

**Seneszenz bei Afrikanischen Sandgräbern (Bathyergidae, Rodentia)
unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Fukomys***

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

Dr. rer. nat.

des Fachbereichs

Bio- und Geowissenschaften

an der

Universität Duisburg-Essen

vorgelegt von

Philip Dammann

aus Friedrichshafen

März 2006

Die der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegenden Experimente wurden in der Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen durchgeführt.

1. Gutachter:

Prof. Dr. Hynek Burda, Universität Duisburg-Essen

2. Gutachter:

Prof. Dr. Fritz Trillmich, Universität Bielefeld

Vorsitzender des Prüfungsausschusses:

Priv.-Doz. Dr. Daniel Hering, Universität Duisburg-Essen

Tag der mündlichen Prüfung:

28.06.2006

Vorbemerkung:

Es ist zur Zeit am Fachbereich Biologie & Geografie der Universität Duisburg-Essen nicht vorgesehen, eine Dissertation in englischer Sprache zu verfassen. Selbstverständlich akzeptiere ich diese Vorgabe, auch wenn ich es mir anders gewünscht hätte. Wie selbstverständlich das Englische im biologischen Sprachgebrauch allerdings mittlerweile geworden ist, lässt sich leicht an der ubiquitären Verwendung der Abkürzung DNA festmachen.

Ich habe beim Verfassen dieser Arbeit die Erfahrung machen müssen, dass sich einige Anglizismen auch mit besten Vorsätzen nicht vermeiden lassen, weil es einfach keine zufrieden stellende Entsprechung im Deutschen gibt. Aus diesem Grunde erlaube ich mir, die folgenden Begriffe nicht zu übersetzen, sondern in ihrer englischen Form zu belassen: „**trade-off**“; „**disposable soma**“; „**income/capital breeder**“; „**life history**“. Ich erlaube mir außerdem, die etwas sperrigen Begriffe „reproduktives Tier“ bzw. „nicht-reproduktives Tier“, die eine zentrale Rolle in dieser Arbeit spielen und daher sehr häufig verwendet werden, an manchen Stellen durch „**Breeder**“ bzw. „**Non-Breeder**“ zu ersetzen, um den Lesefluss zu erleichtern.

Ich widme diese Arbeit meiner Oma Emilie Dammann, geb. Kogler, aus Rottweil (15.01.1903 – 28.09.2005), die in Ruhe altern konnte, und Dr. Mathias Kawalika aus Ndola/Zambia, der vor kurzem im Alter von 43 Jahren an Malaria verstarb, eindeutig vor seiner Zeit. Wie viele andere Arbeiten aus der Abteilung, wäre auch diese ohne seinen Beitrag nicht möglich gewesen.

Kurzfassung

Seneszenz ist aus evolutionsbiologischer Sicht ein hoch interessantes Phänomen. Viele Theorien sind entwickelt worden, um die ultimativen und proximativen Faktoren zu identifizieren, die dem Altern zu Grunde liegen - naturgemäß mit unterschiedlichem Erfolg. Der Prozess und die ihn bedingenden Faktoren sind so vielschichtig und komplex, dass auch heute noch kaum eine Frage zum „Wie“ und „Warum“ vollkommen geklärt ist. Konsequenterweise sind auch etablierte Theorien zur Evolution und zu den Mechanismen des Alterns nach wie vor Gegenstand lebhafter Diskussionen und Forschung.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit Seneszenz bei Afrikanischen Sandgräbern (Bathyergidae, Rodentia). Ihre strikt subterrane Lebensweise bei gleichzeitig sehr unterschiedlichen Paarungs- und Sozialsystemen der einzelnen Vertreter prädestiniert diese Familie für eine Überprüfung evolutionärer Seneszenztheorien. Zu diesem Zweck wird das Alterungsmuster dieser Tiergruppe auf verschiedenen taxonomischen Ebenen charakterisiert und verglichen.

Die wichtigsten Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- (i) Die Familie besitzt eine überdurchschnittlich hohe maximale Lebensdauer; nach der Familie Spalacidae nimmt sie in dieser Hinsicht den zweiten Platz innerhalb von 26 verglichenen Nagetierfamilien ein. Dies ist im Einklang mit der allgemeinen evolutionären Seneszenztheorien gemeinsamen Voraussage, dass die extrinsische Mortalitätsrate negativ mit der Lebensdauer korreliert ist.
- (ii) Innerhalb der Familie besteht eine negative Korrelation zwischen der Körpergröße und der maximalen potentiellen Lebensspanne. Dies ist ungewöhnlich für Säugetiere und hängt neben anderen Faktoren möglicherweise mit dem Sozial- und Paarungssystem der verschiedenen Arten zusammen.
- (iii) Die Alterungsraten der reproduktiven und nicht-reproduktiven „Kasten“ bei zwei eusozialen Vertretern der Familie, *Fukomys anselli*

und *Fukomys mechowii*, divergieren. In beiden Spezies leben reproduktive Tiere rund doppelt so lang wie nicht-reproduzierende Kolonienmitglieder gleichen Geschlechts. Diese Unterschiede lassen sich weder durch intrinsische Fitnessunterschiede zwischen beiden Gruppen noch durch soziale Effekte erklären. Auch gibt es wenig Grund zu der Annahme, dass unterschiedliche Aktivitätsbudgets der einzelnen Gruppen ausschlaggebend sind. *Fukomys anselli* und *Fukomys mechowii* sind somit die ersten Säugetierarten, bei denen ein positiver (sprich: lebensverlängernder) Effekt sexueller Aktivität bzw. Reproduktion dokumentiert werden kann. Dies steht im Widerspruch zu mindestens zwei etablierten Theorien zur Evolution des Alterns.

Die Faktoren, die diesem außergewöhnlichen Muster zu Grunde liegen könnten, sowie die Forschungsperspektiven, die sich daraus ableiten, werden diskutiert. Insbesondere wird eine mögliche Rolle dieser Tierarten als neue Modelle für die Erforschung der proximalen Ursachen des Alterungsprozesses hervorgehoben, denn hier sind langlebige Organismen, obwohl seitens renommierter Forscher ausdrücklich als notwendig erkannt, noch unterrepräsentiert.

Inhaltsverzeichnis

VORBEMERKUNG:	3
KURZFASSUNG	5
INHALTSVERZEICHNIS	7
1. EINLEITUNG	10
1.1 Seneszenz und ultimate Seneszenztheorien	10
1.2 Proximate Erklärungen für Seneszenz	12
1.3 Seneszenzmuster im Tierreich	15
1.4 Sexuelle Reproduktion und Lebenserwartung	16
1.5 Ziel der Arbeit	18
2. TAXONOMIE, VERBREITUNG UND SOZIALE ORGANISATIONSFORMEN BEI BATHYERGIDEN	20
3. MATERIAL UND METHODEN	23
3.1 Die Lebensdauer von Bathyergiden im inter- und intrafamiliären Vergleich	23
3.2 Intraspezifischer Vergleich der Lebenserwartung bei zwei eusozialen Bathyergiden mit distinkten reproduktiven Kasten	24
3.2.1 Kurzportrait der untersuchten Spezies	24
a) <i>Fukomys anelli</i>	24
b) <i>Fukomys mechowii</i>	25
3.2.2 Tierhaltung und Zucht	26

3.2.3 Einteilung nach reproduktivem Status	26
3.2.4 Statistischer Vergleich der Lebenserwartungen.....	28
3.2.5 Zufälligkeit des Paarungsschemas	29
3.2.6 Einfluss des sozialen Ranges auf die Lebenserwartung.....	30
3.2.7 Aktivitätsbudgets	31
4. ERGEBNISSE	34
4.1 Lebensdauer von Bathyergiden im inter- und intrafamiliären Vergleich	34
4.2 Intraspezifische Lebenserwartung bei Fukomys.....	37
4.2.1 Lebenserwartung in Abhängigkeit des reproduktiven Status.....	37
a) <i>Fukomys anelli</i>	37
b) <i>Fukomys mechowii</i>	38
4.2.2 Zufälligkeit der Zuchtauswahl	40
4.2.3 Lebenserwartung in Abhängigkeit vom sozialen Status	41
a) <i>Fukomys anelli</i>	41
b) <i>Fukomys mechowii</i>	42
4.2.4 Aktivitätsbudgets	43
a) <i>Fukomys anelli</i>	43
b) <i>Fukomys mechowii</i>	44
5. DISKUSSION.....	46
5.1 Langlebigkeitspotential bei Afrikanischen Sandgräbern: inter- und intrafamiliärer Vergleich.....	46
5.2 Intraspezifische Seneszenzmuster bei Fukomys.....	50
5.2.1 Intrinsische Qualitätsunterschiede?	52
5.2.2 Einfluss sozialer Faktoren?	54
5.1.3 Unterschiede in Lebensweise bzw. Stoffwechselrate?.....	56

5.2.4 Fazit: die positive Assoziation zwischen Reproduktion und Lebenserwartung bei <i>Fukomys</i> ist kausal	58
5.2.5 Mögliche Erklärungsansätze.....	59
5.2.5.1 Reproduktiver Aufwand bei <i>Fukomys</i> und Möglichkeiten seiner Kompensation.....	60
5.2.5.2 Kastenspezifische Mortalitätsrisiken und trade-offs?	62
5.2.5.3 Stressresistenz und homöostatisches Gleichgewicht?	66
5.2.5.4 Sexuelle Kooperation?	67
6. SCHLUSSBETRACHTUNG UND AUSBLICK	70
6.1 Implikationen der Studie.....	70
6.2 Forschungsperspektiven.....	71
7. ZITIERTER QUellen.....	73
ABBILDUNGSVERZEICHNIS	90
DANKSAGUNG.....	91
LEBENSlauf INKLUSIVE PUBLIKATIONSListe	93
ERKLÄRUNG:	96
ANhang: ROHDATEN ZU ADULTGEWICHT UND MLS BEI NAGETIEREN.....	97

1. Einleitung

1.1 Seneszenz und ultimate Seneszenztheorien

Seneszenz - zu deutsch „Altern“ oder „Alterung“ - ist ein intrinsischer, destruktiver und schließlich letaler Prozess, der durch eine progressive Abnahme der körperlichen Integrität, Fekundität und der Überlebenswahrscheinlichkeit mit fortschreitendem Alter charakterisiert ist (Cichon & Kozlowski 2000; Kirkwood & Austad 2000; Partridge & Gems 2002). Nahezu alle multizellulären Organismen altern (Finch 1990). Diese Universalität und die unmittelbarste Eigenschaft des Prozesses – die Fitnessminderung des Organismus – gaben der Evolutionsbiologie lange Zeit Rätsel auf. Tatsächlich hat es nach der Veröffentlichung von Darwins Theorie fast ein ganzes Jahrhundert gedauert, ehe ein erster befriedigender, evolutiv geprägter Erklärungsvorschlag für dieses scheinbare Paradoxon entwickelt wurde. Die **Mutations-Akkumulations-Theorie (MA)** (Medawar 1952) basiert auf zwei Überlegungen: (i) Allele können in unterschiedlichen Phasen der Ontogenese wirksam werden, also unter Umständen auch erst spät im Leben den Phänotyp ihres Trägers beeinflussen; (ii) die natürliche Selektion wirkt auf ältere Kohorten schwächer als auf jüngere, weil erstere aus demographischen Gründen in der Regel einen geringeren Anteil an der Gesamtpopulation stellen. Allele, die erst bei alten Kohorten (also spät im Leben) exprimiert werden und deren Produkte einen – wie auch immer gearteten – fitnessmindernden Effekt haben, werden daher von der natürlichen Selektion weniger wirksam erfasst als solche, die bereits in früheren Lebensjahren zur Ausprägung gelangen. Da sich die meisten Individuen dieser Kohorten bereits fortgepflanzt haben – oft sogar überproportional im Vergleich zu jenen Individuen, die bereits früher durch externe Ursachen gestorben sind - können spät wirksame Mutationen in der Gesamtpopulation akkumulieren, selbst wenn sie nachteilig für ihre Träger sind. Seneszenz ist also dieser Theorie zufolge eine Folge der abgeschwächten Selektionswirkung auf spät wirksame Allele und als solche, obwohl in ihrem Wesen nicht-adaptiv, im Einklang mit der Darwinschen Idee.

Die nur wenige Jahre später veröffentlichte Theorie der **Antagonistischen Pleiotropie (AP)** (Williams 1957) griff den Gedanken auf, dass die natürliche Selektion mit zunehmendem Kohortenalter schwächer wird. Darüber hinaus jedoch

betrachtet AP die Fixierung spät wirksamer Negativ-Allele als adaptiv, sofern dieselben Allele ihren Trägern in früheren Ontogenese-Stadien einen hinreichend starken Positiv-Effekt verschaffen, etwa indem sie die Fekundität steigern. Weil aus den bereits erläuterten demographischen Gründen abermals ein größerer Populationsanteil von der positiven Wirkung solcher Allele profitieren als von den später einsetzenden Negativ-Effekten benachteiligt werden würde, wären solche Allele in der Bilanz positiv selektiert. Der wichtigste Unterschied zwischen AP und MA besteht also darin, dass unter der Annahme von AP seneszenzrelevante Allele von der natürlichen Selektion bevorzugt (und nicht nur übersehen) werden können und deshalb zu einer gerichteten Fixierung (und nicht bloß zu einer stochastischen Akkumulation) neigen.

Die „**Disposable Soma-Theorie**“ (DS) (Kirkwood 1977; Kirkwood & Rose 1991) basiert auf ähnlichen Annahmen wie AP, betont jedoch am explizitesten von allen evolutionären Seneszenztheorien einen rein energetisch-physiologischen Konflikt („trade-off“) zwischen Investition in Fertilität einerseits und in Sicherung der körperlichen Integrität andererseits. Die Grundannahme von DS ist, dass beide Prozesse (Reproduktion und Aufrechterhaltung des Soma) energetische Anforderungen an den Organismus stellen, die gegeneinander abgewogen werden müssen. Angesichts eines solchen trade-off ist es für einen Organismus adaptiv, nur so viel bzw. so lange Energie in die Aufrechterhaltung des Soma zu investieren, wie eine realistische Chance besteht, zu überleben und sich ein weiteres Mal fortzupflanzen. Jede darüber hinaus gehende Investition würde die zur Verfügung stehenden Ressourcen für aktuelle Reproduktion beschneiden, den Gesamt-Reproduktionserfolg dadurch herabsetzen und stünde deshalb unter negativer Selektion (Kirkwood & Rose 1991). Seneszenz wird unter DS demnach als die optimale Fitness-Balance zwischen Investition in Reproduktion bzw. körperliche Integrität betrachtet, die umweltbedingt moduliert werden kann und daher innerhalb artspezifischer Grenzen plastisch ist (Kirkwood & Rose 1991, Heiniger 2002). DS und AP werden häufig als „trade-off-Theorien“ zusammengefasst (z. B. Chapuisat & Keller 2002; Sozou & Seymour 2003).

Die drei genannten Theorien schließen einander nicht aus und teilen die wesentliche Voraussage, dass das extrinsische Mortalitätsrisiko der entscheidende

ultimate Faktor für die Ausprägung der intrinsischen Alterungsrate ist. Unter MA und AP würde eine hypothetische Verringerung der extrinsischen Mortalitätsrate – hervorgerufen etwa durch den Erwerb neuer Strategien oder Strukturen zur Abwehr von Feinden, der Überdauerung von Mangel- oder Kältephasen, etc. – den Anteil älterer Kohorten an der Gesamtpopulation erhöhen und damit auch den Selektionsdruck auf Allele, die in diesen Kohorten zur phänotypischen Ausprägung gelangen. Unter DS würde dieselbe hypothetische Verringerung der extrinsischen Sterblichkeit zu einer erhöhten Wahrscheinlichkeit führen, später erneut reproduzieren zu können, wodurch der trade-off zwischen Investition in aktuelle und zukünftige Reproduktionschancen bzw. Langlebigkeit entsprechend neu justiert würde.

1.2 Proximate Erklärungen für Seneszenz

Deutlich größer ist die Zahl der Theorien, die sich mit den proximativen Mechanismen des Alterns befassen. Die meisten dieser Theorien sind unabhängig von den oben beschriebenen ultimativen Erklärungsmodellen entwickelt worden, und nicht immer lassen sich beide Ebenen problemlos in Einklang bringen (vgl. Keller & Genoud 1997). Angesprochen werden sollen hier daher nur die wichtigsten Konzepte.

Bei den ungezählten Replikations-, Transkriptions- und Translationsvorgängen, die zu jedem Zeitpunkt in Körperzellen stattfinden, besteht die Gefahr von molekularen Mutationen aufgrund von Ablese- und Synthesefehlern. Besonders transkriptionsaktive Gewebe und Organe wie z. B. die Leber, sowie Gewebe mit hoher Zellteilungsrate wie z. B. die Haut sind in dieser Hinsicht daher besonders anfällig für Mutationen auf molekularem Level. Wenn solche, spontan auftretenden DNA- oder Proteinschäden nicht in vollem Maße repariert werden, können sie in der Zelle akkumulieren. Dadurch verringert sich mit der Zeit u. U. die Präzision, mit der die Zellfunktionen genetisch gesteuert werden (Wong 2001). Mit zunehmendem Alter wächst die Häufigkeit von Zelldefekten, die sich letztendlich auf

höhere Organisationsstufen (Gewebe, Organe, Organismus) übertragen und so zur Etiologie des Alterns beitragen können (Wong 2001).

Die Theorie der Freien Radikale bzw. des oxidativen Stress ("free radical" bzw. „reactive oxygen species (ROS) theory", Harman 1957) steuert über das spontane Auftreten hinaus einen weiteren präzisen Mechanismus bei, wie molekulare Schädigungen entstehen können. Ihr zufolge sind so genannte „freie Radikale“ die Hauptursache für Mutationen. Diese hoch reaktiven, meist kurzlebigen Sauerstoffverbindungen entstehen spontan als Zwischen- und Nebenprodukte des normalen aeroben Zellstoffwechsels, insbesondere in der Atmungskette; ihre beständige Produktion ist daher allen biologischen Vorgängen aerober Organismen inhärent (Weinert & Timiras 2003). Es konnte gezeigt werden, dass mit zunehmendem Alter die Anzahl oxidativ geschädigter DNA- bzw. Proteinmoleküle in der Zelle steigt (Beckman & Ames 1998; Shringarpure & Davies 2002). Da in den Mitochondrien die Proteine der Atmungskette lokalisiert sind und somit eine relativ hohe lokale Konzentration freier Radikale vorliegt, ist das Ausmaß oxidativer Schädigungen in mitochondrialer DNA besonders hoch. Durch Akkumulation beschädigter Mitochondrien in den Zellen kann der Energiestoffwechsel des entsprechenden Gewebes bzw. Organs empfindlich gestört werden (Weinert & Timiras 2003).

Aus dem Gesagten wird eine enge Verbindung von Alterungs- und Metabolismusrate deutlich, denn ein erhöhter Energieumsatz pro Einheit Körpermasse und Zeit steigert das Potential zur Bildung von Stoffwechselnebenprodukten und damit auch von freien Radikalen (Barja & Herrero 2000; Ricklefs & Scheuerlein 2003). Bei ansonsten gleichen Bedingungen sollten also Organismen mit einer hohen Stoffwechselrate schneller altern als solche, deren Energieumsatz sich langsamer vollzieht.

Viel diskutiert wird auch, welche Rolle Telomere beim Alterungsvorgang spielen. Telomere sind die distalen Bereiche eukaryotischer Chromsomen und bestehen aus repetitiven, nicht-codierenden, Guanin (G) - reichen Sequenzen. Neben einer Vielzahl anderer Funktionen beeinflussen sie offenbar die Regulation benachbarter Genbereiche (Wright & Shay 2005) und geben Signale zur Induktion zellulärer Stressresistenz (Joeng et al. 2004). Vor allem aber erfüllen sie die Funktion

einer „Schutzkappe“: sie bewahren die informationstragenden Bereiche der Chromosomen vor dem Nukleotidverlust, der ansonsten zwangsläufig bei jeder Zellteilung stattfinden würde, weil die Enden der Chromosomen durch die beteiligten DNA-Polymerasen am 5'→3' - Strang nicht vollständig repliziert werden können (Monaghan & Haussmann 2006). Jede Zellteilung ist deshalb mit einem Verlust von Telomer-Nukleotiden verbunden. Bei Unterschreitung einer kritischen Größe verlieren die Telomeren ihre schützende Funktion für die Chromosomen, wodurch das Genom dieser Zelle instabil wird (Monaghan & Haussmann 2006). Auch verlieren solche Zellen die Fähigkeit, sich erneut zu teilen. Ein Teil dieser „replikativ gealterten“ Zellen wird apoptotisch entfernt, der andere verbleibt post-mitotisch im Gewebe (Rodier et al. 2005). Offenbar verschlechtert die Akkumulation solcher gealterten Zellen die Gewebefunktion, und kann sogar das Risiko der Tumorbildung erhöhen (Monaghan & Haussmann 2006). Demnach wird die Seneszenzrate einer Spezies möglicherweise auch davon beeinflusst, wie lang ihre Telomeren sind, bzw. wie rasch diese abgebaut werden.

Organismen besitzen Abwehrsysteme gegen freie Radikale sowie Reparatursysteme für bereits entstandene Molekülschäden (z.B. ROS-Fänger wie die Superoxid-Dismutase (SOD), Catalase, DNA-Reparaturenzyme inkl. Telomerasen etc.). Auch kann die Komposition einzelner Zellbestandteile, etwa der Anteil ungesättigter Membranlipide, die Anfälligkeit für oxidativen Stress modifizieren (Hulbert 2005). Eben hier befindet sich eine wichtige Schnittstelle von ultimativen und proximativen Seneszenz-Theorien: natürliche Selektion setzt unter anderem an der genetischen Basis für die Systeme an, die der Rate des Metabolismus, der dabei entstehenden ROS, sowie der Art und dem Ausmaß von Investitionen in geeignete Schutz- und Reparaturmechanismen zu Grunde liegen (Keller & Genoud 1997; Partridge 2001). In der Tat produzieren langlebige Spezies oft weniger ROS als kurzlebige Vergleichsarten (Ku et al. 1993; Barja 2002), sind auf zellulärem Level resistenter gegen oxidative und nicht-oxidative Stressoren (Kapahi et al. 1999), bzw. besitzen einen geringeren Anteil vielfach ungesättigter Fettsäuren in mitochondrialen Membranen (Pamplona et al. 1998).

1.3 Seneszenzmuster im Tierreich

Im Tierreich besteht allgemein eine positive Korrelation zwischen Langlebigkeit und der Körpergröße bzw. -masse (Calder 1983; Finch 1990; Promislow & Harvey 1990). Mehrere Faktoren sind für diese Assoziation verantwortlich. Viele physiologische und anatomische Parameter, wie z.B. die Metabolismusrate, Entwicklungsdauer, Fekundität oder Gehirngröße, variieren mit der Körpermasse und können die Geschwindigkeit des Alterns beeinflussen. Große Tiere haben in der Regel eine geringere relative Stoffwechselrate als kleinere Tiere, setzen also pro Einheit Körpermasse und Zeit weniger Energie um (Stearns 1992). Vor dem Hintergrund der obigen Ausführungen ist die Assoziation von Körpergröße und Langlebigkeit also nicht verwunderlich und galt lange als Argument für die Gültigkeit der „Rate-des-Lebens“-Theorie (Pearl 1928), die das Phänomen des Alterns rein mechanistisch (und somit ohne evolutiven Hintergrund) betrachtet. In Bezug auf den Zusammenhang zwischen Körpergröße und Langlebigkeit lassen sich rein mechanistische und evolutive Erklärungsmodelle allerdings schlecht voneinander abgrenzen: große Tiere haben häufig weniger Fraßfeinde und somit – verallgemeinernd ausgedrückt – eine geringere extrinsische Mortalität als kleinere Tiere; eine positive Assoziation beider Parameter wird demnach auch von evolutionären Seneszenztheorien vorausgesagt (Chapuisat & Keller 2002). Dass die Lebensspanne innerhalb gegebener biophysikalischer Beschränkungen durch natürliche Selektion ausgeformt wird, zeigt recht deutlich der Blick auf Arten, die besonders effektive Merkmale bzw. Strategien zur Prädatorenvermeidung entwickelt haben: diese leben fast immer bedeutend länger als vergleichbar große Spezies ohne solche Merkmale. Die langlebigsten Reptilien sind die mit Schutzpanzern ausgestatteten Schildkröten (Carey & Judges 2000). Vögel, deren Flugfähigkeit einen wirksamen Schutz vor Beutegreifern darstellt, leben bezogen auf ihre Körpergröße 2-3mal länger als Säugetiere - trotz einer höheren Körpertemperatur und Stoffwechselrate (Calder 1983; Holmes & Austad 1995). Die maximale potentielle Lebensspanne („MLS“) von Fledermäusen beträgt im Durchschnitt das 3,5fache derjenigen von flugunfähigen plazentalen Säugetieren vergleichbarer Größe (Wilkinson & South 2002). Unter den häufig eher kurzlebigen Nagetieren bilden Stachelschweine (*Hystrix sp.*) und vor allem die in ihren unterirdischen

Gangsystemen gut geschützten Nacktmulle *Heterocephalus glaber* spektakuläre Ausnahmen: beide können knapp 30 Jahre alt werden und sind somit Rekordhalter in ihrer Ordnung (Buffenstein & Jarvis 2002; Jones 1982).

1.4 Sexuelle Reproduktion und Lebenserwartung

Die verschiedenen Bedürfnisse eines Organismus (z.B. Wachstum, Aufrechterhaltung der somatischen Integrität, Reproduktion) und die vielfachen Anforderungen, die seine Umwelt an ihn stellt, zwingen ihn zu Kompromissen, denn die zur Verfügung stehenden Ressourcen sind nicht unbegrenzt. Solche „trade-offs“ können unterschiedlicher Art sein; wohl am besten dokumentiert ist der zwischen aktueller und zukünftiger Reproduktion, bzw. zwischen Reproduktion und Lebenserwartung (Stearns 1992).

Sexuelle Reproduktion vollzieht sich in mehreren Phasen – Paarungspartner müssen gefunden, gewonnen und ggf. gegen Konkurrenten verteidigt werden; Gameten müssen produziert und zur Verschmelzung gebracht werden; und die Nachkommen müssen bei vielen Arten noch eine z. T. beträchtliche Zeit lang versorgt werden, bis sie selbständig sind. All diese Phasen bergen spezifische Kosten und Risiken. Dadurch können sich die Überlebenschancen direkt oder indirekt (infolge eines verschlechterten Allgemeinzustandes) reduzieren; als einige Beispiele unter vielen, die dokumentiert worden sind, seien hier angeführt: Verletzungen durch intrasexuelle Auseinandersetzungen um Paarungsgelegenheiten (*Panthera leo* ♂♂: West & Packer 2002), erhöhtes Prädationsrisiko bei der Partnersuche (*Euphydryas editha*, eine Schmetterlingsart, ♂♂: Moore 1987; *Halobaena caerulea*, ein Sturmvogel, ♀♀/♂♂: Mougeot & Bretagnolle 2000), Immunsuppression infolge hoher Testosteron-Titer während der Paarungsperiode (*Passer domesticus* ♂♂: Buchanan et al. 2001; *Sturnus vulgaris* ♂♂: Duffy et al. 2000) bzw. infolge der allgemeinen hormonellen Umstellung zur Brutbereitschaft (*Sturnus vulgaris* ♂♂: Bentley et al. 1998), Immunsuppression durch aufwändige Brutfürsorge (*Fidicula hypoleuca* ♀♀: Moreno et al. 1999) verringerte Resistenz gegen oxidativen Stress

während der Brutperiode (*Taeniopygia guttata* ♀♀/♂♂: Alonso-Alvarez et al. 2004), erhöhte Exposition und/oder Anfälligkeit gegenüber Parasiten (*Biomphalaria glabrata*, eine Schneckenart: Webster & Woolhouse 1999; *Falco tinnunculus* ♀♀: Wien & Korpimäki 1998), Massenverlust während der Gametenproduktion (*Vipera berus* ♂♂: Olsson et al. 1997), Verausgabung oder Verletzungen durch intensive Balz und/oder Kopulation (*Drosophila melanogaster* ♂♂: Partridge & Farguhar 1981, Cordts & Partridge 1996; Dung-Käfer *Onthophagus binodis* ♂♂: Kotiaho & Simmons 2003), Intoxikation durch Insemination (*Drosophila melanogaster* ♀♀: Chapman et al. 1995), verminderte Beweglichkeit während Gravidität (mehrere Skink-Arten, ♀♀: Shine 1980) verringerte Überlebenswahrscheinlichkeit nach der Fortpflanzungssaison (*Vipera aspis* ♀♀: Bonnet et al. 1999; *Rissa tridactyla* ♀♀/♂♂: Golet et al. 1998; *Spermophilus columbianus*, ♀♀: Neuhaus 2000; *Cervus elaphus*, ♀♀: Clutton-Brock et al. 1982), verringerte Überlebenswahrscheinlichkeit nach experimenteller Gelegevergrößerung (*Parus major* ♀♀: Visser & Lessells 2001). Als Quintessenz aus diesen und ähnlichen Studien kann gezogen werden: (i) Ein trade-off zwischen Reproduktion und Überlebenswahrscheinlichkeit ist bei den verschiedensten Taxa, sowohl bei Invertebraten als auch bei Vertebraten, gut dokumentiert; (ii) Kosten können auf verschiedenen Ebenen (energetisch, physiologisch, hormonell, ökologisch) und während verschiedener Phasen sexueller Reproduktion entstehen; (iii) Art und Ausmaß der Kosten sind für beide Geschlechter oft unterschiedlich und erwachsen den Männchen häufig präkopulativ (Suche nach bzw. Wettbewerb um Paarungsgelegenheiten), den Weibchen hingegen durch die Kopulation selbst oder danach (Brutpflege im weitesten Sinne).

Die wenigen bisher bekannten Beispiele für Arten, bei denen sexuelle Reproduktion eindeutig mit einer verlängerten Lebenserwartung assoziiert ist, stammen bislang allesamt aus dem Reich der Insekten. In mehreren Arten, unter anderem Grillen und Schmetterlingen, verlängern balzende Männchen die Lebensspanne ihrer Paarungspartnerinnen durch materielle "Hochzeitsgeschenke" (z.B. Wicklund et al. 1993; Brown 1997; Karlsson 1998; Ivy et al. 1999). Besonders ungewöhnlich ist das Seneszenzmuster staatenbildender, „eusozialer“ Insekten (Hautflügler wie Ameisen, Bienen und Wespen, sowie Termiten): je nach Kastenzugehörigkeit altern die Tiere unterschiedlich schnell, und obwohl sie die

Produktion der Nachkommenschaft monopolisieren, leben die „Königinnen“ (bzw. das reproduktive Paar bei Termiten) in der Regel bedeutend länger als die sterilen Arbeiterinnen (Hölldobler & Wilson 1990; Keller & Genoud 1997; Chapuisat & Keller 2002; Hartmann & Heinze 2003). Die Lebenserwartung ist dabei insbesondere bei einigen Ameisen-Königinnen außerordentlich und kann bis zu drei Dekaden umfassen, während die Lebensspanne der Arbeiterinnen typischer Weise nur wenige Wochen oder Monate beträgt (Hölldobler & Wilson 1990; Keller & Genoud 1997; Keller 1998).

1.5 Ziel der Arbeit

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit Seneszenz bei Afrikanischen Sandgräbern (Bathyergidae, Rodentia) sowie den Faktoren, die diese beeinflussen. Afrikanische Sandgräber stellen aus mehreren Gründen eine besonders interessante Tiergruppe für das Studium von Seneszenz dar: alle Vertreter dieser Familie leben streng subterranean und haben somit eine Lebensweise angenommen, die sie vergleichsweise unempfindlich gegen Prädatoren und klimatische Extreme macht (Bennett & Faulkes 2000; Andziak et al. 2005). Somit eignen sich Bathyergiden gut für einen Test evolutionärer Seneszenztheorien, denn aus der vermutlich geringen extrinsischen Mortalitätsrate leitet sich die eindeutige Voraussage ab, dass sie langsamer altern sollten als andere Nagetiere vergleichbarer Größe.

Zum anderen gehören Sandgräber zu den ausgesprochen wenigen Säugetierfamilien, die neben solitären, polygamen Arten auch (eu)soziale Spezies mit einem monogamen Paarungssystem beinhalten. Namentlich trifft dies auf den Nacktmull *Heterocephalus glaber*, den in Südafrika beheimateten Hottentotten-Graumull *Cryptomys hottentotus* und die Arten der Gattung *Fukomys* zu (Jarvis 1981; Jarvis et al. 1994; Burda et al. 2000). Tierarten mit ähnlicher Lebensweise zeigen in wesentlichen Parametern ihres Lebenszyklus häufig Konvergenz, selbst wenn sie sehr unterschiedlicher phylogenetischer Herkunft sind; dies gilt auch für die Lebenserwartung bzw. das Altern (Partridge 2001). Vor diesem Hintergrund drängt

sich die Frage auf, ob (eu)soziale Sandgräber-Arten ein ähnliches, kastenspezifisches Seneszenzmuster entwickelt haben wie eusoziale Insekten.

Das Ziel dieser Arbeit ist es, den Alterungsphänotyp dieser Tiergruppe auf allen taxonomischen Ebenen zu charakterisieren und zu vergleichen: (i) interfamiliär: durch einen Vergleich zwischen Bathyergiden und anderen Nagetierfamilien; (ii) intrafamiliär: durch einen Vergleich der verschiedenen Sandgräberarten untereinander¹; und (iii) intraspezifisch: durch einen Vergleich der Alterungsraten der reproduktiven und nicht-reproduktiven „Kasten“ bei zwei eusozialen Vertretern der Familie, *Fukomys anselli* und *Fukomys mechowii*. Für beide genannten Arten besitzt die Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen langjährige, selbst erhobene Zuchtdate. Letztgenannter Vergleich nimmt den größten Raum dieser Arbeit ein.

¹ Da die meisten Gattungen der Familie monotypisch sind, ist es sinnvoll, diese taxonomische Ebene auszusparen und auf den Vergleich der Familien unmittelbar den Vergleich auf Artniveau folgen zu lassen.

2. Taxonomie, Verbreitung und soziale Organisationsformen bei Bathyergiden

Afrikanische Sandgräber (Bathyergidae) bilden die artenreichste Familie des afrikanischen Astes hystricognather Nagetiere, der Phiomorpha. Alle Sandgräberarten leben strikt subterranean in ausgedehnten, selbst gegrabenen Gangsystemen, die beständig erweitert und kaum jemals verlassen werden (Bennett & Faulkes 2000, Šumbera et al. 2003). Mit Ausnahme von Wüstengebieten und des tropischen Regenwaldgürtels hat die Familie alle nennenswerten Klima- und Habitatzonen Afrikas südlich der Sahara erobert (Bennett & Faulkes 2000).

Nach derzeit gültiger Taxonomie gliedert sich die Familie in 6 Gattungen: *Heterocephalus*, *Heliophobius*, *Georhynchus*, *Bathyergus*, *Cryptomys* und *Fukomys* (Honeycutt et al. 1991; Kock et al. 2006). *Fukomys* wurde erst unlängst auf der Grundlage molekularer Daten von *Cryptomys* abgesondert (Ingram et al. 2004; Kock et al. 2006). Diese Gattung nimmt auch insofern eine Sonderstellung ein, als dass sie bei weitem das größte Verbreitungsgebiet hat und auch die einzige Gattung der Bathyergiden ist, die mehr als zwei Arten umfasst. 11 der insgesamt 17 formal beschriebenen Sandgräberarten gehören zu *Fukomys*, jedoch scheint die Vielfalt in dieser letztgenannten Gattung sogar noch größer zu sein (Ingram et al. 2004; Van Daele et al. 2004). Eine Übersicht über die Verbreitung der verschiedenen Sandgräber-Gattungen gibt Abbildung 1:

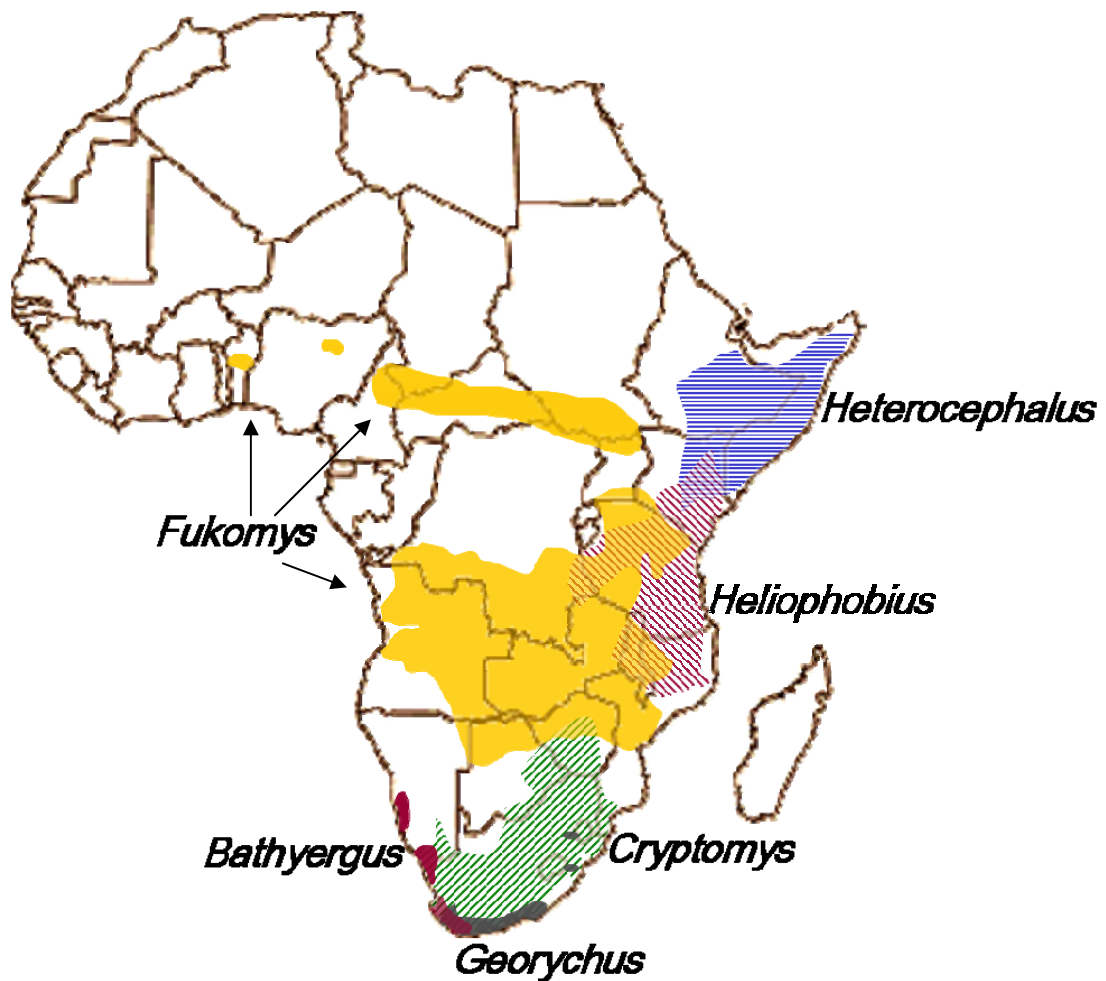


Abbildung 1: Verbreitung der Familie Bathyergidae (verändert nach Honeycutt et al. 1991)

Drei der sechs Bathyergiden-Gattungen leben solitär und sind polygam (*Heliophobius*, *Georychus*, *Bathyergus*). Die anderen drei Gattungen (*Heterocephalus*, *Cryptomys* und *Fukomys*) leben monogam und sozial in oft großen Familienverbänden. Kolonien dieser sozialen Sandgräber sind durch folgende Charakteristika gekennzeichnet: (i) Monopolisierung der Reproduktion durch wenige Individuen (üblicher Weise ein einziges Gründerpaar), während alle anderen Kolonienmitglieder von diesem abstammen und sich innerhalb der Geburtskolonie

nicht selbst fortpflanzen; (ii) mehrere überlappende (Adult-)Generationen (realisiert durch lang andauernde Philopatrie des Nachwuchses auch nach Erreichen der Geschlechtsreife); (iii) gemeinschaftliche alloparentale Brutpflege (Jarvis 1981; Jarvis et al. 1994; Burda 1995; Bennett & Faulkes 2000; Burda et al. 2000). Somit sind die wesentlichen Kriterien, die in der entomologischen Literatur als kennzeichnend für eine eusoziale Organisationsform definiert wurden, erfüllt (vgl. Batra 1966; Michener 1969; Wilson 1971).

Bei Nacktmullen (*Heterocephalus glaber*) sind die reproduzierenden Weibchen größer und schwerer als nicht reproduzierende Weibchen (Sherman et al. 1991). Dies trifft auf die Arten der beiden anderen Gattungen nicht zu: diese weisen zwar in den meisten Fällen einen Geschlechtsdimorphismus auf (Männchen sind größer und schwerer als Weibchen), jedoch unterscheiden sich innerhalb der Geschlechter die reproduktiven äußerlich nicht von den nicht-reproduktiven Tieren. Unterschiede bestehen allerdings im sozialen Rang und möglicherweise auch in der allgemeinen Lebensweise, Aktivitätsbudgets und Aufgabenverteilung (Bennett & Faulkes 2000).

3. Material und Methoden

3.1 Die Lebensdauer von Bathyergiden im inter- und intrafamiliären Vergleich

Eine möglichst umfassende Zusammenstellung von Daten zur Lebensdauer von Nagetierarten wurde aus den Kompilationen von Carey & Judge (2000), Weigl (2005) sowie der Datenbank „AnAge“ von Joao P. de Magalhães, Harvard Medical School (zugänglich unter <http://genomics.senescence.info/species/>) erstellt. Der überwiegende Teil der aus diesen Quellen erhältlichen Daten stammt von Tieren in Gefangenschaft (z.B. Zoologische Gärten, Universitäten), so dass Prädation oder Nahrungsmangel als externe Mortalitätsfaktoren keine Rolle spielen. Zusätzliche Informationen wurden aus Anfragen bei Fachkollegen sowie eigenen veröffentlichten und unveröffentlichten Daten bezogen. Berücksichtigt wurden alle Nagetierarten, zu denen zuverlässige Angaben zur maximalen potentiellen Lebensspanne (MLS) erhältlich waren. Aufgrund der für Säugetiere typischen allometrischen Beziehung zwischen Lebensdauer und Körpermasse (vgl. Kapitel 1.3) wurden diese Daten mit dem jeweiligen Adultgewicht in Beziehung gesetzt. Für Spezies mit unterschiedlich großen Geschlechtern wurden die Gewichtsdaten für Männchen und Weibchen gemittelt, um einen repräsentativen Wert für die jeweilige Art zu erhalten. Für den interfamiliären Vergleich wurden die Einzelangaben der Spezies ihren jeweiligen Familien zugeordnet und gemittelt. Der Grad der Abweichung vom durchschnittlichen Alterungsphänotyp innerhalb der jeweils betrachteten taxonomischen Ebene drückt sich in der Distanz eines Taxons zur Regressionslinie aus (vgl. Buffenstein 2005).

Insgesamt wurden Daten für 212 Nagetierspezies aus 26 Familien zusammengetragen und analysiert. Eine tabellarische Auflistung findet sich im Anhang.

3.2 Intraspezifischer Vergleich der Lebenserwartung bei zwei eusozialen *Bathyergiden* mit distinkten reproduktiven Kasten

Die Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen ist im Besitz umfangreicher Zuchtdaten zweier eusozialer Vertreter der Gattung *Fukomys* (Ansell's Graumull *Fukomys anelli* sowie Riesengraumull *Fukomys mechowii*). Diese Datensätze bieten das Material für eine longitudinale Studie mit dem Ziel, die Lebenserwartung dieser Tiere allgemein sowie in Abhängigkeit ihres reproduktiven Status, ihrer sozialen Stellung im Familienverband und ihrer allgemeinen Lebensweise zu bestimmen.

3.2.1 Kurzportrait der untersuchten Spezies

a) *Fukomys anelli*

Der Ansell's Graumull *Fukomys anelli* wurde erst 1999 gemeinsam mit seiner Schwesterart *Fukomys kafuensis* auf der Grundlage allozymatischer und chromosomaler Merkmale als eigenständige Art beschrieben (Burda et al. 1999). Die Art hat ihren Verbreitungsschwerpunkt in Zentral-Zambia, wo sie offenes Kultur- und Buschland besiedelt. Zusammenhängende Waldgebiete werden in der Regel gemieden. *Fukomys anelli* hybridisiert in Gefangenschaft bereitwillig mit *Fukomys kafuensis* und zeugt vitalen, fertilen Nachwuchs (eigene unveröffentl. Daten), jedoch scheinen sich die natürlichen Areale beider Arten nicht zu überlappen (Van Daele et al. 2004).

Adulte Männchen (\bar{O} ~115g, max. ~160g) sind signifikant größer und schwerer als Weibchen (\bar{O} ~80g, max. ~120g; Burda 1990 sowie eigene Daten). Die Fortpflanzung scheint weder in Gefangenschaft noch im Freiland an bestimmte Jahreszeiten gebunden zu sein (Begall & Burda 1998; Burda et al. 1999). Zur Größe und Dynamik wild lebender Kolonien ist wenig bekannt; an einem Standort wurden innerhalb weniger Tage 16 + 20 Individuen gefangen, wobei ungewiss blieb, ob die beiden Tiere einer gemeinsamen oder zwei unmittelbar benachbarten Kolonien entstammten, und ob diese komplett abgefangen wurde(n) (Kawalika, Lange,

Wegner, Dammann, unveröffentl. Felddaten 2003). An mehreren Orten berichteten lokale ansässige Kleinbauern und Fänger übereinstimmend und unabhängig voneinander, dass sich bei Regenperioden (bzw. im Einzugsbereich von Flüssen zu Zeiten bei Hochwasser) bis zu 100 Tiere an isolierten Erhebungen, z. B. aufgegebenen Termitenbauten, sammeln können (Kawalika, Lange, Wegner, Dammann, unveröffentl. 2002 bzw. 2003). Solche Ansammlungen dürften indes vorübergehender Natur sein; auch steht eine Bestätigung solcher Berichte noch aus.

b) *Fukomys mechowii*

Der Riesengraumull *Fukomys mechowii* wurde Ende des 19. Jahrhunderts erstmalig beschrieben (Peters 1881). Molekulare (Ingram et al. 2004) und karyologische Studien (Macholan et al. 1993) suggerieren eine basale Stellung dieser Spezies innerhalb seiner Gattung. *Fukomys mechowii* hat ein recht großes Verbreitungsgebiet in den mesischen Klimazonen Angolas, Nord-Zambias und dem Süden der Demokratischen Republik Kongo. *Fukomys mechowii* ist weniger stark als *Fukomys anselli* auf offenes Land angewiesen und besiedelt darüber hinaus auch aufgelockerte Waldungen (Kawalika & Burda 2006).

Der Riesengraumull ist die größte und schwerste Art seiner Gattung, und der Geschlechtsdimorphismus ist bei ihm stärker ausgeprägt als bei *Fukomys anselli*: adulte Riesengraumull-Männchen werden im Mittel rund 380g schwer (max. ~800g), Weibchen dagegen nur 260g (max. ~360g; Kawalika pers; Kawalika & Burda 2006; sowie eigene Daten). Die Fortpflanzung ist auch bei dieser Art asaisonal (Scharff 1998, Scharff et al. 1999). Zur Größe wild lebender Kolonien ist ebenfalls wenig bekannt; Scharff et al. (2001) berichteten Gruppengrößen von > 20 Individuen, was Berichten lokaler Fänger zufolge eine konservative Schätzung ist (vgl. Burda & Kawalika 1993).

3.2.2 Tierhaltung und Zucht

Graumulle werden in der Abteilung für Allgemeine Zoologie der Universität Duisburg-Essen in Paaren oder Familienverbänden („Kolonien“) gehalten und gezüchtet. Die Tiere leben in Glasterrarien, deren Dimension beständig der jeweils aktuellen Koloniegröße angepasst wird. Die Futtergabe erfolgt ad libitum mit Möhren und Kartoffeln (täglich) sowie einmal wöchentlich Kopfsalat, Äpfeln und handelsübliches Nagetier-Trockenfutter (bestehend aus Getreide, Saaten, Nüssen, Maiskrok, Mais, Johannisbrot und Luzernen-Pellets). Die Temperatur wird annähernd konstant bei ca. 24°C gehalten. Die Tiere trinken nicht, sondern beziehen ihren gesamten Flüssigkeitsbedarf aus der Nahrung; Wasser wird deshalb nicht angeboten. Die Haltungsbedingungen blieben über den gesamten Zeitraum im Wesentlichen unverändert.

Systematische Verpaarungen begannen 1985 (*F. anselli*) bzw. 1990 (*F. mechowii*) mit einer Gruppe von 29 (*F. anselli*) bzw. 8 Wildfängen (*F. mechowii*), die jeweils aus verschiedenen Lokalitäten bzw. Kolonien in Zambia stammten (Burda, mündl.). Jeweils ein Männchen und ein Weibchen verschiedener Fanggruppen wurden verpaart und ungestört gelassen, sofern keine Aggressionen entstanden. Die große Mehrzahl der Paare zeugte innerhalb weniger Monate Nachwuchs. In den darauf folgenden Jahren bis heute wurde ein Teil des so entstandenen Labor-Nachwuchses zu Zuchtzwecken ausgewählt, während die anderen Tiere in ihrer jeweiligen Geburtskolonie verblieben und sich nicht fortpflanzten. Bei der Auswahl der Paarungspartner wurde lediglich darauf geachtet, dass beide Tiere sich nicht kannten und nach Möglichkeit ein ähnliches Alter hatten; ansonsten erfolgte die Auswahl zufällig (Burda 1989; eigene Praxis). Zusätzliche Wildfänge aus mehreren Importen zwischen 1987 und 2003 ergänzten die Bestände beider Arten.

3.2.3 Einteilung nach reproduktivem Status

In der vorliegenden Arbeit wurden alle Individuen der Gruppe der

reproduktiven Tiere („Breeder“) zugeordnet, die in der oben beschriebenen Weise verpaart worden waren und Nachwuchs bekamen. Alle anderen Tiere, die in ihren Herkunftskolonien verblieben, bildeten die Gruppe der nicht reproduktiven Tiere („Non-Breeder“). In die Analyse wurden nur jene Non-Breeder aufgenommen, die mindestens das Durchschnittsalter ihrer reproduktiven Geschlechtsgenossen bei deren Verpaarung erreichten (*F. anelli*: ♀♀ 578 d, ♂♂ 688 d; *F. mechowii*: ♀♀ 692 d, ♂♂ 624 d).

Wildfänge, die in Gefangenschaft nicht reproduzierten, wurden nicht berücksichtigt, da ihr reproduktiver Status vor dem Fang unbekannt war und sie somit nicht eindeutig zugeordnet werden konnten.

Eine Grundbedingung für die Anwendung einer Kaplan-Meier-Statistik (vgl. nachfolgendes Kapitel 3.2.4) ist, dass alle zu vergleichenden Gruppen a priori eine vergleichbare Überlebensprognose haben. Daher blieben Individuen, die für karyologische o. ä. Studien getötet wurden, ebenfalls unberücksichtigt, denn für solche Studien wurden nach Möglichkeit schwächliche Nicht-Reproduktive mit vermutlich ohnehin unterdurchschnittlicher Überlebensprognose ausgesucht.

Bei *F. anelli* wurden fünf Individuen (drei ♀♀, zwei ♂♂) vergleichsweise spät verpaart (3,5 – 4,7 Jahre). Diese Individuen verbrachten also einen wesentlichen Teil ihres Lebens als Non-Breeder, bevor sie den Status reproduktiver Tiere bekamen, wodurch eine eindeutige Zuordnung erschwert ist. Ihr relativ hohes Alter bei der Verpaarung kann als Indiz für eine überdurchschnittlich gute Konstitution gewertet werden. Jede Tendenz, Individuen mit einer überdurchschnittlichen Prognose bevorzugt einer der beiden Gruppen zuzuordnen, hätte einen verfälschenden Einfluss auf die Ergebnisse (s. o.). Eine solche Tendenz wäre in diesem Falle unidirektional, denn nicht-reproduktive Tiere können reproduktiv werden, nicht aber umgekehrt. Um diese Fehlerquelle auszuschließen, wurden diese fünf Tiere der Gruppe der Non-Breeder zugeordnet und mit dem Datum ihrer Verpaarung „zensiert“ (zur Begriffsklärung s. nachfolgendes Kapitel 3.2.4). Auf gleiche Weise wurde bei *F. mechowii* mit insgesamt 12 Non-Breedern verfahren, die in z. T. fortgeschrittenem Alter in Paarungsversuchen eingesetzt worden waren.

3.2.4 Statistischer Vergleich der Lebenserwartungen

Die Überlebenswahrscheinlichkeit von reproduktiven und nicht-reproduktiven Tieren wurde für jedes Geschlecht nach der Methode nach Kaplan & Meier (1958) berechnet. Diese Prozedur verwendet eine Methode zur Berechnung von Sterbetafeln, welche die Überlebensfunktion jeder betrachteten Gruppe (statistisch: „Schichten“, d. h. hier: weibliche und männliche (Nicht-)Reproduktive) zum Zeitpunkt jedes Ereignisses (hier: Tod eines in der Analyse befindlichen Individuums) schätzt. Gegenüber anderen Vergleichsstatistiken wie z. B. Student's t-Test oder einer herkömmlichen Varianzanalyse (ANOVA) bietet dieses Verfahren den Vorteil, auch die Daten von Individuen verwerten zu können, über deren Lebensdauer nur unvollständige Informationen vorliegen, etwa weil sie bei Beendigung der Datenaufnahme noch lebten. Solche als „zensiert“ gekennzeichneten Daten werden als Mindestalter behandelt, deren endgültiger Wert mithin unbekannt ist. Durchschnittliche Lebensspannen wurden so für alle vier betrachteten Gruppen errechnet und mittels eines logarithmischen Rangtests verglichen (SAS, Version 8.2). Alle Individuen, deren genaues Todesdatum bekannt war, gingen als „komplette“ (d.h. unzensierte) Beobachtungen in die Berechnung ein. Individuen, die bei Abschluss der Datenaufnahme (30. September 2005) noch lebten, wurden als zensierte Datenpunkte behandelt. Das Alter von Wildfängen (außer Säuglingen) wurde auf drei Monate festgesetzt; dies entspricht dem ungefähren Entwöhnungsalter beider Arten (Begall & Burda 1998; Burda mündl.). Für Wildfänge, die zum Zeitpunkt des Fangs noch gesäugt wurden, galt das Fangdatum als Geburtsdatum. Somit sind die Altersschätzungen für die Wildfänge vorsichtig, und viele der Tiere waren beim Fang wahrscheinlich älter. Da Wildfänge entweder zur Gruppe der Breeder gehörten oder von der Analyse ausgeschlossen wurden (s. o.), sind die Berechnungen konservativ für die Gruppe der Breeder und exakt für die Gruppe der Non-Breeder.

Insgesamt wurden bei *Fukomys anselli* 95 Tiere in die Analyse aufgenommen, die sich wie folgt auf die verschiedenen Gruppen verteilten: ♀♀/♂♂ Breeder: n = 24/21; ♀♀/♂♂ Non-Breeder: n = 22/28. Daten zur Lebensdauer von insgesamt 39 Individuen (41%) gingen als zensiert in die Analyse ein. Der Grad der Zensierung war bei den weiblichen Non-Breedern am höchsten (50%) und bei den

weiblichen Breedern am geringsten (37,5%).

Bei *Fukomys mechowii* wurden insgesamt 83 Tiere analysiert (♀♀/♂♂ Breeder: N = 11/14; ♀♀/♂♂ Non-Breeder: N = 33/25). Daten zur Lebensdauer von insgesamt 51 Individuen (61,4 %) gingen als zensiert in die Analyse ein. Der Grad der Zensierung war bei den männlichen Non-Breedern am höchsten (72 %) und bei den weiblichen Non-Breedern am geringsten (54,5 %).

3.2.5 Zufälligkeit des Paarungsschemas

Bei vielen reproduktiven Tieren ist im Nachhinein nicht mehr zu ermitteln gewesen, welches Gewicht bzw. welche Konstitution sie beim Zeitpunkt ihrer Verpaarung hatten. Zur Überprüfung, ob die Auswahl der reproduktiven Gründertiere zufällig erfolgte oder ob – bewusst oder unbewusst – Individuen mit besonders guter Konstitution bevorzugt wurden, diente ein Vergleich von individuellen Wachstumsraten, die während der Phase linearer Massenzunahme (d.h. erste 20 Lebenswochen) durch wöchentliche Wiegungen erhoben worden waren (vgl. Begall & Burda 1998). In dieser Periode wird das Wachstum der Tiere neben extrinsischen Faktoren (Anzahl der Wurfgeschwister, Kondition der Mutter) auch wesentlich durch die individuelle Fitness der Tiere determiniert und hat direkte Auswirkungen auf den Phänotyp im jungen Erwachsenenalter (Begall & Burda 1998). Die juvenilen Wachstumsraten können deshalb als Annäherungsmaß für die individuelle Qualität der Tiere zum üblichen Zeitpunkt der Zuchtwahl herangezogen werden. Andere Wachstumsparameter, z. B. die Gompertz-Konstante, umfassen auch das post-juvenile Wachstum (Begall 1997) und somit in einigen Fällen auch die Zeit nach der Verpaarung. Da Isolation und Verpaarung häufig einen signifikanten Wachstumsschub bei den Tieren auslösen (Burda 1989), sind solche Parameter für den hier angestrebten Vergleich weniger gut geeignet.

Insgesamt 31 Weibchen (13 spätere Reproduktive, 18 spätere Nicht-Reproduktive) und 29 Männchen (13 spätere Reproduktive, 16 spätere Nicht-Reproduktive) von *Fukomys anselli* gingen in diese Analyse ein. Bei *Fukomys mechowii* ließ die geringe Menge vergleichbarer Daten einen entsprechenden

Vergleich nicht zu. Der Vergleich der Wachstumsraten erfolgte mittels einfaktorieller Varianzanalyse (ANOVA), nachdem Vortests (Kolmogorov-Smirnov) bestätigt hatten, dass die Daten in ihrer Gesamtheit normal verteilt waren (alle Tests: SPSS Version 11.5).

3.2.6 Einfluss des sozialen Ranges auf die Lebenserwartung

Das Körpergewicht ist bei allen bisher untersuchten *Fukomys*-Arten die wesentliche Determinante des sozialen Status (Bennett & Faulkes 2000 und dort zitierte Quellen) und hängt seinerseits von Geschlecht und Alter der Tiere ab (Begall & Burda 1998). Unabhängig vom reproduktiven Status erreichen Männchen ein höheres Adultgewicht als Weibchen. Die Wachstumskurve nähert sich bei beiden Geschlechtern und Spezies im Alter von ca. einem Jahr einer Asymptote, so dass ab diesem Zeitpunkt vom Adultgewicht gesprochen werden kann, wenngleich sich das Wachstum auch danach noch fortsetzt (Burda 1989; Begall & Burda 1998; Scharff et al. 1999). Aufgrund dieser Zusammenhänge kann der momentane soziale Rang eines jeden Individuums zu jeder beliebigen Zeit mit hinreichender Genauigkeit abgeschätzt werden, wenn sein Geschlecht und sein Alter im Kontext der gerade aktuellen Gruppenkomposition betrachtet werden: Männchen aus frühen Würfen dominieren in der Regel alle später geborenen Geschwister; früh geborene Weibchen dominieren ihre jüngeren Schwestern, werden aber von allen ausgewachsenen Brüdern (älteren ebenso wie jüngeren) dominiert; etc..

Um den Einfluss des sozialen Ranges auf die Lebenserwartung unabhängig vom reproduktiven Status zu bewerten, wurde jedes nicht-reproduktive Tier einer von zwei Gruppen zugeordnet: a) "dominante" Individuen, die zu einem Zeitpunkt die Geschlechtsreife erlangten, als sich keine dominanteren Geschwister in der Kolonie befanden; und b) "subdominante" Individuen, die zu einem Zeitpunkt die Geschlechtsreife erreichten, als mindestens ein dominantes Geschwistertier der Kolonie angehörte. Die Lebenserwartung beider Gruppen wurde auf die bereits weiter oben (Kap. 2.3) beschriebene Weise verglichen.

3.2.7 Aktivitätsbudgets

Zwischen Mai 2004 – September 2005 wurde allen adulten Individuen der vorhandenen Bestände mit Hilfe von geeigneter Fellfarbe (RAIDEX[®], D-72581 Oettingen/Erms) Codes aufgebracht, die eine individuelle Identifizierung erlaubten (beispielhaft dargestellt in Abb. 2). Die Markierung der Tiere erfolgte mit Hilfe eines handelsüblichen Pinsels und führte in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle zu keiner sichtbaren Verhaltensänderung bei den Tieren. In seltenen Fällen inspizierte ein frisch markiertes Tier seinen eigenen Körper an der Stelle, an der die Farbe aufgetragen worden war; dieses Verhalten setzte sich niemals länger als wenige Minuten fort. Eine länger andauernde Inspektion der Markierungen anderer Kolonimitglieder wurde nie beobachtet.



Abbildung 2: Individuelle Farbmarkierung in einer *Fukomys anelli* – Kolonie

Dargestellt sind frisch markierte Tiere. Nach dem Abtrocknen verblasste die Markierung nur unwesentlich und blieb für mindestens 3 – 4 Wochen erhalten (Photo: Marcus Schmitt).

Frühestens 48 Stunden nach Aufbringen der Codes wurden die

Kolonieverbände für 72 h gefilmt. Als Kamera diente eine handelsübliche VHS-Video-Kamera (Panasonic VHS-C Movie Camera NV-A1), die mit einen Zeitrafferfähigen Videorekorder verbunden wurde (Panasonic Time Lapse AG-6730). Dieser stand in einem abgetrennten Nebenraum, um ein störungsfreies Wechseln der Kassetten während des Filmens zu gewährleisten.

Die Kamera wurde an einer eigens dafür konstruierten Aufhängung lotrecht an der Decke des Tierraums installiert, so dass die Terrarien der zu beobachtenden Kolonien zur Aufnahme direkt unter die Kamera platziert werden konnten. Die Aufnahmen wurden mit 8fachem Zeitraffer gemacht (24-h-Modus). Dadurch verlängert sich die Aufnahmekapazität eines herkömmlichen dreistündigen Bandes auf 24 h. Diese Einstellung stellte einen guten Kompromiss zwischen zeitsparender Verdichtung und gleichzeitiger Differenzierbarkeit der zu quantifizierenden Verhaltensweisen dar. Mit Hilfe der Beobachtungs-Software "Observer[®] Video-Pro", Version 4.0 für Windows (NOLDUS[®] Information Technology, Wageningen/NL) wurden anschließend für jedes Individuum folgende Verhaltensweisen/-kategorien zeitlich quantifiziert: „schlafen²“, „fressen“ sowie „aktiv“ (Bewegen; Graben; Tragen oder Horten von Futterstücken, ohne diese zu fressen; Nestbau). Diese Verhaltensweisen machten bei allen untersuchten Individuen mehr als 95% des gesamten Zeitbudgets aus. Andere Verhaltensweisen wie z. B. Kopulationen oder Grooming wurden ebenfalls aufgenommen, werden hier aber nicht gesondert dargestellt. Die anteiligen Zeitbudgets, die den verschiedenen Verhaltensweisen gewidmet worden waren, wurden mittels einer einfaktoriellen Varianzanalyse (ANOVA) und im Falle von signifikanten Unterschieden mit Bonferroni *Post Hoc* - Tests verglichen. Zuvor wurde durch Vortests (Kolomogorov-Smirnov) überprüft und bestätigt, dass die Daten in ihrer Gesamtheit normal verteilt waren (alle Tests: SPSS Version 11.5).

Sofern sich die Aktivitätsmuster von Breedern und Non-Breedern unterschieden, wurde einem Teil der nicht-reproduktiven Tiere der betreffenden Spezies insgesamt 6 Wochen lang regelmäßig Gelegenheit gegeben, sexuell aktiv zu

² Ein Tier galt als „schlafend“, wenn es sich innerhalb des Nestbereiches befand und dort nicht fraß oder das Nest ausbesserte.

werden, um einen möglichen kausalen Zusammenhang zwischen allgemeiner Aktivität und sexueller Aktivität zu überprüfen. Zu diesem Zweck wurden je ein weiblicher und ein männlicher Non-Breeder aus getrennten Kolonien 3-4 Mal wöchentlich für jeweils eine Stunde in kleinen Terrarien (40 x 50 cm) verpaart, deren Boden mit Torf bedeckt war. Folgende Verhaltenweisen wurden protokolliert: Aggression, Desinteresse, Beschnupern, Putzen des Partners, Lordosestellung, Partner am Schwanz ziehen, Flucht vor dem Partner, Aufreiten, Kopulation. Der übrig gebliebene Teil der Non-Breeder hatte keinen Kontakt zu anders geschlechtlichen Tieren aus einer anderen Kolonie und diente als Kontrollgruppe. Die Auswahl der Kontroll- bzw. Versuchstiere erfolgte zufällig und wurde nach Beginn der Versuche nicht geändert, unabhängig vom Ausgang der Verpaarungen. In einem Fall entwickelten sich ernsthafte Aggressionen zwischen den verpaarten Tieren; diese wurden daraufhin getrennt und aus der Versuchsreihe ausgeschlossen. Nach Beendigung der Paarungsserie wurden die Kolonien erneut für jeweils 72 h gefilmt, die Aktivitätsbudgets auf dieselbe Art quantifiziert wie zuvor und mit den individuellen Werten vor der Aufnahme sexueller Aktivität verglichen (gepaarter t-Test, SPSS Version 11.5).

4. Ergebnisse

4.1 Lebensdauer von Bathyergiden im inter- und intrafamiliären

Vergleich

Bei Nagetieren besteht die säugetier-typische allometrische Beziehung zwischen Adultgewicht und maximal potentieller Lebensspanne (MLS). Sechs der sieben Bathyergiden-Arten, die in die Analyse aufgenommen wurden, besitzen bezogen auf ihr Adultgewicht eine überdurchschnittliche Lebensdauer (Abb. 3).

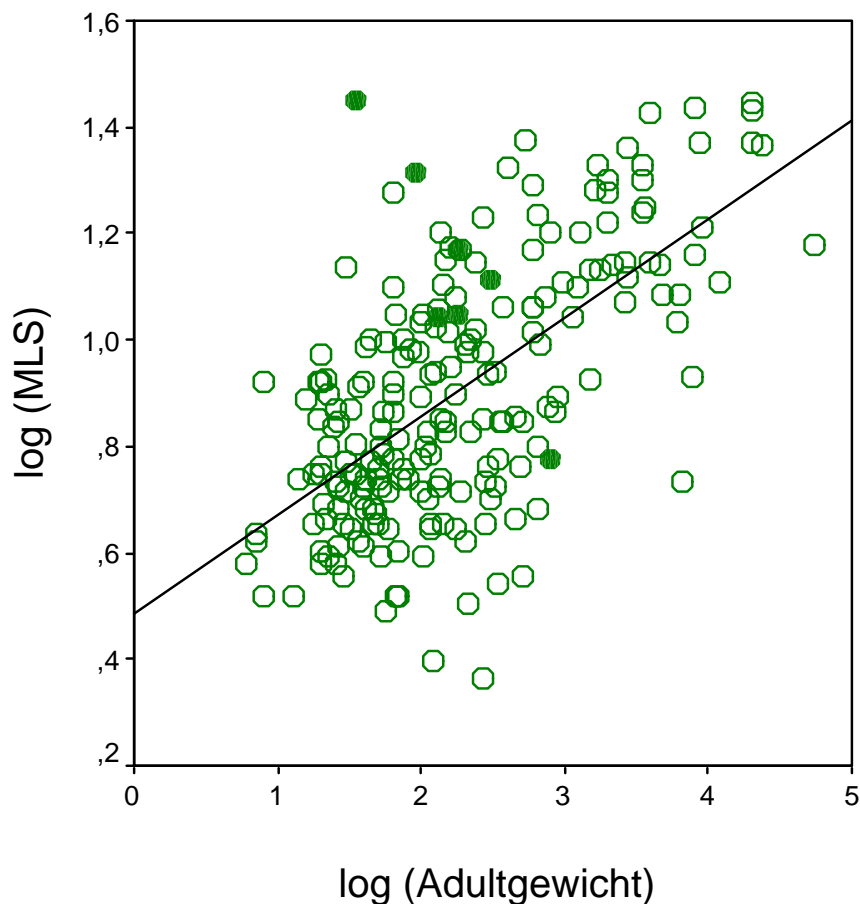


Abbildung 3: Maximale Lebensspanne (MLS) als Funktion des Gewichts bei Nagetierarten.

Gefüllte Kreise: Spezies der Familie Bathyergidae, offene Kreise: Spezies aus anderen Familien. Gesamtzahl der untersuchten Arten: 212. Die Gewichtsdaten sind Mittelwerte über mehrere Individuen beider Geschlechter. Die Regressionsgerade der Funktion ist dargestellt (lineare Regression nach Pearson, $F = 135,54$; $df = 211$; $r^2 = 0,392$; $P < 0,0001$)

Auf dem Level der Familien weisen sich Bathyergidae durch eine überdurchschnittlich lange Lebensdauer aus (Abb. 4). Die linksseitige (d. h. „positive“) Distanz zur Regressionsgeraden ist größer als bei allen anderen betrachteten Familien mit Ausnahme der Spalacidae:

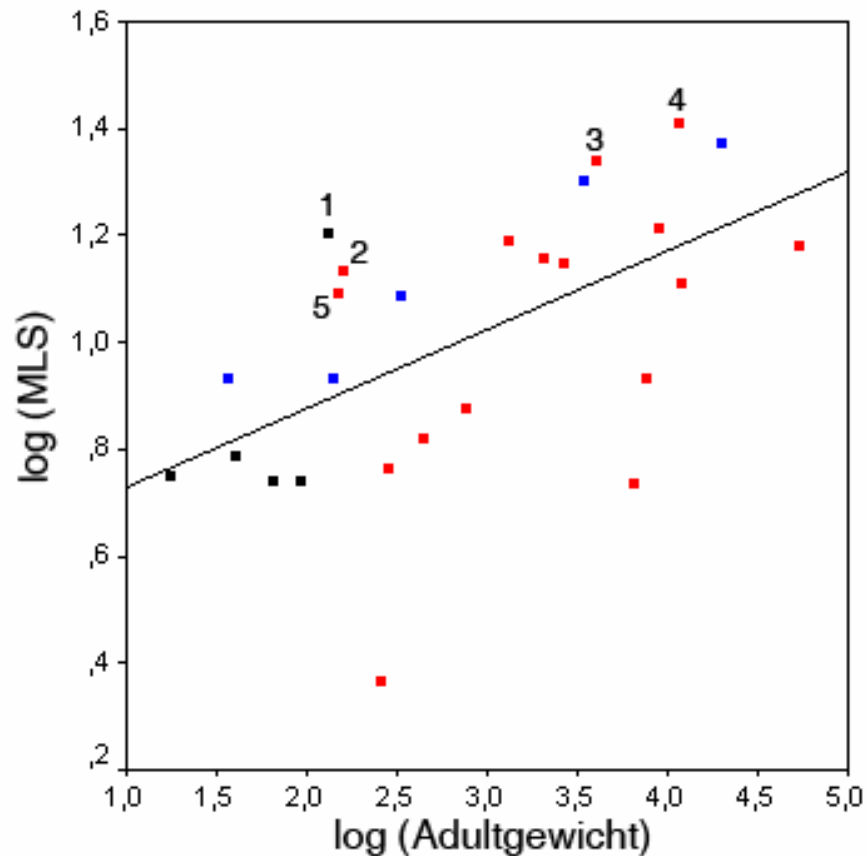


Abbildung 4: Maximale Lebensspanne (MLS) als Funktion des Gewichts bei Nagetierfamilien.

Die Daten zum Adultgewicht und zur maximalen potentiellen Lebensspanne (MLS) sind Mittelwerte über alle einbezogenen Vertreter einer jeweiligen Familie. Schwarz: Unterordnung Myomorpha; blau: Sciuomorpha; rot: Caviomorpha (gemäß der Klassifikation von Corbet & Hill (1980)). Die Regressionsgerade der Funktion ist dargestellt (lineare Regression nach Pearson, $F = 11,17$; $df = 25$; $r^2 = 0,318$; $P = 0,003$). Die fünf relativ langlebigsten Familien sind entsprechend der Reihenfolge ihres Abstandes zur Regressionsgeraden gekennzeichnet (in [Klammern]: Anzahl der analysierten Spezies pro Familie): 1: Spalacidae [1], 2: Bathyergidae [6], 3: Erethizontidae [3], 4: Hystricidae [5], 6: Octodontidae [2].

Innerhalb der Familie korrelieren Körpergröße und maximale Lebensdauer der einzelnen Spezies negativ. Die sozialen Arten der Gattungen *Cryptomys*, *Fukomys* und *Heterocephalus* haben bezogen auf ihr Körpergewicht durchgängig eine längere MLS als die solitären Arten der Gattungen *Georychus* und *Bathyergus* (Abb. 5):

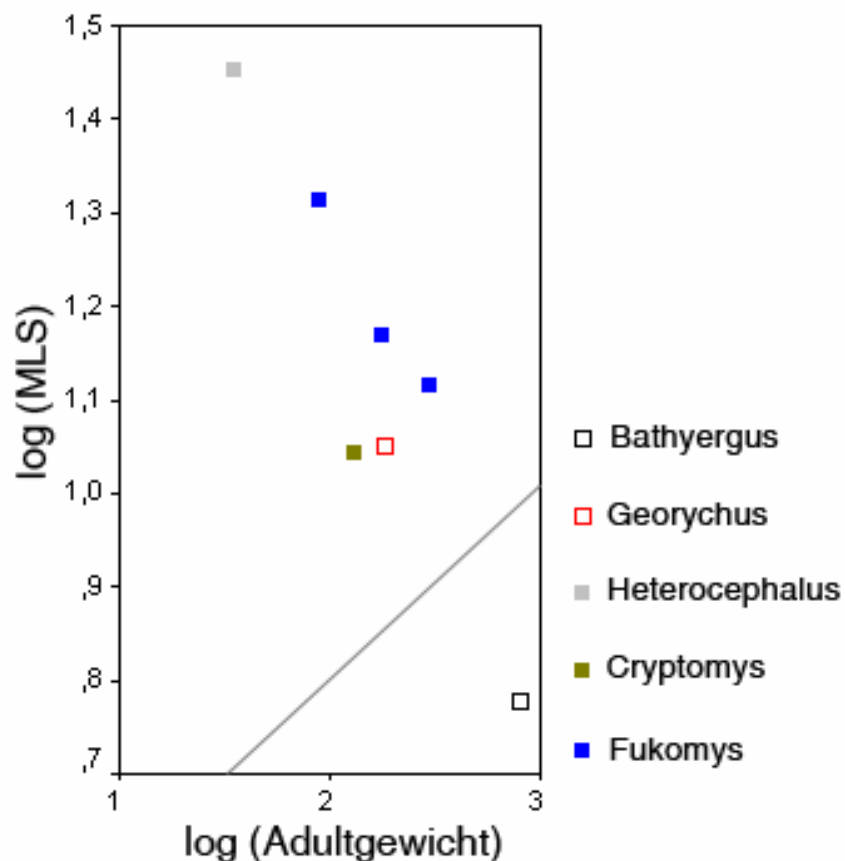


Abbildung 5: Maximale Lebensspanne und Adultgewicht innerhalb der Familie Bathyergidae

Einbezogen sind Vertreter von fünf der sechs Gattungen der Familie. Gefüllte Quadrate: soziale, monogame Arten; offene Quadrate: solitäre, polygame Arten. Zur Orientierung ist der Verlauf der Regressionsgerade für die Gesamtheit aller Nagetierarten (vgl. Abb. 3) mit dargestellt.

4.2 Intraspezifische Lebenserwartung bei *Fukomys*

4.2.1 Lebenserwartung in Abhängigkeit des reproduktiven Status

a) *Fukomys anselli*

In beiden Geschlechtern lebten die reproduktiven Tiere signifikant länger als die nicht-reproduktiven Tiere. Der Zuwachs der durchschnittlichen Lebenserwartung von Breedern im Vergleich zu Non-Breedern gleichen Geschlechts betrug jeweils rund 100 % (alle Angaben in Jahren; $\bar{X} \pm SE$, ♀♀: Breeder (N=24) $8,27 \pm 0,76$; Non-Breeder (N=22) $4,27 \pm 0,40$. Log Rang test: $\chi^2 = 16,76$, d.f. = 1, $P < 0,0001$; ♂♂: Breeder (N=21) $11,09 \pm 1,38$; Non-Breeder (N=28) $4,84 \pm 0,48$. $\chi^2 = 17,84$, d.f. = 1, $P < 0,0001$). Innerhalb der reproduktiven Kasten war die Lebenserwartung unabhängig vom Geschlecht (Breeder: $\chi^2 = 2,58$, d.f. = 1, $P = 0,108$; Non-Breeder: $\chi^2 = 0,078$, d.f. = 1, $P = 0,782$). Weder bei reproduktiven noch bei nicht-reproduktiven Tieren gab es keinen signifikanten Unterschied zwischen den Geschlechtern.

Der Zuwachs der maximalen Lebensspanne betrug in beiden Geschlechtern jeweils rund 150 %. Mit Ausnahme eines einzelnen Weibchens, das relativ jung (~ 3 Jahre) starb, erreichten alle reproduktiven Tiere ein Alter von mindestens 6 Jahren, unabhängig von ihrem Geschlecht. Das älteste reproduktive Weibchen war bei Beendigung der Datenaufnahme 14,9 Jahre alt und säugte zu diesem Zeitpunkt gerade ihren 15. Wurf. Die beiden ältesten reproduktiven Männchen gehörten bereits in den 80er Jahren zum Zuchtbestand und lebten jeweils rund 20 Jahre, bevor sie im Jahre 2005 starben. Im Gegensatz dazu waren in der Gruppe der Non-Breeder nach Erreichen des geschlechtsreifen Alters zu jedem Zeitpunkt Todesfälle zu verzeichnen. Bisher starben alle Non-Breeder, bevor sie 8 Jahre alt wurden (Abb. 6):

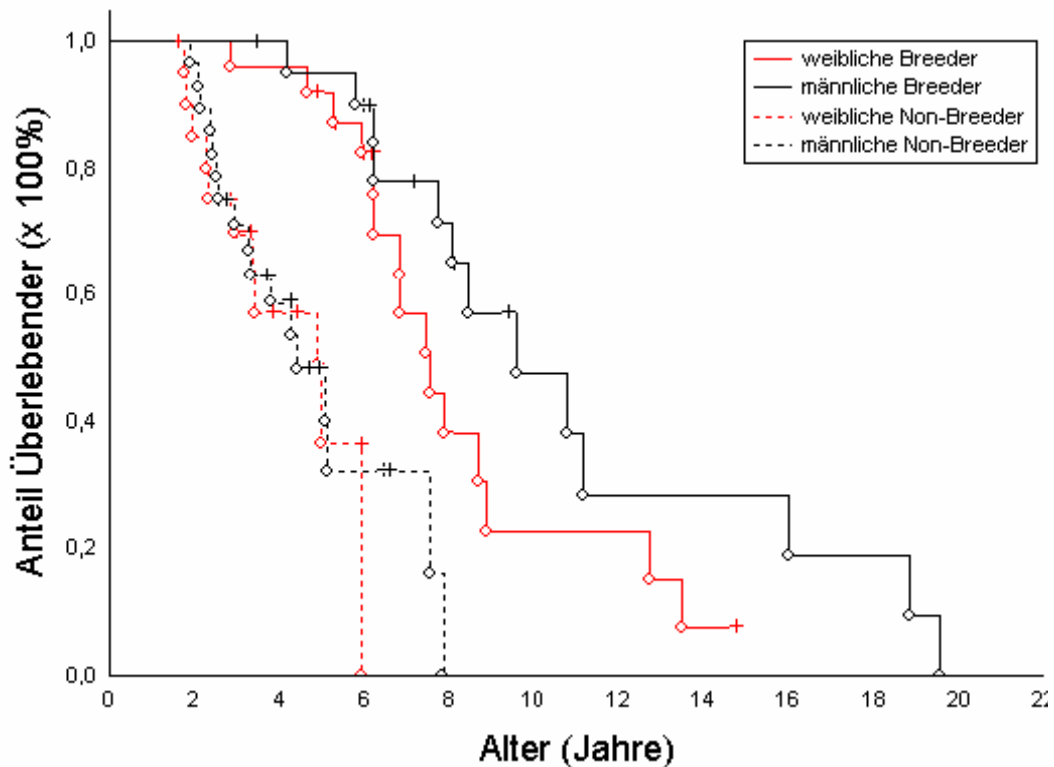


Abbildung 6: Überlebenskurven bei *Fukomys anselli* in Abhängigkeit von reproduktivem Status und Geschlecht.

Kreuze symbolisieren zensierte Datenpunkte. In beiden Geschlechtern lebten Breeder signifikant länger als Non-Breeder. Innerhalb der reproduktiven Kasten war die Lebenserwartung unabhängig vom Geschlecht. Statistische Details sind im Text angegeben.

b) *Fukomys mechowii*

Weibliche Breeder lebten signifikant länger als ihre nicht-reproduktiven Geschlechtsgenossinnen. Der Zuwachs der durchschnittlichen Lebenserwartung von Breedern im Vergleich zu Non-Breedern betrug rund 90 % (alle Angaben in Jahren; $\bar{X} \pm SE$: Breeder (N=11) $8,37 \pm 0,38$, Non-Breeder (N=33) $4,5 \pm 0,40$, Log Rang Test: $\chi^2 = 9,02$, d.f. = 1, $P < 0,01$). Bei Männchen war der Unterschied gleichsinnig, aber nicht signifikant (Breeder (N=13) $7,16 \pm 0,46$, Non-Breeder (N=25) $4,29 \pm 0,19$, $\chi^2 = 1,04$, d.f. = 1, $P = 0,31$). Innerhalb der jeweiligen Kasten gab es keinen

signifikanten Unterschied zwischen den Geschlechtern (Breeder: $\chi^2 = 0,13$, d.f. = 1, $P = 0,72$; Non-Breeder: $\chi^2 = 1,96$, d.f. = 1, $P = 0,16$).

Der bisher früheste Tod eines weiblichen Breeders wurde bei 5,8 Jahren verzeichnet, die beiden ältesten Weibchen dieser Kaste sind > 10 Jahre alt und lebten bei Beendigung der Datenaufnahme noch immer. Unter den reproduktiven Männchen starb das jüngste Tier mit 3,8 Jahren, während das älteste Tier dieser Kaste mittlerweile ebenfalls älter als 10 Jahre ist und bei Beendigung der Datenaufnahme noch lebte. In der Gruppe der Non-Breeder setzten, ähnlich wie bei *F. anselli*, die Todesfälle deutlich früher ein (in beiden Geschlechtern bei ca. 2 Jahren). Die bisher ältesten Tiere dieser Kaste sind 8 Jahre (Weibchen) bzw. 7,2 Jahre alt (Männchen). Beide genannten Individuen lebten bei Beendigung der Datenaufnahme noch (Abb. 7):

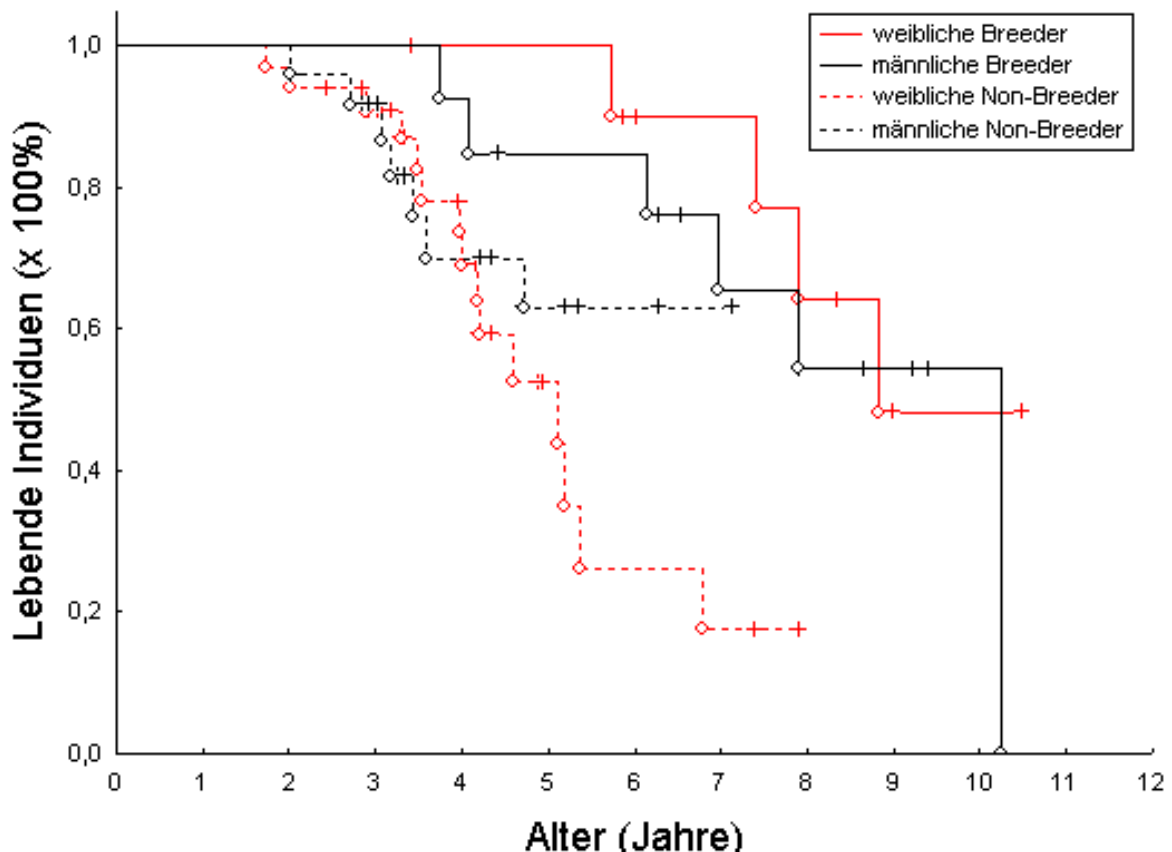


Abbildung 7: Überlebenskurven bei *Fukomys mechowii* in Abhängigkeit von reproduktivem Status und Geschlecht.

Kreuze symbolisieren zensierte Datenpunkte. Weibliche Breeder lebten signifikant länger als ihre nicht-reproduktiven Geschlechtsgenossinnen, bei Männchen war der Unterschied nicht signifikant. Innerhalb der jeweiligen reproduktiven Kasten gab es keinen signifikanten Unterschied zwischen den Geschlechtern. Statistische Details finden sich im Text.

4.2.2 Zufälligkeit der Zuchtauswahl

Spätere Reproduktive und spätere Nicht-Reproduktive wuchsen bei *F. anelli* während ihrer juvenilen Phase gleich schnell. Dies galt für Weibchen ebenso wie für Männchen (Einfaktorielle ANOVA, ♀♀: $F = 0,001$, $P = 0,978$; ♂♂: $F = 1,389$, $P = 0,245$; Abb. 8). Es ist folglich nicht anzunehmen, dass Individuen mit besonders guter Konstitution bei der Auswahl der reproduzierenden Tiere bevorzugt wurden.

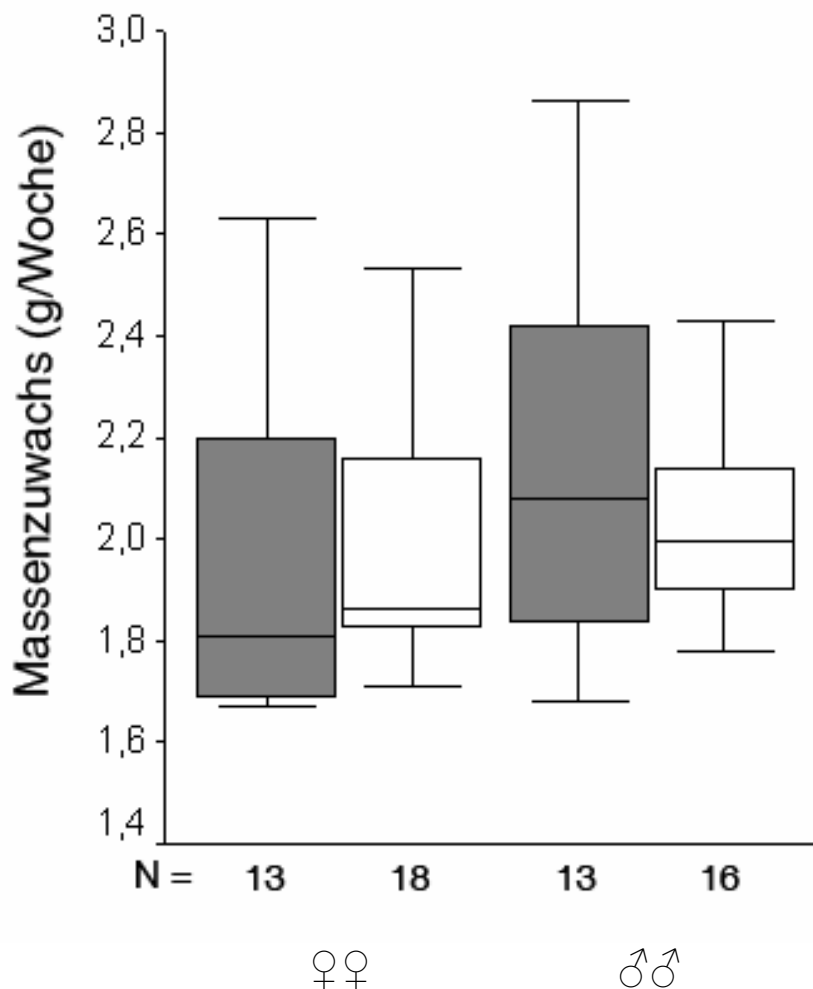


Abbildung 8: Wachstum juveniler *Fukomys anelli* als Maß für ihre individuelle Qualität.

Grau: zukünftige Breeder; weiß: zukünftige Non-Breeder. Die Wachstumsraten wurden durch wöchentliche Wiegen während der Phase linearen Massenzuwachses (erste sechs Lebensmonate, Begall & Burda 1998) ermittelt. In keinem Geschlecht wuchs eine der Gruppen schneller als die andere.

4.2.3 Lebenserwartung in Abhängigkeit vom sozialen Status

a) *Fukomys anselli*

Dominante (N=16) und subdominante Non-Breeder (N=34) zeigten keinen Unterschied in ihrer Lebenserwartung (Abb. 9). Dieses Ergebnis hatte auch dann Bestand, wenn die Kriterien für die Einordnung in die jeweiligen Gruppen (z. B. die Anzahl erlaubter höherrangiger Geschwister) modifiziert, oder wenn beide Geschlechter getrennt analysiert wurden (nicht abgebildet).

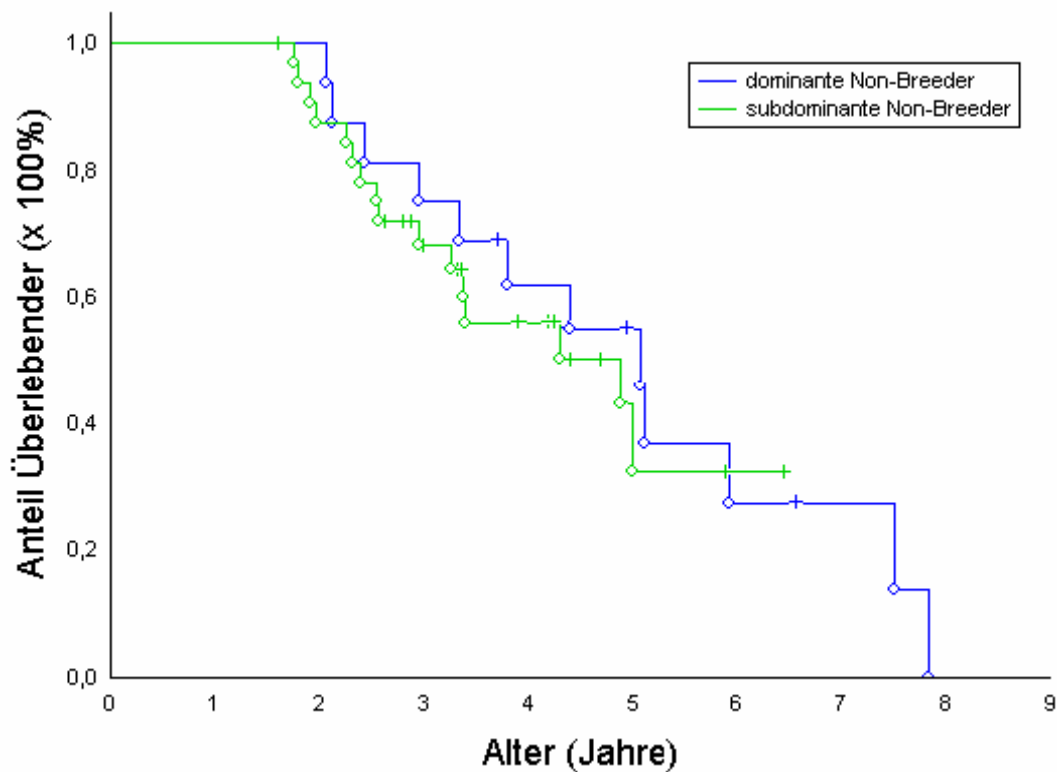


Abbildung 9: Überlebenswahrscheinlichkeit nicht-reproduktiver *Fukomys anselli* in Abhängigkeit von ihrem sozialen Umfeld.

“Dominante Geschwister”: kein Geschwistertier mit höherem Rang präsent bei Erreichen der Geschlechtsreife; “subdominante Geschwister”: mindestens ein Geschwistertier mit höherem Rang präsent bei Erreichen der Geschlechtsreife. Geschlechter kombiniert; Kreuze symbolisieren zensierte Datenpunkte. Beide Gruppen unterschieden sich nicht hinsichtlich ihrer Lebenserwartung (log rank test, $\chi^2 = 0.245$, d.f. = 1, $P = 0.621$).

b) *Fukomys mechowii*

Dominante (N=13) und subdominante Non-Breeder (N=44) zeigten keinen Unterschied in ihrer Lebenserwartung (Abb. 5). Auch hier änderte sich nichts an diesem Ergebnis, wenn die Kriterien für die Einordnung in die jeweiligen Gruppen modifiziert oder die Geschlechter getrennt analysiert wurden (nicht abgebildet).

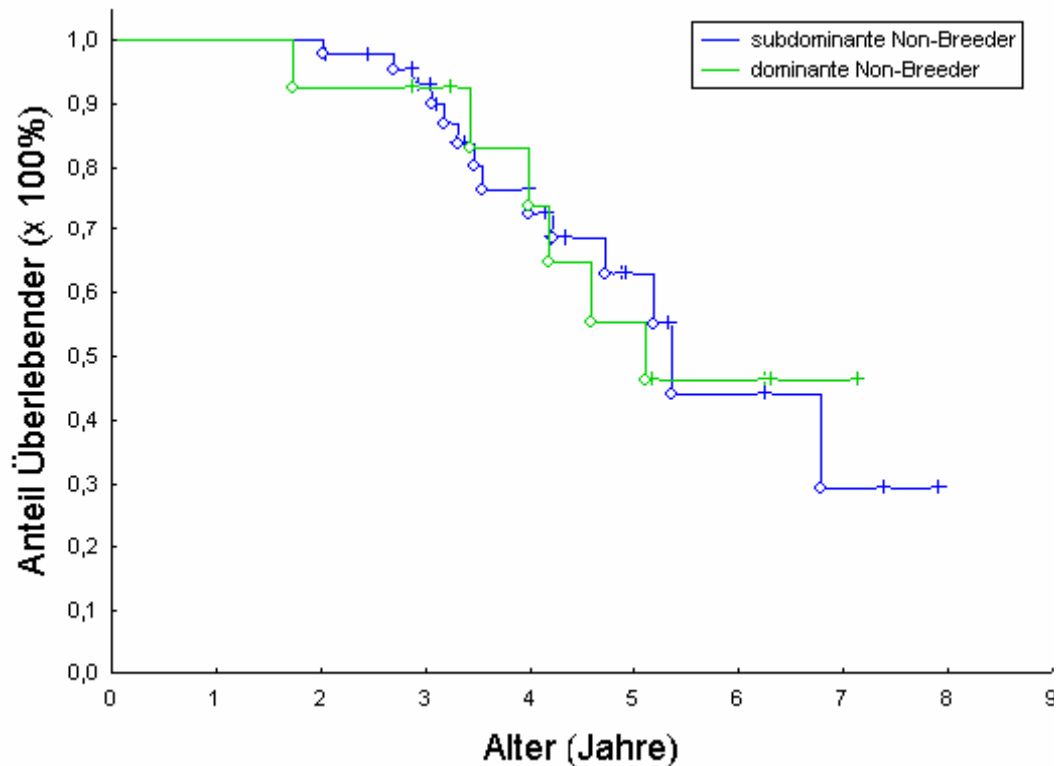


Abbildung 10: Überlebenswahrscheinlichkeit nicht-reproduktiver *Fukomys mechowii* in Abhängigkeit von ihrem sozialen Umfeld.

Gleiche Begrifflichkeit wie in Abb. 9. Kreuze symbolisieren zensierte Datenpunkte. Subdominante und dominante Non-Breeder unterschieden sich hinsichtlich ihrer Lebenserwartung nicht (log rank test, $\chi^2 = 0.07$, d.f. = 1, $P = 0.78$).

4.2.4 Aktivitätsbudgets

a) *Fukomys anelli*

Weder bei Weibchen noch bei Männchen wurde hinsichtlich der Zeit, die mit Schlafen und Ruhen, Nahrungsaufnahme oder Arbeiten verbracht wurde, ein Unterschied zwischen den reproduktiven und den nicht-reproduktiven Tieren festgestellt (Einfaktorielle ANOVA, schlafen: $F = 0,522$, $P = 0,669$; fressen: $F = 1,518$, $P = 0,220$; aktiv: $F = 1,733$, $P = 0,171$; Abb. 11):

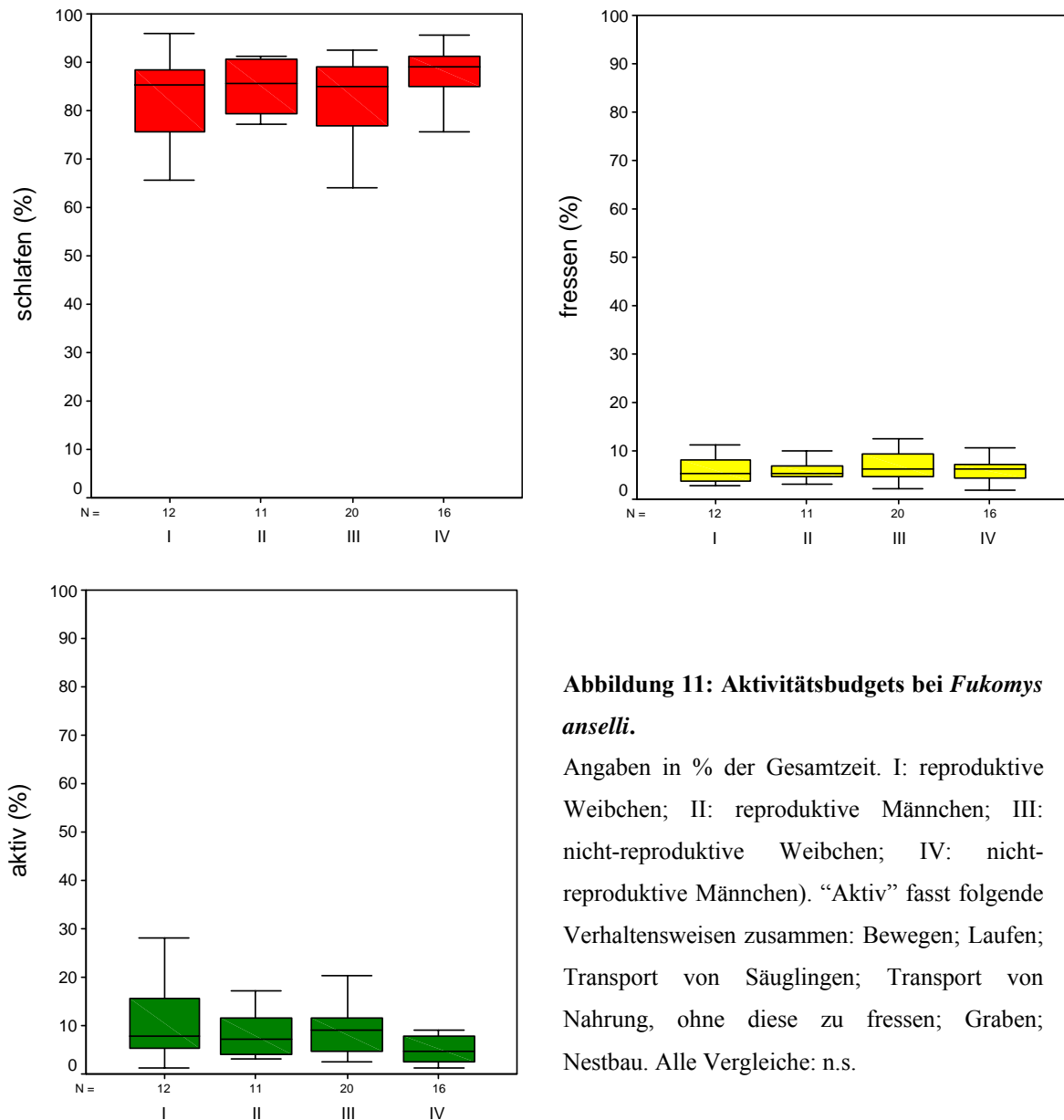


Abbildung 11: Aktivitätsbudgets bei *Fukomys anelli*.

Angaben in % der Gesamtzeit. I: reproduktive Weibchen; II: reproduktive Männchen; III: nicht-reproduktive Weibchen; IV: nicht-reproduktive Männchen). “Aktiv” fasst folgende Verhaltensweisen zusammen: Bewegen; Laufen; Transport von Säuglingen; Transport von Nahrung, ohne diese zu fressen; Graben; Nestbau. Alle Vergleiche: n.s.

b) *Fukomys mechowii*

Weibliche Non-Breeder des Riesengraumulls verbrachten signifikant weniger Zeit schlafend und signifikant mehr Zeit aktiv als alle anderen Gruppen (schlafen: $F = 5,717$, $P = 0,003$, Bonferroni Post Hoc: $P < 0,05$ für alle Vergleiche zwischen nicht-reproduktiven Weibchen und einer beliebigen anderen Gruppe, $P > 0,05$ für alle anderen Vergleiche; aktiv: $F = 6,339$, $P = 0,002$, Bonferroni Post Hoc: $P < 0,05$ für alle Vergleiche zwischen nicht-reproduktiven Weibchen und einer beliebigen anderen Gruppe, $P > 0,05$ für alle anderen Vergleiche). Alle betrachteten Gruppen widmeten der Nahrungsaufnahme gleich viel Zeit ($F = 2,199$, n. s. ($P = 1,06$; Abb. 12):

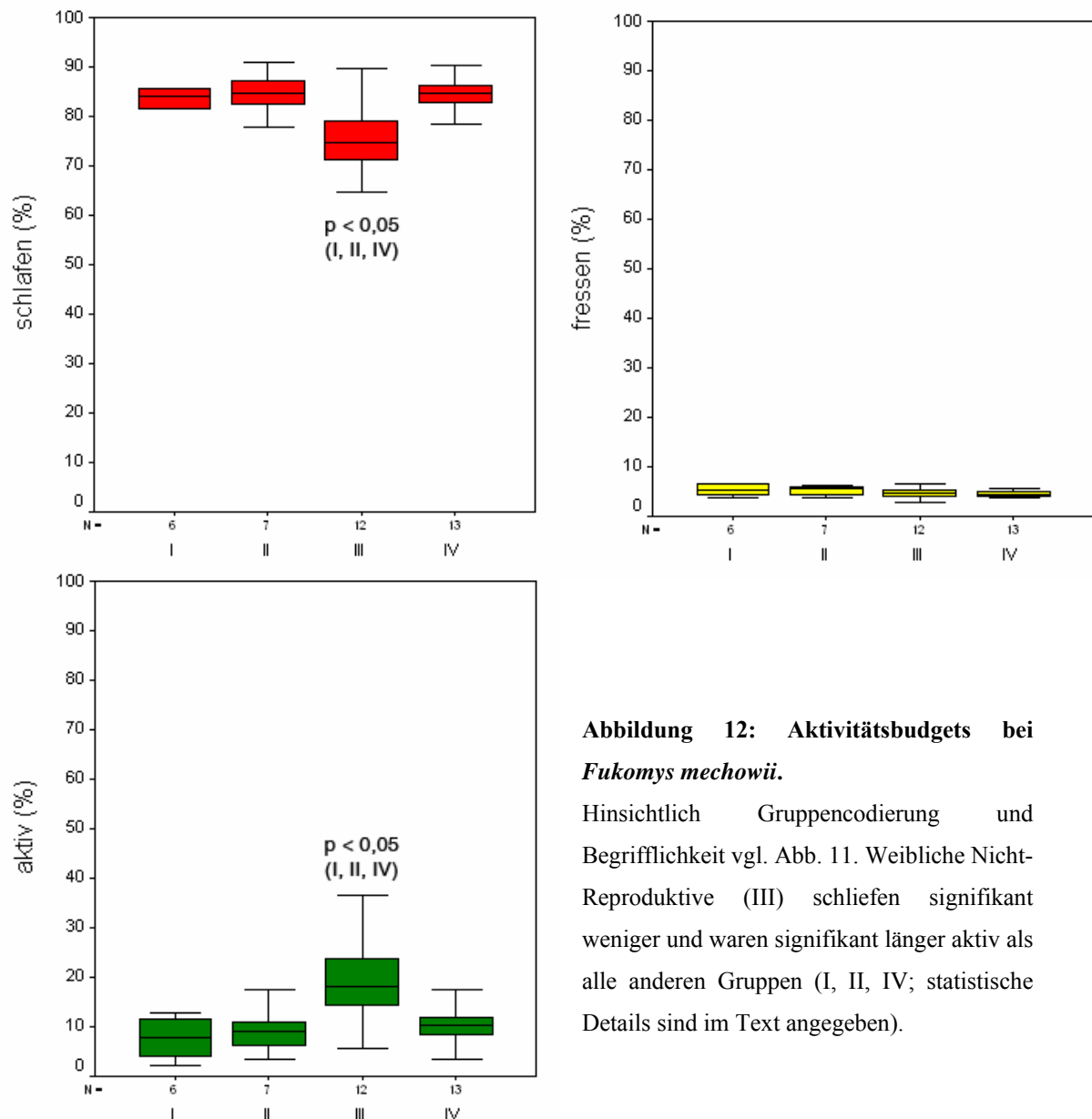


Abbildung 12: Aktivitätsbudgets bei *Fukomys mechowii*.

Hinsichtlich Gruppencodierung und Begrifflichkeit vgl. Abb. 11. Weibliche Nicht-Reproduktive (III) schliefen signifikant weniger und waren signifikant länger aktiv als alle anderen Gruppen (I, II, IV; statistische Details sind im Text angegeben).

Regelmäßige Verpaarungen mit fremden Männchen über einen Zeitraum von sechs Wochen induzierten keine Veränderung in einer der drei Verhaltensweisen bei weiblichen Non-Breedern (schlafen: $t = -0,143$, $P = 0,891$; fressen: $t = -0,655$, $P = 0,533$; aktiv: $t = 0,172$, $P = 0,869$):

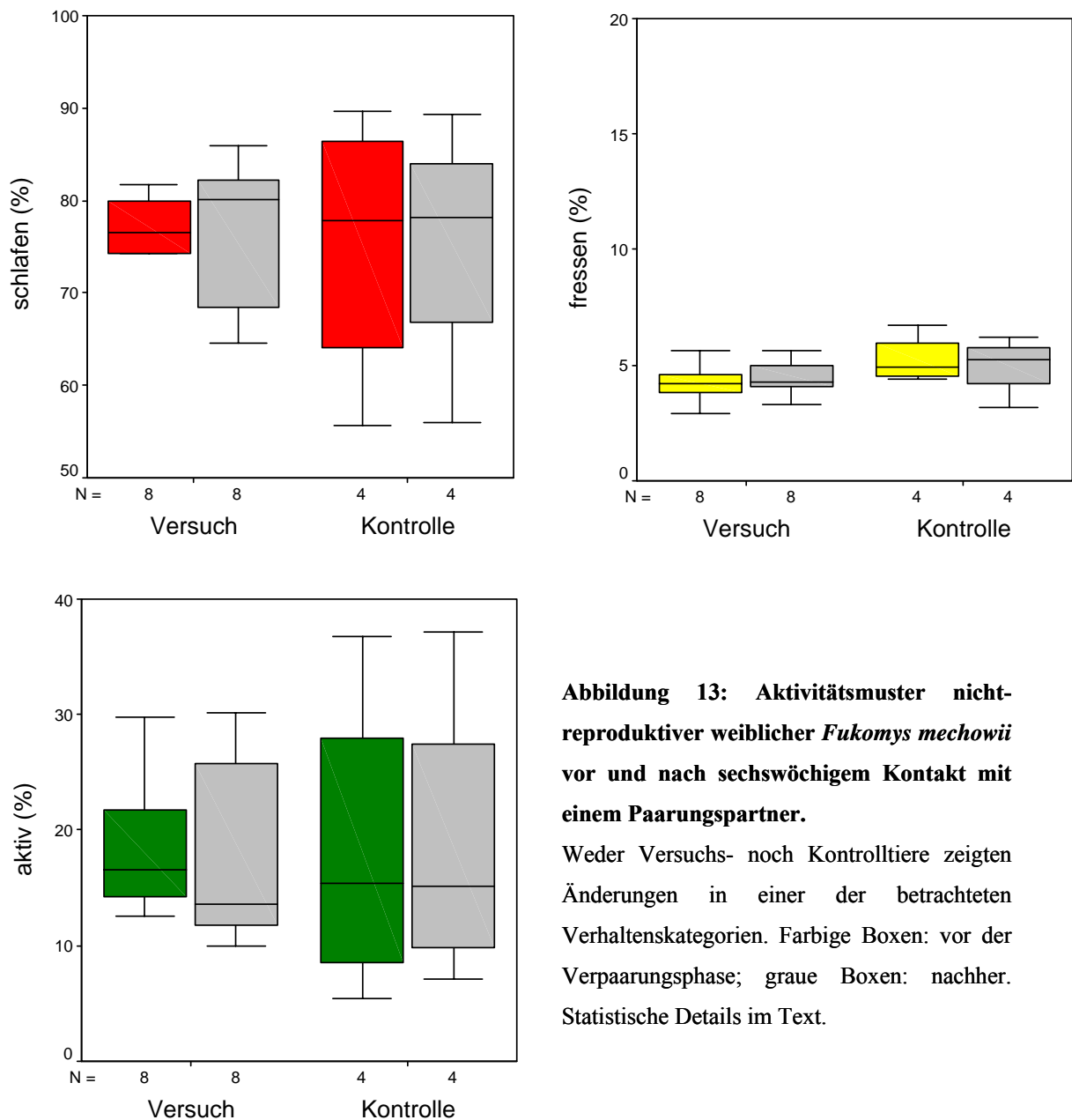


Abbildung 13: Aktivitätsmuster nicht-reproduktiver weiblicher *Fukomys mechowii* vor und nach sechswöchigem Kontakt mit einem Paarungspartner.

Weder Versuchs- noch Kontrolltiere zeigten Änderungen in einer der betrachteten Verhaltenskategorien. Farbige Boxen: vor der Verpaarungsphase; graue Boxen: nachher. Statistische Details im Text.

5. Diskussion

5.1 Langlebigkeitspotential bei Afrikanischen Sandgräbern: inter- und intrafamiliärer Vergleich

Nach der durch eine einzige Art (*Spalax ehrenbergi*) in der Analyse vertretenen Familie Spalacidae besitzen Afrikanische Sandgräber, bezogen auf ihre Körpermasse, die höchste maximale Lebensspanne (MLS) unter allen untersuchten Nagetierfamilien. Gleichgerichtete Abweichungen von der Regressionsgeraden mit ähnlicher Stärke zeigen die Stachelschweine der Alten und Neuen Welt (Hystricidae bzw. Erethizontidae) sowie südamerikanische Trugratten (Octodontidae).

Dass offensichtlich gerade diese Familien überdurchschnittlich langsam altern, kann als Unterstützung evolutionärer Seneszenztheorien betrachtet werden, weil die gemeinsame Hauptvoraussage dieser Theorien bestätigt wird: die intrinsische Seneszenzrate ist allgemein umso langsamer, je geringer das extrinsische Mortalitätsrisiko ausfällt. Alle genannten Familien mit überdurchschnittlich langer MLS haben entweder aufgrund anatomischer Merkmale oder aufgrund ihrer allgemeinen Lebensweise effektive Schutzmechanismen vor Fraßfeinden – Stachelschweine besitzen ein abschreckendes Stachelkleid, Spalacidae und Bathyergidae leben strikt subterran, Octodontidae teilweise (*Coruro Spalacopus cyanus*).

Vier der fünf genannten Familien gehören der Unterordnung Caviomorpha an; jedoch ist ein phylogenetischer Zusammenhang nicht anzunehmen: auf beiden Seiten der Regressionsgeraden gruppieren sich je acht caviomorphe Familien, was belegt, dass diese Unterordnung allgemein weder zu Lang- noch zu Kurzlebigkeit tendiert. Das überdurchschnittlich große Verhältnis von MLS zu Adultgewicht, das Bathyergiden auszeichnet, dürfte somit mit einiger Sicherheit eine Konsequenz ihrer subterranean Lebensweise sein und dem damit verbundenen Schutz vor Prädatoren und klimatischen Extremen.

Innerhalb der Bathyergidae erreicht die kleinste Spezies (*Heterocephalus*

glaber) das höchste bisher aufgezeichnete Alter aller Familienvertreter, die größte Spezies (*Bathyergus suillus*) das geringste. In der Tat zeigt sich ein exakt entgegengesetzter Trend verglichen mit der Gesamtheit der Nagetiere (bzw. Säugetiere): je höher das Adultgewicht, desto geringer scheint das Potential für Langlebigkeit zu sein. Dies ist bemerkenswert, jedoch kaum kausal; es gibt keinen Grund anzunehmen, warum in dieser Familie die Körpermasse per se einen grundsätzlich anderen Effekt auf die Langlebigkeit ausüben sollte als bei sämtlichen anderen Säugetieren. Andere Faktoren müssen daher für dieses außergewöhnliche Muster verantwortlich sein.

Einer der Gründe besteht wahrscheinlich schlicht darin, dass die betrachteten Arten unterschiedlich gut untersucht sind: *Heterocephalus glaber* beschäftigt seit mehr als 25 Jahren eine wachsende Zahl an Wissenschaftlern, und es liegen gut dokumentierte Lebensdaten für weit über 1000 Individuen in Gefangenschaft vor (vgl. Sherman & Jarvis 2002; Buffenstein 2005). Demgegenüber stehen für die meisten solitären Arten nur vergleichsweise kleine Datensätze zur Verfügung. Auch ist nicht ausgeschlossen, dass nicht alle Arten das Leben in Gefangenschaft gleichermaßen gut vertragen: beispielsweise züchten an der Universität Duisburg-Essen nicht alle *Fukomys*-Arten so gut wie *F. anselli* (eigene Erfahrung), und insbesondere die Zucht einiger solitärer Arten wie dem Silbermull (*Heliophobius argenteocinereus*) oder dem Kap-Strandgräber (*Bathyergus suillus*) gestaltete sich in Gefangenschaft bislang als ausgesprochen schwierig (R. Šumbera pers.; Bennett & Faulkes 2000).

Dennoch gelten die meisten der aufgeführten Bathyergiden-Spezies hinsichtlich ihrer MLS mittlerweile als hinreichend gut (*Georchys capensis*, *Fukomys mechowii*) oder sogar sehr gut (*Cryptomys hottentotus*, *Fukomys damarensis*, *Fukomys anselli*, *Heterocephalus glaber*) untersucht (Bennett & Faulkes 2000; Sherman & Jarvis 2002; N.C. Bennett pers.; Dammann & Burda 2006; diese Arbeit). Es darf also davon ausgegangen werden, dass durch ein besseres Studium der bislang unterrepräsentierten Arten das Bild zwar verfeinert, nicht jedoch in seiner Hauptaussage revolutioniert werden würde: innerhalb der Bathyergiden ist die säuge- bzw. nagetierübliche Assoziation zwischen Körpergröße und MLS aufgebrochen.

Das vergleichsweise geringe Langlebigkeitspotential des Kap-Strandgräbers (*Bathyergus suillus*) lässt sich auch biologisch recht zwanglos erklären, da dieser von allen Bathyergiden wahrscheinlich am häufigsten an die Oberfläche kommt (Jarvis & Bennett 1991; Bennett & Faulkes 2000). Dies kann insbesondere während der Dispersion oder – wie übrigens auch bei der zweiten solitären Spezies in der Analyse, *Georchus capensis* - vereinzelt auch zur Nahrungsaufnahme der Fall sein (Bennett & Faulkes 2000). Jedoch spielen auch spezifische Habitatfaktoren eine Rolle: Strandgräber bewohnen sehr sandiges (Küsten-)Gebiet, in dem die Gangdecken häufiger als bei den anderen Bathyergiden-Gattungen einbrechen und die Tiere nach außen zwingen (Jarvis 1999, 2003). In solchen Fällen sind sie Prädatoren weitestgehend schutzlos ausgeliefert. Regelmäßige Überschwemmungen, die typisch sind für die Kap-Region, sind ein weiterer Ungunsthfaktor (Jarvis 2003). Die für Bathyergidae ungewöhnliche Habitatwahl hängt möglicherweise damit zusammen, dass *Bathyergus* die einzige Gattung innerhalb der Familie ist, deren Vertreter nicht mit den Incisivi, sondern mit den Vorderfüßen graben (Jarvis 1999). Spezifische anatomische und, daraus resultierend, ökologische Gründe setzen *Bathyergus* also wahrscheinlich einem höheren extrinsischen Mortalitätsrisiko aus als die anderen Sandgräbergattungen. Ihre vergleichsweise kurze Lebensspanne ist dadurch ultimativ erklärlich.

Daneben gibt es innerhalb der Afrikanischen Sandgräber eine allgemeine Kovariation von Körpergröße und dem Sozial- und Paarungssystem: die solitären, polygamen Spezies sind typischer Weise größer als die sozialen Arten, die weitgehend bis vollständig monogam leben. Beide Charakteristika der letztgenannten Untergruppe – Sozialität und Monogamie – könnten die Evolution ihrer langen Lebensspanne entscheidend mit beeinflusst haben. Sofern gemeinsam genutzte Nahrungsressourcen nicht limitierend sind, dürfte Sozialität an sich das extrinsische Mortalitätsrisiko des Einzelnen verringern, denn durch das Leben in der Gruppe wird das individuelle Risiko, dem Angriff eines Fraßfeindes zum Opfer zu fallen, kleiner (Alexander et al. 1991). Bei gleichem Prädatorendruck fällt dieser Verdünnungseffekt umso stärker aus, je größer ein Sozialverband ist. Gute Felddaten zur Größe frei lebender Kolonien liegen bisher für drei der fünf aufgeführten Spezies vor, und zumindest diese reihen sich der Voraussage entsprechend ein: *Cryptomys*

hottentotus < *Fukomys damarensis* < *Heterocephalus glaber* (Bennett & Faulkes 2000, Sherman & Jarvis 1991). Angaben zur Gruppengröße wilder Kolonien von *Fukomys mechowii* bzw. *anselli* deuten an, dass beide Arten zur Bildung recht kopfstarker Gruppen neigen, sind insgesamt aber spärlich und weitestgehend anekdotisch (vgl. Kap. 3.2.1 und dort zitierte Quellen). Bessere Freilanddaten für diese beiden Spezies sind zwingend notwendig, um letztgültig zu klären, ob Gruppengröße und Langlebigkeitspotential positiv korreliert sind.

Auch die monogame Lebensweise der sozialen Arten könnte einen Teil der höheren Lebensspanne gegenüber den polygamen Spezies erklären, weil durch den Wegfall wiederkehrender Konkurrenz um Paarungspartner ein wesentlicher Anteil der Kosten durch Reproduktion entfällt. Dies dürfte vor allem für Männchen eine Rolle spielen, die bei Säugetieren in der Regel das kompetitive Geschlecht sind. Möglicherweise kann das Paarungssystem aber auch die weibliche Lebenserwartung – indirekt – im gleichen Sinne beeinflussen: mit dem Grad der Polygamie wächst die Divergenz der sexuellen Interessen beider Geschlechter und somit das Potential für sexuellen Konflikt (Rice 2000; Chapman et al. 2003). Studien an Insekten haben mehrfach belegt, dass davon vor allem die Langlebigkeit von Weibchen verringert wird (Chapman et al. 1998; Crudgington & Siva-Jothy 2000; Stutt & Siva-Jothy 2001; Blanckenhorn et al. 2002). *Drosophila melanogaster*-Weibchen, die mit künstlich auf Monogamie selektierten Männchen verpaart wurden, lebten länger als solche, die mit normal polygamen Wildtyp-Männchen verpaart wurden (Holland & Rice 1999). Zumindest bei Insekten ist also recht gut belegt, dass ein polygames Paarungssystem verkürzenden Einfluss auch auf die weibliche Lebensdauer ausübt. Der Umkehrschluss – Monogamie befördert eine lange Lebensspanne – ist durchaus zulässig: Monogamie wird als einer der wesentlichen Faktoren angesehen, die zur Evolution der extraordinären Lebenserwartung eusozialer Insektenköniginnen geführt haben (Keller & Genoud 1997; Carey 2001).

Für Vertebraten liegen bis dato kaum vergleichbare Studien vor. Auch auf vergleichender (d. h. taxon-übergreifender) Ebene ist der mögliche Einfluss des Paarungssystems auf die Lebensdauer von Wirbeltieren bisher vergleichsweise wenig untersucht. Interessant in diesem Zusammenhang ist, dass z.B. bei Vögeln die

langlebigsten Artengruppen – Papageien und Albatrosse – diejenigen sind, die in besonders stabilen monogamen Paarbeziehungen leben. Die Frage nach einer möglichen Verbindung von Monogamie und Lebenserwartung wird an späterer Stelle erneut aufgegriffen werden (Kap. 5.2.5); auf taxon-übergreifender Ebene würde eine ausführlichere Besprechung des Themas den thematischen Rahmen der hier vorliegenden Arbeit sprengen. Es bleibt anzuregen, diesem möglicherweise aufschlussreichen Aspekt in näherer Zukunft mehr Aufmerksamkeit zu schenken als bisher.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass die Bathyergidae eine überdurchschnittlich langlebige (d.h. langsam alternde) Nagetierfamilie sind; angesichts ihrer streng subterranean Lebensweise ist dieser Befund im Einklang mit evolutionären Seneszenz-Theorien. Innerhalb der Familie ist das Potential für Langlebigkeit vom Adultgewicht entkoppelt. Die Vielzahl der Sozial- und Paarungssysteme sowie der ökologischen Rahmenbedingungen innerhalb dieser Familie bildet ein interessantes Substrat für eine verfeinerte Sichtweise auf die Faktoren, die der Evolution von Säugetier-Lebensspannen ultimativ zu Grunde liegen. Bessere Daten für einige bisher unterrepräsentierte Arten (z. B. *Bathyergus suillus*, *Bathyergus janetta*, *Heliophobius argenteocinereus*) bzw. Aspekte (Gruppengröße freilebender *Fukomys* – Arten, Prädationsdruck) sind wünschenswert, um ein noch genaueres Bild zu erhalten.

5.2 Intraspezifische Seneszenzmuster bei *Fukomys*

Seit der Beschreibung von Eusozialität in Kolonien der geselligen Bathyergiden-Arten hat sich eine Vielzahl an Studien mit den Interaktionen eusozialer Organisation und der Lebensgeschichte dieser Tieren beschäftigt (vgl. Bennett & Faulkes 2000 und darin zitierte Arbeiten). Allerdings gibt es bisher nur fünf Veröffentlichungen, die sich explizit mit den Bereichen Langlebigkeit und/oder Altern befassen. Alle diese Studien wurden an einer einzigen Art (*Heterocephalus glaber*) durchgeführt und überschneiden sich inhaltlich z. T. stark. Sie liefern

wertvolle Informationen über das ungewöhnliche Langlebigkeitspotential dieser Art (> 28 Jahre; somit sind Nacktmulle die langlebigsten bekannten Nagetiere; Buffenstein & Jarvis 2002) sowie über physiologische Aspekte des Alterns der Tiere (Andziak et al. 2005; O'Connor et al. 2005). Allerdings wurden bisher nur Angaben zur maximalen, nicht jedoch zur mittleren Lebenserwartung gemacht (Sherman & Jarvis 2002, Buffenstein 2005). Somit geben auch diese Studien letztlich keinen Aufschluss darüber, ob die Geschwindigkeit des Alterns - wie bei eusozialen Insekten - durch die Kastenzugehörigkeit beeinflusst wird.

Die hier vorgestellte Arbeit zeigt, dass eben dies bei eusozialen Sandgräbern der Gattung *Fukomys* der Fall ist. Reproduzierende, sexuell aktive Gründer-Tiere dieser in Zambia beheimateten Graumulle haben eine rund doppelt so hohe Lebenserwartung wie Tiere gleichen Geschlechts, die auf eigene Fortpflanzung verzichten. Dieser Unterschied findet sich in beiden Spezies und hier jeweils bei beiden Geschlechtern (bei *Fukomys mechowii* - Männchen allerdings statistisch nicht gesichert).

Die augenscheinlich lebensverlängernde Wirkung sexueller Aktivität bzw. Reproduktion bei *Fukomys* steht im Widerspruch zu einer Kernannahme etablierter Theorien zur Evolution von organismischen Lebensgeschichten („life histories“) und Seneszenz und verlangt daher nach einer eingehenden Diskussion.

Eine positive Korrelation zwischen zwei Parametern bedeutet nicht zwangsläufig, dass zwischen beiden ein kausaler Zusammenhang besteht. Altern ist ein multifaktorieller Prozess (Weinert & Timiras 2003) und wird nicht allein davon bestimmt, wie stark die Investition in Fortpflanzung ausfällt. Auch können die Kosten der Fortpflanzung ihrerseits durch eine Reihe von Faktoren maskiert werden, so dass sie auf Populationsebene manchmal nur schwer nachzuweisen sind, selbst wenn sie dem reproduzierenden Individuum tatsächlich erwachsen (Stearns 1992; Messina & Fry 2003). Unter bestimmten Umständen können sogar positive Korrelationen zwischen Fertilität und Lebenserwartung entstehen und eine Kausalität suggerieren, die nicht besteht (s. u.; Stearns 1992; Clutton-Brock 1998). Um den Effekt sexueller Aktivität und Reproduktion auf die Lebenserwartung von *Fukomys*

korrekt einzuschätzen, müssen daher auch andere Faktoren berücksichtigt werden, die mit dem reproduktiven Status einhergehen und ihrerseits Einfluss auf die Alterungsrate nehmen könnten.

5.2.1 Intrinsische Qualitätsunterschiede?

Kosten durch Reproduktion können überdeckt werden, wenn die natürliche Variabilität im Genpool einer Population an bestimmten fitnessrelevanten Loci hoch ist. Besonders robuste Individuen (d.h. solche mit einer überdurchschnittlich guten Überlebensprognose) haben häufig einen höheren Fortpflanzungserfolg als körperlich schwächere Populationsmitglieder (Clutton-Brock et al. 1982; Stearns 1992; Papadopoulos et al. 2004). Dies kann zwei Ursachen haben, die einander nicht ausschließen: (i) Individuen mit besonders guter Konstitution sind attraktiver und haben deswegen mehr Paarungsmöglichkeiten als andere (Hannon & Dobush 1997); oder (ii) Individuen mit besonders guter Konstitution können erfolgreicher Ressourcen akquirieren als andere und sind dadurch für die späteren Belastungen der Fortpflanzung besser gerüstet (Clutton-Brock et al. 1984; van Noordwijk & de Jong 1986, Messina & Fry 2003). Wenn der Zugewinn im Fortpflanzungserfolg die individuellen Kosten der Reproduktion ausgleicht oder übersteigt, verschwindet die negative Korrelation zwischen Fertilität und Lebensdauer, oder sie wechselt sogar das Vorzeichen (Stearns 1992). Dadurch wird verschleiert, dass die einzelnen Individuen durchaus einen Preis für Reproduktion zu zahlen haben und möglicherweise länger leben würden, wenn sie weniger stark in Fortpflanzung investierten. Solche positiven Scheinkorrelationen zwischen Fertilität und Lebenserwartung können sich insbesondere in Spezies einstellen, in denen sexuell selektierte „ehrliche“ Fitness-Anzeiger den individuellen Fortpflanzungserfolg stark beeinflussen (Zahavi 1975, Papadopoulos et al. 2004), bzw. deren Fortpflanzungsperiode zeitlich begrenzt ist und die sich dabei auf Fettreserven verlassen, die zuvor angefressen werden müssen („capital breeder“). Derlei Maskierungseffekte durch intrinsische Qualitätsunterschiede a priori wurden in einer Reihe von Studien als Erklärung für das (unerwartete) Fehlen offenkundiger Reproduktionskosten vorgeschlagen, und fast immer handelte es sich dabei um „capital breeder“, in denen sexuelle Selektion teilweise (allerdings nicht in allen

Fällen) eine große Rolle spielt: *Alces alces*, ♀♀ (Sand 1997); *Cervus elaphus*, ♂♂ (Clutton-Brock et al. 1983); *Marmota flaviventris*, ♂♂ (Salsbury & Armitage 1995); *Sceloporus virgatus*, eine Streifen-Echse, ♂♂ (Abell 2000); *Nerodia sipedon*, eine Wasserschlange, ♂♂ (Brown & Weatherhead 2004).

Im Falle der hier vorgestellten Studie ist eine solche Verfälschung unwahrscheinlich. Der Faktor Nahrungsknappheit ist in Gefangenschaft und der damit verbundenen ad libitum - Futtergabe obsolet. Abgesehen davon sind alle Vertreter der Gattung *Fukomys* typische „income breeder“, die ganzjährig und asaisonal reproduzieren (Begall & Burda 1998; Scharff et al. 1999; Bennett & Faulkes 2000) und nur eine geringe Kapazität zur Einlagerung von Fett besitzen (Burda 1990). Individuelle Unterschiede in der Effizienz, Nahrungsreserven anzufressen, dürften folglich kaum eine Rolle spielen.

Über das Ausmaß sexueller Selektion und mögliche Präferenzen für konstitutionsanzeigende Partnermerkmale bei *Fukomys* ist so gut wie nichts bekannt. Neu verpaarte Tiere inspizieren sich bei Erstkontakt lange und ausgiebig, wobei vor allem olfaktorische, taktile und akustische Informationen ausgetauscht werden. In der Regel folgt auf diese Inspektion eine lange Phase wiederholter Kopulationen, und fortan schlafen die Tiere in engem Körperkontakt, betreiben regelmäßige gegenseitige Fellpflege und zeigen andere soziopositive Verhaltensweisen, die typisch für monogame Paarbindungen sind (Burda 1989, 1990; eigene Beobachtungen). Eine dauerhafte Ablehnung eines Partners kommt nur selten vor. Dennoch ist die Bereitschaft der Weibchen zur Kopulation bei Erstkontakt durchaus differenziert (eigene Beobachtung), was darauf hindeutet, dass bestimmte Merkmale sexuell selektiert sein könnten und unter natürlichen Bedingungen besonders „fitten“ Individuen bessere Fortpflanzungschancen verleihen würden als anderen. Allerdings wäre in der vorliegenden Studie ein wesentlicher Einfluss solcher Faktoren nicht wahrscheinlich, auch wenn man ihre Existenz unterstellte: sie könnte sich in einem künstlichen Verpaarungssystem wie dem hier untersuchten, in dem menschliche Experimentatoren (und nicht die Tiere selbst) die Paarungspartner auswählen, schlichtweg nicht manifestieren. Es bleibt also in erster Linie zu hinterfragen, ob dieses Verpaarungsschema tatsächlich zufällig war oder ob Tiere mit einer besonders

guten Konstitution – bewusst oder unbewusst – bevorzugt als Breeder ausgewählt wurden. Letzteres ist unwahrscheinlich. In der untersuchten Zucht war die Auswahl neuer Paare in erster Linie durch die jeweils aktuelle Verfügbarkeit von Tieren geeigneten Alters limitiert, die darüber hinaus aus getrennten Kolonien stammen mussten (Burda 1989). Dadurch war die Anzahl verfügbarer Verpaarungskandidaten meist stark eingeschränkt, so dass eine Selektion auf besonders robuste Individuen kaum möglich war, selbst wenn sie gewünscht gewesen wäre. Folgerichtig wiesen bei *F. anselli* zukünftige Breeder und zukünftige Non-Breeder während ihrer juvenilen Phase gleiche Wachstumsraten auf. Dies unterstützt die Annahme, dass die Auswahl der Gründertiere weitestgehend zufällig erfolgte. Für *Fukomys mechowii* liegen Daten zur juvenilen Gewichtsentwicklung nicht in ausreichender Menge vor, um einen ähnlichen Vergleich anzustellen. Allerdings ist der Essener *mechowii*-Bestand traditionell kleiner als der von *F. anselli*; die oben beschriebenen Beschränkungen bei der Zuchtauswahl galten daher für *F. mechowii* in noch stärkerem Maße als für *F. anselli*. Ansonsten waren die Bedingungen, das Zuchtmanagement und das Personal identisch. Zwischen beiden betrachteten Arten darf daher hier ein Analogieschluss gezogen werden. Zusammenfassend betrachtet gibt es keinen Grund anzunehmen, dass intrinsische Qualitätsunterschiede den vorgefundenen, kastenspezifischen Alterungsraten zu Grunde liegen.

5.2.2 Einfluss sozialer Faktoren?

Subdominanz und sozialer Stress werden häufig als Faktoren betrachtet, die Lebenserwartung und Reproduktionschancen gleichsinnig vermindern können (z. B. von Holst 1998). Dies wurde z. B. als Erklärung dafür vorgeschlagen, dass bei einer unter seminaturalen Bedingungen lebenden Wildkaninchen-Population die Lebensdauer positiv mit der Fertilität der Tiere korreliert war (Von Holst et al. 1999). Graumulle leben wie Kaninchen gesellig (wenngleich sich die Struktur dieser Gesellschaften erheblich unterscheidet), und in der Tat besteht ein systematischer Unterschied zwischen Breedern und Non-Breedern hinsichtlich ihres sozialen Ranges. In *Fukomys* - Kolonien wird die Stellung im sozialen Gefüge in erster Linie

durch die Körpermasse bestimmt (Bennett 1988; Jacobs et al. 1991; Gabathuler et al. 1996; Wallace & Bennett 1998; Moolman et al. 1998), welche ihrerseits vom Geschlecht (Männchen > Weibchen) und vom Alter der Tiere abhängt. Dies trifft auch für die beiden hier untersuchten Arten zu (s. Kap. 2). Breeder sind als Gründer zwangsläufig die ältesten Tiere in ihrer jeweiligen Kolonie und somit stets hochrangig, während der soziale Rang der Non-Breeder variabel ist. Breeder könnten also theoretisch aufgrund ihres sozialen und nicht aufgrund ihres reproduktiven Status länger leben als Non-Breeder.

Für diese Hypothese lassen sich sowohl eine Voraussetzung als auch eine Voraussage formulieren: die Voraussetzung wäre, dass Subdominanz ein (dauerhafter) Stressor ist, z. B. aufgrund häufiger erlittener Niederlagen in agonistischen Auseinandersetzungen, erschwerten Zugangs zu Ressourcen oder durch direkte Repressionen seitens höherrangiger Tiere. Die Voraussage wäre, dass bei gleichem reproduktivem Status dominante Tiere eine höhere Lebenserwartung haben als subdominante. Bei den hier untersuchten *Fukomys* scheint weder die Voraussetzung erfüllt zu sein, noch trifft die Voraussage ein. Das einstige Paradigma eines unweigerlichen „Stress durch Subordination“ hält, wie in den vergangenen Jahren deutlich wurde, einer genaueren Prüfung kaum stand (Creel 2001; vgl. auch Sachser et al. 1998) und trifft insbesondere bei Arten mit kooperativer Jungenaufzucht nur ausnahmsweise zu (Creel 2001). Auch bzw. gerade im Falle von *Fukomys* ist ein solches Szenario unwahrscheinlich: aufgrund strikter Inzuchtvermeidung (Burda 1995) gibt es keine intrakolonialen Rivalitäten um Paarungsgelegenheiten, und durch die ad libitum - Futtergabe ist Nahrung eine nicht begrenzte und folgerichtig kaum umkämpfte Ressource (eigene Beobachtung). Entsprechend ist das Aggressionslevel innerhalb der Kolonien von *Fukomys* (insbesondere *Fukomys ansellii*) ausgesprochen niedrig. Soziopositive Interaktionen wie gemeinsames Schlafen im Pulk, Allogrooming etc. kommen dagegen in beiden Spezies häufig und regelmäßig vor, und alle Kolonienmitglieder haben daran teil. Auch korreliert innerhalb einer jeweiligen reproduktiven Kaste, entgegen der Voraussage, soziale Dominanz nicht mit höherer Lebenserwartung: weder bei *F. ansellii* noch bei *F. mechowii* leben die Männchen einer jeweiligen reproduktiven Kaste länger als die ihnen körperlich und hierarchisch unterlegenen Weibchen. Noch

aussagekräftiger ist ein Vergleich der Lebenserwartung von Non-Breedern aus frühen Würfen und solchen aus späteren Würfen. Die erstgenannten haben definitionsgemäß einen Altersvorsprung gegenüber ihren jüngeren Geschwistern und dominieren diese in der Regel zeitlebens. Später geborene Tiere wachsen daher in einer sozialen Umgebung auf, die ihnen allein schon deswegen eine untergeordnete Rolle zuweist, weil ältere Geschwister in der Kolonie anwesend sind. Beide Graumullarten können mehrmals pro Jahr werfen; der durchschnittliche zeitliche Abstand zwischen zwei Würfen ist also wesentlich kürzer als die durchschnittliche Lebensdauer nicht-reproduzierender Tiere. Daraus folgt, dass die in demographisch bedingter Subdominanz verbrachte Lebenszeit im Durchschnitt umso länger ist, je später ein Tier geboren wird. Trotzdem haben in beiden Spezies früh und spät geborene Non-Breeder die gleiche Lebenserwartung (Abb. 9 und 10). Insgesamt betrachtet ist also davon auszugehen, dass bei *Fukomys* der soziale Rang keinen Einfluss auf die Alterungsrate nimmt.

5.1.3 Unterschiede in Lebensweise bzw. Stoffwechselrate?

Unterschiedliche Alterungsraten können sich einstellen, wenn zwischen den zu vergleichenden Gruppen Unterschiede in der allgemeinen Lebensweise bestehen, insbesondere wenn sich daraus Konsequenzen für den Energiestoffwechsel ableiten. In diesem Falle wäre zu erwarten, dass Individuen mit der energetisch aufwändigeren Lebensweise schneller altern, weil eine erhöhte Stoffwechselrate in der Regel zu einer gesteigerten Produktion von freien Radikalen führt, die aufgrund ihres hohen Oxidationspotentials zell- und gewebeschädigende Wirkung haben (Alonso-Alvarez et al. 2004). Aufgrund dieser Zusammenhänge wurde bei Ameisen die meist höhere Aktivität und Arbeitsbelastung der Arbeiterinnen im Vergleich zur Königin als proximaler Mechanismus vorgeschlagen, um die disparate Lebenserwartung beider Kasten zu erklären (Tsuji et al. 1997; Hartmann & Heinze 2003).

In meinen Experimenten konnte bei *Fukomys anselli* kein Unterschied bezüglich der Zeit festgestellt werden, die Breeder bzw. Non-Breeder mit Ruhen,

Fressen oder Arbeiten zugebracht haben (Abb. 11). Es ist daher unwahrscheinlich, dass die Unterschiede in der Lebenserwartung auf einem trade-off zwischen Arbeitsbelastung und Investition in die Instandhaltung des Soma beruhen, zumindest nicht auf einer simplen mechanistischen Basis („wear and tear“). Ein ähnliches, allerdings nicht identisches Muster zeigte sich bei *Fukomys mechowii*: auch hier ähnelten sich die Aktivitätsbudgets von drei der vier betrachteten Gruppen. Jedoch waren weibliche Non-Breeder als vierte Gruppe signifikant aktiver und hatten kürzere Ruhephasen (Abb. 12).

Möglicherweise neigen bei Riesengraumullen adulte (aber nicht subadulte) Weibchen zunächst generell zu einer höheren Aktivität als Männchen. Dies wäre zumindest im Einklang mit Fangdaten wilder Kolonien: in einer Studie von Kawalika & Burda (2006) war das Geschlechtsverhältnis bei subadulten Tieren (< 1 Jahr) zunächst zugunsten männlicher Fänge verschoben, bei adulten Tieren (> 1 Jahr) allerdings kehrte sich dieser Trend um. Eine der vorgeschlagenen Erklärungsmöglichkeiten für diesen Befund lautete, dass Männchen im Subadultstadium explorativer bzw. aktiver sind als Weibchen, nach Erreichen der Geschlechtsreife allerdings vorsichtiger bzw. inaktiver werden als diese (Kawalika & Burda 2006). Da in der hier untersuchten Gruppen keine subadulten männlichen Non-Breeder befanden, kann dies weder bestätigt noch widerlegt werden; zumindest aber steht das gefundene Muster nicht im Widerspruch zu einem solchen Szenario. Eine Reduzierung der Aktivität könnte dann erfolgen, wenn erwachsene nicht-reproduktive Weibchen zu Breedern werden. Allerdings ist noch unklar, was genau diese „neue Trägheit“ auslöst. Während der auf die erste Quantifizierung der Aktivitätsbudgets folgenden, 6wöchigen Verpaarungsserie zeigten alle weiblichen Non-Breeder reges sexuelles Interesse an ihren Partnern, und die Mehrzahl (75 %) kopulierte regelmäßig. Nach erfolgter Kopulation wurden die Partner wieder getrennt und in ihre jeweilige Geburtskolonie zurückgesetzt. Im Anschluss an diese Phase zeigten die Tiere das gleiche Aktivitätsmuster wie zuvor. Es kann daher als relativ sicher gelten, dass die bloße Aufnahme sexueller Aktivität als alleiniger Stimulus nicht ausreichend ist, die allgemeinen Aktivitätsmuster bei weiblichen Tieren grundlegend zu verändern. Möglicherweise sind zusätzliche Faktoren notwendig, etwa ein dauerhafter Kontakt zum neuen Partner, eine Herauslösung aus dem

bekanntes soziales Gefüge, oder die Erfahrung von Schwangerschaft und Laktation mitsamt den damit einhergehenden hormonellen Veränderungen.

Welchen Einfluss die höhere Aktivität weiblicher Non-Breeder beim Riesengraumull auf ihre Lebenserwartung hat, kann zum gegenwärtigen Zeitpunkt nicht beantwortet werden. Es ist weder zu belegen noch auszuschließen, dass sie zum Unterschied zwischen weiblichen Breedern und Non-Breedern beitragen. Männliche Non-Breeder, die ebenfalls „fauler“ sind als weibliche Non-Breeder, leben indes ebenso lang bzw. kurz wie die aktiveren weiblichen Non-Breeder. Ebenso gilt es zu bedenken, dass weibliche Breeder nicht unerhebliche energetische Aufwendungen für Gestation und Laktation erbringen. Zusammen genommen halte ich es daher für unwahrscheinlich, dass die relativ geringe Aktivitätsabnahme weiblicher Breeder gegenüber Non-Breedern des gleichen Geschlechts den Energiehaushalt so nachhaltig verändert, dass sich (allein) daraus der enorme Unterschied in der Lebenserwartung erklärt.

5.2.4 Fazit: die positive Assoziation zwischen Reproduktion und Lebenserwartung bei *Fukomys* ist kausal

Fukomys ist eine Säugetiergattung mit extrem ungleich verteilten Fortpflanzungsgelegenheiten („reproductive skew“), und der Unterschied zwischen reproduzierenden und nicht-reproduzierenden Individuen ist kategorisch, nicht graduell. Dies trifft, wie genetische Untersuchungen wildlebender Kolonien gezeigt haben, in Gefangenschaft wie in der Natur gleichermaßen zu (Bennett & Faulkes 2000; Burland et al. 2004). *Fukomys* eignet sich daher hervorragend für eine Evaluation des Einflusses sexueller Reproduktion auf die Lebenserwartung: spontan und unverfälscht ergibt sich eine Testgruppe (sexuell aktive Tiere), die mit ihrer Kontrollgruppe (sexuelle abstinente Tiere) verglichen werden kann. Im vorliegenden Datensatz gibt es weder bei *Fukomys anselli* noch bei *Fukomys mechowii* Hinweise auf intrinsische Qualitätsunterschiede zwischen Breedern und Non-Breedern, die aus einer nicht-zufälligen Zuchtwahl hätten resultieren können. Ebenso wenig besteht ein

fundamentaler Unterschied hinsichtlich der allgemeinen Lebensweise bzw. Arbeitsbelastung zwischen beiden Gruppen. Soweit dies bisher beurteilt werden kann, unterscheiden sich diese hauptsächlich in ihrem sozialen Rang und in ihrem reproduktiven Verhalten. Da der soziale Rang keinen Einfluss auf die Lebensdauer der Tiere zu nehmen scheint, ziehe ich den Schluss, dass sexuelle Reproduktion per se die Lebensdauer dieser beiden Arten verlängert. Nach meinem Wissensstand ist dies der erste Beleg dafür, dass bei Wirbeltieren der klassische trade-off zwischen Reproduktion und Lebenserwartung in sein Gegenteil verkehrt werden kann.

5.2.5 Mögliche Erklärungsansätze

Angesichts ähnlicher Aktivitätsbudgets ist anzunehmen, dass Unterschiede im Energiestoffwechsel zwischen beiden Gruppen allenfalls gering sind. Rein energetische Faktoren dürften somit kaum der Grund dafür sein, dass Breeder doppelt so lange leben wie Non-Breeder. Da beide betrachteten Gruppen die gleiche genetische Konfiguration besitzen, müssen die unterschiedlichen Alterungsraten aus spezifischen Genexpressionsprofilen resultieren, die von der reproduktiven Kastenzugehörigkeit abhängen. Alternative Expressionsprofile induzieren unterschiedliche Hormon- bzw. Proteintiter und können so zu unterschiedlichen Alterungsraten führen (vgl. auch Hartmann & Heinze 2003 für die klonale Ameisenart *Platythyrea punctata*). Die „Entscheidung“ für das eine oder das andere Expressionsprofil könnte kategorisch erfolgen – d.h. einmalig ausgelöst durch die Annahme des reproduktiven Status – oder kontinuierlich durch regelmäßige erfahrene Stimuli, in diesem Falle regelmäßige sexuelle Aktivität vs. Abstinenz. Beide Möglichkeiten schließen einander nicht grundsätzlich aus und könnten Hand in Hand gehen.

Endokrinologische Untersuchungen an *Fukomys* wurden im Rahmen der hier präsentierten Arbeit nicht durchgeführt, sondern sind Gegenstand eines separaten Folge-Projektes (B. Kramer, in Vorb.). Das gleiche gilt für Genexpressionsprofile mit Hilfe von DNA-Microarrays (P. Dammann, in Vorb.) Zum jetzigen Zeitpunkt verbieten sich daher allzu konkrete Spekulationen über Qualität und Ausmaß dieser zu vermutenden Unterschiede. Dennoch sollen im Folgenden einige Überlegungen

vorgenommen werden, (i) warum gerade bei *Fukomys* keine Kosten durch Reproduktion ersichtlich werden, sondern ein Überlebensvorteil, (ii) welche ultimativen und proximativen Ursachen dem bimodalen Alterungsmuster zu Grunde liegen könnten, (iii) welche Bedeutung dieses Ergebnis für evolutionäre Seneszenztheorien hat, und (iv) welche Forschungsperspektiven sich daraus ergeben.

5.2.5.1 Reproduktiver Aufwand bei *Fukomys* und Möglichkeiten seiner Kompensation

Graumulle sind „cooperative breeder“, d.h. auch die sexuell inaktiven Kolonienmitglieder beteiligen sich an der Jungenaufzucht. Indes besteht diese Kooperation aus Verhaltensweisen, die nur geringe Kosten verursachen dürfte: gegenseitige Wärmespende (durch gemeinsames Schlafen im Pulk), Allogrooming, oder Rückführung verirrter Säuglinge ins Nest (Burda 1989, 1990, 1995; Burda et al. 2000; Bennett & Faulkes 2000). Dagegen kommt Allolaktation unter normalen Umständen niemals vor (Bennett & Faulkes 2000; Burda, mündl.; vgl. Burda 1995 für einen künstlich induzierten Ausnahmefall). Weibliche Breeder erfahren also während der wesentlichen reproduktiven Phasen - Schwangerschaft und Laktation - keine Unterstützung durch andere Kolonienmitglieder. Der Fortpflanzungsaufwand ist bei Mullen insofern noch strikter auf die „reproduktive Kaste“ beschränkt ist als bei eusozialen Insekten, bei denen die Arbeiterinnen – ungeachtet ihrer sexuellen Abstinenz - de facto einen wesentlichen Teil der reproduktiven Last tragen, indem sie die Ernährung, Pflege und Schutz der Larven vollständig übernehmen (Hölldobler & Wilson 1990).

Schwangerschaft (*Fukomys anselli*: 98 d, *F. mechowii*: 112 d) und Laktation (jeweils ~ 80 d) sind bei beiden untersuchten Arten ungewöhnlich lang für Nagetiere ihrer Größe (Burda 1990; Begall & Burda 1998; Scharff et al. 1999; Burda mündl.). Es scheint jedoch, als könnte die energetische Investition in den Wurf weitestgehend und ohne zeitlichen Verzug durch die aufgenommene Nahrung ausgeglichen werden: trächtige *F. anselli* - Weibchen haben unmittelbar nach der Geburt eines Wurfes praktisch dasselbe Gewicht wie vor Beginn der Schwangerschaft (Burda 1989). Auch während der Laktation scheinen sie nicht nennenswert an Gewicht einzubüßen

(Burda 1990; allerdings wurde hier die Gewichtsentwicklung von lediglich 4 Weibchen dokumentiert). Eine solche Kompensation ist nicht untypisch für „income breeder“ wie *Fukomys* (vgl. Stearns 1992, McLean & Speakman 1999) und wird durch den permanenten Futterüberschuss in Gefangenschaft noch erleichtert. In einer solchen Situation entsteht für „income breeder“ kein Allokationskonflikt zwischen dem Ressourcenbedarf für Fortpflanzung und dem für somatische Integritätssicherung, und rein energetisch bedingte Kosten durch Reproduktion sind nicht zu erwarten (Stearns 1992).

Im Freiland ernähren sich Graumulle hauptsächlich von den unterirdischen Speicherorganen perennialer Pflanzen und haben damit eine Nahrungsquelle erschlossen, die kaum saisonalen Schwankungen unterlegen ist (Bennett & Faulkes 2000). Überdies werden Futterkammern angelegt, wodurch eventuelle Nahrungsengpässe überwunden werden können. Es wird daher angenommen, dass soziale Bathyergiden auch unter natürlichen Bedingungen nur ausnahmsweise mit längerfristigem Futtermangel konfrontiert sind (Bennett & Faulkes 2000, Buffenstein 2005). Insgesamt sind die Voraussetzungen für eine energetische Kompensation also günstig für weibliche *Fukomys*-Breeder.

Männliche Säugetiere beteiligen sich meist nicht an der Pflege ihrer Nachkommenschaft (Kleimann 1977; Krebs & Davies 1990). Dennoch haben sie in der Regel eine geringere Lebenserwartung als Weibchen (Moore & Wilson 2002). Als Hauptgrund hierfür wird eine verstärkte Investition in Kompetitivität sowie eine allgemein riskantere Lebensweise angenommen, die männlichen Säugetieren durch die spezifischen Anforderungen der Partnersuche, -attraktion, -konkurrenz und/oder -monopolisierung aufgezwungen wird, da ihr Fortpflanzungserfolg in erster Linie von diesen Faktoren abhängt (Moore & Wilson 2002; Owens 2002). Dabei entstehen sowohl direkte Kosten (z. B. durch Verletzungen) als auch indirekte Kosten durch die physiologische Investition in Durchsetzungsvermögen, denn diese ist in der Regel Testosteron-vermittelt und dadurch häufig immunsuppressiv (Grossmann 1985; Duffy et al. 2000). Vergleichende Studien haben ergeben, dass die Differenz zwischen männlicher und weiblicher Lebenserwartung umso höher ist, je intensiver die Männchen miteinander um Paarungspartner konkurrieren (Promislow 1991;

Owens 2002). Intraspezifische Auseinandersetzungen um Paarungsgelegenheiten und die physiologische Vorbereitung darauf sind also die wichtigsten Kostenpunkte sexueller Reproduktion für männliche Säugetiere.

Diese Faktoren können auch für männliche *Fukomys* bedeutsam sein, z. B. wenn sie in benachbarte Kolonien eindringen, um dort reproduktiven Status zu erlangen (Burland et al. 2004). Für Männchen, die sich einmal als Breeder etablieren konnten, spielen sie allerdings kaum mehr eine Rolle, denn aufgrund des monogamen Paarungssystems und strenger Inzestvermeidung gibt es keine intrakolonialen Auseinandersetzungen um Paarungsgelegenheiten (Burda 1995). Auch werden, zumindest in gewachsenen Kolonien, ggf. eindringende Rivalen meist wohl schon in der Peripherie des Gangsystems von den adulten männlichen Non-Breedern der Kolonie zurück gedrängt (Bennett & Faulkes 2000; s. u.). Etablierte männliche *Fukomys*-Breeder dürften also nur noch in Ausnahmefällen in Konkurrenz um Paarungspartner treten müssen.

Insgesamt betrachtet sind also die Aufwendungen für Reproduktion unter den gegebenen Umständen gering (Männchen) oder kompensierbar (Weibchen). Dies mag eine Erklärung dafür sein, dass Breeder nicht früher sterben als Non-Breeder; es erklärt jedoch nicht, warum sie signifikant länger leben.

5.2.5.2 Kastenspezifische Mortalitätsrisiken und trade-offs?

Alle bedeutsamen evolutionären Seneszenz-Theorien teilen die Voraussage, dass das extrinsische Mortalitätsrisiko wesentlichen Einfluss auf die intrinsische Seneszenzrate nimmt (vgl. Einleitung und dort zitierte Quellen). Kastenspezifisch variierende Sterblichkeit durch Prädation gilt folgerichtig als der wichtigste ultimate Faktor für die Evolution differenzieller Alterungsraten bei eusozialen Insekten. Die Unterschiede im Mortalitätsrisiko bei Hautflüglern werden in erster Linie auf unterschiedliche Aufgabenverteilungen und Lebensweisen zurückgeführt: Königinnen verlassen nach Gründung ihrer Kolonie nur noch selten oder gar nicht mehr den Schutz des Baus, während die Arbeiterinnen außerhalb des Baus nach Nahrung suchen oder andere Tätigkeiten verrichten und somit einem erheblichen

Prädationsrisiko ausgesetzt sind (Hölldobler & Wilson 1990; Keller & Genoud 1997; Chapuisat & Keller 2002; Hartmann & Heinze 2003). Bei *Oecophylla smaragdina*, einer Weberameise mit zwei morphologisch und ethologisch distinkten Arbeiterinnenkassen, altert die außerhalb des Nestes arbeitende Kaste schneller als jene, welche sich häufiger innerhalb des Baus aufhält – obwohl letztgenannte kleiner ist und daher vermutlich eine höhere relative Stoffwechselrate besitzt (Chapuisat & Keller 2002). Ein weiteres Beispiel für den Zusammenhang zwischen externem Mortalitätsrisiko und Seneszenz liefert die Termitenart *Zootermopsis nevadensis*. Bei dieser Art verlassen weder das „Königspaar“ noch die Arbeiter das Nest, und wenn eines der reproduktiven Tiere stirbt, kann es durch eine(n) aufrückende(n) Arbeiter(in) aus der eigenen Kolonie ersetzt werden. Daraus folgt, dass (i) Reproduktive und Arbeiter einem vergleichbaren Mortalitätsrisiko ausgesetzt sind, und (ii) Arbeiter ihr Soma möglichst lange funktionstüchtig halten sollten, um sich die Chance auf zukünftige eigene Reproduktion zu wahren (vgl. Williams 1966). Tatsächlich gibt es in dieser Spezies auch keinen Unterschied in der Lebenserwartung zwischen Arbeitern und Reproduktiven (Thorne et al. 2002).

Fukomys ähneln hinsichtlich ihrer Organisation und Lebensweise eher den erwähnten Termiten als den Hautflüglern, denn in *Fukomys*-Kolonien werden praktisch sämtliche Aktivitäten unterirdisch verrichtet. Unter normalen Umständen ist daher davon auszugehen, dass das externe Mortalitätsrisiko für Breeder und Non-Breeder gleichermaßen gering ist. Bei mehreren *Fukomys*-Arten ist indes berichtet worden, dass beim vollständigen Absammeln wilder Kolonien die reproduktiven Tiere häufig zuletzt gefangen werden (*F. hottentottus*: Bennett 1989; *F. damarensis*: Jacobs et al. 1991; *F. darlingi*: Bennett et al. 1994; indirekt Burda 1990 für *F. anselii*). Dies gilt für beide Geschlechter (Jacobs et al. 1991; Bennett et al. 1994). Der Fang von passierenden Mullen erfolgt per Hand oder mit Hilfe von Röhrenfallen, nachdem ein oberflächennah verlaufender Gang mit einem Spaten o. ä. geöffnet wurde. Die offenbar nicht-zufällige Reihenfolge, in der die Kolonienmitglieder an diesen Fangstellen erscheinen, wird als Hinweis darauf interpretiert, dass Non-Breeder eine stärkere Neigung zu risikobehafteten Tätigkeiten

nahe der Erdoberfläche haben als Breeder³ (Bennett & Faulkes 2000; vgl. auch Buffenstein 2005 für *Heterocephalus glaber*). Dies impliziert ein höheres Mortalitätsrisiko für Non-Breeder als für Breeder; die kastenspezifischen Alterungsraten bei *Fukomys* sind also in dieser Hinsicht im Einklang mit der Hauptvoraussage evolutiver Seneszenztheorien (s. Kap. 1).

Allerdings besteht ein wesentlicher Unterschied zwischen Graumullen und Hymenopteren darin, dass Graumull-„Helfer“ physiologisch nicht steril sind, sondern ihre reproduktive Kompetenz auch nach vielen Jahren als Non-Breeder beibehalten (Burda et al. 2000). Die Chancen auf zukünftige eigene Reproduktion bleiben also gewahrt, und daher sollten auch nicht-reproduktive Tiere für eine lange Lebensspanne selektiert werden (Williams 1966; Sherman & Jarvis 2002). Eine im Vergleich zu Breedern verringerte Investition in eine lange Lebensspanne wäre nur dann adaptiv, wenn – statt auf diese zukünftigen Chancen zu setzen – aktuell alternative Fitness-Vorteile gesichert werden könnten, die mit einer langfristig ausgelegten Investition in somatische Integrität in Konflikt stehen. Angesichts hoher ökologischer Hürden für eine erfolgreiche Dispersion (Bennett & Faulkes 2000) und daraus folgend geringer Aussichten auf unabhängige Reproduktion könnte eine solche Strategie durchaus adaptiv sein. Alternative, kastenspezifische *trade-offs* wären dann möglicher Weise eine Erklärung für differenzielle Seneszenzraten, sofern den nicht-reproduzierenden Tieren dadurch Kosten entstehen, die die Aufwendungen der Reproduktion übertreffen. Überdies dürfen dieselben Kosten für Breeder nicht (mehr) oder zumindest weniger stark anfallen.

Zu diesen Aspekten lassen sich zum jetzigen Zeitpunkt (fast) nur theoretische Überlegungen anstellen. Nicht-reproduzierende Graumulle können, so lange sie in ihrer Geburtskolonie verbleiben, ihre Gesamt-Fitness auf dreierlei Art erhöhen: indem sie (i) die Kolonieproduktivität steigern, (ii) Fraßfeinde und eindringende fremde Artgenossen gleichen Geschlechts (mit deren Nachkommen sie nur noch halb so eng verwandt wären wie mit Vollgeschwistern) abwehren, oder (iii) in Merkmale

³ „The non-reproductive caste in the social mole-rats in essence frees the reproductive animals from activities that carry an increased risk of predation (like foraging in the periphery of the burrow, or kicking soil out of molehills), and allows them to focus on reproduction.“ (Bennett & Faulkes 2000, S. 145).

investieren, die ihre eigenen Chancen auf eine erfolgreiche Abwanderung maximieren, um außerhalb der Geburtskolonie selbst zur Fortpflanzung zu gelangen (z. B. Dominanz-anzeigende Signale). Es gibt zurzeit wenig Grund zu der Annahme, dass nicht-reproduktive Tiere wesentlich mehr arbeiten als Reproduktive und sich dadurch schneller „aufbrauchen“ würden (s. Kap. 4.2.4). Dennoch ist theoretisch denkbar, dass Non-Breeder stärker als Breeder in Eigenschaften investieren, mit Hilfe derer die genannten alternativen Fitnesspotentiale ausgeschöpft werden. Zum Beispiel könnte es sich für Non-Breeder lohnen, insgesamt ein höheres Level an Kampfbereitschaft/Aggressivität aufrecht zu erhalten, denn Wehrhaftigkeit ist für nicht-reproduktive Tiere sowohl für die Kolonieverteidigung als auch bei der Dispersion vorteilhaft, die offenbar häufiger als bisher angenommen mit einem aktiven Eindringen in fremde Kolonien verbunden ist (vgl. Burland et al. 2004). Hingegen spielt zumindest der Faktor Dispersion für etablierte Breeder keine Rolle mehr. Interessant in diesem Zusammenhang ist, dass in vier von fünf auf ihre Sozialstruktur hin untersuchten großen *Fukomys*-Kolonien (> 10 Individuen) die meisten Aggressionshandlungen nicht von den vermeintlich ranghöchsten Reproduktiven ausgehen, sondern von alten, nicht-reproduktiven Tieren Weibchen oder Männchen (Pasterkamp & Reinhardt 2005; Ginkel & Wollgast 2006). Chronisch hohe Titer aggressionsassoziierter Hormone wie z. B. Testosteron führen bei Wirbeltieren häufig zu Immunsuppression und gelten deshalb als interne Stressoren (Grossmann 1985; Hillgarth et al. 1997; Duffy et al. 2000; Owens 2002). Studien an Haussperlingen haben zudem gezeigt, dass allein durch die Investition in dominanzanzeigende Signale energetische Kosten entstehen können, auch in Abwesenheit konkreter agonistischer Auseinandersetzungen (Buchanan et al. 2001). Interessanterweise haben reproduktive Männchen bei *Ellobius talpinus*, einem asiatischen Kleinsäuger mit ähnlichem Sozial- und Paarungssystem wie *Fukomys*, extrem niedrige Testosteron-Werte, die häufig unter denen nicht-reproduktiver männlicher „Helfer“ liegen (Moshkin, pers.). Entsprechende Untersuchungen zum Androgen-Spiegel in Urin und Fäzes von Graumullen sind z. Zt. in Arbeit (B. Kramer, Universität Duisburg-Essen, in Vorb.).

5.2.5.3 Stressresistenz und homöostatisches Gleichgewicht?

Es ist allerdings nicht sicher, dass ein hypothetischer Konflikt zwischen einem relativ hoch gehaltenen Aggressionspotential und der Wahrung somatischer Integrität für beide Geschlechter gleichermaßen gelten würde. Der für monogame Tierarten überraschend ausgeprägte Geschlechtsdimorphismus bei beiden untersuchten Arten (vgl. Kap. 3.2.1) könnte ein Indiz dafür sein, dass vor allem Männchen in bestehende Kolonien einwandern, um sich dort reproduktiven Status zu erkämpfen, während weibliche Non-Breeder wahrscheinlich häufig einfach abwarten und sich dann mit einem solchen Einwanderer verpaaren. Testosteron-bedingte Immunsuppression – sofern sie eine Rolle spielt – wäre vor diesem Hintergrund nur schwerlich geeignet, die unterschiedlichen Seneszenzraten in *beiden* Geschlechtern zu erklären. Ein alternatives (bzw. ergänzendes) Erklärungsmodell könnte darin bestehen, dass Breeder besser als Non-Breeder in der Lage sind, ihre Homöostase im Gleichgewicht zu halten. Adulte Non-Breeder leben, wie sich aus ihren Möglichkeiten zur Maximierung ihrer Gesamtfitness (s. o.) ableiten lässt, in einem permanenten Konflikt zwischen Philopatrie und Dispersionsbereitschaft (-drang?). Beide Strategien lassen sich möglicherweise nur schwer durch dasselbe Hormonregime realisieren. Dagegen leben Breeder in stabilen, harmonischen Paarbindungen, derer sie sich durch häufige Kopulationen und andere prosoziale Verhaltensweisen regelmäßig versichern (Burda 1990; Pasterkamp & Reionhardt 2005; s. u.). Monogamie bzw. – weiter gefasst – positive und berechenbare soziale Beziehungen haben bei gruppenlebenden Säugetieren inklusive dem Menschen stresspuffernde Wirkung (Carter 1998; Sachser et al. 1998; Kirschbaum et al. 1995; Thorsteinsson & James 1999) und können langfristig profunde Auswirkungen auf den Gesundheitszustand haben (Cohen 1988). Eine wichtige Rolle kommt dabei offenbar dem Hormon Oxytocin (OT) zu. OT ist ein Neuropeptid, das im Hypothalamus gebildet wird und sowohl ins zentrale Nervensystem als auch – über die Hypophyse – in den Blutstrom sezerniert wird (Insel 1992). Das Hormon löst bei Säugetieren die Kontraktionen der Uteruswand während der Geburt und den Milcheinschuss in die Zitzen während der Laktationsphase aus (Cushing & Carter 2000), spielt darüber hinaus jedoch auch bei der Initiierung und Regulation prosozialen und sexuellen Verhaltens sowie der neuroendokrinen Kontrolle der

Stressempfindlichkeit eine wichtige Rolle (Cushing & Carter 2000; Horvat-Gordon et al. 2005). Bei Menschen wird der stressmindernde Effekt sozialer Unterstützung durch zusätzliche Gabe von OT noch gesteigert (Heinrichs et al. 2003). Prosoziale physische Kontakte im Allgemeinen und Kopulationen im Besonderen führen bei sozialen Säugetieren zur Ausschüttung von Oxytocin (OT) bzw. OT-Rezeptoren (Williams et al. 1994; Cushing & Carter 2000; Iseri et al. 2005). Die daraus resultierenden Folgewirkungen sind vielfältig und spielen sich auf mehreren Ebenen ab. OT-Knockout-Mäuse haben höhere Corticoid-Level im Blutplasma als unmanipulierte Kontrollen (Mantella et al. 2004). Menschliche Probanden, die in der Woche vor einer Prüfung Geschlechtsverkehr hatten, konnten signifikant besser mit dem Prüfungsstress umgehen als solche, die nur masturbieren hatten oder ganz abstinente geblieben waren (Brody 2006). Bei verschiedenen Nagern (Ratten, Sibirische Hamster) wurden positive Effekte auf die Stressresistenz und Wundheilung nachgewiesen (Winslow & Insel 1991; Detillion et al. 2004). Bei Ratten konnte gezeigt werden, dass OT der gewebeschädigenden Wirkung von Oxidantien in der Leber und im Colon entgegen wirkt (Iseri et al. 2005). Es besteht also möglicherweise eine direkte Verbindung zu den wahrscheinlich relevantesten proximalen Mechanismen des Alterns (oxidativer Stress). Insgesamt betrachtet ist eine hohe OT-Empfänglichkeit - ausgelöst durch hohe Titer des Hormones selbst, hohe OT-Rezeptordichten, oder einer Kombination von beiden - mit einer Reihe von Gunsteffekten verbunden, von denen *Fukomys*-Breeder dürften dank ihrer stabilen sozialen Bindung und ihrer regelmäßigen sexuellen Aktivität stärker profitieren dürften als Non-Breeder. Auch dies könnte zu den festgestellten Unterschieden in der Alterungsrate beitragen.

5.2.5.4 Sexuelle Kooperation?

Monogamie ist im Tierreich im Allgemeinen und bei Säugetieren im Speziellen die Ausnahme (Kleimann 1977). Einmal etabliert, reduziert Monogamie jedoch das Potential für sexuellen Konflikt erheblich (Holland & Rice 1999; Rice 2000). Sexueller Konflikt resultiert aus divergierenden sexuellen Interessen von Männchen und Weibchen und ist häufig bei polygamen Arten, bei denen sich die Weibchen mehrfach verpaaren und die Wahrscheinlichkeit, wiederholt mit demselben Partner

zu kopulieren, gering ist (Holland & Rice 1999). Unter solchen Bedingungen besteht das männliche Interesse nicht nur darin, möglichst viele Partnerinnen zu begatten, sondern auch darin sicherzustellen, dass die Befruchtung der weiblichen Eizellen durch sein eigenes Sperma erfolgt und nicht das seines Vorgängers oder Nachfolgers (Snook 2001). Um dies zu gewährleisten, haben sich verschiedenste männliche Strategien und Merkmale evolviert, die ihren eigenen Reproduktionserfolg häufig auf Kosten der Langlebigkeit ihrer Paarungspartnerinnen maximieren (Rice 2000; Snook 2001). Beispielsweise erhöhen bei *Drosophila melanogaster* die durch die Männchen provozierten, multiplen Kopulationen die Sterblichkeit der begatteten Weibchen sowohl mechanisch (durch direkte Verletzungen) als auch chemisch (da die Samenflüssigkeit der Männchen u. a. toxische Proteine enthält, um gespeichertes Sperma konkurrierender Männchen abzutöten, bzw. die in den Hormonhaushalt der Weibchen eingreifen, um deren Fekundität kurzfristig zu steigern; Fowler & Partridge 1989; Chapman et al. 1993; Chen 1996; Wolfner 1997). Bei monogamen Arten hingegen konvergieren die sexuellen Interessen beider Geschlechter, da der Fitnessgewinn beider Geschlechter auch langfristig direkt von der körperlichen Integrität des Partners abhängt (Rice 2000). Theoretisch sollte unter solchen Rahmenbedingungen die natürliche Selektion jedes Merkmal positiv bewerten, das die Lebensdauer des Partners verlängert, sofern es nicht mit Fertilitätseinbußen verbunden ist. Jüngste Untersuchungen an der Ameisenart *Cardiocondula obscurior* belegen, dass solche Mechanismen tatsächlich evolvieren können. Königinnen, die normal kopulierten und Sperma in ihren Spermatheken einlagerten, lebten signifikant länger als jungfräuliche Königinnen, die klonal reproduzierten. Der Zahl der gelegten Eier (unbefruchtet oder befruchtet) beeinflusste die Lebenserwartung nicht; die Lebensdauer der Königinnen wurde also allein durch den Kopulationsakt oder – was weitaus wahrscheinlicher ist – durch die Zusammensetzung der eingelagerten Spermaflüssigkeit verlängert (Schrempf et al. 2005). Die Autoren der Studie führten für diesen Befund den Terminus „sexuelle Kooperation“ ein und identifizierten zwei Grundvoraussetzungen für deren Evolution bei *Cardiocondula obscurior*:

-
- a) Monogamie und lebenslange Partnerschaft⁴
 - b) Verzögerte Produktion von fertiler Nachkommenschaft, d.h. erst nach der Produktion einer sterilen Arbeiterschaft (die so lange andauert, bis die Kolonie eine bestimmte Mindestgröße erreicht hat)

Unter diesen ultimativen Bedingungen muss sexuelle Kooperation nicht allein auf soziale Insekten beschränkt sein, sondern kann sich prinzipiell auch in Tierarten aus anderen Taxa entwickeln (Schrempf et al. 2005). Graumulle gehören zu den wenigen Säugetieren, bei denen Männchen und Weibchen (lebens)lange monogame Partnerschaften eingehen. Auch das zweite Kriterium ist seinem Wesen nach erfüllt: zwar sind die Nachkommen der frühen Würfe nicht weniger fertil als die aus späteren Würfen, jedoch steigen sowohl die Produktivität als auch die Überlebenschance einer Kolonie signifikant mit ihrer Individuenzahl (Jarvis et al. 1994). Auch nimmt die Säuglingsmortalität mit zunehmender Koloniegröße ab, und die Wurfgröße tendiert dazu zuzunehmen (Begall & Burda 1998). In der Konsequenz steigt also der Reproduktionserfolg mit dem Alter des Weibchens bzw. der gesamten Kolonie. Sowohl Männchen als auch Weibchen profitieren daher unmittelbar von einer langen reproduktiven Phase ihres Partners. Die evolutionäre Bühne für die Etablierung von Mechanismen, die das Leben des Partners verlängern, um die eigene Fitness zu erhöhen, ist also bereitet. Solche Mechanismen könnten unterschiedlicher Natur sein und z. B. im Transfer von immunstimulierenden Substanzen oder Antioxidantien bestehen. Bei Honigbienen ist gezeigt worden, dass endogen produzierte (stoffwechselbedingte) freie Radikale im Bereich der Spermatheka besser abgefangen werden, wenn diese mit Sperma gefüllt ist (Collins et al. 2004). Es steht aus zu testen, ob das Sperma männlicher Graumulle Komponenten beinhaltet, die eine vergleichbare Wirkung bei ihren Kopulationspartnerinnen hervorrufen können, bzw. ob und wie sich sexuelle Aktivität in irgendeiner anderen Form direkt auf die Lebensspanne der beteiligten Individuen auswirkt.

⁴ Obwohl männliche Ameisen nach dem Hochzeitsflug sterben, sind sie insofern lebenslang mit ihrer Paarungspartnerin verbunden, als dass diese den übertragenen Samen ihr gesamtes Leben lang speichert und sukzessive aufbraucht.

6. Schlussbetrachtung und Ausblick

6.1 Implikationen der Studie

Die kastenspezifischen Seneszenzraten sambischer Graumulle lassen sich weder durch genetische oder soziale Unterschiede, noch durch ethologisch bedingte Differenzen in der Energiebilanz von Breedern und Non-Breedern hinreichend erklären. Sie stellen damit einen in dieser Form unerwarteten Beitrag zu Theorien über die Evolution von Lebensgeschichten bzw. des Alterns dar. Mindestens zwei der drei eingangs vorgestellten evolutionären Seneszenztheorien sind ungeeignet, dieses Muster zu erklären: die Mutations-Akkumulations-Hypothese (Medawar 1952) geht von spät wirksam werdenden Allelen mit negativem Effekt aus, die unvermeidbar in einer Population akkumulieren, weil die natürliche Selektion sie nicht wirksam erfassen kann. Dieser Vorgang ist in seinem Wesen stochastisch, und dürfte nur in Ausnahmefällen zu einer Fixierung solcher Negativ-Allele im Genpool der Population führen (Kirkwood & Austad 2000; Partridge & Gems 2002). Ein Zusammenhang zur Lebensweise besteht nicht. MA bietet also wenig Raum für eine so drastische Modulation der Alterungsrate durch eine bestimmte Verhaltensweise, wie es bei Graumullen der Fall ist. Noch ungeeigneter als MA ist die „Disposable Soma“-Theorie (Kirkwood 1977) geeignet, die kastenspezifischen Alterungsraten bei *Fukomys* zu erklären: die wesentliche Voraussage dieser Theorie – eine negative Korrelation zwischen reproduktivem Aufwand und Lebenserwartung – wird hier in ihr exaktes Gegenteil verkehrt. Die Theorie der antagonistischen Pleiotropie (Williams 1957) hingegen könnte ein erklärendes Fundament für das vorgefundene bimodale Alterungsmuster bieten, sofern Non-Breeder andere Fitness-Merkmale maximieren als Breeder und daher auf *trade-offs* mit einer anderen optimalen Balance zu reagieren haben als letztere. Vor diesem Interpretationshintergrund wäre die kürzere Lebensspanne der Non-Breeder das Ergebnis einer „Entscheidung“, die Investition in somatische Integrität zugunsten anderer Fitness-Merkmale zu reduzieren, und somit adaptiv.

Alternativ dazu ist denkbar, dass das Muster keinen direkten adaptiven Wert hat, sondern ein eher mechanistisches Ergebnis unterschiedlicher Hormonprofile

(insbesondere Oxytocin) ist, die aus „harmonischer“ sexueller Aktivität in einem stabilen Paarbund auf der einen Seite, bzw. völliger Enthaltbarkeit auf der anderen Seite resultieren.

Schließlich, wenngleich zum jetzigen Zeitpunkt ausgesprochen spekulativ, ist ein Szenario vorstellbar, vor dem durch bestimmte Aspekte reproduktiven Verhaltens die Lebensspanne des Sexualpartners aktiv verlängert wird. Vor diesem Hintergrund wäre nicht eine Verkürzung der Non-Breeder-Lebenserwartung adaptiv, sondern die Verzögerung des Einsetzens von Seneszenz beim reproduktiven Partner.

6.2 Forschungsperspektiven

Langlebige Organismen haben aus einem schlichten Grund besondere Bedeutung für das Studium des Alterungsprozesses: sie besitzen offenkundig effektive Mechanismen, diesen Prozess zu verlangsamen (Austad 2001; Partridge 2001; Buffenstein 2005). Eusoziale Insekten sind deshalb zu wichtigen Modellorganismen für die Erforschung der proximalen Mechanismen, die dem Alterungsprozess zu Grunde liegen, geworden (z. B. Page & Peng 2001; Parker et al. 2004; Rueppell et al. 2005). Eine weitere Eigenschaft, die diese Organismengruppe in hohem Maße interessant für derartige Studien macht, ist die Möglichkeit, unterschiedliche (kastenspezifische) Alterungsraten innerhalb derselben Art, d. h. derselben genetischen Konfiguration, zu studieren (Hartmann & Heinze 2003). Obwohl der Wert solcher Studien unbestritten enorm groß ist, sind sie doch zwangsläufig von begrenztem Wert, wenn es gilt, den Alterungsprozess des Menschen im Detail zu verstehen. Je weiter die phylogenetische Distanz zwischen zwei Arten ist, desto schlechter sind die Ergebnisse von einer auf die andere zu übertragen (Kiepling et al. 2004; Roth et al. 2004). Insbesondere unter physiologischen Gesichtspunkten sind Säugetiere und Insekten kaum vergleichbar. Hinzu kommt, dass Königinnen und Arbeiterinnen bei eusozialen Insekten in der Regel große Unterschiede hinsichtlich ihrer Morphologie, Ernährung, und allgemeinen Lebensweise zeigen (Hölldobler & Wilson 1990), die jeweils Einfluss auf die Alterungsrate nehmen können, was die Identifizierung der relevanten

Faktoren erschwert (Hartmann & Heinze 2003). Für Altersstudien, die auch für Menschen relevant sind, ist es daher von größtem Interesse, mit *Fukomys* ein Säugetier-Modell gefunden zu haben, das ähnliche Eigenschaften besitzt wie Hymenopteren (hohe Lebenserwartung und differentielle Alterungsraten), dabei jedoch keinerlei Kasten-Dimorphismus aufweist. Die beste Methode, den Alterungsprozess zu studieren, besteht darin, ihn zu manipulieren (Davies 1983; de Magalhaes et al. 2005). Bei Graumullen ist dies leicht erreichbar, indem man einigen Tieren die Gelegenheit gibt, sich zu reproduzieren, während man dies den anderen Tieren verwehrt. Dabei ist günstig (allerdings pragmatisch betrachtet keineswegs entscheidend), dass diese Situation dem natürlichen Sozial- und Paarungssystem der Spezies entspricht. Zukünftige Studien sollten darauf abzielen, mögliche Veränderungen auf Genexpressions-, endokrinologischer, immunologischer und metabolischer Ebene zu identifizieren, die mit der Aufnahme sexueller Aktivität einhergehen.

7. Zitierte Quellen

- Abell, A. J. (2000). Costs of reproduction in male lizards, *Sceloporus virgatus*. *Oikos* **88**, 630-640.
- Alexander, R., Noonan, K. M., & Crespi, B. J. (1991). The evolution of eusociality. In 'The Biology of the Naked Mole-Rat.' (Eds P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander.) pp. 3-44. (Princeton University Press: Princeton, New Jersey.)
- Alonso-Alvarez, C., Bertrand, S., Devevey, G., Prost, J., Faivre, B., & Sorci, G. (2004). Increased susceptibility to oxidative stress as a proximate cost of reproduction. *Ecology Letters* **7**, 363-368.
- Andziak, B., O'Connor, T. P., & Buffenstein, R. (2005). Antioxidants do not explain the disparate longevity between mice and the longest-living rodent, the naked mole-rat. *Mechanisms of Ageing and Development* **126**, 1206-1212.
- Andziak, B. A., Buffenstein, R., & O'Connor, T. P. (2001). Does antioxidant enzyme activity explain the extended longevity of naked mole-rats? *American Zoologist* **41**, 1381.
- Austad, S. N. (2001). An experimental paradigm for the study of slowly aging organisms. *Experimental Gerontology* **36**, 599-605.
- Barja, G. & Herrero, A. (2000). Oxidative damage to mitochondrial DNA is inversely related to maximum life span in the heart and brain of mammals. *Faseb Journal* **14**, 312-318.
- Barja, G. (2002). Rate of generation of oxidative stress-related damage and animal longevity. *Free Radical Biology and Medicine* **33**, 1167-1172.
- Beckman, K. B. & Ames, B. N. (1997). Investigations of mitochondrial DNA point mutations and mitochondrial oxidants in aging and disease. *Faseb Journal* **11**, A1290.
- Begall, S. (1997). The application of the Gompertz model to describe body growth. *Growth Development and Aging* **61**, 61-67.
- Begall, S. & Burda, H. (1998). Reproductive characteristics and growth in the eusocial Zambian Common mole-rat (*Cryptomys sp.*, Bathyergidae).

- Bennett, N. C. & Jarvis, J. U. M. (1988). The social structure and reproductive biology of colonies of the mole-rat, *Cryptomys damarensis*, (Rodentia, Bathyergidae). *Journal of Mammalogy* **69**, 293-302.
- Bennett, N. C. (1989). The social structure and reproductive biology of the common mole-rat, *Cryptomys h. hottentotus* and remarks on the trends in reproduction and sociality in the family Bathyergidae. *Journal of Zoology, London* **219**, 45-59.
- Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M., & Cotterill, F. P. D. (1994). The colony structure and reproductive biology of the afro-tropical Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi*. *Journal of Zoology* **234**, 477-487.
- Bennett, N. C. & Faulkes, C. G. (2000). 'African mole-rats. Ecology and eusociality.' (Cambridge University Press: Cambridge, UK.)
- Bentley, G. E., Demas, G. E., Nelson, R. J., & Ball, G. F. (1998). Melatonin, immunity and cost of reproductive state in male European starlings. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 1191-1195.
- Blanckenhorn, W. U., Hosken, D. J., Martin, O. Y., Reim, C., Teuschl, Y., & Ward, P. I. (2002). The costs of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Behavioral Ecology* **13**, 353-358.
- Bonnet, X., Guy, N., & Shine, R. (1999). The dangers of leaving home: dispersal and mortality in snakes. *Biological Conservation* **89**, 39-50.
- Brody, S. (2006). Blood pressure reactivity to stress is better for people who recently had penile-vaginal intercourse than for people who had other or no sexual activity. *Biological Psychology* **71**, 214-222.
- Brown, G. P. & Weatherhead, P. J. (2004). Sexual abstinence and the cost of reproduction in adult male water snakes, *Nerodia sipedon*. *Oikos* **104**, 269-276.
- Brown, W. D. (1997). Courtship feeding in tree crickets increases insemination and female reproductive life span. *Animal Behaviour* **54**, 1369-1382.

-
- Buchanan, K. L., Evans, M. R., Goldsmith, A. R., Bryant, D. M., & Rowe, L. V. (2001). Testosterone influences basal metabolic rate in male house sparrows: a new cost of dominance signalling? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**, 1337-1344.
 - Buffenstein, R. (2005). The naked mole-rat? A new long-living model for human aging research. *Journals of Gerontology Series A-Biological Sciences and Medical Sciences* **60**, 1369-1377.
 - Buffenstein, R., Jarvis, J.U.M., Science's SAGE KE, <http://sageke.sciencemag.org/cgi/content/full/sageke;2002/21/pe7> (2002).
 - Burda, H. (1989). Reproductive biology (behaviour, breeding, and postnatal development) in subterranean mole-rats, *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde* **54**, 360-376.
 - Burda, H. (1990). Constraints of pregnancy and evolution of sociality in mole-rats. With special reference to reproductive and social patterns in *Cryptomys hottentotus* (Bathyergidae, Rodentia). *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **28**, 26-39.
 - Burda, H. & Kawalika, M. (1992). Ecology and behaviour of giant mole-rats, *Cryptomys mechowii* (Bathyergidae) from Zambia . *Zeitschrift für Säugetierkunde* **57**, 12-13.
 - Burda, H. & Kawalika, M. (1993). Evolution of eusociality in the Bathyergidae - the case of the giant mole rats (*Cryptomys mechowii*). *Naturwissenschaften* **80**, 235-237.
 - Burda, H. (1995). Individual recognition and incest avoidance in eusocial common mole-rats rather than reproductive suppression by parents. *Experientia* **51**, 411-413.
 - Burda, H., Zima, J., Scharff, A., Macholan, M., & Kawalika, M. (1999). The karyotypes of *Cryptomys anselli* sp nova and *Cryptomys kafuensis* sp nova: new species of the common mole-rat from Zambia (Rodentia, Bathyergidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde-International Journal of Mammalian Biology* **64**, 36-50.
 - Burda, H., Honeycutt, R. L., Begall, S., Locker-Grutjen, O., & Scharff, A. (2000). Are naked and common mole-rats eusocial and if so, why? *Behavioral Ecology and Sociobiology* **47**, 293-303.

-
- Burland, T. M., Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M., & Faulkes, C. G. (2004). Colony structure and parentage in wild colonies of co-operatively breeding Damaraland mole-rats suggest incest avoidance alone may not maintain reproductive skew. *Molecular Ecology* **13**, 2371-2379.
 - Calder, W. A., III. (1983). Body size, mortality, and longevity. *Journal of Theoretical Biology* **102**, 135-144.
 - Carey, J. R. & Judge, D. S. (2000). 'Longevity records: life spans of mammals, birds, amphibians, reptiles and fish. ' (Odense University Press, Odense, DK.)
 - Carter, C. S. (1998). Neuroendocrine perspectives on social attachment and love. *Psychoneuroendocrinology* **23**, 779-818.
 - Chapman, T., Liddle, L. F., Kalb, J. M., Wolfner, M. F., & Partridge, L. (1995). Cost of Mating in *Drosophila Melanogaster* Females Is Mediated by Male Accessory-Gland Products. *Nature* **373**, 241-244.
 - Chapman, T., Miyatake, T., Smith, H. K., & Partridge, L. (1998). Interactions of mating, egg production and death rates in females of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 1879-1894.
 - Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution* **18**, 41-47.
 - Chapuisat, M. & Keller, L. (2002). Division of labour influences the rate of ageing in weaver ant workers. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **269**, 909-913.
 - Chen, P. S. (1996). The accessory gland proteins in male *Drosophila*: Structural, reproductive, and evolutionary aspects. *Experientia* **52**, 503-510.
 - Cichon, M. & Kozłowski, J. (2000). Ageing and typical survivorship curves result from optimal resource allocation. *Evolutionary Ecology Research* **2**, 857-870.
 - Clutton-Brock, T.H., Guinness, F.E. & Albon, S.D. (1982). 'Red deer: behaviour and ecology of two sexes.' (University of Chicago Press: Chicago.)
 - Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. (1983). The costs of reproduction to red deer hinds. *Journal of Animal Ecology* **52**, 367-383.

-
- Clutton-Brock, T. H. (1998). Introduction: Studying reproductive costs. *Oikos* **83**, 421-423.
 - Collins, A. M., Williams, V., & Evans, J. D. (2004). Sperm storage and antioxidative enzyme expression in the honey bee, *Apis mellifera*. *Insect Molecular Biology* **13**, 141-146.
 - Cooney, R. & Bennett, N. C. (2000). Inbreeding avoidance and reproductive skew in a cooperative mammal. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**, 801-806.
 - Corbet, G. B. & Hill, J. E. (1980). 'A World List of Mammalian Species'. (British Museum and Cornell University Press: London and Ithaca).
 - Cordts, R. & Partridge, L. (1996). Courtship reduces longevity of male *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour* **52**, 269-278.
 - Creel, S. (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution* **16**, 491-497.
 - Crudgington, H. S. & Siva-Jothy, M. T. (2000). Genital damage, kicking and early death – the battle of the sexes takes a sinister turn in the bean weevil. *Nature* **407**, 855-856.
 - Cushing, B. S. & Carter, C. S. (2000). Peripheral pulses of oxytocin increase partner preferences in female, but not male, prairie voles. *Hormones and Behavior* **37**, 49-56.
 - Dammann, P. & Burda, H. (2006). Sexual activity and reproduction delay ageing in a mammal. *Current Biology* **16**, R117-R118.
 - de Magalhaes, J. P., Cabral, J. A. S. & Magalhaes, D. (2005). The influence of genes on the aging process of mice: a statistical assessment of the genetics of aging. *Genetics* **169**, 265-274.
 - Detillion, C. E., Craft, T. K., Glasper, E. R., Prendergast, B. J., DeVries, A. C. (2004). Social facilitation of wound healing. *Psychoneuroendocrinology* **29**, 1004–1011.
 - Duffy, D. L., Bentley, G. E., Drazen, D. L., & Ball, G. F. (2000). Effects of testosterone on cell-mediated and humoral immunity in non-breeding adult European starlings. *Behavioral Ecology* **11**, 654-662.

-
- Finch, C. E. Longevity (1990) 'Longevity, Senescence, and the Genome.' (University of Chicago Press: Chicago.)
 - Finkel, T. & Holbrook, N. J. (2000). Oxidants, oxidative stress and the biology of ageing. *Nature* **408**, 239-247.
 - Fowler, K. & Partridge, L. (1989). A cost of mating in female fruitflies. *Nature* **338**, 760 – 761.
 - Gabathuler, U., Bennett, N. C., & Jarvis, J. U. M. (1996). The social structure and dominance hierarchy of the Mashona mole-rat, *Cryptomys darlingi* (Rodentia: Bathyergidae) from Zimbabwe. *Journal of Zoology* **240**, 221-231.
 - Ginkel, M. & Wollgast, S. (2006). Soziale Struktur und Hierarchie in Graumullkolonien (*Fukomys*, Bathyergiade, Rodentia). Projektarbeit im Rahmen des Studiengangs Ökologie, Universität Duisburg-Essen.
 - Golet, G. H., Irons, D. B., & Estes, J. A. (1998). Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* **67**, 827-841.
 - Golet, G. H., Irons, D. B., & Estes, J. A. (1998). Survival costs of chick rearing in black-legged kittiwakes. *Journal of Animal Ecology* **67**, 827-841.
 - Hannon, S. J. & Dobush, G. (1997). Pairing status of male willow ptarmigan: Is polygyny costly to males? *Animal Behaviour* **53**, 369-380.
 - Harman, D. (1957). Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry. *Journal of Gerontology* **2**, 298-300.
 - Hartmann, A. & Heinze, J. (2003). Lay eggs, live longer: Division of labor and life span in a clonal ant species. *Evolution* **57**, 2424-2429.
 - Heininger, K. (2002). Aging is a deprivation syndrome driven by a germ-soma conflict. *Ageing Research Reviews* **1**, 481-536.
 - Heinrichs, M., Baumgartner, T., Kirschbaum, C., & Ehlert, U. (2003). Social support and oxytocin interact to suppress cortisol and subjective responses to psychosocial stress. *Biological Psychiatry* **54**, 1389-1398.
 - Hillgarth, N., Ramenofsky, M., & Wingfield, J. (1997). Testosterone and sexual selection. *Behavioral Ecology* **8**, 108-109.

-
- Hölldobler, B., Wilson, E.O. (1990). 'The Ants'. (Springer, Berlin.)
 - Holland, B. & Rice, W. R. (1999). Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**, 5083-5088.
 - Holmes, D. J. & Austad, S. N. (1995). Birds As Animal-Models for the Comparative Biology of Aging - A Prospectus. *Journals of Gerontology Series A-Biological Sciences and Medical Sciences* **50**, B59-B66.
 - Honeycutt, R. L., Allard, M. W., Edwards, S. V., & Schlitter, D. A. (1991). Systematics and evolution of the family Bathyergidae. In 'The Biology of the Naked Mole-Rat.' (Eds P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander.) pp. 45-65. (Princeton University Press: Princeton, New Jersey.)
 - Horvat-Gordon, M., Granger, D. A., Schwartz, E. B., Nelson, V. J., & Kivlighan, K. T. (2005). Oxytocin is not a valid biomarker when measured in saliva by immunoassay. *Physiology & Behavior* **84**, 445-448.
 - Hulbert, A. J. (2005). On the importance of fatty acid composition of membranes for aging. *Journal of Theoretical Biology* **234**, 277-288.
 - Hulbert, A. J. (2005). On the importance of fatty acid composition of membranes for aging. *Journal of Theoretical Biology* **234**, 277-288.
 - Ingram, C. M., Burda, H., & Honeycutt, R. L. (2004). Molecular phylogenetics and taxonomy of the African mole-rats, genus *Cryptomys* and the new genus *Coetomys* Gray, 1864. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **31**, 997-1014.
 - Insel, T. (1992): Oxytocin – a neuropeptide for affiliation: Evidence from behavioural, receptor autoradiographic, and comparative studies. *Psychoendocrinology* **17**, 3-35.
 - Iseri, S. O., Sener, G., Saglam, B., Gedik, N., Ercan, F., & Yegen, B. C. (2005). Oxytocin protects against sepsis-induced multiple organ damage: role of neutrophils. *Journal of Surgical Research* **126**, 73-81.
 - Ivy, T. M., Johnson, J. C., & Sakaluk, S. K. (1999). Hydration benefits to courtship feeding in crickets. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **266**, 1523-1527.

-
- Jacobs, D. S., Bennett, N. C., Jarvis, J. U. M., & Crowe, T. M. (1991). The colony structure and dominance hierarchy of the Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis* (Rodentia: Bathyergidae), from Namibia. *Journal of Zoology, London* **224**, 553-576.
 - Jacobs, D. S., Reid, S., & Kuiper, S. (1998). Out-breeding behaviour and xenophobia in the Damaraland mole-rat, *Cryptomys damarensis*. *South African Journal of Zoology* **33**, 189-194.
 - Jarvis, J. U. M. Eusociality in a mammal: Cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* **212**, 571-573. 1981.
 - Jarvis, J. U. M. & Bennett, N. C. (1991). Ecology and behavior of the family Bathyergidae. In 'The biology of the naked mole-rat.' (Eds P. W. Sherman, J. U. M. Jarvis, & R. D. Alexander.) pp. 66-96. (Princeton University Press: Princeton, New Jersey.)
 - Jarvis, J. U. M. (1999). African mole-rats. In 'The Encyclopedia of Mammals.' (Ed. D. MacDonald.) Greenwich Editions, London.
 - Jarvis, J. U. M. (2003). African mole-rats (Bathyergidae). In 'Mammals V. Vol. 16.' (Eds Kleiman D.G., V. Geist, M. Hutchins, & M. C. McDade.) pp. 339-350. (Gale Group: Farmington Hills.)
 - Jarvis, J. U. M., Oriain, M. J., Bennett, N. C., & Sherman, P. W. (1994). Mammalian eusociality - a family affair. *Trends in Ecology & Evolution* **9**, 47-51.
 - Joeng, K. S., Song, E. J., Lee, K. J., & Lee, J. (2004). Long lifespan in worms with long telomeric DNA. *Nature Genetics* **36**, 607-611.
 - Kapahi, P., Boulton, M. E., & Kirkwood, T. B. L. (1999). Positive correlation between mammalian life span and cellular resistance to stress. *Free Radical Biology and Medicine* **26**, 495-500.
 - Kaplan, E.L. & Meier, P. (1958). Nonparametric estimation from incomplete observations. *Journal of the American Statistics Association* **53**, 457-481.
 - Karlsson, B. (1998). Nuptial gifts, resource budgets, and reproductive output in a polyandrous butterfly. *Ecology* **79**, 2931-2940.

-
- Kawalika, M. & Burda, H. (2006). Giant mole-rats, *Fukomys mechowii*, thirteen years on the stage. In: Begall, S., Burda, H. & Schleich, C. (eds.) Subterranean rodents – news from underground. Springer, Heidelberg.
 - Keller, L. & Genoud, M. (1997). Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature* **389**, 958-960.
 - Keller, L. (1998). Queen lifespan and colony characteristics in ants and termites. *Insectes Sociaux* **45**, 235-246.
 - Kipling, D., Davis, T., Ostler, E. L., & Faragher, R. G. A. (2004). What can progeroid syndrome tell us about human aging? *Science* **305**, 1426-1431.
 - Kirkwood, T. B. L. (1977). Evolution of aging. *Nature* **270**, 301-304.
 - Kirkwood, T. B. L. & Rose, M. R. (1991). Evolution and senescence – late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* **332**, B15 – B24.
 - Kirkwood, T. B. L. & Austad, S. N. (2000). Why do we age? *Nature* **408**, 233-238.
 - Kirschbaum, C., Klauer, T., Filipp, S. H., & Hellhammer, D. H. (1995). Sex-Specific Effects of Social Support on Cortisol and Subjective Responses to Acute Psychological Stress. *Psychosomatic Medicine* **57**, 23-31.
 - Kleiman, D. G. (1977). Monogamy in Mammals. *Quarterly Review of Biology* **52**, 39-69.
 - Kock, D., Ingram, C. M., Frabotta, L. J., Honeycutt, R. L., & Burda, H. (2006). On the nomenclature of Bathyergidae and *Fukomys* n. gen. (Mammalia : Rodentia). *Zootaxa* 51-55.
 - Kotiaho, J. S. & Simmons, L. W. (2003). Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. *Journal of Insect Physiology* **49**, 817-822.
 - Kramer, B. & Buffenstein, R. (2004). The pancreas of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*): an ultrastructural and immunocytochemical study

of the endocrine component of thermoneutral and cold acclimated animals. *General and Comparative Endocrinology* **139**, 206-214.

- Ku, H. H., Brunk, U. T., & Sohal, R. S. (1993). Relationship Between Mitochondrial Superoxide and Hydrogen-Peroxide Production and Longevity of Mammalian-Species. *Free Radical Biology and Medicine* **15**, 621-627.
- Laurien-Kehnen, C. & Trillmich, F. (2003). Lactation performance of guinea pigs (*Cavia porcellus*) does not respond to experimental manipulation of pup demands. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **53**, 145-152.
- Macholan, M., Burda, H., Zima, J., Misek, I., & Kawalika, M. (1993). Karyotype of the Giant Mole-Rat, *Cryptomys mechowii* (Rodentia, Bathyergidae). *Cytogenetics and Cell Genetics* **64**, 261-263.
- Mantella, R. C., Vollmer, R. R., Rinaman, L., Li, X., & Amico, J. A. (2004). Enhanced corticosterone concentrations and attenuated Fos expression in the medial amygdala of female oxytocin knockout mice exposed to psychogenic stress. *American Journal of Physiology-Regulatory Integrative and Comparative Physiology* **287**, R1494-R1504.
- Mclean, J. A. & Speakman, J. R. (1999). Energy budgets of lactating and non-reproductive Brown Long-Eared Bats (*Plecotus auritus*) suggest females use compensation in lactation. *Functional Ecology* **13**, 360-372.
- Medawar, P. (1952). 'An Unsolved Problem of Biology.' (H. K. Lewis, London.)
- Messina, F. J. & Fry, J. D. (2003). Environment-dependent reversal of a life history trade-off in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Evolutionary Biology* **16**, 501-509.
- Michener, C. D. (1969). Comparative social behavior of bees. *Annual Reviews of Entomology* **14**, 299-342.
- Molteno, A. J. & Bennett, N. C. (2000). Anovulation in non-reproductive female Damaraland mole-rats (*Cryptomys damarensis*). *Journal of Reproduction and Fertility* **119**, 35-41.
- Monaghan, P. & Haussmann, M. F. (2006). Do telomere dynamics link lifestyle and lifespan? *Trends in Ecology & Evolution* **21**, 47-53.

-
- Moolman, M., Bennett, N. C., & Schoeman, A. S. (1998). The social structure and dominance hierarchy of the highveld mole-rat *Cryptomys hottentotus pretoriae* (Rodentia : Bathyergidae). *Journal of Zoology* **246**, 193-201.
 - Moore, S. D. (1987). Male-Biased Mortality in the Butterfly *Euphydryas editha*: A Novel Cost of Mate Acquisition. *American Naturalist* **130**, 306-309
 - Moore, S. L. & Wilson, K. (2002). Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* **297**, 2015-2018.
 - Moreno, J., Sanz, J. J., & Arriero, E. (1999). Reproductive effort and T-lymphocyte cell-mediated immunocompetence in female pied flycatchers *Ficedula hypoleuca*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **266**, 1105-1109.
 - Mougeot, F. & Bretagnolle, V. (2000). Predation as a cost of sexual communication in nocturnal seabirds: an experimental approach using acoustic signals. *Animal Behaviour* **60**, 647-656.
 - Neuhaus, P. (2000). Weight comparisons and litter size manipulation in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*) show evidence of costs of reproduction. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**, 75-83.
 - van Noordwijk, A.C. & de Jong, G. (1986). *Am. Nat.* **128**, 137-142 (1986).
 - Nordling, D., Andersson, M., Zohari, S., & Gustafsson, L. (1998). Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 1291-1298.
 - O'Connor, T. P., Lee, A., Jarvis, J. U. M., & Buffenstein, R. (2002). Prolonged longevity in naked mole-rats: age-related changes in metabolism, body composition and gastrointestinal function. *Comparative Biochemistry and Physiology A-Molecular and Integrative Physiology* **133**, 835-842.
 - Olsson, M., Madsen, T., & Shine, R. (1997). Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **264**, 455-459.
 - Owens, I. P. F. (2002). Sex differences in mortality rate. *Science* **297**, 2008-2009.

-
- Page, R. E. & Peng, C. Y. S. (2001). Aging and development in social insects with emphasis on the honey bee, *Apis mellifera* L. *Experimental Gerontology* **36**, 695-711.
 - Pamplona, R., Portero-Otin, M., Riba, D., Ruiz, C., Prat, J., Bellmunt, M. J., & Barja, G. (1998). Mitochondrial membrane peroxidizability index is inversely related to maximum life span in mammals. *Journal of Lipid Research* **39**, 1989-1994.
 - Pamplona, R., Portero-Otin, M., Riba, D., Ruiz, C., Prat, J., Bellmunt, M. J., & Barja, G. (1998). Mitochondrial membrane peroxidizability index is inversely related to maximum life span in mammals. *Journal of Lipid Research* **39**, 1989-1994.
 - Papadopoulos, N. T., Katsoyannos, B. I., Kouloussis, N. A., Carey, J. R., Muller, H. G., & Zhang, Y. (2004). High sexual signalling rates of young individuals predict extended life span in male Mediterranean fruit flies. *Oecologia* **138**, 127-134.
 - Parker, J. D., Parker, K. M., Sohal, B. H., Sohal, R. S., & Keller, L. (2004). Decreased expression of Cu-Zn superoxide dismutase 1 in ants with extreme lifespan. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**, 3486-3489.
 - Partridge, L. (2001). Evolutionary theories of ageing applied to long-lived organisms. *Experimental Gerontology* **36**, 641-650.
 - Partridge, L. & Farquhar, M. (1981). Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature* **294**, 580-582.
 - Partridge, L. & Gems, D. (2002). The evolution of longevity. *Current Biology* **12**, R544-R546.
 - Pasterkamp, C. & Reinhardt, B. (2005). Das Genitalgrooming und seine mögliche Funktion bei Graumullen (*Coetomys*, Bathyergidae, Rodentia). Examensarbeit, Universität Duisburg-Essen.
 - Pearl, R. (1928). 'The rate of living. ' (Knopf, New York.)
 - Peters, W. (1881). Species description – *Cryptomys mechowii*. *Sitz. Ber. naturf. Freunde Berlin*, 133.

-
- Promislow, D. E. L. (1991). Senescence in natural populations of mammals – a comparative study. *Evolution* **45**, 1869-1887.
 - Promislow, D. (2003). Mate choice, sexual conflict, and evolution of senescence. *Behavior Genetics* **33**, 191-201.
 - Promislow, D. E. L. (1993). On size and survival - progress and pitfalls in the allometry of life-span. *Journals of Gerontology* **48**, B115-B123.
 - Promislow, D. E. L. & Harvey, P. H. (1990). Living fast and dying young: A comparative analysis of life-history variation among mammals. *Journals of Zoology London* **220**, 417-437.
 - Rice, W. R. (2000). Dangerous liaisons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **97**, 12953-12955.
 - Ricklefs, R. E. & Scheuerlein, A. (2001). Comparison of aging-related mortality among birds and mammals. *Experimental Gerontology* **36**, 845-857.
 - Rodier, F., Kim, S. H., Nijjar, T., Yaswen, P., & Campisi, J. (2005). Cancer and aging: the importance of telomeres in genome maintenance. *International Journal of Biochemistry & Cell Biology* **37**, 977-990.
 - Roth, G. S., Mattison, J. A., Ottinger, M. A., Chachich, M. E., Lane, M. A., & Ingram, D. K. (2004). Aging in rhesus monkeys: Relevance to human health interventions. *Science* **305**, 1423-1426.
 - Rueppell, O., Fondrk, M. K., & Page, R. E. (2005). Biodemographic analysis of male honey bee mortality. *Aging Cell* **4**, 13-19.
 - Sachser, N., Durschlag, M., & Hirzel, D. (1998). Social relationships and the management of stress. *Psychoneuroendocrinology* **23**, 891-904.
 - Salsbury, C. M. & Armitage, K. B. (1995). Reproductive energetics of adult male yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* **73**, 1791-1797.
 - Scharff, A. (1998). Systematik und Verhaltensökologie sambischer Sandgräber (Rodentia, Bathyergidae). PhD-Thesis, Universität-GH Essen.

-
- Scharff, A., Begall, S., Grütjen, O., & Burda, H. Reproductive characteristics and growth of Zambian mole-rats, *Cryptomys mechowii* (Rodentia: Bathyergidae). *Mammalia* 63[2], 217-230. 1999.
 - Scharff, A., Locker-Grütjen, O., Kawalika, M., & Burda, H. Natural history of the giant mole-rat, *Cryptomys mechowii* (Rodentia: Bathyergidae), from Zambia. *Journal of Mammalogy* 82[4], 1003-1015. 2001.
 - Sand, H. (1998). Costs of reproduction in female moose (*Alces alces*) as measured by means of phenotypic correlations. *Canadian Journal of Zoology-Revue Canadienne de Zoologie* 76, 187-193.
 - Schrepff, A., Heinze, J., & Cremer, S. (2005). Sexual cooperation: Mating increases longevity in ant queens. *Current Biology* 15, 267-270.
 - Sherman, P. W., Jarvis, J. U. M., & Alexander, R. D. (1991). 'The biology of the naked mole-rat.' (Princeton University Press: Princeton, New Jersey.)
 - Sherman, P. W. & Jarvis, J. U. M. (2002). Extraordinary life spans of naked mole-rats (*Heterocephalus glaber*). *Journal of Zoology* 258, 307-311.
 - Shine, R. (1980). „Costs“ of reproduction in reptiles. *Oecologia* 46, 92-100.
 - Shringarpure, R. & Davies, K. J. A. (2002). Protein turnover by the proteasome in aging and disease. *Free Radical Biology and Medicine* 32, 1084-1089.
 - Smuts, B. B. & Smuts, R. W. (1993). Male-aggression and sexual coercion of females in Nonhuman-Primates and other mammals - evidence and theoretical implications. *Advances in the Study of Behavior* 22, 1-63.
 - Snook, R. R. (2001). Sexual selection: Conflict, kindness and chicanery. *Current Biology* 11, R337-R341.
 - Sozou, P. D. & Seymour, R. M. (2004). To age or not to age. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271, 457-463.
 - Spinks, A. C., O'Riain, M. J., & Polakow, D. A. (1998). Intercolonial encounters and xenophobia in the common mole rat, *Cryptomys hottentotus*

hottentotus (Bathyergidae): the effects of aridity, sex, and reproductive status. *Behavioral Ecology* **9**, 354-359.

- Spinks, A. C., Bennett, N. C., Faulkes, C. G., & Jarvis, J. U. M. (2000). Circulating LH levels and the response to exogenous GnRH in the common mole-rat: Implications for reproductive regulation in this social, seasonal breeding species. *Hormones and Behavior* **37**, 221-228.
- Spinks, A. C., Jarvis, J. U. M., & Bennett, N. C. (2000). Comparative patterns of philopatry and dispersal in two common mole-rat populations: implications for the evolution of mole-rat sociality. *Journal of Animal Ecology* **69**, 224-234.
- Stearns, S.C. (1992). 'The evolution of life histories.' (Oxford University Press: Oxford, UK.)
- Stutt, A. D. & Siva-Jothy, M. T. (2001). Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **98**, 5683-5687.
- Sumbera, R., Burda, H., & Chitaukali, W. N. (2003). Reproductive biology of a solitary subterranean bathyergid rodent, the silvery mole-rat (*Heliophobius argenteocinereus*). *Journal of Mammalogy* **84**, 278-287.
- Thorne, B. L., Breisch, N. L., & Haverty, M. I. (2002). Longevity of kings and queens and first time of production of fertile progeny in dampwood termite (Isoptera; Termopsidae; *Zootermopsis*) colonies with different reproductive structures. *Journal of Animal Ecology* **71**, 1030-1041.
- Thorsteinsson, E. B. & James, J. E. (1999). A meta-analysis of the effects of experimental manipulations of social support during laboratory stress. *Psychology & Health* **14**, 869-886.
- Tsuji, K., Nakata, K., & Heinze, J. (1996). Lifespan and reproduction in a queenless ant. *Naturwissenschaften* **83**, 577-578.
- Van Daele, P. A. A. G., Dammann, P., Meier, J. L., Kawalika, M., Van de Woestijne, C., & Burda, H. (2004). Chromosomal diversity in mole-rats of the genus *Cryptomys* (Rodentia : Bathyergidae) from the Zambezan region: with descriptions of new karyotypes. *Journal of Zoology* **264**, 317-326.

-
- van Noordwijk, A. J. & de Jong, G. (1986). Acquisition and Allocation of Resources: Their Influence on Variation in Life History Tactics. *American Naturalist* **128**, 137-142.
 - Visser, M. E. & Lessells, C. M. (2001). The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **268**, 1271-1277.
 - von Holst, D. (1998). The concept of stress and its relevance for animal behavior. *Stress and Behavior* **27**, 1-131.
 - von Holst, D., Hutzelmeyer, H., Kaetzke, P., Khaschei, M., & Schonheiter, R. (1999). Social rank, stress, fitness, and life expectancy in wild rabbits. *Naturwissenschaften* **86**, 388-393.
 - Wallace, E. D. & Bennett, N. C. (1998). The colony structure and social organization of the giant Zambian mole-rat, *Cryptomys mehowi*. *Journal of Zoology* **244**, 51-61.
 - Webster, J. P. & Woolhouse, M. E. J. (1999). Cost of resistance: relationship between reduced fertility and increased resistance in a snail-schistosome host-parasite system. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **266**, 391-396.
 - Weigl, R. (2005). 'Longevity of Mammals in Captivity; from the Living Collections of the World.' (Kleine Senckenberg-Reihe 48, Frankfurt.)
 - Weinert, B. T. & Timiras, P. S. (2003). Theories of aging. *Journal of Applied Physiology* **95**, 1706-1716.
 - West, P. M. & Packer, C. (2002). Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science* **297**, 1339-1343.
 - Wiehn, J. & Korpimäki, E. (1998). Resource levels, reproduction and resistance to haematzoan infections. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **265**, 1197-1201.
 - Wiklund, C., Kaitala, A., Lindfors, V., & Abenius, J. (1993). Polyandry and Its Effect on Female Reproduction in the Green-Veined White Butterfly (*Pieris-Napi* L). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **33**, 25-33.

-
- Wilkinson, G. S. & South, J. M. (2002). Life history, ecology and longevity in bats. *Aging Cell* **1**, 124-131.
 - Williams, J. R., Insel, T. R., Harbaugh, C. R., & Carter, C. S. (1994). Oxytocin administered centrally facilitates formation of a partner preference in female Prairie Voles (*Microtus ochrogaster*). *Journal of Neuroendocrinology* **6**, 247-250.
 - Williams, C. E. (1957). Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* **11**, 389-411.
 - Williams G. C. (1966). Natural selection costs of reproduction and a refinement of Lacks principle. *American Naturalist* **100**, 687-690.
 - Winslow, J. T. & Insel, T. R. (1991). Social status in pairs of male squirrel monkeys determines the behavioral response to central oxytocin administration. *Journal of Neuroscience* **11**, 2032-2038.
 - Wolfner, M. F. (1997). Tokens of love: Functions and regulation of *Drosophila* male accessory gland products. *Insect Biochemistry and Molecular Biology* **27**, 179-192.
 - Wong, T. P. (2001). An old question revisited: current understanding of aging theories. *McGill Journal of Medicine* **6**, 41-47.
 - Wright, W. E. & Shay, J. W. (2005). Telomere-binding factors and general DNA repair. *Nature Genetics* **37**, 116-118.
 - Zahavi, A. (1975). Mate selection-a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* **53**, 205-214.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Verbreitung der Familie Bathyergidae	21
Abbildung 2: Individuelle Farbmarkierung in einer <i>Fukomys ansellii</i> - Kolonie.....	31
Abbildung 3: Das Verhältnis von Lebensspanne und Körpermasse bei Nagetierarten.	34
Abbildung 4: Das Verhältnis von Lebensspanne und Körpermasse bei Nagetierfamilien.	35
Abbildung 5: Das Verhältnis von Lebensspanne und Körpermasse innerhalb der Familie Bathyergidae.....	36
Abbildung 6: Überlebenskurven bei <i>Fukomys ansellii</i> in Abhängigkeit von reproduktivem Status und Geschlecht.	38
Abbildung 7: Überlebenskurven bei <i>Fukomys mechowii</i> in Abhängigkeit von reproduktivem Status und Geschlecht.	39
Abbildung 8: Wachstum juveniler <i>Fukomys ansellii</i> als Maß für ihre individuelle Qualität.....	40
Abbildung 9: Überlebenswahrscheinlichkeit nicht-reproduktiver <i>Fukomys ansellii</i> in Abhängigkeit von ihrem sozialen Umfeld.	41
Abbildung 10: Überlebenswahrscheinlichkeit nicht-reproduktiver <i>Fukomys mechowii</i> in Abhängigkeit von ihrem sozialen Umfeld.	42
Abbildung 11: Aktivitätsbudgets bei <i>Fukomys ansellii</i>	43
Abbildung 12: Aktivitätsbudgets bei <i>Fukomys mechowii</i>	44
Abbildung 13: Aktivitätsmuster nicht-reproduktiver weiblicher <i>Fukomys mechowii</i> vor und nach sechswöchigem Kontakt mit einem Paarungspartner.	45

Danksagung

Ich danke Prof. Dr. Hynek Burda sehr herzlich dafür, dass und wie er diese Arbeit betreut, begleitet und unterstützt hat. Die Lektüre und Auswertung der anfangs noch handschriftlichen Aufzeichnungen seiner Pionier-Arbeit an Graumullen, die unter Bedingungen entstanden, als die Tiere noch nicht durch subkutan implantierte Chips individuell gekennzeichnet waren und ihre Daten auch noch nicht in Access- und Excel-Tabellen abgelegt wurden, hat mich durch ihre Akribie und klare Logik sehr beeindruckt. Außerdem war und ist er, fachlich und persönlich, ein Chef und Lehrer, wie man ihn sich nur wünschen kann. Vielen Dank für die gute Zeit.

Ich danke allen studentischen Hilfskräften, Diplomanden und Doktoranden, die im Laufe der Jahre die Zuchtdaten aufgenommen und am Ende doch in den Rechner eingespeist haben. Jede Bemerkung und jedes einzelne Datum war bei der Recherche hilfreich.

Ich danke Dr. Mathias Kawalika aus Ndola/Zambia und Paul Van Daele aus Ghent/Belgien (früher Livingstone/Zambia) für die wertvolle Hilfe bei meinen beiden Reisen nach Afrika. Mathias hat mich tief mit hinein genommen in sein Land, ich werde das nie vergessen.

Ich danke der sehr netten und bunten Arbeitsgruppe: Rolf Hohmeister für die gewissenhafte und liebevolle Pflege der Tiere; Gerd Hamann für die Konstruktion und Montage der Kamera-Aufhängung und all die Labyrinth; Ingrid Bechler für ihre geduldige Hilfe bei all den formalen Dingen; Marie-Therese Bappert für eine kundige Einweisung in Photoshop, bei der ich zwar längst nicht alles verstanden habe, was sie mir beizubringen versucht hat, von der ich aber dennoch beim Erstellen mancher Graphik profitiert habe; Simone Lange für eine gute Zeit in Zambia und Japan und überhaupt; Petra Hagemeyer für die gute Kollegialität und die bewundernswerte Mühe, die sie investiert hat, um uns allen die etwas sperrige NOLDUS-Software zugänglich zu machen; Marcus Schmitt für die wirklich angenehme Zusammenarbeit bei der Betreuung diverser Praktika und nicht zuletzt für anregende und non-konforme Gespräche über Fussball; Regina Wegner und

Sabine Begall für die sehr herzliche und oft sehr lustige Zeit in unserem gemeinsamen Büro, ihre dabei gezeigte Milde gegenüber meinen kleinen und großen Schwächen, für ein inspirierendes (aber viel zu kurzes) Tango-Abenteuer und für die sehr wertvollen Tipps und Anmerkungen bei der Durchsicht der ersten Version dieser Arbeit. Gracias!

Ich danke dem einzigartigen Fritz Ludescher für die wertvolle Freundschaft und die ungezählten Diskussionen und Gespräche in Mensa und KKC, auch, aber bei weitem nicht nur über Mulle und Meisen.

Ich danke sehr aufrichtig meinem neuen Chef, PD Dr. Gero Hilken, und meinen neuen Kolleginnen am Klinikum Essen – Jessica Driever, Christine Krüger, und Natali Wisbrun - die mir nicht nur ein sehr angenehmes neues Arbeitsumfeld stellen, sondern mir in den letzten Wochen auch viel freie Hand gelassen haben, um diese Arbeit neben meinen eigentlichen Pflichten am Klinikum zu beenden.

Ich danke meinem sehr guten Freund Klaus Krumme dafür, dass er in diesem Moment im Nebenraum sitzt und tapfer Korrektur liest, obwohl es schon sehr spät ist. Ich hoffe, es klappt mit Kenia.

Ich danke auch meiner sehr lieben Freundin Kathrin Hett, die ebenfalls aufmerksam erste Entwürfe gelesen, kommentiert und verbessert hat, obwohl sie selbst gerade ihre Dissertation schreibt.

Und natürlich danke ich meinen tollen Eltern, Hiltrud und Peter Dammann, für all ihre Unterstützung und Liebe. Als ich noch ein Kind war, stoppten sie klaglos auch für den 40. Mäusebussard des Tages den Wagen. Später, als ich immerhin schon klar denken konnte, haben sie mich dennoch nie gedrängt, etwas Sichereres zu machen als Biologie. Obwohl sich dieser Berufswunsch angesichts der Kreativität meiner älteren Geschwister wohl angenehm konservativ ausmachen musste, ist das durchaus keine Selbstverständlichkeit. Ich weiß und wusste das immer sehr zu schätzen.

Lebenslauf inklusive Publikationsliste

Philip Dammann, Dipl.-Umweltwiss.

Geboren 2. August 1971

Kölner Str. 14, 45145 Essen

Büro: +49 (0)201 183-3198

E-mail: philip.dammann@uni-due.d

Beruflicher Werdegang:

Wissenschaftlicher Mitarbeiter, Zentrales Tierlaboratorium Universitäts-Klinikum
Essen, *seit 2005*

Wissenschaftlicher Mitarbeiter, Abteilung Allgemeine Zoologie, Universität
Duisburg-Essen, *2001-2005*

PPP-Stipendium (“International exchange programme for scientists”, gefördert
durch DAAD), Budweis und Prag/CZ, *2004 und 2005*

Gast-Dozent für Zoologie (SOKRATES-Stipendium, gefördert durch DAAD),
Karls-Universität Prag/CZ, *2003*

Schule und akademische Ausbildung:

Diplom, Umweltwissenschaften, Universität Duisburg-Essen, *2001*

ERASMUS-Stipendium, Università della Tuscia, Viterbo/Italien, *1998-99*

Vor-Diplom, Biologie, Ruhr-Universität Bochum, *1995*

Abitur: Röntgen-Gymnasium Remscheid, *1991* (mit Auszeichnung)

Original-Veröffentlichungen:

- Van Daele, P.A.A.G., Dammann, P., Kawalika, M., Meier, J.-L., Van De Woestijne, C., Burda, H. (2004): Chromosomal diversity in *Cryptomys* mole-rats (Rodentia: Bathyergidae) in Zambia; with the description of new karyotypes. *Journal of Zoology, London*, 264(3): 317-326.
- Dammann, P., Burda, H. (2006): Sexual activity and reproduction delay aging in a mammal. *Current Biology*, 16(4): R117-R118.
- Dammann, P., Burda, H. Longevity and aging in subterranean mole-rats. In "Subterranean rodents – news from underground." Eds. Begall, S., Burda, H. & Schleich, C., Springer/Heidelberg (eingereicht).
- Lange, S., Wegner, R., Dammann, P., Kawalika, M., Burda, H. "Living in a stethoscope" Acoustics of underground tunnels promotes auditory adaptation in subterranean mole-rats (*Cryptomys* sp.). (eingereicht bei *Naturwissenschaften*).

Kongressbeiträge (Auswahl)

Japan, IMC 2005

- P. Dammann and H. Burda: Sexual activity and lifespan in two eusocial mammals, *Cryptomys anselli* and *Cryptomys mehowi* (Rodentia, Bathyergidae)
- S. Lange, H. Burda, R. E. Wegner, P. Dammann and M. Kawalika: Living in a stethoscope: Burrow-acoustics promotes auditory specializations in subterranean rodents

Essen, DGS 2005

- P. Dammann and H. Burda: Sexual activity and lifespan in two eusocial mammals, *Cryptomys anselli* and *Cryptomys mehowi* (Rodentia, Bathyergidae)
- P. Dammann, C. Pasterkamp, B. Reinhardt, H. Burda: Genital grooming in *Cryptomys* (Rodentia, Bathyergidae): who, how, and why?
- S. Lange, H. Burda, R. E. Wegner, P. Dammann and M. Kawalika: Leben im Stethoskop: Die Gangakustik fördert Spezialisierungen des Gehörs bei subterranean Nagern

10th Benelux Congress of Zoology/Ghent, Belgium, 2005

- Van Daele, P.A.A.G., Dammann, P., Meier, J.L., Burda, H. and Adriaens, D. Is chromosomal variation in *Cryptomys* (African mole-rats, *Bathyergidae* -

Rodentia) in Zambia related to recent geomorphological changes in South Central Africa?

Lublin/Polen, Rodens et Spatium 2004

- R.E. Wegner, P. Dammann, H. Burda: The enigma of seeing in the subterranean mole-rat *Coetomys anselli* (Bathyergidae): behavioural approach.

Groningen/NL, ECBB 2004

- P. Dammann and H. Burda: Reproduction is associated with fitness benefits, not costs, in two African mole-rat species (*Coetomys anselli* and *C. mechowi*, Rodentia, Bathyergidae)

außerdem:

P. Dammann: Das Nordwestafrikanische Stachelschwein (*Hystrix cristata*). Der Westafrikanische Quastenstachler (*Atherurus africanus*). Der Pinselstachler (*Trichys fasciculata*). Alle in: Neue Brockhaus Tier-Enzyklopädie, Band 7 (Säugetiere); Bibliographisches Institut & F. A. Brockhaus AG, Mannheim (im Druck 2006).

Vortragseinladungen:

2003: Texas A & M University (Prof. Honeycutt Lab)

2004: Universität Bonn (AG Dr. Lubjuhn, Hauskolloquium)

2004: Universität Münster (Seminar *Aktuelle Themen der Verhaltensbiologie*; AG Prof. Sachser)

2005: Universität Budweis/CZ (Prof. Sedlacek, *Summer School Behavioural Biology*)

2006: IZW Berlin (AG Evolutionäre Genetik, PD Dr. Ludwig, Hauskolloquium)

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. § 6 Abs. 2, Nr. 7 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich das Arbeitsgebiet, dem das Thema „Seneszenz bei Afrikanischen Sandgräbern (Bathyergidae, Rodentia) unter besonderer Berücksichtigung der Gattung *Fukomys*“ zuzuordnen ist, in Forschung und Lehre vertrete und den Antrag von Herrn Dammann befürworte.

Essen, 29.03.2006

(Hynek Burda)

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. § 6 Abs. 2, Nr. 7 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich die vorliegende Dissertation selbstständig verfasst habe und mich keiner anderen als der angegebenen Hilfsmittel bedient habe.

Essen, 29.03.2006

(Philip Dammann)

Erklärung:

Hiermit erkläre ich, gem. § 6 Abs. 2, Nr. 7 der Promotionsordnung der Fachbereiche 6 bis 9 zur Erlangung des Dr. rer. nat., dass ich keine anderen Promotionen bzw. Promotionsversuche in der Vergangenheit durchgeführt habe und dass diese Arbeit von keiner anderen Fakultät abgelehnt worden ist.

Essen, 29.03.2006

(Philip Dammann)

Anhang: Rohdaten zu Adultgewicht und MLS bei Nagetieren

Spezies	Adultgewicht (g)	MLS (Jahre)	log Gewicht	log Alter	Subordnung	Familie
<i>Abrocoma benetti</i>	265	2,3	2,42325	0,361728	Caviomorpha	Abrocomidae
			2,42325	0,361728		
<i>Agouti paca</i>	9000	16,3	3,95424	1,212188	Caviomorpha	Agoutidae
			3,95424	1,212188		
<i>Dasyprocta azarae</i>	2650	11,8	3,42325	1,071882	Caviomorpha	Dasyproctidae
<i>Dasyprocta cristata</i>	2650	14	3,42325	1,146128	Caviomorpha	Dasyproctidae
<i>Dasyprocta leporina</i>	3625	17,8	3,55931	1,25042	Caviomorpha	Dasyproctidae
<i>Dasyprocta mexicana</i>	2700	13,1	3,43136	1,117271	Caviomorpha	Dasyproctidae
<i>Dasyprocta punctata</i>	2150	13,8	3,33244	1,139879	Caviomorpha	Dasyproctidae
			3,43392	1,1451161		
<i>Capromys pilorides</i>	4683	13,8	3,67052	1,139879	Caviomorpha	Capromyidae
<i>Geocapromys brownii</i>	1500	13,5	3,17609	1,130334	Caviomorpha	Capromyidae
<i>Plagiodontia aedium</i>	1267	15,9	3,10278	1,201397	Caviomorpha	Capromyidae
			3,31646	1,157203		
<i>Myocastor coypus</i>	7850	8,5	3,89487	0,929419	Caviomorpha	Myocastoridae
			3,89487	0,929419		
<i>Cavia aperea</i>	341	6	2,53275	0,778151	Caviomorpha	Caviidae
<i>Cavia porcellus</i>	728	12	2,86213	1,079181	Caviomorpha	Caviidae
<i>Cavia tschudii</i>	637	6,3	2,80414	0,799341	Caviomorpha	Caviidae
<i>Dolichotis patagonum</i>	8000	14,4	3,90309	1,158362	Caviomorpha	Caviidae
<i>Galea musteloides</i>	338	3,5	2,52892	0,544068	Caviomorpha	Caviidae
<i>Galea spixii</i>	450	4,6	2,65321	0,662758	Caviomorpha	Caviidae
<i>Kerodon rupestris</i>	950	12,9	2,97772	1,11059	Caviomorpha	Caviidae
			2,89457	0,876064		
<i>Chinchilla lanigera</i>	642	17,2	2,80754	1,235528	Caviomorpha	Chinchillidae
<i>Lagidium viscacia</i>	600	19,5	2,77815	1,290035	Caviomorpha	Chinchillidae
<i>Lagostomus maximus</i>	6000	10,8	3,77815	1,033424	Caviomorpha	Chinchillidae
			3,12128	1,186329		
<i>Octodon degus</i>	235	14	2,37107	1,146128	Caviomorpha	Octodontidae
<i>Spalacopus cyanus</i>	98	10,8	1,99123	1,033424	Caviomorpha	Octodontidae
			2,18115	1,089776		
<i>Dinomys branickii</i>	12250	12,8	4,08814	1,10721	Caviomorpha	Dinomyidae
			4,08814	1,10721		
<i>Hydrochaeris hydrochaeris</i>	55000	15,1	4,74036	1,178977	Caviomorpha	Hydrochoeridae
			4,74036	1,178977		
<i>Hoplomys gymnurus</i>	504	7	2,70243	0,845098	Caviomorpha	Echimyidae
<i>Proechimys semispinosus</i>	500	5,8	2,69897	0,763428	Caviomorpha	Echimyidae

<i>Thrichomys apereoides</i>	373	7	2,57171	0,845098	Caviomorpha	Echimyidae
			2,6577	0,817875		
<i>Coendou prehensilis</i>	3900	26,6	3,59106	1,424882	Caviomorpha	Erethizontidae
<i>Erethizon dorsatum</i>	8600	23,4	3,9345	1,369216	Caviomorpha	Erethizontidae
<i>Sphiggurus mexicanus</i>	2000	16,7	3,30103	1,222716	Caviomorpha	Erethizontidae
			3,60886	1,338938		
<i>Atherurus africanus</i>	2750	22,9	3,43933	1,359835	Caviomorpha	Hystricidae
<i>Hystrix africaeaustralis</i>	24000	23,1	4,38021	1,363612	Caviomorpha	Hystricidae
<i>Hystrix brachyura</i>	8000	27,3	3,90309	1,436163	Caviomorpha	Hystricidae
<i>Hystrix cristata</i>	20000	28	4,30103	1,447158	Caviomorpha	Hystricidae
<i>Hystrix indica</i>	20000	27,1	4,30103	1,432969	Caviomorpha	Hystricidae
			4,06494	1,407947		
<i>Thryonomys swinderianus</i>	6600	5,4	3,81954	0,732394	Caviomorpha	Thryomyidae
			3,81954	0,732394		
<i>Fukomys anelli</i>	90	20,6	1,95424	1,313867	Caviomorpha	Bathyergidae
<i>Fukomys damarensis</i>	180	14,7	2,25527	1,167317	Caviomorpha	Bathyergidae
<i>Fukomys mechowii</i>	280	13	2,44716	1,113943	Caviomorpha	Bathyergidae
<i>Cryptomys hottentotus</i>	132	11	2,12057	1,041393	Caviomorpha	Bathyergidae
<i>Georchus capensis</i>	181	11,2	2,25768	1,049218	Caviomorpha	Bathyergidae
<i>Bathyergus suillus</i>	800	6	2,90309	0,778151	Caviomorpha	Bathyergidae
<i>Heterocephalus glaber</i>	35	28,3	1,54407	1,451786	Caviomorpha	Bathyergidae
			2,21173	1,130811		
<i>Ctenodactylus gundi</i>	289	5,8	2,4609	0,763428	Caviomorpha	Ctenodactylidae
			2,4609	0,763428		
<i>Castor canadensis</i>	20250	23,4	4,30643	1,369216	Sciuromorpha	Castoridae
			4,30643	1,369216		
<i>Pedetes capensis</i>	3500	20	3,54407	1,30103	Sciuromorpha	Pedetidae
			3,54407	1,30103		
<i>Allactaga elater</i>	59	5,2	1,77085	0,716003	Myomorpha	Dipodidae
<i>Allactaga euphratica</i>	36	4,2	1,5563	0,623249	Myomorpha	Dipodidae
<i>Allactaga major</i>	350	7	2,54407	0,845098	Myomorpha	Dipodidae
<i>Allactaga sibirica</i>	117	4,5	2,06819	0,653213	Myomorpha	Dipodidae
<i>Jaculus jaculus</i>	55	7,3	1,74036	0,863323	Myomorpha	Dipodidae
<i>Jaculus orientalis</i>	134	5,5	2,1271	0,740363	Myomorpha	Dipodidae
			1,96781	0,740208		
<i>Zapus hudsonius</i>	18	5,6	1,25527	0,748188	Myomorpha	Zapodidae
			1,25527	0,748188		
<i>Geomys bursarius</i>	177	12	2,24797	1,079181	Sciuromorpha	Geomyidae
<i>Thomomys bottae</i>	115	6,1	2,0607	0,78533	Sciuromorpha	Geomyidae
			2,15434	0,932256		

<i>Chaetodipus fallax</i>	19	8,3	1,27875	0,919078	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Chaetodipus formosus</i>	19	7,1	1,27875	0,851258	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Dipodomys deserti</i>	116	8,6	2,06446	0,934498	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Dipodomys heermanni</i>	65	8,3	1,81291	0,919078	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Dipodomys merriami</i>	42	9,7	1,62325	0,986772	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Dipodomys ordii</i>	57	9,9	1,75587	0,995635	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Dipodomys spectabilis</i>	145	12,7	2,16137	1,103804	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Perognathus longimembris</i>	8	8,3	0,90309	0,919078	Sciuromorpha	Heteromyidae
<i>Perognathus parvus</i>	20	5,8	1,30103	0,763428	Sciuromorpha	Heteromyidae
			1,5755	0,932514		
<i>Dryomys nitedula</i>	26	4,1	1,41497	0,612784	Myomorpha	Gliridae
<i>Eliomys quercinus</i>	82	5,5	1,91381	0,740363	Myomorpha	Gliridae
<i>Glirulus japonicus</i>	27	7	1,43136	0,845098	Myomorpha	Gliridae
<i>Graphiurus murinus</i>	24	6,9	1,38021	0,838849	Myomorpha	Gliridae
<i>Muscardinus avellanarius</i>	27	5,3	1,43136	0,724276	Myomorpha	Gliridae
<i>Myoxus glis</i>	125	8,7	2,09691	0,939519	Myomorpha	Gliridae
			1,61144	0,783481		
<i>Ammospermophilus harrisi</i>	126	10,6	2,10037	1,025306	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Ammospermophilus leucurus</i>	105	11,2	2,02119	1,049218	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Callosciurus caniceps</i>	30	13,7	1,47712	1,136721	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Callosciurus erythraeus</i>	272	17	2,43457	1,230449	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Callosciurus notatus</i>	190	14,8	2,27875	1,170262	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Callosciurus prevostii</i>	400	21,1	2,60206	1,324282	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Cynomys ludovicianus</i>	1125	11	3,05115	1,041393	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Funisciurus anerythrus</i>	218	10	2,33846	1	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Funisciurus pyrropus</i>	272	9,5	2,43457	0,977724	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Glaucomys sabrinus</i>	149	14,2	2,17319	1,152288	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Glaucomys volans</i>	65	19	1,81291	1,278754	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Heliosciurus rufobrachium</i>	326	8,7	2,51322	0,939519	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Marmota caligata</i>	6343	12,1	3,80229	1,082785	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Marmota flaviventris</i>	3500	21,2	3,54407	1,326336	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Marmota marmota</i>	3500	17,4	3,54407	1,240549	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Marmota monax</i>	4000	14	3,60206	1,146128	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Marmota vancouverensis</i>	4750	12,1	3,67669	1,082785	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Petaurista alborufus</i>	1700	21,4	3,23045	1,330414	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Petaurista leucogenys</i>	1650	19,2	3,21748	1,283301	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Pteromys volans</i>	130	11,4	2,11394	1,056905	Sciuromorpha	Sciuridae

<i>Ratufa bicolor</i>	2000	19	3,30103	1,278754	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Ratufa indica</i>	2000	20	3,30103	1,30103	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sciurus aureogaster</i>	600	11,5	2,77815	1,060698	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sciurus carolinensis</i>	533	23,6	2,72673	1,372912	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sciurus granatensis</i>	374	11,5	2,57287	1,060698	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sciurus niger</i>	800	16	2,90309	1,20412	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sciurus vulgaris</i>	600	14,8	2,77815	1,170262	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus citellus</i>	217	6,7	2,33646	0,826075	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus franklinii</i>	459	7,2	2,66181	0,857332	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus lateralis</i>	157	10,4	2,1959	1,017033	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus mohavensis</i>	100	7,8	2,0	0,892095	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus pygmaeus</i>	136	7,1	2,13354	0,851258	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus tereticaudus</i>	163	8,9	2,21219	0,94939	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus tridecemlineatus</i>	173	7,9	2,23805	0,897627	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Spermophilus variegatus</i>	663	9,8	2,82151	0,991226	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sundasciurus lowii</i>	67	11,1	1,82607	1,045323	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Sundasciurus tenuis</i>	75	10	1,87506	1	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Tamias dorsalis</i>	63	12,6	1,79934	1,100371	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Tamias minimus</i>	44	10	1,64345	1	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Tamias sibiricus</i>	85	9,6	1,92942	0,982271	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Tamias striatus</i>	96	9,5	1,98227	0,977724	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Tamias townsendii</i>	75	9,3	1,87506	0,968483	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Tamiasciurus hudsonicus</i>	200	9,8	2,30103	0,991226	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Xerus erythropus</i>	600	10,3	2,77815	1,012837	Sciuromorpha	Sciuridae
<i>Xerus inauris</i>	588	11,5	2,76938	1,060698	Sciuromorpha	Sciuridae
			2,52685	1,083212		
<i>Acomys cahirinus</i>	45	5,9	1,65321	0,770852	Myomorpha	Muridae
<i>Acomys wilsoni</i>	20	5,6	1,30103	0,748188	Myomorpha	Muridae
<i>Aethomys namaquensis</i>	48	4,7	1,68124	0,672098	Myomorpha	Muridae
<i>Apodemus argenteus</i>	38	5	1,57978	0,69897	Myomorpha	Muridae
<i>Apodemus flavicollis</i>	29	4,5	1,4624	0,653213	Myomorpha	Muridae
<i>Apodemus peninsulae</i>	33	4,4	1,51851	0,643453	Myomorpha	Muridae
<i>Apodemus sylvaticus</i>	23	6,3	1,36173	0,799341	Myomorpha	Muridae
<i>Arvicanthis niloticus</i>	110	6,7	2,04139	0,826075	Myomorpha	Muridae
<i>Arvicola terrestris</i>	120	2,5	2,07918	0,39794	Myomorpha	Muridae
<i>Baiomys taylori</i>	8	3,3	0,90309	0,518514	Myomorpha	Muridae
<i>Calomyscus bailwardi</i>	20	9,4	1,30103	0,973128	Myomorpha	Muridae

<i>Cannomys badius</i>	650	4,8	2,81291	0,681241	Myomorpha	Muridae
<i>Chiropodomys gliroides</i>	29	3,6	1,4624	0,556303	Myomorpha	Muridae
<i>Clethrionomys glareolus</i>	21	4,9	1,32222	0,690196	Myomorpha	Muridae
<i>Conilurus penicillatus</i>	144	4,5	2,15836	0,653213	Myomorpha	Muridae
<i>Cricetomys gambianus</i>	1500	8,4	3,17609	0,924279	Myomorpha	Muridae
<i>Cricetus cricetus</i>	507	3,6	2,70501	0,556303	Myomorpha	Muridae
<i>Dendromus melanotis</i>	7	4,2	0,8451	0,623249	Myomorpha	Muridae
<i>Dendromus mesomelas</i>	13	3,3	1,11394	0,518514	Myomorpha	Muridae
<i>Desmodillus auricularis</i>	54	6,1	1,73239	0,78533	Myomorpha	Muridae
<i>Dicrostonyx groenlandicus</i>	66	3,3	1,81954	0,518514	Myomorpha	Muridae
<i>Gerbillus gerbillus</i>	30	5,9	1,47712	0,770852	Myomorpha	Muridae
<i>Gerbillus nanus</i>	18	4,5	1,25527	0,653213	Myomorpha	Muridae
<i>Gerbillus perpallidus</i>	50	5,5	1,69897	0,740363	Myomorpha	Muridae
<i>Gerbillus pyramidum</i>	37	8,2	1,5682	0,913814	Myomorpha	Muridae
<i>Grammomys dolichurus</i>	60	4,4	1,77815	0,643453	Myomorpha	Muridae
<i>Hydromys chrysogaster</i>	850	7,3	2,92942	0,863323	Myomorpha	Muridae
<i>Hypogeomys antimena</i>	1250	12,6	3,09691	1,100371	Myomorpha	Muridae
<i>Lagurus lagurus</i>	20	3,8	1,30103	0,579784	Myomorpha	Muridae
<i>Lasiopodomys brandtii</i>	40	4,1	1,60206	0,612784	Myomorpha	Muridae
<i>Lemmus lemmus</i>	70	3,3	1,8451	0,518514	Myomorpha	Muridae
<i>Lemniscomys striatus</i>	42	4,8	1,62325	0,681241	Myomorpha	Muridae
<i>Leporillus conditor</i>	332	5,3	2,52114	0,724276	Myomorpha	Muridae
<i>Lophiomyis imhausi</i>	755	7,5	2,87795	0,875061	Myomorpha	Muridae
<i>Meriones crassus</i>	35	5,6	1,54407	0,748188	Myomorpha	Muridae
<i>Meriones libycus</i>	100	5,2	2,0	0,716003	Myomorpha	Muridae
<i>Meriones meridianus</i>	53	6,8	1,72428	0,832509	Myomorpha	Muridae
<i>Meriones persicus</i>	100	6	2,0	0,778151	Myomorpha	Muridae
<i>Meriones unguiculatus</i>	53	6,3	1,72428	0,799341	Myomorpha	Muridae
<i>Meriones vinogradovi</i>	150	6,7	2,17609	0,826075	Myomorpha	Muridae
<i>Mesembriomys gouldii</i>	900	7,8	2,95424	0,892095	Myomorpha	Muridae
<i>Mesembriomys macrurus</i>	268	7,1	2,42813	0,851258	Myomorpha	Muridae
<i>Mesocricetus auratus</i>	105	3,9	2,02119	0,591065	Myomorpha	Muridae
<i>Mesocricetus brandti</i>	174	4,4	2,24055	0,643453	Myomorpha	Muridae
<i>Micromys minutus</i>	6	3,8	0,77815	0,579784	Myomorpha	Muridae
<i>Microtus agrestis</i>	46	4,8	1,66276	0,681241	Myomorpha	Muridae
<i>Microtus arvalis</i>	27	4,8	1,43136	0,681241	Myomorpha	Muridae
<i>Microtus guentheri</i>	52	3,9	1,716	0,591065	Myomorpha	Muridae
<i>Microtus ochrogaster</i>	40	5,3	1,60206	0,724276	Myomorpha	Muridae
<i>Microtus pinetorum</i>	25	3,8	1,39794	0,579784	Myomorpha	Muridae

<i>Millardia gleadowi</i>	70	4	1,8451	0,60206	Myomorpha	Muridae
<i>Mus minutoides</i>	7	4,3	0,8451	0,633468	Myomorpha	Muridae
<i>Mus musculus</i>	20	4	1,30103	0,60206	Myomorpha	Muridae
<i>Mystromys albicaudatus</i>	106	6,3	2,02531	0,799341	Myomorpha	Muridae
<i>Nannospalax ehrenbergi</i>	160	15	2,20412	1,176091	Myomorpha	Muridae
<i>Neotoma albigula</i>	209	9,5	2,32015	0,977724	Myomorpha	Muridae
<i>Neotoma floridana</i>	291	8,6	2,46389	0,934498	Myomorpha	Muridae
<i>Neotoma lepida</i>	236	10,5	2,37291	1,021189	Myomorpha	Muridae
<i>Notomys alexis</i>	35	6,4	1,54407	0,80618	Myomorpha	Muridae
<i>Notomys mitchellii</i>	52	5,3	1,716	0,724276	Myomorpha	Muridae
<i>Nyctomys sumichrasti</i>	50	5,7	1,69897	0,755875	Myomorpha	Muridae
<i>Ochrotomys nuttalli</i>	22	8,4	1,34242	0,924279	Myomorpha	Muridae
<i>Onychomys leucogaster</i>	32	5,6	1,50515	0,748188	Myomorpha	Muridae
<i>Onychomys torridus</i>	22	4,6	1,34242	0,662758	Myomorpha	Muridae
<i>Pachyuromys duprasi</i>	40	8,3	1,60206	0,919078	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus californicus</i>	42	5,5	1,62325	0,740363	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus crinitus</i>	16	7,7	1,20412	0,886491	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus eremicus</i>	25	7,4	1,39794	0,869232	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus leucopus</i>	23	7,9	1,36173	0,897627	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus maniculatus</i>	20	8,3	1,30103	0,919078	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus polionotus</i>	14	5,5	1,14613	0,740363	Myomorpha	Muridae
<i>Peromyscus truei</i>	25	5,4	1,39794	0,732394	Myomorpha	Muridae
<i>Phloeomys cumingi</i>	1750	13,6	3,24304	1,133539	Myomorpha	Muridae
<i>Phodopus sungorus</i>	23	3,9	1,36173	0,591065	Myomorpha	Muridae
<i>Podomys floridanus</i>	32	7,4	1,50515	0,869232	Myomorpha	Muridae
<i>Pogonomys macrourus</i>	57	3,1	1,75587	0,491362	Myomorpha	Muridae
<i>Praomys tullbergi</i>	30	5,2	1,47712	0,716003	Myomorpha	Muridae
<i>Psammomys obesus</i>	212	3,2	2,32634	0,50515	Myomorpha	Muridae
<i>Pseudomys australis</i>	65	7,9	1,81291	0,897627	Myomorpha	Muridae
<i>Pseudomys fumeus</i>	70	6,5	1,8451	0,812913	Myomorpha	Muridae
<i>Pseudomys shortridgei</i>	64	6	1,80618	0,778151	Myomorpha	Muridae
<i>Rattus fuscipes</i>	130	5,3	2,11394	0,724276	Myomorpha	Muridae
<i>Rattus lutreolus</i>	115	4,4	2,0607	0,643453	Myomorpha	Muridae
<i>Rattus norvegicus</i>	300	5	2,47712	0,69897	Myomorpha	Muridae
<i>Rattus rattus</i>	200	4,2	2,30103	0,623249	Myomorpha	Muridae
<i>Reithrodon auritus</i>	72	5,5	1,85733	0,740363	Myomorpha	Muridae
<i>Rhabdomys pumilio</i>	51	4,5	1,70757	0,653213	Myomorpha	Muridae
<i>Rhombomys opimus</i>	285	4,5	2,45484	0,653213	Myomorpha	Muridae

<i>Saccostomus campestris</i>	47	4,5	1,6721	0,653213	Myomorpha	Muridae
<i>Sekeetamys calurus</i>	65	7,3	1,81291	0,863323	Myomorpha	Muridae
<i>Sigmodon hispidus</i>	185	5,2	2,26717	0,716003	Myomorpha	Muridae
<i>Tatera afra</i>	75	5,7	1,87506	0,755875	Myomorpha	Muridae
<i>Tatera indica</i>	147	7	2,16732	0,845098	Myomorpha	Muridae
<i>Tatera valida</i>	113	5	2,05308	0,69897	Myomorpha	Muridae
<i>Tylomys nudicaudus</i>	280	5,4	2,44716	0,732394	Myomorpha	Muridae
			1,82071	0,7396921		
<i>Spalax ehrenbergi</i>	135	16	2,13033	1,20412	Myomorpha	Spalacidae