kooperation mit Prof. Dr. Jürgen Tomiuk, in dessen Labor in dem *Institut für Anthropologie und Humangenetik, Universität Tübingen* durchgeführt. Frau Weis-Dootz wird durch ein Stipendium der Deutschen Bundesstiftung Umwelt finanziert.

Tabelle 2: Anzahl von Gewebeproben für genetische Elternschaftsanalysen für die einzelnen Untersuchungsjahre und Altersklassen (* mit Gebietserweiterung)

| Jahr | Adulte | Jungtiere | insgesamt |
|-----------------|---------------|------------------|------------------|
| Vorjahre | 311 | 556 | 867 |
| 2005 | 155 | 23* | 178 |
| 2006 | 184 | 180 | 364 |
| 2007 | 189 | 88 | 277 |
| 2008 | 50 | 0 | 50 |
| 2009 | 18 | 137 | 155 |
| gesamt | 907 | 984 | 1891 |

Assimilationsexperimente

Um zu untersuchen wie männliche Siebenschläfer ihre hohen energetischen Reproduktionskosten begleichen, haben wir Nahrungsaufnahme- und Assimilationsexperimente im Labor durchgeführt und diese Ergebnisse mit Informationen aus dem Freiland ergänzt. Diese Studie wurde von Juni bis September 2006 im 6 ha großen Untersuchungsgebiet des Botanischen Gartens der Universität Ulm durchgeführt. Das Untersuchungsgebiet enthält 70 Nistkästen welche von Juni bis September 2006 wöchentlich kontrolliert wurden. Die Datenaufnahme entspricht der in dem Untersuchungsgebiet von Tübingen.

Während dieser Studie wurden 248 frische Kotproben gesammelt und auf Nahrungsinhalte untersucht um die Nahrungsökologie der Schläfer zu untersuchen. 16 Männchen wurden aus dem Freiland für die Futterexperimente ins Labor an der Universität Ulm gebracht und dort für maximal sechs Tage einzeln gehalten. Um die Energieaufnahme und die Assimilationseffizienz zu untersuchen, wurde den Schläfern eine abgewogene Menge des Mäusezuchtfutters (Ssniff Spezialdiäten GmbH, Soest) vorgelegt und durch Abzug des verbleibenden Futters die tägliche Futter- und Energieaufnahme bestimmt. Durch bombenkalorimetrische Untersuchungen des in der Zeit abgegebenen Kots und des Futters konnten wir zudem die Verdauungseffizienz der Schläfer ermittelt.

Statistische Auswertung

Die Ergebnisse wurden mit SPSS (SPSS 2004) und R version 2.6.1 (R Development Core Team 2007) durchgeführt. Für die Auswertung der genetischen Ergebnisse wurde CERVUS 3.0 (Marshall et al. 1998) und Genepop (Raymond and Rousset 1995) verwendet.

3.2 Stand der Forschung

3.2.1 Männchen

Reproduktionsfähigkeit der Männchen und deren energetische Kosten

Vorhergehende Untersuchungen hatten gezeigt, daß die Anzahl der geborenen Jungtiere mit der Anzahl der sexuell aktiven Männchen korreliert (Fietz et al. 2004). Dies deutet daraufhin, daß die sexuelle Aktivität der Männchen den Reproduktionserfolg der Population limitieren könnte. Neuere Analysen zeigen, daß in geburtenreichen Jahren nicht nur mehr Männchen sexuell aktiv sind, sondern zudem signifikant größere Hoden aufweisen (Mann-Whitney Test: $Z=126$; $p=0,03$; $n=46$; Hodenlänge : 16,3 mm; 25/ 75 Quartile: 15,2/ 17,05; $n=33$), als in geburtenschwachen Jahren (14,4 mm; 25/ 75 Quartile: 11,9/ 16,3; $n=13$). Die bisherigen Analysen des Plasmatestosteronergehalts zeigen wiederum eine starke Tendenz, daß Hodenlänge und Plasmatestosteronergehalt positiv miteinander korreliert sind (Pearson Korrelation: $r=0.445$; $p=0.056$; $n=19$). Männchen mit großen Hoden weisen demnach erwartungsgemäß einen höheren Plasmatestosteronspiegel auf als Männchen mit kleinen Hoden.

Stoffwechselformen an normothermen Individuen im Freiland zeigten, daß die spezifische Stoffwechselrate sowohl von der Kovariate „Datum“ als auch von dem Faktor „sexuelle Aktivität“ signifikant beeinflusst wurde (Model: $F_{2,19}= 12,86$; $p<0,001$; $R^2=0,58$; Datum: $F=25,66$; $p<0,001$; sexuelle Aktivität: $F=7,69$; $p=0,012$), wobei sexuell aktive Männchen eine signifikant höhere spezifische Stoffwechselrate hatten. Außerdem war die spezifische Stoffwechselrate am Ende der Aktivitätsphase ca. 50% höher als am Anfang der Aktivitätsperiode im Juni (Student's t-Test: $t=4,74$; $df=20$; $p<0,001$;

Stoffwechsel nach Winterschlaf: $0,95 \pm 0,24 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$; $n=9$; Stoffwechsel vor Winterschlaf: $1,61 \pm 0,37 \text{ ml O}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$; $n=13$). Auch die vorläufigen Analyseergebnisse der schweren Wasser Proben zeigen diese ausgeprägten saisonalen Schwankungen im Energieverbrauch bei den männlichen Siebenschläfern. Die Gründe für diese starken saisonalen Schwankungen sind bislang jedoch unklar.

Kompensation der energetischen Reproduktionskosten beim männlichen Siebenschläfer

Futteraufnahme und Assimilation

Die Ergebnisse der Futteraufnahme- und Assimilationsexperimente in Kombination mit den Ergebnissen der Freilandstudie zeigten, daß Siebenschläfermännchen ihre energetischen Reproduktionskosten nicht durch eine bessere Verdauungseffizienz während der Paarungszeit beglichen. Die Körpermassenreduktion der Männchen im Freiland während dieser Zeit zeigt vielmehr, daß die Kosten zumindest zum Teil durch körpereigene Fettreserven beglichen werden. Auch während der Fettakkumulation vor dem Winterschlaf veränderte sich die Verdauungseffizienz nicht, während jedoch die Menge des aufgenommenen Futters anstieg. Zudem änderten die Siebenschläfer im Freiland zu dieser Zeit ihr Nahrungsspektrum und ernährten sich hauptsächlich von fetthaltigen Samen. Diese Verhaltensanpassungen ermöglichen es den männlichen Siebenschläfern offensichtlich ihren Energieverlust während der Reproduktion anschließend auszugleichen und sich danach ausreichend Fettreserven für den Winterschlaf anzulegen.

Die Ergebnisse dieser Studie wurden in einer Publikation zusammengefasst und bei *Mammalian Biology* veröffentlicht (Sailer and Fietz 2009). Die Publikation ist dem Abschlussbericht beigelegt.

Soziale Thermoregulation

Wie bereits oben erwähnt, waren bei adulten Männchen die während der Paarungszeit gefangen wurden die Hodengröße tendenziell mit der Testosteronkonzentration im Blutplasma korreliert (Pearson Korrelation: $r=0.445$; $p=0.056$; $n=19$). Entsprechend zeigten Männchen mit großen Hoden eine höhere Testosteronkonzentration im Blutplasma als Männchen mit kleinen Hoden. Aus vorhergehenden Studien war bekannt, dass hohe Testosteronkonzentrationen die Fähigkeit in Torpor zu gehen reduziert und sexuell aktive Männchen daher hohe thermoregulatorische Kosten haben. Alternativ zum Torpor stellt die soziale Thermoregulation für sexuell aktive Männchen eine Strategie dar, um den Energieverbrauch zu senken.

Das Verhalten sich zu Schlafgruppen zusammenzufinden wurde von der Körpermasse beeinflusst, während die Gruppengröße zusätzlich von der Umgebungstemperatur und vom reproduktiven Status (Hodenlänge) beeinflusst wurde. Das bedeutet, dass je schwerer ein Männchen war desto eher saß es in kleinen Gruppen oder alleine. Auf der anderen Seite, saßen Männchen mit großen Hoden signifikant häufiger in großen Gruppen als Männchen mit kleinen Hoden. Wie erwartet hatte die Umgebungstemperatur einen negativen Effekt auf das Zusammenfinden in Gruppen. So wurden die Männchen an kalten Tagen häufiger in großen Gruppen gefunden als an warmen (Tab.4).

Table 4: Summary of the Generalized linear mixed model fit by the Laplace approximation; Formula: groupsize ~ body mass+ testes size + $T_{amin}+(1 | individual)$, family=poisson; Number of obs: 66, groups: Individual, 40

| | Estimate Std. | Error | z value | P |
|---------------|---------------|-------|---------|--------------|
| Intercept | 2.53 | 0.53 | 4.73 | 2.17e-06 *** |
| Body mass | -0.01 | 0.005 | -2.56 | 0.01 * |
| Testes length | 0.05 | 0.018 | 2.82 | 0.005** |
| T_{amin} | -0.08 | 0.02 | -3.35 | 0.0008 *** |

Die Ergebnisse dieser Studie zeigten, dass die massenspezifischen Stoffwechselraten (RMR) signifikant davon beeinflusst wurden, ob die Tiere in Gruppen oder alleine saßen. Unterhalb der Thermoneutralzone (TNZ) waren die massenspezifischen RMR von Tieren die in Gruppen saßen signifikant niedriger als die der Einzeltiere (Abb.1; general linear model: $F_{1,11}=19.14$; $R^2=63.5$; grouping: $F_{1,11}=19.14$; $p=0.001$). Innerhalb der TNZ waren die massenspezifischen RMR nicht signifikant unterschiedlich zwischen Gruppen und Einzeltieren, zeigten aber eine Tendenz zu niedrigeren Werten der Gruppentiere (Student's t-test: $t=2.04$; $p=0.055$; $df=19$). Gründe für diese Tendenz sind bislang unklar. Ein Vergleich der massenspezifischen RMR bei entsprechenden Umgebungstemperaturen unterhalb der TNZ zeigte, dass soziale Thermoregulation beim Siebenschläfer den Energieverbrauch um fast 40 % senkt (Tab.5; paired samples Test: $t=3.76$; $p=0.013$; $df=5$).

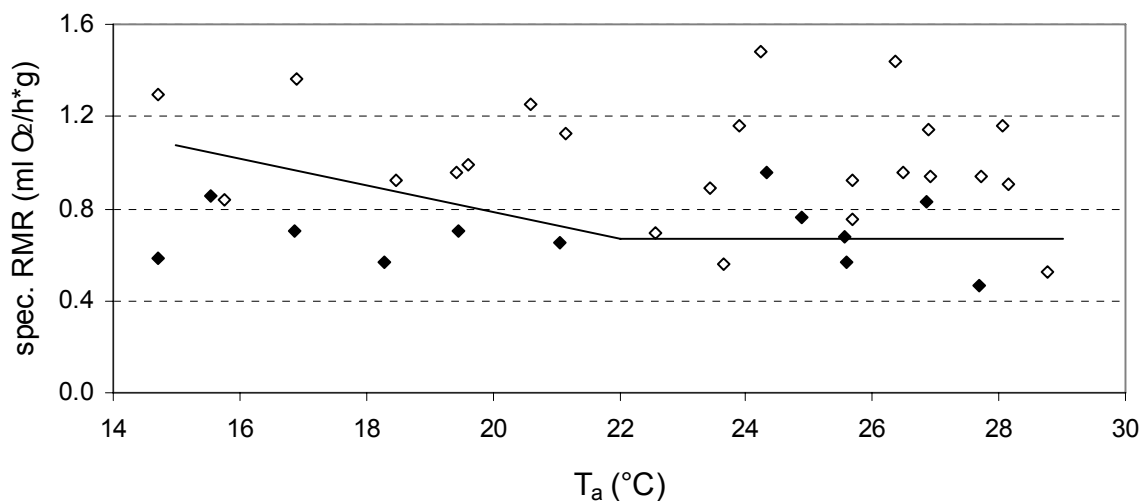


Abb.1 Massenspezifische RMR von Einzeltieren (weiß) und Gruppen (schwarz) des Siebenschläfers im Freiland. Die Linie zeigt die Erwartungswerte für die unterschiedlichen Umgebungstemperaturen entsprechend Heldmaier et al. 2004.

Tabelle 5: Massenspezifische RMR von Siebenschläfern in Gruppen und Einzeltieren bei vergleichbaren Umgebungstemperaturen unterhalb der TNZ.

| | mean spez. BMR (ml O ₂ /g*h) | SD | N |
|-------|--|------|---|
| group | 0.68 | 0.10 | 6 |
| alone | 1.10 | 0.22 | 6 |

Ein Manuskript mit dem Titel: „Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormice (*Glis glis*)“, welches diese Ergebnisse zusammenfasst ist bei *Naturwissenschaften* eingereicht und wird derzeit begutachtet.

Einfluss der Fütterverfügbarkeit auf die Körpermasse und die Reproduktionsfähigkeit der Männchen

Zwischen 1993 und 2005 waren sowohl die absolute Anzahl, als auch der Anteil von Männchen mit sichtbaren Hoden mit der Buchenmast des jeweiligen Jahres positiv korreliert. (Spearman Rang Korrelation: Anteil: $r=0,78$; $p=0,003$; $n=12$; Anzahl: $r=0,72$; $p=0,008$; $n=12$). Auch die maximalen Hodengrößen waren in Mastjahren signifikant größer als in Mastausfalljahren (Student's t-Test: $t=7,5$; $df=51$; $p<0,001$). Das heißt also, dass die Reproduktivität der Männchen offensichtlich vom natürlichen Futterangebot beeinflusst wird.

2006 (Mastjahr) war ein gutes Reproduktionsjahr und alle adulten Männchen entwickelten sichtbare Hoden. Die maximale Hodengröße war im Zufütterungsgebiet signifikant höher als im Referenzgebiet (ANCOVA: Model: $F_{2,23}=3,5$; $p=0,047$; $R^2=0,23$; Versuchsgruppe: $F_{1,23}=5,2$; $p=0,03$), während Körpergröße und Körperkondition keine Effekte auf die Hodengröße hatten (Tibiallänge: $F_{1,23}=1,28$; $p=0,27$; Körperkondition: lineare Regression: $R^2=0,28$; $p=0,6$; $n=26$).

2008 (Mastausfall) registrierten wir keine Jungtiere. Im Zufütterungsgebiet entwickelten 17 Männchen sichtbare Hoden und 5 nicht, während im Kontrollgebiet weniger als die Hälfte der Männchen (10 von 22) sichtbare Hoden entwickelten. Der Anteil an Männchen mit sichtbaren Hoden unterschied sich tendenziell zwischen den beiden Gebieten (Chi²-test: $\chi^2=3,45$; $p=0,06$; $df=1$) und der vom Zufütterungsgebiet signifikant von einem Erwartungswert von 100 % (Fisher exact: $p<0,05$). Die maximalen Hodengrößen unterschieden sich jedoch zwischen den Gebieten nicht (Student's t-Test: $t=1,2$; $df=6,7$; $p=0,27$). Zudem hatte die Zufütterung im Jahr 2008 keinen Einfluss auf die Reproduktivität innerhalb der Teilgebiete im Folgejahr.

Während der Paarungszeit 2006 hatten sowohl die Männchen vom Kontroll- als auch die des Zufütterungsgebiets signifikant größere Hoden als die entsprechenden Männchengruppen im Juli 2008 (Student's t-Test: Kontrolle: $t=3,8$; $p=0,001$; Zufütterung: $t=5,6$; $p=0,001$).

Im Juni 2006 (Mastjahr) wurden 44 mal Männchen gefangen und wieder gefangen. Nur in einem Fall war eines der gefangenen Männchen aus dem Kontrollgebiet torpid. Im Juni 2008 (Mastausfall) waren 8 von 12 Fängen im Kontrollgebiet torpid. Im Zufütterungsgebiet wurde in einem von 29 Fällen ein torpides Tier gefangen. Der Anteil der Fänge bei denen ein torpides Tier gefangen wurde unterschied sich signifikant zwischen den Gebieten (Fisher exact: $p<0,001$). Das Auftreten von torpiden Tieren ist sowohl durch ihre Reproduktivität als auch durch abiotische Faktoren zu erklären. So war im Juni 2008

die Umgebungstemperatur signifikant niedriger als im Juni 2006 (2006: $17,7 \pm 5,93^\circ\text{C}$; 2008: $16,2 \pm 4,23^\circ\text{C}$; $n=239$; Student's t-Test: $t=3,17$; $df=430,4$; $p=0,002$). Zudem lagen im Juni 2006 73% der Meßwerte unterhalb der Thermoneutralzone des Siebenschläfers (22°C), während es 2008 88% der Werte waren. Das Vorkommen von tiefen Umgebungstemperaturen unterschied sich signifikant zwischen den beiden Jahren (Chi²-test: $\text{Chi}^2=17,03$; $df=1$; $p<0,001$).

Nach dem Winterschlaf, war die für die Körpergröße korrigierte Körpermasse, wie erwartet, nicht von der Zufütterung beeinflusst (ANCOVA: Model: $F_{4,43}=12,12$; $p<0,001$; $R^2=0,53$; Tibialänge: $F_{4,43}=22,41$; $p<0,001$; Versuchsgruppe: $F_{4,43}=1,18$; $p=0,28$). 2008 waren die Männchen aber nach dem Winterschlaf signifikant schwerer als 2006 (Jahr: $F_{4,43}=8,28$; $p=0,006$).

Körpermassenveränderungen von Individuen, die kurz nach Beenden des Winterschlafs gefangen und bis Ende Juli wieder gefangen wurden, waren signifikant von den Faktoren Jahr und Versuchsgruppe beeinflusst (ANOVA: Model: $F_{3,39}=5,6$; $p=0,003$; $R^2=0,30$; Jahr: $F_{1,39}=8,8$; $p=0,005$; Versuchsgruppe: $F_{1,39}=4,1$; $p=0,049$). 2006 veränderte sich die Körpermasse von den zugefütterten Männchen bis zum Ende der Paarungszeit nicht, während die Kontrollmännchen in dieser Zeit signifikant abnahmen. 2008 nahmen beide Männchengruppen zu, wobei die Körpermassenzunahme der zugefütterten Männchen höher war als die der Kontrollmännchen.

In der Paarungszeit wurde die für die Körpergröße korrigierte Körpermasse, signifikant von den Faktoren Versuchsgruppe und Jahr beeinflusst (ANCOVA: Model: $F_{4,50}=16,34$; $p<0,001$; $R^2=0,57$; Tibialänge: $F_{4,50}=14,37$; $p<0,001$; Versuchsgruppe: $F_{4,50}=25,72$; $p<0,001$; Jahr: $F_{4,50}=12,77$; $p=0,001$). Demnach waren zugefütterte Männchen in beiden Jahren schwerer als ihre entsprechenden Kontrollen und Männchen 2008 generell schwerer als 2006.

Vor Beginn des Winterschlafs 2006 waren Körpermassen und Körpergrößen zwischen den Gruppen nicht mehr zu unterscheiden (Student's t-Test: Körpermasse: $t=1,52$; $p=0,14$; $df=17$; Tibialänge: $t=0,64$; $p=0,53$; $df=17$). Im Jahr 2008 wurden nur 7 Männchen kurz vor dem Winterschlaf gefangen, alle im Kontrollgebiet. Daher konnte ich hier keine statistische Analyse durchführen.

Insgesamt zeigen die Ergebnisse dieser Untersuchungen, dass die Energieverfügbarkeit zwar einen Einfluss auf die Reproduktivität der Männchen hat, dass sie aber kein Auslöser für die Reproduktion darstellt, da nicht wie erwartet alle Männchen im Zufütterungsgebiet sichtbare Hoden entwickelten und 2008 keine Jungtiere geboren wurden.

Die Ergebnisse des Zufütterungsexperiments wurden in einer Publikation zusammengefasst und sind beim *Journal of Comparative Physiology B* veröffentlicht. Die Publikation ist dem Abschlussbericht beigelegt (Fietz et al. 2009).

3.2.2 Weibchen

Reproduktionsfähigkeit der Weibchen und deren energetische Kosten

Auswertungen der Genitalabstriche, welche 2005 genommen wurden, deuten darauf hin, daß die Weibchen im reproduktionsschwachen Jahr 2005 (7 Jungtiere) zu einem geringeren Anteil in Östrus gingen, als im sehr reproduktionsstarken Jahr 2003 (271 Jungtiere). Zudem wurden 2008 keine Jungtiere registriert, obwohl sich fortpflanzungsfähige Männchen im Untersuchungsgebiet befanden. Wären die Weibchen reproduktionsfähig gewesen so hätte man erwartet, dass sich zumindest ein Teil der

Weibchen fortgepflanzt hätte, zumal sich der Siebenschläfer promisk paart (siehe Elternschaftsanalysen 3.2.3.). Dies und die Ergebnisse der Genitalabstriche zeigen, daß sowohl Weibchen als auch Männchen in reproduktionsschwachen Jahren zu einem geringeren Anteil reproduktionsfähig werden als in reproduktionsstarken Jahren.

Der Östradiolspiegel im Blutplasma der Weibchen war im Herbst vor einem Mastjahr signifikant höher als im Herbst vor einem Nichtmastjahr (Abb.2). Das Gleiche galt, wenn man den Östradiolspiegel nicht auf das Nahrungsvorkommen im kommenden Jahr bezog, sondern darauf, ob das entsprechende Weibchen sich im darauf folgenden Jahr reproduzierte (Student's T-test: $t=4.01$; $p=0.001$; $n=20$). Diese Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Follikelreifung bereits vor Beginn des Winterschlafs ausgelöst wird, wenn das Nahrungsvorkommen im darauf folgenden Jahr gut ist und das Weibchen an der Reproduktion teilnimmt. Dieses Ergebnis sollte jedoch noch mit weiteren Proben überprüft werden.

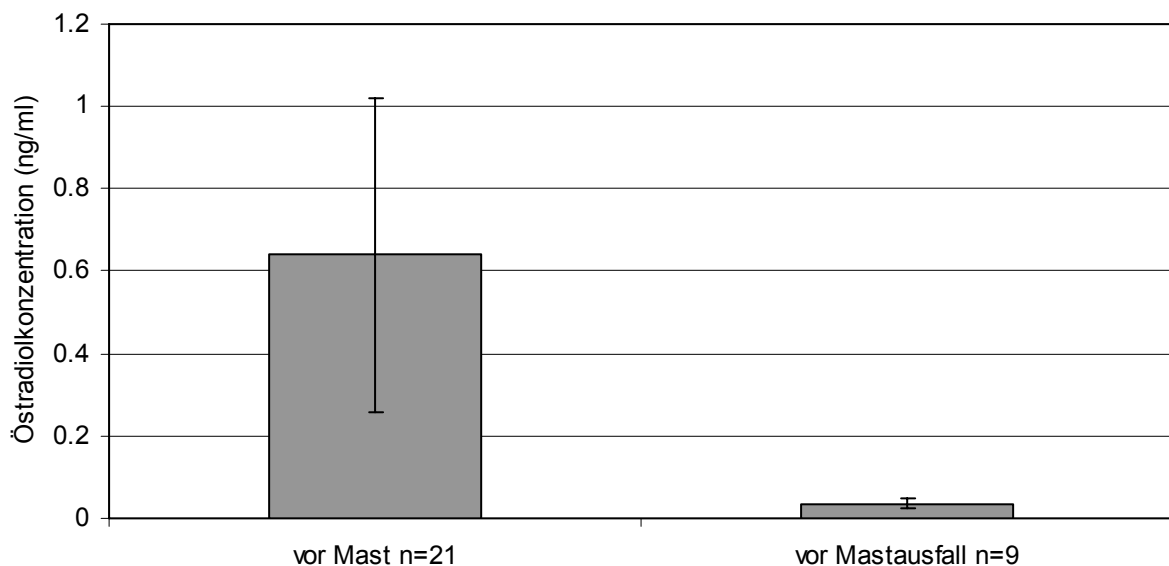


Abb.2 Östradiolkonzentration im Blutplasma von weiblichen Siebenschläfern gemessen im Herbst vor einem Mast bzw. einem Mastausfalljahr (Student's T-test: $t=4.71$; $p<0.001$; $n=30$).

Die sexuelle Aktivität der Weibchen scheint wie bei den Männchen einen direkten Einfluss auf Thermoregulation zu haben. Trächtige Weibchen hatten eine signifikant höhere Körpertemperatur von $35,6^{\circ}\text{C}$ (Mann-Whitney Test: $Z=156$; $p<0,001$; $n=60$; 25/ 75 Quartile: $34,6/ 36,5$; $n=48$) als nichtträchtige Weibchen mit $30,9^{\circ}\text{C}$ (25/ 75 Quartile: $18,8/ 33,4$; $n=12$). Das bedeutet, daß trächtige Weibchen neben den energetischen Kosten durch Trächtigkeit und Laktation auch höhere thermoregulatorische Kosten haben als nicht reproduzierende Weibchen.

Einfluss der Futtermverfügbarkeit auf die Körpermasse und die Reproduktionsfähigkeit der Weibchen

In dem Zeitraum 1993 bis 2006 korrelierte die Anzahl reproduzierender Weibchen pro Jahr mit den jährlichen Mastzahlen (Spearman Rang Korrelation: $r=0,8$, $p<0,001$, $n=14$). Die Wurfgröße war durch den Faktor Mastzahl und die Kovariate Körperkondition beeinflusst (ANCOVA: Model: $F_{4,70}=8,64$, $p<0,001$,

$R^2=0,33$, $n=75$; Mastzahl: $F_{3,70}=10,22$, $p<0,001$; Körperkondition: $F_{1,70}=6,59$, $p=0,01$). Das heißt mit zunehmender Mastzahl reproduzierten mehr Weibchen und hatten zudem größere Würfe.

Im Jahr 2006 (Mastjahr) zeigt ein Vergleich der Körpermassen zwischen Zufütterungs- und Kontrollgebiet bei den Weibchen nach Beenden des Winterschlafs, daß diese sich wie die Männchen nicht zwischen den Gebieten unterschieden. Die Kovariate Körpergröße hatte wie erwartet einen signifikanten Einfluss auf die Körpermasse nach Beenden des Winterschlafs (ANCOVA: Model: $F_{2,17}=6,20$, $p=0,01$, $R^2=0,42$; Versuchsgruppe: $F_{1,17}=0,05$, $p=0,8$; Tibialänge: $F_{1,17}=11,91$, $p=0,003$). Die Körpergrößen unterschieden sich zwischen den beiden Weibchengruppen nicht (Student's t-Test: $t=-0,74$, $p=0,47$, Kontrolle: $37,7\pm 1,3$ mm, $n=13$; Versuchsgruppe: $38,1\pm 1,4$ mm, $n=7$). Während der Trächtigkeit nahmen die Weibchen insgesamt signifikant zu (GLM repeated-measures: Zeit: $F_{1,7}=260,71$, $p<0,001$, $n=9$). Zugefütterte Weibchen zeigten jedoch eine Tendenz stärker zuzunehmen als die Kontrollweibchen (Zeit*Versuchsgruppe: $F_{1,7}=3,85$, $p=0,09$, $n=9$).

Auch während der Laktation stiegen die Körpermassen beider Weibchengruppen signifikant an (GLM repeated-measures: Zeit: $F_{3,36}=52,83$, $p<0,001$, $n=14$) und Mütter mit zusätzlichem Futter nahmen zu Beginn der Laktation stärker zu und waren am Ende der Laktation schwerer (Zeit* Versuchsgruppe: $F_{3,36}=3,40$, $p=0,03$, $n=14$).

2006 waren die Würfe im Zufütterungsgebiet tendenziell größer als die Kontrollwürfe (Student's t-Test: $t=-1,9$, $p=0,07$, $n=15$) und zudem größer als alle mittleren Wurfgrößen die seit 1993 registriert worden waren (Student's t-Test: $t=-3,17$, $p=0,002$, zugefüttert: $7,9\pm 1,4$; $n=13$, Kontrolle alle Jahre: $6,6\pm 1,4$; $n=64$).

In der ersten Laktationswoche unterschieden sich die beiden Jungengruppen nicht in ihrer Körpermasse (Student's t-Test: $t=-0,66$, $p=0,5$, Kontrolle: $5,5\pm 0,9$ g, $n=4$; zugefüttert: $5,7\pm 0,4$ g, $n=8$). Die Körpermasse aller Jungtiere stieg während der Laktation wie erwartet signifikant an (GLM repeated-measures: Zeit: $F_{1,67,15,0}=36,60$, $p<0,001$, $n=12$). In der zweiten Woche der Laktation waren die zugefütterten Jungtiere schwerer als die aus der Kontrolle (Zeit*Versuchsgruppe: $F_{1,67,15,0}=5,58$, $p=0,02$). Wie die Körpermasse unterschied sich die Tibialänge beider Jungtiergruppen in der ersten Laktationswoche nicht (Student's t-Test: $t=-1,04$, $p=0,3$, Kontrolle: $10,8\pm 0,5$ mm, $n=4$; zugefüttert: $11,1\pm 0,5$ mm, $n=8$). Die Tibialänge beider Gruppen nahm während der Laktation signifikant zu (GLM repeated-measures: Zeit: $F_{3,27}=35,50$, $p<0,001$, $n=12$). Aber im Gegensatz zur Körpermasse hatte die Futterzugabe keinen Effekt auf das Wachstum der Jungtiere während der Laktation (Zeit*Versuchsgruppe: $F_{3,27}=0,51$, $p=0,7$). Jungtiere aus der Zufütterung waren dementsprechend schwerer aber nicht größer als Jungtiere aus dem Kontrollgebiet. Die Wiederfangrate der Jungtiere am Ende der Laktation und vor dem Winterschlaf unterschied sich nicht zwischen den beiden Jungtiergruppen (Chi-square: Ende der Laktation: $\chi^2=0,12$, $df=1$; $n=189$, $p=0,7$; vor Winterschlaf: $\chi^2=0,24$, $df=1$; $n=208$, $p=0,6$).

Sowohl Jungtiere als auch Mütter der beiden Versuchsgruppen hatten vor Einsetzen des Winterschlafs entsprechende Körpermassen. Dies kann dadurch erklärt werden, daß 2006 ein gutes Buchenmastjahr war und den Weibchen und Jungtieren aus dem Kontrollgebiet ebenfalls ausreichend Nahrung zur Verfügung stand, so daß die Weibchen ihren Energieaufwand während der Reproduktion kompensieren konnten (Kager and Fietz 2009).

Im Jahr 2008 (Mastausfall) wurde die Körpermasse der Weibchen sowohl vom Datum, also auch von der Körpergröße (Tibiallänge) und dem Faktor Zufütterung signifikant beeinflusst (Generalized linear mixed model; Formula: Masse ~ Datum + Zufütterung + Tibiallänge, random=~1|Tier; Number of obs: 109, groups: 45). Ein Vergleich der beiden Modelle mit und ohne Zufütterung als Faktor zeigte, dass das Modell mit dem Faktor Zufütterung signifikant mehr Varianz der Körpermassenwerte erklärte ($p=0,0001$) als das Modell ohne Zufütterung als Faktor. So hatten die zugefütterten Weibchen eine höhere Körpermasse als die Kontrollweibchen. Trotz dieses Unterschieds in der Körpermasse konnten in 2008 keine Geburten registriert werden. Das bedeutet, dass die Weibchen die zugefütterte Nahrung zwar nutzten und ihre Körpermasse steigerten, aber trotzdem nicht reproduzierten. Die Tatsache, dass 2008 sexuell aktive Männchen innerhalb des Zufütterungsgebiets vorkamen, zeigt ausserdem, dass die Weibchen nicht reproduktiv waren und der Reproduktionsausfall nicht allein auf das Fehlen reproduktionsfähiger Männchen zurückzuführen ist. Wie bei den Männchen hatte die Zufütterung im Jahr 2008 keinen Einfluss auf die Reproduktivität innerhalb der Teilgebiete im Folgejahr.

Das bedeutet, dass die Weibchen in einem schlechten Buchenmastjahr trotz Anwesenheit von fertilen Männchen und experimenteller Futterzugabe nicht reproduzieren. Die Unterschiede in den Östradiolwerten vor Beginn des Winterschlafs deuten darauf hin, dass die Weibchen sich bereits vor Beginn des Winterschlafs auf die folgende Reproduktionsperiode vorbereiten.

Ein Teil der Ergebnisse des Zufütterungsexperiments wurden in einer Publikation zusammengefasst und sind beim *Canadian Journal of Zoology* veröffentlicht. Die Publikation ist dem Abschlussbericht beigelegt (Kager and Fietz 2009).

3.2.3 Genetische Elternschaftsanalysen

Validierung der Mikrosatelliten

Insgesamt zeigten die entwickelten Mikrosatelliten eine geringe Variabilität (Tab.7), was das Etablieren von Primern, welche sich für Elternschaftsanalysen eignen erschwerte. So waren 148 der 157 entwickelten Primerpaare monomorph und konnten daher nicht für Elternschaftsanalysen verwendet werden. Auch die 9 polymorphen Primer wiesen keine ausreichende Variabilität aus, um bei bekanntem Genotyp der Mutter alle Männchen bis auf den genetischen Vater sicher ausschliessen zu können, obwohl die errechnete kombinierte non-exclusion probability mit 6.1 % relativ niedrig war (Tab.7). Die geringe genetische Variabilität in Bezug auf Mikrosatelliten scheint ein allgemeines Phänomen bei den Siebenschläfern zu sein, da sie auch durch eine andere Studie bestätigt wurde (Huerner et al. 2009). Dies macht es für unsere Elternschaftsanalysen notwendig das bestehende Primerset durch zusätzliche polymorphe Primer aus Huerner et al. (2009) zu ergänzen, was derzeit getan wird. Die niedrige Variabilität lässt sich durch unterschiedliche Hypothesen erklären:

1. Die Tiere sind relativ nahe mit einander verwandt, aufgrund geringer Aktivitätsradien. Dies ist relativ unwahrscheinlich, weil normaler Weise Inzuchtvermeidungsmechanismen existieren, die dies vermeiden und bei den Siebenschläfern Jährlingsmännchen seltener wiedergefangen werden als Jährlingsweibchen (Fietz unpubl.), was dafür spricht, dass bei den Siebenschläfern die Weibchen philopatrisch sind.

2. Die Population wurde mehrmals durch Bottlenecks dezimiert. Parallel zu dieser Studie führen wir populationsgenetische Untersuchungen an Siebenschläfern in unterschiedlich großen Waldfragmenten durch. Wenn die Siebenschläfer stark ingezüchtet wären, dann müssten wir in Zukunft bei diesen Untersuchungen habitatspezifische Allele in den einzelnen Populationen finden. Diese Analysen werden derzeit durchgeführt.

3. Das Primerdesign ist nicht optimal. Dies ist relativ unwahrscheinlich da die geringe Variabilität auch in anderen Arbeiten (Huerner et al. 2009) bestätigt wurde.

Tabelle 6: Polymorphe Microsatelliten Loci von *Glis glis*. Angegeben sind Anzahl der Allele pro Locus, Repeat Motif, Primer Sequenz, optimale annealing Temperatur (T_a), und Anzahl der Basenpaare (bp).

| Locus | Anzahl Allele | Repeat Motif | Primer Sequenz | T_a (°C) | bp |
|--------------|---------------|--------------|--|------------|---------|
| M487f | 3 | GATA | F: CCA AGA CTG TTG TTT G R: GCT CCA ACA ACT TGC T | 47 49 | 174-182 |
| M483f | 3 | TAGA | F: TCA ATC CCC ACA ACA C R: CAG GGA CAG TCC ACT T | 49 52 | 168-176 |
| M365f | 5 | AGAT | F: ACA AGC GAC CTG GAG ATG AT R: TTT CTT ACC TGG GGA ATT GG | 57 55 | 198-214 |
| M243f | 4 | CTAT | F: TTT CCT GGT TCT TCA GTT TGC R: GCT TTG CCA ACA GAA GGT AGT T | 56 58 | 271-283 |
| M239f | 4 | CTAT | F: GCG TGC ACA CCC TCT CTA TC R: TTA CTT TCT TGG GCC AGG TG | 61 57 | 135-151 |
| M226h | 3 | CT | F: GAG GGG CCA TTA TTC AGT TG R: CTT GGG GCT TCT GAA TCT GT | 57 57 | 142-150 |
| M223h | 7 | GATA | F: ACC AAA ATA GAC AGA TGA TGA TGA R: CCT CAA TTC TCC TGC CTC AG | 56 59 | 150-174 |
| M173h | 3 | CTAT | F: TGA GCA GGG GTA ACC TAC CT R: TGG CCA AAG TAT GTG CTA GAC T | 59 58 | 196-204 |
| M196t | 4 | TG | F: TCC ATA CAG CCT CCT TGT CC R: AGC TGT GAG AAG GAA TTT TGG | 56 59 | 167-173 |

Tabelle 7: Beschreibende Statistik von 9 Microsatelliten Loci von of adulten Siebenschläfern. N_i = Anzahl genotypisierter Individuen, N_a = Anzahl der Allele, H_{obs} = beobachtete Heterozygotität, H_{exp} = erwartete Heterozygotität, $NE-1P_i$ = non-exclusion probability für ein Elternteil, $NE-2P_i$ = non-exclusion probability für Elternteil mit bekannten Elternteil des anderen Geschlechts.

| Locus | Ni | Na | Hobs [%] | Hexp [%] | NE-1P _i [%] | NE-2P _i [%] |
|----------|----|----|----------|----------|------------------------|------------------------|
| M487f | 63 | 3 | 25.4 | 29.6 | 95.7 | 86.5 |
| M483f | 62 | 3 | 62.9 | 59.8 | 82.4 | 70.0 |
| M365f | 63 | 5 | 57.1 | 58.4 | 82.2 | 67.7 |
| M243f | 62 | 4 | 50.0 | 55.1 | 84.9 | 74.7 |
| M239f | 61 | 4 | 50.8 | 53.5 | 85.9 | 77.2 |
| M226h | 63 | 3 | 28.6 | 35.1 | 93.9 | 81.8 |
| M223h | 60 | 7 | 80.0 | 78.2 | 61.5 | 43.7 |
| M173h | 58 | 3 | 29.3 | 34.5 | 94.2 | 85.2 |
| M196t | 61 | 4 | 24.6 | 27.2 | 96.3 | 87.0 |
| Combined | | | | | 24.6 | 6.1 |

Die Ergebnisse dieser Studie wurden in einer Publikation zusammengefasst und bei *Molecular Ecology Resources* veröffentlicht (Segelbacher et al. 2010). Die Publikation ist dem Abschlussbericht beigelegt.

Elternschaftsanalysen

Obwohl das Set an Mikrosatelliten aus den oben erörterten Gründen die Vaterschaften nicht immer eindeutig klären konnten, lassen sich doch folgende Aussagen in Bezug auf das genetische Paarungssystem und die Reproduktionsstrategien der Siebenschläfer treffen:

1. Siebenschläfer haben ein promiskues Paarungssystem in dem sich mehrere Weibchen mit mehreren Männchen und mehrere Männchen mit mehreren Weibchen fortpflanzen.
2. Es kommen multiple Vaterschaften in 63 % (12 von 19 Familien) zustande.
3. Der Reproduktionserfolg ist nicht gleichmässig über die männliche Population verteilt.

Das Charakterisieren von Reproduktionsstrategien, die zu multiplen Vaterschaften führen und deren Fitnesskonsequenzen werden im Fokus zukünftiger Untersuchungen stehen.

3.3 Modifikationen

Das Untersuchungsgebiet Hohenentringen haben wir 2005 um ein sich direkt an das bisherige Untersuchungsgebiet angrenzendes Randgebiet mit weiteren 45 Nistkästen erweitert, um so ein größeres zusammenhängende Gebiet für die Futterexperimente in den folgenden Jahren zu erhalten. Außerdem wurde die Etablierung der Mikrosatelliten im Labor von PD Dr. G. Segelbacher im Institut für Wildtierökologie der Universität Freiburg, statt in der Humangenetik in Tübingen durchgeführt, da hier

kurzfristig Vakanzen zur Verfügung standen. Die Genotypisierung der Proben fand wie geplant in der Humangenetik an der Universität Tübingen statt.

Um zu untersuchen wie männliche Siebenschläfer ihre hohen energetischen Reproduktionskosten begleichen, haben wir 2006 zusätzlich zu den im Antrag geplanten Untersuchungen Nahrungsaufnahme- und Assimilationsexperimente durchgeführt und deren Ergebnisse mit Freilanddaten kombiniert.

Außerdem haben wir Stoffwechselraten von Gruppen und Einzeltieren gemessen und analysiert, um zu untersuchen inwieweit sexuell aktive Männchen ihre erhöhten thermoregulatorischen Kosten durch soziale Thermoregulation kompensieren können.

4. Literaturliste

- FIETZ, J., T. KAGER, AND S. SCHAUER. 2009. Is energy supply the trigger for reproductive activity in male edible dormice (*Glis glis*)?, *Journal of Comparative Physiology B* 179:829-837.
- FIETZ, J., W. SCHLUND, K. H. DAUSMANN, M. REGELMANN, AND G. HELDMAIER. 2004. Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*), *Oecologia* 138:202-209.
- HELDMAIER, G., S. ORTMANN, AND R. ELVERT. 2004. Natural hypometabolism during hibernation and daily torpor in mammals, *Respiratory Physiology and Neurobiology* 141:317-329.
- HUERNER, H., J. F. MARTIN, A. RIBAS, A. ARRIZABALAGA, AND J. R. MICHAUX. 2009. Isolation, characterization and PCR multiplexing of polymorphic microsatellite markers in the edible dormouse, *Glis glis*, *Molecular Ecology Resources* 9:885-887.
- KAGER, T., AND J. FIETZ. 2009. Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*), *Canadian Journal of Zoology* 87:555-565.
- MARSHALL, T. C., J. SLATE, L. E. KRUIK, AND J. M. PEMBERTON. 1998. Statistical confidence for likelihood-based paternity inference in natural populations, *Mol Ecol* 7:639-55.
- R DEVELOPEMENT CORE TEAM. 2007. R: A Language and Environment for Statistical Computing (2.6.1) R Foundation of Statistical Computing.
- RAYMOND, M., AND F. ROUSSET. 1995. GENEPOP (version 1.2). A population genetics software for exact tests and ecumenicism, *Journal of Heredity* 86:248-249.
- SAILER, M., AND J. FIETZ. 2009. Seasonal differences in the feeding ecology and behaviour of male edible dormice (*Glis glis*), *Mammalian Biology* 74:114-124.
- SEGELBACHER, G., J. TOMIUK, T. HEINZ, J. KUHN, T. WEIS-DOOTZ, AND J. FIETZ. 2010. Isolation of di- and tetranucleotide microsatellite loci in the Edible Dormouse (*Glis glis*), *Molecular Ecology Resources*.
- SPSS, I. 2004. SPSS Base 13.0 for Windows User's Guide. SPSS Inc., Chicago IL. SPSS Inc., Chicago IL.

5. Publikationen, und Abschlussarbeiten, die bisher aus diesem Projekt hervorgegangen sind

Clemenz L (2009) Effects of food supplementation on demographic parameters in the edible dormouse (*Glis glis*). Master Thesis, University of Tübingen, Tübingen

Fietz J, Kager T, Schauer S (2009) Is energy supply the trigger for reproductive activity in male edible dormice (*Glis glis*)? *Journal of Comparative Physiology B* 179:829-837

- Heinz T (2009) Genetic mating system of the edible dormouse (*Glis glis*). Master Thesis, University of Ulm, Ulm
- Kager T, Fietz J (2009) Food availability in spring influences reproductive output in the seed-preying edible dormouse (*Glis glis*). Canadian Journal of Zoology 87:555-565
- Katzmann M (2009) Studies of the gastrointestinal flora in the edible dormouse (*Glis glis*). Master Thesis, University of Ulm, Ulm
- Sailer M, Fietz J (2009) Seasonal differences in the feeding ecology and behaviour of male edible dormice (*Glis glis*). Mammalian Biology 74:114-124
- Sailer M (2007) Seasonal differences in feeding ecology and physiology of male edible dormice (*Glis glis*). Master Thesis, University of Ulm, Ulm
- Schauer S (2007) Energetische Kosten der Reproduktion bei männlichen Siebenschläfern (*Glis glis* L.). Master Theses, University of Ulm, Ulm
- Schlumpberger O (2010) Barrierewirkung von anthropogenen und natürlichen Strukturen auf den Siebenschläfer (*Glis glis*). Master Theses, University of Ulm, Ulm
- Segelbacher G, Tomiuk J, Heinz T, Kuhn J, Weis-Dootz T, Fietz J (2010) Isolation of di- and tetranucleotide microsatellite loci in the Edible Dormouse (*Glis glis*). Molecular Ecology Resources
- Weis-Dootz T (2006) Comparative studies of the reproductive biology of the garden dormouse (*Eliomys quercinus*, L.) and the edible dormouse (*Glis glis*) in the field. Master Thesis, University of Ulm, Ulm

6. Publikationsliste PD Dr. Joanna Fietz Stand Juli 2010

PUBLIKATIONSVERZEICHNIS

In review

- Fietz J**, Klose SM, Kalko EKV (submitted) Behavioural and physiological consequences of male reproductive trade-offs in edible dormice (*Glis glis*). Naturwissenschaften
- Lebl K, Bieber C, Adamik P, **Fietz J**, Morris P, Pilastro A, Ruf T (submitted) Survival rates in a small hibernator, the Edible dormouse: A comparison across Europe. Ecography

Peer- reviewed

- Segelbacher G, Tomiuk J, Heinz T, Kuhn J, Weis-Dootz T, **Fietz J** (2010) Isolation of di- and tetranucleotide microsatellite loci in the Edible Dormouse (*Glis glis*). Molecular Ecology Resources
- Fietz J**, Schauer S, Kager T (2009) Is energy supply the trigger for reproductive activity in male edible dormice (*Glis glis*)? Journal of Comparative Physiology B 179: 829-837
- Kager T, **Fietz J** (2009) Food availability in spring influences reproductive output in a seed predator, the edible dormouse (*Glis glis* L., 1766) Canadian Journal of Zoology 87: 555-565
- Sailer M, **Fietz J** (2009) Seasonal differences in the feeding ecology and behaviour of male edible dormice (*Glis glis*). Mammalian Biology 74:114-124

- Schwensow N, **Fietz J**, Dausmann K, Sommer S (2008) MHC-associated mating strategies and the importance of overall genetic diversity in an obligate pair-living primate. *Evolutionary Ecology* 22: 617-636
- Blank J, Stauss M, Tomiuk J, **Fietz J**, Segelbacher G (2007) Habitat type does not affect population genetic structure in sympatric great tits (*Parus major*) and blue tits (*P. caeruleus*). *Journal for Negative Results - EEB* 4:1-14
- Schwensow N, **Fietz J**, Dausmann K, Sommer S (2007) Neutral versus adaptive genetic variation in parasite resistance: importance of MHC-supertypes in a free-ranging primate. *Heredity* 99:265–277
- Ruf T, **Fietz J**, Schlund W, Bieber C (2006) High survival in poor years: Life history tactics adapted to mast seeding in the edible dormouse. *Ecology* 87:372-381
- Tomiuk J, Stauss M, Segelbacher G, **Fietz J**, Kömpf J, Bachmann L (2006) Female genetic heterogeneity affects the reproduction of great tits (*Parus major* L. 1758) in low quality woodlands. *Journal of Systematical Zoology and Evolutionary Research* 45:144-150
- Fietz J**, Pflug M, Schlund W, Tataruch F (2005) Influences of the feeding ecology on body mass and possible implications for reproduction in the edible dormouse (*Glis glis*). *Journal of Comparative Physiology B* 175:45-55
- Hapke A, **Fietz J**, Nash SD, Rakotondravony D, Rakotosamimanana B, Ramananmanjato J-B, Randira GFN, Zischler H (2005) Biogeography of dwarf lemurs: genetic evidence for unexpected patterns in Southeastern Madagascar. *International Journal of Primatology* 26:873-901
- Fietz J**, Schlund W, Dausmann KH, Regelman M, Heldmaier G (2004) Energetic constraints on sexual activity in the male edible dormouse (*Glis glis*). *Oecologia* 138:202-209
- Ganzhorn J, Pietsch T, **Fietz J**, Gross S, Schmid J, Steiner N (2004) Selection of food and ranging behaviour in a sexually monomorphic folivorous lemur: *Lepilemur ruficaudatus*. *Journal of Zoology* 263:393-399
- Voigt FA, Bleher B, **Fietz J**, Ganzhorn J, Schwab D, Böhning-Gaese K (2004) A comparison of morphological and chemical fruit traits between two sites with different frugivore assemblages. *Oecologia* 141:94-104
- Fietz J**, Dausmann KH (2003) Costs and potential benefits of parental care in the nocturnal fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*). *Folia Primatologica* 74:246-258
- Fietz J**, Tataruch F, Dausmann KH, Ganzhorn JU (2003) White adipose tissue composition in the free-ranging fat-tailed dwarf lemur (*Cheirogaleus medius*; Primates), a tropical hibernator. *Journal of Comparative Physiology B* 173:1-10
- Stauss M, Tomiuk J, Segelbacher G, Driesel S, **Fietz J**, Bachmann L, Kömpf J (2003) Sex-specific recombination rates in *Parus major* and *P. caeruleus*, an exception from Huxley's rule. *Hereditas* 139:199-205
- Fietz J**, Zischler H, Schwegk C, Tomiuk J, Dausmann KH, Ganzhorn JU (2000) High rates of extra-pair young in the pair-living fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49:8-17
- Fietz J** (1999a) Monogamy as a rule rather than exception in nocturnal lemurs: The case of the fat-tailed dwarf lemur, *Cheirogaleus medius*. *Ethology* 105:259-272

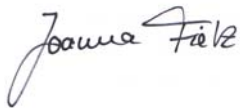
Fietz J (1999a) Mating system of *Microcebus murinus*. American Journal of Primatology 48:127-133

Fietz J, Ganzhorn JU (1999) Feeding ecology of the hibernating primate *Cheirogaleus medius*: How does it get so fat? Oecologia 121:157-164

Ganzhorn JU, **Fietz J**, Rakotovo E, Schwab D, Zinner D (1999) Lemurs and the regeneration of dry deciduous forest in Madagascar. Conservation Biology 13:794-804

Fietz J (1998) Body mass in wild *Microcebus murinus* over the dry season. Folia Primatologica 69:183-190

Ulm, den 8.7.2010

A handwritten signature in black ink, reading "Joanna Fietz". The signature is written in a cursive style with a large initial 'J' and a stylized 'F'.

PD Dr. Joanna Fietz