

**Das Aggressionsverhalten des männlichen Grünen
Leguans (*Iguana iguana*) in Terrarienhaltung
und Einfluss der Kastration auf Testosteronlevel
und Verhalten**

Elisa Härtl

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität München

Dekan: Univ.-Prof. Dr. E. P. Märtlbauer

Referent: Prof. Dr. Hoffmann

Korreferent: Prof. Dr. Müller

Tag der Promotion: 9. Februar 2007

Aus der
Klinik für Fische und Reptilien
der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-Universität München
Vorstand: Univ.-Prof. Dr. Dr. R. W. Hoffmann

**Das Aggressionsverhalten des männlichen Grünen Leguans (*Iguana iguana*)
in Terrarienhaltung und Einfluss der Kastration auf Testosteronlevel und Verhalten**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät
der Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Elisa Härtl
aus
Regensburg

München 2006

Meinen Eltern

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung 1

II. Literaturübersicht 2

1. Hormonelle Regulation der Reproduktion männlicher Reptilien	2
1.1 Reptilien in der Evolution	2
1.2 Temperaturabhängige Geschlechtsdetermination	2
1.3 Hypothalamus-Hypophysen-Gonaden-Achse	3
1.3.1 Hypothalamus-Hypophysen-System	3
1.3.1.1 Vertebraten allgemein	3
1.3.1.2 Morphologie und Physiologie von Hypothalamus und Hypophyse bei Reptilien	4
1.3.2 Gonadotropin-Releasing-Hormon (GnRH)	5
1.3.2.1 GnRH bei Vertebraten allgemein	5
1.3.2.2 GnRH bei Reptilien	8
1.3.2.3 Interspezifische Sensitivität	9
1.3.3 Gonadotropine	11
1.3.3.1 Gonadotropine bei Vertebraten allgemein	11
1.3.3.2 Gonadotropine bei Reptilien und interspezifische Sensitivität	11
1.3.4 Androgene	12
1.3.4.1 Spermatogenese und Steroidogenese bei Reptilien	12
1.3.4.2 Androgenabhängigkeit der akzessorischen Geschlechtsorgane	13
1.3.4.3 Androgenabhängigkeit der sekundären Geschlechtsmerkmale	14
1.3.5 Einfluss der Schilddrüse	15
1.3.6 Einfluss der Nebenniere	16
1.4 Hormonelle Effekte auf Sexual- und Aggressionsverhalten	17
1.4.1 Organisation und Aktivierung	17
1.4.2 Testosteron	17
1.4.3 Progesteron	20
1.4.4 Corticosteron	21

2. Das Territorial- und Aggressionsverhalten des männlichen Grünen Leguans	22
2.1 Im natürlichen Lebensraum	22
2.1.1 Visuelle Kommunikation	24
2.1.2 Chemische Kommunikation	27
2.2 In menschlicher Obhut	28
2.2.1 Intraspezifische Dominanz und Aggression	28
2.2.2 Interspezifische Dominanz und Aggression	30
3. Kastration	31
3.1 Operative Kastration bei männlichen Echsen	31
3.1.1 Technik	31
3.1.2 Effekte auf Sexual- und Aggressionsverhalten	31
3.2 Chemische Kastration	32
3.2.1 Androgenrezeptorblocker	33
3.2.2 GnRH-Analoga	33
3.2.3 Effekte auf Sexual- und Aggressionsverhalten	34
4. Eigene Untersuchungen	35
<u>III. Material und Methoden</u>	<u>36</u>
1. Grüne Leguane zur Blutprobengewinnung und Kastration	36
1.1 Tierzahlen und Gruppenzusammensetzung	36
1.2 Herkunft und Haltung	37
2. Blutproben	38
2.1 Technik und Zeitpunkt der Blutprobennahme	38
2.2 Testosteronbestimmung mittels Enzymimmunoassay	39
3. Videoaufzeichnungen	40
4. Operative Kastration	42
5. Chemische Kastration	43
6. Statistik	45

1. Testosteronanalysen	46
1.1 Testosteronlevel in Abhängigkeit von Jahreszeit und aggressivem Verhalten	46
1.2 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach operativer Kastration	52
1.2.1 Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges anhand Testosteronbestimmung	52
1.2.2 Effekte der Kastration auf das Verhalten	54
1.2.3 Zeitpunkt der Kastration	55
1.2.3.1 Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges durch Testosteronbestimmung in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Kastration	55
1.2.3.2 Verhalten nach Kastration in Abhängigkeit vom Kastrationszeitpunkt	56
1.2.4 Alter der Grünen Leguane zum Kastrationszeitpunkt	57
1.2.4.1 Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges durch Testosteronbestimmung in Abhängigkeit vom Alter der Leguane bei Kastration	57
1.2.4.2 Verhalten nach Kastration in Abhängigkeit von Alter der Leguane bei Gonadektomie	58
1.3 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Gabe von Buserelin (Chemische Kastration)	59
1.3.1 Einzeldarstellungen	60
1.3.2 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Busereliningabe in Zusammenhang mit dem Alter der Leguane bei Implantation	69
1.3.3 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Busereliningabe in Zusammenhang mit dem Zeitpunkt der Busereliningabe	70
1.3.4 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Busereliningabe in Zusammenhang mit aggressivem Verhalten der Leguane	71

2. Videodokumentation agonistischer Interaktionen während der Hierarchiebildung bei Grünen Leguanen im Terrarium	72
2.1 Drohgebärden	73
2.1.1 Drohgebärden in der Gruppe der sechs Semiadulten	73
2.1.2 Drohgebärden nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane	76
2.2 Beißattacken	79
2.2.1 Beißattacken in der Gruppe der sechs Semiadulten	79
2.2.2 Beißattacken nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane	82
2.3 Ausgänge agonistischer Interaktionen	84
2.3.1 Ausgänge agonistischer Interaktionen in der Gruppe der sechs Semiadulten	84
2.3.2 Ausgänge agonistischer Interaktionen nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane	86
2.4 Beteiligung an Kämpfen	88
2.4.1 Beteiligung an Kämpfen in der Gruppe der sechs Semiadulten	88
2.4.2 Beteiligung an Kämpfen nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane	89
V. Diskussion	90
<hr/>	
1. Testosteronanalysen	90
1.1 Fehlerquellen	90
1.2 Testosteronlevel in Abhängigkeit von Jahreszeit und aggressivem Verhalten	91
1.3 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach operativer Kastration	94
1.4 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Buserelngabe	100
2. Videodokumentation der Hierarchiebildung bei Grünen Leguanen im Terrarium	105
2.1 Fehlerquellen	105
2.2 Allgemeine Beobachtungen	106
2.2.1 Aktivitäts- und Ruhephasen	106
2.2.2 Fressverhalten	107

2.2.3	Kleingruppenbildung	107
2.2.4	Territorialverhalten	108
2.3	Agonistische Interaktionen	108
2.4	Begleiterscheinungen und Folgen der Hierarchiebildung	112
2.4.1	Testosteronlevel	112
2.4.2	Gewichtsveränderungen	114
<u>VI. Zusammenfassung</u>		115
<u>VII. Summary</u>		116
<u>VIII. Literaturverzeichnis</u>		117
<u>IX. Anhang</u>		136

I. EINLEITUNG

Der Grüne Leguan, *Iguana iguana*, wird als beliebtes Terrarientier in zunehmendem Maße privat gehalten. Die überwiegende Mehrzahl der aus Mittel- und Südamerika für den Tierhandel importierten Nachzuchten ist männlichen Geschlechts. Dass männliche Grüne Leguane bei Eintreten der Geschlechtsreife ein ausgeprägtes Territorialverhalten zeigen, wird für deren Besitzer häufig zum Problem. Einerseits führen Vergesellschaftungen von mehreren Männchen oftmals zu schwerwiegenden Verletzungen der unterdrückten Artgenossen. Andererseits richtet sich das Territorial- und Aggressionsverhalten eines dominanten Tieres nicht selten auch gegen den Menschen oder andere Haustiere. Aus diesem Grund wird jedes Jahr eine Vielzahl von aggressiven Grünen Leguanen an die Reptilien-Auffangstation, die der Klinik für Fische und Reptilien angegliedert ist, abgegeben.

In dieser Studie werden Testosteronanalysen der Serumproben männlicher Grüner Leguane durchgeführt und in Zusammenhang mit der Jahreszeit und aggressivem Verhalten gesetzt. Die Untersuchungen sollen klären, inwieweit die Aggressivität der Tiere mit der Androgenkonzentration im Serum korreliert.

Die operative Kastration von Echsen ist bereits etabliert und stellt einen Versuch dar, aggressives Verhalten zu vermindern. Der Testosteronabfall nach Gonadektomie bei Grünen Leguanen wird einer Langzeitkontrolle unterzogen und die Effekte der Kastration auf das Verhalten überprüft. Als reversible, wenig invasive Alternative zur Gonadektomie soll die chemische Kastration durch Implantation eines GnRH-Analogen (Buserelin) an Grünen Leguanen erprobt werden. Bei beiden Methoden werden der Zeitpunkt der Kastration, sowie Alter und aggressives Verhalten der Tiere berücksichtigt.

Grüne Leguane wechseln wie alle territorial lebenden Tiere unter begrenzten räumlichen Bedingungen zur Etablierung einer Rangordnung. Die Videoüberwachung einer neu zusammengestellten Leguangruppe über vier Wochen dient einer detaillierten Einsicht in Art und Ablauf der Hierarchiebildung.

II. LITERATURÜBERSICHT

1. Hormonelle Regulation der Reproduktion männlicher Reptilien

(insbesondere Echsen)

1.1 Reptilien in der Evolution

Um sowohl die Gemeinsamkeiten als auch die Besonderheiten der Reproduktion bei Reptilien im Zusammenhang mit den übrigen Vertebratenklassen beleuchten zu können, ist es notwendig, kurz ihre besondere Stellung in der Wirbeltierevolution zu charakterisieren.

Die Klassen Reptilien, Vögel und Säugetiere bilden zusammen die Amnioten, die sich von Amphibien durch die Entwicklung einer wasserunabhängigen Reproduktion unterscheiden. Man geht davon aus, dass sich die Amnioten aus einem gemeinsamen Stamm während des frühen Karbons differenziert und sich in drei Hauptäste gegliedert haben: Aus einem davon entwickelten sich Säugetiere (*Mammalia*), ein zweiter umfasste alle Schildkröten (*Chelonia*) und aus dem dritten gingen *Archosauria* (*Crocodylia* und *Aves*) und *Lepidosauria* (*Squamata* und *Rhynchocephalia*) hervor (CAROLL, 1969).

Die heute lebenden Reptilien umfassen vier unterschiedliche Ordnungen: *Chelonia* (Schildkröten), *Rhynchocephalia* (Eine lebende Art: Tuatara, *Sphenodon*, in Neuseeland), *Squamata* (Doppelschleichen, Echsen und Schlangen) und *Crocodylia* (Alligatoren und Krokodile).

Viele morphologische Strukturen und physiologische Mechanismen, die von Säugetieren und Vögeln bekannt sind, wurden in ähnlicher, zum Teil ursprünglicher Form bei Reptilien nachgewiesen. Besonders auffällig aber tritt bei den poikilothermen Reptilien die Temperatur als entscheidender exogener Faktor in Erscheinung. So stehen, angefangen von der embryonalen Geschlechtsdeterminierung bis zum Erwachsenenalter, die meisten Aspekte der hormonalen Reproduktionsregulation in enger Relation mit der Außentemperatur.

1.2 Temperaturabhängige Geschlechtsdetermination (TSD)

Bei vielen oviparen Reptilien fehlen Geschlechtschromosomen. Stattdessen bestimmt die Inkubationstemperatur des Geleges das Geschlecht der Schlüpflinge. Dieses Phänomen tritt

bei allen Krokodilen und Alligatoren, vielen Schildkröten und einigen Echsen auf (BULL, 1980; EWERT et al., 1994; LANG und ANDREWS, 1994; VIETS et al., 1994; KÖHLER, 2003). Die Entwicklungsphase, in der das Geschlecht fixiert wird, fällt ungefähr auf den Übergang vom ersten zum mittleren Drittel der gesamten Inkubationszeit und wird „thermosensitive Periode (TSP)“ genannt (WIBBELS et al., 1991). Von den drei verschiedenen Temperaturprofilen (ELF, 2003) gilt für die meisten Echsenarten das „female-male“-Prinzip: niedrige Temperaturen produzieren hauptsächlich Weibchen, hohe dagegen Männchen (VIETS et al., 1994). Letztlich bewirken auch bei Reptilien mit TSD die geschlechtsspezifischen Steroide unmittelbar die Geschlechtsdetermination. Die Temperatur ermöglicht dies allerdings erst durch Auslösung einer genetischen Kaskade zur Expression von steroidogenen Enzymen und spezifischen Rezeptoren im Embryo (CREWS, 1996).

Darüber hinaus beeinflusst die Temperatur während der Embryonalphase auch die spätere sexuelle Entwicklung wie geschlechtstypischen Habitus, Hormonstatus und Verhalten (CREWS, 1994). So zeigen zum Beispiel weibliche Leopardgeckos aus hochtemperierten Eiern (sogenannte „hot females“) schnelleres Wachstum, männlicheren Habitus, verzögerte Geschlechtsreife und signifikant geringere Östradiollevel bei gleichzeitig höheren Testosteronlevel als Weibchen aus niedriger temperierten Eiern (GUTZKE und CREWS, 1988). Auch das Sozialverhalten war bei diesen Tieren in Form von gesteigerter Aggressivität virilisiert, ihre Attraktivität gegenüber männlichen Artgenossen herabgesetzt (FLORES et al., 1994).

1.3 Hypothalamus-Hypophysen-Gonaden-Achse

1.3.1 Hypothalamus-Hypophysen-System

1.3.1.1 Vertebraten allgemein

Bei der Reproduktionsphysiologie aller Vertebraten spielt der Hormonregelkreis des Hypothalamus-Hypophysen-Systems eine zentrale Rolle. Das Gonadotropin Releasing Hormon (GnRH), ursprünglich Luteinisierungshormon Releasing Hormon (LHRH) genannt, wird von Neuronen des medialen Hypothalamus sezerniert. Über ein Pfortadersystem in der Eminentia mediana gelangt das Releasing Hormon in den Hypophysenvorderlappen (Adenohypophyse), wo es an spezifische Rezeptoren gonadotroper Zellen bindet. Dadurch wird im Hypophysenvorderlappen die Produktion und Freisetzung der beiden Gonadotropine LH (Luteinisierendes Hormon) und FSH (Follikelstimulierendes Hormon) ausgelöst. Die

Gonadotropine erreichen über den Blutkreislauf die Gonaden und stimulieren beim männlichen Individuum die Steroidproduktion und Gametogenese. Die Ausschüttung der Gonadotropine wird in negativer Rückkopplung durch Testosteron gehemmt (BARRY et al., 1985).

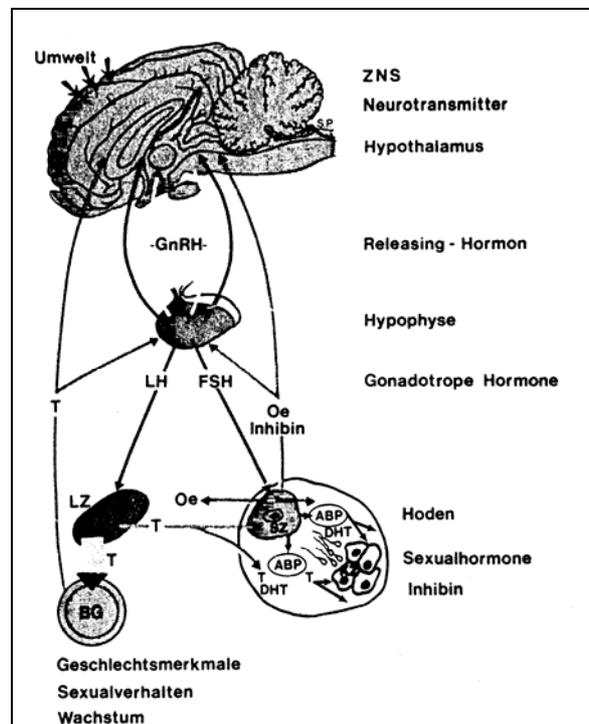


Abb. 1: Schema der neuroendokrinen Regulation der Sexualfunktionen bei männlichen Vertebraten (SCHEUNERT und TRAUTMANN, 1987)

Die Frage, inwieweit diese hormonelle Regulation im Detail auf Reptilienspezies übertragen werden kann, ist Kern zahlreicher Untersuchungen, welche im Folgenden aufgeführt werden. Vor allem komparative Studien der Evolutionsforschung beschäftigen sich intensiv mit Analogien der hormonellen Abläufe bei verschiedenen Vertebraten.

1.3.1.2 Morphologie und Physiologie von Hypothalamus und Hypophyse bei Reptilien

Zahlreiche morphologische Studien an Reptiliengehirnen weisen auf Ähnlichkeiten mit dem Hypothalamus-Hypophysen-System bei Säugetieren hin (CALLARD et al., 1972a). WINGSTRAND (1966) beschreibt ein gut entwickeltes Portalgefäßsystem bei Reptilien, das einen Plexus in der Eminentia mediana mit einem zweiten Plexus in der Pars distalis der

Hypophyse verbindet. Weitere Untersuchungen liefern ein detailliertes zytoarchitektonisches Bild des endokrinen Hypothalamus von Echsen (MEURLING und WILLSTEDT, 1970; PRASADO RAO und SUBHEDAR, 1977). Erkenntnisse über physiologische Interaktionen dagegen bleiben lange Zeit fragmentarisch (BALL, 1981). Erste Hinweise auf eine Regulation durch den übergeordneten Hypothalamus und die negative Feedback-Wirkung von Geschlechtshormonen erbringt die Hemmung der Gonadenaktivität durch intracraniale Testosteron- oder Östradiol-Implantate (LISK, 1967; CALLARD et al., 1972b). Spätere Identifizierung von Bindungsstellen für Geschlechtshormone und Aromataseaktivität im Hypothalamus und seiner rostralen Aussackung, der Regio praeoptica, unterstützen diese These (KIM et al., 1978; MORRELL und PFAFF, 1978; CALLARD et al., 1978).

Die Hypophyse der Reptilien liegt wie bei allen anderen Vertebraten direkt unter dem Hypothalamus, nahe der Eminentia mediana. Zytologie und Morphologie werden für verschiedene Reptilienspezies sehr detailliert von SAINT GIRONS (1970) und WINGSTRAND (1966) beschrieben. Die Hypophyse besteht aus drei unterschiedlichen Segmenten (Zusammenfassung LICHT, 1974a): Während der Hypophysenhinterlappen, die Neurohypophyse, aus einer Evagination des Hypothalamus entsteht und neuronales Gewebe enthält, bilden Hypophysenzwischenlappen und Hypophysenvorderlappen zusammen die Adenohypophyse. Diese entwickelt sich aus einer Abschnürung der embryonalen Mundbucht (RATHKE'sche Tasche) und besteht aus sekretorischen Zellen. In ihrer Pars distalis sind – bei Säugetieren wie auch bei Reptilien – fünf verschiedene Hormone mit unterschiedlichen Aktivitäten nachzuweisen (SAINT GIRONS, 1970): Thyreotropin (TSH), Adrenocorticotropin (ACTH), Gonadotropine (FSH und LH), Wachstumshormon (GH) und Prolactin (PL).

1.3.2 Gonadotropin-Releasing-Hormon (GnRH)

1.3.2.1 GnRH bei Vertebraten allgemein

GnRH wurde 1971 erstmals aus Schweine- und Schafsgehirnen isoliert (AMOSS et al., 1971; MATSUO et al., 1971). Ursprünglich als einzigartige Form betrachtet, beweisen biochemische Studien seit 1982, dass GnRH als eine Familie von strukturähnlichen Peptiden auftritt (Zusammenfassung MUSKE, 1993).

Alle GnRH-Moleküle sind aus zehn Aminosäuren aufgebaut. An den Aminosäurepositionen 5-8 tritt eine gewisse Variabilität auf. Dagegen bleiben bestimmte Regionen des Peptids,

nämlich der NH₂-Terminus, der COOH-Terminus und die Aminosäuren 1, 2, 3, 4, 9 und 10, phylogenetisch hoch konserviert. Dies lässt auf ihre wichtige Bedeutung für die Bioaktivität und Gestalt des Dekapeptids schließen, vor allem in Bezug auf effektive Rezeptorbindung und Resistenz gegen enzymatischen Abbau (SEALFON et al., 1997). Die Aminosäuren an Position 2 und 3 (His²-Trp³) scheinen essentiell für die Gonadotropinausschüttung der Hypophyse zu sein. Analoge mit Substituenten an diesen Positionen binden zwar kompetitiv an Hypophysenrezeptoren, induzieren aber keine Freisetzung von Hormonen (SHERWOOD et al., 1986).

Forms of GnRH	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Mammalian	pGlu	- His	- Trp	- Ser	- Tyr	- Gly	- Leu - Arg	- Pro	- Gly	- NH ₂
Chicken I	pGlu	- His	- Trp	- Ser	- Tyr	- Gly	- Leu - Gln	- Pro	- Gly	- NH ₂
Salmon	pGlu	- His	- Trp	- Ser	- Tyr	- Gly	- Trp - Leu	- Pro	- Gly	- NH ₂
Dogfish	pGlu	- His	- Trp	- Ser	- His	- Gly	- Trp - Leu	- Pro	- Gly	- NH ₂
Chicken II	pGlu	- His	- Trp	- Ser	- His	- Gly	- Trp - Tyr	- Pro	- Gly	- NH ₂
Catfish	pGlu	- His	- Trp	- Ser	- His	- Gly	- Leu - Asn	- Pro	- Gly	- NH ₂
Lamprey	pGlu	- His	- Tyr	- Ser	- Leu - Glu - Trp - Lys	- Pro	- Gly	- NH ₂		

Abb. 2: Primärstrukturen von GnRH-Peptiden bei Vertebraten (MUSKE, 1993)

Bis heute sind 24 molekulare Isoformen entdeckt, davon 14 bei verschiedenen Wirbeltierspezies (GORBMAN, 2003). Andere Autoren sprechen sogar von 16 Isoformen bei Wirbeltieren (LIMONTA et al., 2003). Benannt werden die verschiedenen Formen zunächst nach der Tierart, aus der sie erstmals isoliert werden, zum Beispiel m(mammalian)GnRH, c(chicken)GnRH, s(salmon)GnRH.

Weitere Forschungen aber ergeben, dass bei den meisten aller untersuchten Vertebraten zwei, wenn nicht sogar drei verschiedene GnRH-Formen innerhalb einer Spezies existieren (MUSKE, 1993; SEALFON et al., 1997; TROSKIE et al., 1998). Außerdem werden GnRH-Peptide und/ oder GnRH-Neurone nicht nur im Gehirn, sondern auch in verschiedenen peripheren Geweben nachgewiesen (MUSKE, 1993). Neben der hinreichend bekannten neuroendokrinen Funktion wird auch seine direkte Wirkung als Neurotransmitter oder Neuromodulator im Zentralen Nervensystem sowie als autokriner/ parakriner Faktor in einigen peripheren Geweben entdeckt (LIMONTA, 2003).

Das aktuelle Nomenklatur-Schema nach SILVER und SOWER (2002) basiert auf einer Kombination aus Funktion, Ort der Expression und phylogenetischer Molekularanalyse und teilt alle bis jetzt bekannten Formen von Vertebraten-GnRH in Typ I-IV (siehe Tabelle 1) ein.

GnRH-Typ	Verteilung im Gehirn/ Ursprung	In Vertebraten identifizierte GnRH
GnRH-I	Hypothalamus, Diencephalon/ olfaktorischer Ursprung	mGnRH in <i>Maus, Primat, Mensch, Schaf, Schwein, Aal, Molch</i> ; cGnRH in <i>Huhn, Echse</i> ; sGnRH in <i>Goldfisch, Lachs</i> ; Wels-GnRH im <i>Wels</i> ; Hai-GnRH im <i>Hai</i> ;
GnRH-II	Mittelhirn/ ventriculärer Ursprung	cGnRH in <i>Maus, Primat, Mensch, Huhn, Echse, Frosch, Aal, Molch, Goldfisch, Wels, Lachs</i>
GnRH-III	Telencephalon/ olfaktorischer Ursprung	sGnRH in <i>Medaka, Brasse, Buntbarsch</i>
GnRH-IV	Hypothalamus, Diencephalon/ ventriculärer Ursprung	Lamprey-GnRH-I und Lamprey-GnRH-III in <i>Rundmäulern</i>

Tabelle 1: Einteilung der GnRH-Formen bei Vertebraten nach SILVER und SOWER (2002)

Die Entwicklung von verschiedenen GnRH-Isoformen nährt die Vermutung, dass sich parallel dazu auch die dazugehörigen Rezeptoren differenziert haben. TROSKIE et al. (1998) postulieren nach PCR-Analyse der ligandselektiven Struktur am mGnRH-Rezeptor bei unterschiedlichen Vertebraten drei Subtypen. Die bei Echsen exprimierten Rezeptoren weisen Sequenzhomologien von 84% mit dem Huhnrezeptor (TYP I) und 80% mit dem humanen Rezeptor (Typ II) auf.

Dennoch haben Säugetier-GnRH-Rezeptoren insgesamt mehr spezifische Determinanten als GnRH-Rezeptoren anderer Vertebraten. Deren Hypophysen scheinen weniger differenziert zu sein als die von Säugetieren (PETER, 1986).

Nach aktuellem Forschungsstand besitzen Wirbeltiere (Ausnahme: Agnatha) zwei GnRH-Systeme (MUSKE 1993). Das Nervus terminalis-System fungiert als Hauptregulator der Gonadotropin-Ausschüttung bei den meisten Vertebraten. Die Entwicklung seiner Neurone aus der embryonalen Riechplakode weist auf seinen Ursprung als ehemals peripheres endokrines Organ in Verbindung mit dem olfaktorischen System hin. Drei weit verbreitete GnRH-Formen werden diesem System mit seiner neuroendokrinen Funktion zugeordnet: mGnRH (gefunden in Säugetieren und Amphibien), cGnRH-I (gefunden in Vögeln und Reptilien), und sGnRH (gefunden in *Teleostei*, Echte Knochenfische). Ähnlichkeiten in Funktion, Molekülstruktur und Verteilung im Gehirn lassen vermuten, dass es sich um

Variationen desselben Gens handelt (KING und MILLAR, 1991). Sie werden daher unter der Bezeichnung GnRH-I zusammengefasst (SILVER und SOWER, 2002).

Das zweite GnRH-System entsteht aus nicht-plakodalen Vorläufern und umfasst Zellkörper in periventriculären Regionen des hinteren Zwischenhirns und/ oder des Mittelhirns. BENNIS et al. identifizieren 1989 GnRH-Neurone im Mittelhirn von Echsen. Obwohl sehr wenig darüber bekannt ist, wird vermutet, dass diese Zellen das phylogenetisch ältere GnRH-System und den Syntheseort von cGnRH-II darstellen (MUSKE, 1993).

cGnRH-II wird in allen Wirbeltierklassen außer bei den Agnatha nachgewiesen (KING und MILLAR, 1997) und stellt die älteste und komplett konservierte Isoform dar. In den meisten Spezies kommt cGnRH-II zusammen mit einer der GnRH-I-Formen vor (KING und MILLAR, 1997; SHERWOOD et al., 1997). Die außergewöhnlich hohe Konservierung während der Phylogenese und seine neuroanatomische Verteilung lassen vermuten, dass dem cGnRH-II-Molekül – unabhängig von der Hypophyse – eine grundlegende Funktion in der Wirbeltierreproduktion zukommt (MUSKE, 1993).

1.3.2.2 GnRH bei Reptilien

In welcher Form GnRH bei Reptilien vorkommt, ist bis zum jetzigen Zeitpunkt noch nicht eindeutig geklärt, da nur wenige Studien mit speziesspezifisch stark divergierenden Ergebnissen vorliegen. Die Expression von cGnRH-I und cGnRH-II wird bei Schmuckschildkröten, *Pseudemys/ Trachemys scripta*, (SHERWOOD und WHITTIER, 1988; TSAI und LICHT, 1993) nachgewiesen. Dieselben beiden Isoformen können beim Amerikanischen Alligator, *Alligator mississippiensis*, (LOVEJOY et al., 1991) isoliert werden. SHERWOOD und WHITTIER identifizieren 1988 cGnRH-I in einer Schlangenspezies, der Strumpfbandnatter, *Thamnophis sirtalis*. Abgesehen davon ist über GnRH bei Schlangen nichts bekannt.

Verschiedene Autoren (POWELL et al., 1986; KING und MILLAR, 1997; LESCHIED et al., 1997; MONTANER et al., 2000) erbringen bei Eidechsen-, Gürtelchsen-, Schienenechsen-Skink- und Anolis-Arten mit indirekten Methoden (Immunologie, Chromatographie) einen Nachweis für cGnRH-II. Darüber hinaus gibt es Berichte über die Variante sGnRH und einige unidentifizierte GnRH-Formen bei Echsen. Bei Vertretern von vier verschiedenen Echsenfamilien wird cGnRH-I allerdings nicht identifiziert (POWELL et al., 1986; LESCHIED et al., 1997; MONTANER et al., 2000). Das Fehlen einer cGnRH-I-Expression

bei den überprüften Echsenarten stellt einen gravierenden Unterschied zu den übrigen Reptilienspezies dar. LESCHIED et al. (1997) befürworten die Theorie, dass bei ursprünglichen Stammreptilien cGnRH-I und cGnRH-II präsent waren und nur bei *Chelonia* und *Crocodylia* beide Formen beibehalten werden. Infolge der Differenzierung der *Squamata* kommt es bei Echsen möglicherweise zum Verlust von cGnRH-I und bei Schlangen von cGnRH-II (LESCHIED et al., 1997). Um diese Hypothese zu bestätigen, sind Forschungen an weiteren Reptilienspezies notwendig.

Während mGnRH außer bei Säugetieren auch bei Fischen und Amphibien nachgewiesen werden kann (KING und MILLAR, 1997), gab es lange keinen Anhaltspunkt für seine Expression bei Reptilien. Dann finden MONTANER et al. (2000) in Gehirnextrakten des Schwarzgelben Tejus, *Tupinambis teguixin*, neben cGnRH-II eine GnRH-Form, deren chromatographische und immunologische Charakteristika denen des mGnRH gleichen. Hingegen identifizieren auch sie cGnRH-I nicht. Die Autoren interpretieren ihre Ergebnisse als Hinweis dafür, dass mGnRH wenigstens in dieser Reptilienart exprimiert wird. Sie stützen die Hypothese von KING und MILLAR (1997), dass sich cGnRH-I im Laufe der Evolution aus mGnRH ableitet.

1.3.2.3 Interspezifische Sensitivität

Experimente zur Klärung speziesspezifischer Effekte von verschiedenen GnRH-Formen liefern zum Teil diskrepante Ergebnisse (Zusammenfassung siehe Tabelle 2). Während Injektionen von mGnRH bei bestimmten Schildkrötenarten und Alligatoren zur Sekretion von LH, Testosteron oder Progesteron führen (CALLARD und LANCE, 1977; LICHT, 1980; LANCE et al., 1985; LICHT und PORTER, 1985a), gibt es eine Reihe von Versuchen an Schildkröten und Schlangen, bei denen mGnRH in vivo ohne Effekt bleibt (CALLARD und LANCE, 1977; LICHT et al., 1984; LICHT und PORTER, 1985a). Dennoch zeigen sich bei in-vitro-Versuchen mit Hypophysenzellkulturen von Schmuckschildkröten, *Pseudemys scripta* und *Chrysemys picta*, variierende Reaktionen auf mGnRH je nach Spezies und Geschlecht (LICHT und PORTER, 1985b). Die Autoren nehmen daher eine gewisse Affinität des mGnRH zum Schildkrötenrezeptor an.

Obwohl cGnRH-I als potenter Gonadotropin-Releaser bei Schildkröten in vitro etabliert ist (LICHT und PORTER, 1985b; LICHT et al., 1987), zeigt es in vivo nicht immer die erwarteten Effekte (LICHT und PORTER, 1985a; TSAI und LICHT, 1993).

Bei verschiedenen Echtenarten erzielen GnRH-Gaben gonadenstimulierende Effekte. Die Verabreichung von synthetischem mGnRH verursacht bei der Indischen Schönechse, *Calotes versicolor*, einen Anstieg von zirkulierendem Testosteron und Stimulierung der Spermatogenese (SHANBHAG et al., 2000). PHILLIPS et al. (1987) berichten von Gonadenstimulierung bei Grünen Leguanen, *Iguana iguana*, nach kontinuierlicher Infusion von mGnRH und cGnRH-II. Neben cGnRH-II hat auch das Analogon dArg⁶-cGnRH-II das Reproduktionsverhalten von *Iguana iguana* beeinflusst (PHILLIPS et al., 1985). Bei der Ruineneidechse, *Podarcis sicula*, erhöhen cGnRH-II-Gaben die Plasma-Testosteronlevel (CIARCIA et al., 1989).

GnRH-Form	Spezies	Effekte	Quelle
mGnRH	<u>in vitro</u> : <i>Chrysemys picta/ Pseudemys scripta</i>	+	LICHT und PORTER (1985)
	<u>In vivo</u> : <i>Chrysemys picta</i>	+ / -	CALLARD und LANCE (1977)
	<i>Crysemys picta/ Pseudemys scripta</i>	+ / -	LICHT und PORTER (1985a)
	<i>Chelonia mydas</i>	+ / -	LICHT (1980)
	<i>Lepidochelys olivacea</i>	-	LICHT et al. (1982)
	<i>Sternotherus odoratus</i>	-	LICHT et al. (1984)
	<i>Alligator mississippiensis</i>	+	LANCE et al. (1985)
	<i>Naja naja</i>	-	LICHT et al. (1984)
	<i>Calotes vesicolor</i>	+	SHANBAG et al. (2000)
	<i>Iguana iguana</i>	+	PHILLIPS et al. (1987)
cGnRH-I	<u>in vitro</u> : <i>Chrysemys picta</i>	+	LICHT und PORTER (1985b) LICHT et al. (1987)
	<u>in vivo</u> : <i>Chrysemys picta</i>	-	LICHT und PORTER (1985a)
	<i>Trachemys scripta</i>	-	TSAI und LICHT (1993)
	<i>Sternotherus odoratus</i>	-	LICHT et al. (1984)
	<i>Naja naja</i>	-	LICHT et al. (1984)
cGnRH-II	<u>in vivo</u> : <i>Podarcis sicula</i>	+	CIARCIA et al. (1989)
	<i>Iguana iguana</i>	+	PHILLIPS et al. (1985, 1987)

Tabelle 2: Zusammenfassende Darstellung der Wirksamkeit verschiedener GnRH-Formen bei Reptilien

Die widersprüchlichen Forschungsergebnisse resultieren zum Teil aus erheblichen Differenzen bezüglich Versuchsaufbau, verwendeter GnRH-Formen, sowie Dosierung, Dauer und Art der Verabreichung (MILLAR und KING, 1986; LICHT und PORTER, 1987). Dennoch scheint es, dass von allen untersuchten Reptilienspezies zumindest Echten sensitiv auf m-GnRH und c-GnRH-II reagieren.

1.3.3 Gonadotropine

1.3.3.1 Gonadotropine bei Vertebraten allgemein

Die Regulierung der Gonadenfunktion durch Hypophysenhormone, die Gonadotropine, ist ein allgemeines Merkmal der Fortpflanzungsphysiologie bei Vertebraten. Den beiden chemisch unterschiedlichen Gonadotropin-Molekülen LH (Luteinisierung-Hormon) und FSH (follikelstimulierendes Hormon) werden verschiedene Rollen bei der Gonadenkontrolle zugesprochen: Gonadale Androgenproduktion gilt bei Säugetieren in erster Linie als LH-spezifisch. FSH dagegen wird mit dem Keimdrüsenwachstum und deren Erhaltung, sowie mit der Vorbereitung der Gonaden auf LH-Effekte in Verbindung gebracht (LICHT et al., 1977). Dass die Untereinheiten der Moleküle von Säugetier-FSH, -LH und -TSH (Thyreotropin) ein hohes Maß an struktureller Homologie aufweisen, kann auf ihren Ursprung in einem gemeinsamen Glykoprotein hinweisen (LICHT et al., 1977).

1.3.3.2 Gonadotropine bei Reptilien und interspezifische Sensitivität

Auch bei Reptilien ist die Hodenaktivität nachweisbar von Gonadotropinen abhängig (EYESON, 1971; LICHT, 1984). Vergleichende Studien mit verschiedenen Spezies lassen zunächst vermuten, dass Reptilien entweder nur ein Gonadotropin mit breitem Funktionsspektrum besitzen oder beide Hormone weitgehend unspezifisch auf die Hoden einwirken (LICHT, 1972, 1974b; TSUI, 1976; TSUI und LICHT, 1977). Weitere Forschungen ergeben, dass *Chelonia* und *Crocodylia* FSH und LH sezernieren, während bei *Squamata* – vermutlich durch sekundären Verlust – nur ein Gonadotropin mit FSH-ähnlicher Funktion existiert (Zusammenfassung LICHT et al., 1977).

TSUI und LICHT (1977) stimulieren in vitro erfolgreich Hodengewebe von Spezies aller Reptilienunterordnungen mit FSH und LH verschiedenster Tetrapoden. Nur Schildkröten erweisen sich als unempfindlich für Hormonpräparate von Säugetieren und Schlangen.

In-vivo-Studien geben Hinweise darauf, dass Säugetier-FSH bei Reptilien potenter die Spermatogenese und Steroidogenese anregt als LH beziehungsweise, dass FSH alleine alle Aspekte der Gonadenfunktion stimuliert (LICHT, 1970, 1974b; JONES, 1973; ARSLAN, 1981). Dem LH-Molekül werden bestenfalls synergistische Effekte zugesprochen. Spätere in-vitro-Experimente bestätigen die höhere Potenz von ovinem FSH bei der Stimulation der Androgenese in Schildkröten- und Krokodilhoden (CALLARD und RYAN, 1977; TSUI und

LICHT, 1977), während isolierte Leydigzellen von Echsen in etwa gleich auf ovines FSH und LH reagieren (TSUI, 1976). Dies geht konform mit mehreren Studien, welche die erfolgreiche Stimulierung von Echsenhoden mit FSH und LH verschiedenster Herkunft beinhalten (LICHT, 1974a, b; LICHT und PAPKOFF, 1973; LICHT und TSUI, 1975).

Die variierende Potenz der Hormone bei verschiedenen Reptilienspezies stehen in Zusammenhang mit Unterschieden in Molekülstruktur, Clearance-Raten und Speziespezifität der gonadalen Rezeptoren (TSUI und LICHT, 1977; DANIELS et al., 1979). Die Gonaden von Echsen reagieren offenbar sensitiv auf exogen zugeführtes FSH und LH, obwohl sie vermutlich selbst nur ein Gonadotropin exprimieren.

1.3.4 Androgene

1.3.4.1 Spermatogenese und Steroidogenese bei Reptilien

Die Hodenmorphologie wie auch die Spermatogenese bei Reptilien ähnelt jener der Säugetiere (MILLER, 1959; LOFTS, 1987). Umgeben von einer derben Kapsel ist ein Konvolut aus Samenkanälchen (Tubuli seminiferi) in ein interstitielles Parenchym eingebettet; in den Tubuli seminiferi ist das Keimepithel angesiedelt, in dem die verschiedenen Entwicklungsstadien der Spermien radiär von peripher nach zentral angeordnet sind.

Die meisten Reptilien zeigen eine zyklische Spermatogenese. Bei einem Großteil der Echsenarten werden die Spermatozoen ohne eine Periode der Spermienlagerung direkt vor der Paarungszeit produziert. Nach der Paarungszeit bilden sich die Samenkanälchen zurück und es folgt meist eine Ruhephase von mehreren Wochen bis Monaten bis die mitotische Aktivität in den Stammspermatogonien wieder beginnt.

Auch die Steroidogenese weist keine wesentlichen Abweichungen von den bekannten Abläufen beim Säuger auf. Die interstitiellen Leydigzellen stellen den Hauptsyntheseort für die beiden wichtigsten Androgene – Testosteron und Androstenedion – aus Progesteron dar (CALLARD, 1967; TAM und PHILLIPS, 1969). Bei Grünen Leguanen, *Iguana iguana*, liegen die Androstenedion-Konzentrationen im Blut jedoch unter der Nachweisgrenze (JUDD et al., 1976). Die Androgenproduktion variiert saisonal, ist aber durch niedrige Temperaturen weniger reduziert als die Spermatogenese (LICHT, 1984).

Im Blut gehen die Steroide eine reversible, nicht-kovalente Bindung mit plasmatischen Proteinen ein und bilden einen Steroid-Protein-Komplex (MARTIN, 1980). Testosteron ist

bei vielen Spezies mit hoher Affinität an ein „sex hormone-binding globulin“ (SHBG) gebunden. Auch bei Reptilien kann ein solches Bindungsprotein nachgewiesen werden, zudem zeigt seine Aktivität saisonale Variabilität (HO et al., 1987; PAOLUCCI et al., 1992). Im Gegensatz zu Säugetieren scheint das Steroid-Bindungsprotein der primitiveren Vertebraten weniger spezifisch zu sein; mit hoher Affinität wird neben Testosteron auch Östrogen, Progesteron und sogar Corticosteron gebunden (DAMASSA, 1995).

1.3.4.2 Androgenabhängigkeit der akzessorischen Geschlechtsorgane

Die Androgene sind die wesentlichen Regulatoren bei der Entwicklung und Erhaltung der akzessorischen Geschlechtsorgane. Dazu gehören Ductus deferens, Nebenhoden und das Geschlechtssegment der Niere (Derivate des Wolffschen Ganges) sowie kloakale Drüsen und Penis beziehungsweise Hemipenis (Derivate des Urogenitalsinus) (NORRIS, 1987).

Allen Vertebraten gemein ist die embryonale Entwicklung von Wolffschen und Müllerschen Gängen unabhängig vom späteren Geschlecht. Bei männlichen Individuen differenziert sich der Wolffsche Gang unter dem Einfluß von Androgen weiter aus, während der Müllersche Gang früh degeneriert. Der größere Teil des Wolffschen Ganges wird zum Samenleiter (Ductus deferens), die vordere Portion zum Nebenhoden (Epididymis), in dem androgenabhängig die Spermatozoen lagern und reifen. Im Gegensatz zu Säugetieren hat der Nebenhoden bei Reptilien und Vögeln keine sekretorischen Eigenschaften. Samenblasendrüsen sind bei Reptilien nicht beschrieben (NORRIS, 1987).

Reptilien der Ordnung *Squamata* besitzen in jeder Niere einen steroidabhängigen Abschnitt (renales Geschlechtssegment), der sich aus dem hinteren Anteil des Wolffschen Ganges entwickelt hat (FOX, 1977). PRASAD und REDDY (1972) folgern aufgrund der Sekretionsfähigkeit des Segmentes und seiner Entstehung eine enge Verwandtschaft zu den Samenblasendrüsen der Säugetiere. Seine sekretorische Aktivität variiert saisonal und ist testosteronabhängig. Hypophysektomie oder Kastration führt bei männlichen Echsen und Schlangen zur Regression des renalen Geschlechtssegmentes; Androgeninjektionen stimulieren sein Wachstum (FOX, 1977). Die spezifische Funktion dieses Segmentes ist unbekannt; Ernährung der Spermatozoen, Bildung eines Kopulationspfropfens bei Schlangen, Blockierung des Harnflusses während der Paarung und Pheromonproduktion werden diskutiert (Zusammenfassung NORRIS, 1987).

Kloakale Duftdrüsen spielen eine große Rolle bei der chemischen Kommunikation und sind vor allem während der Paarungszeit aktiv. Antiandrogenbehandlung führt zu einer Regression der Drüsen (RASTOGI und CHIEFFI, 1975). Die chemische Kommunikation über Duftdrüsen wird von Androgenen in zweierlei Hinsicht beeinflusst: Einerseits stimulieren Geschlechtshormone das Kloakenepithel und damit die Sekretion, andererseits erhöht Testosteron die Sensitivität der Männchen für weibliche Pheromone (COOPER und VITT, 1984).

Männliche Echsen und Schlangen besitzen paarige kloakale Aussackungen, jeweils Hemipenis genannt. Bei Schildkröten und Krokodilartigen modifiziert sich ein einzelner Penis aus dem Kloakenboden (NORRIS, 1987).

1.3.4.3 Androgenabhängigkeit der sekundären Geschlechtsmerkmale

Als sekundäre Geschlechtsmerkmale bei männlichen Vertebraten werden androgenabhängige Strukturen bezeichnet, die nicht direkt an Produktion und Transport von Keimzellen beteiligt sind, aber als essentiell für erfolgreiches Werben und Paaren bewertet werden (NORRIS, 1987). Dazu gehören bei Echsen Femoralporen, eventuell Nackenkamm und Kehllappen, sowie verschiedene Färbungen.

Die Femoralporen sind Ausführungsgänge sekretorischer Strukturen an der Ventralfläche der Oberschenkel bei vielen Echsen (COLE, 1966). Sie sind normalerweise bei männlichen Echsen deutlich größer ausgebildet als bei weiblichen und besonders aktiv während der Paarungszeit. Das wachsige Sekret besteht aus Lipiden und Proteinen und dient der chemischen Kommunikation der Tiere untereinander (ALBERTS, 1993). Größe und Produktivität der Femoralporen korrelieren positiv mit dem endogenen Plasma-Testosteronlevel (ALBERTS et al., 1992). Kastration führt zur Atrophie der Drüsen, während exogenes Testosteron stimulierend wirkt (FERGUSON et al., 1985). Bei Grünen Leguanen, *Iguana iguana*, trifft nach ALBERTS (1993) ein Zusammenhang zwischen Femoralsekretion und Testosteronkonzentration nur bei dominanten Männchen zu. Demnach sind neben dem Androgenlevel auch soziale Faktoren in Erwägung zu ziehen.

1.3.5 Einfluss der Schilddrüse

Die Funktion der Schilddrüse bei Reptilien wird durch das Hypophysenhormon Thyreotropin (TSH) reguliert. Obwohl sich Informationen über den Jod-Metabolismus der Schilddrüse auf wenige Reptilienspezies beschränken, geht die Forschung davon aus, dass wie bei anderen Vertebraten Jodid aus dem Blut zur Synthese der Schilddrüsenhormone herangezogen wird (LICHT, 1974a). Nach Oxidierung und weiterer Jodierung entstehen Trijodthyronin (T_3) und Thyroxin (T_4). Diese werden – an Thyreoglobulin gebunden – exokrin ins Follikellumen sezerniert und im Kolloid gespeichert (DENVER und LICHT, 1991). Fest steht, dass die Jod-Aufnahme wie auch die Thyroxin-Freisetzung in hohem Maß temperaturabhängig sind. Mehrere Kurzzeit-Studien lassen aber vermuten, dass die Schilddrüse von Reptilien weniger schnell auf TSH reagiert und insgesamt autonomer ist als die von Säugetieren (LICHT, 1974a).

Ein Zusammenhang zwischen Reproduktion und Schilddrüsenaktivität wird bei mehreren Reptilienspezies beobachtet (LYNN, 1969; PLOWMAN und LYNN, 1973). Bei männlichen Tieren berichtet WILHOFT (1964) von einer Korrelation zwischen Schilddrüsenaktivität und Paarungsverhalten, ausgenommen Arten mit einer kontinuierlichen Spermatogenese. Das Territorialverhalten soll ebenfalls mit hoher Schilddrüsenaktivität in Verbindung stehen (WILHOFT, 1964). Zu saisonalen Veränderungen der Schilddrüsenaktivität lässt sich aufgrund von spezies- und geschlechtsspezifischen Unterschieden keine generelle Aussage machen. Von Säugetieren und Vögeln ist bekannt, dass ihre Gonaden nur innerhalb bestimmter Level der Schilddrüsenhormone normal funktionieren; bei Reptilien gibt es Hinweise dafür, dass dieser Toleranzbereich sogar noch enger gefasst ist (Eyeson, 1970). Hypo- und Hyperthyreodismus beeinträchtigen bei einigen Reptilienspezies deutlich die Gonadenfunktion in Form von Leydigzellen-Atrophie und Verminderung des Hodenwachstums. Umgekehrt beeinflussen gonadale Steroide die Schilddrüsenaktivität (HALDAR-MISRA und THAPLIYAL, 1981). Grundsätzlich scheint die Rolle der Schilddrüsenhormone bei der Reproduktion weniger in ihnen selbst, als vielmehr im Zusammenspiel mit den Gonadotropinen zu liegen.

1.3.6 Einfluss der Nebenniere

Die Regulation der Nebennierenrinde obliegt ebenfalls der Hypophyse. Während das Nebennierenmark unabhängig von der Hypophyse Katecholamine ausschüttet, stimuliert das Hypophysenhormon Adrenocorticotropin (ACTH) die äußeren Bezirke des Organs zur Produktion von Corticosteroiden. Im Gegensatz zu Säugetieren fehlt bei Reptilien eine klare Trennung in Mark- und Rindenschicht. Die beiden histologisch und funktionell unterschiedlichen Gewebe sind innerhalb des Organs gemischt und die Art sowie Proportion der Textur interspezifisch weit variierend (GABE, 1970). Nichtsdestotrotz zeigt auch das Nebennierengewebe von Reptilien eine ACTH-Abhängigkeit, wobei Art und Maß der Reaktion auf ACTH stark temperaturabhängig sind und eine gewisse Saisonalität aufweisen (LICHT, 1974a). Mehrere Untersuchungen vor allem an Echsen lassen vermuten, dass die Hypothalamus-Hypophysen-Nebennieren-Achse insgesamt ähnlich wie bei Säugetieren funktioniert, auch was den negativen Feedback-Mechanismus betrifft (JØRGENSEN, 1976). Die von der Nebenniere sezernierten Steroidhormone umfassen neben geringen Mengen an Geschlechtshormonen vor allem Glucocorticoide und Mineralocorticoide. Bei Reptilien sind Corticosteron und 18-Hydroxycorticosteron die Hauptvertreter der Glucocorticoide; das vorherrschende Mineralocorticoid ist Aldosteron (LICHT, 1974a).

Das physiologische Zusammenwirken von Gonaden und Nebennieren ist bei Reptilien sehr wenig untersucht. Bilaterale Adrenalektomie führt bei Echsen zu Inhibition von Spermatogenese und Steroidogenese (YAJURVEDI und CHANDRAMOHAN, 1994). Ob die testikuläre Regression durch das Fehlen der adrenalen Steroide direkt ausgelöst wird oder indirekt durch die verminderte Gonadotropinstimulation, bleibt unklar. Weder Gonadotropin noch Glucocorticoide können singulär verabreicht die Hodenaktivität wieder komplett herstellen, sondern erst eine Kombination aus beiden.

1.4 Hormonelle Effekte auf Sexual- und Aggressionsverhalten

1.4.1 Organisation und Aktivierung

Dass gonadale Steroide eine wichtige Rolle bei der Ausbildung von unterschiedlichem Verhalten der Geschlechter spielen, bestätigen Forschungen durch alle Vertebratenklassen (KELLY, 1988; MOORE und LINZEY, 1992; WHITTIER und TOKARZ, 1992; COOKE et al., 1998; WADE, 1999). Die Theorie der Organisation und Aktivierung, die erstmals PHOENIX et al. (1959) formuliert, erleichtert das Verständnis der endokrinen Effekte auf geschlechtsspezifische Unterschiede in Morphologie, Physiologie und Verhalten. Sie besagt, dass Steroide sexuellen Dimorphismus auf zweierlei Weise beeinflussen können: Zum Einen organisieren Steroide in einer kritischen Periode während der frühen Entwicklung dauerhaften Geschlechtsdimorphismus im Nervensystem, der zur Expression geschlechtstypischer Morphologie und Verhaltensweisen führt. Diese Effekte gelten als irreversibel und dauern auch ohne weitere Anwesenheit von Steroiden an. Zum Anderen vermögen Steroide später während der Individualentwicklung durch gezielte Beeinflussung der früher „organisierten“ Strukturen die Expression von geschlechtsspezifischen Unterschieden zu aktivieren oder zu fördern. Jene Effekte sind vorübergehend nur vorhanden, wenn die Steroidkonzentration über einem gewissen Niveau liegt (ARNOLD und BREEDLOVE, 1985; MOORE, 1991; WADE, 1999). Dennoch muss angemerkt werden, dass Organisation und Aktivierung nicht immer als streng getrennte Prozesse auftreten (ARNOLD und BREEDLOVE, 1985). Darüber hinaus gibt es charakteristische Merkmale, die nur einen der beiden Mechanismen für ihre Expression benötigen oder von extrasteroidalen Faktoren beeinflusst werden (COOKE et al., 1998; WADE, 1999).

1.4.2 Testosteron

Testikuläre Hormone, in erster Linie Testosteron und seine Metaboliten, kontrollieren das männliche Sexualverhalten bei Vertebraten (MEISEL und SACHS, 1994). Auch bei Echsen regulieren testikuläre Steroide das Werbungs- und Paarungsverhalten; dass Gonadektomie das Sexualverhalten auslöscht, ist Gegenstand mehrerer Studien an verschiedenen Arten (Zusammenfassungen MOORE und LINDZEY, 1992; WHITTIER und TOKARZ, 1992).

Es gilt als erwiesen, dass die Effekte von Testosteron im Gehirn nicht nur durch seine direkte Bindung an den Androgenrezeptor, sondern auch durch Konversion in andere Steroide

vermittelt wird. Die Umwandlung in 17β -Estradiol (E2) katalysiert das Enzym Aromatase (LEPHART, 1996), das Enzym 5α -Reduktase baut Testosteron in 5α -Dihydrotestosteron (DHT) um (MARTINI, 1982). Bei Vertretern aller Vertebratenklassen sind beide Enzyme aktiv (CALLARD et al., 1978), ihre Relevanz ist je nach Tierart unterschiedlich. Die Aromatisierung von Testosteron zu Estradiol und dessen Bindung an Östrogenrezeptoren im Gehirn ist zum Beispiel bei Ratten und Vögeln für die Expression des männlichen Kopulationsverhaltens unabdingbar, während für andere Spezies wie Amphibien und Reptilien die 5α -Reduktion zu Dihydrotestosteron wichtiger erscheint (Zusammenfassung ROSEN und WADE, 2001). Mehrere Studien (MASON und ADKINS, 1976; CREWS et al., 1978; WINKLER und WADE, 1998) widerlegen für Reptilien die für Säugetiere postulierte Aromatisierungs-Hypothese, dass aus Testosteron gebildete Östrogene die eigentlichen Aktivatoren des männlichen Sexualverhaltens seien (NAFTOLIN, 1975). Obwohl Testosteron der effektivste Antrieb für männliches Sexualverhalten bei Echsen ist, spielt auch 5α -Dihydrotestosteron eine wichtige Rolle. Seine Verabreichung, zentral oder peripher, kann männliches Sexualverhalten bei kastrierten *Anolis* wiederherstellen, wohingegen eine Inhibition der 5α -Reduktase die Testosteroneffekte auf das Verhalten verhindert (ROSEN und WADE, 2000). Während aber die 5α -Reduktase-Aktivität über das ganze Jahr bei männlichen und weiblichen Tieren in etwa gleich bleibt, zeigt sich bei der Aromatase-Aktivität ein saisonaler Zusammenhang mit dem Paarungsverhalten (ROSEN und WADE, 2001). Dies lässt vermuten, dass der 5α -Reduktase, von der hohe Konzentrationen im Hirnstamm gemessen werden, eine weiterreichende Bedeutung bei beiden Geschlechtern zukommt. Die Aromatase ist hingegen vor allem im Bereich des vorderen Hypothalamus und der Area praeoptica lokalisiert und scheint eine noch nicht näher untersuchte Rolle bei spezifisch männlichen, androgenabhängigen Funktionen – abgesehen vom Verhalten – zu spielen (WADE, 1997; ROSEN und WADE, 2001).

Testosteron fördert Aggression bei vielen männlichen Vertebraten inklusive Reptilien (WINGFIELD und MARLER, 1988) und spielt eine wichtige Rolle für Erwerb und Verteidigung eines Territoriums (FOX, 1983; TOKARZ, 1995). Aggressives Verhalten bei männlichen Echsen zeigt sich am häufigsten im Kontext mit Territorialität (STAMPS, 1983) und ist, wenigstens zum Teil, androgenabhängig. Zum Beispiel steht die Häufigkeit der Kehllappenspreizung bei Interaktionen zwischen männlichen Kuba-Anolis, *Anolis sagrei*, in direktem Verhältnis zum gemessenen Testosteronlevel (TOKARZ et al., 2002). Testosteron steigert aber auch generell, ohne sozialen Stimulus oder anderen Faktoren aus dem Umfeld,

die Aktivität bei männlichen Echsen, vor allem am Morgen und Nachmittag. Dies ermöglicht wiederum eine länger andauernde Kontrolle des Territoriums und eine Festigung des Dominanzstatus (MARLER und MOORE, 1989; DE NARDO und SINERVO, 1994; KLUKOWSKI et al., 2004).

Kastration bei verschiedenen Echsenarten vermindert nicht nur das Sexual-, sondern auch das Aggressionsverhalten, das bei territorialen Spezies sehr ausgeprägt ist (MASON und ADKINS, 1976; ADKINS und SCHLESINGER, 1979; BAUR, 2004). Jedoch ist der Effekt der Kastration auf das Aggressionsverhalten auch von Umgebungsfaktoren abhängig und vollzieht sich sehr viel langsamer als die Abnahme des Sexualverhaltens (CREWS, 1980). TOKARZ (1986) kommt zu ähnlichen Ergebnissen und vermutet, dass das männliche Verhalten gegenüber weiblichen Artgenossen in höherem Maße androgenabhängig ist als das Aggressionsverhalten gegen konkurrierende Männchen. Im Gegensatz dazu erreichen WEISS und MOORE (2004) bei kastrierten Baumleguanen, *Urosaurus ornatus*, mit Verabreichung von exogenem Testosteron eine komplette Wiederherstellung des Aggressionsverhaltens. Dieselben Ergebnisse werden vorher schon vom Rotkehl-Anolis, *Anolis carolinensis*, (MASON und ADKINS, 1976) und der Skink-Art *Eumeces laticeps* (COOPER et al., 1987) berichtet. Dass sich die endokrine Regulation von Aggressionsverhalten bei diesen entfernt verwandten Arten mit unterschiedlichen Reproduktionszyklen als so ähnlich erweist, lässt den Schluss zu, dass es sich dabei um ein bei Echsen allgemein zutreffendes Phänomen handelt (CREWS, 1984).

Obschon durch exogene Testosteronverabreichung aggressives Verhalten ausgelöst werden kann, hat sich demgegenüber die Hypothese etabliert, dass erhöhte Testosteronpegel Folge und nicht Ursprung aggressiven Verhaltens sind, mit dem ein Individuum auf einen sozialen Stimulus reagiert (YANG und WILCZYNSKI, 2002). Dagegen weisen THOMPSON und MOORE (1992) bei Baumleguanen, *Urosaurus ornatus*, keinen Einfluss von aggressiven Interaktionen auf die endogenen Testosteronlevel nach. Die bei verschiedenen Spezies variierende hormonelle Reaktion auf agonistische Interaktionen liegt vermutlich in ihren unterschiedlichen sozialen Systemen begründet.

Saisonale Schwankungen des Testosteronlevels korrelieren zwar mit der Intensität des aggressiven Territorialverhaltens, bedingen es aber nur zum Teil. Bei Stachelleguanen, *Sceloporus jarrovi*, hat Kastration außerhalb der Paarungszeit keinen Effekt auf mehrere Parameter der territorialen Aggression, während zusätzliche exogene Testosterongaben einige, aber nicht alle Parameter erhöhen (MOORE und MARLER, 2004). Die Autoren schließen daraus, dass dasselbe Verhalten während und außerhalb der Paarungszeit von

verschiedenen Mechanismen kontrolliert wird beziehungsweise zusätzliche Faktoren synergistisch mit hohem Androgenlevel die volle Ausprägung der Aggression bedingen.

Hohe Testosteronlevel können für das Individuum auch nachteilige Effekte wie eine Schwächung des Immunsystems (FOLSTAD und KARTER, 1992), sowie reduziertes Wachstum und geringere Lebenserwartung durch gesteigerten Energieverbrauch mit sich bringen (MARLER und MOORE, 1989; KLUKOWSKI et al., 2004).

1.4.3 Progesteron

Progesteron hemmt androgenabhängiges Sexualverhalten bei männlichen Säugetieren und Vögeln und gilt dadurch normalerweise als Antiandrogen (Zusammenfassung PHELPS et al. 1998). LINZEY und CREWS (1986, 1988) relativieren dieses Paradigma durch ihre Versuche mit kastrierten Rennechsen, *Cnemidophorus inornatus*, von welchen circa 40% nach exogener Progesterongabe wieder männliches Sexualverhalten zeigen. Die Effekte von Progesteron erwiesen sich als stark dosisabhängig. Während pharmakologische Dosierungen des Hormons Sexualverhalten bei intakten und kastrierten, androgen-behandelten Männchen hemmen, haben niedrigere, dem physiologischen Serumlevel entsprechende Mengen die gegenteilige Wirkung (YOUNG et al., 1991). Unterschwellige Dosierungen von Progesteron zeigen, zusammen mit Androgenen verabreicht, einen synergistischen Effekt auf die Auslösung von Paarungsverhalten bei kastrierten *Anolis*- und *Cnemidophorus*arten (YOUNG et al., 1991; LINZEY und CREWS, 1988). Bei der parthenogenetischen Rennechsenart *Cnemidophorus uniparens* zeigen trächtige Weibchen mit sehr hohem Level an zirkulierendem Progesteron typisch männliches Kopulationsverhalten (MOORE et al., 1985). Ferner weisen CREWS et al. (1996) bei männlichen Rennechsen, *Cnemidophorus inornatus*, nach, dass Androgen- und Progesteronrezeptoren im Bereich des vorderen Hypothalamus und der Area praeoptica exprimiert werden, Progesteron in einem deutlichen zirkadianen Rhythmus sezerniert wird und Antiprogestin-Behandlung zu Defiziten im Sexualverhalten führt. Dass Progesteron eine wichtige Funktion bei der Vermittlung androgen-abhängigen Sexualverhaltens bei männlichen Echsen erfüllt, ist eine naheliegende Folgerung. Ähnliche Erkenntnisse bei Ratten lassen vermuten, dass diese Form der hormonellen Interaktion phylogenetisch konserviert und von essentieller Wichtigkeit für die Regulation von Sexualverhalten bei männlichen Vertebraten allgemein ist (WITT et al., 1994).

Obwohl Testosteron der potenteste Aktivator aggressiven Verhaltens ist, kann mit der Gabe von exogenem Progesteron bei kastrierten Baumleguanen, *Urosaurus ornatus*, ein Großteil des aggressiven Verhaltensrepertoires auch ohne erhöhte Testosteronlevel wiederhergestellt werden (WEISS und MOORE, 2004). Ob Progesteron direkt oder über Konversion in ein anderes Steroid männliche Aggression beeinflusst, bleibt unklar.

1.4.4 Corticosteron

Corticosteron, das Hauptstresshormon bei Reptilien, steht in einem reziproken Zusammenhang mit Aggression. Dabei scheint sowohl Dauer wie Ausgang der Interaktion eine große Rolle zu spielen. Im Gegensatz zu kontinuierlichen Auseinandersetzungen führen intensive kurze Kämpfe zu hoher, aber nur kurz anhaltender Corticosteronausschüttung bei den Siegern. Unterlegene Männchen zeigen zwar nicht akut (GREENBERG und CREWS, 1990; YANG und WILCZYNSKI, 2003), aber auf Dauer höhere Corticosteronlevel als die dominanten Männchen (GREENBERG et al., 1984; KNAPP und MOORE, 1995). Unter diesem Aspekt scheint Corticosteron eine entscheidende Rolle für die Stabilisierung von Hierarchien zu haben. Durch die verminderte Aggressionsbereitschaft der Unterlegenen bei zukünftigen Konfrontationen wird eine mehr oder weniger friedliche Koexistenz mit einem dominanten Männchen ermöglicht (TOKARZ, 1987).

Diesen Effekt bestätigen auch künstlich herbeigeführte Erhöhungen des Stresshormonlevels. Chronische exogene Corticosterongaben wirkten dämpfend auf Aggression (TOKARZ, 1987; DENARDO und LICHT, 1993) und Aktivität allgemein (DENARDO und SINERVO, 1994). Obwohl gonadale und adrenale Steroide aggressives Verhalten beeinflussen (LESHNER, 1980; DENARDO und LICHT, 1993) ist der Modus ihres Zusammenspiels bei Reptilien noch nicht eindeutig geklärt, da bei den Untersuchungen große individuelle Unterschiede auftreten und externe Einflussfaktoren berücksichtigt werden müssen. Zum Beispiel verursachen Laborhaltung, Handling und andere potentielle Stressoren auf Dauer generell eine Reduktion des endogenen Testosteronspiegels bei vielen verschiedenen Vertebraten inklusive Reptilien (MOORE et al., 1991).

2. DAS TERRITORIAL- UND AGGRESSIONSVERHALTEN DES MÄNNLICHEN GRÜNEN LEGUANS (*IGUANA IGUANA*)

Bei Reptilien allgemein sind Elemente agonistischen Verhaltens weit verbreitet, meist in Verbindung mit territorialem Verhalten. Nach TEMBROCK (1982) umfasst „agonistisches Verhalten“ Verhaltensweisen, die direkt auf den konkurrierenden Partner gerichtet sind oder im unmittelbaren raum-zeitlichen Bezug zu einem Konkurrenten ausgeführt werden. „Territorialverhalten“ ist durch (zeitweise) Abgrenzung eines Zeit-Raum-Systems gegenüber Konkurrenten zur Realisierung von Umweltansprüchen gekennzeichnet.

Das agonistische Verhalten steht im Dienst der Durchsetzung bestimmter Umweltansprüche (Raum-, Nahrungs-, Schutz-, Partneransprüche) gegenüber Konkurrenten und beeinträchtigt diese entweder physisch durch Verletzungen oder Behinderung ihrer normalen Verhaltensabläufe. Dabei werden manchmal auch die Artgrenzen überschritten. In erster Linie intraspezifisch sind dagegen das Aggressionsverhalten bei territorialer und sexueller Konkurrenz. Daneben kommen auch furchtinduziertes und „irritiertes“ Aggressionsverhalten (Frustration als Ursache) vor, bei welchem die Objekte des Angriffs unterschiedlich oder sogar irrelevant sein können.

2.1 Im natürlichen Lebensraum

Der Grüne Leguan (*Iguana iguana*) gehört zur Familie der Iguanidae. Der natürliche Lebensraum dieser baumbewohnenden, herbivoren Echsen sind die tropischen Wälder Mittelamerikas, wo die Leguane in größeren Gruppen zusammenleben. Sie offenbaren ein großes Spektrum an Sozialverhalten, vor allem während der Paarungszeit (DUGAN, 1982) und behalten dies auch in Gefangenschaft bei (CREWS, 1972; PHILLIPS, 1990).

Die Tiere zeigen einen Geschlechtsdimorphismus (DUGAN, 1982), dessen Ausprägung bei den männlichen Tieren stark vom sozialen Rang abhängig ist, in Gefangenschaft zusätzlich von Haltung und Fütterung beeinflusst wird. Grundsätzlich werden die Männchen größer als die Weibchen und sind besonders während der Paarungszeit intensiv orange gefärbt. Die sekundären Geschlechtsmerkmale entwickeln sich langsam mit Einsetzen der Geschlechtsreife im dritten Lebensjahr ab einer Kopf-Rumpf-Länge von circa 27 Zentimetern. In diesem Alter beginnen sich die Femoralporen zu vergrößern, die vorerst das einzige Merkmal zur Unterscheidung der Geschlechter darstellen. Erst im vierten oder fünften Jahr

beginnt bei den Männchen verstärkt das Wachstum von Kopf und Rückenkamm. Ab einer Größe von 37 bis 45 Zentimetern sind alle sekundären Geschlechtsmerkmale inklusive Färbung voll ausgebildet.

Gruppen von Grünen Leguanen bestehen meist aus einem großen, dominanten Männchen, ein bis drei mittelgroßen Männchen, ein bis drei kleinen Männchen und vier bis sechs Weibchen (DUGAN; 1982). Außerhalb der Paarungszeit, Ende Januar bis Anfang Oktober, gestaltet sich das Zusammenleben ausgesprochen friedlich, abgesehen von wenig intensiven Drohgebärden des dominanten Männchens zur Sicherung seines sozialen Status und kleineren Rangeleien um bevorzugte Plätze. Dies ändert sich Mitte Oktober kurz vor der Paarungssaison. Zu dieser Zeit beginnt die Vergrößerung und Aktivierung der Gonaden beider Geschlechter, wobei das Hodenwachstum früher, nämlich Anfang November, sein Maximallevel erreicht.

Die Männchen paaren sich mit mehreren Weibchen und das Beherrschen eines Territoriums ist entscheidend für den Reproduktionserfolg der Männchen, da Werbung und Paarung fast ausschließlich innerhalb der abgesteckten Territorien abläuft (DUGAN, 1982). Ab Mitte Oktober steigt die Rate an Drohgebärden bei größeren Männchen massiv an, mittelgroße Konkurrenten werden nicht länger geduldet. Ende November haben die meisten großen Männchen Territorien etabliert. Ab diesem Zeitpunkt fallen die Rollen der geschlechtsreifen Männchen in drei Klassen (DUGAN, 1982; RODDA, 1992): Große, dominante Männchen verteidigen Territorien, ziehen die meisten Weibchen an und paaren sich zu 90% erfolgreich. Mittelgroße Männchen halten sich am peripheren Rand solcher Territorien auf und warten auf die Chance, ein Territorium zu übernehmen. Eine Möglichkeit zur Paarung ist bei ihnen sehr gering. Kleine Männchen, die vom Habitus und Verhalten eher den Weibchen ähneln, können sich solange unbeachtet im Territorium des dominanten Tieres aufhalten, bis ihre sexuelle Identität entdeckt wird. Ihnen gelingt manchmal eine erzwungene Kopulation. Das Ende der Paarungszeit im späten Januar hat die Aufhebung der Territorien, Rückbildung der Hoden und drastischen Testosteronabfall zur Folge (DUGAN, 1982; PRATT et al., 1992).

2.1.1 Visuelle Kommunikation

Die tagaktiven Grünen Leguane kommunizieren intensiv über visuelle Signale. Schon der Habitus eines erwachsenen, dominanten Männchens drückt aufgrund der androgenabhängigen sekundären Geschlechtsmerkmale seinen sozialen Rang aus. Dazu gehören die intensive Färbung, die von Grün-Gold bis ins Rot-Orange geht, und eine auffällige schwarze Querbänderung am Abdomen aufweist, der große Kopf mit dem aufstellbaren Kehllappen, der hohe Rückenkamm sowie die muskulösen Wangen, die jeweils eine mit Fett unterlagerte große Perlschuppe schmücken (DISTEL und VEAZEY, 1982).

Dazu kommen stereotype Bewegungsabläufe, die in höchstem Maße ritualisiert sind. Sie enthalten einerseits Elemente zur Identifikation („Selbstanzeige“), die Art, Geschlecht und Entwicklungsstatus anzeigen, andererseits Elemente zur Ortsanzeige, die den Standort des Ausführenden sowie seinen Aktionsradius angeben. Zusätzlich sind bestimmte Eigenschaften des Verhaltens darauf ausgerichtet, eine Distanzvergrößerung auszulösen. Die sukzessive Körperaufrichtung ist bei vielen Reptilien unter rhythmischer Wiederholung zur Signalbewegung geworden, zum Beispiel Nickbewegungen oder Drohschwanken in Längsrichtung (TEMBROCK, 1983).

Bei den Iguanidae umfassen diese ritualisierten Signale zunächst Drohgebärden in Form von charakteristischen Kopfbewegungen, das kräftige Hochreißen des Kopfes („head bob“) und das Nicken („head nod“). Der genaue Ablauf dieser Bewegungen, Dauer, Amplitude und Zwischenintervalle sind jeweils typisch für die Leguanart. CARPENTER (1982) beschreibt speziesspezifische Drohgebärden bei Iguaniden anhand von acht Charakteristika: Schauplatz, Position, Haltung, beteiligte Körperteile, Bewegungstyp, Bewegungseinheiten, Sequenz und Kadenz (Dauer).

Die baumbewohnenden Grünen Leguane bevorzugen für das Vorführen ihrer Gebärden meist erhöhte Orte mit breiter Übersicht. Kommt ein Eindringling zu nahe, präsentiert sich der Leguan in lateraler Position zum Konkurrenten. Die Tiere steigern optisch ihre Größe durch Streckung der vier Gliedmaßen, laterale Abflachung und Aufblähen des Körpers, sowie Aufstellen des Kehllappens und des Rückenkamms und eventuell Öffnen des Mauls mit Hochwölben der Zunge. Bei Grünen Leguanen ist an den folgenden Bewegungen nur der Kopf beteiligt, im Gegensatz zu kleinwüchsigeren Arten, welche die vordere Körperhälfte in die Bewegung miteinbeziehen. Eine Serie von Bewegungseinheiten wird als Sequenz bezeichnet. Die Dauer der Einheiten, Pausen und Sequenzen ist speziesspezifisch relativ

konstant und typisch für die jeweilige Art. DISTEL und VEAZEY (1982) und DUGAN (1982) beschreiben die komplexen Kopfbewegungen der Grünen Leguane im Detail:

Der „head bob“, das kräftige Hochschnellen des Kopfes, kann einzeln, doppelt, dreifach oder als „multibob“ in schneller Folge hintereinander durchgeführt werden. Die Bewegungsamplitude ist meist sehr hoch.

Das stereotype Kopfnicken (Abb. 3) besteht aus drei Phasen mit nur marginaler individueller Variabilität: Ein initialer „head bob“, bei dem der Kopf maximal nach oben gerissen wird, gefolgt von einer kurzen Pause in dieser Stellung und anschließend eine Serie (vier bis zehn) zusätzlicher „head bobs“ mit abflachender Amplitude stellt das typische Bewegungsmuster dar. Die Dauer dieser Sequenz beträgt zwischen 2,7 und 4,5 Sekunden. Dieses Verhalten wird bereits bei sehr niedrigem Exzitationslevel im Liegen oder Sitzen gezeigt, ihm kann allerdings situationsbedingt mehr Nachdruck verliehen werden, zum Beispiel durch begleitendes Aufstellen des Kehllappens.

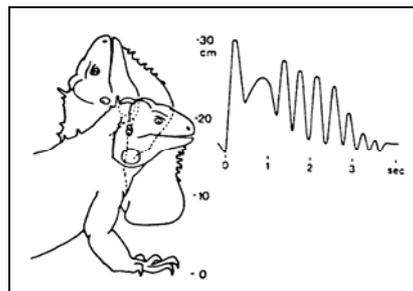


Abb. 3: Stereotypes Kopfnicken (DISTEL und VEAZEY, 1982)

Das vibrierende Kopfnicken umfasst sehr schnelle, kleine Bewegungen in der Vertikalebene, die in unregelmäßige langsamere Vertikal- und seltener Horizontalbewegungen abgewandelt werden. Der Kehllappen ist dabei aufgestellt. Das Vibrieren zeigen Männchen während der Paarungssaison oft als Einleitung zum stereotypen Kopfnicken. Über das ganze Jahr verteilt kommt das Vibrieren am häufigsten zwischen Männchen und Weibchen vor, die nahe beieinander liegen, zum Beispiel beim Sonnen. In diesem Fall fungiert es eher als Beschwichtigung, dass keine Bedrohung vorliegt und somit eine Attacke unnötig ist.

Das rotierende Kopfnicken (Abb. 4) besteht aus drehenden Kopfbewegungen um die Längsachse, die sehr schnell die Richtung wechseln, kombiniert mit ungleichmäßigen Vertikalbewegungen. Der Kehllappen ist maximal gespreizt. Diese Bewegung kommt nur im

Vorfeld eines stereotypen Kopfnickens vor, verlängert die gesamte Sequenz bis auf etwa 16 Sekunden und kann als Verstärkung beziehungsweise Aufmerksamkeit erregendes Vorspiel des stereotypen Kopfnickens interpretiert werden. Die Bewegung ist sehr viel ausladender als das vibrierende Kopfnicken und wird besonders häufig zu Beginn der Paarungszeit von erhabenen Positionen aus präsentiert.

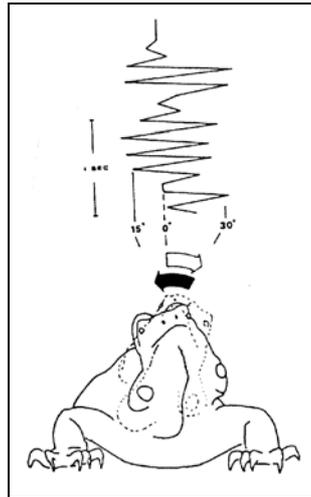


Abb. 4: Rotierendes Kopfnicken (DISTEL und VEAZEY, 1982)

Das Kopfschwingen beschreibt das laterale Hin- und Herbewegen des Kopfes kombiniert mit kleineren, schnelleren Vertikalbewegungen. Es wird vor allem als Antwort auf vibrierendes Kopfnicken mit frontaler Annäherung beobachtet.

Reichen die Drohbewegungen in Kombination mit der vorher beschriebenen imposanten Körperhaltung nicht aus, um einen potentiellen Herausforderer in die Schranken zu weisen, kommt es zu direktem Körperkontakt. Zu Beginn eines Kampfes stehen die Kontrahenten meist in der „face-off“-Position, das heißt parallel zueinander mit dem Kopf zum Schwanz des Gegners gerichtet und umkreisen sich. Nicht selten kommt es auch vor, dass der Kopf des einen Tieres senkrecht zum Rumpf des anderen orientiert ist und Stöße ausführt („T-Position“), während sich der Herausgeforderte den Stößen entgegenlehnt. Nach diesem anfänglichen Kräftemessen kommt es im Verlauf des Kampfes zu Schwanzschlägen und zu Bissen, meist im Bereich der Gliedmaßen, des Rumpfes oder der Backen in Form von plötzlich ausgeführten Vorstößen oder sogar zum Aufsteigen des dominanten Tieres und Nackenbissen bis der Unterlegene die Flucht ergreift und aus dem Sichtfeld des Siegers verschwindet. Das geschlagene Männchen verfärbt sich innerhalb von 30 Sekunden bis zu

zwei Minuten in dunkelgrau, meist gefolgt von einer minutenlangen Lethargie. Beide Seiten zeigen nach einer aggressiven Interaktion ritualisiertes Schlecken mit der Zunge.

Im Allgemeinen handelt es sich bei solchen Kämpfen um „Kommentkämpfe“ (TEMBROCK, 1983), die nach artspezifischen Regeln ablaufen, wobei ernsthafte Verletzungen in freier Wildbahn weitgehend vermieden werden.

2.1.2 Chemische Kommunikation

Obwohl visuelle Signale bei Grünen Leguanen eine wesentliche Rolle spielen, sind sie räumlich (durch dichte Vegetation) und zeitlich begrenzt. Die Kommunikation wird darüber hinaus durch chemische Signale ergänzt (BURGHARDT et al., 1986). Vermutlich sind Grüne Leguane in der Lage, eine große Bandbreite an chemischen Stimuli wahrzunehmen, da sie mit einem gut entwickelten olfaktorischen Epithel und einem Vomeronasalorgan ausgestattet sind. Im Kontext von spezifischen Verhaltensweisen zeigen die Tiere hochfrequent das typische Lecken mit der Zunge, das Gerüche zum Vomeronasalorgan transportiert und das Schmecken ermöglicht (BURGHARDT, 1986).

Das Transportmittel für chemische Information ist das Sekret der Femoraldrüsen, die bei Männchen zwei- bis viermal größer ausgebildet sind als bei Weibchen. Die sekretorische Aktivität der Femoraldrüsen ist saisonal unterschiedlich und steht unter Androgeneinfluss (ALBERTS et al., 1992). Das Sekret ist aus Proteinen und verschiedenen Lipiden zusammengesetzt, die genaue Komposition ist speziesspezifisch. Der nicht-flüchtige Proteinanteil ist in geringem Maße individuell unterschiedlich, in seiner Zusammensetzung über das ganze Jahr relativ konstant und hat vermutlich die Funktion, die Signalpersistenz bei hohen Temperaturen zu erhöhen. Der Lipidanteil steigt in der Paarungszeit, zeigt keine individuellen Unterschiede und besteht speziell beim Grünen Leguan überwiegend aus flüchtigen Komponenten, was einen effizienten Transport der chemischen Signale im feuchttropischen Klima gewährleistet (WELDON, 1990; ALBERTS, 1993).

Neben der Funktion der Markierung eines Territoriums und Erhaltung des Dominanzstatus ermöglichen die chemischen Duftstoffe das ganze Jahr über eine gegenseitige Erkennung der Tiere untereinander und liefern Informationen über sozialen Rang, Geschlecht und Identität des Hinterlassers (ALBERTS, 1993). So weisen ALBERTS und WERNER (1993) nach, dass männliche Grüne Leguane zwischen eigenen Femoralsekreten, denen von fremden Männchen und jenen von Männchen ihrer eigenen Gruppe unterscheiden können.

2.2 In menschlicher Obhut

2.2.1 Intraspezifische Dominanz und Aggression

In Abhängigkeit von Raumbedürfnissen und der Verteilung von essentiellen Ressourcen in der Umgebung variiert das Sozialverhalten von Echsen zwischen Territorialverhalten und der Bildung von Dominanzhierarchien. Eine hohe Populationsdichte sowie beschränkte Ressourcen erhöhen die Frequenz und Intensität von aggressiven Interaktionen. In Gefangenschaft, wo durch die räumliche Begrenzung ein ausweichendes Verteilen in der Umgebung unmöglich und Gelegenheiten für aggressive Interaktionen anhaltend gegeben sind, wechseln von Natur aus territoriale Tiere zur Ausbildung einer Hierarchie (BRATTSTROM, 1974; DUGAN und WIEWANDT, 1982). Bei den meisten Spezies entstehen hierarchische Beziehungen relativ schnell innerhalb einer Woche (WINGFIELD und MARLER, 1988) durch anfänglich wiederholte Drohgebärden und Kämpfe zwischen den Männchen. Ist die Dominanz von einzelnen Individuen erst einmal etabliert, sinkt die Aggression in der Gruppe und die sozialen Beziehungen werden vor allem durch visuelle Signale ohne weitere Kämpfe gefestigt, sofern Ausweichmöglichkeiten vorhanden sind (ALBERTS, 1994).

Körpergröße ist eine der Hauptdeterminanten der hierarchischen Beziehungen zwischen gleichgeschlechtlichen Individuen (TOKARZ, 1985). Weibliche Grüne Leguane bevorzugen große, dominante Männchen als Kopulationspartner (DUGAN, 1982; RODDA, 1992); der größte Nutzen, den aggressives Verhalten und hoher sozialer Rang mit sich bringen ist demnach die erfolgreiche Reproduktion. Aggressivere Männchen sind besser in der Lage, ein von Weibchen frequentiertes Gebiet zu besetzen und zu verteidigen (PRATT et al., 1992). Außerdem können sie uneingeschränkten Zugang zu anderen Ressourcen wie Futter, Rückzugsmöglichkeiten und Sonnenplätze beanspruchen (DUGAN, 1982; PRATT et al., 1992). Die Notwendigkeit einer kontinuierlichen Dominanzdemonstration ist aber mit einem hohen Energieaufwand verbunden. Gesteigerte Aggressionslevel führen durch hohe Energieverluste zu einer erniedrigten Lebenserwartung (MARLER und MOORE, 1989). Außerdem beinhalten die initialen heftigen Kämpfe ein hohes Risiko für die Beteiligten, ernste Verletzungen zu erleiden. Der Verlust des Schwanzes führt darüber hinaus zu unmittelbarem und steilem Abstieg in der Hierarchie (SALVADOR et al., 1995).

Der niedrige soziale Rang unterdrückter Männchen zwingt sie nicht nur in suboptimale Areale des begrenzten Territoriums und reduziert ihre Paarungsmöglichkeiten, sondern hat weitreichende Folgen für physiologische Mechanismen (BRACKIN, 1978). In

Gefangenschaft werden unterdrückte Männchen in ihren Bewegungen behindert und haben oft nicht die Möglichkeit, in Anwesenheit des dominanten Tieres zu fressen oder Sonnenplätze aufzusuchen (REGAL, 1980). Eingeschränktes Thermoregulationsverhalten wiederum reduziert die Abwehrkräfte gegen Krankheiten. Das Dominanzverhalten zwischen Männchen kann auch nachhaltig Hormonzyklen und Reproduktion beeinflussen (WINGFIELD und MARLER, 1988), da der mit Aggression verbundene Stress bei den unterdrückten Männchen langfristig die Glucocorticoidlevel erhöht, was zu geringeren Wachstumsraten, verminderter Aktivität, Hemmung der Hodenaktivität und niedrigen Testosteronlevel führt (GREENBERG und WINGFIELD, 1987; TOKARZ, 1987). Durch die damit verbundene niedrige Aggressionsbereitschaft entgehen die Rangniedereren größtenteils den Attacken der Dominanten und sparen ihre Energien, solange ein Kräftemessen für sie aussichtslos ist (CAROTHERS, 1981; TOKARZ, 1987). Dafür ist es aber unbedingt notwendig, in Gefangenschaft genügend strukturierte Schutzzonen für unterdrückte Tiere anzubieten, damit diese aus dem Sichtfeld und somit kontinuierlichen Attacken der dominanten Individuen entkommen können. Ist ein Rückzug durch räumliche Enge nicht möglich, erkennt das dominante Tier die Unterwerfung nicht als solche. Wiederholte Attacken, verbunden mit massivem Dauerstress und gravierenden Verletzungen bis hin zum Tod des Unterlegenen sind die Folge (BAUR et al., 2004).

Nicht nur die männlichen Artgenossen leiden unter den aggressiven Interaktionen mit dominanten Männchen. Außerhalb der Paarungszeit werden die Weibchen zwar selten direkt angegriffen, reagieren aber auf die ständigen Interaktionen der Männchen mit Reduzierung der Nahrungsaufnahme und geringerer Follikelanbildung (CREWS, 1974). Paarungsunwillige Weibchen können sich den Kopulationsversuchen der dominanten Männchen nicht durch Verlassen des Territoriums entziehen und stellen so einen andauernden Schlüsselreiz für das Männchen dar. Die vergeblichen Kopulationsversuche in Kombination mit dem Fortbestehen der Reizsituation bewirkt beim Männchen ein Abflachen ritualisierter Balzmuster und eine Zunahme der Aggression durch Frustration. Auch hier kommt es zu massiven Verletzungen und andauerndem Stress (BAUR et al., 2004). Derart gestresste Weibchen entwickeln häufig eine psychogene Legenot (SASSENBURG, 1983).

2.2.2 Interspezifische Dominanz und Aggression

Da der Grüne Leguan als beliebtes Terrarientier vermehrt von Privatpersonen gehalten wird, sehen sich auch die Besitzer der großen Echsen mit deren Aggression konfrontiert (BAUR et al., 2004). FRYE (1991) und MADER (2006) unterscheiden bei diesen interspezifischen Vorfällen zwischen defensiver und offensiver Aggression:

Obwohl Leguane für die Terrarienhaltung gezüchtet werden, sind sie in ihrem Verhalten als Wildtiere anzusehen. Ihr Instinkt veranlasst sie, sich einer Stresssituation durch Flucht zu entziehen und einen energieaufwändigen Kampf mit einem größeren Gegner zu vermeiden. Da aber ein Entkommen im Terrarium unmöglich ist, reagiert der Leguan auf diese Provokation mit seinem einzig verbleibenden Schutzmechanismus. Das geöffnete Maul mit aufgestelltem Kehllappen zum Angreifer gerichtet, den Körper lateral abgeflacht versucht er, sich durch Fauchen, Schwanzschlagen und bei geringer Distanz durch Bisse zu verteidigen. Wird er trotzdem gefangen, versucht der Leguan, sich durch kräftiges Zappeln und Rotation um die eigene Achse dem Griff zu entwinden. Derartige defensive Reaktionen treten entweder bei Leguanen auf, die Handling grundsätzlich nicht gewöhnt sind, sich in einer neuen, fremdartigen Situation befinden (Besitzerwechsel, neues Terrarium, andere Haustiere etc.) oder aus einem anderen Grund ängstlich auf die Situation reagieren. In diesen Fällen kann das aggressive Verhalten meist durch langsame Gewöhnung reduziert werden.

Der offensive Typ der Aggression – auch als „sexuelle Aggression“ bezeichnet (FRYE, 1991; KAPLAN, 1995) – tritt häufig bei beginnender Geschlechtsreife männlicher Leguane auf und zeigt sich normalerweise in gezielten heftigen Attacken ohne erkennbaren Grund oder Provokation. Ernsthafte Bissverletzungen sind häufig die Folge (SCHARDT, 2002; BAUR, 2004). In den allermeisten Fällen leben derart aggressive Leguane bereits seit längerem im Haushalt, haben durch regelmäßigen Freilauf in der Wohnung alle Bereiche des Menschen zu ihrem Territorium gemacht und gehen dazu über, dieses gegenüber Eindringlingen zu verteidigen. Dieses Verhalten tritt vor allem während der physiologischen Paarungssaison der Leguane auf, kann aber auch darüber hinaus bestehen bleiben und scheint androgengesteuert zu sein.

3. Kastration

3.1 Operative Kastration bei männlichen Echsen

3.1.1 Technik

Die Entfernung der Gonaden erfordert beim Leguan aufgrund ihrer anatomischen Lage – direkt unter der Lendenmuskulatur auf halber Strecke zwischen den caudalen Rippen und dem Beckeneingang – eine Eröffnung der Bauchhöhle. Der Zugang erfolgt in der Linea alba (MADER, 2006) oder beidseits von der Flanke aus (BAUR et al., 2004). Der bohnenförmige, laterolateral abgeflachte Hoden stellt sich als kompaktes Organ von gelblich-weißer Farbe dar und ist auf seinem gesamten Dorsalrand mit dem fächer- bis bandartigen, sehr kurzen und starken Mesorchium verbunden. Daher kann der Hoden nur gering vorgelagert werden, was eine Ligatur der zu- und abführenden Blutgefäße erschwert. Eine weitere Schwierigkeit stellt die Schonung der Nebenniere dar, die sich im selben Gekröse befindet. Nach der Anbringung von Ligatur oder Hämoclips wird der Hoden stumpf vom Mesorchium getrennt oder mittels Einschnitt an der Hodenkapsel aus derselben geschält. Der Wundverschluss erfolgt in drei Schichten.

3.1.2 Effekte auf Sexual- und Aggressionsverhalten

Ob eine Kastration zu einer Aufhebung des Sexualverhaltens führt, ist bei Reptilien zunächst davon abhängig, inwieweit dieses Verhalten mit der Hodenaktivität und dem erhöhten Testosteronlevel korreliert. Einige Schlangen, wie zum Beispiel die Strumpfbandnattern, *Thamnophis sirtalis parietalis*, können Spermien speichern; eine Entfernung der Gonaden hat bei ihnen keinerlei Einfluss auf das Sexualverhalten, da es antizyklisch zum Testosteronmaximum verläuft. Bei den meisten Echsen allerdings besteht ein enger Zusammenhang zwischen Androgenstatus und Sexualverhalten (Zusammenfassung MOORE und LINDZEY, 1992). Somit führt eine Kastration zum Verlust beziehungsweise zur massiven Reduzierung des Sexualverhaltens, wie viele Studien an verschiedenen Echsenarten belegen (z.B. CREWS et al., 1978; MOORE und LINDSEY, 1992; WHITTIER und TOKARZ 1992). Unter Laborbedingungen können allerdings nur die Kastrationseffekte auf androgenabhängige Elemente des Sexual- und Aggressionsverhaltens überprüft werden. Da aber Umweltfaktoren zusätzlich Einfluss auf das Verhalten ausüben, sind Studien an freilebenden kastrierten Echsen von besonderem Interesse. MOORE (1987) beobachtet

männliche kastrierte Zaunleguane, *Sceloporus jarrovi*, in ihrem natürlichen Lebensraum. Die Kastraten zeigen im Vergleich mit Kontrolltieren eine massive Reduzierung des Revierpatrouillierens und der Aggression gegenüber Artgenossen. Dennoch besetzen sie weiterhin ein Territorium, zeigen noch einige Drohgebärden und reagieren individuell verschieden stark auf Eindringlinge – ein Verhalten, das außerhalb der Paarungszeit normalerweise nicht auftritt. Es scheint, dass Kastration quantitative Effekte auf einige, aber nicht alle Aspekte des Territorialverhaltens hat.

Aufgrund der Probleme, die Privathalter mit ihren aggressiven Leguanen haben, sind Tierärzte dazu übergegangen, diese Tiere zu kastrieren. FUNK (2000) berichtet, Kastration habe nicht immer einen aggressionsreduzierenden Effekt, wenn dieses Verhalten erst einmal voll ausgeprägt ist. Hingegen entwickeln Tiere, die vor Erreichen der Geschlechtsreife kastriert worden sind, keinerlei aggressives Verhalten im Vergleich zu unkastrierten Artgenossen desselben Alters, aber auch nicht den typischen majestätischen Habitus. BAUR et al.(2004) kastrieren Grüne Leguane unterschiedlichen Alters, die aggressives Verhalten zeigen. Im Verlauf von neun bis zwölf Monaten verändert sich bei den Kastraten sowohl Aussehen (eunuchoider Habitus) als auch ihr Verhalten. Das Aggressionsverhalten gegenüber anderen Männchen flacht deutlich ab bis hin zu neutraler Interaktion. Die kastrierten Männchen werden von dominanten, intakten Artgenossen – vermutlich aufgrund ihres veränderten Eigengeruches und ihrer verminderten Aggressionsmotivation – nicht mehr als Rivalen erkannt und nicht attackiert.

3.2 Chemische Kastration

Eine chemische Kastration kann mittels bestimmter Pharmaka erreicht werden, die auf verschiedenen Ebenen in den Hormonregelkreis eingreifen. In der Humanmedizin werden solche Präparate erfolgreich bei der Therapie des androgenabhängigen Prostatakarzinoms eingesetzt (GUILLEMIN, 2005). Die chemische Kastration von Sexualstraftätern wird in den Vereinigten Staaten von Amerika praktiziert (SCOTT und HOLMBERG, 2003). In der Tiermedizin findet die pharmakologische Methode der Kastration vor allem bei Hunden und Katzen Anwendung (GOBELLO, 2006; KUTZLER und WOOD, 2006).

3.2.1 Androgenrezeptorblocker

Androgenrezeptorblocker (kompetitive AR-Antagonisten) konkurrieren mit den Androgenen um Rezeptorstellen und wirken über zwei verschiedene Mechanismen. Sogenannte steroidale Antiandrogene haben zusätzlich eine gestagene Wirkung und hemmen über simulierte negative Rückkopplung die Gonadotropin-Ausschüttung; die Testosteronkonzentration im Blut wird gesenkt. Demgegenüber bewirken nicht-steroidale Antiandrogene keine negative Rückkopplung bei gleichzeitiger Blockierung der Androgenrezeptorbindung im Hypothalamus und peripherem Zielgewebe; die Testosteronkonzentration im Blut ist demnach hoch. Als Nebenwirkungen sind vor allem Herz- Kreislauf- Probleme und Lebertoxizität beschrieben (NEUMANN et al., 1977).

3.2.2 GnRH-Analoga

GnRH-Analoga wirken auf Hypophysenebene. Die pulsierende Freisetzung von GnRH ist notwendig für die Stimulation der gonadotropen Zellen der Hypophyse, andererseits bewirkt eine kontinuierliche Anwesenheit der Peptide eine kurze initiale Stimulation („flare-up“ Phänomen), gefolgt von einem rapiden Abnehmen der Anzahl der GnRH-Bindungsstellen und einer Dysregulation der intrazellulären Signale. Dies führt zu einer Suppression der Gonadotropinsynthese und -sekretion. Da aber die Halbwertszeit des Peptids im Plasma sehr kurz ist (wenige Minuten), wurden Analoga entwickelt, die eine erhöhte Stabilität gegen enzymatischen Abbau und höhere Affinität zum physiologischen Rezeptor aufweisen. Ihre Wirkung ist agonistisch oder antagonistisch.

GnRH-Agonisten sind in ihrer Aminosäuren-Zusammensetzung dem natürlichen Molekül sehr ähnlich. Da der enzymatische Abbau des Peptids vor allem am Glycin an Position 6 stattfindet, ist bei synthetischen Analoga Gly⁶ ausgetauscht gegen eine D-Aminosäure. Diese Analoga sind 50 bis 100mal potenter als natürliches GnRH. Auf der Ebene der Hypophyse wirken Agonisten wie das native Hormon durch Rezeptorbindung sekretionsstimulierend, wenn es pulsierend und niedrigdosiert verabreicht wird. Kontinuierlich und hochdosiert gegeben, unterdrücken sie nach einer raschen initialen Freisetzung von LH und FSH komplett die Hypophysenfunktion und blockieren somit auch die Gonadenfunktion. Diese chemische

Kastration ist völlig reversibel. Die Nebenwirkungen sind gering, bei Langzeit-Therapie kann allerdings Knochendemineralisation auftreten.

GnRH-Antagonisten dienen der Ausschaltung der Gonadenfunktion ohne ein initiales „flare-up“ Phänomen. Sie konkurrieren mit nativem Hormon um Bindungsstellen am Hypophysenrezeptor ohne diesen zu aktivieren. Einige GnRH-Antagonisten induzieren eine Desensibilisierung der gonadotropen Zellen und Down-Regulierung von GnRH-Rezeptoren. Ihre Struktur ist sehr komplex und zeigt wenig Ähnlichkeit mit dem natürlichen GnRH-Molekül (LIMONTA et al., 2003; GUILLEMIN, 2005).

3.2.3 Effekte auf Sexual- und Aggressionsverhalten

Untersuchungen zur Effektivität der chemischen Kastration bei Reptilien sind sehr rar.

Systemische Applikation von steroidalem Antiandrogen führt zum Ausbleiben von Aggressions- und Sexualverhalten bei männlichen Kuba-Anolis, *Anolis sagrei*, ohne signifikante Senkung des Testosteronlevels, während nicht steroidales Antiandrogen die Testosteronlevel erhöht und keinen Einfluss auf das Verhalten hat; beide Antiandrogene zeigen allerdings eine hemmende Wirkung auf akzessorische Geschlechtsorgane (TOKARZ, 1987).

4. Eigene Untersuchungen

Anhand von Blutproben, die in den Jahren 2003 bis 2006 von männlichen Grünen Leguanen gewonnen werden konnten, werden Testosteronkonzentrationen im Serum bestimmt und in Zusammenhang mit saisonalen Faktoren und aggressivem Verhalten interpretiert.

Die Effekte der operativen Kastration männlicher Grüner Leguane werden in Bezug auf Testosteronlevel und Verhalten einer Langzeitkontrolle unterzogen.

Als reversible Alternative zur Gonadektomie wird die chemische Kastration durch Implantation eines GnRH-Agonisten erprobt und ihre Auswirkungen auf Testosteronlevel ermittelt.

Art und Ablauf einer Hierarchiebildung bei Grünen Leguanen in Gefangenschaft werden mithilfe von Videoüberwachung einer kleinen Tiergruppe dokumentiert.

III. MATERIAL UND METHODEN

1. Grüne Leguane zur Blutprobengewinnung und Kastration

1.1 Tierzahlen und Gruppenzusammensetzung

Insgesamt standen 69 männliche Grüne Leguane (*Iguana iguana*) zur Verfügung. Der Unterartstatus wurde nicht berücksichtigt. Um auswertbare Ergebnisse zu erhalten, wurden männliche Tiere ab einem Alter von mindestens drei Jahren für die Untersuchungen herangezogen, da dieses Alter in der Regel das Einsetzen der Geschlechtsreife markiert. Bei wildlebenden Reptilien geht der Beginn der Fortpflanzungsfähigkeit primär mit dem Erreichen einer gewissen Größe und Gewichts einher. In Gefangenschaft jedoch hängt das Wachstum der Tiere in hohem Maße von Haltung, Fütterung und sozialem Rang ab und variiert dementsprechend stark. Daher wurde die Körpergröße zunächst vernachlässigt und eine grobe Einteilung – anhand des Alters – in semiadult und adult bevorzugt. Die Gruppe der semiadulten Leguane bestand aus Tieren zwischen drei und vier Jahren. Diese zeigten bereits männliches Sexual- und Aggressionsverhalten, waren aber in ihrem männlichen Habitus noch nicht voll ausgereift. Als adulte Leguane galten Tiere ab fünf Jahren; deren sekundäre Geschlechtsmerkmale waren deutlich ausgeprägt. Der besseren Vergleichbarkeit wegen wurde die Körpergröße ohne Berücksichtigung des Schwanzes von der Schnauzenspitze bis zur Kloakenöffnung gemessen (Kopf-Rumpf-Länge, KRL). Dies stellt ein bei Echsen allgemein übliches Verfahren dar, da der Schwanz aufgrund eines eventuellen Verlustes und der Bildung eines kürzeren Regenerats in Relation zum Körper sehr unterschiedlich lang ausfallen kann. Die semiadulten Tiere hatten eine KRL von 20 bis 29 Zentimetern, bei den Adulten variierte sie zwischen 29,5 und 45 Zentimetern. Das jüngste Tier war drei Jahre, das älteste zwölf Jahre alt.

Geschlecht	Alter	Tierzahl
m	3-4 Jahre (semiadult)	29
	5 Jahre und älter (adult)	40

Tabelle 3: Einteilung der untersuchten Grünen Leguane nach Alter

Für die operative Kastration durch Gonadektomie standen 21 Tiere zur Verfügung. 14 davon waren bereits fünf Jahre oder älter, sieben Leguane waren zum Zeitpunkt der Kastration semiadult. Keines der Tiere starb während oder in Folge der Kastration. An neun männlichen Leguanen wurde die chemische Kastration durch Verabreichung eines GnRH-Agonisten getestet. Vier der Probanden waren semiadult, die übrigen älter als fünf Jahre

Alter der Tiere	Operative Kastration	Chemische Kastration
semiadult	7	4
adult	14	5

Tabelle 4: Anzahl der kastrierten männlichen Grünen Leguane

Im Zuge der Videodokumentation einer Hierarchiebildung wurden sechs beziehungsweise acht unkastrierte Leguane vergesellschaftet, von welchen sich drei erst später als Weibchen herausstellten.

1.2 Herkunft und Haltung

Alle Grünen Leguane stammten ursprünglich aus Privathaltung. Davon wurden 63 Tiere in den Jahren 2003 bis 2006 von der Reptilienauffangstation, die der Klinik für Fische und Reptilien der LMU München angegliedert ist, aufgenommen. Bei 29 männlichen Tieren stellte gesteigertes Aggressionsverhalten gegenüber Artgenossen im Terrarium und/ oder gegen Menschen das Hauptproblem für ihre Besitzer dar. 20 Leguane wurden aufgrund massiver Unterdrückung durch dominante Artgenossen abgegeben. Diese Tiere wiesen ausnahmslos ältere, zum Teil auch frische Verletzungen auf, wie zum Beispiel multiple Vernarbungen der Haut, Kratzwunden, Abszesse, geschwollene Gelenke oder fehlende Phalangen. Zudem waren die meisten von ihnen in ihrem Wachstum zurückgeblieben. 14 Tiere konnten wegen Platzmangels nicht mehr in Privathaltung verbleiben.

Die Umstände der Haltung und Fütterung bis zur Aufnahme in der Reptilienauffangstation waren je nach Kompetenz der Halter und verfügbarem Platzangebot unterschiedlich. Nach Angaben der ehemaligen Besitzer erhielten die Leguane überwiegend vegetarische Kost, die aber in mehreren Fällen noch durch Insektenfütterung ergänzt wurde. Bei Aufnahme in die Auffangstation wurden alle Tiere zunächst auf ihren allgemeinen Gesundheitszustand hin

untersucht, serologische sowie parasitologische Befunde wurden erhoben und gegebenenfalls Verletzungen operiert und/ oder lokal und systemisch versorgt.

Gesunde und parasitenfreie Tiere wurden in der Reptilienauffangstation in verschiedenen Terrarien und Gehegen untergebracht. Meist musste Einzelhaltung realisiert werden, außer bei solchen Abgabetieren, die seit Jahren friedlich als Paar zusammengelebt hatten. Die Gehege hatten eine Länge von 220 Zentimetern, eine Höhe von 170 Zentimetern und eine Breite von 130 bis 170 Zentimetern, waren aus Gründen des Sichtschutzes an drei Seiten geschlossen und konnten durch eine vergitterte Tür an der Frontseite betreten werden. Auf halber Höhe befanden sich Liegebretter aus lackiertem Holz. Die Beleuchtung bestand in diesen Terrarien aus je vier 70-Watt Halogenmetallampflampen HIT-DE und Neonröhren, sowie einer 100-Watt Powersun UV-Lampe. Alle Licht-/ UV-Lichtquellen waren über eine zentrale Zeitschaltuhr auf einen Beleuchtungszeitraum von zwölf Stunden – von 7.00 Uhr morgens bis 19.00 Uhr abends – eingestellt. Zudem stand ein größeres Gehege (Länge 410, Breite 220, Höhe 160 Zentimeter) zur Verfügung, das durch zwei Schiebetüren in drei Abteilungen separiert werden konnte. Hier war die Beleuchtung durch vier 70-Watt Halogenmetallampflampen HIT-DE und fünf 100-Watt Powersun UV-Lampen gewährleistet. Die Ausstattung aller Gehege bestand aus Humuserde als Einstreu und unterschiedlich dicken Kletterästen, was je nach Jahreszeit durch blättertragende Äste von Ahorn oder Wildem Wein ergänzt wurde. Große Badebecken, sowie Schalen mit Trinkwasser komplettierten die Einrichtung. Die Temperatur betrug tagsüber circa 30° Celsius, an lokalen Sonnenplätzen 40 bis 45° Celsius und nachts circa 25° Celsius. Die Tiere erhielten artgemäß streng vegetarische Kost. Neben Löwenzahn und anderen Wiesenkräutern wurde vor allem Karotte und in geringen Mengen Gurke, Zucchini und Apfel angeboten. Im Winter musste alternativ zu den Wiesenkräutern auf Endivien- und Romanasalat ausgewichen werden.

2. Blutproben

2.1 Technik und Zeitpunkt der Blutprobenentnahme

Für die Blutprobengewinnung wurden 1-ml Spritzen mit aufgesetzten Kanülen der Größe Gauge 21x1½" verwendet. Um ein Gerinnen des Blutes in der Kanüle zu verhindern, war es erforderlich, Spritzen und Kanülen vor der Blutentnahme mit Heparin (1000 IE pro ml) zu spülen. Unmittelbar nach der Gewinnung wurde das Blut in Lithium-Heparin-Röhrchen

umgefüllt und für zwei Minuten bei 2000 Umdrehungen pro Minute zentrifugiert. Das Serum wurde abpipettiert und in sterilen Tubes bei -21° Celsius eingefroren.

Die Blutentnahme erfolgt bei Leguanen aus der ventralen Schwanzvene, Vena coccygealis ventralis. Dazu fixiert eine Hilfsperson das Tier in senkrechter Stellung am Kopf und im Bereich des Beckens und der Hinterbeine. Nach Desinfektion der Punktionsstelle - ungefähr am Übergang vom ersten zum zweiten Schwanzdrittel – wird die Kanüle genau in der Medianen mit nach caudal gerichtetem Schliff senkrecht bis auf die Wirbelsäule geführt. Unter leichter Aspiration wird aus der Vene, die – von ventral gesehen – der Wirbelsäule direkt aufliegt, Blut gewonnen. Nach der Blutentnahme wird die Punktionsstelle mit einem Tupfer komprimiert und ein Pflaster angebracht, um eventuelle Nachblutungen zu reduzieren. Während oder in Folge der Blutentnahmen kam es zu keinerlei Komplikationen. Die entnommene Blutmenge lag jeweils zwischen 0,5 ml und 1,0 ml.

Der Zeitpunkt der Blutentnahme lag bei den Tieren der Reptilienauffangstation einheitlich jeweils zwischen 11.00 und 14.00 Uhr. Für die Bestimmung der Testosteronkonzentrationen im saisonalen Kontext wurden einmalig jeweils Proben während der Paarungszeit (Oktober bis Januar) und außerhalb der Paarungszeit (Februar bis September) gewonnen. Hinzu kamen außerdem Blutproben ambulanter Patienten aus den entsprechenden Monaten. Bei den operativ kastrierten Leguanen standen im Rahmen der Operation mindestens zwei Blutproben zur Verfügung: Im Zuge der praeoperativen Feststellung der Narkosefähigkeit und der postoperativen Leukozytenkontrolle konnte das Rest-Serum aus diesen Untersuchungen für die Hormonbestimmung herangezogen werden. Zehn der kastrierten Leguane wurden ein Jahr nach der Operation wiedervorge stellt. Bei diesen Tieren erfolgte die Analyse einer dritten Blutprobe zur Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges. Von den neun chemisch kastrierten Leguanen wurden über den Zeitraum von einem Monat vor und zwei Monaten nach der Kastration im Abstand von acht bis zehn Tagen Serum gewonnen.

2.2 Testosteronbestimmung mittels Enzymimmunoassay

Die Testosteronbestimmung aus Serumproben der Grünen Leguane wurde im Andrologielabor der Gynäkologischen und Ambulatorischen Tierklinik der LMU München durchgeführt. Vor der Analyse mussten die Proben zunächst extrahiert werden: Dazu wird das Serum mit einem Ethergemisch (30% tertiärer Butyl-Methylether und 70% Petrolether) in verschlossenen Glasröhrchen eine Stunde vermengt. Dadurch lösen sich lipophile Hormone in

der Etherphase. Die Proben werden anschließend 15 Minuten bei -60° Celsius ausgefroren. Die Etherphase mit den gelösten Hormonen bleibt bei dieser Temperatur als Überstand flüssig und kann in neue Probengefäße dekantiert werden. In einem zweiten Schritt wird der Ether bei 60° Celsius verdampft und der Rückstand in 30% Methanol gelöst. Die entstehende Lösung stellt das Reagens für den Hormonnachweis dar.

Als Nachweismethode diente ein Testosteron Mikrotiterplatten Enzymimmunoassay der Firma DRG Instruments GmbH: Der Test basiert auf dem Prinzip der kompetitiven Bindung. Die Vertiefungen der Mikrotiterplatten sind mit Testosteron-Antikörpern beschichtet. In diese werden definierte Mengen der extrahierten Proben zusammen mit einer Enzymkonjugatlösung (Testosteron-Meerrettichperoxidase-Konjugat) pipettiert und zehn Sekunden vorsichtig vermischt. Während der einstündigen Inkubation bei Raumtemperatur konkurriert das Testosteron aus der Probe mit dem Testosteron-Enzymkonjugat um freie Bindungsstellen an den Antikörpern der Plattenbeschichtung. Die Menge an gebundenem Enzymkonjugat ist umgekehrt proportional zur Testosteron-Konzentration der Probe. Dreimaliges Versetzen mit einer Waschlösung entfernt ungebundene Moleküle. Durch Beifügung einer Substrat-Lösung für das Enzym („Chromogen-Lösung“, in diesem Fall Tetramethylbenzidin) wird eine Indikator-Reaktion (blauer Farbumschlag) ausgelöst. Die Zugabe von Schwefelsäure nach 15 Minuten stoppt die Reaktion und löst einen unmittelbaren Farbumschlag in gelb aus. Im Plattenphotometer wird die Extinktion bei 450 nm gemessen. Die parallel laufende Eichung mit Standards ermöglicht eine quantitative Auswertung. Die untere Nachweisgrenze lag bei dieser Methode bei 0,3 ng/ml. Um Fehlerquellen zu minimieren, wurden stichprobenartig Doppelanalysen durchgeführt, welche keine Abweichungen ergaben.

3. Videoaufzeichnungen

Grüne Leguane zeigen ausgeprägtes Territorialverhalten. In Gefangenschaft kommt es wegen der räumlichen Begrenzung unter den männlichen Tieren zur Etablierung einer Rangordnung. Um den Verlauf einer solchen Hierarchiebildung zu dokumentieren, wurden zunächst sechs unkastrierte semiadulte Grüne Leguane in einem – ihnen unbekanntem – neuen Terrarium vergesellschaftet. Die Einrichtung des Geheges aus Drahtgeflecht entsprach der oben beschriebenen bis auf die Tatsache, dass für die Dauer der Aufzeichnung abwaschbare Plastikmatten die natürliche Einstreu ersetzen. Dies erleichterte einerseits die Beobachtung, andererseits konnte die Verschmutzung des Terrariums reduziert werden. Das Gehege aus

Drahtgeflecht wies eine Länge von 260 Zentimetern, eine Breite von 220 Zentimetern und eine Höhe von 160 Zentimetern auf. Etwa auf halber Länge war der Raum durch eine halb geschlossene Schiebetür optisch abgetrennt. Die Beleuchtung bestand aus zwei Neonröhren, zwei 70-Watt Halogenmetalllampen und drei 100-Watt Powersun UV-Lampen, die außerhalb des Gitters angebracht waren. Außerdem war ein 175 x 60 Zentimeter großes Fenster zum Garten in das Terrarium integriert. In unmittelbarer Nähe der Lampen dienten – an der Gitterinnenseite in circa 70 Zentimeter Höhe angebrachte – halboffene Plastikboxen als sichtgeschützte Sonnen- und Ruheplätze. Über einen Zeitraum von 31 Tagen zeichneten zwei Videokameras täglich zwölf Stunden lang (entsprechend dem Beleuchtungszeitraum) das Verhalten der Tiere auf. Die E-TEK-Videoausrüstung bestand aus zwei Videokameras, die im Gehege selbst installiert wurden, sowie zwei Monitoren und Videorecordern. Die Auswertung der agonistischen Interaktionen nach Frequenz und Ausprägung geschah in Anlehnung an die Vorgehensweise von DISTEL und VEAZEY (1982): Die Drohgebärden wurden eingeteilt in stereotypes Kopfnicken, „multibob“, rotierendes Kopfnicken, vibrierendes Kopfnicken und Kopfschwingen. Bei Aneinanderreihung von mehreren gleichen Signalen bestimmte ein minimales Pausenintervall von drei Sekunden die Auswertung als neue Drohgebärde. Zusätzlich wurden eigene Kriterien festgesetzt: Eine Zuordnung der beobachteten Bisse zu Aggressor und Empfänger diente der Feststellung, wie oft das einzelne Individuum gebissen wurde beziehungsweise selbst gebissen hat. Als „Kämpfe“ wurden Interaktionen interpretiert, bei welchen die Beteiligten jeweils mehr als einen Angriff ausführten und die Konfrontation nicht innerhalb weniger Sekunden durch Flucht beendet war. In die Auswertung floss außerdem mit ein, wie häufig das Einzeltier aus Interaktionen als Sieger beziehungsweise als Verlierer hervorging. Dabei galt keine Beschränkung auf die zuvor definierten „Kämpfe“. Vielmehr zählten zu siegreichen Aktionen alle Situationen, bei welchen ein Leguan durch aktives Verhalten einen Artgenossen in die Flucht trieb oder zur Umkehr beziehungsweise zu einem Umweg zwang. Als Verlierer galten dementsprechend Tiere, die von ihrem Platz verdrängt wurden, ihren Weg nicht fortsetzen konnten oder flüchten mussten. Neben der Beobachtung von agonistischen Interaktionen lieferten die Aufnahmen auch Informationen über das Fressverhalten, die Verteilung der Tiere im Gehege, sowie Aktivitäts- und Ruhephasen. Nach 24 Tagen kamen zwei neue unkastrierte Leguanmännchen zur Gruppe der „Revieransässigen“ dazu, um die Integration der Neuankömmlinge in die Hierarchie zu beobachten. Ursprünglich war beabsichtigt, eine rein männliche Tiergruppe zusammenzustellen. Nach Abschluss der Videoaufnahmen stellte sich

heraus, dass drei Leguane der ursprünglichen Sechser-Gruppe weiblichen Geschlechts waren, obwohl sie in Habitus und Verhalten den Männchen sehr ähnelten.

Drei Blutentnahmen pro Tier – direkt vor Vergesellschaftung, an Tag 20 und an Tag 30 der Aufzeichnungen – erfüllten den Zweck, die Effekte des Verhaltens auf Testosteronlevel zu ermitteln.

4. Operative Kastration

Zur Abklärung der Narkosefähigkeit wurden bei allen Leguanen vor der Kastration neben einem Blutbild die Leber- und Nierenprofile erstellt. Als Narkoseeinleitung erhielten die Tiere eine Propofol-Injektion (10 mg/ kg Körpergewicht) in die Vena coccygealis ventralis. Anschließend folgte die Intubation mittels eines Trachealtubus für Säuglinge ohne Cuff und Zwangsbeatmung mit Isofluran.

Als Operationszugang erwies sich die Vorgehensweise nach BAUR et al. (2004) – Eröffnung der Bauchhöhle von der Flanke aus – als vorteilhaft. Nach Darstellung des Hodens und seines Gekröses wurde unter Schonung der Nebenniere eine Arterienklemme auf das Mesorchium gesetzt und der Hoden weiter vorverlagert. Zur Unterbindung der versorgenden Blutgefäße diente eine durchstochene Achter-Ligatur mit resorbierbarem Nahtmaterial der Stärke „2-0 Vicryl“. Eine Inzision der Hodenkapsel über den gesamten Margo liber ermöglichte das Entfernen des Hodengewebes aus dem überziehenden Mesorchium durch Druck von dorsal. Nachdem der korrekte Sitz der Ligatur überprüft worden war, wurde die Bauchhöhle durch eine fortlaufende Muskelnaht unter Einbeziehung der Serosa mit resorbierbarem Nahtmaterial geschlossen. Das Vernähen der Haut mit U-Heften erfüllte den Zweck, ein Einrollen der beschuppten Haut zur Wundfläche hin zu verhindern und einen Wundkamm zu erzeugen, der nach der Demarkation der Wundränder nach und nach abfällt. Das Vorgehen wiederholte sich auf der anderen Seite nach Umlagerung des Tieres. Insgesamt dauerte eine Kastration zwischen 30 und 45 Minuten. Alle operierten Tiere erwachten gut aus der Narkose und erhielten neben einer dreitägigen Schmerztherapie (Flunixin-Meglumin 1mg/ kg) acht Tage systemische antibiotische Versorgung mit Enrofloxacin (10mg/ kg) in Verbindung mit Infusionen (10ml/ kg). Nach Beendigung der Antibiose bestätigte die Kontrolle des Blutbildes einen reibungslosen Heilungsverlauf. Wundranddehiszenz oder andere Komplikationen im Zusammenhang mit der Kastration traten nicht auf.

5. Chemische Kastration

Zur Erprobung einer konservativen und reversiblen Kastrationsmethode stellte die Firma Aventis Pharma Buserelin Implantate 3.3 mg zur Verfügung. Das Präparat stammt aus der Humanmedizin und wird dort zur Therapie des fortgeschrittenen hormonempfindlichen Prostatakarzinoms angewandt. Der Wirkstoff Buserelin gehört zur Gruppe der GnRH-Agonisten, welche nach einer initialen, kurzen Stimulation der Gonadotropinausschüttung die gonadotrope Hypophysenfunktion unterdrücken. Buserelin wird als Depot in Form von zwei Implantaten zu je 3,3mg mit Hilfe von speziellen Applikatoren (siehe Abb. 5) subkutan injiziert. Die Wirkung hält bei einer Dosierung von 6,6mg beim Menschen circa zwei Monate an. Als häufige Nebenwirkungen werden Hitzewallungen, Libidoverlust, Impotenz, Hodenatrophie, Kopfschmerzen und lokale Reaktionen an der Injektionsstelle angegeben.



Abb. 5: Applikator mit Implantat

Als Probanden dienten vier semiadulte und fünf adulte männliche Leguane. Jedem Tier wurden zwei Implantate mit je 3,3 mg Buserelin verabreicht. Dass Reptilien – ähnlich wie Vögel – kaum über Unterhautgewebe verfügen, musste bei der subkutanen Platzierung eines mechanischen Fremdkörpers beachtet werden. Als Injektionsstelle bot sich die Haut der seitlichen Brustwand – knapp caudodorsal des Schultergelenks – an. In diesem Bereich liegt die Haut locker über der Muskulatur in Falten und schien deshalb geeignet, die Implantate von je einem Zentimeter Größe komplikationslos aufzunehmen.

Eine Hilfsperson fixierte die Tiere an Kopf und Becken auf einem Tisch. Aufgrund der enormen Größe der Applikatorkanüle (2 mm Durchmesser) erfolgte eine Lokalanästhesie durch Unterspritzung der Injektionsstelle mit Lidocain (4mg/ kg). Nach Desinfektion der Haut an der Injektionsstelle mit Polyvidon-Jod-Lösung wurde die Haut etwas angehoben, mit der Kanülenspitze durchstochen, und die beiden Implantate durch Vordrücken der Schubstange subkutan abgelegt. Die zurückbleibende circa zwei Millimeter große Hautperforation verschloss ein einzelnes Knopfheft mit resorbierbarem Nahtmaterial. Abschließend wurde ein Sprühverband aufgetragen.

Bei allen Leguanen gestaltete sich das Durchstechen der derben Schuppenhaut als problematisch. Der sehr steile Kanülenschliff durchdrang mit seiner Spitze zunächst zügig das Gewebe; der hintere halbkreisförmige Teil aber ließ sich nur mit Mühe und unter Veränderung der Stichrichtung vollständig unter die Haut vorschieben. Bei vier Tieren kam es dabei zu geringfügigen Blutungen durch Verletzung von Hautgefäßen, die aber nach Setzen des Knopfheftes sofort zum Stillstand kamen. In wöchentlichen Abständen wurde der korrekte Sitz der Implantate palpatorisch überprüft. Die Injektionsstelle zeigte bei acht Tieren die ersten zwei Wochen zunächst eine leichte Verdickung, die sich aber in den darauffolgenden Wochen zurückbildete. Ein Leguan verlor nach länger andauernder Reizung und derben Umfangsvermehrung der Injektionsstelle nach sechs Wochen beide Implantate, die für die verbleibenden zwei Wochen des Versuchs nicht ersetzt wurden.

In einem Zeitraum von einem Monat vor bis zwei Monate nach der Buserelin-Verabreichung wurden von den neun Probanden Blutproben für die Testosteron-Analyse gewonnen. Die Intervalle zwischen den jeweiligen Blutentnahmen lagen zwischen acht und zehn Tagen.

6. Statistik

Nach Absprache mit dem statistischen Beratungslabor der LMU München fanden in der statistischen Auswertung fast ausnahmslos deskriptive Methoden Anwendung. Aus den Daten der Testosteronanalysen wurden jeweils der arithmetische Mittelwert (\bar{x}), die Standardabweichung (s), der Standardfehler (SEM), Minimum (Min) und Maximum (Max) ermittelt und zusammen mit der Probenzahl n angegeben. In Fällen geringer Probenzahl wurde auf die Angabe des Standardfehlers verzichtet. Bei allen Auswertungen wurde eine Einteilung nach Alter, Jahreszeit und Verhalten vorgenommen.

Für die Darstellung der Testosteronwerte in Zusammenhang mit Jahreszeit und aggressivem Verhalten wurden Box-Plots erstellt und zusätzlich der Median und die 25% beziehungsweise 75% Quantile angegeben.

Zur Überprüfung der Signifikanz bei den Ergebnissen der Langzeitkontrolle nach Kastration wurde der Wilcoxon-Test angewandt. Der nicht-parametrische Test mit zwei verbundenen Variablen gibt die Irrtumswahrscheinlichkeit (p) an und stellt fest, ob die Unterschiede zwischen zwei Gruppen zufällig sind oder nicht.

In der Auswertung der Videodokumentation wurde kein statistisches Standardprogramm angewandt, sondern die tatsächlichen Zahlen in Tabellen angegeben und in Diagrammen verdeutlicht.

IV. ERGEBNISSE

1. Testosteronanalysen

Für die Auswertung der untersuchten Blutproben wurden jeweils der Mittelwert (\bar{x}), die Standardabweichung (s), der Standardfehler (SEM), sowie Minimum (Min) und Maximum (Max) ermittelt. In Fällen mit geringer Probenzahl wurde auf die Angabe des Standardfehlers verzichtet.

1.1 Testosteronlevel in Abhängigkeit von Jahreszeit und aggressivem Verhalten

Eine Zusammenfassung in Gruppen erfolgte in Abhängigkeit von Jahreszeit (während und außerhalb der Paarungssaison) und aggressivem Verhalten. Leguane, die aggressive Verhaltensweisen zeigen, werden im Folgenden mit „AL“ abgekürzt, nicht-aggressive Leguane mit „NAL“. „Okt-Jan“ steht für die Paarungssaison, „Feb-Sept“ dementsprechend für die Monate außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 5: Testosteronlevel in ng/ml in Abhängigkeit von der Jahreszeit

Jahreszeit	n	\bar{x}	s	SEM	Min	Max
Okt-Jan	32	4,43	5,87	1,04	0,3	26,4
Feb-Sept	53	4,19	5,13	0,70	0,3	19,0

Die Serum-Testosteronkonzentrationen während der Paarungszeit (Oktober bis Januar) wurden bei 32 Tieren bestimmt. Die ermittelten Ergebnisse lagen im Bereich von 0,3 ng/ml bis 26,4 ng/ml, wobei lediglich 3 Proben einen Wert von 10 ng/ml überschritten. In den Monaten Februar bis September konnten 53 verschiedene Blutproben verwendet werden. Der niedrigste Wert lag hier ebenfalls bei 0,3 ng/ml, der höchste bei 19 ng/ml. Aus der Betrachtung der Mittelwerte von 4,43 ng/ml aus der Paarungszeit und 4,19 ng/ml aus den übrigen Monaten ließ sich in dieser Gesamtauswertung kein deutlicher Unterschied zwischen den Testosteronkonzentrationen innerhalb und außerhalb der Paarungszeit ableiten.

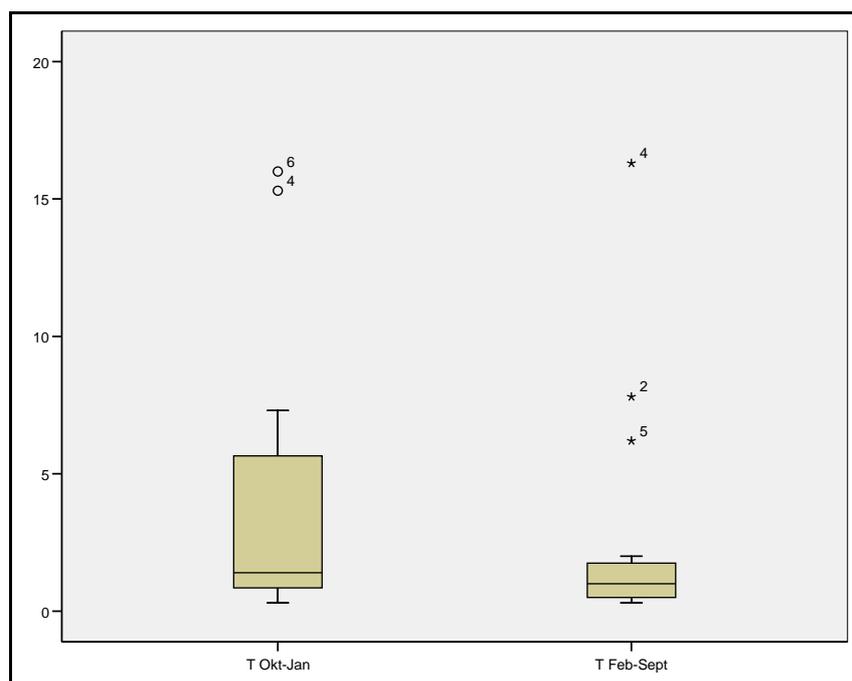
Der besseren Vergleichbarkeit wegen wurden anschließend nur Leguane berücksichtigt, von welchen aus beiden Jahreszeit-Gruppen Daten zur Verfügung standen und eine explorative Datenanalyse mit Erstellung eines „Box-Plot“-Diagramms durchgeführt. Hierbei wurden zusätzlich der Median und das 25% beziehungsweise das 75% Quantil ermittelt.

Tabelle 6: Testosteronlevel in ng/ml in Abhängigkeit von der Jahreszeit (explorative Datenanalyse)

Jahreszeit	n	x	s	SEM	Min	Max	Median	Quantile	
								25%	75%
Okt-Jan	15	4,31	5,15	1,33	0,3	16,0	1,4	0,7	5,7
Feb-Sept	15	2,73	4,36	1,13	0,3	16,3	1,0	0,5	2,0

Bei dieser Art der Analyse werden die Extremwerte zwar angegeben, aber im direkten Vergleich vernachlässigt. Das Diagramm verdeutlicht die breitere Streuung der Werte in der Paarungszeit. 50% der Ergebnisse lagen zwischen 0,7 ng/ml und 5,7 ng/ml. Dagegen bewegten sich 50% der Testosteronlevel außerhalb der Paarungszeit in einem enger umgrenzten Bereich von 0,5 ng/ml bis 2,0 ng/ml. Der Median beider Gruppen lag auf einem ähnlichen Niveau.

Abb. 6: Darstellung der unterschiedlichen Testosteronlevel in ng/ml während und außerhalb der Paarungszeit als Box-Plot



Für eine explorative Datenanalyse standen Blutproben 31 aggressiver männlicher Leguane (AL) zur Verfügung. Zum Vergleich wurden 31 Proben nicht-aggressiver Leguane (NAL) zufällig ausgewählt.

Tabelle 7: Testosteronlevel in ng/ml in Abhängigkeit von aggressivem Verhalten (explorative Datenanalyse)

Verhalten	n	x	s	SEM	Min	Max	Median	Quantile	
								25%	75%
AL	31	7,80	6,19	1,11	0,3	26,4	7,2	2,8	11,6
NAL	31	2,01	2,57	0,46	0,3	9,0	0,9	0,3	2,2

Der mittlere Testosteronlevel war mit 7,80 ng/ml bei AL deutlich höher als der Mittelwert der NAL bei 2,01 ng/ml. Diesen Unterschied veranschaulichen auch die Maximalwerte von 26,4 ng/ml bei AL beziehungsweise 9,0 ng/ml bei NAL, wohingegen die Minimalwerte bei beiden Gruppen 0,3 ng/ml ergaben. 50% der AL-Ergebnisse bewegten sich zwischen 2,8 ng/ml und 11,6 ng/ml. Der Median lag hier mit 7,2 ng/ml auf deutlich höherem Niveau als der Median bei NAL (0,9 ng/ml). Die Streuung der Werte war bei NAL mit einem 25% Quantil von 0,3 ng/ml und einem 75% Quantil von 2,2 ng/ml relativ gering.

Abb. 7: Darstellung der Testosteronlevel in ng/ml bei aggressiven Leguanen als Box-Plot

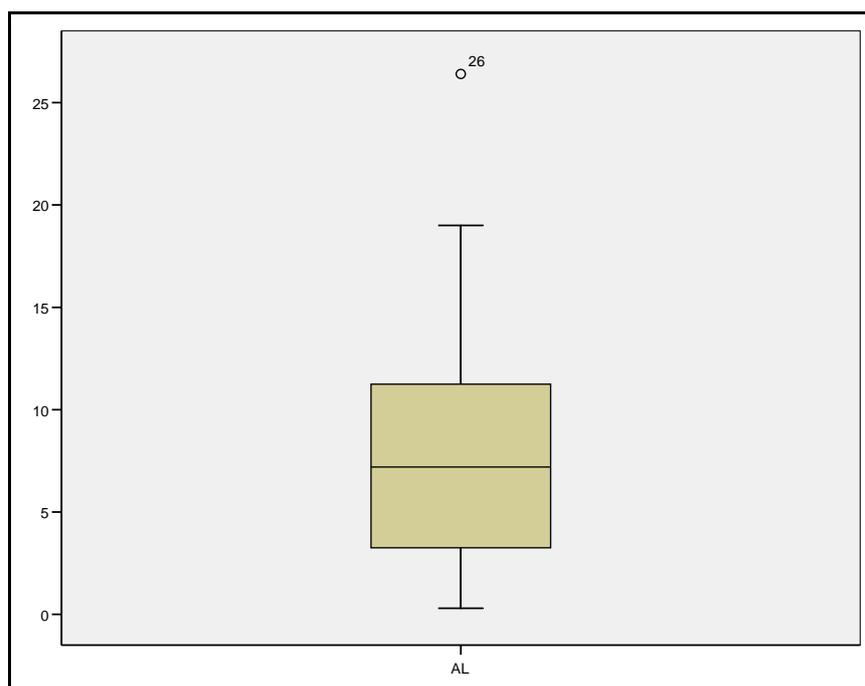


Abb. 8: Darstellung der Testosteronlevel in ng/ml bei nicht-aggressiven Leguanen als Box-Plot

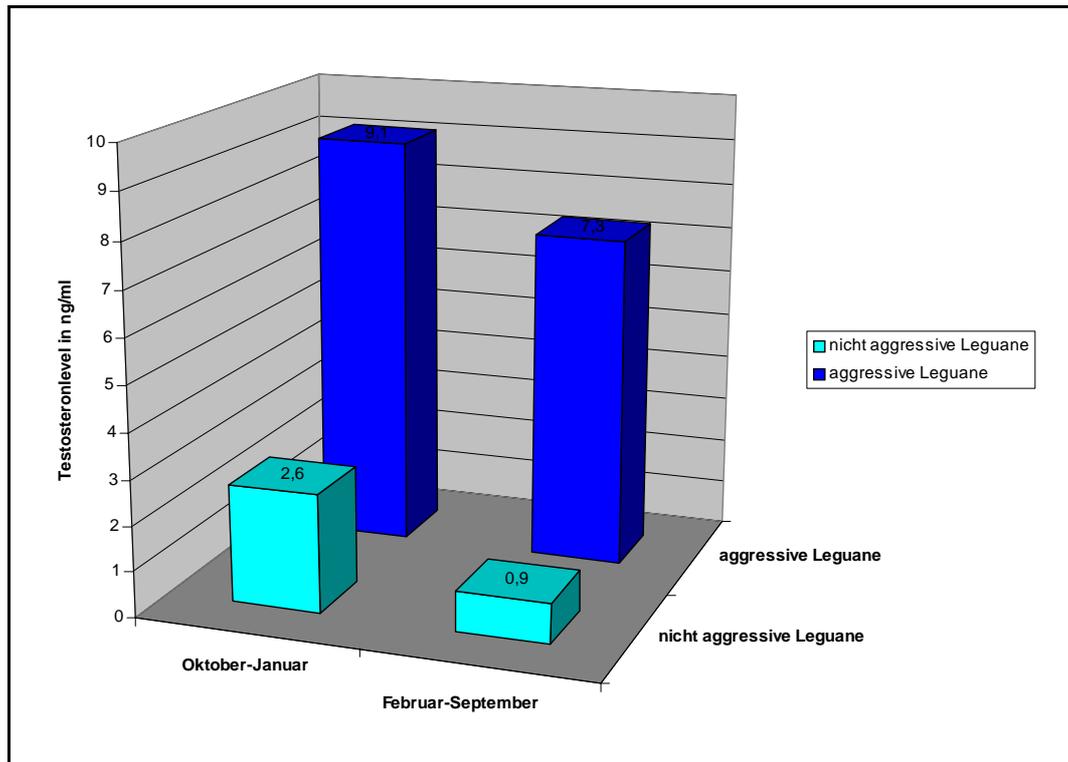


Tabelle 8: Testosteronlevel in ng/ml in Abhängigkeit von Jahreszeit und aggressivem Verhalten

Verhalten	Jahreszeit	n	x	s	SEM	Min	Max
AL	Okt-Jan	9	9,13	8,56	2,85	0,5	26,4
	Feb-Sept	27	7,34	5,57	1,07	0,3	17,4
NAL	Okt-Jan	23	2,59	3,04	0,63	0,3	8,8
	Feb-Sept	25	0,90	0,70	0,14	0,3	2,8

In der zusammenfassenden Auswertung in Bezug auf Jahreszeit und Verhalten wurde deutlich, dass die Testosteronlevel aggressiver Leguane nicht nur während der Paarungszeit einen relativ hohen Mittelwert von 9,13 ng/ml bei einem Maximum von 26,4 ng/ml erreichten; auch für die Monate Februar bis September wurde immer noch ein Mittelwert von 7,34 ng/ml errechnet. Der Maximalwert lag außerhalb der Paarungszeit bei 17,4 ng/ml. Bei den verträglichen beziehungsweise unterdrückten Tieren hingegen ergaben sich relativ niedrige Mittelwerte von 2,59 ng/ml während der Paarungszeit und 0,9 ng/ml außerhalb der Paarungszeit.

Abb. 9: Darstellung der Testosteronlevel (Mittelwerte) in Abhängigkeit von Jahreszeit und aggressivem Verhalten als 3D-Säulendiagramm



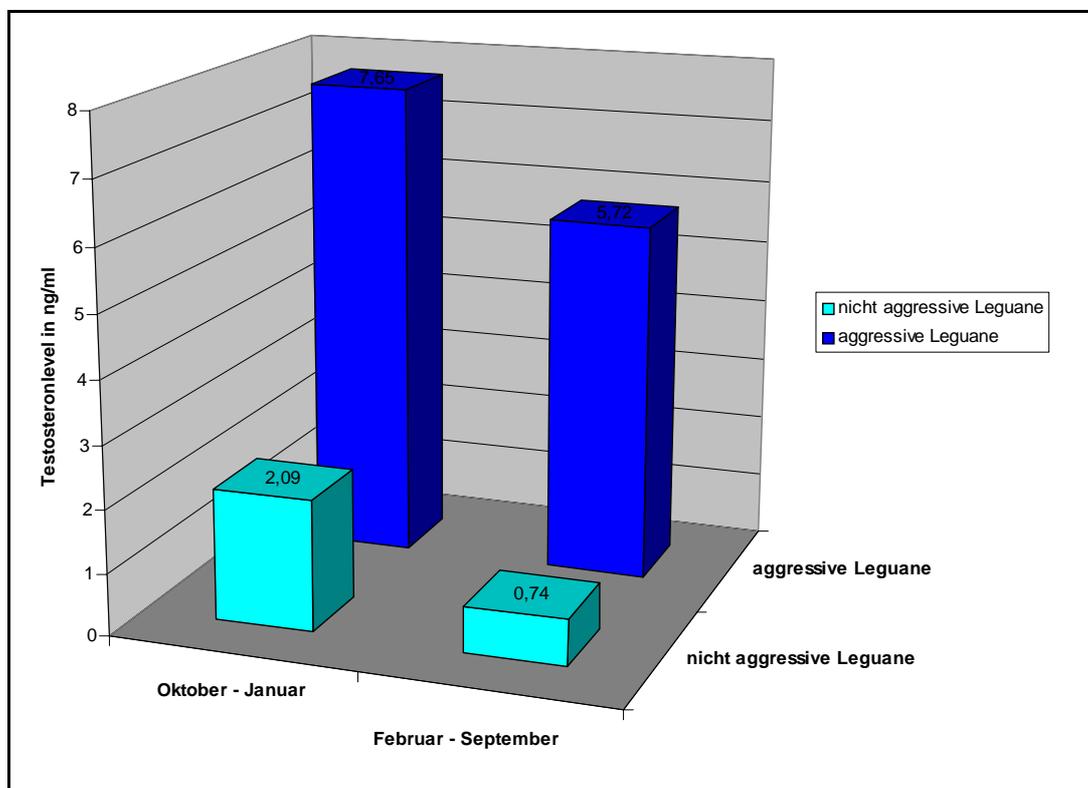
Um Fehlinterpretationen zu vermeiden, fanden in einer zusätzlichen Auswertung nur Leguane Verwendung, von welchen Blutproben aus beiden Jahreszeiten-Gruppen zur Verfügung standen. Hier konnte ein direkter Vergleich der Veränderungen im Testosteronlevel je nach Jahreszeit bei sechs aggressiven und neun nicht-aggressiven Leguanen vorgenommen werden.

Tabelle 9: Testosteronlevel in ng/ml (Veränderungen in Abhängigkeit von Jahreszeit bei aggressiven und nicht-aggressiven Leguanen)

Verhalten	Jahreszeit	n	x	s	Min	Max	x Differenz
AL	Okt-Jan	6	7,65	6,71	0,5	16,0	1,93
	Feb-Sept	6	5,72	5,92	0,7	16,3	
NAL	Okt-Jan	9	2,09	2,09	0,3	5,7	1,34
	Feb-Sept	9	0,74	0,45	0,3	1,5	

Bei den sechs aggressiven Leguanmännchen sank der Mittelwert von 7,65 ng/ml aus der Paarungszeit in den übrigen Monaten auf einen mittleren Testosteronlevel von 5,72 ng/ml. Die hohe Standardabweichung ist Ausdruck der großen Streuung der Einzelwerte von minimal 0,5 ng/ml bis maximal 16,0 ng/ml. Die Level außerhalb der Paarungszeit bewegten sich bei den aggressiven Leguanen mit minimal 0,7 ng/ml bis maximal 16,3 ng/ml in einem ganz ähnlichen Bereich. Die Mittelwerte der neun nicht-aggressiven Leguane bestätigten die Ergebnisse der vorangegangenen Gesamtauswertung, indem sie ebenfalls im unteren Bereich angesiedelt waren und sich von 2,09 ng/ml aus der Paarungssaison in den Monaten Februar bis September auf 0,74 ng/ml verringerten. Die Mittelwerte der Einzeldifferenzen mit positivem Vorzeichen verdeutlichen, dass es bei beiden Gruppen im Durchschnitt zu einem ähnlich leichten Abfall der Testosteronlevel außerhalb der Paarungszeit im Vergleich zur Paarungssaison kam. Das Diagramm veranschaulicht, dass sich die Werte der Aggressiven aber das ganze Jahr über auf einem höheren Niveau befanden als die der Nicht-Aggressiven.

Abb. 10: Darstellung der Veränderungen der Testosteronlevel (Mittelwerte) in Abhängigkeit von der Jahreszeit bei aggressiven und nicht-aggressiven Leguanen als 3D-Säulendiagramm



1.2 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach operativer Kastration

Einer operativen Kastration durch Gonadektomie konnten insgesamt 21 männliche Grüne Leguane unterzogen werden. Die Testosteronlevel wurden jeweils unmittelbar vor der Kastration (im Folgenden „a.op.“ abgekürzt) sowie eine Woche post operationem (im Folgenden „1 Wo p.op.“ abgekürzt) bestimmt.

Tabelle 10: Testosteronlevel in ng/ml (Vergleich vor und 1 Wo nach Kastration)

Zeitpunkt	n	x	s	SEM	Min	Max
a.op.	21	6,40	6,63	1,45	0,3	23,4
1 Wo p.op.	21	0,43	0,30	0,07	0,3	1,4

Die Testosteronwerte vor der Kastration rangierten relativ gleichmäßig verteilt zwischen minimal 0,3 ng/ml und maximal 23,4 ng/ml bei einem Mittelwert von 6,40 ng/ml. Eine Woche p.op. waren die Ergebnisse auf einen Mittelwert von 0,43 ng/ml abgesunken, wobei der Großteil der Testosteronkonzentrationen dem Minimum von 0,3 ng/ml entsprach. Das Maximum von 1,4 ng/ml ist als extreme Ausnahme anzusehen.

1.2.1 Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges anhand Testosteronbestimmung

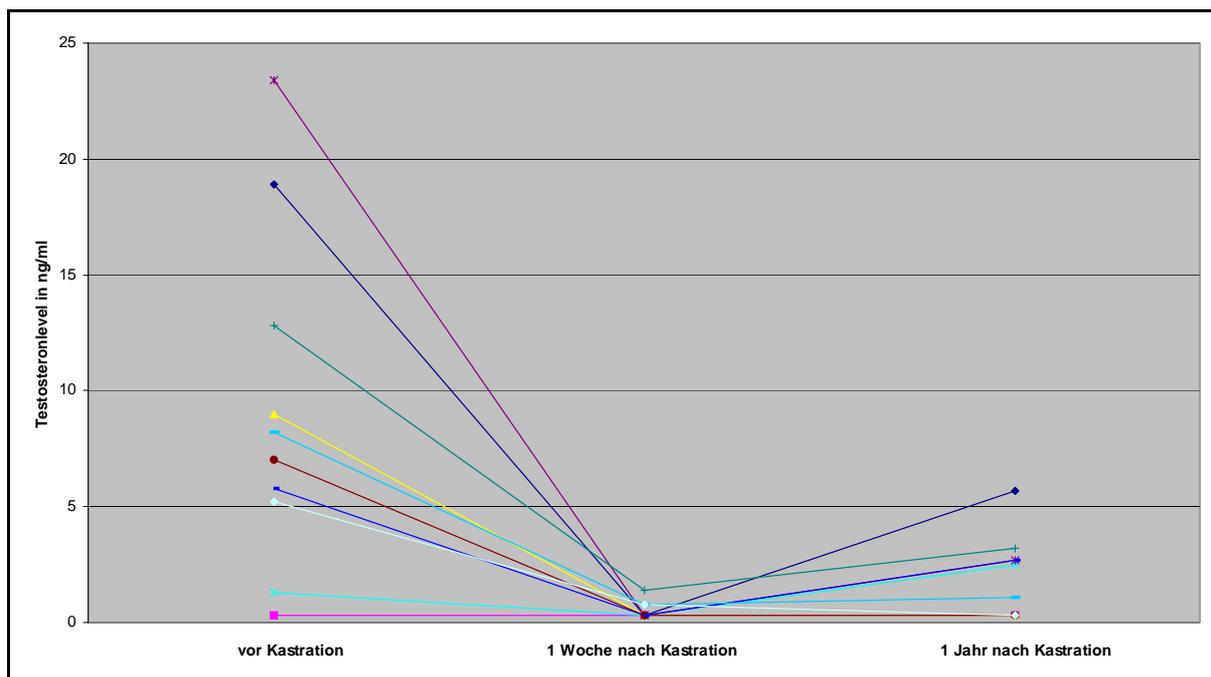
Von den 21 operativ kastrierten Tieren standen zehn Individuen für eine Langzeitkontrolle zur Verfügung. Ein Jahr p.op. wurde die Testosteronkonzentration im Serum nochmals gemessen.

Tabelle 11: Testosteronlevel in ng/ml (Vergleich vor, 1 Woche und 1 Jahr nach Kastration)

Zeitpunkt	n	x	s	SEM	Min	Max
a.op.	10	9,19	7,33	2,32	0,3	23,4
1 Wo p.op.	10	0,51	0,38	0,12	0,3	1,4
1 Jahr p.op.	10	1,91	1,78	0,56	0,3	5,7

Aus den sehr unterschiedlichen Ausgangswerten von 0,3 ng/ml bis 23,4 ng/ml vor der Kastration ergab sich ein Mittelwert von 9,19 ng/ml. Die Standardabweichung war aufgrund der großen Streuung der Einzelwerte mit 7,33 ng/ml relativ hoch. Eine Woche p.op. war der Testosteronlevel bei allen Tieren auf einen Bereich von 0,3 ng/ml bis 1,4 ng/ml abgesunken (Mittelwert 0,51 ng/ml), wobei das Maximum von 1,4 ng/ml als extreme Ausnahme anzusehen ist. Ein Jahr p.op. ließ sich ein leichter Anstieg der Testosteronkonzentration auf einen Mittelwert von 1,91 ng/ml bei einem Maximum von 5,7 ng/ml verzeichnen. Zur Überprüfung der Ergebnisse wurde ein nicht parametrischer Test mit zwei verbundenen Variablen (Wilcoxon-Test) angewandt. Daraus ergab sich ein auf dem 5% Niveau signifikanter Anstieg der Testosteronlevel ein Jahr p.op. im Vergleich zu den Konzentrationen eine Woche p.op. ($p = 0,042$).

Abb. 11: Darstellung der Testosteronlevel vor, 1 Woche und 1 Jahr nach Kastration als Liniendiagramm



1.2.2 Effekte der Kastration auf das Verhalten

Die Informationen über das Verhalten der Grünen Leguane vor der Kastration und circa ein Jahr danach basieren auf mündlichen Mitteilungen der Besitzer. Zwei der 21 Tiere konnten bei dieser Auswertung nicht berücksichtigt werden, da ihre Kastration zum Zeitpunkt der Fertigstellung der Studie erst zwei Monate zurücklag. 13 der Tiere zeigten vor der Kastration aggressive Verhaltensweisen (AL). Die Fragestellung lautete bei diesen, wie viele Leguane ein Jahr nach der Kastration weiterhin starkes Dominanzverhalten und Aggressivität zeigen und wie viele deutlich weniger aggressiv sind. Sechs der Kastraten waren vor der Gonadektomie von einem dominanten Artgenossen unterdrückt und dessen ständigen Angriffen ausgesetzt (im Folgenden „UL“ abgekürzt). In diesen Fällen war von Interesse, wie viele dieser Tiere ein Jahr nach der Kastration ohne größere Probleme in eine Leguanguruppe integriert werden konnten.

Tabelle 12: Effekte der Kastration auf das Verhalten (Vergleich AL-UL)

Verhalten vor Kastration	n		Verhalten ein Jahr p.op.
AL	13	6	weiterhin aggressiv und dominant
		7	deutlich weniger aggressiv
UL	6	0	weiterhin attackiert
		6	friedliche Koexistenz

Von den 13 ursprünglich aggressiven Leguanen zeigten sechs Tiere weiterhin aggressives und dominantes Verhalten. Ein offensichtlicher Effekt der Kastration konnte bei diesen nicht beobachtet werden. Dagegen verringerte sich bei sieben Leguanen innerhalb von mehreren Monaten das Aggressionsverhalten deutlich. Ein eindeutiges Resultat ergab die Gonadektomie der sechs unterdrückten Tiere. Keiner der Kastraten wurde bei der Integration in eine Gruppenhaltung attackiert, vielmehr berichteten die Halter von friedlicher Koexistenz mit weiblichen und dominanten männlichen Artgenossen.

1.2.3 Zeitpunkt der Kastration

In die folgenden Auswertungen floss der Zeitpunkt der Kastration mit ein, dass heißt, ob die Gonadektomie in den Zeitraum der physiologischen Paarungszeit von Oktober bis Januar fiel oder außerhalb der Paarungssaison von Februar bis September erfolgte. Hierzu wurden einerseits die Daten der Testosteron-Langzeitkontrolle verwendet, sowie andererseits die Angaben über das Verhalten der aggressiven Leguane ein Jahr p.op.. Aufgrund der geringen Probandenzahl bei weiterer Unterteilung wurde auf eine Berechnung des Standardfehlers verzichtet.

1.2.3.1 Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges durch Testosteronbestimmung in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Kastration

Bei den zehn kastrierten Leguanen, die für eine Langzeitkontrolle herangezogen werden konnten, wurde eine weitere Unterteilung nach Zeitpunkt der Kastration vorgenommen. Jeweils fünf Tiere entfielen auf die Gruppe „Kastration während der Paarungszeit“ (Okt-Jan) und die Gruppe „Kastration außerhalb der Paarungszeit“ (Feb-Sept).

Tabelle 13: Testosteronlevel in ng/ml (Vor, 1 Woche und 1 Jahr nach Kastration in Abhängigkeit vom Kastrationszeitpunkt)

Kastration	n	Zeitpunkt	x	s	Min	Max
Okt-Jan	5	a.op.	12,82	7,85	5,8	23,4
		1 Wo p.op.	0,3	0,00	0,3	0,3
		1 Jahr p.op.	2,34	2,23	0,3	5,7
Feb-Sept	5	a.op.	5,56	5,13	0,3	12,8
		1 Wo p.op.	0,72	0,45	0,3	1,4
		1 Jahr p.op.	1,48	1,32	0,3	3,2

Obwohl die hohen Testosteronlevel während der Paarungszeit mit einem Mittelwert von 12,82 ng/ml eine Woche p.op. ausnahmslos auf die untere Nachweisgrenze von 0,3 ng/ml abgesunken waren, zeigte sich bei den Kastraten aus dem Zeitraum Oktober bis Januar ein Jahr p.op. eine mittlere Testosteronkonzentration von 2,34 ng/ml. Ein Leguan aus dieser Gruppe erreichte das Gesamtmaximum von 5,7 ng/ml. Bei den Tieren, die außerhalb der Paarungszeit kastriert worden waren, fielen die Werte nur bei zwei Individuen auf 0,3 ng/ml ab. Insgesamt ergab sich bei dieser Gruppe eine Woche p.op. ein Mittelwert von 0,72 ng/ml, ein Jahr danach ein mittlerer Testosteronlevel von 1,48 ng/ml. Die Blutanalyse von jeweils zwei Tieren aus jeder der beiden Gruppen ergab sowohl eine Woche, wie auch ein Jahr p.op. 0,3 ng/ml.

1.2.3.2 Verhalten nach Kastration in Abhängigkeit vom Kastrationszeitpunkt

Von den 13 Leguanen, die vor der Kastration Aggressivität zeigten, verhielten sich sieben Tiere ein Jahr nach operativer Entfernung der Keimdrüsen deutlich weniger aggressiv. Bei sechs Tieren hatte die Gonadektomie keinen erkennbaren Effekt auf das Verhalten. Die folgende Aufschlüsselung sollte trotz der geringen Tierzahl klären, ob der Kastrationserfolg tendenziell im Zusammenhang mit dem Zeitpunkt der Gonadektomie steht.

Tabelle 14: Verhalten der ursprünglich aggressiven Leguane ein Jahr p.op. in Abhängigkeit vom Kastrationszeitpunkt

Verhalten p.op	n		Zeitpunkt der Kastration
weiterhin aggressiv	6	3	Okt-Jan
		3	Feb-Sept
weniger aggressiv	7	2	Okt-Jan
		5	Feb-Sept

Die Gruppe derjenigen Leguane, die auch ein Jahr nach der Gonadektomie weiterhin Aggressionsverhalten zeigten, teilt sich gleichmäßig zu je drei Kastrationen innerhalb und außerhalb der Paarungszeit auf. Von den sieben Kastraten, bei welchen sich die Aggressivität deutlich verminderte, war der überwiegende Teil außerhalb der Paarungszeit kastriert worden.

1.2.4 Alter der Grünen Leguane zum Kastrationszeitpunkt

Von den 21 operativ kastrierten Leguanen waren 14 zum Zeitpunkt der Gonadektomie adult, das heißt fünf Jahre oder älter. Sieben Tiere hatten ein Alter von drei oder vier Jahren und werden als semiadult bezeichnet.

1.2.4.1 Langzeitkontrolle des Kastrationserfolges durch Testosteronbestimmung in Abhängigkeit vom Alter der Leguane bei Kastration

Sechs der adulten und vier der semiadulten Tiere standen ein Jahr p.op. für eine Testosteronanalyse zur Verfügung.

Tabelle 15: Testosteronlevel in ng/ml (Vor, 1 Woche und 1 Jahr nach Kastration in Abhängigkeit vom Alter der Leguane zum Kastrationszeitpunkt)

Alter	n	Zeitpunkt	x	s	Min	Max
adult	6	a.op.	9,17	6,31	0,3	18,9
		1 Wo p.op.	0,57	0,45	0,3	1,4
		1 Jahr p.op.	2,22	2,09	0,3	5,7
semiadult	4	a.op.	9,23	9,74	1,3	23,4
		1 Wo p.op.	0,43	0,25	0,3	0,8
		1 Jahr p.op.	1,45	1,33	0,3	2,7

Vor der Kastration lagen die Mittelwerte mit 0,17 ng/ml bei den Adulten und 9,23 ng/ml bei den Semiadulten dicht beieinander. Das Maximum war mit 23,4 ng/ml bei den Semiadulten sogar noch höher als bei den Adulten (18,9 ng/ml). Der Abfall der Testosteronkonzentration eine Woche p.op. ergab mittlere Werte von 0,57 ng/ml bei den Adulten im Vergleich zu den Semiadulten mit 0,43 ng/ml. Ein Jahr p.op. lag der errechnete Mittelwert von 2,22 ng/ml bei den Adulten nur geringfügig über dem der jüngeren Tiere mit 1,45 ng/ml.

1.2.4.2 Verhalten nach Kastration in Abhängigkeit vom Alter der Leguane bei Gonadektomie

Von den 13 Leguanen, die vor der Kastration Aggressivität zeigten, führte die operative Entfernung der Keimdrüsen bei sieben Tieren zu einer deutlichen Verminderung des Aggressionsverhaltens. Bei sechs Tieren hatte die Gonadektomie keinen erkennbaren Effekt auf das Verhalten. Die folgende Aufschlüsselung sollte trotz der geringen Tierzahl klären, ob tendenziell ein Zusammenhang zwischen dem Verhalten nach Kastration und dem Alter der Tiere bei Gonadektomie besteht.

Tabelle 16: Verhalten der ursprünglich aggressiven Leguane ein Jahr p.op.
in Abhängigkeit vom Alter der Tiere zum Kastrationszeitpunkt

Verhalten p.op	n		Alter bei Kastration
weiterhin aggressiv	6	2	adult
		4	semiadult
weniger aggressiv	7	6	adult
		1	semiadult

Von sechs Leguanen, bei denen die Kastration keinen erkennbaren Effekt auf das Aggressionsverhalten ausübte, waren zwei Tiere zum Zeitpunkt der Gonadektomie fünf Jahre und älter, vier semiadult. Aus der Gruppe der sieben Leguane, bei welchen die Kastration zu einer deutlichen Verminderung der Aggressivität führte, war der überwiegende Teil – sechs Tiere – zum Zeitpunkt der Operation bereits adult. Nur ein Leguan war jünger als fünf Jahre.

1.3 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Gabe von Buserelin (Chemische Kastration)

Der zu den GnRH-Agonisten gehörende Wirkstoff Buserelin führt beim Säuger nach einer initialen Stimulation der Gonadotropinausschüttung zu einer reversiblen Blockierung der gonadotropen Hypophysenfunktion. Infolgedessen kommt es zu einem Abfall des Testosteronlevels. Die Wirksamkeit des Präparates bei Echsen als Vertreter von poikilothermen Vertebraten sollte an Grünen Leguanen überprüft werden. Zu diesem Zweck erhielten neun männliche Grüne Leguane jeweils zwei subkutane Implantate mit je 3.3 mg Buserelin. Da aus den Daten der zuvor durchgeführten Untersuchungen hervorging, dass die Testosteronlevel individuell stark variieren und Hormonlevel verschiedener Leguane nur sehr bedingt miteinander verglichen werden können, wurde auf eine Kontrollgruppe verzichtet. Stattdessen dienten pro Tier fünf Blutproben vor Buserelin-Implantation („a.imp.“ abgekürzt) zur Erhebung von Vergleichswerten. Einen Monat vor der chemischen Kastration wurde begonnen, im wöchentlichen Abstand Blutproben zu entnehmen (Rubrikenachse x im Diagramm: Rubrik -4 bis -1), die letzte unmittelbar vor Buserelin-Gabe (Rubrikenachse x im Diagramm: Rubrik 0). Nach Setzen des Depots („p.imp.“ abgekürzt) folgten weitere acht Blutentnahmen im Abstand von acht bis zehn Tagen (Rubrikenachse x im Diagramm: Rubrik 1 bis 8). Zunächst werden die Hormonverläufe bei den neun Tieren einzeln dargestellt, danach schließt sich eine Gruppierung nach Alter, Kastrationszeitpunkt und Aggressivität an. Es wird darauf hingewiesen, dass die Diagrammgrößenachsen y der Einzeldarstellungen unterschiedliche Maximalwerte aufweisen. Aufgrund der geringen Probenzahl und der Darstellung der Werte im Verlauf des gesamten Zeitrahmens wurde im Folgenden auf die Angabe von Standardabweichung und Standardfehler verzichtet.

1.3.1 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe – Einzeldarstellungen

Leguan 1

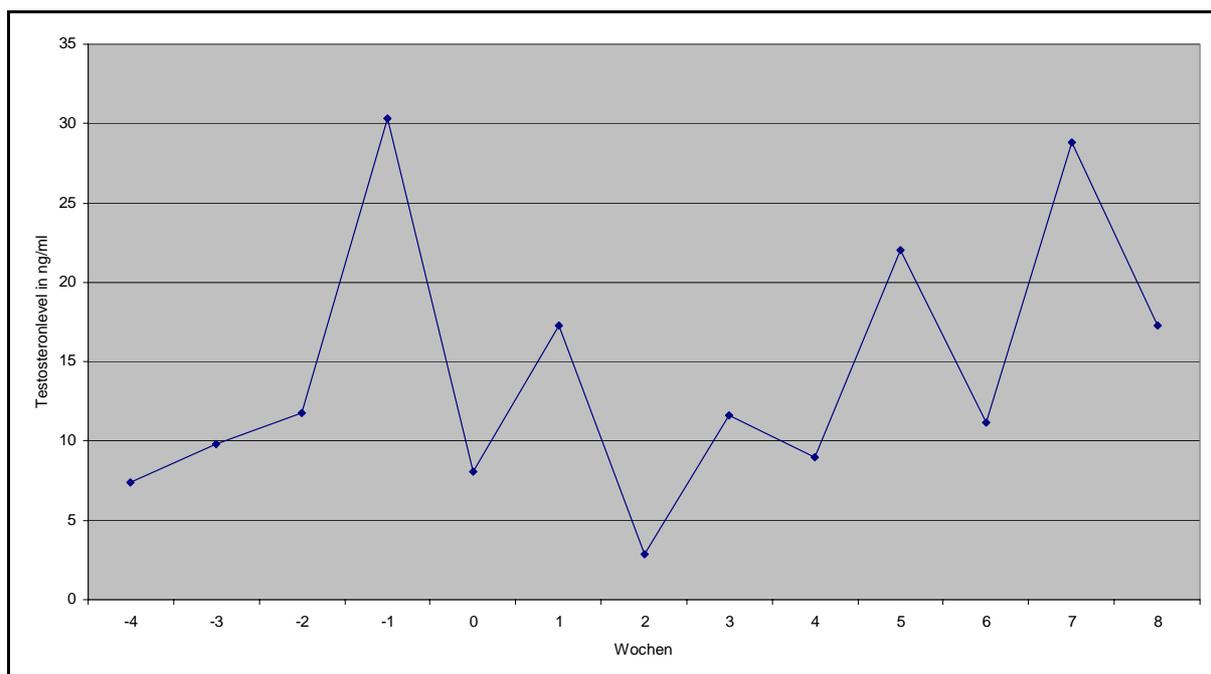
Das adulte Tier in Einzelhaltung zeigte ausgeprägtes Aggressionsverhalten und erhielt das Implantat außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 17: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 1)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	13,48	7,4	30,3
p.imp.	8	15,01	2,9	28,8

Die Ergebnisse zeigten während des gesamten Zeitrahmens starke Schwankungen im Bereich 7,4 ng/ml bis 30,3 ng/ml vor und 2,9 ng/ml bis 28,8 ng/ml nach der Buserelingabe. Im Vergleich der Mittelwerte war ein leichter Anstieg von 13,48 ng/ml auf 15,01 ng/ml zu verzeichnen.

Abb. 12: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 1



Leguan 2

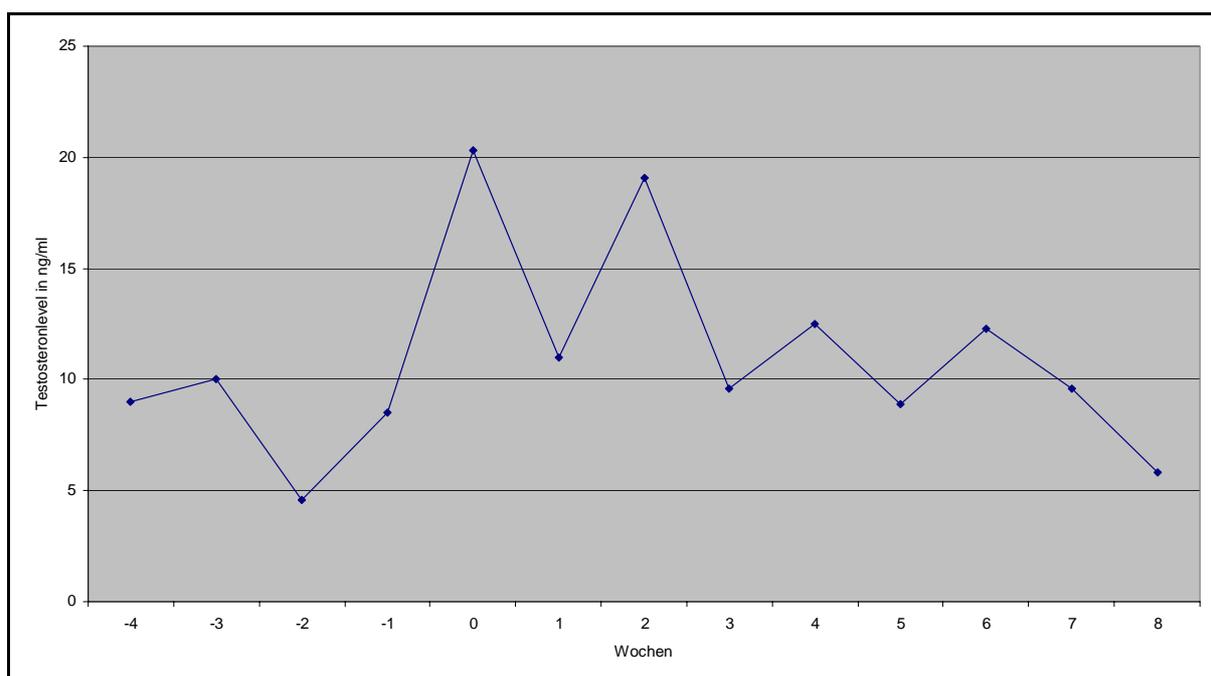
Das adulte Tier in Einzelhaltung zeigte aggressives Verhalten und erhielt das Implantat während der Paarungszeit.

Tabelle 18: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 2)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	10,48	4,6	20,3
p.imp.	8	11,10	5,8	19,1

Das Maximum von 20,3 ng/ml wurde unmittelbar vor der Implantation gemessen. Danach bewegten sich die Werte abwechselnd nach unten und oben im Rahmen zwischen 5,8 ng/ml und 19,1 ng/ml. Die mittlere Testosteronkonzentration von 10,48 ng/ml vor der Buserelingabe erfuhr eine geringfügige Anhebung auf 11,10 ng/ml.

Abb. 13: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 2



Leguan 3

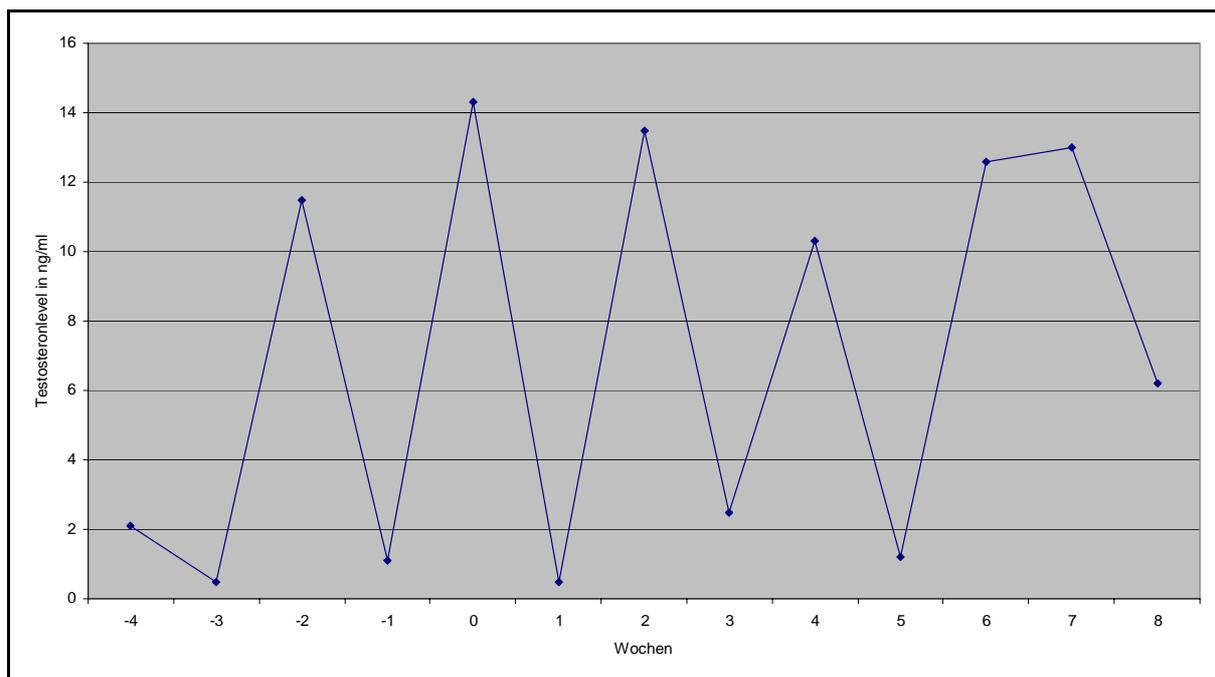
Das adulte Tier in Einzelhaltung zeigte aggressives Verhalten und erhielt das Implantat während der Paarungszeit.

Tabelle 19: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 3)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	5,90	0,5	14,3
p.imp.	8	7,48	0,5	13,5

Die Ergebnisse der Hormonanalyse wiesen über den gesamten Zeitverlauf extreme Schwankungen zwischen 0,5 ng/ml und 14,3 ng/ml vor beziehungsweise 13,5 ng/ml nach der Implantation auf. Der Mittelwert von 7,48 ng/ml nach Buserelingabe lag geringfügig höher als der Vergleichswert von 5,60 ng/ml.

Abb. 14: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 3



Leguan 4

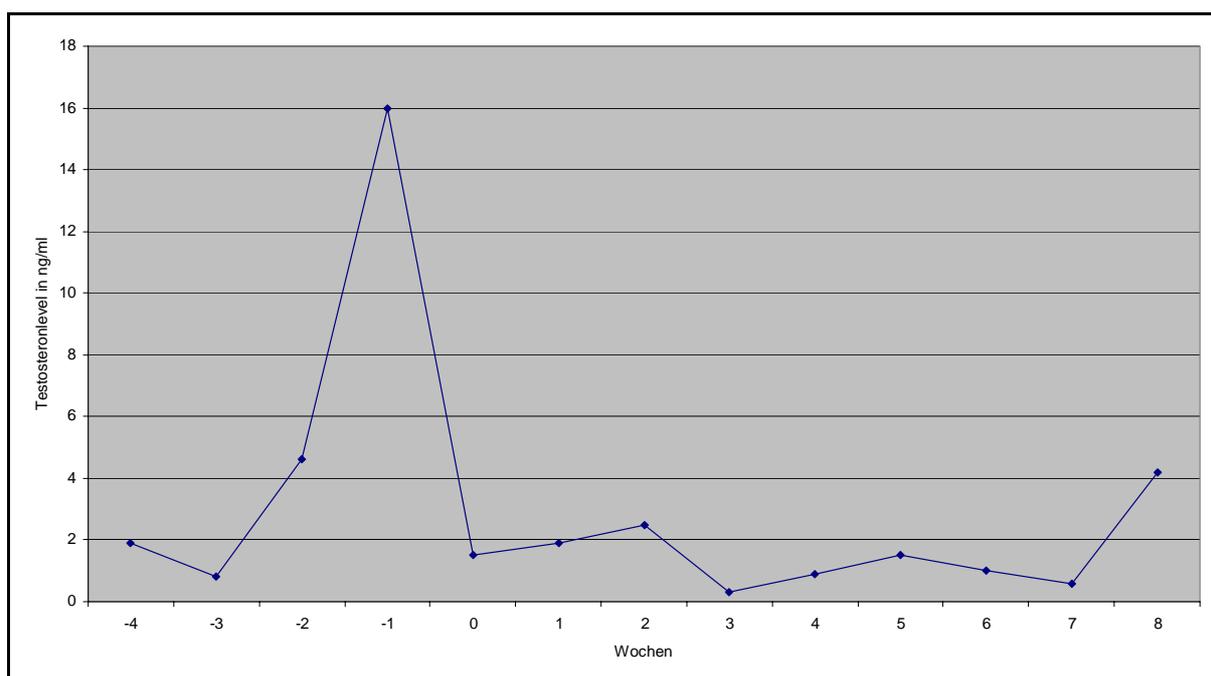
Der adulte Leguan in Einzelhaltung zeigte kein aggressives Verhalten und erhielt das Implantat während der Paarungszeit.

Tabelle 20: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 4)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	4,96	0,8	16,0
p.imp.	8	1,61	0,3	4,2

Das Maximum von 16,0 ng/ml wurde eine Woche vor Implantation gemessen. Unmittelbar vor Buserelingabe war der Testosteronlevel bereits wieder drastisch abgesunken und erreichte nach Applikation des Wirkstoffes nur noch ein Maximum von 4,2 ng/ml. Das Absinken von 4,96 ng/ml auf 1,61 ng/ml im Vergleich der Mittelwerte sollte aufgrund des einzelnen Extremwertes von 16 ng/ml nicht fehlinterpretiert werden.

Abb. 15: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 4



Leguan 5

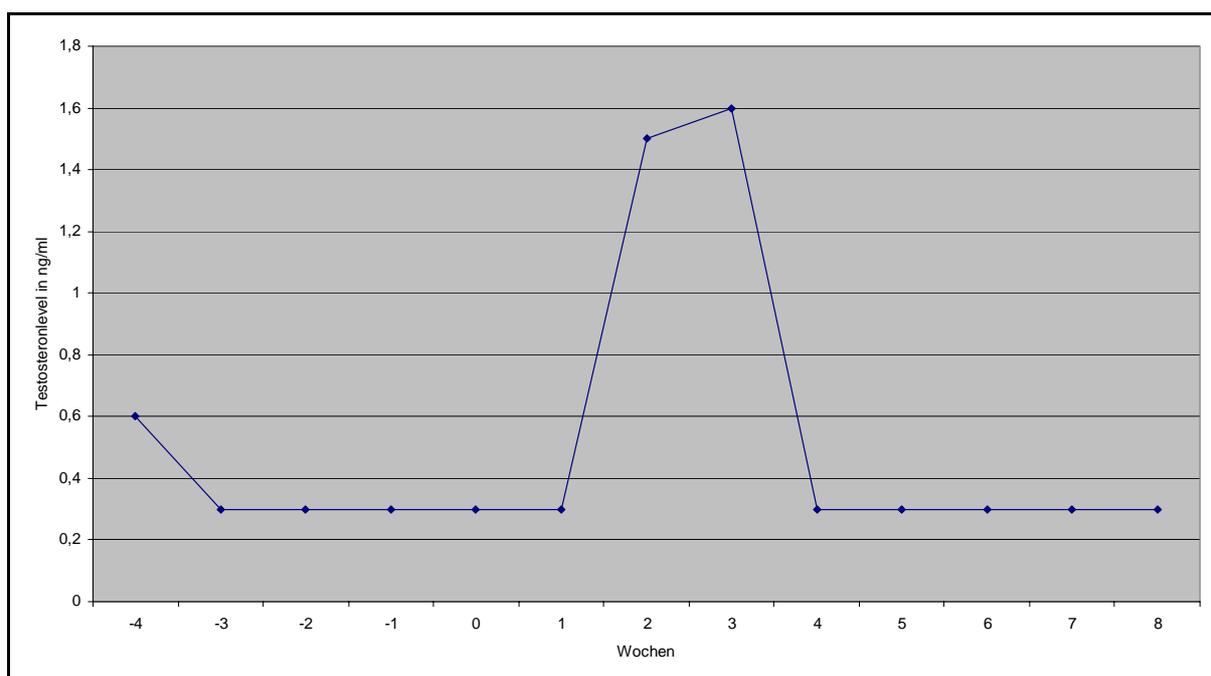
Das semiadulte Tier war in der Gruppenhaltung von niedrigem sozialen Rang und erhielt das Implantat außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 21: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 5)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	0,36	0,3	0,6
p.imp.	8	0,61	0,3	1,6

Die Testosteronwerte bewegten sich überwiegend an der unteren Nachweisgrenze von 0,3 ng/ml. In der zweiten und dritten Woche nach Buserelingabe kam es zu einem geringgradigen Anstieg bis zu einem Maximum von 1,6 ng/ml, das ab der darauffolgenden Woche bereits wieder auf 0,3 ng/ml abgesunken war und konstant auf diesem Minimallevel blieb. Daraus erklärt sich der geringe Anstieg des Mittelwertes auf 0,61 ng/ml in Bezug auf den Vergleichswert von 0,36 ng/ml.

Abb. 16: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 5



Leguan 6

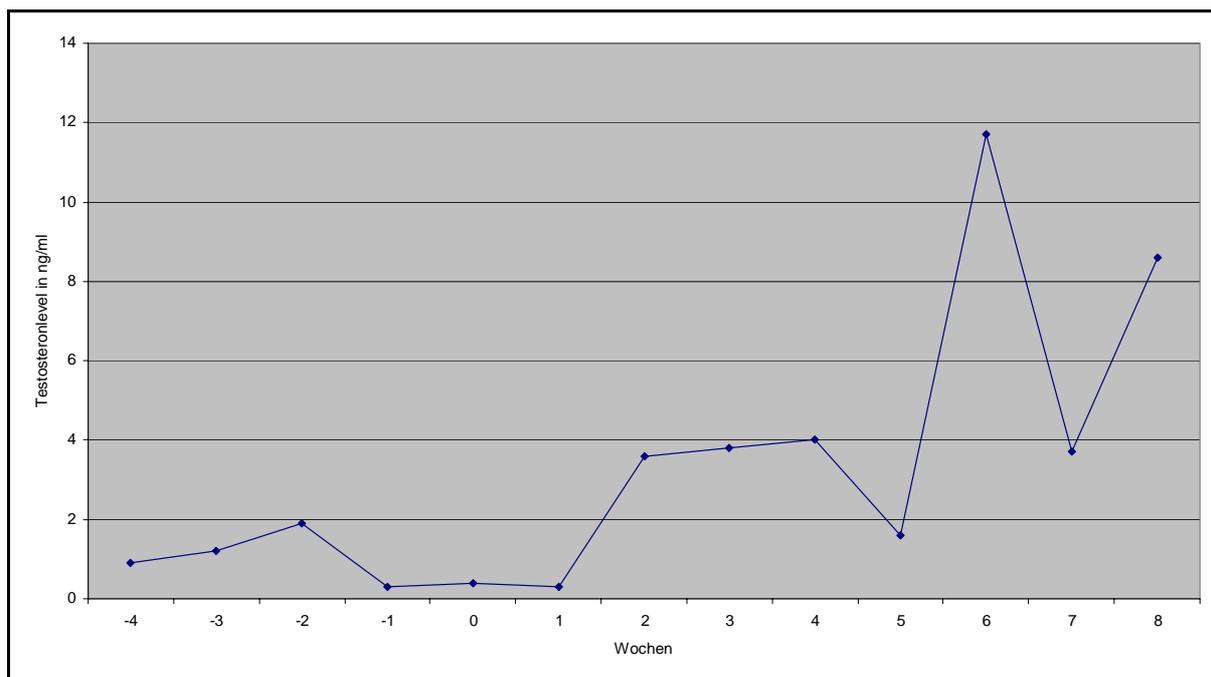
Das semiadulte Tier zeigte in der Gruppenhaltung dominantes und aggressives Verhalten und erhielt das Implantat außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 22: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 6)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	0,94	0,3	1,9
p.imp.	8	4,66	0,3	11,7

Vor der Wirkstoffapplikation lagen die Ergebnisse im unteren Bereich mit einem Mittelwert von 0,94 ng/ml bei maximal 1,9 ng/ml. Ab der zweiten Woche nach Implantation stieg die Testosteronkonzentration schwankend bis auf ein Maximum von 11,7 ng/ml an. Der Mittelwert betrug 4,66 ng/ml.

Abb. 17: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 6



Leguan 7

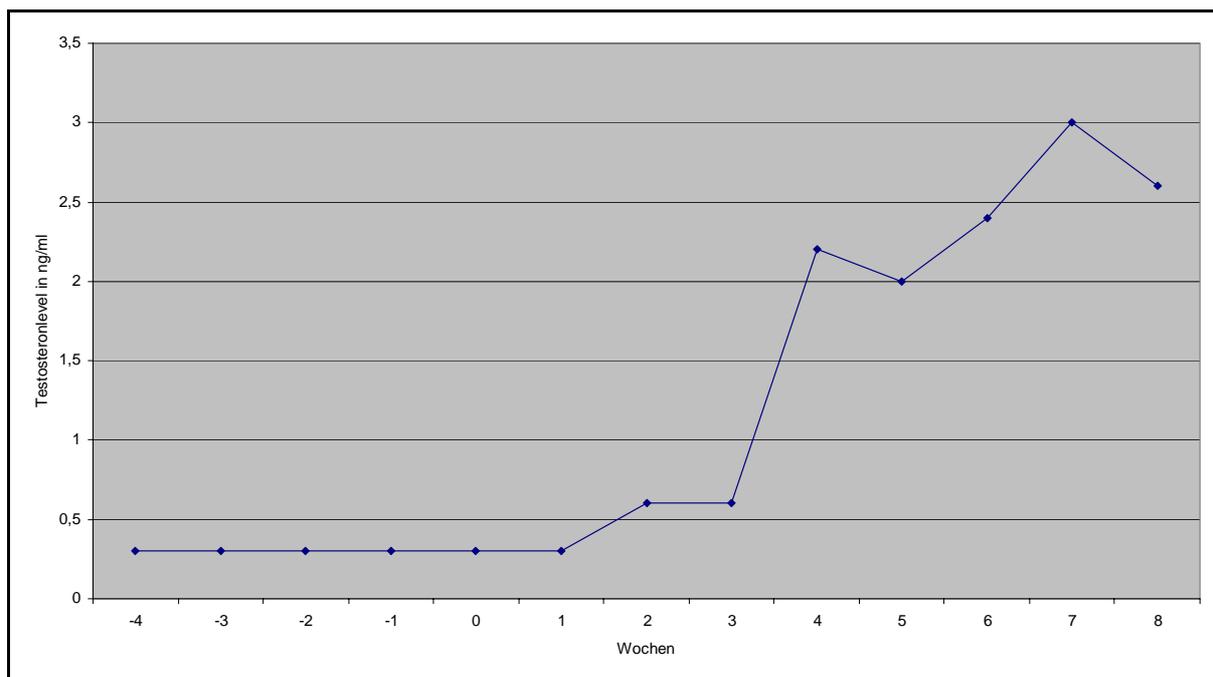
Das semiadulte Tier zeigte in der Gruppenhaltung kein aggressives Verhalten und erhielt das Implantat außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 23: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 7)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	0,3	0,3	0,3
p.imp.	8	1,71	0,3	3,0

Die als Vergleichswerte dienenden Hormonanalysen vor Implantation ergaben konstant ein Level von 0,3 ng/ml an der unteren Nachweisgrenze. Ab der zweiten Woche nach Buserelingabe kam es zu einem leichten Anstieg auf maximal 3,0 ng/ml bei einem Mittelwert von 1,71 ng/ml.

Abb. 18: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 7



Leguan 8

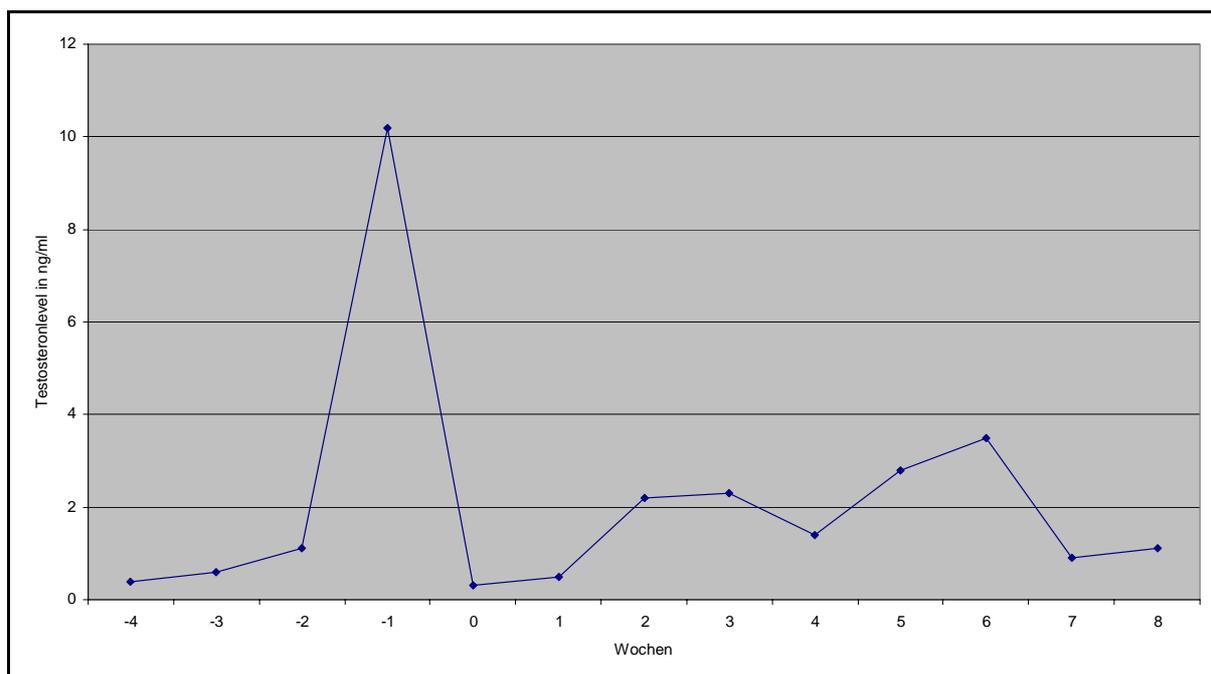
Das semiadulte Tier zeigte in Einzelhaltung kein aggressives Verhalten und erhielt das Implantat außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 24: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 8)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	2,52	0,3	10,2
p.imp.	8	1,84	0,5	3,5

Das Maximum von 10,2 ng/ml wurde zwei Wochen vor Buserelingabe gemessen und stellt einen Ausnahmewert dar. Unmittelbar vor der Implantation war wieder das Minimum von 0,3 ng/ml erreicht. Während der folgenden acht Wochen wurde der Testosteronlevel leicht angehoben auf ein Maximum von 3,5 ng/ml und fiel nicht unter 0,5 ng/ml bei einem Mittelwert von 1,84 ng/ml. Der höhere Vergleichsmittelwert beruht auf dem einzelnen Extremdatenpunkt von 10,2 ng/ml.

Abb. 19: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 8



Leguan 9

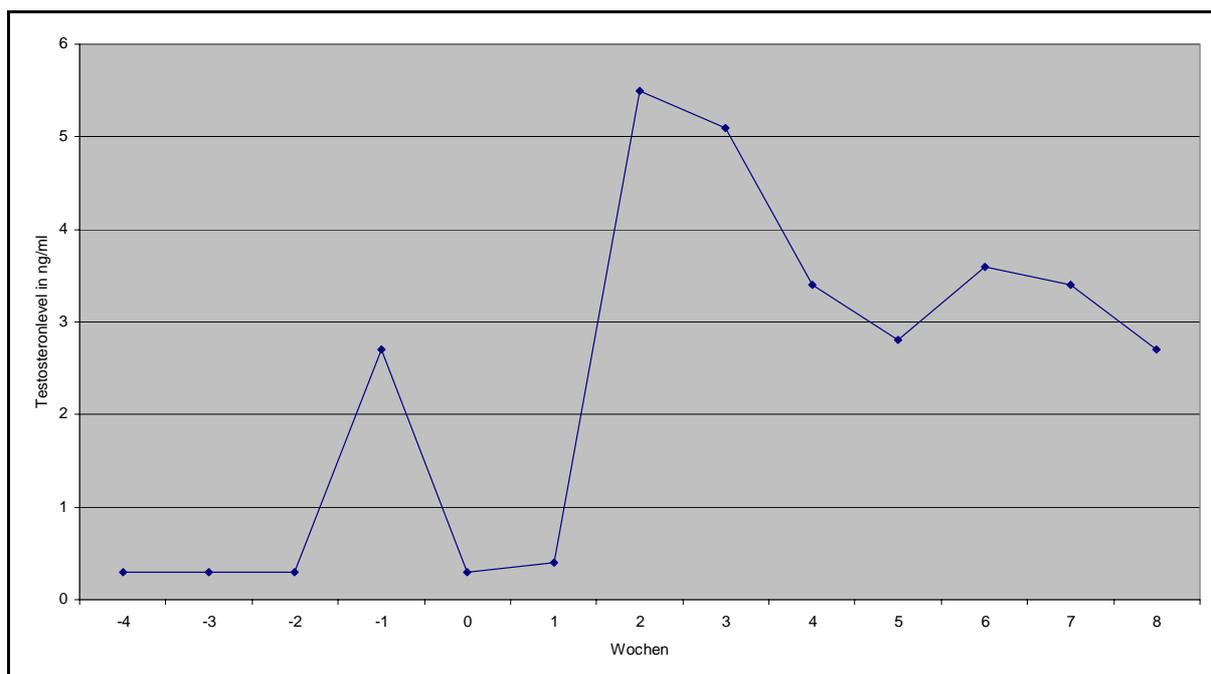
Das semiadulte Tier zeigte in Einzelhaltung kein aggressives Verhalten und erhielt das Implantat außerhalb der Paarungszeit.

Tabelle 25: Testosteronlevel in ng/ml vor und nach Buserelingabe (Leguan 9)

	n	x	Min	Max
a.imp.	5	0,78	0,3	2,7
p.imp.	8	3,36	0,4	5,5

Der Mittelwert vor Implantation betrug 0,78 ng/ml bei einem Maximalwert von 2,7 ng/ml. In der zweiten Woche nach Buserelingabe kam es zu einem deutlichen Anstieg auf maximale 5,5 ng/ml und im weiteren Verlauf zu einem allmählichen Absinken des Testosteronlevels. Insgesamt aber lag der Mittelwert nach der Implantation mit 3,36 ng/ml deutlich höher als der Vergleichsmittelwert.

Abb. 20: Verlauf der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe bei Leguan 9



1.3.2 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe in Zusammenhang mit dem Alter der Leguane bei Implantation

Zum Zeitpunkt der Buserelingabe waren fünf Tiere adult und vier semiadult. Die folgende Auswertung soll aufschlüsseln, ob die Effekte des GnRH-Analogen bei adulten und semiadulten Leguanen Unterschiede aufweisen. Zu diesem Zweck wurde jeweils ein Zeitpunkt vor und einer nach Buserelingabe ausgewählt, um die Differenzen zu berechnen und anschließend die Mittelwerte der Differenzen von adulten und semiadulten Tieren zu vergleichen. Für die Vergleichswerte bot sich der Zeitpunkt „zwei Wochen vor Implantation (-2)“ an, da hier unter den Ergebnissen aller Leguane keine Extremwerte auftraten. Die Werte nach Wirkstoffapplikation wurden anhand der Level „acht Wochen nach Implantation (8)“, die das Versuchsende markierten, verglichen.

Tabelle 26: Testosteronlevel in ng/ml (Vergleich vor und nach Buserelingabe in Zusammenhang mit dem Alter der Leguane bei Implantation)

Alter	n		x	s	Min	Max	x Differenz
adult	5	a.imp.	6,56	4,97	0,3	11,8	-0,68
	5	p.imp	7,24	5,79	2,7	17,3	
semiadult	4	a.imp.	0,90	0,77	0,3	1,9	-2,25
	4	p.imp.	3,15	3,76	0,3	8,6	

Die negativen Vorzeichen der Differenzmittelwerte zeigen an, dass bei beiden Gruppen im Mittel ein Anstieg der Testosteronkonzentrationen stattgefunden hat. Dabei war die mittlere Differenz bei den Semiadulten mit $-2,25$ ng/ml ausgeprägter als bei den Adulten mit $-0,68$ ng/ml. Ausgehend von einem hohen Vergleichsmittelwert von $6,56$ ng/ml bei den adulten Tieren waren die Werte am Versuchsende im Mittel geringfügig auf $7,24$ ng/ml gestiegen. Die Werte der Semiadulten hingegen hatten acht Wochen nach Wirkstoffapplikation im Mittel eine deutlichere Anhebung auf $3,15$ ng/ml im Vergleich zu $0,90$ ng/ml vor Applikation erfahren.

1.3.3 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe in Zusammenhang mit dem Zeitpunkt der Applikation

Die erhobenen Daten wurden in Abhängigkeit vom Zeitpunkt der Implantation in zwei Gruppen aufgeteilt. Drei der Leguane erhielten den Wirkstoff zur chemischen Kastration im Dezember, also während der Paarungszeit („imp.Dez.“ abgekürzt), sechs Tiere außerhalb der Paarungszeit im Juni („imp.Juni“ abgekürzt). Für die Auswertung wurden Daten derselben Blutentnahme-Zeitpunkte aus genannten Gründen (siehe 1.3.2.) ausgewählt und wiederum die Mittelwerte der Differenzen einem Vergleich unterzogen.

Tabelle 27: Testosteronlevel in ng/ml (Vergleich vor und nach Buserelingabe in Zusammenhang mit dem Zeitpunkt der Applikation)

	n		x	s	Min	Max	x Differenz
imp.Dez.	3	a.imp.	6,90	3,98	4,6	11,5	1,5
	3	p.imp.	5,40	1,06	4,2	6,7	
imp.Juni	6	a.imp.	2,62	4,54	0,3	11,8	-2,82
	6	p.imp.	5,43	6,50	0,3	17,3	

Die Tiere, die Buserelin außerhalb der Paarungszeit erhalten hatten, reagierten im Mittel mit einem Anstieg der Testosteronkonzentrationen. Der Mittelwert der Differenzen ergab bei ihnen $-2,82$ ng/ml. Die Wirkstoffapplikation während der Paarungszeit im Dezember führte bei den Probanden zu einem leichten Abfall der Testosteronlevel von $6,90$ ng/ml Mittelwert auf $5,40$ ng/ml Mittelwert.

1.3.4 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe in Zusammenhang mit aggressivem Verhalten der Leguane

Schließlich erfolgte eine Aufschlüsselung der Ergebnisse in Zusammenhang mit dem Verhalten der Probanden vor Buserelingabe. Vier Leguane zeigten Aggressivität und deutliches Dominanzgebaren (AL), fünf kein derartiges Verhalten (NAL). Für die Auswertung wurden Daten derselben Blutentnahme-Zeitpunkte aus genannten Gründen (siehe 1.3.2.) ausgewählt und die Differenzmittelwerte einem Vergleich unterzogen.

Tabelle 28: Testosteronlevel in ng/ml (Vergleich vor und nach Buserelingabe in Zusammenhang mit dem Verhalten der Leguane)

Verhalten	n		x	s	Min	Max	x Differenz
AL	4	a.imp.	7,45	4,97	1,9	11,8	-2,03
	4	p.imp.	9,48	5,36	5,8	17,3	
NAL	5	a.imp.	1,32	1,87	0,3	4,6	-0,86
	5	p.imp.	2,18	1,52	0,3	4,2	

Die mittlere Differenz bei aggressiven Leguanen war mit $-2,03$ ng/ml deutlich höher als bei den nicht-aggressiven Leguanen mit $-0,86$ ng/ml. Bei beiden Gruppen aber kam es im Mittel zu erhöhten Testosteronkonzentrationen acht Wochen nach Buserelingabe im Vergleich zu zwei Wochen vor der Implantation.

2. Videodokumentation agonistischer Interaktionen während der Hierarchiebildung bei Grünen Leguanen im Terrarium

Art und Verlauf der Ausbildung einer Hierarchie bei Grünen Leguanen in Gefangenschaft wurden in Bezug auf Drohgebärden, Beißattacken, Ausgänge agonistischer Interaktionen und Beteiligung an Kämpfen analysiert. Aufgrund der geringen Zahl von sechs beziehungsweise später acht Tieren erschien eine statistische Auswertung wenig sinnvoll. Stattdessen werden die tatsächlichen Einzelwerte angegeben und in Diagrammen veranschaulicht. Wie bereits angesprochen, war ursprünglich beabsichtigt, sechs männliche Leguane zu vergesellschaften. Alle Tiere verfügten über einen ausgesprochen männlichen Habitus und sekundäre Geschlechtsmerkmale. Auch das aggressive Verhalten in Einzelhaltung vor der Vergesellschaftung ließ zunächst keinen Zweifel über das männliche Geschlecht der Tiere aufkommen. Die Überprüfung der Testosteronwerte vor Beginn der Videoüberwachung ergab bei allen Tieren Werte im unteren Nachweisbereich, was im Monat März, also außerhalb der Paarungszeit, nicht ungewöhnlich schien. Nach mehreren regelmäßigen Ultraschallkontrollen konnten erst vier Monate später bei der Hälfte der sechs Leguane schließlich eindeutig Ovarien dargestellt werden. Die Leguane wurden von 1 bis 6 nummeriert (L.1-L.6)

Tabelle 29: Übersicht über die biometrischen Daten der Leguane in der Videodokumentation

Leguan Nr.	Geschlecht	KRL in cm	Gewicht in g	Alter in Jahren
1	w	25	510	3
2	m	25	660	3
3	w	27	840	3
4	w	28	625	4
5	m	25	650	3
6	m	27	1000	4

Die drei bis vier Jahre alten Leguane unterschieden sich nur gering in ihrer Körpergröße (Kopf-Rumpf-Länge, KRL), die zwischen 25 und 28 Zentimetern lag. Das Körpergewicht variierte stärker, von 510 bis 1000 Gramm, wobei das schwerste Tier nicht gleichzeitig die größte Kopf-Rumpf-Länge aufwies.

2.1 Drohgebärden

Die beobachteten Drohgebärden lassen sich in fünf Typen einteilen: Stereotypes Kopfnicken, Multibob Kopfnicken, Rotierendes Kopfnicken, Vibrierendes Kopfnicken und Schwingen des Kopfes. Begleitet wurden diese ritualisierten Bewegungsabläufe in den allermeisten Fällen durch zusätzliche visuelle Signale wie dem Aufrichten und lateralen Abflachen des Körpers, sowie dem Aufstellen des Kehllappens.

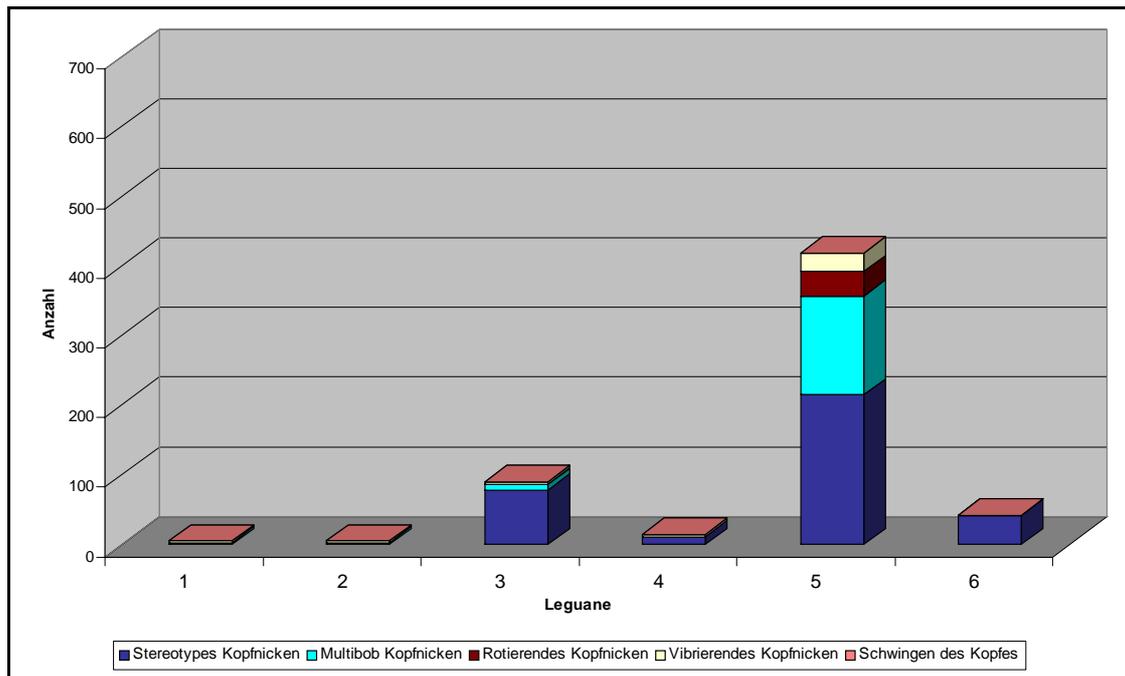
2.1.1 Drohgebärden in der Gruppe der sechs Semiadulten

Zunächst werden die Drohgebärden der sechs semiadulten Leguane bis zum Tag 24 dargelegt. In allen Tabellen und Diagrammen wurden jeweils acht Tage zusammengefasst und als Woche 1, 2 und 3 bezeichnet.

Tabelle 30: Auflistung der fünf verschiedenen Drohgebärden während Woche 1, 2 und 3

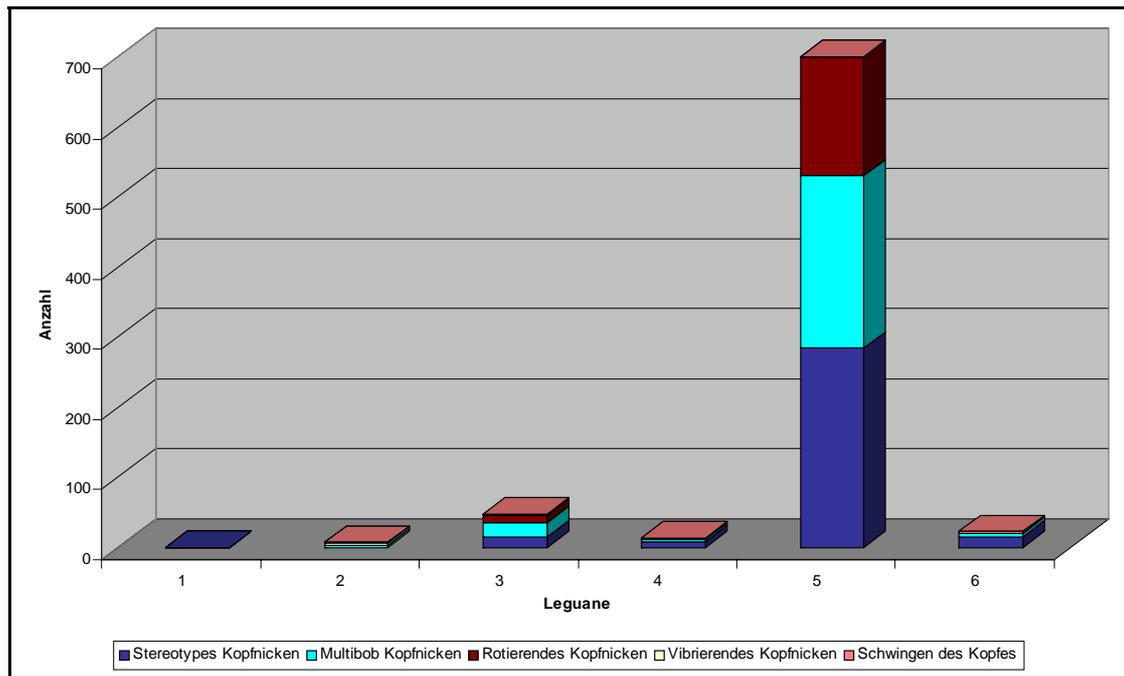
Drohgebärde	Woche	L.1	L.2	L.3	L.4	L.5	L.6
Stereotypes Kopfnicken	1	0	0	78	11	215	42
	2	0	0	15	9	248	15
	3	0	0	22	1	250	12
Multibob Kopfnicken	1	3	3	8	0	142	0
	2	0	3	21	3	246	5
	3	0	22	29	21	267	24
Rotierendes Kopfnicken	1	0	0	1	0	35	0
	2	0	0	10	0	218	0
	3	0	0	8	0	185	6
Vibrierendes Kopfnicken	1	2	2	3	4	27	0
	2	0	4	1	2	6	0
	3	0	0	0	0	0	0
Schwingen des Kopfes	1	0	0	0	0	0	0
	2	0	1	1	0	3	3
	3	0	1	0	0	1	1

Abb. 21: Vergleichende Darstellung der Drohgebärden in Woche 1 als 3D-Säulendiagramm



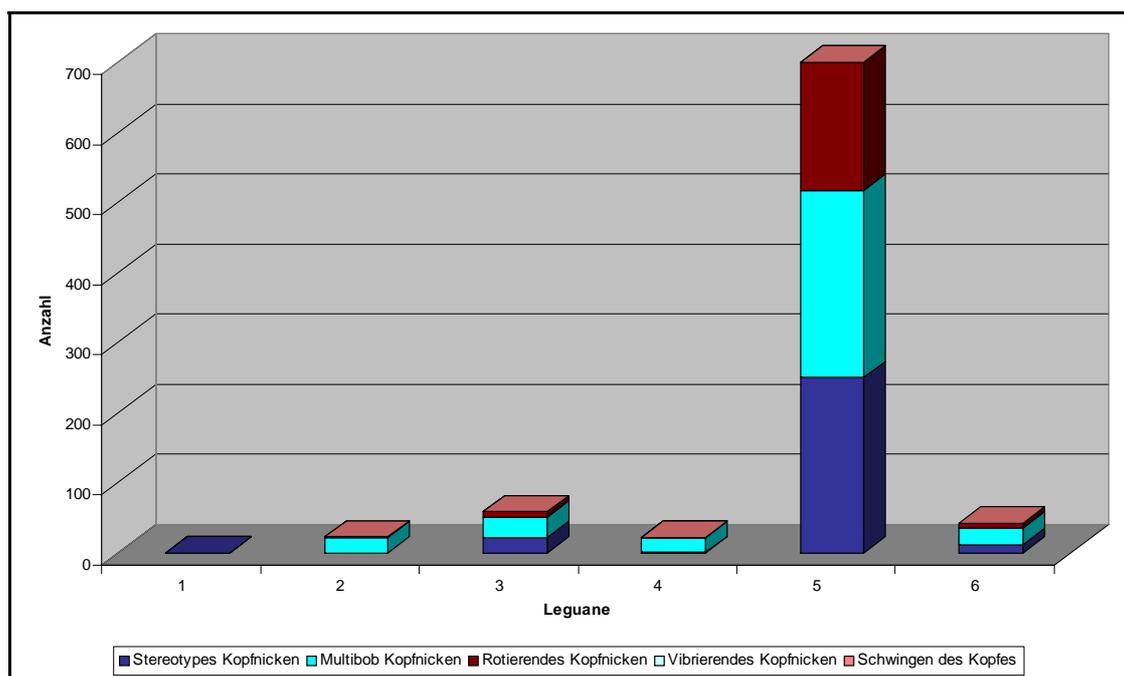
Das gleichzeitige Einsetzen der sechs Leguane fand am frühen Nachmittag statt. An diesem Tag zeigten die Tiere keinerlei Drohverhalten, vielmehr erkundeten sie fast alle neugierig das neue Gehege durch Umherstreifen und Belecken der Einrichtung. Nur Leguan 3 suchte bis zur Nacht Zuflucht in einem Versteck. Selbst beim Übereinanderklettern versuchten die Tiere, sich gegenseitig durch Kratzbewegungen der Hintergliedmaße abzuschütteln ohne ritualisierte Kopfbewegungen zu zeigen. Bereits an Tag 2 trat vermehrt Vibrierendes Kopfnicken auf. Es wurde von ruhenden Individuen gezeigt, wenn sich ein Artgenosse sichtbar näherte oder sie plötzlich von hinten berührte. Dieses Signal wurde in den folgenden Tagen allmählich abgelöst durch Stereotypes Kopfnicken und Multibobs, die vor allem bei Leguan 5 beobachtet werden konnten. Leguan 1 und 2, die zu den Kleinsten in der Gruppe gehörten, zeigten während der gesamten drei Wochen kein einziges Mal Stereotypes oder Rotierendes Kopfnicken. Wenige Multibobs wurden bei ihnen dokumentiert, die aber – anders als bei den übrigen – in ihrem Bewegungsablauf nicht nur den Kopf, sondern die gesamte vordere Körperhälfte einschlossen und sehr ruckartig abliefen. Rotierendes Kopfnicken zeigte mit wenigen Ausnahmen nur Leguan 5, dieser aber in großer Häufigkeit. Im Vergleich mit den Tieren 3, 4 und 6, die Drohgebärden in unterschiedlicher Ausprägung präsentierten, war die Anzahl der dokumentierten Kopfbewegungen von Leguan 5 mit Abstand am Höchsten, obwohl er wie Leguan 1 und 2 zu den Kleinsten der Gruppe gehörte. Kopfschwingen trat in der ersten Woche nicht auf.

Abb. 22: Vergleichende Darstellung der Drohgebärden in Woche 2 als 3D-Säulendiagramm



Im Verlauf der drei Wochen änderte sich die Verteilung der Drohgebärden kaum und die vorgeführten Typen an Kopfbewegungen nur geringfügig dahingehend, dass bei Leguan 2, 3, 4 und 6 zunehmend Multibobs und weniger Stereotypes Kopfnicken zu beobachten waren. Insgesamt verringerte sich die Anzahl aller dokumentierten Drohgebärden über den Zeitrahmen nicht. Doch ab Mitte der zweiten Woche wurden die Bewegungen ruhiger.

Abb. 23: Vergleichende Darstellung der Drohgebärden in Woche 3 als 3D-Säulendiagramm



2.1.2 Drohgebärden nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane

Am frühen Nachmittag des Tages 24 wurden zwei fremde männliche Leguane (L.7 und L.8) in die Gruppe eingeführt, um die für viele Halter problematische Situation zu simulieren, neue Leguane in ihre bestehende Vergesellschaftung zu integrieren. Tiere, die in einem bestimmten Territorium ansässig sind und dieses für sich beanspruchen, werden in der Literatur vielfach als „Residents“ bezeichnet. Im Folgenden wird dieser Begriff für die sechs Leguane angewandt, welche vom ersten Tag an über drei Wochen zusammen im Gehege lebten.

Tabelle 31: Übersicht über die biometrischen Daten der neu eingeführten Leguane

Leguan Nr.	Geschlecht	KRL in cm	Gewicht in g	Alter in Jahren
7	m	33,5	1150	6
8	m	32	1100	5

Beide Tiere waren männlich, fünf beziehungsweise sechs Jahre alt und übertrafen die „Residents“ an gemessener Körpergröße und Gewicht. Mit bloßem Auge war der Unterschied weit weniger deutlich zu erkennen.

Eine Aufzeichnung per Videokamera erfolgte weitere acht Tage. Für die Auswertung erschien eine Aufteilung in die ersten und folgenden vier Tage sinnvoll, da sich die Veränderungen in der Gruppe drastischer vollzogen als die Wochen zuvor.

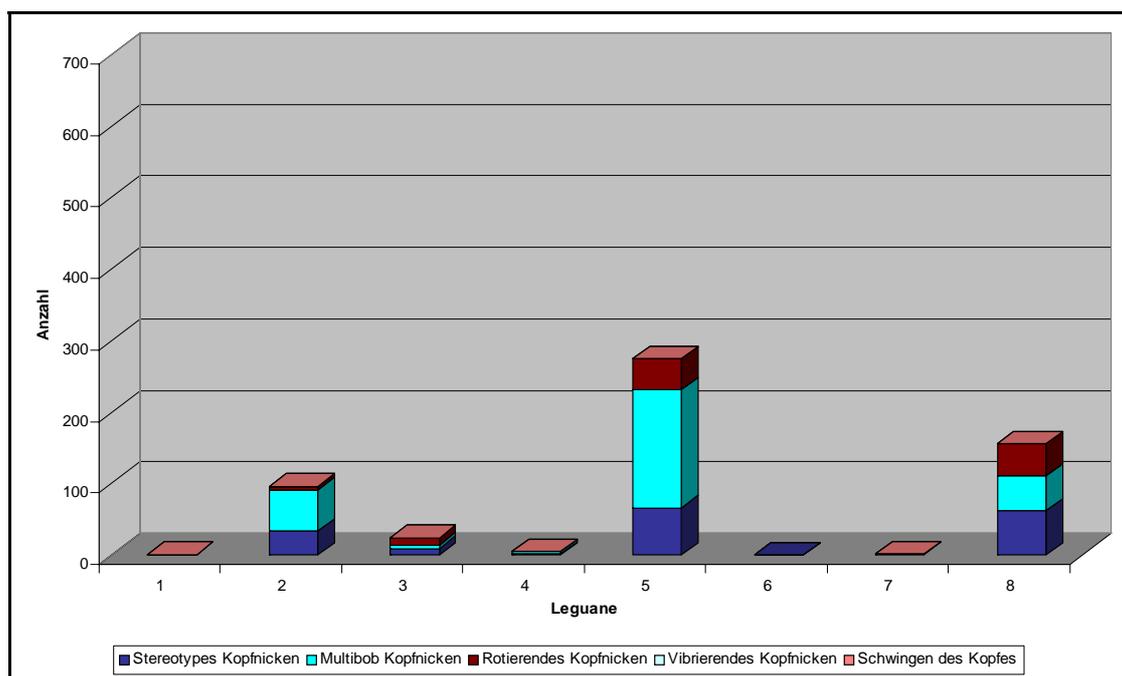
Bei Entlassung der beiden fremden Artgenossen ins Terrarium stoppten sofort alle Drohgebärden und Rangeleien unter den „Residents“ und sie beobachteten angespannt die Neuankömmlinge. Leguan 8 zeigte frequentes Belecken des Bodens und der Gehege-Einrichtung, während Leguan 7 sofort auf einen Ast flüchtete und hektisch hin und her rannte. Leguan 5 begann sofort mit ausladenden Drohgebärden. Sogar Leguan 2, der sich die ersten drei Wochen extrem unauffällig verhalten hatte, reagierte plötzlich mit massivem Drohverhalten. Im Gegensatz zu Leguan 7, der keinen direkten Kontakt zu den „Residents“ aufnahm, beleckte Leguan 8 nacheinander alle übrigen Leguane. 30 Minuten nach seiner Ankunft in dem fremden Terrarium startete Leguan 8 die erste Attacke auf Leguan 5. Innerhalb von weiteren 20 Minuten hatte Leguan 8 jeden Einzelnen der „Residents“ und Leguan 7 angegriffen und meist durch Beißattacken in die Flucht geschlagen.

Tabelle 32: Auflistung der fünf verschiedenen Drohgebärden während Tag 24 bis 27 und Tag 28 bis 31

Drohgebärde	Tag	L.1	L.2	L.3	L.4	L.5	L.6	L.7	L.8
Stereotypes	24 - 27	0	34	9	2	66	0	0	62
Kopfnicken	28 - 31	0	0	17	0	0	3	0	33
Multibob	24 - 27	1	57	5	3	165	0	1	49
Kopfnicken	28 - 31	0	2	6	2	1	2	2	48
Rotierendes	24 - 27	0	5	10	0	44	0	1	45
Kopfnicken	28 - 31	0	0	1	2	0	0	2	128
Vibrierendes	24 - 27	0	0	0	0	0	0	0	0
Kopfnicken	28 - 31	0	0	0	0	0	0	0	0
Schwingen	24 - 27	0	0	0	0	0	0	0	0
des Kopfes	28 - 31	0	0	0	0	0	0	0	9

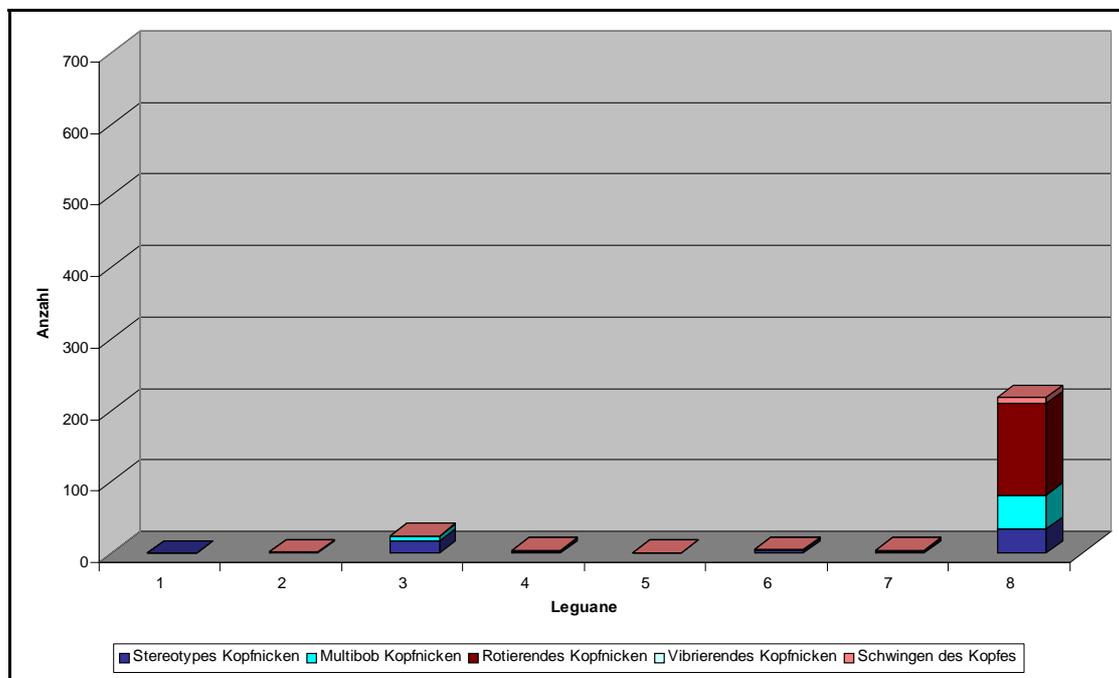
Während die Leguane 2 und 5 dem dominanten Eindringling massiv Drohgebärden entgegensetzten, zogen sich die weiblichen Tiere und auch das bis dahin größte Männchen sofort zurück. Im Verlauf der ersten vier Tage kam es zwischen Leguan 2, 5 und 8 auch zu langandauernden Kämpfen, auf die später eingegangen wird. Vibrierendes Kopfnicken trat in der gesamten Woche nicht mehr auf, Kopfschwingen zeigte nur das dominante Tier 8.

Abb. 24: Vergleichende Darstellung der Drohgebärden während Tag 24 bis 27 als 3D-Säulendiagramm



Am Abend des vierten Tages hatte Leguan 8 eine klare Dominanzstellung etabliert. Die Drohgebärden der ursprünglichen „Residents“ waren auf eine verschwindend geringe Anzahl abgesunken. Das dominante Männchen 8 demonstrierte hingegen mit gezielt eingesetzten Kopfbewegungen von erhöhten Positionen aus seine Vormachtstellung im Gehege. Leguan 7 war trotz seines Alters und seiner Größe chancenlos, seinen Platz in der Gruppe zu finden und nahm in der Rangordnung eine sehr untergeordnete Stellung ein. Insgesamt verringerte sich die Zahl der Drohgebärden wenige Tage nach Einführung der zwei fremden Leguane drastisch, was vor allem auf das plötzlich unauffällige Verhalten von Leguan 5 ab dem 27. Tag zurückzuführen war.

Abb. 25: Vergleichende Darstellung der Drohgebärden während Tag 28 bis 31 als 3D-Säulendiagramm



2.2 Beißattacken

Neben den Drohgebärden sind Bisse ein wesentlicher Bestandteil agonistischer Interaktionen bei Grünen Leguanen. Ziel war es, nicht nur die Anzahl der Bisse im Verlauf der 31 Tage festzuhalten, sondern aufzuschlüsseln, welches Tier wie oft gebissen hat beziehungsweise gebissen wurde, um dies in Bezug auf die sich entwickelnde Rangordnung zu interpretieren. Vereinfachend wird im Folgenden das beißende Tier als „Aggressor“ bezeichnet, dementsprechend das gebissene als „Opfer“. Diese Begriffe sind streng auf das Beißen an sich bezogen und stellen keine Beschreibung der Gesamtsituation dar. So kam es neben tatsächlichen aktiven Angriffen mit Bissen auch zu Verteidigungsbissen als Antwort auf aggressive Körpersprache oder überraschende Berührungen durch Artgenossen. In letzteren Fällen ist zwar das beißende Tier eigentlich das „Opfer“ des Angriffs, bezogen auf die Beißattacke aber der „Aggressor“. Auffallend tritt in Erscheinung, dass in den meisten Situationen einer Beißattacke keine ritualisierte Kopfbewegung voranging, sondern das Aufstellen auf gestreckte Gliedmaßen und das Öffnen des Mauls. Vorausschickend sei darauf hingewiesen, dass kein einziger der Bisse eine Durchtrennung der Haut zur Folge hatte, also alle Beißattacken unblutig verliefen. Betroffene Körperteile waren – je nach Erreichbarkeit durch den Gegner – häufig Backen und generell Bereiche des Kopfes bei frontalem Zusammentreffen, was sich vor allem auf den Ästen ereignete. Am Boden mit größerer Aktionsfläche kam es vermehrt zu Bissen in Flanken, Nacken und Hintergliedmaßen.

2.2.1 Beißattacken in der Gruppe der sechs Semiadulten

Die Menge an Bissen steigerte sich rasch von einem am Tag 2 über fünf am Tag 3 zu bereits 21 Beißattacken an Tag 4. Wie der Tabelle zu entnehmen ist, kristallisierte sich ein weibliches Tier, Leguan 3, als das „Beißfreudigste“ der Gruppe heraus. Dieses Weibchen befand sich in ständigem Wettstreit vor allem mit Leguan 5 um den begehrtesten Sonnenplatz, der sich durch den größten Überblick und die offensichtlich bequemste Astgabel auszeichnete. Darauf ruhend biss sie unvermittelt zu, wenn sich ein Artgenosse näherte. Oftmals trat Beißen in unübersichtlichen Stresssituationen auf, wenn ein flüchtender Leguan gleich einer Kettenreaktion ein Übereinanderfallen und –stolpern von mehreren anderen im Geäst bewirkte.

Tabelle 33: Auflistung der Verteilung von „Aggressor“ und „Opfer“ bei Beißattacken während Woche 1, 2 und 3

Beißattacke	Woche	L.1	L.2	L.3	L.4	L.5	L.6
Aggressor	1	4	3	16	7	23	10
	2	3	4	11	2	9	7
	3	0	5	43	3	8	1
Opfer	1	17	14	10	7	5	10
	2	10	7	6	3	7	3
	3	5	8	6	18	2	21

Die Leguane 1 und 2 als die beiden Kleinsten (neben Leguan 5) waren gerade in der ersten Woche die Hauptopfer von Beißattacken und bissen selbst nur zur Verteidigung. Leguan 5, der extrem frequente Drohgebärden zeigte, biss anfänglich auch am Häufigsten. Bei den Tieren 4 und 6 waren Ausführen und Erleiden von Bissen in der ersten Woche genau ausgeglichen.

Abb. 26: Vergleichende Darstellung von Aggressor und Opfer bei Beißattacken in Woche 1

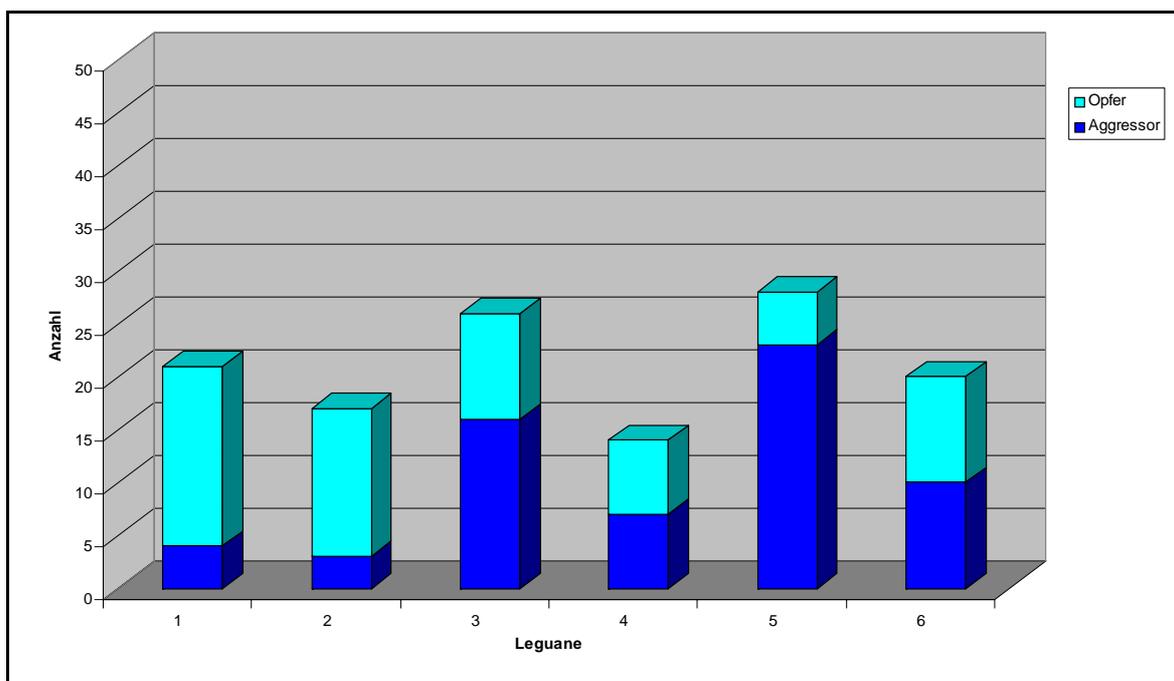
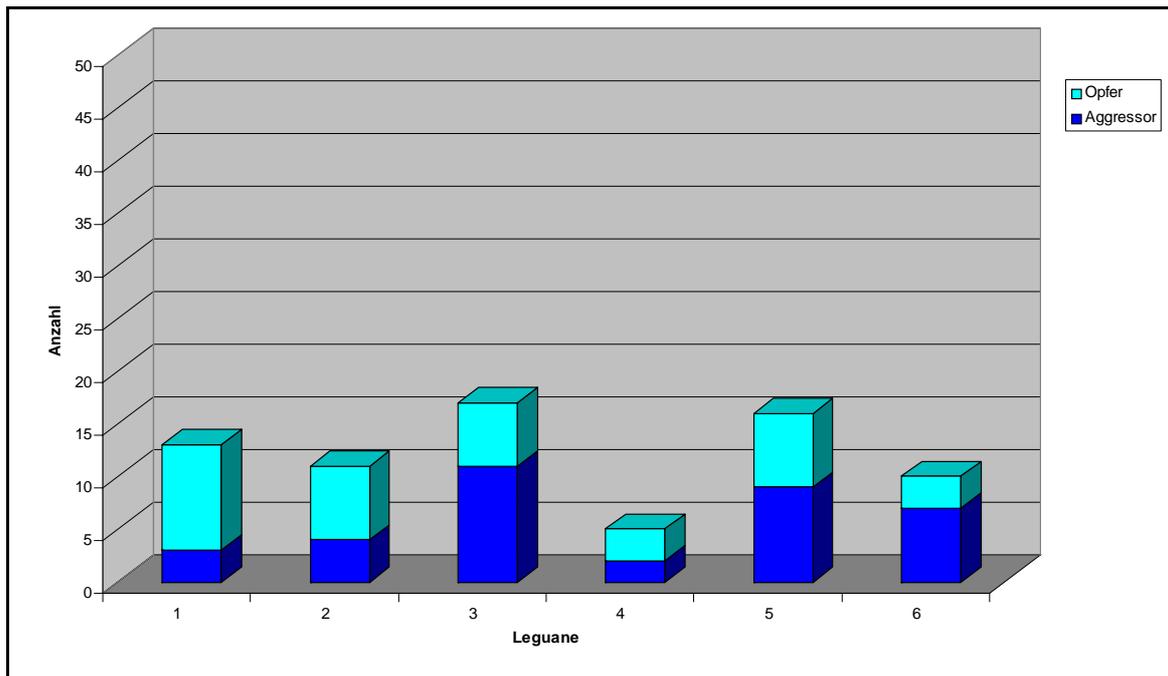
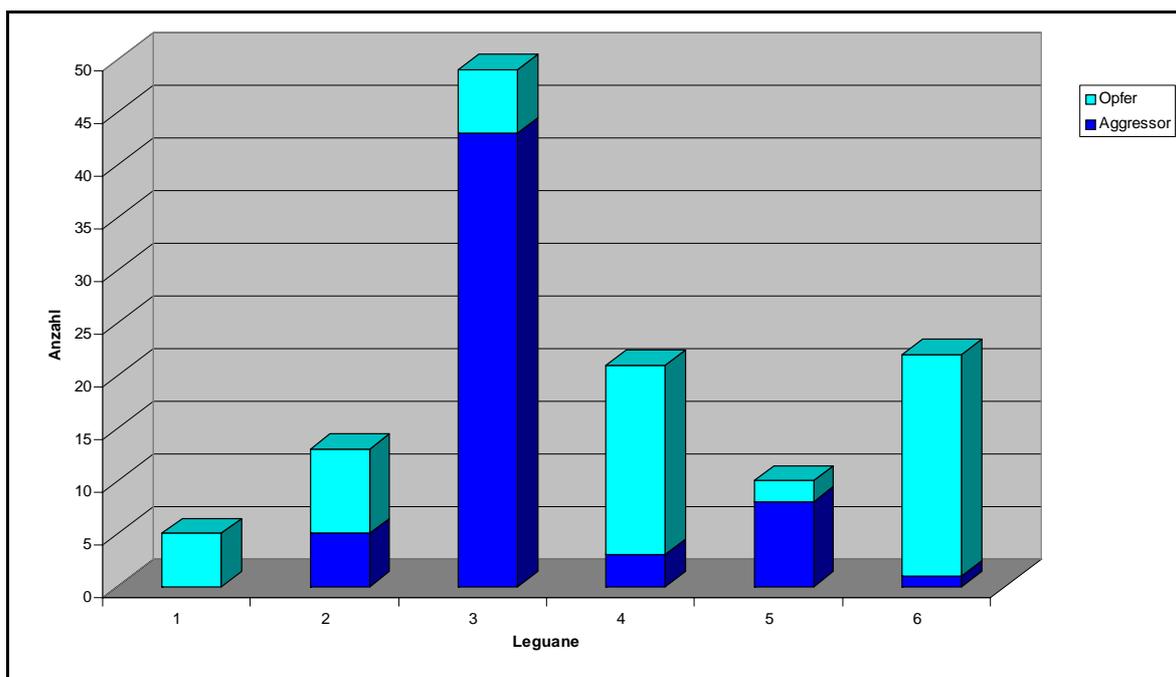


Abb. 27: Vergleichende Darstellung von Aggressor und Opfer bei Beißattacken in Woche 2



In der zweiten Woche verringerte sich die Gesamtanzahl der Bisse, doch in der dritten Woche stieg sie wieder drastisch an, was vor allem mit den vermehrten Beißattacken von Leguan 3 gegenüber den Tieren 4 und 6 zusammenhing, die beide zunehmend den bevorzugten Sonnenplatz für sich beanspruchten und beständig versuchten, Leguan 3 davon zu verdrängen.

Abb. 28: Vergleichende Darstellung von Aggressor und Opfer bei Beißattacken in Woche 3



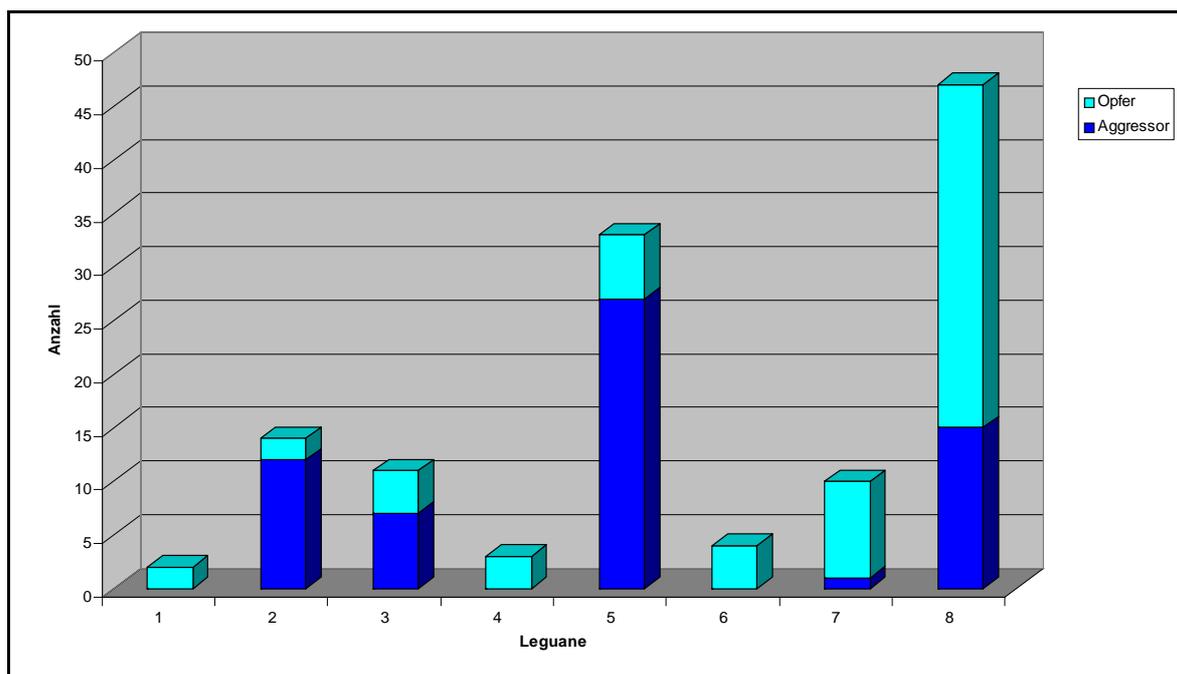
2.2.2 Beißattacken nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane

Wie bereits angesprochen, nahm Leguan 8 nach Erkundung des Geheges Kontakt mit jedem einzelnen Artgenossen auf, indem er ihn mehrmals mit der Zunge berührte. Eine halbe Stunde nach seiner Ankunft ereignete sich die erste Beißattacke auf Leguan 5 an der Futterschüssel. Innerhalb der nächsten 20 Minuten griff Leguan 8 alle „Residents“ und Leguan 7 an und fügte ihnen Bisse zu, nicht nur in Form von kurzen, schnellen Vorstößen, sondern auch als mehrere Sekunden dauernde Dominanzgeste, die den Opfern keine Möglichkeit zur sofortigen Flucht bot. Die Tabelle wie auch das Diagramm verdeutlichen, dass Leguan 8 im Zuge dessen während der ersten drei Tage vermehrt Verteidigungsbisse seiner Kontrahenten zu erdulden hatte. Leguan 7 als der Größte der Gruppe erlitt daneben die meisten Beißattacken von den „Residents“.

Tabelle 34: Auflistung der Verteilung von „Aggressor“ und „Opfer“ während Tag 24 bis 27 und Tag 28 bis 31

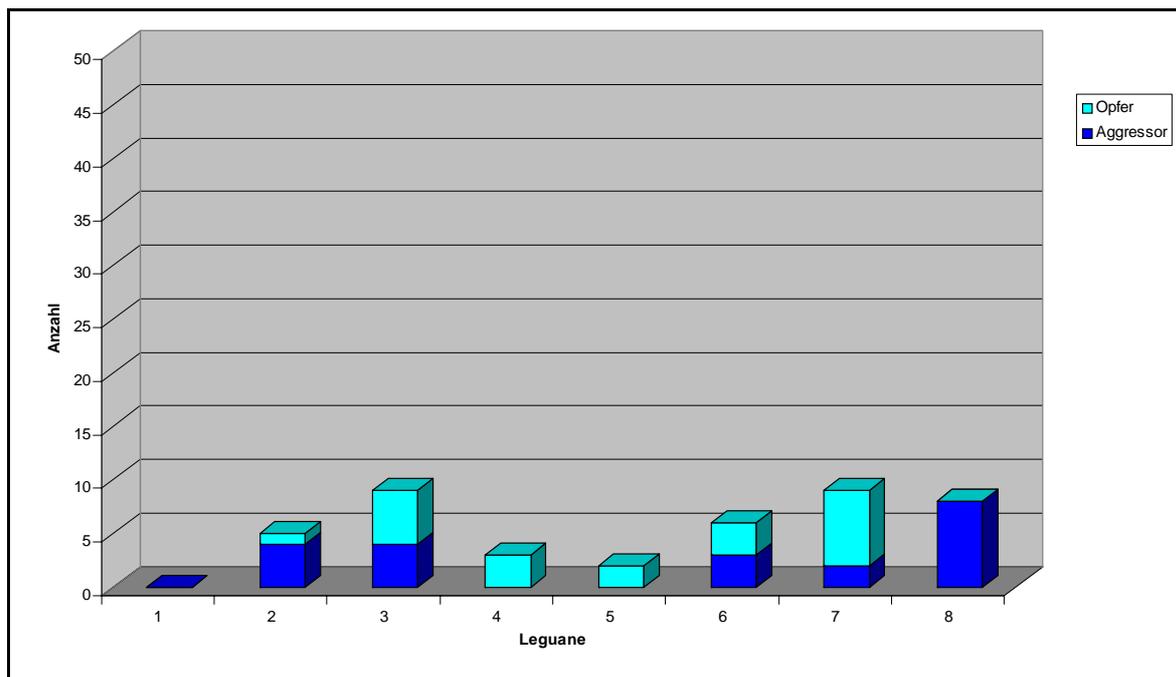
Beißattacke	Tag	L.1	L.2	L.3	L.4	L.5	L.6	L.7	L.8
Aggressor	24 - 27	0	12	7	0	27	0	1	15
	28 - 31	0	4	4	0	0	3	2	8
Opfer	24 - 27	2	2	4	3	6	4	9	32
	28 - 31	0	1	5	3	2	3	7	0

Abb. 29: Vergleichende Darstellung von Aggressor und Opfer bei Beißattacken Tag 24 bis 27



Ab dem vierten Tag nach Einführung der Neuen war die Gesamtzahl der Beißattacken ähnlich wie die Drohgebärden extrem abgesunken. Leguan 8 war in den verbleibenden dokumentierten Tagen in Bezug auf das Beißen ein reiner Aggressor und wurde kein einziges Mal selbst gebissen. Seine Attacken hatten durchwegs die sofortige Flucht des Gegenübers zur Folge. Das ehemals hochpräsenste junge Männchen 5 zog sich komplett zurück.

Abb. 30: Vergleichende Darstellung von Aggressor und Opfer bei Beißattacken Tag 28 bis 31



2.3 Ausgänge agonistischer Interaktionen

Die Gegenüberstellung der Ausgänge agonistischer Interaktionen diente dem Ziel, festzustellen, wie oft ein Tier als Verlierer oder als Sieger aus einer Situation hervorging. Die Auswertungen beschränkten sich nicht nur auf Beißattacken oder Kämpfe. Als „Verlierer“ galten Leguane auch so oft, wie sie sich durch Flucht einer Konfrontation entzogen und so von ihrem Standort verdrängt wurden oder durch Aktionen eines Artgenossen zu einer Umkehr oder einem Umweg gezwungen wurden. Als „Sieger“ wurden Tiere in Situationen bezeichnet, in welchen sie ihren Standort gegen andere Leguane durch Drohgebärden oder Bisse behaupteten und diese zum Ausweichen nötigten.

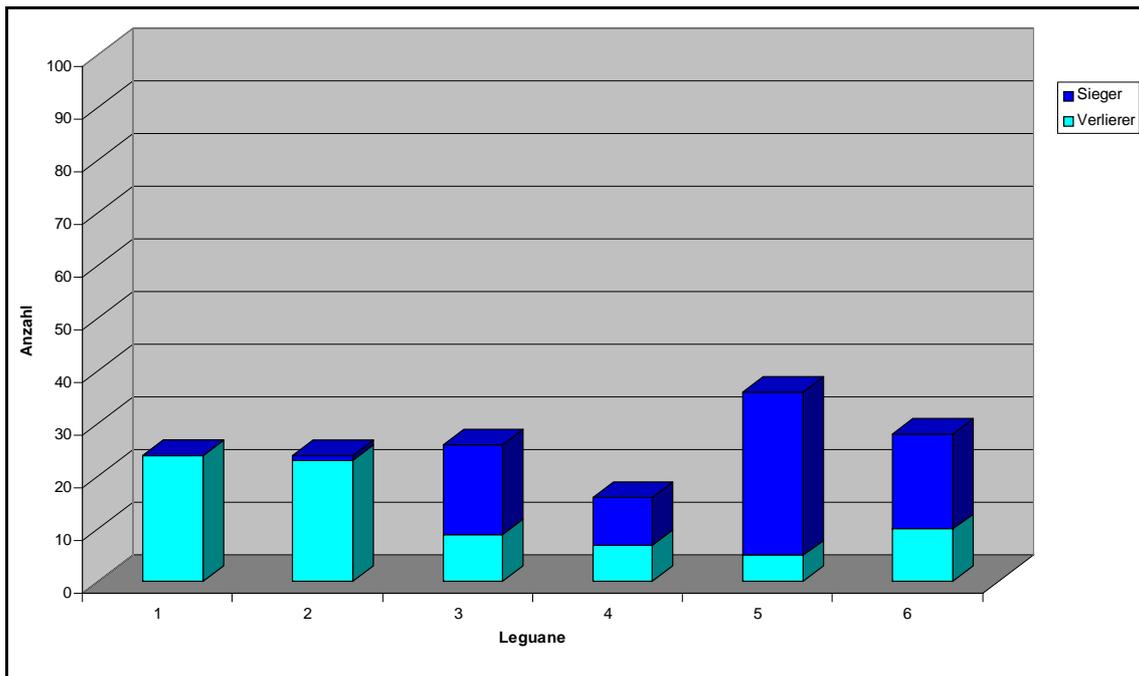
2.3.1 Ausgänge agonistischer Interaktionen in der Gruppe der sechs Semiadulten

In Zusammenhang mit den sehr oft präsentierten Drohgebärden ging Leguan 5 während der gesamten drei Wochen am häufigsten als Sieger aus agonistischen Interaktionen hervor. Die Rolle der Verlierer konzentrierte sich in der ersten Woche auf Leguan 1 und 2. Im Gegensatz zu dem männlichen Leguan 2, bei dem sich im Verlauf der drei Wochen das Verhältnis von verlorenen zu gewonnen Situationen allmählich zugunsten letzterer verschob, konnte das kleinste weibliche Tier, Leguan 1, im gesamten Beobachtungszeitraum keine einzige Konfrontation für sich entscheiden und wurde in zunehmendem Maße von seinen Standorten vertrieben.

Tabelle 35: Auflistung der Ausgänge agonistischer Interaktionen während Woche 1, 2 und 3

Ausgang	Woche	L. 1	L. 2	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6
Verlierer	1	24	23	9	7	5	10
	2	40	22	44	16	20	17
	3	49	17	56	36	22	24
Sieger	1	0	1	17	9	31	18
	2	0	4	25	13	72	35
	3	0	9	47	13	80	25

Abb. 31: Vergleichende Darstellung der Ausgänge agonistischer Interaktionen in Woche 1



Im Verlauf der zweiten und dritten Woche erhöhte sich insgesamt die Anzahl der agonistischen Interaktionen, bei welchen sich weiterhin Leguan 5 behauptete. Die hohe Zahl an Vertreibungen des weiblichen Leguans 3 ist auf dessen konsequenten Wettstreit um den bevorzugten Sonnenplatz zurückzuführen. Das größte Männchen, Leguan 6, vermied Konfrontationen weitgehend und zog sich auf andere Sonnenplätze zurück.

Abb. 32: Vergleichende Darstellung der Ausgänge agonistischer Interaktionen in Woche 2

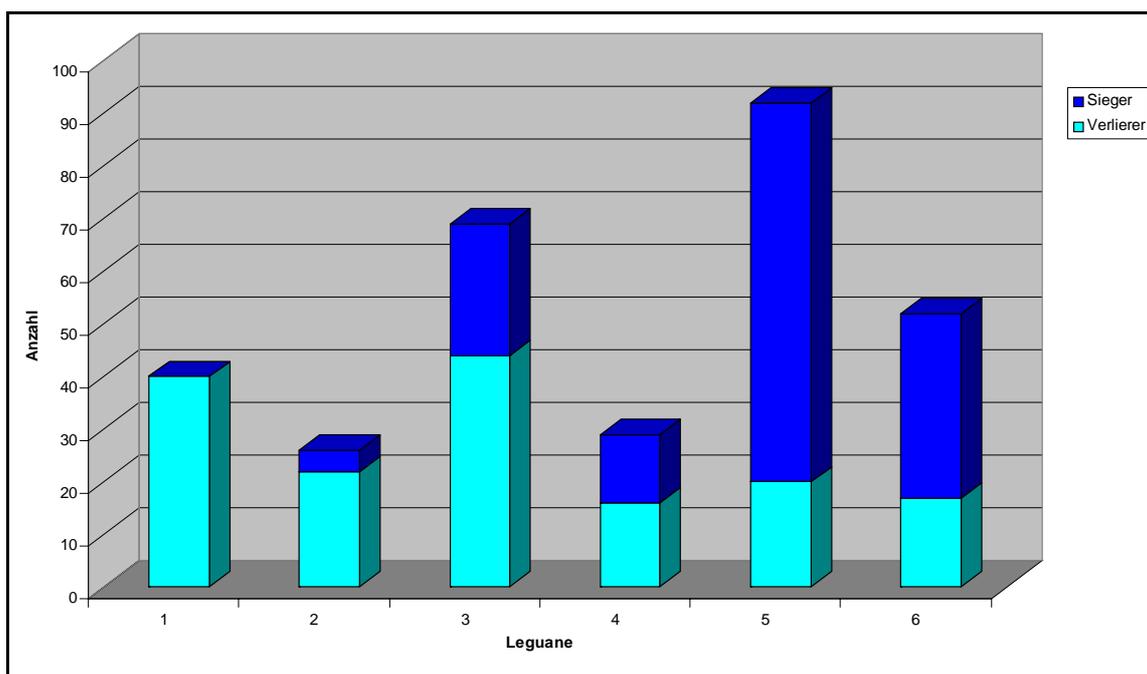
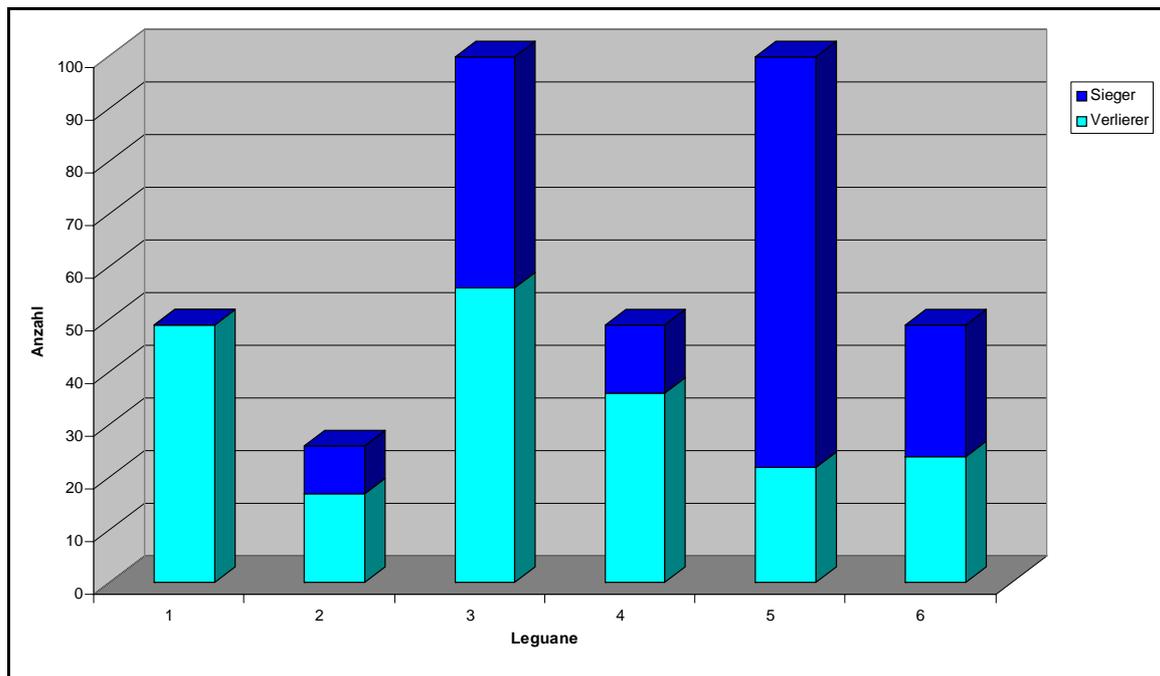


Abb. 33: Vergleichende Darstellung der Ausgänge agonistischer Interaktionen in Woche 3



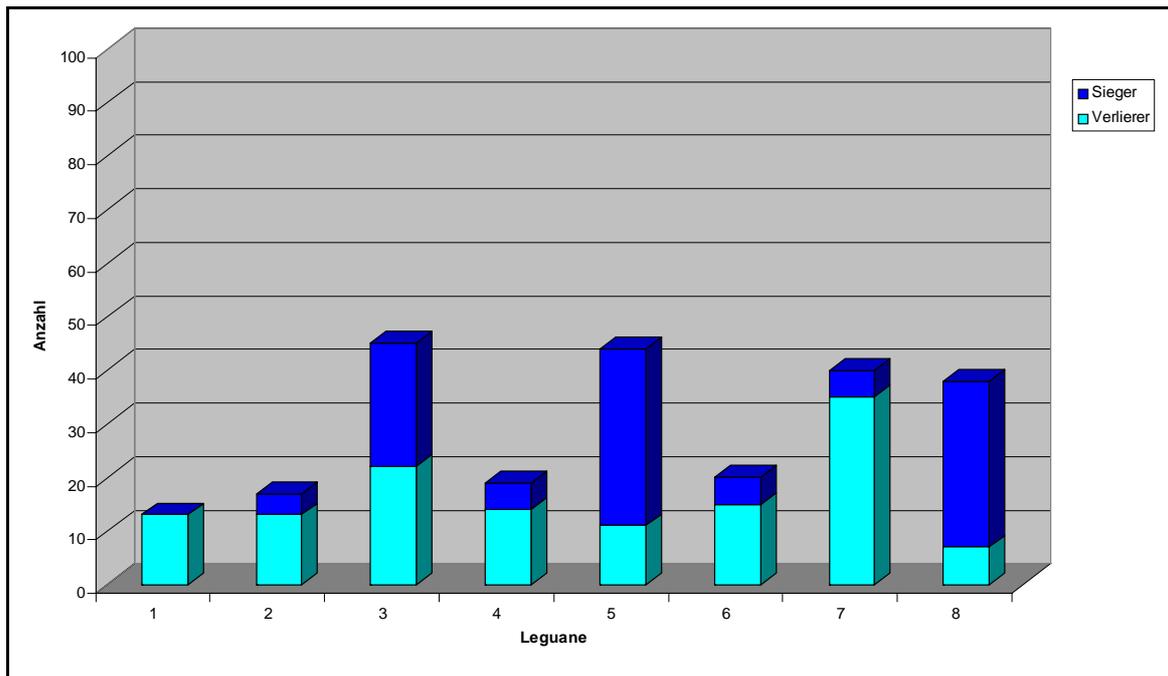
2.3.2 Ausgänge agonistischer Interaktionen nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane

In der neuen Konstellation wurde Leguan 1 weit weniger vertrieben, teils weil das kleine Weibchen ignoriert wurde, teils weil es zu den Konfrontationen der anderen größtmöglichen Abstand hielt. Das größte Tier der Gruppe, Leguan 7, wurde am meisten verdrängt und in die Flucht geschlagen, dagegen konnte das zunehmend dominante Männchen 8 in den ersten vier Tagen 31, in den darauffolgenden sogar 47 Interaktionen zu seinem Vorteil entscheiden.

Tabelle 36: Auflistung der Ausgänge agonistischer Interaktionen während Tag 24 bis 27 und Tag 28 bis 31

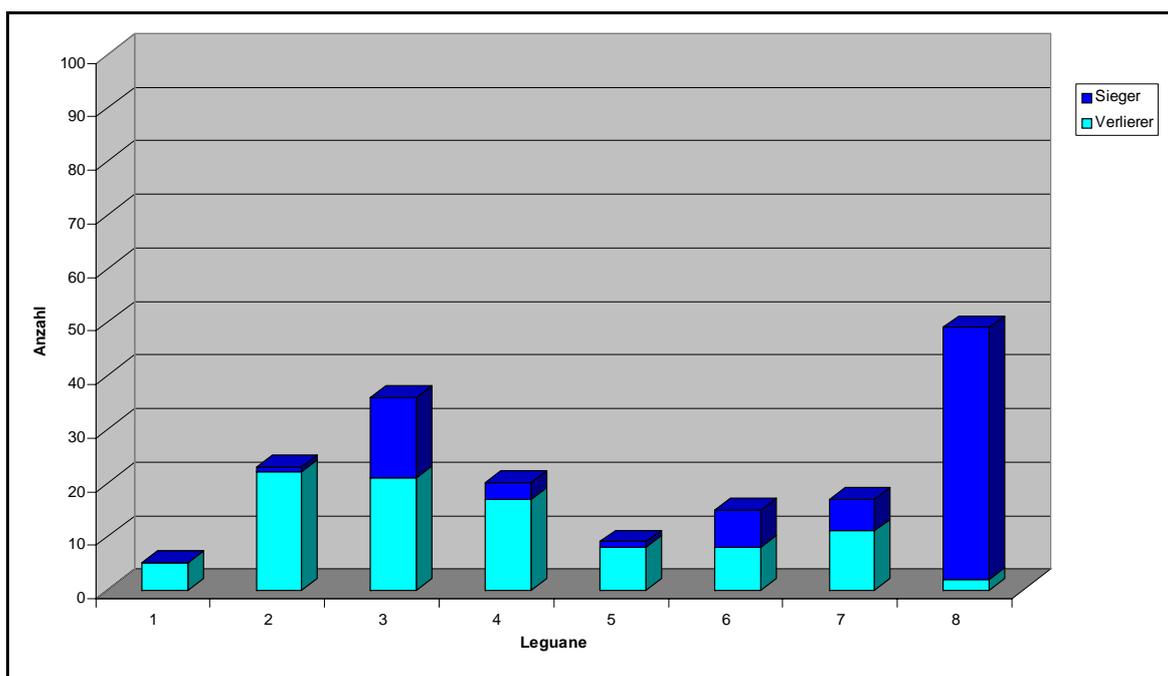
Ausgang	Tag	L.1	L. 2	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6	L. 7	L. 8
Verlierer	24 - 27	13	13	22	14	11	15	35	7
	28 - 31	5	22	21	17	8	8	11	2
Sieger	24 - 27	0	4	23	5	33	5	5	31
	28 - 31	0	1	15	3	1	7	6	47

Abb. 34: Vergleichende Darstellung der Ausgänge agonistischer Interaktionen Tag 24 bis 27



Das am häufigsten in Konfrontationen verwickelte Weibchen 3 konnte sich auch in der zweiten Wochenhälfte trotz vieler Platzverluste oftmals behaupten. Im Gegensatz dazu waren die erfolgreichen Ausgänge für Leguan 5 von 33 an den Tagen 24 bis 27 auf einen einzigen im restlichen Beobachtungszeitraum abgesunken, was auf den kompletten Rückzug des vorher sehr konfrontationssuchenden Tieres zurückzuführen war.

Abb. 35: Vergleichende Darstellung der Ausgänge agonistischer Interaktionen Tag 28 bis 31



2.4 Beteiligung an Kämpfen

Als Kämpfe wurden diejenigen agonistischen Interaktionen bewertet, die mit längerandauerndem Körperkontakt einhergingen und nicht nach jeweils einmaliger Beißattacke der beiden Kontrahenten in Flucht resultierten. Derartige Situationen waren vergleichsweise selten zu beobachten und endeten durchwegs ohne körperliche Verletzungen.

2.4.1 Beteiligung an Kämpfen in der Gruppe der sechs Semiadulten

Früh morgens am achten Tag der 3,3 Vergesellschaftung lieferte sich das größte Männchen 6, das zu diesem Zeitpunkt erstmals den bevorzugten Sonnenplatz für sich beanspruchte, den ersten dokumentierten Kampf mit Weibchen 3. Dem von hinten ausgeführten Überraschungsangriff des Weibchens auf das ruhende Männchen folgten zahlreiche gegenseitige Bisse und Multibob Drohgebärden von Leguan 6. Zunächst wich das Weibchen etwas aus, wiederholte seine Attacken aber insgesamt viermal mit nur wenigen Sekunden Pause, bis es schließlich nach insgesamt vier Minuten aufgab. Am selben Nachmittag attackierte Leguan 6 unvermittelt das andere Weibchen, Leguan 4 am Boden mit Bissen in die Flanke und mehreren langandauernden Nackenbissen. Das Weibchen konnte sich schließlich nach zwei Minuten durch Schütteln und Gegenbisse befreien und flüchten.

Tabelle 37: Auflistung der Beteiligung an Kämpfen während Woche 1, 2 und 3

	Woche	L. 1	L. 2	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6
Beteiligung an Kämpfen	1	0	0	1	1	0	2
	2	0	0	1	0	2	1
	3	0	1	2	1	0	2

Zu einem klassischen Wettstreit in der „Face-off“-Position kam es am elften Tag, als sich Leguan 6 neben Leguan 5 auf den bevorzugten Sonnenplatz legte. Das kleine Männchen 5 reagierte mit massivem rotierendem Kopfnicken, stellte sich lateral abgeflacht hoch auf und bewegte sich mit frequenten Multibobs wiegend hin und her. Das größere Männchen 6 tat parallel dazu dasselbe, den Kopf zum Beckenbereich des kleineren Tieres gerichtet. Nach mehreren gegenseitigen kurzen Beißattacken flüchtete Leguan 6 auf den Boden.

Sechs Tage später griff Weibchen 3 das Männchen 5 auf dem bevorzugten Sonnenplatz von der Flanke an und es folgte ein drei Minuten langer Kampf in „T-Position“, bei dem sich das Männchen gegen die Flankenstöße und –bisse des Weibchens lehnte. In der dritten Woche ereigneten sich im Abstand von mehreren Tagen zwei Kämpfe zwischen Weibchen 3 und Männchen 6 um den bevorzugten Sonnenplatz, bei dem das Männchen jeweils den Kürzeren zog. Im Vorfeld des direkten Körperkontakts zeigte Leguan 6 bei beiden Situationen Schlagen mit dem Schwanz, ein Verhalten das im gesamten Beobachtungszeitraum bis auf diese beiden Ausnahmen unter den Leguanen sonst nie aufgetreten ist. Leguan 2 traktierte das viel größere Weibchen 4 auf dem höchsten Ast mit Bissen und Umklammerungen von hinten, aus welchen sich dieses trotz Gegenwehr nur durch Fallenlassen auf den Boden befreien konnte.

2.4.2 Beteiligung an Kämpfen nach Einführung zweier fremder männlicher Leguane

In den ersten vier Tagen nach seiner Ankunft war Leguan 8 in Kämpfe mit vier der „Residents“ verwickelt. Zwei der Interaktionen werden hier besonders herausgestellt: Die Rolle des Aggressors in einem 30 Minuten langen Kampf oblag dem kleinen Männchen 2, das in der 3,3 Vergesellschaftung eine eher untergeordnete Position inne gehabt hatte. Immer wieder griff es das viel größere, dominante Männchen 8 im Geäst an, warf sich mit dem gesamten Körper darauf und biss es in alle erreichbaren Körperbereiche. Minutenlange Umklammerungen und gegenseitige Bisse waren begleitet von fast ununterbrochenen Drohgebärden bis beide Leguane ineinander verkeilt gemeinsam vom Ast auf den Boden fielen und Leguan 2 fünf Minuten apathisch liegen blieb.

Tabelle 38: Auflistung der Beteiligung an Kämpfen während Tag 24 bis 27 und Tag 28 bis 31

	Tag	L. 1	L. 2	L. 3	L. 4	L. 5	L. 6	L. 7	L. 8
Beteiligung an Kämpfen	24 - 27	0	2	1	1	4	0	0	8
	28 - 31	0	0	0	0	0	0	0	0

Der zweite besonders intensive Kampf fand zwischen den Leguanen 8 und 5 statt und dauerte 15 Minuten. Das kleinere, schnellere Männchen 5 konnte sich mehrfach fest im Nacken seines Gegners verbeißen und nicht abgeschüttelt werden. Als es dennoch den Kampf verlor, zog es sich die nächsten Tage zurück und unterließ – wie alle anderen – jeden weiteren Versuch, Leguan 8 den ersten Rang streitig zu machen. In den verbleibenden vier Tagen kam es zu keinerlei Kämpfen mehr.

V. DISKUSSION

1. Testosteronanalysen

1.1 Fehlerquellen

Bei der Analyse von Hormonen aus Serumproben müssen mögliche Einflussparameter berücksichtigt werden: Die meisten physiologischen Vorgänge und Aspekte des Verhaltens bei Reptilien weisen in Abhängigkeit von Photo- und Thermoperiode einen circadianen Rhythmus auf (UNDERWOOD, 1992). Um möglichst einheitliche Licht- und Temperatureinflüsse auf die untersuchten Tiere zu gewährleisten, wurde auf eine gleichartige Haltung unter konstanten Bedingungen geachtet. Zu Beginn der Beleuchtungsperiode im Terrarium schließt sich an die kühlere Dunkelperiode der Nacht zunächst eine ausgedehnte Phase des Aufwärmens an Sonnenplätzen an. Erst dadurch erreichen die poikilothermen Reptilien eine für ihre Stoffwechselaktivität optimale Körpertemperatur. Daher wurden zeitlich früh angesetzte Blutentnahmen vermieden. Stattdessen konzentrierte sich die Durchführung der Probengewinnung stets auf einen Zeitraum von 11.00 Uhr vormittags bis 14.00 Uhr nachmittags, um tageszeitliche Varianzen zu minimieren.

Neben den Haltungsbedingungen spielt gerade bei der Messung von Steroidhormonen wie Testosteron die Anwesenheit von Artgenossen eine große Rolle. In der Auffangstation der Klinik für Fische und Reptilien wurden die Tiere fast ausnahmslos einzeln gehalten. Die Struktur der Terrarienordnung vermied zum Großteil von vornherein Sichtkontakt zu anderen Grünen Leguanen. In Einzelfällen wurde die optische Konfrontation durch zusätzliche Sichtbarrieren unterbunden. Da sich mehrere Terrarien in den einzelnen Räumen befanden, konnte eine chemische Wahrnehmung der Artgenossen aber nicht ganz ausgeschlossen werden.

1.2 Testosteronlevel in Abhängigkeit von Jahreszeit und aggressivem Verhalten

Es ist allgemein bekannt, dass die Androgenproduktion bei männlichen Reptilien saisonalen Schwankungen unterworfen ist. Dieser annuelle Rhythmus hängt zum Einen von exogenen Faktoren wie Licht, Temperatur und Luftfeuchte ab. Zum Anderen existieren aber auch endogene Parameter für die jahreszeitlichen Unterschiede der Hormonproduktion, wie zum Beispiel eine verminderte Sensitivität gegenüber äußeren Stimuli in der „refraktorischen Periode“, die sich direkt der Paarungszeit anschließt. Bei der Messung der Testosteronlevel von 69 männlichen Grünen Leguanen war von besonderem Interesse, inwieweit sich die endogenen Faktoren unter den relativ konstanten Klimabedingungen im Terrarium auf die Androgenproduktion auswirken, also ob auch bei Leguanen in menschlicher Obhut jahreszeitliche Unterschiede in den Testosteronkonzentrationen bestehen. Vor dem Hintergrund, dass Territorial- und Aggressionsverhalten bei Grünen Leguanen in freier Wildbahn vor allem während der Paarungszeit in den Monaten Oktober bis Januar auftreten, wurde auch das Verhalten der untersuchten Leguane mit den gemessenen Testosteronspiegeln in Zusammenhang gesetzt.

Studien, welche Messungen der im Blut zirkulierenden Androgenkonzentrationen bei Grünen Leguanen im Speziellen durchführten, sind rar. JUDD et al. (1976) untersuchten elf adulte *Iguana iguana* – darunter fünf männliche Tiere – im San Diego Zoo und ermittelten bei vieren davon Testosteronlevel zwischen 10,0 und 15,6 ng/ml; ein Tier wies einen Testosteronwert von 2,2 ng/ml auf. Alle Blutproben wurden dabei aber gegen Ende der Paarungszeit im Januar oder Februar entnommen. Nach den Literaturrecherchen gibt es keine Veröffentlichungen, die Androgenkonzentrationen im jahreszeitlichen Verlauf bei Grünen Leguanen angeben, weder bei Wildlebenden, noch bei Tieren, die unter seminaturalen Bedingungen oder im Terrarium gehalten werden. Vergleichswerte zu den eigenen Untersuchungen stehen daher nicht zur Verfügung.

In der Gesamtauswertung aller untersuchten Proben ist kein deutlicher Unterschied zwischen Testosteronkonzentrationen während der Paarungszeit und den Monaten Februar bis September zu erkennen. Betrachtet man nur die Tiere, von welchen Proben aus beiden Jahreszeiten-Gruppen ermittelbar waren, ergibt sich unter Vernachlässigung der Extremwerte eine breitere Streuung der Ergebnisse aus der Paarungszeit im Vergleich zu den übrigen Monaten. In Bezug auf das Verhalten unabhängig von der Jahreszeit wird deutlich, dass die Androgenlevel der aggressiven Leguane ebenfalls eine breite Streuung – zwischen 0,3 ng/ml

und 26,4 ng/ml – aufweisen, der Mittelwert von 7,59 ng/ml aber deutlich höher als der Mittelwert der nicht-aggressiven Leguane (1,69 ng/ml) liegt. In der kombinierten Auswertung der Testosteron-Veränderungen im Vergleich der beiden Jahreszeiten bei sich unterschiedlich verhaltenden Leguanen kann festgestellt werden, dass bei aggressiven und nicht-aggressiven Tieren der Androgenlevel außerhalb der Paarungszeit in ähnlichem Maße geringfügig absinkt. Die Werte liegen bei den Aggressiven aber das ganze Jahr über auf einem sehr viel höheren Niveau als bei den Nicht-aggressiven. Die Ausprägung aggressiven Verhaltens ist dabei keineswegs auf die Paarungszeit beschränkt. Die Ergebnisse der Testosteronanalysen bestätigen in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle eine Korrelation zwischen Testosteronlevel und Aggressionsverhalten.

Die Ergebnisse gehen konform mit der Annahme (UNDERWOOD, 1992), dass neben den äußeren Faktoren der Klimabedingungen endogene Determinanten für die annuelle Periodik existieren, da es unter konstanten Licht-, Temperatur- und Luftfeuchte-Verhältnissen im Terrarium dennoch zu einem leichten Absinken der Testosteronlevel außerhalb der Paarungszeit kommt. Welche körpereigenen Faktoren für den geringgradigen Abfall der zirkulierenden Androgene verantwortlich sind, wurde in dieser Studie nicht untersucht. Genauso wenig kann aufgrund fehlender Vergleichswerte eine Aussage darüber gemacht werden, ob das Absinken der Werte in den Monaten Februar bis September bei in Terrarien gehaltenen Leguanen diskreter als bei Tieren in freier Wildbahn abläuft.

Dass Aggression wenigstens zum Teil androgenabhängig ist beziehungsweise durch Testosteron gefördert wird, wurde bereits in Kapitel II 1.4.2 dargelegt. Tatsächlich weisen die untersuchten aggressiven Leguane durchschnittlich viel höhere zirkulierende Testosteronkonzentrationen auf als unterdrückte oder verträgliche Individuen. Dafür kommen zwei verschiedene Erklärungsansätze in Betracht: Zum Einen könnte die gesteigerte Aggressivität schon in der Inkubationstemperatur während des Embryonalstadiums begründet sein, welche die spätere sexuelle Entwicklung wie geschlechtstypischen Habitus, Hormonstatus und Verhalten beeinflusst. Dem widerspricht – nicht auf empirischen Messungen, sondern auf Beobachtungen während der Studie basierend – die Tatsache, dass das Aggressionsverhalten oft nicht mit dem männlichen Habitus korreliert. Einerseits wurden hochaggressive Leguane vorgestellt, deren sekundäre Geschlechtsmerkmale mit relativ kleinem Kopf und Kehllappen und niedrigem Rückenkamm eher geringgradig ausgeprägt waren, aber überwiegend hohe Testosteronlevel aufwiesen. Andererseits befanden sich unter den untersuchten Tieren Leguane mit beeindruckendem männlichem Habitus, die sich völlig handzahn verhielten und deren Testosteronspiegel nahe der unteren Nachweisgrenze lagen.

Angewandt auf die Theorie von Organisation und Aktivierung (PHOENIX et al., 1959) würde dies bedeuten, dass das Aggressionsverhalten erst ab einem gewissen Testosteronniveau „aktiviert“ wird, unabhängig von den in der Frühentwicklung „organisierten“ Anlagen des Körperbaus. Allerdings wurden in Ausnahmefällen auch bei aggressiven Leguanen Testosteronwerte nahe der unteren Nachweisgrenze gemessen. Zudem spielen bei der Entwicklung des männlichen Habitus neben den Anlagen auch Parameter wie Haltung, Fütterung und Vergesellschaftung eine große Rolle. Einen anderen Erklärungsansatz liefert die Hypothese von YANG und WILCZYNSKI (2002), dass hohe Testosteronlevel Folge und nicht zwingend Ursache der Aggression darstellen, mit der ein Tier auf einen Stimulus reagiert. Bezogen auf in Gefangenschaft gehaltene Grüne Leguane würden externe Stimuli wie die Beschaffenheit des Terrariums, vergesellschaftete Artgenossen und der Mensch zunächst aggressives Verhalten im Tier hervorrufen – in Reaktion auf den Menschen anfänglich wohl vor allem defensives Aggressionsverhalten – und in Folge dessen hohe Testosteronlevel bedingen. Es wäre vorstellbar, dass sich im Laufe der Zeit aufgrund häufiger aggressionssteigernder Erfahrungen schließlich eine generelle Aggressivität auch ohne externe Stimuli etabliert. Darin läge eine mögliche Begründung dafür, dass sich die Testosteronlevel der meisten untersuchten aggressiven Leguane das ganze Jahr über auf hohem Niveau bewegen, während die Androgenwerte der Tiere, die mit viel Geduld und Zeitaufwand an das Handling durch den Menschen gewöhnt wurden, im unteren Messbereich liegen. Die niedrigen Androgenlevel der aus Gruppenhaltungen stammenden Tiere mit niedrigem sozialem Status sind mit großer Wahrscheinlichkeit Folge der Unterdrückung durch einen dominanten Artgenossen.

Ein großes Problem bei der interspezifischen Aggression gegenüber dem Menschen stellt das Territorialverhalten der Leguane dar. Häufig dürfen sich die Tiere im gesamten Wohnbereich des Halters frei bewegen, was schließlich dazu führt, dass sie dieses Territorium auch für sich beanspruchen und gegen Eindringlinge verteidigen. Tritt derartige territoriale Aggression auf, unterscheiden die Tiere nicht zwischen Familienangehörigen und Fremden. Unter Artgenossen sind Leguane sehr wohl mithilfe der individuellen chemischen Duftstoffe in der Lage, zwischen der eigenen Gruppe und fremden Eindringlingen zu differenzieren (ALBERTS und WERNER, 1993). KAPLAN (1995) stellt die These auf, weibliche Pheromone seien die Ursache für sexuelle Aggression männlicher Leguane, da in erster Linie alleinwohnende Frauen mittleren Alters während ihrer Menstruation aggressive Übergriffe durch ihr Reptil zu erleiden hätten. Es gibt allerdings keinen wissenschaftlichen Anhaltspunkt

dafür, dass Grüne Leguane geschlechtsspezifische menschliche Pheromone wahrnehmen können. Die Behauptung, eine weibliche Person würde während eines bestimmten Zyklusstandes von einem Reptil als möglicher Sexualpartner angesehen werden, ist daher kritisch zu bewerten.

Aufgrund der Komplexität von Aggressionsverhalten und den vielen – zum Teil noch unbekannt – Einflussfaktoren in allen Stadien der Individualentwicklung kann über die Gründe von aggressivem Verhalten bei Grünen Leguanen keine gesicherte Aussage gemacht werden. Eine detaillierte Eruiierung der Haltungsbedingungen und anschließende Empfehlungen zur Vermeidung aggressionsfördernder Umstände sowie die langsame Gewöhnung an das Handling durch den Menschen können sich positiv auswirken. Daneben stellt die Kastration einen Versuch dar, auf das Verhalten männlicher Grüner Leguane Einfluss zu nehmen.

1.3 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach operativer Kastration

21 männliche Grüne Leguane wurden einer Gonadektomie unterzogen. Die unterschiedlich hohen Ausgangslevel vor der Kastration waren eine Woche p.op. erwartungsgemäß auf Werte nahe der unteren Nachweisgrenze gefallen, nachdem die Hoden als Hauptsyntheseort der Androgene entnommen worden waren. Die Entfernung der Hoden wird bei Echsen in der Grundlagenforschung seit Jahrzehnten praktiziert, um meist direkt anschließend Untersuchungen bei fehlender körpereigener Androgenquelle durchzuführen (siehe Kapitel II 1.4.2). Die Gonadektomie bei männlichen Echsen aus therapeutischer Indikation heraus stellt dagegen eine relativ junge Methode dar (MADER, 2002; BAUR et al., 2004). Daher wurden bisher keine Langzeitstudien unternommen, die eine dauerhafte Unterbindung der Steroidproduktion durch Entfernung der Hoden beweisen.

Ursprünglich war geplant, Blutproben aller 21 kastrierten Leguane ein Jahr p.op. noch einmal zu analysieren. Da aber die Unterbringung von 21 Leguanen für die Dauer von einem Jahr nicht zu realisieren war und die Auffangstation als primäres Ziel die erfolgreiche Vermittlung der Tiere verfolgte, reduzierte sich die Anzahl der Probanden für eine Langzeitkontrolle auf zehn Leguane, die ein Jahr nach der Kastration durch ihre neuen Besitzer wiedervorgestellt wurden. Es wird nicht der Anspruch erhoben, ausgehend von diesen zehn Tieren eine

allgemeine Aussage treffen zu wollen, vielmehr werden die Ergebnisse dargestellt und Erklärungsmöglichkeiten erläutert:

Von den zehn Kastraten lieferten vier Individuen mit 0,3 ng/ml bei der Langzeitkontrolle denselben Wert wie eine Woche p.op.. Die übrigen sechs Tiere dagegen wiesen ein Jahr nach der Kastration einen signifikanten Anstieg des Testosteronlevels im Vergleich zur mittleren Konzentration von 0,51 ng/ml eine Woche p.op. auf. Dabei wurden in der Langzeitkontrolle Werte zwischen 1,1 ng/ml und 5,7 ng/ml erreicht.

Trotz der kleinen Probandenzahl erfolgte eine Auswertung von Untergruppierungen nach Alter (adult oder semiadult) und Zeitpunkt der Kastration (während oder außerhalb der Paarungszeit), um eventuelle Tendenzen erkennen zu können. Die Ergebnisse erbrachten keinerlei Hinweise auf einen Zusammenhang zwischen dem Testosteronanstieg ein Jahr p.op. und dem Alter der Tiere sowie dem Kastrationszeitpunkt.

Bei der Interpretation dieses Testosteronanstiegs nach Gonadektomie drängt sich zunächst die Frage auf, ob eine unvollständige Entfernung der Hoden der Grund dafür sein könnte. Nachdem aber die Ligatur der versorgenden Blutgefäße zur Degeneration des Serosastumpfes mit etwaigem verbleibenden Hodengewebe führt und bei keinem der Tiere Hinweise auf einen zweifelhaften Sitz der Ligatur durch Blutungen in die Bauchhöhle auftraten, ist diese Möglichkeit nahezu ausgeschlossen. Hinzu kommt, dass sich frei in der Bauchhöhle befindliches Hodengewebe im Gegensatz zu Ovar-Resten nach Verlust des ursprünglichen Zellverbandes im Organ nicht in der Lage ist, sich zu reorganisieren. Der einzige bekannte alternative Syntheseort von Androgenen neben dem Hoden ist die Nebenniere, die neben den Glucocorticoiden und Mineralocorticoiden auch geringe Mengen an Geschlechtshormonen sezerniert (LICHT, 1974). Es wäre theoretisch vorstellbar, dass nach Verlust der Hoden die Sekretion von Testosteron in der Nebenniere langfristig kompensatorisch zunimmt. Für die histologische Untersuchung der Organbeschaffenheit der Nebenniere bei diesen Tieren im Sinne einer kompensatorischen Hypertrophie gab es bisher keine Gelegenheit. Erst wenn die in Privathaltung vermittelten Leguane nach ihrem Tod der Klinik für Fische und Reptilien wieder zugeführt werden, kann diese Hypothese überprüft werden.

Grundsätzlich wären größer angelegte Langzeitstudien notwendig, um die Ursache für den Testosteronanstieg ein Jahr nach Gonadektomie zu erforschen und die Frage zu klären, ob und warum dieses Phänomen nur bei einem Teil der Kastraten auftritt.

Abgesehen vom Testosteronlevel sind aufgrund der praktischen Relevanz die Effekte der Kastration auf das Verhalten der Leguane von ganz besonderem Interesse. Die Informationen über das Verhalten der Tiere vor und ein Jahr nach der Kastration basieren größtenteils auf mündlichen Mitteilungen der Besitzer, in einigen Fällen auch auf eigenen Beobachtungen während der Studie.

Sechs der kastrierten Tiere stammten ursprünglich aus Gruppenhaltung und nahmen in der Hierarchie eine untergeordnete Stellung ein. In ihrer Rolle als potentieller männlicher Konkurrent stellten diese Tiere im räumlich begrenzten Terrarium einen Dauerreiz für den dominanten Artgenossen dar, wurden von diesem häufig angegriffen und waren in ihrer Bewegungsfreiheit und im Ausüben von physiologischem Thermoregulations- und Fressverhalten eingeschränkt. Sechs bis neun Monate nach der Kastration konnten alle sechs Kastraten jeweils ohne Probleme in Gruppen mit mehreren Leguanen integriert werden. Sie wurden von dominanten Artgenossen nicht attackiert, vermutlich da diese sie nicht als männliche Nebenbuhler wahrnahmen. Die Halter berichteten von friedlicher Koexistenz mit weiblichen und dominanten männlichen Tieren. Da sich der Körperbau der Kastraten nur allmählich dem eines weiblichen Tieres angleicht (eunuchoider Habitus), wie BAUR et al. (2004) beschrieben, sind die Gründe für die konfliktarme Integration der Kastraten nach frühestens sechs Monaten vor allem in zwei Aspekten zu suchen:

Zum Einen bewirkt Gonadektomie durch Ausschaltung des Sexualverhaltens (MOORE und LINDZEY, 1992; WHITTIER und TOKARZ, 1992) eine drastische Verminderung der Aggressionsbereitschaft auch in Anwesenheit von Weibchen. Die Reizschwelle für aggressives Verhalten liegt zwar auch bei intakten unterdrückten Männchen durch dauerhaft erhöhte Corticosteronspiegel (KNAPP und MOORE, 1995) relativ hoch, aber dennoch versuchen geschlechtsreife unterdrückte Männchen bisweilen eine Paarung zu erzwingen und werden dabei von den Weibchen attackiert. Eine stabile Hierarchie unter intakten männlichen Leguanen kann zum Teil ohne größere Kämpfe bestehen, ist aber – wie schon mehrfach beschrieben – mit massivem Dauerstress für den Unterdrückten verbunden. Die Vermutung, dass kastrierte Leguanmännchen aufgrund der Duldung durch dominante Artgenossen weniger Stress ausgesetzt sind, soll in nächster Zukunft mithilfe von Corticosteron-Analysen überprüft werden. Blutproben mehrerer Leguangruppen mit dominanten, intakten unterdrückten und kastrierten Männchen befinden sich bereits zur Analyse in einem externen Labor. Die Ergebnisse stehen zum jetzigen Zeitpunkt noch aus. Bei Rotkehl-Anolis, *Anolis carolinensis*, konnten GREENBERG et al. (1984) aber bereits nachweisen, dass die

Stresshormonausschüttung bei Kastraten, die agonistische Interaktionen verloren, im Gegensatz zu intakten Tieren nicht höher waren als die der Gewinner, was sich auch in seltenerer Stressfärbung der Kastraten äußerte (SUMMERS und GREENBERG, 1994).

Die Ursache dafür, dass die Kastraten von dominanten Artgenossen nicht als männliche Konkurrenten angesehen werden, liegt aller Wahrscheinlichkeit nach in einer Veränderung des Eigengeruches. Die chemische Kommunikation über Duftstoffe spielt im Sozialverhalten von Leguanen eine große Rolle. Über das Sekret der Femoraldrüsen, die unter Androgeneinfluss stehen (ALBERTS et al., 1992), nehmen die Leguane gegenseitig Informationen unter anderem über das Geschlecht des Artgenossen auf. FERGUSON et al. (1995) wiesen bei einer Agamiden-Art, *Amphibolurus ornatus*, eine Atrophie der Femoraldrüsen infolge der Kastration nach; eine logische Schlussfolgerung wäre, dass sich nach Wegfall der Androgene die individuelle Zusammensetzung des Sekretes in der Weise verändert, dass ein Kastrat auch in Bezug auf chemische Duftstoffe seine männliche Identität verliert. Die Atrophie der Femoraldrüsen konnte an einem Leguan, der zwei Jahre nach der Kastration verstarb, histologisch nachgewiesen werden. Abbildung 36 zeigt Femoraldrüsen eines intakten Leguanmännchens mit aktiver Sekretion. Im Vergleich dazu ist beim kastrierten Tier auf Abbildung 37 deutlich die hochgradige Fibrose zwischen den Drüsenläppchen zu sehen. Die Ausführungsgänge (nicht im Bild) sind stark verhornt mit eingedickten, geschichteten Sekretmassen.

Abb. 36: Femoraldrüsen eines intakten Männchens
(HE-Färbung)

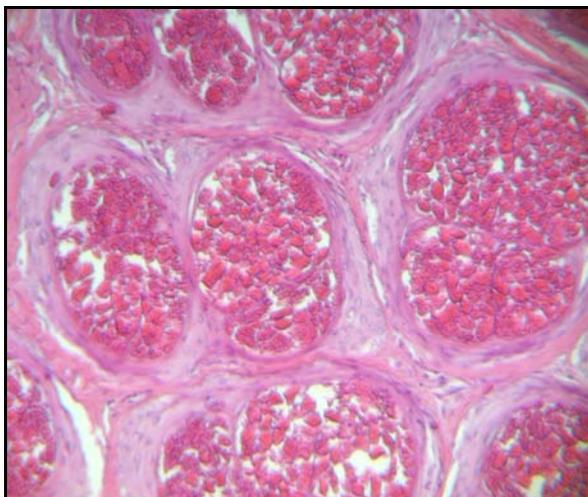
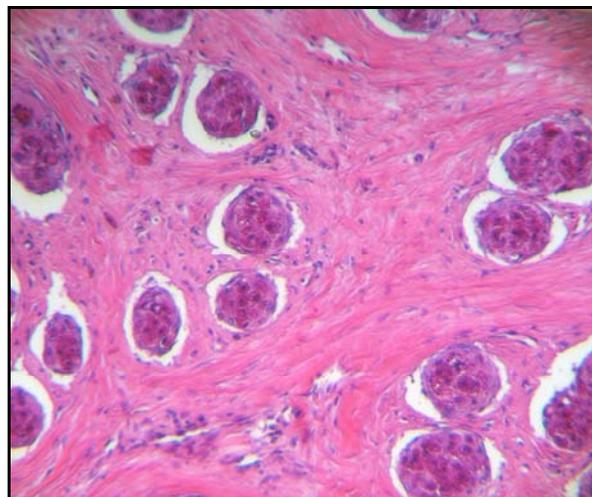


Abb.37: Femoraldrüsen eines kastrierten Männchens
(HE-Färbung)



13 männliche Leguane zeigten vor der Kastration in Einzel- oder Gruppenhaltung ausgeprägtes Dominanz- und Aggressionsverhalten. Bei der Nachkontrolle ein Jahr p.op. hatte sich bei sieben Leguanen dieses Verhalten deutlich vermindert, sowohl gegenüber dem Menschen als auch gegenüber Artgenossen, was eine stressarme Vergesellschaftung ermöglichte. Sechs Tiere behielten ihre Aggressivität auch ein Jahr nach der Kastration bei. In diesen Fällen konnte der Kastration kein Effekt auf das Aggressionsverhalten zugeschrieben werden.

MOORE und MARLER wiesen 2004 bei Zaunleguanen, *Sceloporus jarrovi*, nach, dass eine Kastration außerhalb der Paarungszeit keinen Effekt auf verschiedene territorial-aggressive Verhaltensweisen hat. Aus diesem Grund sollten die 13 aggressiven Leguane und ihr Verhalten nach Gonadektomie in Bezug auf den Kastrationszeitpunkt beleuchtet werden. Fünf Operationen wurden innerhalb der Paarungszeit durchgeführt. Zwei davon hatten einen deutlich aggressionsvermindernden Effekt, drei nicht. Dagegen führten die acht Kastrationen außerhalb der Paarungszeit bei fünf Tieren zu einer Abnahme der Aggressivität gegenüber drei Leguanen, bei welchen sich keine Verhaltensänderung zeigte. Die große Varianz der Ergebnisse bei gleichzeitig geringer Probenzahl lässt keinen Schluss auf einen Zusammenhang der Verhaltensänderung mit dem Kastrationszeitpunkt zu.

FUNK (2000) empfiehlt, männliche Leguane vor Erreichen der Geschlechtsreife zu kastrieren, da sie dann später kaum aggressives Verhalten zeigen; ein Nebeneffekt sei dabei die fehlende Entwicklung des typisch männlichen, majestätischen Habitus. Die eigenen Untersuchungen ergaben, dass von acht adulten Leguanen sechs Tiere ein Jahr nach der Kastration deutlich weniger aggressives Verhalten an den Tag legten, während vier von fünf semiadulten Tieren weiterhin unverminderte Aggressivität zeigten. Zwei der Semiadulten wurden wenige Wochen nach Auftreten der ersten Aggressivität im Alter von drei Jahren kastriert. Ihre weitere Entwicklung erscheint paradox: Trotz operativer Entfernung der Hoden entwickelten die Tiere eine gesteigerte Aggressivität und einen beeindruckenden Habitus mit maximaler Ausprägung der männlichen sekundären Geschlechtsmerkmale. Die beiden Leguane hatten innerhalb von zwei Jahren ihr Gewicht versechsfacht beziehungsweise verachtfacht und waren einzig durch ihre Operationsnarben als Kastrierten zu identifizieren. Bei einem der beiden war das Testosteron in der Langzeitkontrolle leicht auf 2,5 ng/ml angestiegen, der Androgenlevel des anderen Tieres lag zu diesem Zeitpunkt weiterhin bei 0,3 ng/ml. Unter dem Aspekt, dass die Ausprägung der sekundären Geschlechtsmerkmale androgenabhängig ist (NORRIS, 1987), erscheint es unerklärlich, wie diese Tiere mit

nachgewiesenermaßen sehr niedrigen Testosteronkonzentrationen im Blut den Habitus von dominanten Männchen entwickeln konnten. Beiden Individuen gemeinsam ist, dass sie nach der Kastration im Gegensatz zu vorher in Einzelhaltung lebten. Wie in Kapitel V 1.2 bereits erwähnt, wurden auch große, handzahme Männchen aus Einzelhaltung mit typisch männlichem Habitus, aber geringem Testosteronlevel vorgestellt. Diese Tatsache und die vorangegangenen Ausführungen über die beiden Kastraten lassen die Vermutung zu, dass – zumindest bei Grünen Leguanen in menschlicher Obhut – für eine starke Ausprägung der sekundären Geschlechtsorgane und des männlichen Habitus die Anwesenheit von Testosteron während der Entwicklung zum adulten Tier nicht zwingend erforderlich ist. Vielmehr scheint der uneingeschränkte Zugang zu im Überfluss vorhandenen Ressourcen, wie er in Einzelhaltung häufig gewährleistet ist, eine große Rolle zu spielen.

Warum bei einigen Leguanen durch die Kastration kein Einfluss auf das aggressive Verhalten genommen werden kann, bleibt weitgehend unklar. Obwohl sich diese Leguane überwiegend durch erhöhte Testosteronlevel auszeichnen, ist es offensichtlich nicht ausreichend, die Hauptandrogenquelle zu entfernen. Studien an Zauneidechsen und Anolis-Arten (TARR, 1977; GREENBERG et al., 1984) beschreiben bestimmte amygdaloide Gehirnerne als im Zusammenhang mit aggressivem Verhalten stehend. Inwieweit die zentrale Steuerung aggressiven Verhaltens bei Echsen unabhängig von Androgenen funktioniert, bleibt Gegenstand von Spekulationen.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, dass bezüglich der Effekte der operativen Kastration auf das Verhalten aggressiver männlicher Grüner Leguane keine Garantie abgegeben werden kann, da einige Tiere nach Gonadektomie weiterhin aggressives Verhalten zeigen. Ab dem Erreichen der Geschlechtsreife scheint das Alter der Leguane dabei keine Rolle zu spielen. Dagegen ist bei unterdrückten männlichen Leguanen oder bei nicht-aggressiven Tieren aus Einzelhaltung, die in eine Gruppe integriert werden sollen die Kastration in jedem Fall anzuraten, da die Vergesellschaftung deutlich problemloser verläuft.

1.4 Vergleich der Testosteronlevel vor und nach Buserelingabe

Das Problem der Aggressivität männlicher Grüner Leguane in menschlicher Obhut führte neben der operativen Kastration zu mehreren unterschiedlichen Lösungsversuchen: Maßnahmen zur Aggressionsdämpfung im Sinne einer generalisierten Aktivitätsverminderung durch Verkürzung der Tageslichtlänge und Abkühlen des Terrariums widersprechen eklatant den „gesetzlichen Mindestanforderungen an die Haltung von Reptilien“ (1997). Ebenso wenig stellt das Bemalen des „Parietalauges“ mit Nagellack, eines Medianauges über dem Zwischenhirn im Schädeldach, die eine große Rolle bei der Thermoregulation spielt, eine angemessene Lösung dar.

Mit der Gabe von verschiedenen Pharmaka wird versucht, auf unterschiedlichen Ebenen in den Hormonregelkreislauf einzugreifen. MADER (2002) gibt die Möglichkeit an, während der Paarungssaison weibliche Progestagene zu verabreichen. Da bei Reptilien exogenes Progesteron dosisabhängig hemmend oder stimulierend auf das Sexualverhalten wirkt (YOUNG et al., 1991), und bislang ungeklärt ist, ob applizierte Progestagene nicht in andere Steroide konvertiert werden, stellt dies keine sichere Methode dar.

Einen anderen Ansatz verfolgen LARSON und SUMMERS (2001), die bei dominanten Rotkehlantilope, *Anolis carolinensis*, durch chronische Erhöhung der Serotoninspiegel, die mit Depression, Stress und Aggression in Zusammenhang stehen, eine deutliche Reduzierung des Aggressionsverhaltens erzielten. Der Wirkstoff wurde bei dieser Studie täglich über Zwangsfütterung oral verabreicht.

Die Behandlung mit Antiandrogenen eröffnet die Möglichkeit, selektiv auf Androgenlevel Einfluss zu nehmen. Da aber die meisten Präparate aufgrund der kurzen Wirkdauer eine tägliche orale Eingabe oder Injektion notwendig machen, sind sie für eine längerfristige chemische Kastration beim Reptil ungeeignet.

Aus diesem Grund konzentrierte sich die Suche nach einem Präparat zur chemischen Kastration beim Grünen Leguan auf GnRH-Analoga, die häufig in Depot-Form verabreicht werden. GnRH-Analoga sind um ein Vielfaches potenter als endogenes GnRH und hemmen nach kurzer initialer Stimulation durch Desensibilisierung der gonadotropen Hypophysenzellen die Steroidproduktion. Die Verwendung osmotischer Pumpen, die in Tierversuchen aufgrund ihrer Größe intraperitoneal implantiert werden, war ausgeschlossen, da ein Ziel der Etablierung einer chemischen Kastrationsmethode die Umgehung einer Operation darstellte. Das GnRH-Analogon Buserelin der Firma Aventis Pharma wird den

Anforderungen sowohl hinsichtlich der Depotwirkung als auch in Bezug auf eine einfache und wenig invasive subkutane Applikation gerecht.

Während GnRH-Implantate bei Säugetieren, wie zum Beispiel bei Hunden und Katzen, seit Jahren erfolgreich zur chemischen Kastration eingesetzt werden (GOBELLO, 2006; KUTZLER und WOOD, 2006), wurden sie zum Zweck der Kastration an Reptilien bislang nicht erprobt. Da GnRH-Dosierungen im μg -Bereich bei Grünen Leguanen eine Stimulation der gonadotropen Hypophysenfunktion bewirken konnten (PHILLIPS et al., 1985, 1987), wurden für die angestrebte Desensibilisierung der Hypophysenzellen mit der Verwendung von zwei Implantaten zu je 3,3 mg Buserelin pro Tier eine sehr viel höhere Dosierung gewählt.

Dennoch konnte bei den neun Probanden durch die Implantation von Buserelin keine befriedigende Absenkung der Testosteronlevel erzielt werden. In den Testosteronverlaufskurven der Einzeldarstellungen fällt auf, dass sich die starken Hormon-Schwankungen bei drei adulten, aggressiven Leguanen nach der Implantation kaum veränderten. Jedoch konnte bei den Tieren, deren Testosteronlevel während der vier Wochen vor Busereliningabe eher im unteren Messbereich lagen, ab der zweiten Woche nach Implantation ein unterschiedlich starker Anstieg der Testosteronkonzentration beobachtet werden, der sich im weiteren Verlauf fortsetzte oder wieder abflaute.

In der vergleichenden Auswertung in Bezug auf das Alter der Leguane konnte festgestellt werden, dass es bei beiden Gruppen durchschnittlich zu einem leichten Anstieg von Testosteron acht Wochen nach Busereliningabe gekommen war, bei den Semiadulten in höherem Maße als bei den Adulten. Die Berechnungen hinsichtlich des Zeitpunktes der Implantation gaben Hinweise auf eine geringfügige Senkung der Androgenlevel nach Applikation in der Paarungszeit im Gegensatz zum Androgenanstieg nach Busereliningabe im Juni. Das Verhalten stand in keinem erkennbaren Zusammenhang mit den Effekten der Wirkstoffimplantation. Aggressive wie nicht-aggressive Leguane hatten am Ende des Messzeitraumes mit einem geringfügigen Testosteronanstieg auf das Implantat reagiert.

Nach der Erläuterung der Versuchsergebnisse stellt sich die Frage, auf welcher Ebene die Entfaltung der vollen Wirksamkeit des Präparates verhindert wurde. Zunächst wäre es denkbar, dass der Wirkstoff seinen Wirkort – die Hypophyse – gar nicht erst erreicht hat. Eine lokale Entzündungsreaktion könnte zur Abkapselung des Implantat-Fremdkörpers geführt haben. Für das Einzeltier, das beide Implantate sechs Wochen nach Applikation während des Handlings zur Blutentnahme verlor, traf dies eventuell zu. Die regelmäßigen palpatorischen Kontrollen der übrigen Probanden jedoch lieferten einige Tage nach Implantation keine

Hinweise auf eine Gewebsreaktion. Darüber hinaus legt der Anstieg der Androgenlevel, der bei sechs Leguanen einheitlich auf die zweite Woche nach Applikation fiel, die Vermutung nahe, dass die initiale Stimulation der Hypophyse durch das GnRH-Analogon zumindest bei einem Teil der Probanden tatsächlich stattgefunden hat. Das würde eine effektive Rezeptorbindung voraussetzen, welche nicht unwahrscheinlich ist, da TROSKIE et al. (1998) Sequenzhomologien von 80% bei den GnRH-Rezeptoren des Menschen und einer Echsenart feststellten. Darüber hinaus belegen Versuche an *Iguana iguana* (PHILLIPS et al., 1987) die Sensitivität der Leguanhypophysen gegenüber mGnRH.

Doch trotz der hohen Dosierung führte die dauerhafte Präsenz hoher Level an GnRH nicht zu der erwarteten Desensibilisierung der Hypophysenzellen, wie sie von Säugetieren bekannt ist. Von Fröschen weiß man, dass deren Hypophysen in vivo (McCREERY und LICHT, 1983) und in vitro (PORTER und LICHT, 1985a) offenbar resistenter gegen Desensibilisierung sind. LICHT und PORTER (1985b) ermittelten bei in-vitro-Experimenten mit Schmuckschildkröten recht diskrepante Ergebnisse: Hypophysen von Tieren, die im Frühling getötet wurden, zeigten eine extrem rapide Desensibilisierung der gonadotropen Zellen im Vergleich zu Säugetier-Hypophysen. Dagegen erwiesen sich die Hirnanhangsdrüsen von im Herbst getöteten Schildkröten als resistenter gegenüber Desensibilisierung als die von Säugetieren.

Vor diesem Hintergrund drängt sich die Vermutung auf, dass die Hypophysen von Grünen Leguanen ebenfalls bis zu einem gewissen Grad resistent gegen Desensibilisierung sein könnten. Während beim Menschen der Sensibilitätsverlust der gonadotropen Zellen innerhalb weniger Tage einsetzt, war bei den sechs Leguanen eine Woche nach Implantation noch nicht einmal eine initiale Stimulation der Steroidproduktion nachweisbar. Erst die Proben der zweiten Woche ließen einen unterschiedlich starken Anstieg erkennen. Wenn bereits die initiale Stimulation der Hypophysenfunktion bei den Echsen im Vergleich zum Säuger verzögert eintritt, könnte man annehmen, dass der Kontrollzeitraum von acht Wochen nach Applikation nicht ausreichend lange war, um eine ebenfalls verzögerte Desensibilisierung aufzudecken. Diese Möglichkeit wird eingeräumt. Da aber die vom Hersteller angegebene Wirkdauer des Präparates nach acht Wochen überschritten war, Angaben über Clearance-Raten von GnRH-Analoga bei Echsen nicht existierten und exogene Einflüsse auf Androgenlevel in der Haltung nicht länger vermieden werden konnten, erschienen weiterführende wöchentliche Blutentnahmen wenig sinnvoll.

Nachdem in der Auffangstation nach Beendigung der Kontrolluntersuchungen mehrere Anfragen nach kastrierten Leguanen eingegangen waren, wurden drei der neun Probanden drei Monate nach Buserelingebe operativ kastriert. So konnten bei diesen Tieren die Effekte

des Implantats auf die Keimdrüsen auch histologisch beurteilt werden: Die Kastration fand außerhalb der Paarungszeit im September statt. Die Abbildungen 38 und 39 zeigen zum Vergleich den Hoden eines unbehandelten Männchens während der Paarungszeit mit aktiver Spermiogenese und den inaktiven Hoden eines Tieres außerhalb der Paarungszeit.

Abb. 38: aktiver Hoden (HE-Färbung)

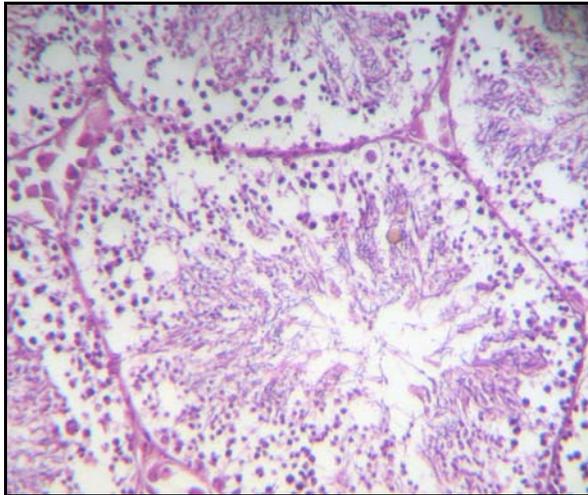
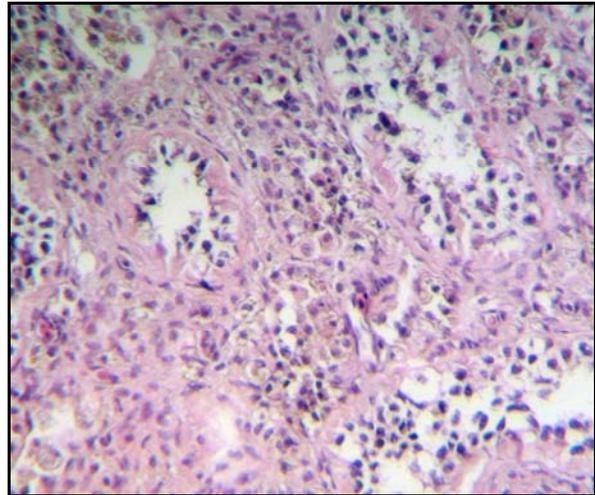


Abb. 39: inaktiver Hoden (HE-Färbung)



Bei einer Kastration im September sind inaktive Hoden zu erwarten. Ein Tier mit Buserelinbehandlung wies eine aktive Spermiogenese mit mangelnder Ausreifung auf (Abb.40), bei den anderen zwei Probanden (Abb. 41 und 42) war eine stark aufgelockerte Spermiogenese mit Nestern zusammengeballter degenerierender Spermatozyten 1. und 2. Ordnung im Hoden vorzufinden. Zum Teil waren noch ausgereifte Spermien im Lumen erkennbar. Insgesamt zeigte sich bei beiden Tieren das Bild einer abflauenden aktiven Spermiogenese.

Abb. 40: Spermiogenese mit mangelnder Ausreifung

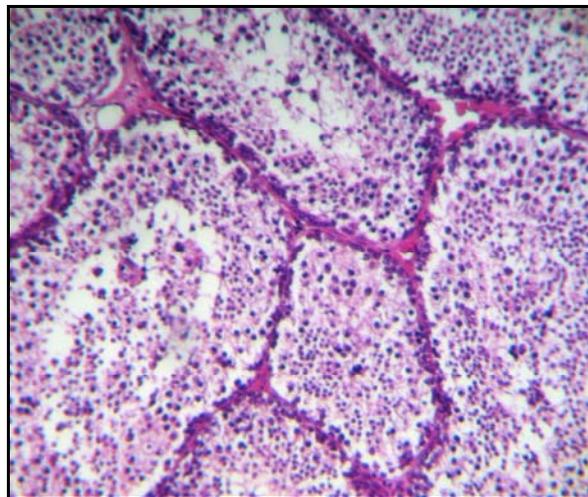


Abb. 41: abflauende Spermio-genese (HE-Färbung)

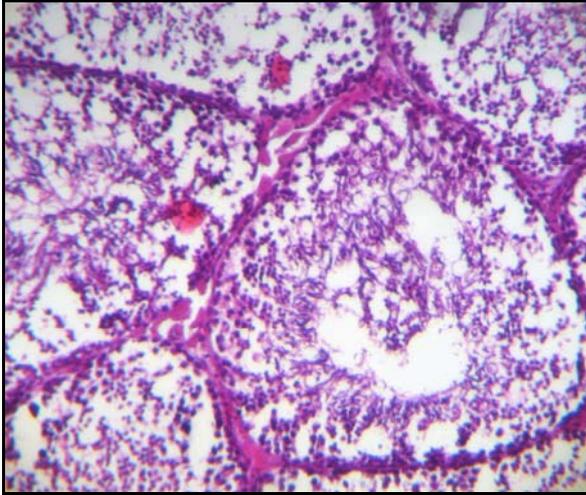
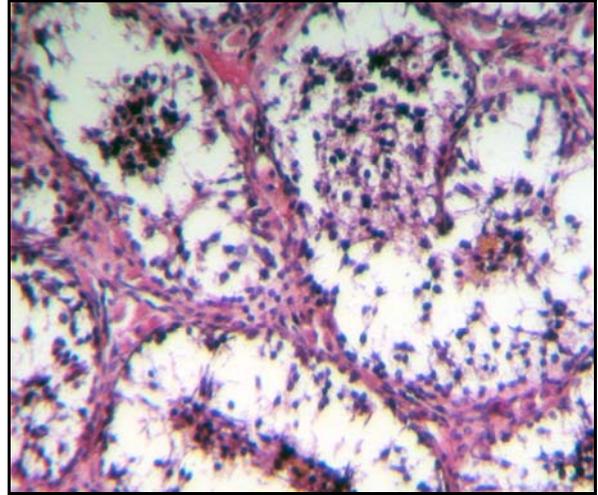


Abb. 42: abflauende Spermio-genese (HE-Färbung)



Die histologischen Auswertungen können als ein weiteres Indiz dafür gewertet werden, dass durch die Buserelingabe eine Anregung der Hypophysen- und infolgedessen der Hodenfunktion stattgefunden hat. Die aktive Spermio-genese außerhalb der Paarungszeit ist eindeutig auf eine exogene Stimulation zurückzuführen.

Zusammenfassend lässt sich feststellen, dass die Implantation eines Buserelin-Depots bei männlichen Grünen Leguanen innerhalb der für den Menschen angegebenen Wirkdauer nicht zu einem Absinken der Testosteronspiegel im Blut führt. Es wird angenommen, dass dies mit einer gewissen Resistenz der gonadotropen Hypophysenzellen gegenüber Desensibilisierung in Zusammenhang steht.

2. Videodokumentation der Hierarchiebildung bei Grünen Leguanen im Terrarium

2.1 Fehlerquellen

Um bei der Beobachtung einer Hierarchiebildung innerhalb eines umgrenzten Territoriums mögliche Einflussfaktoren zu minimieren, müssen visuelle und chemische Eindrücke von außerhalb so weit wie möglich unterbunden werden. Im für die Aufnahmen vorbereiteten Gehege bestand keinerlei Sichtkontakt zu anderen benachbarten Leguanen. Eine gegenseitige chemische Wahrnehmung war nicht komplett auszuschließen. Das Terrarium selbst war als gerade fertiggestellter Neubau frei von jeglichen Duftstoff-Markierungen anderer Leguane. Auch die Einrichtungsgegenstände wie Badebecken, Trinkwasser- und Futterschalen, Ruheboxen und Äste waren ungebraucht. Um allen sechs Leguanen eine gleichberechtigte Ausgangsposition als „Neulinge“ in einem unbekanntem Territorium zu garantieren, erfolgte das Einsetzen in das Gehege durch gleichzeitiges Öffnen der sechs Einzeltransportboxen. Der Zeitpunkt der Vergesellschaftung fiel auf den Monat März, also außerhalb der Paarungssaison – ein Zeitraum, währenddessen das Territorialverhalten in freier Wildbahn wenig ausgeprägt ist.

Bereits zu Beginn der Überwachung stellte sich heraus, dass die Anwesenheit eines Beobachters das Verhalten der Tiere sehr stark beeinflusst. Wie die Aufnahmen der ersten beiden Tage aufdeckten, zeigten die Leguane in Abwesenheit des Menschen sehr viel mehr Aktivität und Sozialverhalten untereinander. Aus diesem Grund wurde ab dem dritten Tag auf die zusätzliche persönliche Beobachtung zugunsten der Ungestörtheit der Tiere verzichtet und die Überwachung allein den Videokameras überlassen.

Die Videokameras waren innerhalb des Geheges an zwei oberen Ecken installiert, da von dort aus die Einsicht in alle Bereiche des Terrariums gewährleistet war. Durch mechanisches Einwirken der Leguane auf die Kameras kam es vereinzelt zu einem veränderten Winkel derselben, so dass sich zeitweise Bereiche des Geheges der Sicht entzogen. Durch mehrmals am Tag durchgeführte Kontrollen der Monitore konnten solche Verlagerungen der Videokameras zeitig entdeckt und korrigiert werden. Die Zusammenfassung der Daten in Wochenabschnitte ermöglicht die Vernachlässigung einzelner, nicht dokumentierter Stunden.

2.2 Allgemeine Beobachtungen

2.2.1 Aktivitäts- und Ruhephasen

Von Freiland-Beobachtungen Grüner Leguane in Venezuela (RODDA, 1992) ist bekannt, dass die Tiere vor Sonnenaufgang und nach Sonnenuntergang so gut wie keine Aktivität zeigen, sondern auf Ästen liegend schlafen. Um sicherzustellen, dass dies auch bei Leguanen in Terrarienhaltung der Fall ist, erstreckten sich die Aufnahmen während der ersten Woche überlappend von einer Stunde vor Beginn bis eine Stunde nach Ende des 12-Stunden-Beleuchtungszeitraumes.

Die Auswertung der Videokassetten bestätigte die Beobachtungen aus dem Freiland insofern, als dass sich keiner der Leguane vor Beleuchtungsbeginn des Terrariums bewegte. Dabei schienen die Tiere auf genau diesen Zeitpunkt als Tagesbeginn konditioniert zu sein. Durch das im Gehege integrierte Fenster nach außen drang besonders nach der Zeitumstellung, die in den Beobachtungszeitraum fiel, schon vor Einschalten der Lampen Tageslicht zu den Leguanen. Dies führte allerdings nicht zu einer früheren Beendigung ihrer Ruhephase.

Bei Beleuchtungsbeginn suchten alle Tiere sofort die Sonnenplätze auf, um sich aufzuwärmen. Obwohl fünf großzügig bemessene Sonnenplätze zur Verfügung standen, kam es bereits in dieser Situation zu massiven Drohgebärden vor allem durch Leguan 5, der gerade in den ersten Tagen vergeblich versuchte, alle anderen Leguane von den Lampen fernzuhalten und sie in ihrem Thermoregulationsverhalten zu behindern. Die ruhige Phase des Sonnens dauerte jeden Morgen zwischen 30 Minuten und zwei Stunden. Über den Tag verteilt traten im gesamten Überwachungszeitraum nur wenige Ruhephasen auf, die jeweils 20 bis 40 Minuten andauerten. Dies steht im Gegensatz zu den Leguanen im Freiland, die außerhalb der Paarungssaison einen Großteil des Tages ruhen.

Erst bei Einbruch der Dämmerung verminderte sich die Aktivität meistens für eine Stunde. Bei Löschung des Lichts brach besonders in den ersten Tagen Hektik beim Aufsuchen eines geeigneten Schlafplatzes aus. Dabei wurden erwartungsgemäß die höchsten Äste, aber auch die Sonnenplätze bevorzugt aufgesucht, als wollten die Tiere die noch weiter abgestrahlte Wärme nutzen oder sich schon am Vorabend den bevorzugten Platz sichern. Diverse Rangeleien um den Schlafplatz endeten – in Übereinstimmung mit RODDA (1992) – spätestens eine halbe Stunde nach dem künstlichen Anbruch der Nacht. Die Schlafpositionen der Tiere waren am nächsten Morgen jeweils völlig unverändert. Es ist also davon auszugehen, dass auch bei Grünen Leguanen in der Terrarienhaltung nachts keinerlei Aktivität auftritt.

2.2.2 Fressverhalten

Zum Fressverhalten ist anzumerken, dass die Tiere erstens mit großer Gier das täglich ausreichend angebotene Futter aufnahmen und zweitens während des Fressens aus einer Futterschüssel keinerlei agonistische Interaktionen zeigten. Erst gegen Ende des Tages, wenn sich die Futterschüssel allmählich leerte, wurden die Reste mit Drohgebärden verteidigt. Dieses Verhalten zeigte wiederum Leguan 5 besonders häufig. War der Zugang zum Futter während des Tages durch andere Artgenossen verwehrt oder liefen vom Futter unabhängige störende Interaktionen am Boden ab, kam es oft vor, dass die Tiere ergattertes Futter im Maul auf einen hohen Ast transportierten und erst dort in Ruhe fraßen.

Auffallend war außerdem folgendes Phänomen: Wann immer ein Leguan aus einer Interaktion als Verlierer hervorging und im Anschluss auf den Boden flüchtete oder auswich, kam es unmittelbar darauffolgend in allen Fällen zur Futteraufnahme. Dabei schien das Fressen als eine Art Übersprungshandlung ausgeführt zu werden. Eine andere Erklärung wäre, dass die Tiere – um Energie zu sparen – die Gelegenheit zur Futteraufnahme wahrnahmen, wenn sie sich gerade auf dem Boden befanden.

2.2.3 Kleingruppenbildung

Bereits die ersten Tage der Vergesellschaftung ließen erkennen, dass bestimmte Leguane vermehrt die Nähe von anderen suchten. Die beiden größeren Weibchen der Gruppe, Leguan 3 und 4, hielten sich zunächst beide bevorzugt nahe dem größten Männchen, Leguan 6, auf. Aber schon gegen Ende der ersten Woche führte Leguan 3 innerhalb der Gruppe eher ein Einzelgängerdasein. Das kleine Weibchen, Leguan 1, versuchte von Anfang an, vom frequent drohenden Männchen 5 in dessen Umfeld geduldet zu werden. Mehrfach näherte sich dieses Weibchen dem Leguan 5 trotz massiver Drohgebärden in Demutshaltung, indem es den Kopf unter den Kehllappen des Männchens legte und mit geschlossenen Augen verharrte. Tatsächlich lag dieses Paar dann zwei Tage häufiger beieinander und suchte gemeinsam die Futterschüssel auf. Mit der gegen Ende der ersten Woche rasch sinkenden Hemmschwelle für Beißattacken in der Gruppe insgesamt lösten sich die Gruppierungen der ersten Tage allerdings auf.

2.2.4 Territorialverhalten

Unter begrenzten räumlichen Bedingungen wechseln von Natur aus territoriale Tiere zur Ausbildung einer Hierarchie (BRATTSTROM, 1974; DUGAN und WIEWANDT, 1982). Damit verbundene agonistische Interaktionen waren bei der Vergesellschaftung der sechs Leguane zu erwarten. Überraschenderweise verhielt sich Leguan 5 zusätzlich ausgesprochen territorial. Innerhalb des begrenzten Geheges wählte er sich mehrere Tage hintereinander einen Sonnenplatz in der Ecke aus und versuchte, ausgehend davon ein Territorium von etwa einem Meter Radius gegen das Eindringen der Artgenossen zu verteidigen. Er zeigte dabei typisches Patrouillerverhalten, indem er ununterbrochen die imaginären Grenzen am Boden und auf den Ästen ablief und Drohgebärden zeigte. Sich nähernde Leguane wurden sofort vertrieben. Keines der anderen Tiere verhielt sich derart. Durch die kräftezehrenden Bemühungen sichtlich geschwächt musste Leguan 5 dieses Bestreben schließlich aufgeben und beschränkte sich in der Folge auf die Eroberung des bevorzugten Sonnenplatzes.

2.3 Agonistische Interaktionen

Agonistische Interaktionen traten ab dem zweiten Tag der Vergesellschaftung auf. Wie bereits erwähnt ist deren Anzahl auch von der Präsenz des Menschen beeinflusst. Am Wochenende, wenn die Tiere nur einmal täglich mit Futter und frischem Wasser versorgt wurden und sonst völlig ungestört waren, stiegen die Interaktionen im Vergleich zum Wochenalltag sogar noch einmal an. Ein Halter sollte sich also nicht darauf verlassen, dass von ihm nicht beobachtete agonistische Interaktionen tatsächlich nicht auftreten. Hat die Aggression eine gewisse Schwelle überschritten, wird sie allerdings auch trotz Anwesenheit von diversen Störfaktoren deutlich.

Grundsätzlich kann aus den Videoaufnahmen geschlossen werden, dass in den Ruhephasen tagsüber von den Tieren eine gegenseitige Distanz von circa einer Kopf-Rumpf-Länge als minimaler Entfernung gewahrt wurde. Auf eine Unterschreitung dieses Abstandes reagierten die Leguane sofort oder mit einigen Minuten Verzögerung mit Drohgebärden oder Ausweichen.

Sämtliche dokumentierten agonistischen Interaktionen liefen ohne eine gegenseitige körperliche Verletzung ab. Die Beschaffenheit des Geheges spielte dabei mit Sicherheit eine entscheidende Rolle. Allein durch die Größe des Terrariums war die Möglichkeit zur Flucht

in den meisten Situationen gegeben. Dazu sei angemerkt, dass die heftige defensive Aggression, die alle sechs Leguane in enger bemessener Einzelhaltung vor der Vergesellschaftung gegenüber dem Menschen gezeigt hatten, im großen Gehege völlig verschwunden war. Die Tiere tolerierten eintretende Menschen und entzogen sich unter Umständen durch Flucht. Die Anordnung der Äste stellte überwiegend mehrere Zugangs- und Fluchtwege sicher und auch über die Gitterwände konnten die Tiere jederzeit ausweichen.

Die nach oben offenen hängenden Plastikboxen unterhalb der Lampen wurden von den Tieren nicht in der erwarteten Weise angenommen. Sie waren vorgesehen als sichtgeschützte Ruhe- und Sonnenplätze. Jedoch ruhte kein Tier in den Boxen, vermutlich da durch die Seitenwände der eigene Visus deutlich eingeschränkt war. Vielmehr bevorzugten sie, sich oben auf die Boxen zu legen, wo sie das gesamte Territorium sehen konnten. Nachträglich wurden daher kleinere Äste oben auf den Kistenöffnungen befestigt.

Die sichtgeschützten Innenräume der Boxen erfüllten aber eine andere wichtige Funktion. Wenn einer der Leguane flüchten musste, tauchte er häufig einfach in eine der Boxen ab, um sich schnellstmöglich aus der Sicht des Aggressors zu entfernen, ohne dabei eine große Strecke zurücklegen zu müssen. In mehreren Fällen wurde ein kurzer Aufenthalt in den Boxen in Kampfpausen zum Ausruhen genutzt. Es ist anzunehmen, dass derartige Versteckmöglichkeiten stark verletzten Leguanen, die in der Klinik für Fische und Reptilien als Patienten vorgestellt wurden, nicht zur Verfügung gestanden waren. Wie in Kapitel II 2.2.1 beschrieben, laufen die agonistischen Interaktionen nach ritualisierten Mustern ab, die aber zum Beispiel durch den permanenten Dauerreiz der sichtbaren Anwesenheit eines Kontrahenten durchbrochen werden und zu massiven Verletzungen führen können.

In Anzahl und Ausführung von Drohgebärden, Bissen und Kämpfen waren bei den sechs Leguanen keine geschlechtsspezifischen Unterschiede erkennbar. Besonders das weibliche Tier 3 fiel durch massive Drohgebärden und häufige Beißattacken auf. Es wäre vorstellbar, dass die Gründe für die gesteigerte Aggressivität dieses Weibchens in seiner Embryonalentwicklung liegen. FLORES et al. (1994) dokumentierten schnelleres Wachstum, männlicheren Habitus und ein verzögertes Einsetzen der Geschlechtsreife bei weiblichen Leopardgeckos, die aus hochtemperierten Eiern geschlüpft waren. In der Tat waren alle drei Leguanweibchen wegen Aggressivität in der Auffangstation abgegeben worden und aufgrund ihres männlichen Aussehens und lange Zeit im Ultraschall nicht nachweisbaren Ovarien während der Videoaufzeichnungen für Männchen gehalten worden.

GODWIN und CREWS (1997) konnten ebenfalls bei Leopardgeckos nachweisen, dass Männchen und Weibchen aus Eiern der gleichen Inkubationstemperatur ähnlich aggressives Verhalten zeigten und bestimmte Areale im limbischen System bei beiden Geschlechtern größer ausgeprägt waren als bei Weibchen einer niedrigeren Inkubationstemperatur. Ob dies auch für andere Echsenarten wie zum Beispiel Grüne Leguane zutrifft, bleibt unklar.

An dieser Stelle soll nicht noch einmal im Einzelnen auf die Ergebnisse der Auswertung eingegangen, sondern vielmehr auf bestimmte Aspekte der agonistischen Interaktionen hingewiesen werden:

Im Zusammenhang mit verschiedenen agonistischen Interaktionen kam es immer wieder zu einer Art „frustrierter“ beziehungsweise „ungerichteter“ Aggression, insofern, als dass ein Leguan, der gerade aus einer Situation als Verlierer hervorgegangen war, direkt im Anschluss ein rangniedrigeres Tier attackierte, biss und in die Flucht schlug. GRZIMEK beschrieb 1949 das Phänomen „Radfahrer-Reaktion“ bei Primaten und Equiden und auch von Hunden und Katzen ist diese Form der Aggression bekannt (OVERALL, 1997).

Ein anderer Gesichtspunkt des Aggressionsverhaltens – der in freier Wildbahn in der Form wohl selten vorkommt – konnte ebenfalls mehrmals beobachtet werden: Entwickelte sich eine Interaktion dahingehend, dass für den unterlegenen Part keinerlei Möglichkeit zur Flucht bestand, zum Beispiel durch die Position in einer Ecke oder Sackgasse des Geheges, unterbrach der in dem Moment dominante Leguan sein Verhalten und entfernte sich ein Stück, drehte dem Gegner sogar den Rücken zu. Kam dieser dann aus der Ecke heraus, wurde der Kampf weitergeführt und schließlich durch Flucht beendet. Dies macht klar, dass die Tiere mit Kämpfen nicht das Ziel verfolgen, den Gegner ernsthaft zu verletzen, sondern ihn zu vertreiben.

Auffallend war außerdem die Beobachtung von scheinbarer Solidarität unter den Niedrigrangigen. Zweimal konnte dokumentiert werden, wie sich Leguan 2 in Attacken von Leguan 5 auf Leguan 1 einmischte. Von einer entfernten Position aus stürzte sich das Tier auf den Rücken des Aggressors und biss mehrfach zu, worauf dieser von Leguan 1 abließ. Möglicherweise ist diese Reaktion darauf zurückzuführen, dass aggressive Interaktionen bei zunächst unbeteiligten Artgenossen Aggressivität stimulieren. Derartige Gruppenaggression kommt zum Beispiel bei Hunden vor (OVERALL, 1997; FEDDERSEN-PETERSEN, 2004) und steht nicht im Zusammenhang mit individueller Unterstützung.

Während sich bei den meisten Spezies hierarchische Strukturen innerhalb einer Woche etablieren (WINGFIELD und MARLER, 1988), geben PHILLIPS et al. (1993) für männliche Grüne Leguane den Zeitraum von einem Monat an. Die ersten drei Wochen der Vergesellschaftung waren von sehr häufigen agonistischen Interaktionen geprägt. Eine eindeutige Rangfolge etablierte sich aber nur teilweise und korrelierte nicht unbedingt mit der Zahl der Drohgebärden.

Leguan 1 wurde sehr häufig gebissen und vertrieben, ging während des gesamten Monats kein einziges Mal als Sieger aus einer Interaktion hervor und kann eindeutig als das rangniedrigste Tier in der Gruppe betrachtet werden. Leguan 2 nahm anfangs ebenfalls eine niedrige Position ein, konnte sich aber mit der Zeit besser behaupten. Leguan 6, das größte Männchen, ging Interaktionen weitgehend aus dem Weg und zeigte verhältnismäßig wenig Drohgebärden. Den häufigen Kopfbewegungen des kleinen Männchens 5 begegnete er mit Nichtbeachtung oder konnte den hyperaktiven Geschlechtsgenossen häufig allein mit dem Aufstellen des Kehllappens einschüchtern. Daraus lässt sich schließen, dass Leguan 6 das eigentlich dominante Tier der Semiadulten-Gruppe war, obwohl Leguan 5 mit Abstand am häufigsten Drohgebärden präsentierte und aus den meisten Interaktionen als Sieger hervorging.

Dem körperlichen Kräftegleichgewicht in der Semiadulten-Gruppe ist es wohl zuzuschreiben, dass in Ermangelung einer stabilen Rangordnung ein kontinuierlicher Wettstreit um bevorzugte Plätze stattfand. Erst als die zwei fremden adulten Leguane zur Gruppe stießen, etablierte sich eine geordnete Hierarchie innerhalb von vier Tagen. Der größere von beiden zeigte wider Erwarten jedoch kein Dominanzgehabe, sondern nahm sehr schnell eine niedrige Stellung ein. Eine Woche nach Beendigung der Aufzeichnungen steigerte sich die Stresssituation für dieses Tier so, dass es sich innerhalb von wenigen Stunden die Schnauze am Gitter massiv blutig gerieben hatte (Abb. 43) und daraufhin wieder in Einzelhaltung verbracht wurde. In diesem Fall hatte die Körpergröße als wichtige Determinante für Dominanz (ALBERTS, 1994) keine ausreichend starke Funktion.

Das zweite adulte Tier hatte wie in Kapitel IV 2.2.2 beschrieben bereits in der ersten Stunde nach seinem Eindringen in das von anderen Leguanen besetzte Territorium gegenüber allen Artgenossen seine dominante Position deutlich gemacht. Ab dem vierten Tag war erreicht, was nach Festlegung von Dominanzpositionen laut WILSON (1975) normalerweise folgt: eine drastische Abnahme der Aggression und sämtlicher agonistischer Interaktionen.

Aus den Beobachtungen wurde deutlich, dass sich eine Hierarchie unter etwa gleichaltrigen Grünen Leguanen nur schwer ausbilden kann. Ob die Tiere während der ständigen Wettstreite in der Semiadulten-Gruppe oder in der Unterdrückung durch ein dominantes Männchen mehr

Stress ausgesetzt waren, soll anhand von Corticosteronanalysen festgestellt werden. Blutproben der Leguane von Tag 0, Tag 20 und Tag 30 der Vergesellschaftung wurden an ein externes Labor übermittelt. Die Ergebnisse stehen zum jetzigen Zeitpunkt noch aus.

Abb. 43: Leguan 7



2.4 Begleiterscheinungen und Folgen der Hierarchiebildung

2.4.1 Testosteronlevel

Unmittelbar vor Vergesellschaftung an Tag 0, an Tag 20 und an Tag 30 wurden jeweils die Testosteronlevel der männlichen Grünen Leguane bestimmt. An Tag 24 stießen die beiden Adulten zur Gruppe dazu. Die Androgenspiegel der Leguane 2 und 6 lagen an allen drei Zeitpunkten nahe der unteren Nachweisgrenze bei 0,3 ng/ml. Leguan 5, der extrem viel intraspezifische Aggression zeigte, wies wider Erwarten ebenfalls geringe Konzentrationen an Testosteron auf, die nach Etablierung der Hierarchie noch weiter abfielen. Bei Leguan 7 konnte eine leichte Absenkung des Wertes in der Gruppenhaltung im Vergleich zur Einzelhaltung beobachtet werden, was vermutlich durch die hohe Stresseinwirkung und dem damit erhöhten Corticosteronlevel verursacht wurde. Das dominante Männchen 8 zeigte insgesamt hohe Konzentrationen an Androgen mit kaum merklicher Beeinflussung durch seine Position in der Hierarchie. Insgesamt scheinen die Testosteronspiegel bei den vergesellschafteten Tieren wenig sensibel auf Aggression und Stress zu reagieren.

Abb.44: Darstellung der Testosteronlevel der semiadulten männlichen Leguane an Tag 0, 20 und 30

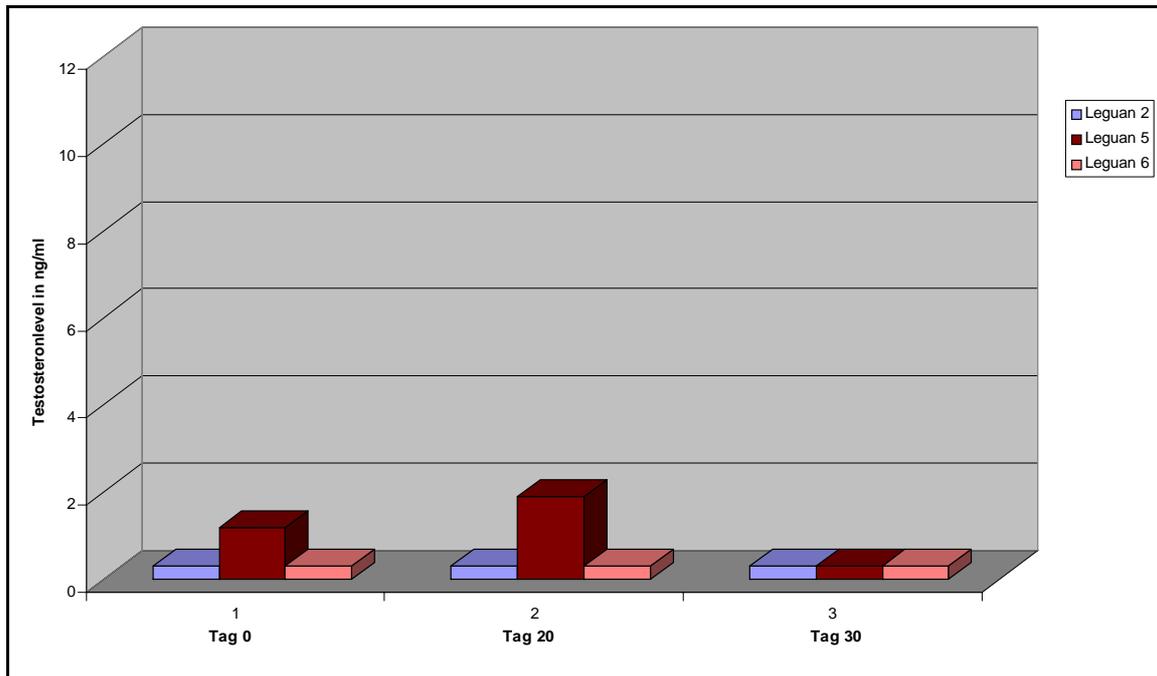
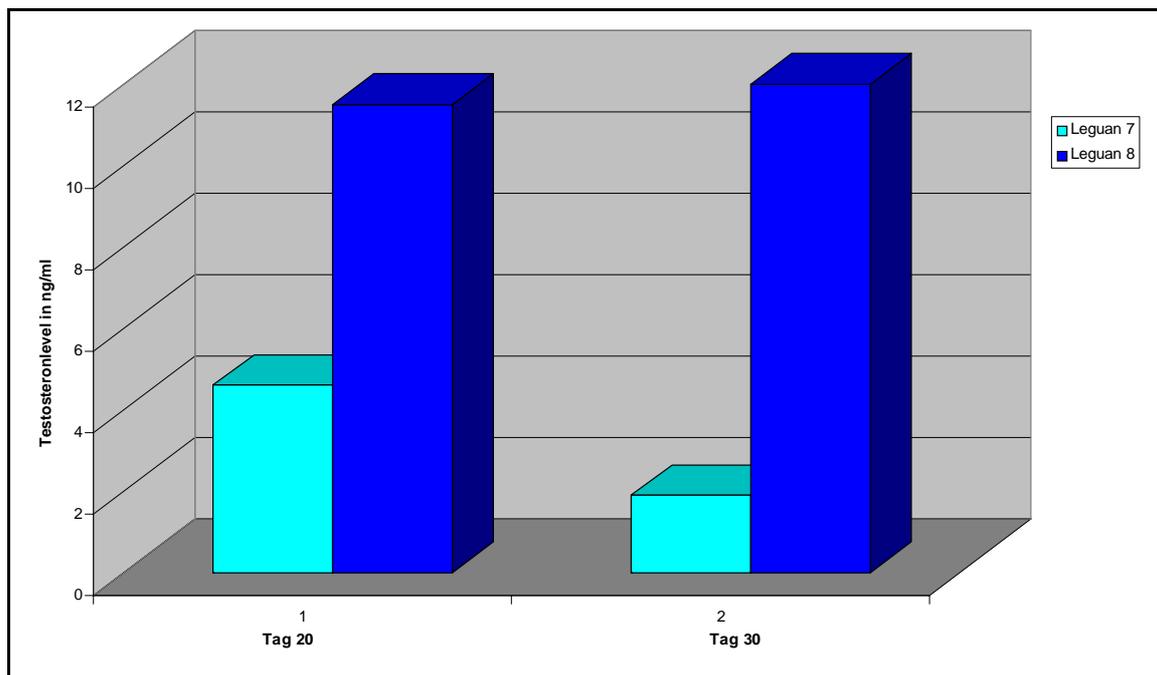


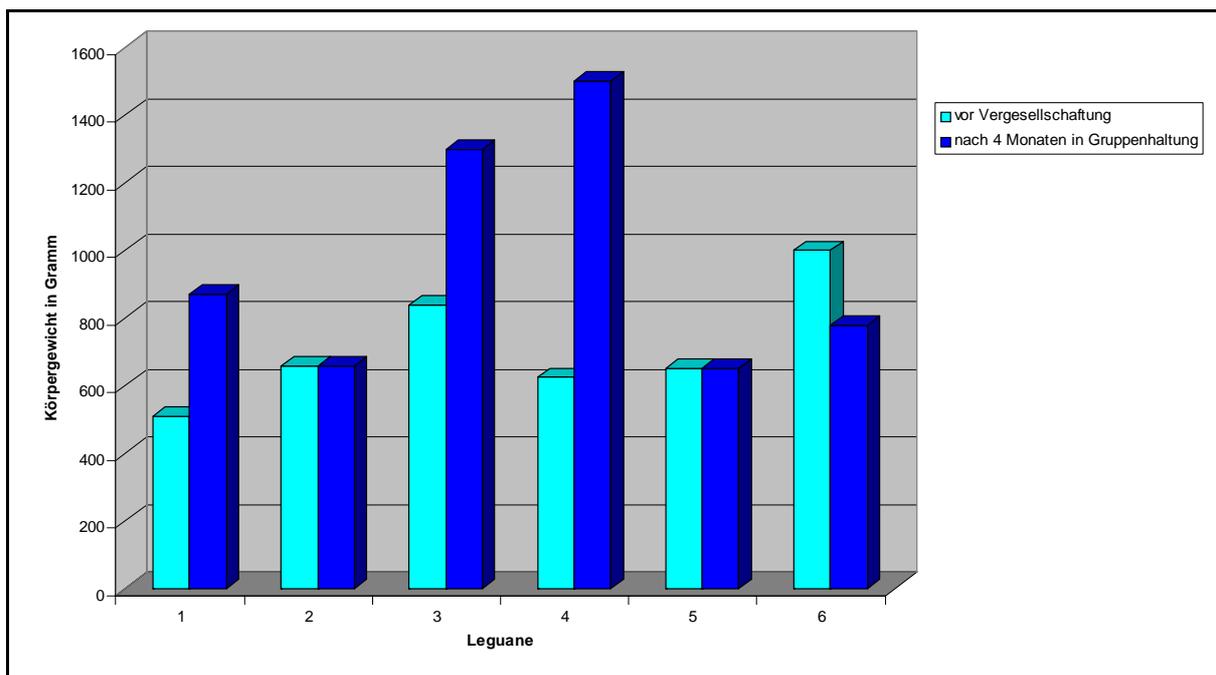
Abb.45: Darstellung der Testosteronlevel der adulten männlichen Leguane vor Vergesellschaftung (Tag 20) und während Gruppenhaltung (Tag 30)



2.4.2 Gewichtsveränderungen

Die Körpergewichte der Semiadulten wurden bei Vergesellschaftung und nach vier Monaten in Gruppenhaltung dokumentiert. Im direkten Vergleich wird eindrucksvoll klar, dass die drei Weibchen von der stabilen Hierarchie offensichtlich profitierten. Sie waren die Einzigen, die ihr Gewicht vermehren konnten und einen regelrechten Wachstumsschub zeigten. Das Gewicht der drei semiadulten Männchen jedoch stagnierte – Leguan 2 und 5 nahmen in vier Monaten kein Gramm zu, Leguan 6 hatte sogar Körpermasse verloren. Dies veranschaulicht noch einmal einen Aspekt der Nachteile unterdrückter Männchen innerhalb hierarchischer Strukturen.

Abb. 46: Darstellung der Gewichtsveränderungen der Semiadulten im Vergleich vor der Vergesellschaftung und nach vier Monaten in Gruppenhaltung



VI. ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen dieser Dissertation wurden die Serum-Testosteronlevel von 69 männlichen Grünen Leguanen (*Iguana iguana*) aus Terrarienhaltung mittels Enzymimmunoassay (EIA) bestimmt und in Bezug zur Jahreszeit und aggressivem Verhalten gesetzt. Es konnte gezeigt werden, dass die Androgenlevel aggressiver männlicher Leguane das ganze Jahr über auf sehr viel höherem Niveau lagen als die der nicht-aggressiven Männchen. Außerhalb der Paarungszeit fand nur eine geringe Absenkung der Testosteronkonzentrationen statt.

21 männliche Grüne Leguane wurden operativ kastriert und deren Androgenlevel vor der Gonadektomie und eine Woche post operationem gemessen. Die unterschiedlich hohen Ausgangswerte sanken kurz nach der Kastration auf Konzentrationen nahe der unteren Nachweisgrenze ab. In der Langzeitkontrolle ein Jahr post operationem konnte ein leichter Wiederanstieg des Testosteronlevels nachgewiesen werden. Das Verhalten nach Kastration variierte bei dominanten Männchen von unvermindert aggressiv bis deutlich weniger aggressiv unabhängig vom Alter der Tiere. Alle nicht-aggressiven oder unterdrückten Männchen aber wurden sechs Monate nach der Gonadektomie von dominanten Artgenossen geduldet. Die Kastration der Unterdrückten stellt somit in jedem Fall eine Möglichkeit dar, mehrere Männchen konfliktarm zu vergesellschaften.

Als reversible Alternative zur Gonadektomie wurde die chemische Kastration durch subkutane Implantation eines GnRH-Analogen (Buserelin) an männlichen Grünen Leguanen erprobt. Beim Säuger führt der Wirkstoff nach kurzer initialer Stimulation durch Desensibilisierung zur Blockierung der gonadotropen Hypophysenfunktion. Bei den Grünen Leguanen gab ein Anstieg der Testosteronlevel ohne darauffolgenden Abfall innerhalb von zwei Monaten nach Buserelingebe Hinweise auf eine Stimulation der Hypophyse ohne Desensibilisierung. An Einzeltieren konnte zusätzlich eine histologische Auswertung der Keimdrüsen durchgeführt werden, durch die eine aktive Spermiogenese außerhalb der Paarungszeit nachgewiesen werden konnte. Die Ergebnisse der Untersuchungen lassen vermuten, dass die Gabe des GnRH-Analogen Buserelin keine wirksame Methode der chemischen Kastration beim männlichen Grünen Leguan darstellt.

Unter begrenzten räumlichen Bedingungen konnte die Ausbildung einer Hierarchie zwischen ursprünglich territorialen Grünen Leguanen mittels Videoüberwachung über einen Zeitraum von vier Wochen dokumentiert werden. Die Testosteronlevel der männlichen Tiere standen dabei weder im Zusammenhang mit der Anzahl der agonistischen Interaktionen noch zeigten sie sich sensibel gegenüber deren Einflüssen.

VI. SUMMARY

The aggressive behavior of the captive male green iguana and the effects of surgical and chemical castration on testosterone-levels and behavior

In the course of this study, the serum-testosterone-levels of 69 captive male green iguanas (*Iguana iguana*) were determined using Enzyme Immuno Assay (EIA) in relation to season and aggressive behaviour.

It was shown that throughout the whole year androgen levels of aggressive male iguanas are much higher than those of non-aggressive ones. Outside the mating season only a slight decline in testosterone concentrations occurred.

21 male green iguanas were neutered surgically. Their androgen level was determined before the gonadectomy and then again one week after surgery. Shortly after neutering, the different initial values dropped to concentrations close to the limit of detectability. In the long-term control, one year after surgery a slight increase of the testosterone level could be detected. After neutering the behaviour of dominant males varied from unabatedly aggressive to decidedly less aggressive independent of the animals' age. However, all the non-aggressive or suppressed males were tolerated by dominant male iguanas six month after the gonadectomy. Consequently the neutering of suppressed males presents a possibility of integrating several males into an all-male-group with little to no conflict.

As a reversible alternative to gonadectomy, the chemical castration of male green iguanas by subcutaneous implantation of a GnRH-analogue (Busereline) was put to the test. In mammals this agent will, after a short initial stimulation, result in the inhibition of the gonadotropic pituitary gland function by desensitization.

In green iguanas an increase of the testosterone levels without a subsequent drop within two months after administration of Buserelin gave evidence of a stimulation of the pituitary gland without desensitization. Additionally a histological examination of the gonads of individual animals was carried out, in which an active spermiogenesis outside the mating season was proven. From the results of the examinations it was deduced that the administration of the GnRH-analogue Busereline is not an effective method for chemically castrating male green iguanas.

Under spatially limited conditions, the formation of a hierarchy between originally territorial green iguanas was documented by means of video-monitoring these animals over a period of four weeks. The testosterone levels of the male animals neither correlated with the number of agonistic interactions, nor did they appear to be sensitive to their influences.

VIII. LITERATURVERZEICHNIS

- ADKINS, E., SCHLESINGER, L. (1979)
Androgens and the social behavior of male and female lizards (*Anolis carolinensis*)
Hormones and Behavior 13, 139-152
- ALBERTS, A.C., PRATT, N.C., PHILLIPS, J.A. (1992)
Seasonal productivity of lizard femoral glands: Relationship to social dominance and androgen levels
Physiology and Behavior 51, 729-733
- ALBERTS, A.C. (1993)
Chemical and behavioral studies of femoral gland secretions in iguanid lizards
Brain, Behavior and Evolution 41, 255-260
- ALBERTS, A.C., WERNER, D.I. (1993)
Chemical recognition of unfamiliar conspecifics by green iguanas: functional significance of different signal components
Animal Behavior 46, 197-199
- ALBERTS, A.C. (1994)
Dominance hierarchies in male lizards: Implications for zoo management programs
Zoo Biology 13, 479-490
- AMOSS, M., BURGUS, R., BLACKWELL, P., VALE, W., FELLOWS, R., GUILLEMIN, R. (1971)
Purification, amino acid composition and N-terminus of the hypothalamic luteinizing hormone releasing factor (LRF) of ovine origin
Biochemical and Biophysical Research Communications 44, 205-210
- ARNOLD, A.P., BREEDLOVE, S.M. (1985)
Organizational and activational effects of sex steroids on brain and behavior: A reanalysis
Hormones and Behavior 19, 469-498
- ARSLAN, M., ZAIDI, P., BINT AKHTAR, F., QAZI, M.H. (1981)
Effect of intratesticular administration of gonadotropins on testicular and plasma androgen concentration in the lizard, *Uromastix hardwicki*
General and Comparative Endocrinology 43, 422-426
- BALL, J.N. (1981)
Hypothalamic control of the pars distalis in fishes, amphibians and reptiles
General and Comparative Endocrinology 44, 135-170
- BARRY, J., HOFFMAN, G.E., WRAY, S. (1985)
LHRH-containing systems
In: *Handbook of chemical neuroanatomy* (A. Bjorklund and T. Hokfelt eds.), Vol. 4, 166-215
Elsevier, Amsterdam

- BAUR, M., HÄRTL, E., HOFFMANN, R.W., WEBER, F. (2004)
Die Kastration männlicher Grüner Leguane, *Iguana iguana*
Tierärztliche Umschau 59, 113-120
- BENNIS, M., DUBOURG, P., GAMRANI, H., CALAS, A., KAH, O. (1989)
Existence of a GnRH immunoreactive nucleus in the dorsal midbrain tegmentum of the chameleon
General and Comparative Endocrinology 75, 195-203
- BRACKIN, M.F. (1978)
The relation of rank to physiological state in *Cnemidophorus sexlineatus* dominance hierarchies
Herpetologica 34, 185-191
- BRATTSTROM, B.H. (1974)
The evolution of reptilian social behavior
American Zoologist 14, 35-49
- BULL, J.J. (1980)
Sex determination in reptiles
Quarterly Review of Biology 55, 3-21
- BURGHARDT, G.M., ALLEN, B.A., FRANK, H. (1986)
Exploratory tongue-flicking by green iguanas in laboratory and field
In: *Chemical signals in vertebrates* (D. Duvall, D. Müller-Schwarze, R.M. Silverstein, eds.), Vol.4, 305-321
Plenum Press, New York
- CALLARD, I.P. (1967)
Testicular steroid synthesis in the snake, *Natrix sipedon pictiventris*
Journal of Endocrinology 37, 105-106
- CALLARD, I.P., CHAN, S.W.C., POTTS, M.A. (1972a)
The control of the reptilian gonad
American Zoologist 12, 273-287
- CALLARD, I.P., DOOLITTLE, J., BANKS, W.L., CHAN, S.W.C. (1972b)
Recent studies on the control of the reptilian ovarian cycle
General and Comparative Endocrinology Supplements 3, 65-75
- CALLARD, P., LANCE, V. (1977)
The control of reptilian follicular cycles
In: *Reproduction and Evolution* (J.H. Calaby, C.H. Tyndale-Biscoe, eds.), 199-210
Australian Academy of Science, Canberra City
- CALLARD, I.P., RYAN, K.J. (1977)
Gonadotropin action and androgen synthesis in enzyme dispersed testicular cells of the turtle
General and Comparative Endocrinology 31, 414-421

- CALLARD, I.P., CALLARD, G.V., LANCE, V., BOLAFFI, J.L., ROSETT, J.S. (1978)
Testicular regulation in non-mammalian vertebrates
Biology of Reproduction 18, 16-43
- CALLARD, I.P., PETRO, Z., RYAN, K.J. (1978)
Phylogenetic distribution of aromatase and other androgen-converting enzymes in the central nervous system
Endocrinology 103, 2283-2290
- CAROLL, R.L. (1969)
Origin of reptiles
In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans, A.d'À. Bellairs, T.S. Parsons, eds.) Vol 1, 1-44
Academic Press, London and New York
- CAROTHERS, J.H. (1981)
Dominance and competition in an herbivorous lizard
Behavioral Ecology and Sociobiology 8, 261-266
- CARPENTER, C.C. (1982)
The aggressive displays of iguanine lizards
In: *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt, A.S. Rand, eds.), 215-231
Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA
- CIARCIA, G., PAOLUCCI, M., BOTTE, V. (1989)
Effects of Gonadotropin-releasing hormone variants on reproductive organs and plasma testosterone in the male lizard, *Podarcis s. sicula*
Journal of Neuroendocrinology 1, 205-208
- COLE, C.G. (1966)
Femoral glands in lizards: a review
Herpetologica 22, 199-206
- COOKE, B., HEGSTROM, C.D., VILLENEUVE, L.S., BREEDLOVE, S.M. (1998)
Sexual differentiation of the vertebrate brain: Principles and mechanisms
Frontiers of Neuroendocrinology 19, 323-262
- COOPER, W.E., VITT, L.J. (1984)
Conspecific odor detection by the male broad-headed skink, *Eumeces latipes*
Journal of Experimental Zoology, 230, 199-209
- COOPER, W.E., MENDONCA, M.T., VITT, L.J. (1987)
Induction of orange head coloration and activation of courtship and aggression by testosterone in the male broad-headed skink (*Eumeces laticeps*)
Journal of Herpetology 21, 96-101
- CREWS, D. (1974)
Effects of group stability, male-male aggression, and male courtship behavior on environmentally-induced ovarian recrudescence in the lizard *Anolis carolinensis*
Journal of Zoology 172, 419-441

- CREWS, D., TRAINA, V., WETZEL, F.T., MULLER, C. (1978)
Hormonal control of male reproductive behavior in the lizard, *Anolis carolinensis*:
Role of testosterone, dihydrotestosterone and estradiol
Endocrinology 103, 1814-1821
- CREWS, D. (1980)
Interrelationships among ecological, behavioral and neuroendocrine processes in the
reproductive cycle of *Anolis carolinensis* and other reptiles
In: *Advances in the study of behavior* (J.S. Rosenblatt, R.A. Hinde, C.G. Beer, M.C.
Busnel, eds.), Vol. 11, 1-73
Academic Press, New York
- CREWS, D. (1994)
Temperature, steroids and sex determination
Journal of Endocrinology 142, 1-8
- CREWS, D. (1996)
Temperature-dependent sex determination: The interplay of steroid hormones and
temperature
Zoological Science 13, 1-13
- CREWS, D., GODWIN, J., HARTMAN, V., GRAMMER, M., PREDIGER, E.A.,
SHEPPHERD, R. (1996)
Intrahypothalamic implantation of progesterone in castrated male whiptail lizards
(*Cnemidoporus inornatus*) elicits courtship and copulatory behavior and affects
abdrogen receptor- and progesterone receptor- mRNA expression in the brain
The Journal of Neuroscience 16(22), 7347-7352
- DAMASSA, D.A., CATES, J.M. (1995)
Sexhormone-binding globulin and male sexual development
Neuroscience and Biobehavioral Reviews 19, 165-175
- DANIELS, E.L., LICHT, P., GALLO, A.B. (1979)
Relation between biological potency and clearance rates of gonadotropins in the lizard
Anolis carolinensis
General and Comparative Endocrinology 38, 21-27
- DE NARDO, D.F., LICHT, P. (1993)
Effects of corticosterone on social behavior of male lizards
Hormones and Behavior 27, 184-199
- DE NARDO, D.F., SINERVO, B. (1994)
Effects of steroid hormone interaction on activity and home-range size of male lizards
Hormones and Behavior 28, 273-287
- DENVER, R.J., LICHT, P. (1991)
Dependence of body growth on thyroid activity in turtles
The Journal of Experimental Zoology 258, 48-59

- DISTEL, H., VEAZEY, J. (1982)
The behavioral inventory of the Green Iguana, *Iguana iguana*
In: *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt, A.S. Rand, eds.), 252-270
Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA
- DUGAN, B.A. (1982)
The mating behavior of the Green Iguana, *Iguana iguana*
In: *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt, A.S. Rand, eds.), 320-341
Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA
- DUGAN, B.A., WIEWANDT, T.V. (1982)
Socio-ecological determinants of mating strategies in iguanine lizards
In: *Iguanas of the World: Their Behavior, Ecology, and Conservation* (G.M. Burghardt, A.S. Rand, eds.), 303-319
Noyes Publications, Park Ridge, New Jersey, USA
- ELF, P.K. (2003)
Yolk steroid hormones and sex determination in reptiles with TSD
General and Comparative Endocrinology 132, 349-355
- EWERT, M.A., JACKSON, D.R., NELSON, C.E. (1994)
Patterns of temperature-dependent sex determination in turtles
Journal of Experimental Zoology 270, 3-15
- EYESON, K.N. (1970)
The role of the thyroid in reproduction of the West African Lizard, *Agama agama*
General and Comparative Endocrinology 15, 1-5
- EYESON, K.N. (1971)
The role of the pituitary gland in testicular function in the lizard, *Agama agama*
General and Comparative Endocrinology 16, 342-355
- FEDDERSEN-PETERSEN, D. U. (2004)
Als die Aggressivität von Haushunden zur Gefährlichkeit wurde
In: *Hundepsychologie*, 433-446
Kosmos Verlag Stuttgart
- FERGUSON, B., BRADSHAW, S.D., CANNON, J.R. (1985)
Hormonal control of femoral gland secretion in the lizard, *Amphibolurus ornatus*
General and Comparative Endocrinology 57, 371-376
- FLORES, D., TOUSIGNANT, A., CREWS, D. (1994)
Incubation temperature affects the behavior of adult leopard geckos (*Eublepharis macularius*)
Physiology and Behavior 55, 1067-1072
- FOLSTAD, I., KARTER, A.K. (1992)
Parasites, bright males and the immunocompetence handicap
American Naturalist 139, 603-622

- FOX, H. (1977)
The urogenital system of reptiles
In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans, T.S. Parson, eds.), Vol.6, 1-157
Academic Press, New York
- FOX, S.F. (1983)
Fitness, home-range quality and aggression in *Uta stansburiana*
In: *Lizard Ecology: Studies of a model organism* (R.B. Huey, E.R. Pianka, T.W. Schoener, eds.), 149-168
Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- FRYE, F. (1991)
Interspecific (Lizard:Human) sexual aggression in captive iguanas
In: *Association of Reptilian and Amphibian Veterinaries* 1(1), 4-6
- FUNK, R.S. (2000)
Early neutering of male green iguanas, *Iguana iguana*- an experiment
In: *Association of Reptilian and Amphibian Veterinaries, Proceedings* 2000
- GABE, M. (1970)
The Adrenal
In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans, ed.), Vol. 3, 263-318
Academic Press, New York
- GORBMAN, A., SOWER, S. (2003)
Evolution of the role of GNRH in animal biology
General and Comparative Endocrinology 134, 207-213
- GREENBERG, N., CHEN, T., CREWS, D. (1984)
Social status, gonadal state, and the adrenal stress response in the lizard, *Anolis carolinensis*
Hormones and Behavior 18, 1-11
- GREENBERG, N., SCOTT, M., CREWS, D. (1984)
Role of the amygdala in the reproductive and aggressive behavior of the lizard, *Anolis carolinensis*
Physiology and Behavior 32, 147-151
- GREENBERG, N., WINGFIELD, J.C. (1987)
Stress and reproduction: Reciprocal relationships
In: *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles* (D.O. Norris, R.E. Jones, eds.), 461-503
Plenum Press, New York and London
- GREENBERG, N., CREWS, D. (1990)
Endocrine and behavioral responses to aggression and social dominance in the green anole lizards, *Anolis carolinensis*
General and Comparative Endocrinology 77, 246-255

- GRZIMEK, B. (1949)
Die Radfahrer-Reaktion
Zeitschrift für Tierpsychologie 6, 41-44
- GOBELLO, C. (2006)
Dopamine agonists, anti-progestins, anti-androgens, long-term-release GnRH agonists and anti-estrogens in canine reproduction: A review
Theriogenology 66, 1560-1567
- GODWIN, J., CREWS, D. (1997)
Sex differences in the nervous system of reptiles
Cellular and Molecular Neurobiology 17, No.6, 649-669
- GUILLEMIN, R. (2005)
Hypothalamic hormones a.k.a. hypothalamic releasing factors
Journal of Endocrinology 184, 11-28
- GUTACHTEN ÜBER MINDESTANFORDERUNGEN AN DIE HALTUNG VON REPTILIEN (1997)
Bundesministerium für Verbraucherschutz, Ernährung und Landwirtschaft
- GUTZKE, W.H.N., CREWS, D. (1988)
Embryonic temperature determines adult sexuality in a reptile
Nature 332, 832-884
- HALDAR-MISRA, C., THAPLIYAL, J.P. (1981)
Thyroid in reproduction of reptiles
General and Comparative Endocrinology 43, 537-542
- HO, S.M., LANCE, V., MEGALLOUDIS, M. (1987)
Plasma sex-steroid binding protein in a seasonally breeding reptile, Alligator mississippiensis
General and Comparative Endocrinology 65, 121-132
- JONES, R.E. (1973)
Differential effects of ovine LH and human chorionic gonadotropin on testicular interstitial cells of the lizard *Leiopisma laterale*
General and Comparative Endocrinology 20, 567-571
- JØRGENSEN, C.B. (1976)
Submammalian vertebrate hypothalamic-pituitary-adrenal interrelationships
In: General, Comparative and Clinical Endocrinology of the Adrenal Cortex (I. Chester Jones, I.W. Henderson, eds.), Vol.1, 143-206
Academic Press, London, New York, San Francisco
- JUDD, H.L., LAUGHLIN, G.A., BACON, J.P., BENIRSCHKE, K. (1976)
Circulating androgen and estrogen concentrations in lizards (*Iguana iguana*)
General and Comparative Endocrinology 30, 391-395

- KAPLAN, M. (1995)
Aggression in Iguanas
In: The Reptilian Magazine, Vol. 3, Nr. 9, 43-48
- KELLEY, D.B. (1988)
Sexually dimorphic behaviors
Annual Review of Neuroscience 11, 225-251
- KIM, Y.S., STUMPF, W.E., SAR, M., MARTINEZ-VARGAS, M.C. (1978)
Estrogen and androgen target cells in brain of fishes, reptiles and birds: Ontogeny and phylogeny
American Zoologist 18, 425-433
- KING, J.A., MILLAR, R.P. (1991)
Gonadotropin-releasing hormones
In: Vertebrate Endocrinology: Fundamentals and Biomedical Implications (P.K. Pang and M.P. Schreibman, eds.) Vol. 4, Part B, 1-31
Academic Press, New York
- KING, J.A., MILLAR, R.P. (1997)
Coordinated evolution of GnRHs and their receptors
In: GnRH Neurons: Gene to Behavior (I.S. Parhar, Y. Sakuma, eds.), 51-78
Brain Shuppan, Tokyo
- KLUKOWSKI, M., ACKERSON, B., NELSON C.E. (2004)
Testosterone and daily activity period in laboratory-housed mountain spiny lizards, *Sceloporus jarrovi*
Journal of Herpetology 38, 120-124
- KNAPP, R., MOORE, M.C. (1995)
Hormonal responses to aggression vary in different types of agonistic encounters in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*
Hormones and Behavior 29, 85-105
- KÖHLER, G. (2003)
Physiologische Grundlagen der Inkubation
In: Inkubation von Reptilieneiern, 2. durchgesehene Auflage
Herpeton, Verlag Elke Köhler, Offenbach
- KUTZLER, M., WOOD, A. (2006)
Non-surgical methods of contraception and sterilization
Theriogenology 66, 514-525
- LANCE, V., VLIET, K.A., BOLAFFI, J.L. (1985)
Effect of mammalian Luteinizing hormone-releasing hormone on plasma testosterone in male alligators, with observations on the nature of Alligator hypothalamic GnRH
General and Comparative Endocrinology 60, 138-143
- LANG, J.W., ANDREWS, H.V. (1994)
Temperature-dependent sex determination in crocodilians
Journal of Experimental Zoology 270, 28-44

- LARSON, E.T., SUMMERS, C.H. (2001)
Serotonin reverses dominant social status
Behavioural Brain Research 121, 95-102
- LEBHART, E.D. (1996)
A review of brain aromatase cytochrome P450
Brain Research Reviews 22, 1-26
- LESCHIED, D.W., ROSEN, G.J., BRIDGE, A.E., JONES, R.E., WARBY, C.M.,
SHERWOOD, N.M. (1997)
Immunoreactive gonadotropin-releasing hormone (GnRH) is detected only in the form
of chicken GnRH-II within the brain of green anole, *Anolis carolinensis*
General and Comparative Endocrinology 108, 247-257
- LESHNER, A.I. (1980)
The interaction of experience and neuroendocrine factors in determining behavioral
adaptions to aggression
Progress in Brain Research 53, 427-438
- LICHT, P. (1970)
Effects of mammalian gonadotropins (ovine FSH and LH) in female lizard
General and Comparative Endocrinology 14, 98-106
- LICHT, P. (1972)
Actions of mammalian Gonadotropins (FSH and LH) in reptiles
General and Comparative Endocrinology 19, 273-281
- LICHT, P., PAPKOFF, H. (1973)
Evidence for an intrinsic gonadotropic activity of ovine LH in the lizard
General and Comparative Endocrinology 20, 172-176
- LICHT, P. (1974a)
Endocrinology of Reptilia- The Pituitary System
In: Chemical Zoology (M. Florkin and B.T. Scheer eds.), Vol.IX, 399-448
Academic Press, New York and London
- LICHT, P. (1974b)
Luteinizing Hormone (LH) in the reptilian pituitary gland
General and Comparative Endocrinology 22, 463-469
- LICHT, P., TSUI, H.W. (1975)
Evidence for intrinsic activity of ovine FSH on spermatogenesis, ovarian growth,
steroidogenesis and ovulation in lizards
Biology of Reproduction 12, 346-350
- LICHT, P., PAPKOFF, H., FARMER, S.W., MULLER, C.H., TSUI, H.W., CREWS, D.
(1977)
Evolution of Gonadotropin, structure and function
Recent Progress in Hormone Research 33, 169-248

- LICHT, P. (1980)
Evolutionary and functional aspects of pituitary gonadotropins in the green turtle,
Chelonia mydas
American Zoologist 20, 565-574
- LICHT, P. (1984)
Reptiles
In: *Marshalls Physiology of Reproduction* (C.E. Lamming, ed.), 206-288
Churchill Livingstone, Edinburgh
- LICHT, P., MILLAR, R., KING, J.A., MCCREERY, B.R., MENDONCA, M.T., BONA-
GALLO, A., LOFTS, B. (1984)
Effects of chicken and mammalian GnRH on in vivo pituitary Gonadotropin-release in
amphibians and reptiles
General and Comparative Endocrinology 54, 89-96
- LICHT, P., PORTER, D.A. (1985a)
In vivo and in vitro responses to gonadotropin-releasing hormone in the turtle,
Chrysemis picta, in relation to sex and reproductive stage
General and Comparative Endocrinology 60, 75-85
- LICHT, P., PORTER, D.A. (1985b)
LH-secretion in response to gonadotropin releasing hormone (GnRH) by superfused
pituitaries from two species of turtles
General and Comparative Endocrinology 59, 442-448
- LICHT, P., PORTER, D.A. (1987)
Role of gonadotropin-releasing hormone in regulation of gonadotropin secretion from
amphibian and reptilian pituitaries
In: *Hormones and Reproduction in Fishes, Amphibians and Reptiles* (D.O. Norris,
R.E. Jones, eds.), 61-85
Plenum, New York
- LICHT, P., PORTER, D.A., MILLAR, R.P. (1987)
Specificity of amphibian and reptilian pituitaries for various forms of GnRHs in vitro
General and Comparative Endocrinology 66, 248-255
- LIMONTA, P., MORETTI, R., MARELLI, M.M., MOTTA, M. (2003)
The biology of gonadotropin hormone-releasing hormone: role in the control of tumor
growth and progression in humans
Frontiers in Neuroendocrinology 24, 279-295
- LINDZEY, J., CREWS, D. (1986)
Hormonal control of courtship and copulatory behavior in male *Cnemidopus*
inornatus, a direct sexual ancestor of a unisexual, parthenogenetic lizard
General and Comparative Endocrinology 64, 411-418
- LINDZEY, J., CREWS, D. (1988)
Effects of progestins on sexual behavior in castrated lizards (*Cnemidopus inornatus*)
Journal of Endocrinology 119, 265-273

- LISK, R.D. (1967)
Neural control of gonad size by hormone feedback in the desert iguana *Dipsosaurus dorsalis*
General and Comparative Endocrinology 8, 258-266
- LOFTS, B. (1987)
Testicular function
In: Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles (D.O. Norris, R.E. Jones, eds.), 283-354
Plenum, New York
- LOVEJOY, D.A., FISCHER, W.H., PARKER, D.B., MCRORY, J.E., PARK, M., LANCE, V., SWAMSON, P., RIVIER, J.E., SHERWOOD, N.M. (1991)
Primary structure of two forms of gonadotropin-releasing hormone from brains of the American alligator
Regulatory Peptides 33, 105-116
- LYNN, W.G. (1969)
The thyroid
In: In: Biology of the Reptilia (D.A. Bellair, C. Gans, E. Williams, eds.),
Academic Press, New York
- MADER, D.R. (2002)
Chirurgie des Reproduktionstraktes beim Grünen Leguan
In: Der Grüne Leguan, 22-26
The 2002 North American Veterinary Conference
- MADER, D.R. (2006)
Reptile Medicine and Surgery
Saunders Elsevier, St. Louis, Missouri
- MARLER, C.A., MOORE, M.C. (1989)
Time and energy costs of aggression in testosterone-implanted free-living male mountain spiny lizards (*Sceloporus jarrovi*)
Physiological Zoology 62, 1334-1350
- MARTIN, B. (1980)
Steroid-binding interactions in nonmammalian vertebrates: distribution, origin, regulation and physiological significance of plasma steroid binding proteins
In: Steroids and their mechanism of action in nonmammalian vertebrates (G. Delrio, J. Brachet, eds.), 63-73
Raven Press, New York
- MARTINI, L. (1982)
The 5 α -reductase of testosterone in the neuroendocrine structures: Biochemical and physiological implications
Endocrine Reviews 3, 1-25
- MASON, P., ADKINS, E.K. (1976)
Hormones and social behavior in the lizard, *Anolis carolinensis*
Hormones and Behavior 7, 75-86

- MATSUO, H., BABA, Y., NAIR, R.M.G., ARIMURA, A., SCHALLY, A.V. (1971)
Structure of the porcine LH-and FSH-releasing hormone I. The proposed amino acid sequence
Biochemical and Biophysical Research Communications 43, 1334-1339
- McCREERY, B.R., LICHT, P. (1983)
Pituitary and gonadal responses to continuous infusion of gonadotropin releasing hormone (GnRH) in the male bullfrog, *Rana catesbeiana*
Biology of Reproduction 29, 129-136
- MEISEL, R.L., SACHS, B.D. (1994)
The physiology of male sexual behavior
In: The Physiology of Reproduction (E. Knobil, J.D. Neill, eds.), 3-105
Raven Press, New York
- MONTANER, A.D., GONZALES, O., PAZ, D.A., AFFANNI, J.M., SOMOZA, G.M. (2000)
Gonadotropin-releasing hormone (GnRH) variants in a lizard brain: Is mammalian GnRH being expressed?
General and Comparative Endocrinology 119, 121-131
- MOORE, M.C., WHITTIER, J.M., CREWS, D. (1985)
Sex steroid hormones during the ovarian cycle of an all-female, parthenogenetic lizard and their correlation with pseudosexual behavior
General and Comparative Endocrinology 60, 144-153
- MOORE, M.C. (1987)
Castration affects territorial and sexual behavior of free-living male lizards, *Sceloporus jarrovi*
Animal Behavior 35, 1193-1199
- MOORE, M.C. (1991)
Application of organization-activation theory to alternative male reproductive strategies: A review
Hormones and Behavior 25, 154-179
- MOORE, M.C., THOMPSON, C.W., MARLER, C.A. (1991)
Reciprocal changes in corticosterone and testosterone levels following acute and chronic handling stress in the tree lizard, *Urosaurus ornatus*
General and Comparative Endocrinology 81, 217-226
- MOORE, M.C., LINDZEY, J. (1992)
The physiological basis of sexual behavior in male reptiles
In: Biology of the Reptilia (C.Gans, D. Crews, eds.), Vol. 18, 70-113
University of Chicago Press, Chicago
- MORRELL, J.I., PFAFF, D.W. (1978)
A neuroendocrine approach to brain function: Localization of sex steroid concentrating cells in vertebrate brains
American Zoologist 18, 447-460

- MUSKE, L.E. (1993)
Evolution of Gonadotropin-releasing hormone (GnRH) neuronal systems
Brain Behaviour and Evolution 42, 215-230
- NAFTOLIN, F., RYAN, K.J., DAVIES, I.J., REDDY, V.V., FLORES, F., PETRO, Z., KUHN, M., WHITE, R.J., TAKAOKA, Y., WOLIN, L. (1975)
The formation of estrogens by central neuroendocrine tissues
Recent Progress in Hormone Research 31, 295- 319
- NEUMANN, F., GRÄF, K.J., HASAN, S.H., SCHENCK, B., STEINBECK, H. (1977)
Central actions of antiandrogens
In: *Androgens and Antiandrogens* (L. Martini, M. Motta, eds.), 163-177
Raven Press, New York
- NORRIS, D.O. (1987)
Regulation of male gonads and sex accessory structures
In: *Hormones and Reproduction in fishes, amphibians and reptiles* (D.O. Norris, R.E. Jones, eds.), 327-354
Plenum Press, New York and London
- OVERALL, K.L. (1997)
Canine aggression / Feline aggression
In: *Clinical behavioural medicine for small animals*, 88-159
Mosby 1997
- PAOLUCCI, M., DI FIORE, M.M., CIARCIA, G., BOTTE, V. (1992)
Plasma sex-steroid binding proteins (SSBP) in the male lizard, *Podarcis s. sicula*, during the reproductive cycle
General and Comparative Endocrinology 87, 232-239
- PETER, R.E. (1986)
Structure-activity studies on gonadotropin-releasing hormone in teleosts, amphibians, reptiles and mammals
In: *Comparative Endocrinology: Developments and Directions* (C.L. Ralph ed.), 75-93
Liss, New York
- PHELPS, S.M., LYDON, J.P., O'MALLEY, B.W., CREWS, D. (1998)
Regulation of male sexual behavior by progesterone receptor, sexual experience and androgen
Hormones and Behavior 34, 294-302
- PHILLIPS, J.A., ALEXANDER, N., KARESH, W.B., MILLAR, R.P., LASLEY, B.L. (1985)
Stimulating male sexual behaviour with repetitive pulses of GnRH in female green iguanas, *Iguana iguana*
Journal of Experimental Zoology 234, 481-484
- PHILLIPS, J.A., FRYE, F., BERCOVITZ, A., CALLE, P., MILLAR, R.P., RIVIER, J., LASLEY, B.L. (1987)
Exogenous GnRH overrides the endogenous annual reproductive rhythm in green iguanas
Journal of Experimental Zoology 241, 227-236

- PHILLIPS, J.A., ALBERTS, A.C., PRATT, N.C. (1993)
Differential resource use, growth, and the ontogeny of social relationships in the Green Iguana
Physiology and Behavior 53, 81-88
- PHOENIX, C.H., GOY, R.W., GERALL, A.A., YOUNG, W.C. (1959)
Organizing action of prenatally administered testosterone propionate on the tissues mediation mating behavior in the female ginea pig
Endocrinology 65, 369-382
- PLOWMAN, M.M., LYNN, W.G. (1973)
The role of the tyroid in testicular function in the gecko, *Coleonyx variegatus*
General and Comparative Endocrinology 20, 342-346
- PORTER, D.A., LICHT, P. (1985)
Pituitary responsiveness to superfused gonadotropin releasing hormone in two species of ranid frogs
General and Comparative Endocrinology 59, 308-315
- POWELL, R.C., CIARCIA, G., LANCE, V., MILLAR, R.P., KING, J.A. (1986)
Identification of diverse forms of GnRH in reptile brain
Peptides 7, 1101-1108
- PRASAD, M.R.N., REDDY, P.R.W. (1969)
Physiology of the sexual segment of the kidney in reptiles
General and Comparative Endocrinology Suppl. 3, 649-662
- PRASADA RAO, P.D., SUBHEDAR, N. (1977)
A cytoarchitectonic study of the hypothalamus of the lizard *Calotes vesicolor*
Cell and Tissue Research 170, 129-144
- PRATT, N.C., ALBERTS, A.C., FULTON-MEDLER, K.G., PHILLIPS, J.A. (1992)
Behavioral, physiological, and morphological components of dominance and mate attraction in male Green Iguanas
Zoo Biology 11, 153-163
- RASTOGI, R. K., CHIEFFI, G. (1975)
The effects of antiandrogens and antiestrogens in nonmammalian vertebrates
General and Comparative Endocrinology 26, 79-91
- REGAL, P.J., CONNOLLY, M.S. (1980)
Social influences on biological rhythms
Behavior 72, 171-199
- RODDA, G.H. (1992)
The mating behavior of *Iguana iguana*
Smithsonian Contributions to Zoology 534, 1-40
- ROSEN, G.J., WADE, J. (2000)
The role of 5 α -reductase activity in sexual behaviors of the green anole lizard
Physiology and Behavior 69, 487-498

- ROSEN, G.J., WADE, J. (2001)
Androgen metabolism in the brain of the Green Anole lizard (*Anolis carolinensis*)
General and Comparative Endocrinology 122, 40-47
- SAINT GIRONS, H. (1970)
The pituitary gland
In: Biology of the Reptilia (C. Gans ed.), Vol. 3, 135-200
Academic Press, New York
- SALVADOR, A., MARTIN, J., LOPEZ, P. (1995)
Tail loss reduces home range size and access to females in male lizards
Behavioral Ecology 6, 382-387
- SASSENBERG, L. (1983)
Beiträge zur Physiologie und Pathologie der Fortpflanzung in Gefangenschaft
gehaltener Reptilien aus der Sicht des praktischen Tierarztes
Vet. Med. Diss. Berlin
- SCHARDT, M. (2002)
Zum Umgang mit Grünen Leguanen; mit einer Bemerkung zu einer Bissverletzung
durch *Iguana iguana rinolopha*
Reptilia 7(3), 12-14
- SCHEUNERT, A., TRAUTMANN, A. (1987)
Lehrbuch der Veterinärphysiologie (G. Wittke, ed.), 7.Auflage
Paul Parey Verlag, Berlin und Hamburg
- SCOTT, C.L., HOLMBERG, T. (2003)
Castration of sex offenders: Prisoners' rights versus public safety
The Journal of the American Academy of Psychiatry and the Law 31, 502-509
- SEALFON, S.C., WEINSTEIN, H., MILLAR, R.P. (1997)
Molecular mechanisms of ligand interaction with the Gonadotropin-Releasing
Hormone receptor
Endocrine Reviews Vol. 18, No. 2, 180-205
- SHANBHAG, B.A., RADDER, R.S., SAIDAPUR, S.K. (2000)
GnRH but not warm temperature induces recrudescence of quiescent testes in the
tropical lizard *Calotes vesicolor* during postbreeding phase
General and Comparative Endocrinology 119, 232-238
- SHERWOOD, N.M. (1986)
Evolution of a neuropeptide family: Gonadotropin-releasing hormone
American Zoologist 26, 1041-1054
- SHERWOOD, N.M., WHITTIER, J.M. (1988)
Gonadotropin-releasing hormone from brains of reptiles: Turtles and snakes
General and Comparative Endocrinology 69, 319-327

- SHERWOOD, N.M., VON SCHALBURG, K., LESCHIED, D.W. (1997)
Origin and evolution of GnRH in vertebrates and invertebrates
In: GnRH Neurons: Gene to Behavior (I.S. Parhar, Y. Sakuma, eds.), 3-25
Brain Shupan, Tokyo
- SILVER, M.R., SOWER, S.A. (2002)
The lamprey lineage: a phylogenetic perspective
Integrative and Comparative Biology 42, 1313
- STAMPS, J.A. (1983)
Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality
In: Lizard Ecology: Studies of a model organism (R.B. Huey, E.R. Pianka, T.W. Schoener, eds.), 169-204
Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts
- SUMMERS, C.H., GREENBERG, N. (1994)
Somatic correlates of adrenergic activity during aggression in the lizard, *Anolis carolinensis*
Hormones and Behavior 28 (1), 29-40
- TAM, W.H., PHILLIPS, J.G., LOFTS, B. (1969)
Seasonal changes in the in vitro production of testicular androgens by the cobra (*Naja naja*)
General and Comparative Endocrinology 13, 117-125
- TARR, R.S. (1977)
Role of the amygdala in the intraspecies aggressive behavior of the iguanid lizard, *Sceloporus occidentalis*
Physiology and Behavior 18, 1153-1158
- TEMBROCK, G. (1982)
Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere Band I
VEB Gustav Fischer Verlag, Jena
- TEMBROCK, G. (1983)
Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere Band II
VEB Gustav Fischer Verlag, Jena
- THOMPSON, C.W., MOORE, M.C. (1992)
Behavioral and hormonal correlates of alternative reproductive strategies in a polygynous lizard: tests of the relative plasticity and challenge hypothesis
Hormones and Behavior 26, 568-585
- TOKARZ, R.R. (1985)
Body size as a factor determining dominance in staged agonistic encounters between male brown anoles (*Anolis sagrei*)
Animal Behavior 33, 746-753

- TOKARZ, R.R. (1986)
Hormonal regulation of male reproductive behavior in the lizard *Anolis sagrei*: A test of the aromatization hypothesis
Hormones and Behavior 20, 364-377
- TOKARZ, R.R. (1987)
Effects of corticosterone treatment on male aggressive behavior in a lizard (*Anolis sagrei*)
Hormones and Behavior 21, 358-370
- TOKARZ, R.R. (1995)
Importance of androgens in male territorial acquisition in the lizard *Anolis carolinensis*: An experimental test
Animal Behavior 49, 661-669
- TOKARZ, R.R., MCMANN, S., SMITH, L.C., JOHN-ALDER, H. (2002)
Effects of testosterone treatment and season on the frequency of dewlap extensions during male-male interactions in the lizard *Anolis sagrei*
Hormones and Behavior 41, 70-79
- TROSKIE, B., ILLING, N., RUMBAK, E., SUN, Y.M., HAPGOOD, J., SEALFON, S., CONKLIN, D., MILLAR, R. (1998)
Identification of three putative GnRH receptor subtypes in vertebrates
General and Comparative Endocrinology 112, 296-302
- TSAI, P.S., LICHT, P. (1993)
Differential distribution of chicken-I- and chicken-II-GnRH in the turtle brain
Peptides 14, 221-226
- TSUI, H.W. (1976)
Stimulation of androgen production by the lizard testis: site of action of ovine FSH and LH
General and Comparative Endocrinology 28, 386-394
- TSUI, H.W., LICHT, P. (1977)
Gonadotropin regulation of in vitro androgen production by reptilian testes
General and Comparative Endocrinology 31, 422-434
- UNDERWOOD, H. (1992)
Endogenous Rhythms
In: *Biology of the Reptilia* 18 (Gans, C, Crews, D, eds.), 229-297
The University of Chicago Press, Chicago and London
- VIETS, B.E., EWERT, M.A., TALENT, L.G., NELSON, C.E. (1994)
Sexdetermining mechanisms in squamate reptiles
Journal of Experimental Zoology 270, 45-56
- WADE, J. (1997)
Androgen metabolism in the brain of the green anole lizard
General and Comparative Endocrinology 106, 127-137

- WADE, J. (1999)
Sexual dimorphisms in avian and reptilian courtship: Two systems that do not play by mammalian rules
Brain, Behavior and Evolution 52, 46-54
- WEISS, S.L., MOORE, M.C. (2004)
Activation of aggressive behavior by progesterone and testosterone in male tree lizards, *Urosaurus ornatus*
General and Comparative Endocrinology 136, 282-288
- WELDON, P.J., DUNN, B.S., MCDANIEL, C.A., WERNER, D.I. (1990)
Lipids in the femoral gland secretions of the green iguana, *Iguana iguana*
Comparative Biochemistry and Physiology 95, 541-543
- WHITTIER, J.M., TOKARZ, R.R. (1992)
Physiological regulation of sexual behavior in female reptiles
In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans, D. Crews, eds.), Vol.18, 24-69
- WIBBELS, T., BULL, J.J., CREWS, D. (1991)
Chronology and morphology of temperature-dependent sex determination
Journal of Experimental Zoology 260, 371-381
- WILHOFT, D.C. (1964)
Seasonal changes in the thyroid and interrenal glands of the tropical Australian skink
General and Comparative Endocrinology 4, 42-53
- WINGFIELD, J.C., MARLER, P. (1988)
Endocrine basis of communication in reproduction and aggression
In: *The Physiology of Reproduction* (E. Knobil, J. Neill, eds.)
Raven Press, New York
- WINGSTRAND, K.G. (1966)
In: *The Pituitary Gland* (G.W. Harris and B.T. Donovan eds.), Vol.1, 58-126
Univ. of California Press, Berkeley
- WINKLER, S.M., WADE, J. (1998)
Aromatase activity and regulation of sexual behaviors in the green anole lizard
Physiology and Behavior 64, 723-731
- WITT, D.M., YOUNG, L.J., CREWS, D. (1994)
Progesterone and sexual behavior in males
Psychoneuroendocrinology 19, 553-562
- YAJURVEDI, H.N., CHANDRAMOHAN, K. (1994)
Effects of Dexamethasone and Gonadotropins on the testis of the adrenalectomized lizard *Mabuya carinata*
General and Comparative Endocrinology 93, 224-231

YANG, E.J., WILCZYNSKI, W. (2002)

Relationships between hormones and aggressive behavior in green anole lizards: an analysis using structural equation modeling

Hormones and Behavior 42, 192-205

YANG, E.J., WILCZYNSKI, W. (2003)

Interaction effects of corticosterone and experience on aggressive behavior in the green anole lizard

Hormones and Behavior 44, 281-292

YOUNG, L.J., GREENBERG, N., CREWS, D. (1991)

The effects of progesterone on sexual behavior in male green anole lizards (*Anolis carolinensis*)

Hormones and Behavior 25, 477-488

IX. ANHANG

1. Abkürzungsverzeichnis

Folgende Abkürzungen wurden verwendet:

Abb.:	Abbildung
ACTH:	Adrenocorticotropin
a. imp.:	vor Implantation
AL:	aggressive Leguane
AR:	Androgen-Rezeptor
a. op.:	vor operativer Kastration
et al.:	und Mitarbeiter
Feb-Sept:	Februar bis September (außerhalb der Paarungszeit)
FSH:	Follikelstimulierendes Hormon
GnRH:	Gonadotropin Releasing Hormon
mGnRH:	mammalian GnRH
cGnRH:	chicken GnRH
sGnRH:	salmon GnRH
IE:	Internationale Einheiten
Imp.:	Implantation (des Buserelindepots)
KRL:	Kopf-Rumpf-Länge
L.:	Leguan
LH:	Luteinisierendes Hormon
LNR:	Laufende Nummer
m:	männlich
Max:	Maximum
Min:	Minimum
n:	Probenzahl
NAL:	nicht-aggressive Leguane
OP:	Operation (operative Kastration)
p:	Irrtumswahrscheinlichkeit
p. imp.:	nach Implantation
p. op.:	nach operativer Kastration
s:	Standardabweichung
SEM:	standard error of means

T:	Testosteron in ng/ml
TSD:	temperature dependent sex determination
TSH:	Thyreotropin
UL:	unterdrückte Leguane
w:	weiblich
x:	Mittelwert

2. Tabellen

In den folgenden Tabellen sind alle Angaben zu den im Rahmen der Dissertation untersuchten Grünen Leguanen und Ergebnisse der Blutanalysen aufgeführt:

Tabelle 1: Biometrische Daten der 69 männlichen Leguane

LNR	KRL in cm	Gewicht in g	Alter in J.	adult	semiadult
1	38	2300	7	1	
2	35	1300	5	1	
3	32	1200	5	1	
4	34,5	1150	6	1	
5	25	620	3		1
6	25	560	3		1
7	25	620	3		1
8	27	980	4		1
9	25	500	3		1
10	32	1210	5	1	
11	45	4000	8	1	
12	38	2400	8	1	
13	39	2200	10	1	
14	38	1300	6	1	
15	29,5	1000	6	1	
16	25	560	4		1
17	41	3800	10	1	
18	25,5	620	3		1
19	40	2800	6	1	
20	23	450	3		1
21	36	2000	7	1	
22	28	900	4		1
23	40	3600	8	1	
24	32	1800	7	1	
25	31	1600	6	1	
26	20	360	3		1
27	32	2200	6	1	
28	32	2500	7	1	
29	25	380	3		1
30	28	1140	4		1
31	30	1500	6	1	
32	28	590	3		1
33	24	340	3		1
34	25	380	3		1
35	37	2500	7	1	
36	28	500	4		1
37	25	420	3		1
38	32	3500	12	1	
39	23	450	3		1
40	37,5	2350	8	1	

41	32	2050	6	1	
42	38	3850	8	1	
43	34	2920	5	1	
44	22	370	3		1
45	23	380	4		1
46	25,5	560	3		1
47	32	1800	5	1	
48	33,5	2380	7	1	
49	26	460	3		1
50	32	1960	6	1	
51	34,5	3200	7	1	
52	27	500	4		1
53	40	3100	8	1	
54	33	2900	6	1	
55	34,5	3080	7	1	
56	33	2870	7	1	
57	32,5	2500	5	1	
58	29	880	4		1
59	32,5	1620	5	1	
60	25	300	3		1
61	32	1600	5	1	
62	33	1740	6	1	
63	32,5	1650	5	1	
64	25,5	440	3		1
65	32	1830	6	1	
66	33	2000	6	1	
67	26	480	3		1
68	25	460	3		1
69	25	440	3		1

Tabelle 2: Testosteron-Einzelmesswerte in Zusammenhang mit Jahreszeit und Verhalten

LNR	Einzelhaltung	Gruppenhaltung	AL	NAL	NAL/UL	T Okt.-Jan.	T Febr.-Sept.
1	1		1				13,5
2	1		1				10,9
3		1	1			7,7	
4		1			1	8,8	
5		1			1	1,4	0,4
6		1			1	2,7	0,5
7	1		1			5,6	2,0
8	1			1			0,3
9		1			1	5,4	
10		1			1		2,2
11	1		1				7,2
12	1		1				2,8
13		1	1				17,4
14		1	1				0,3
15		1			1	9,0	
16		1	1				1,3
17		1			1		1,6
18	1		1			0,5	7,8
19	1		1			2,2	
20	1		1			7,3	1,3
21		1	1				1,8
22		1			1	7,0	
23	1		1				7,1
24		1	1				0,5
25		1			1		1,2
26	1		1			15,3	16,4
27	1		1			1,2	6,2
28	1		1				8,2
29		1			1		1,3
30	1		1				5,2
31	1			1		6,7	
32	1			1		1,0	0,9
33	1			1			2,0
34		1			1	5,7	1,0
35		1			1	0,5	
36		1			1	0,6	0,3
37		1			1		0,3
38		1	1				0,4
39		1			1	0,3	0,5
40	1			1			0,4
41	1			1			0,3
42	1		1				11,6
43	1			1		1,3	1,5
44		1			1	5,4	1,3
45	1			1		0,7	0,3
46	1		1			16,0	0,7
47	1			1		0,3	0,3
48		1	1				13,1

49	1		1				2,0
50	1		1				3,9
51	1			1		0,7	
52	1		1			26,4	
53	1			1		0,3	
54	1			1		0,6	
55	1		1				19,0
56	1			1		0,3	
57	1			1		0,3	
58	1			1			1,1
59	1		1				8,1
60	1			1			0,9
61	1			1			0,3
62	1			1			0,4
63		1	1				10,2
64		1			1		2,8
65	1			1			0,3
66	1		1				12,1
67	1		1				8,6
68		1			1	0,3	
69		1			1	0,3	

Tabelle 3: Testosteron-Einzelmesswerte bei operativ kastrierten männlichen Leguanen

LNR	OP Okt-Jan	OP Feb-Sept	T a.op.	T 1Wo p.op.	T 1Jahr p.op.	AL. p.op.	NAL p.op.
11		1	0,3	0,3			
12		1	0,3	0,3			
13	1		18,9	0,3	5,7	1	
14		1	0,3	0,3	0,3	1	
15	1		9,0	0,3	0,3		1
16		1	1,3	0,3	2,5	1	
17		1	1,5	0,3			1
18		1	10,9	0,3		1	
19	1		2,2	0,3			1
20	1		23,4	0,3	2,7	1	
21		1	1,8	0,3			1
22	1		7,0	0,3	0,3		1
23		1	12,8	1,4	3,2		1
24		1	0,5	0,3			1
25		1	1,8	0,3			1
26	1		15,3	0,3		1	
27	1		5,8	0,3	2,7		1
28		1	8,2	0,8	1,1		1
29		1	1,3	1,0			1
30		1	5,2	0,8	0,3		1
31	1		6,7	0,3			1

Tabelle 4: Testosteron-Einzelmesswerte vor und nach Buserelingabe

LNR	Imp. Dez.	Imp. Juni	4 Wo a.imp.	3 Wo a.imp.	2 Wo a.imp.	1 Wo a.imp.	a.imp.
1		1	7,4	9,8	11,8	30,3	8,1
2	1		9,0	10,0	4,6	8,5	20,3
3	1		2,1	0,5	11,5	1,1	14,3
4	1		1,9	0,8	4,6	16,0	1,5
6		1	0,6	0,3	0,3	0,3	0,3
7		1	0,9	1,2	1,9	0,3	0,4
8		1	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
9		1	0,4	0,6	1,1	10,2	0,3
10		1	0,3	0,3	0,3	2,7	0,3

1 Wo p.imp.	2 Wo p.imp.	3 Wo p.imp.	4 Wo p.imp.	5 Wo p.imp.	6 Wo p.imp.	7 Wo p.imp.	8 Wo p.imp.
17,3	2,9	11,6	9,0	22,0	11,2	28,8	17,3
11,0	19,1	9,6	12,5	8,9	12,3	9,6	5,8
0,5	13,5	2,5	10,3	1,2	12,6	13,0	6,2
1,9	2,5	0,3	0,9	1,5	1,0	0,6	4,2
0,3	1,5	1,6	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
0,3	3,6	3,8	4,0	1,6	11,7	3,7	8,6
0,3	0,6	0,6	2,2	2,0	2,4	3,0	2,6
0,5	2,2	2,3	1,4	2,8	3,5	0,9	1,1
0,4	5,5	5,1	3,4	2,8	3,6	3,4	2,7

Tabelle 5: Einzeldaten zur Videodokumentation während Woche 1, 2 und 3

Leguan-Nr.	1	2	3	4	5	6
männlich		1			1	1
weiblich	1		1	1		
KRL in cm	25	25	27	28	25	27
Gewicht in g	510	660	840	625	650	1000
Alter in J.	3	3	3	4	3	4
adult						
semiadult	1	1	1	1	1	1
Woche 1:						
StereoTyp	0	0	78	11	215	42
Multibob	3	3	8	0	142	0
Rotieren	0	0	1	0	35	0
Vibrieren	2	2	3	4	27	0
Schwingen	0	0	0	0	0	0
Aggressor	4	3	16	7	23	10
Opfer	17	14	10	7	5	10
Kampf	0	0	1	1	0	2
Verlierer	24	23	9	7	5	10
Sieger	0	1	17	9	31	18
Woche 2:						
StereoTyp	0	0	15	9	284	15
Multibob	0	3	21	3	246	5
Rotieren	0	0	10	0	218	0
Vibrieren	0	4	1	2	6	0
Schwingen	0	1	1	0	3	3
Aggressor	3	4	11	2	9	7
Opfer	10	7	6	3	7	3
Kampf	0	0	1	0	2	1
Verlierer	40	22	44	16	20	17
Sieger	0	4	25	13	72	35
Woche 3:						
StereoTyp	0	0	22	1	250	12
Multibob	0	22	29	21	267	24
Rotieren	0	0	8	0	185	6
Vibrieren	0	0	0	0	0	0
Schwingen	0	1	0	0	1	1
Aggressor	0	5	43	3	8	1
Opfer	5	8	6	18	2	21
Kampf	0	1	2	1	0	2
Verlierer	49	17	56	36	22	24
Sieger	0	9	47	13	80	25

Tabelle 6: Gewichtsveränderungen bei den semiadulten Leguanen in Gruppenhaltung

Leguan-Nr.	1	2	3	4	5	6
Gewicht vorher	510	660	840	625	650	1000
Gewicht nach 4 Monaten	870	660	1300	1500	650	780

Tabelle 7: Einzeldaten zur Videodokumentation während Tag 24 bis 27 und Tag 28 bis 31

Leguan-Nr.	1	2	3	4	5	6	7	8
männlich		1			1	1	1	1
weiblich	1		1	1				
KRL in cm	25	25	27	28	25	27	33,5	32
Gewicht in g	510	660	840	625	650	1000	1150	1100
Alter in J.	3	3	3	4	3	4	6	5
adult							1	1
semiadult	1	1	1	1	1	1		
Tag 24 - 27:								
StereoTyp	0	34	9	2	66	0	0	62
Multibob	1	57	5	3	165	0	1	49
Rotieren	0	5	10	0	44	0	1	45
Vibrieren	0	0	0	0	0	0	0	0
Schwingen	0	0	0	0	0	0	0	0
Aggressor	0	12	7	0	27	0	1	15
Opfer	2	2	4	3	6	4	9	32
Kampf	0	2	1	1	4	0	0	8
Verlierer	13	13	22	14	11	15	35	7
Sieger	0	4	23	5	33	5	5	31
Tag 28 - 31:								
StereoTyp	0	0	17	0	0	3	0	33
Multibob	0	2	6	2	1	2	2	48
Rotieren	0	0	1	2	0	0	2	128
Vibrieren	0	0	0	0	0	0	0	0
Schwingen	0	0	0	0	0	0	0	9
Aggressor	0	4	4	0	0	3	2	8
Opfer	0	1	5	3	2	3	7	0
Kampf	0	0	0	0	0	0	0	0
Verlierer	5	22	21	17	8	8	11	2
Sieger	0	1	15	3	1	7	6	47

Tabelle 8: Testosteron-Einzelwerte während Videodokumentation

Leguan-Nr.	2	5	6	7	8
T vorher	0,3	1,2	0,3	-	-
T Tag 20	0,3	1,9	0,3	4,6	11,5
T Tag 30	0,3	0,3	0,3	1,9	12,2

Danksagung

In erster Linie gilt mein Dank Herrn Prof. Dr. Dr. R. Hoffmann für die Überlassung des Dissertationsthemas, seine freundliche Unterstützung und die zügige Korrektur der Arbeit, sowie für die Auswertung der histologischen Schnitte.

Bei Herrn Prof. Dr. R. Stolla und Herrn Prof. Dr. H. Zerbe möchte ich mich für die Nutzung des Andrologielabors und bei Herrn Dr. F. Weber und Frau Heidi Mayrhofer ganz herzlich für die Analyse der Blutproben und die freundliche und flexible Zusammenarbeit bedanken. Ohne die Kooperation mit der Gynäkologischen und Ambulatorischen Tierklinik wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Ebenfalls zu großem Dank bin ich Herrn Prof. Dr. J. Sandow und der Firma Aventis Pharma verpflichtet, welche die GnRH-Implantate kostenlos zur Verfügung gestellt haben.

Herrn Prof. Dr. M. Erhard und dem Institut für Verhaltenskunde, Tierschutz und Tierhygiene danke ich für die freundliche Bereitstellung der Videosysteme.

Weiterhin bedanke ich mich bei Herrn Prof. Dr. Küchenhoff und seiner Mitarbeiterin Denise Güthlin für die statistische Beratung und Auswertung.

Einen ganz lieben Dank an Herrn Markus Baur für die anschauliche Unterweisung in die Operationstechnik, sein stets offenes Ohr bei Fragen und Problemen und die kritische Durchsicht der Arbeit. Ferner möchte ich allen Mitarbeitern der Klinik für Fische und Reptilien, die an der Durchführung des Projekts beteiligt waren, meinen herzlichsten Dank aussprechen, besonders Frau Christine Kühnhauser-Vogt für die Anfertigung der histologischen Schnitte und den Tierpflegern für die Versorgung und Unterbringung der Leguane.

Frau Andrea Schönhofer gilt mein herzlicher Dank für die Korrektur der Arbeit und die Sorge um mein leibliches Wohl. Besonders möchte ich meinen Freunden Andrea Schönhofer und Manuela Werhand, meiner Familie und Matthias Diehl danken für ihre liebevolle Unterstützung, Aufmunterung und dafür, dass sie mich in allen Höhen und Tiefen so geduldig ertragen haben.

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Elisa Ursula Margareta Härtl
 Geburtsdatum: 17. Mai 1975
 Geburtsort: Regensburg
 Eltern: Peter Härtl
 Hannelore Härtl, geb. Kopp (verstorben 1992)

Schulbildung

1981 – 1985 Grundschule Pettendorf
 1985 – 1994 Von-Müller-Gymnasium Regensburg
 01.07.1994 Allgemeine Hochschulreife

Akademische Ausbildung

1995 – 2001 Studium der Tiermedizin an der Tierärztlichen Fakultät
 der Ludwig-Maximilians-Universität München
 09/ 2001 Abschluss mit Staatsexamen
 09/ 2002 Erteilung der Approbation
 Seit 08/ 2002 Anfertigung der vorliegenden Dissertation an der Klinik für
 Fische und Reptilien der Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-
 Maximilians-Universität München

Beruflicher Werdegang

10/ 2003 – 10/ 2004 Anstellung bei Tierrettung e.V.
 Seit 09/ 2002 Anstellung an der Klinik für Fische und Reptilien der
 Tierärztlichen Fakultät der Ludwig-Maximilians-
 Universität München