

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1–4	S. 233–247	Bonn, Juni 1996
--------------------	--------	--------	------------	-----------------

## **Jugendentwicklung der Brandmaus *Apodemus agrarius* (Mammalia: Muridae), im Vergleich zu anderen Arten der Gattung**

H.-J. Pelz, H. Gemmeke, R. Hutterer & U. Jüdes

**Abstract.** Based on 98 litters with 402 individuals we describe the postnatal development of the striped field mouse *Apodemus agrarius* and compare it with the postnatal development of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* (38 litters with 166 individuals). Morphological and anatomical changes were recorded during the first weeks of life as well as the ontogenesis of behaviour. We found that different maintenance conditions had a strong effect on the growth patterns. At birth the mean body mass of *A. agrarius* is 1.9 g, with a head and body length of 32 mm. The period of rapid linear growth of body mass continues for about 30 to 35 days, and for the head and body length for about 21 days. Eyes open between day 9 to 11 after birth. Weaning commences on day 15. The smaller *A. sylvaticus* shows a similar growth pattern. Different from *A. agrarius* the development of visual senses is retarded in *A. sylvaticus* whereas some reflexes appear earlier. It is suggested that these developmental differences as well as behavioural differences of the adults (hectic versus prudent) are adaptations to life styles and habitat structures of these and other *Apodemus* species studied so far.

**Key words.** Rodentia, Muridae, *Apodemus*, striped field mouse, wood mouse, postnatal development.

### **Einleitung**

Die Nachzucht der Brandmaus (*Apodemus agrarius*) in Gefangenschaft gilt als schwierig (Will & Reichstein 1972) und gelang bisher selten (Böhme 1978). Während die Waldmaus (*Apodemus sylvaticus*) auch unter Laborbedingungen im Makrolonkäfig gut gezüchtet werden kann, kommt die Brandmaus unter diesen Haltungsbedingungen nur selten zur Fortpflanzung. Bei Terrarienhaltung und abwechslungsreicher Ernährung gelang es allerdings Will & Reichstein (1972) und Elvers & Elvers (1990), Freilandfänge zur Fortpflanzung in Gefangenschaft zu bringen.

Die relativ aufwendigen Haltungsvoraussetzungen mögen ein Grund dafür sein, daß die Jugendentwicklung der Brandmaus bis heute kaum dokumentiert ist. Die hier vorgelegten Daten zur Jugendentwicklung basieren auf Laborzuchten, die die Autoren bereits Ende der 70er und Anfang der 80er Jahre unabhängig voneinander am Zoologischen Institut der Universität Bonn, am Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn, am Institut für die Pädagogik der Naturwissenschaften an der Universität Kiel und am Institut für Nematologie und Wirbeltierkunde der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft in Münster unterhalten haben.

Ziel der Arbeit ist es, die Jugendentwicklung von *A. agrarius* zu dokumentieren und mit der weiterer Arten dieser Gattung zu vergleichen. Dazu werden eigene Zucht-daten (Pelz) für *A. sylvaticus* herangezogen, ergänzt durch Eriksson (1980), Gurnell & Rennolls (1983), Quéré & Vincent (1987) und Frynta & Žižková (1992). Für den

Vergleich mit *A. flavicollis*, *A. mystacinus*, *A. semotus* und *A. argenteus* haben wir auf Daten von Dieterlen (1965), Standke (1973), Fujimaki (1978), Ising & Niethammer (1979), von Groll (1988), Lin et al. (1993) und Koyama (1994) zurückgegriffen.

### Material und Methoden

Die für die Zuchten in Bonn und Münster verwendeten Brandmäuse waren in Osthessen und Ostwestfalen gefangen worden, die in Kiel gezüchteten Brandmäuse stammten aus Fängen in Ostholstein. Die Waldmäuse stammten aus dem Rheinland und wurden in Bonn und Münster gezüchtet. Insgesamt wurden 98 Würfe der Brandmaus mit 402 Individuen (Tab. 1) und 37 Würfe der Waldmaus mit 160 Individuen (Tab. 2) erzielt. Die 98 Würfe der Brandmaus waren über das ganze Jahr verteilt, mit einer Häufung in den Monaten Juli bis Oktober.

Etwa ein Viertel der Würfe (27 Würfe mit 101 Individuen) wurde bei Erreichen bestimmter Altersstufen abgetötet und anschließend untersucht. Um die Entwicklung der Jungtiere nicht zu stören, wurden die Käfige nach Feststellung von Geburten bis zum Erreichen des gewünschten Alters nicht mehr geöffnet. Bei 53 Würfen mit 210 Individuen wurde die Entwicklung durch Beobachtung der lebenden Tiere verfolgt. Die Tiere wurden zur Untersuchung kurzfristig aus dem Nest genommen. Dabei ist eine Störung der Entwicklung nicht auszuschließen. Würfe, bei denen ein anomaler Entwicklungsverlauf (z. B. Stagnation der Körpermasse) festgestellt wurde, sowie Würfe, deren Geburtsdatum nicht eindeutig feststand, da sie nicht rechtzeitig entdeckt worden waren, wurden für die Auswertung nicht berücksichtigt (bei *A. agrarius* 8 Würfe mit 27 Jungen). An Waldmäusen wurden nur Lebendbeobachtungen durchgeführt.

Die von Gemmeke, Jüdes und Hutterer betreuten Zuchten wurden in Makrolonkäfigen gehalten. Gemmeke und Jüdes verwendeten Käfige der Standardgröße IV (55 x 33 cm), Hutterer Käfige der Größe III (37,5 x 21 cm), jeweils mit Nestbox. Pelz hielt die Brandmäuse in Terrarien mit einer Grundfläche von mindestens 80 x 40 cm mit Nestbox und Laufgrad, die Waldmäuse in Makrolonkäfigen der Größe III. Die Tiere wurden paarweise gehalten, Jüdes setzte teilweise auch ein Männchen und zwei Weibchen zusammen. Gefüttert wurde ad libitum. Neben Laborpellets wurden in allen Zuchten Getreide, verschiedene Sämereien und Äpfel angeboten.

Folgende Parameter wurden gemessen bzw. beobachtet:

Maße und Gewichte: Körpermasse (g), Kopf-Rumpf-Länge (mm), Schwanzlänge (mm), Hinterfußlänge (mm), Ohrlänge (mm), Vibrissenlänge (mm).

Tabelle 1: Anzahl der Würfe und Wurfgrößen in den vier verschiedenen Laborzuchten von *Apodemus agrarius*.

Zucht	Wurfgröße								Summe
	1	2	3	4	5	6	7	8	
Gemmeke	2	4	5	3	4	1		1	20
Hutterer			2	9	5	9			25
Jüdes		1	6	6	6	8	3		30
Pelz	5	4	7	3	3	1			23
Summe	7	9	20	21	18	19	3	1	98

Tabelle 2: Wurfanzahl und Wurfgröße in der Laborzucht von *Apodemus sylvaticus*.

Zucht	Wurfgröße						Summe
	2	3	4	5	6	7	
Pelz	2	5	17	7	5	2	38

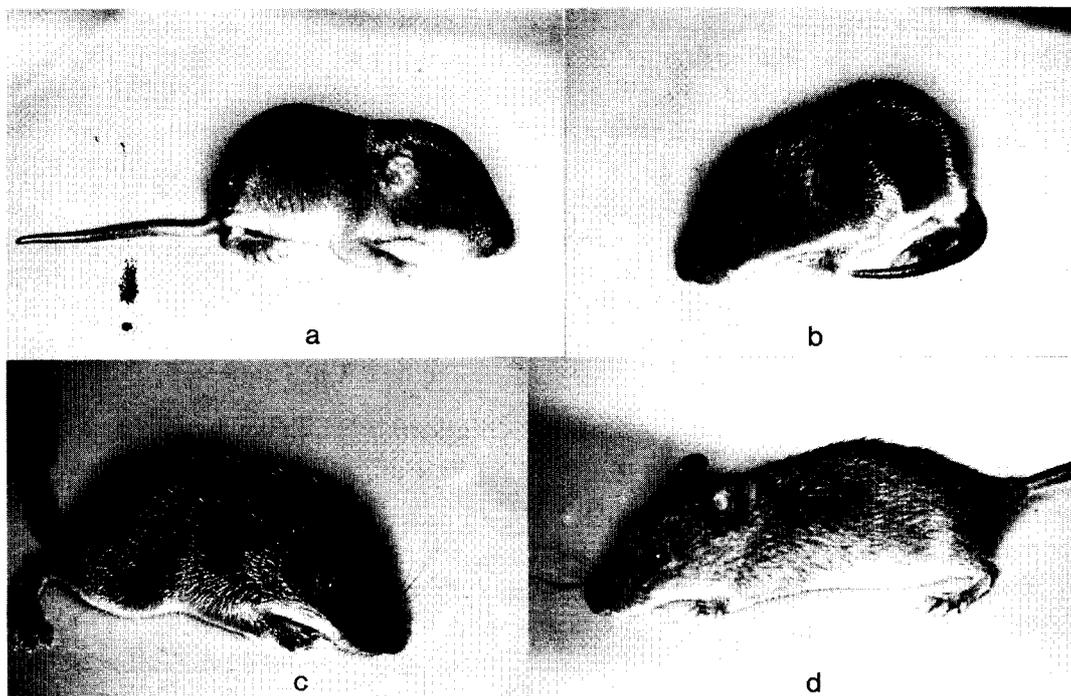


Abb. 1: Verschiedene Wachstumsstadien der Brandmaus: a) 9 Tage alt, b) 11 Tage alt, c) 13 Tage alt, d) 24 Tage alt.

Anatomische und morphologische Entwicklungen: Aufrichten der Ohrmuscheln, Öffnen des Gehörganges (nur an abgetöteten Tieren), Lösen der Zehen, Öffnen der Augen, Zahnwachstum; Durchstoßen der Mundschleimhaut, Pigmentierung der Haut, Dichte und Farbe der Behaarung.

Beobachtungen zur Verhaltensontogenese (Fox 1965): Reaktion auf akustische Reize (Fingerschnippen), optische Reize (Anleuchten mit der Taschenlampe), Aufrichten (bei Rückenlage), Greif-Reflex (bei Berührung der Fußflächen mit einem dünnen Holzstab), Tiefen-Fall-Aversion (Zurückweichen vor der Tischkante), Negative Geotaxis (Versuch, den Körper zu drehen bei kopfabwärtiger Lage auf einer schiefen Ebene), Putzverhalten (Pfotenlecken, Kopfputzen, Kratzen usw.), Spiel der Vibrissen, Bewegungsweise (Art, Koordination, Körperhaltung, Schnelligkeit), Lautäußerungen, Festsaugen an den Zitzen, Eintragen der Jungen, selbständiges Verlassen des Nestes, Aufnahme fester Nahrung.

Bezugswerte: Für den relativen Vergleich des Körperwachstums der beiden Arten wurden die Mittelwerte der Körpermaße der jeweils zwanzig größten im Freiland bei Untersuchungen von Pelz (1980a) gefangenen Männchen und nicht tragenden Weibchen beider Arten als Bezugswerte zugrundegelegt.

## Ergebnisse

### Wurfgröße und Tragzeit

Die Verteilung der Wurfgröße ist in Tab. 1 für die Brandmaus und in Tab. 2 für die Waldmaus dargestellt. Die Brandmaus-Weibchen warfen 1 bis 8 Junge, meist 3 bis 6, im Mittel 4.1 Junge. Bei der Waldmaus waren es 2 bis 7 Junge, meist 4, im Mittel 4.4.

Hinweise auf die Tragzeit liefern die kürzesten Wurfintervalle mehrfach trächtiger Weibchen sowie die kürzesten Zeiträume zwischen Verpaarung und Niederkunft. Bei

der Brandmaus wurden bei einem Weibchen Wurfintervalle von 21, 22 und 24 Tagen beobachtet (Pelz), bei zwei anderen Intervalle von 21, 22 bzw. 23 Tagen (Hutterer). Die kürzesten Zeiträume zwischen Verpaarung und Niederkunft betragen 20 und 24 Tage (Gemmeke). Aus den genannten Werten ergibt sich eine mittlere Tragzeit von 22 Tagen. Will & Reichstein (1972) gaben die Tragzeit der Brandmaus mit „etwa 18-21 Tagen“ an, Elvers & Elvers (1990) mit 20 Tagen.

Bei der Waldmaus wurden bei einem Weibchen Wurfintervalle von 23, 28 und 31 Tagen beobachtet, bei einem zweiten betragen die kürzesten Wurfintervalle 26 und 29 Tage. Queré & Vincent (1987) bestimmten die Tragzeit für diese Art an umfangreichem Material mit 27 (20-30) Tagen.

#### Übersicht über die Entwicklung während der ersten zwei Lebenswochen

##### *Apodemus agrarius*

Geburtstag: Die Körpermaße des Geburtstages zeigt Tab. 3. Die Jungen sind noch völlig nackt, die Haut unpigmentiert, hell-rosa. Der schwarze Augapfel und die inneren Organe sind durch die transparente Haut hindurch zu erkennen. Die Zehen sind miteinander verwachsen, die Ohrmuscheln sind halbkreisförmig über das Ohr geklappt und mit der Kopfhaut verwachsen. Die Nagezähne sind in der Mundschleimhaut bereits erkennbar.

1. Postnataltag: Durch Pigmenteinlagerung beginnt sich der Rücken leicht dunkel zu färben, auf der Haut erscheinen einzelne Flaumhärchen. Die Zehen beginnen sich zu trennen, die Ohren beginnen sich von der Kopfhaut abzulösen. Zwischen den noch verwachsenen Augenlidern beginnt sich ein Trennstrich abzuzeichnen. Die Jungen beginnen zu krabbeln, zunächst nur mit den Vorderbeinen.

3. Postnataltag: Der Rücken ist jetzt dunkel pigmentiert, auf der noch nackten, nur mit kurzen Flaumhärchen besetzten Rückenhaut beginnt sich der Aalstrich abzuzeichnen. Die Ohren haben sich vollständig abgelöst und aufgerichtet, sind aber noch geschlossen. Oberhalb der Nase beginnt das erste Haarkleid zu wachsen.

Tabelle 3: Körpermaße von *Apodemus agrarius* am Tag der Geburt.

	Mittelwert	Minimum	Maximum	n
Körpermasse (g)	1,91	1,45	2,3	70
Kopf-Rumpf-Länge (mm)	32,3	29,80	36	13
Schwanzlänge (mm)	8,8	7	11	12
Hinterfußlänge (mm)	6,55	5,1	9	13

Tabelle 4: Körpermaße von *Apodemus sylvaticus* am Tag der Geburt.

	Mittelwert	Minimum	Maximum	n
Körpermasse (g)	1,63	1,34	1,81	39
Kopf-Rumpf-Länge (mm)	29,88	29	35	17
Schwanzlänge (mm)	9,85	11	14	17
Hinterfußlänge (mm)	5,59	5	8	17

4.—5. Postnataltag: Kopf und Nacken sind kurz und dünn behaart. Im Unterkiefer sind die Nagezähne jetzt deutlich sichtbar, bei den ersten Tieren durchstoßen sie die Mundschleimhaut, im Oberkiefer liegen sie im Wachstum etwas zurück. Die Ohren haben sich vollständig abgelöst und aufgerichtet, sind aber noch geschlossen.

6.—7. Postnataltag: Die Zehen haben sich vollständig getrennt. Auch im Oberkiefer stoßen die Nagezähne durch die Mundschleimhaut. Die Behaarung schreitet dorsal zur Schwanzwurzel hin fort und wird zunehmend dichter. An den Flanken und ventral beginnt die Behaarung zunächst zwischen den Extremitäten.

8. Postnataltag: Dorsal vollständige, dichte Behaarung, ventral zunehmend dichter.

9.—11. Postnataltag: Der Gehörgang öffnet sich. Die Motorik ist so weit entwickelt, daß sich die Jungtiere mit der Hinterpfote den Kopf kratzen können. Die Augen öffnen sich bei den schwersten Tieren bereits am 9. oder 10. Tag, bei den übrigen Tieren eines Wurfes einen Tag später. Die Jungtiere saugen sich seltener an den Zitzen des Muttertieres fest. Auch ventral ist die Behaarung jetzt vollständig und dicht.

12.—15. Postnataltag: Die Jungtiere verlassen erstmalig das Nest, beginnen feste Nahrung aufzunehmen. Zuerst werden sie noch vom Muttertier ins Nest zurückgetragen, ab etwa dem 15. Tag (Ende des Säugens) nicht mehr. Das anfangs ganz dunkle, graubraune Haarkleid färbt sich zunehmend heller.

### *Apodemus sylvaticus*

Geburtstag: Die Körpermaße des Geburtstages zeigt Tab. 4. Die Jungen sind noch völlig nackt, die Haut unpigmentiert, hell-rosa. Der schwarze Augapfel und die inneren Organe sind durch die transparente Haut hindurch zu erkennen. Die Zehen sind miteinander verwachsen, die Ohrmuscheln sind halbkreisförmig über das Ohr geklappt und mit der Kopfhaut verwachsen. Die Nagezähne sind bereits in der Mundschleimhaut erkennbar.

1. Postnataltag: Der Rücken ist zum Teil dunkel pigmentiert, vereinzelte Flaumhärchen sind zu erkennen. Die Zehen der Vorderfüße beginnen sich zu trennen, die der Hinterfüße sind noch vollständig verwachsen.

2.—3. Postnataltag: Der Rücken ist jetzt ganz schwarz pigmentiert. Bei den schwersten Tieren beginnt die Behaarung am Kopf, ansonsten sind die Tiere noch ganz nackt, abgesehen von einzelnen kurzen Flaumhärchen.

4. Postnataltag: Die Ohren haben sich von der Kopfhaut gelöst. Behaarung dorsal an Kopf und Nacken.

5.—8. Postnataltag: Dorsal fortschreitende Behaarung vom Kopf zur Schwanzwurzel, die Zehen auch der Hinterfüße haben sich getrennt, die Nagezähne durchstoßen die Mundschleimhaut erst im Unterkiefer, kurz darauf im Oberkiefer.

9.—11. Postnataltag: Ventral fortschreitende Behaarung.

12.—14. Postnataltag: Die Tiere sind vollständig kurz behaart, die schwersten Tiere öffnen am 12. oder 13. Tag die Augen, die restlichen Tiere eines Wurfes einen Tag später.

### Körperwachstum

Die Entwicklung der Körpermaße der beiden Arten während der ersten 40 Tage der postnatalen Entwicklung ist in Abb. 2 bis 9 dargestellt. Die Körpermaße der Waldmaus liegen mit Ausnahme von Schwanz- und Ohrlänge von der Geburt an geringfügig unter denjenigen der Brandmaus, wie dies auf Grund des artspezifischen Größenunterschiedes adulter Tiere beider Arten zu erwarten ist. Bezogen auf die Körpermasse adulter Tiere liegen die Geburtsmassen bei 5.6% (Brandmaus) bzw. bei 5.5% (Waldmaus). Das Körperwachstum beider Arten verläuft weitgehend parallel. Die stärkste relative Zunahme der Körpermasse erfolgt während der ersten 12 Tage nach der Geburt. Bis zum sechsten Tag hat sich die Geburtsmasse bei beiden Arten verdoppelt. Der anfänglich lineare Wachstumsverlauf flacht sich mit dem Erreichen der Endmaße zunehmend ab. Der Vergleich der relativen Wachstumskurven der Körpermasse (bezogen auf die mittlere artspezifische Körpermasse adulter Tiere, s. Tab. 5) ist in Abb. 9 dargestellt. Er zeigt, daß die Zunahme der Körpermasse der beiden Arten bis zum 9. Tag gleich verläuft, daß *A. agrarius* jedoch vom 10. Postnataltag an etwas schneller wächst.

Zwischen den verschiedenen Zuchten von *Apodemus agrarius* sind signifikante Unterschiede hinsichtlich der Entwicklung der Körpermasse festzustellen: Während sich das rasche und mehr oder weniger lineare Körperwachstum bei den Würfen aus der Zucht von Pelz noch bis zum Alter von 65 Tagen fortsetzte, verlangsamte sich der Zuwachs in den Zuchten von Jüdes und Hutterer deutlich (Abb. 3). Diese Entwicklung setzte bereits um den 15. Postnataltag herum ein und fiel mit dem Selbständigwerden der Jungtiere zusammen. Die Unterschiede treten unabhängig von Geburtstermin und Wurfgröße auf.

### Abfolge der Entwicklungsschritte

Abb. 10 gibt einen Überblick über die zeitliche Abfolge der wichtigsten anatomischen und physiologischen Entwicklungsschritte, die beobachtet werden konnten. Im Vergleich zwischen Brand- und Waldmaus fällt auf, daß die Waldmaus früher beginnt, verschiedene Reflexe, wie den Greifreflex, negative Geotaxis oder Tiefen-Fall-Aversion, auszubilden. Dagegen ist die Brandmaus bei der Entwicklung des Gesichtssinnes sowie bei der Ausführung von Kratzbewegungen deutlich schneller.

### Mortalität

Aus den Zuchten von Jüdes und Pelz liegen Angaben zur Jungensterblichkeit vor. Danach starben von 210 neugeborenen Brandmäusen bis zum siebten Postnataltag 50 Individuen (23.8%), darunter 12 komplette Würfe mit zusammen 46 Individuen. 10 dieser Würfe mit 38 Individuen starben bereits am Geburtstag. Nach dem siebten Postnataltag kam es nur zu drei weiteren Todesfällen.

Bei der Waldmauszucht starben von 166 Individuen 23 (13.9%) während der ersten Lebenswoche, darunter 5 komplette Würfe, drei davon mit 13 Individuen am ersten Tag. Drei weitere Individuen starben nach dem 7. Postnataltag.

Läßt man die (vermutlich haltungsbedingte) Mortalität ganzer Würfe außer Betracht, so betrug die Mortalität 3.3% (n = 7) für die Brandmaus und 6% (n = 10) für die Waldmaus.

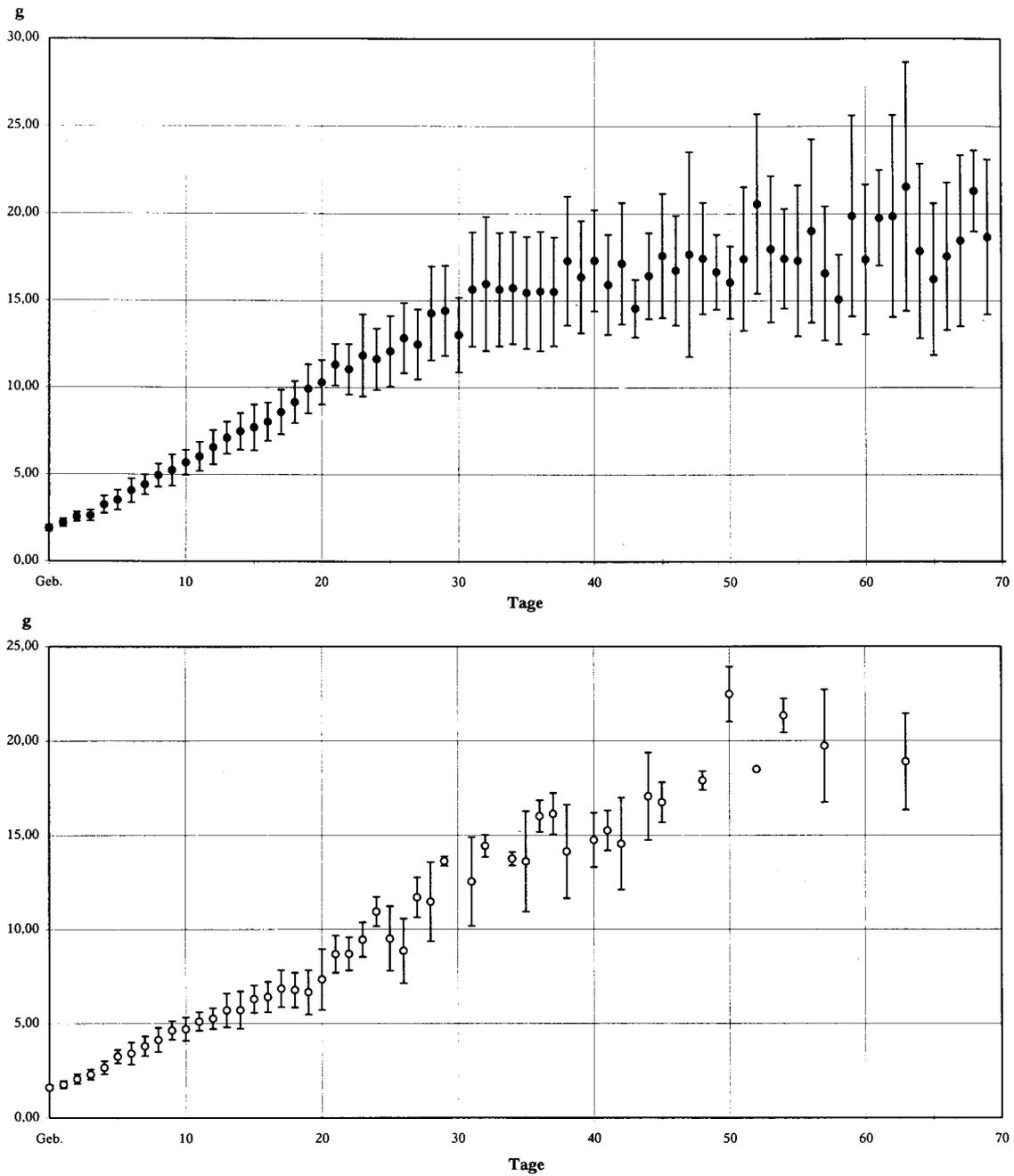


Abb. 2–3: Entwicklung der Körpermasse ( $\bar{x} \pm s$ ) der Brandmaus (oben;  $n = 7-86$ ) und der Waldmaus ( $n = 2-63$ ) in Abhängigkeit vom Lebensalter.

### Diskussion

Innerhalb der Gattung *Apodemus* ist die Jugendentwicklung bisher für *A. argenteus* (Fujimaki 1978, Koyama 1994), *A. flavicollis* (Standke 1973), *A. mystacinus* (Dieterlen 1965, von Groll 1988), *A. semotus* (Lin et al. 1993) und *A. sylvaticus* (Eriksson 1980, Gurnell & Rennolls 1983, Queré & Vincent 1987, Frynta & Žižková 1992) beschrieben worden. In der Zusammenschau mit den Werten für *A. agrarius* ergibt sich

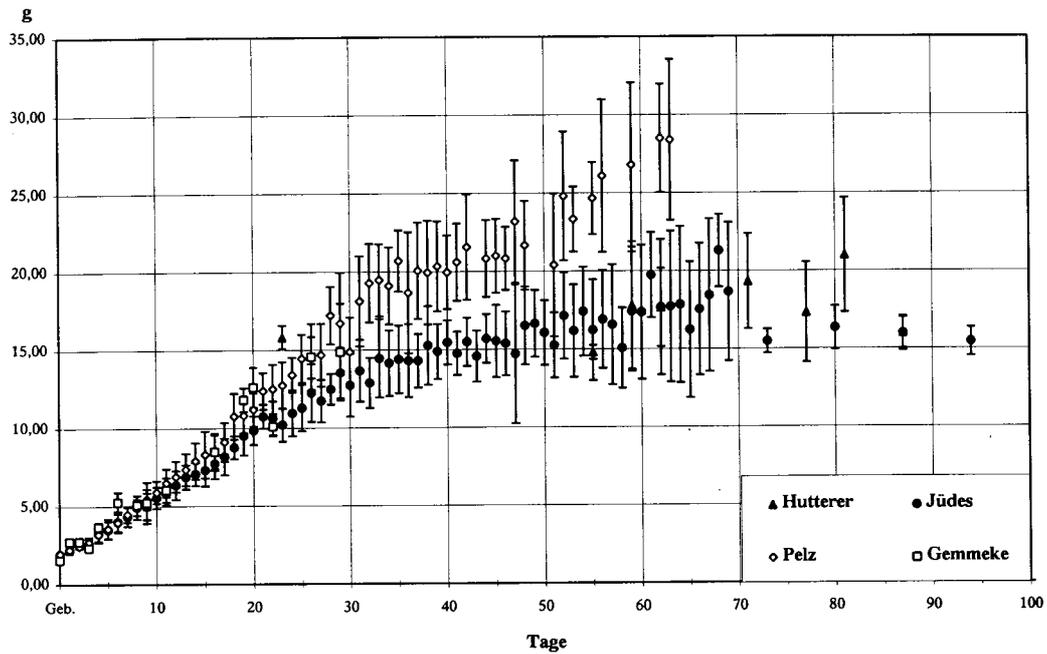


Abb. 4: Entwicklung der Körpermasse ( $\bar{x} \pm s$ ) der Brandmaus im Vergleich der verschiedenen Zuchten.

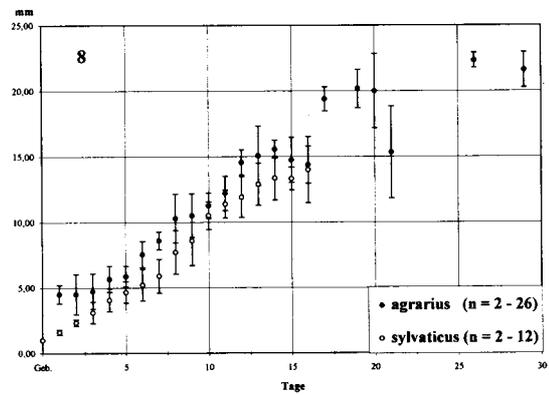
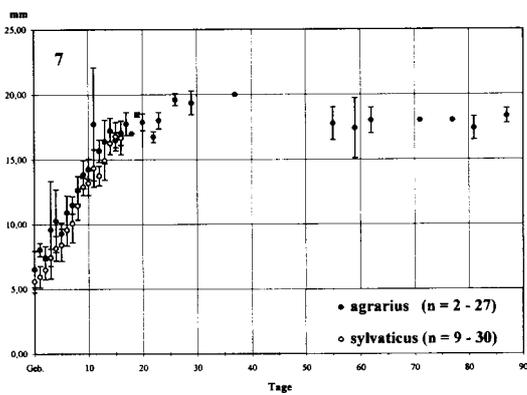
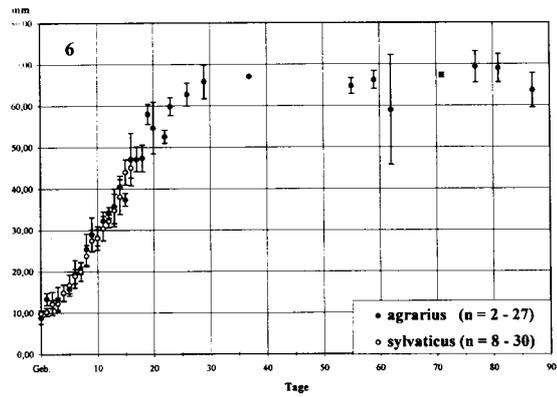
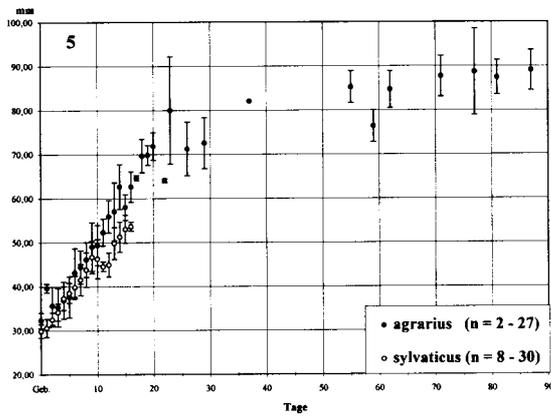


Abb. 5—8: Entwicklung der Kopf-Rumpf-Länge (Abb. 5), Schwanzlänge (Abb. 6), Hinterfußlänge (Abb. 7) und Vibrissenlänge (Abb. 8) bei Brandmaus und Waldmaus in Abhängigkeit vom Lebensalter. Aufgetragen sind Mittelwerte und Standardabweichung.

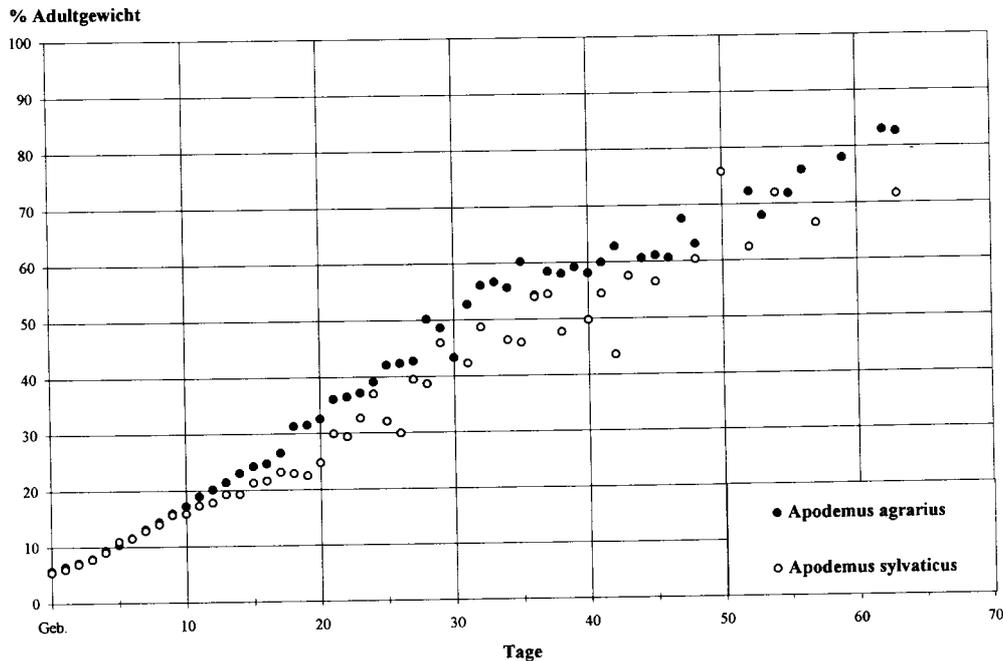


Abb. 9: Vergleich der relativen Wachstumskurven der Körpermasse von Brandmaus und Waldmaus, bezogen auf die mittlere Körpermasse adulter Tiere.

ein weitgehend einheitliches Bild: Die untersuchten Arten sind typische Nesthocker, die auf Grund der relativ kurzen Tragzeit völlig nackt, blind und taub geboren werden. Sie sind noch nicht zur Thermoregulation fähig. Charakteristisch für den Verlauf der Entwicklung der ersten Lebenswochen ist eine schnelle, weitgehend lineare Zunahme der Körpermasse und aller Längenmaße. Diese lineare Wachstumsphase ist in Abb. 11 nach Literaturangaben für fünf *Apodemus*-Arten dargestellt. Der Vergleich zeigt, daß sowohl die Dauer der linearen Wachstumsphase als auch die Wachstumsgeschwindigkeit von den artspezifischen Endmaßen (Tab. 5) bestimmt werden. Je größer bzw. schwerer die Arten werden, desto länger dauert die lineare Wachstumsphase an und desto schneller wachsen sie. Wenn die Wachstumskurven der ersten Lebenswochen deutlich von der bei den meisten Untersuchungen festgestellten Linearität abweichen, kann man davon ausgehen, daß die Entwicklung der Jungtiere gestört war und das Wachstum daher einen anomalen Verlauf genommen hat. In allen bisher durchgeführten Studien wurde zumindest die Entwicklung der Körpermasse registriert. Dieses Maß ist daher für einen Vergleich verschiedener Studien am besten geeignet. In Abb. 12 sind die Wachstumskurven der Körpermasse der Waldmaus aus fünf bisher durchgeführten Untersuchungen zusammengestellt. Der recht unterschiedliche Kurvenverlauf ist ein Beleg dafür, daß die Haltungsbedingungen z. B. über Ernährung, Temperatur oder Sozialverhalten der Eltern die Entwicklung der Jungtiere erheblich beeinflussen können (Clarke 1985).

Für die Wachstumsgeschwindigkeit von Nagern spielt unter Freilandbedingungen auch die Photoperiode eine wichtige Rolle. In Osthessen wuchsen bis Mitte Juni geborene Brandmäuse schnell und kamen noch im gleichen Jahr zur Fortpflanzung,

Entwicklungsschritt \ Tag	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Greif-Reflex vorn		■														
Greif-Reflex hinten			■	■	■	■	■	■	■	■						
Aufrichten der Ohrmuschel				■	■	■	■	■	■	■						
Zehen getrennt					■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Behaarung						■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Negative Geotaxis																
Tiefen-Fall-Aversion																
Incisivi durchstoßen die Mundschleimhaut																
Spiel der Vibrissen																
Aufrichten aus Rückenlage (ohne Verzögerung)																
Putzen																
Kratzen																
Öffnen des Gehörganges																
Reaktion auf akustische Reize																
Öffnen der Augen																

Abb. 10: Zeitliche Staffelung verschiedener anatomischer und physiologischer Entwicklungsschritte während der ersten 16 Tage der Jugendentwicklung. Schwarze Balken stehen für *A. agrarius*, weiße Balken für *A. sylvaticus*.

während bei später im Jahr geborenen Individuen das Körperwachstum stagnierte. Sie überwinterten als Subadulte und erreichten das Adultgewicht erst im Februar/März des folgenden Jahres (Pelz 1980). Entsprechende Beobachtungen liegen auch für *A. agrarius* aus Polen (Adamczewska-Andrzejewska 1973) und für andere Arten vor (u. a. Pelikán 1967, Yoshida 1971, Flowerdew 1972, Verhagen & Vandorpe 1979, Lin et al. 1993).

Damit erklären sich aber noch nicht die bei der vorliegenden Arbeit festgestellten Unterschiede zwischen den verschiedenen Zuchten, denn diese Diskrepanz trat bei allen Würfen unabhängig vom Geburtsdatum auf. Da wesentliche Unterschiede bei den Haltungsbedingungen nur hinsichtlich des Raumangebots bestanden, liegt hier eine mögliche Erklärung. Eine größere Käfiggrundfläche und das Angebot eines Laufrades könnten den sozialen Streß verringern und dadurch ein schnelleres Wachstum der Jungtiere ermöglichen. Das gilt besonders dann, wenn das Männchen während der Jungenaufzucht im Käfig verbleibt. Es wird nämlich bereits vor der Geburt für die Zeit des Säugens aus dem bis dahin gemeinsamen Nest vertrieben (Pelz 1980c, Elvers & Elvers 1990). Bei zu engen Haltungsbedingungen könnten sich Aggressionen der Elterntiere negativ auf das Wachstum und die Sexualreifung der Jungtiere auswirken.

Lin et al. (1993) und Gurnell & Rennolls (1983) berichten über hohe Mortalitätsraten im Verlauf der Jungenaufzucht bei *A. semotus* (31 %) bzw. *A. sylvaticus*. Quéré & Vincent (1987) registrierten eine Mortalitätsrate von 9.8 % zwischen Geburtstag

Tabelle 6: Vergleich der zeitlichen Staffelung verschiedener Entwicklungsschritte bei *Apodemus*-Arten.

Art	Öffnen der Augen	Öffnen d. Gehörganges	Alter (Tage) bei			erster Behaarung	Durchbruch d. unteren Incisivus	Quelle
			Aufrichten der Ohrmuscheln	Zehentrennung				
<i>A. agrarius</i>	9—11	9—11	2—4	3—6	3—5	5—10	diese Arbeit	
<i>A. flavicollis</i>	11—13	—	4	5	5	9	Standke 1973	
<i>A. argenteus</i>	12—14	11—12	3—4	4	5	10—12	Fujimaki 1978	
<i>A. sylvaticus</i>	12—14	11—14	2—4	3—6	3—5	7—10	diese Arbeit	
<i>A. speciosus</i>	13—14	11	3	—	4—7	8—9	Nishino, in Lin et al. 1993	
<i>A. semotus</i>	14—16	12—14	2—3	5—6	5—6	9—10	Lin et al. 1993	
<i>A. mystacinus</i>	15—19	12—13	2—4	4—7	3—5	9—12	v. Groll 1988	

und Selbständigwerden der Jungtiere. Auch bei der vorliegenden Arbeit war die Mortalität während der ersten Lebenswoche hoch. Besonders in den ersten Tagen nach der Geburt kommt es in Gefangenschaft relativ häufig vor, daß die Jungen nicht von der Mutter angenommen bzw. aufgefressen werden. Diese Todesfälle erlauben jedoch keine Rückschlüsse auf die Freilandverhältnisse, allenfalls können sie als Indikator für die Empfindlichkeit der untersuchten Art gegenüber den Haltungs- und Untersuchungsbedingungen betrachtet werden. So unterstreicht die bei dieser Untersuchung relativ geringere Mortalität der in Makrolonkäfigen gehaltenen Waldmaus (16 %) gegenüber der in Terrarien gehaltenen Brandmaus (25 %) die höhere Störanfälligkeit der letzteren.

Das Auftreten und die zeitliche Abfolge anatomischer und physiologischer Entwicklungsschritte bei einer Art müssen im Zusammenhang mit ihrem Anpassungswert und dem jeweiligen Lebensraum gesehen werden. Dies gilt auch für die auffälligen zeitlichen Unterschiede zwischen Brandmaus und Waldmaus bei der Entwicklung verschiedener Reflexe einerseits und des Gesichtssinnes andererseits (Abb. 10). Es handelt sich dabei um Eigenschaften, die das Verhalten der adulten Tiere entscheidend prägen. So sind Waldmäuse ausgesprochen schreckhaft. Wenn ihnen Gefahr droht, suchen sie sich mit reflexartigen Sprüngen in Sicherheit zu bringen. Brandmäuse dagegen zeigen ein äußerst ruhiges Verhalten. Sie setzen nie zum Sprung an, bevor sie nicht die Situation erkundet und gegebenenfalls die Sprunghöhe abgeschätzt haben. Dies deutet auf grundsätzlich unterschiedliche Lebensstrategien beider Arten hin, die jeweils bereits in einem frühen Stadium der Jugendentwicklung durch die bevorzugte Ausbildung der entsprechenden Funktionen unterstützt werden.

Vergleicht man den Zeitpunkt des Öffnens von Augen und Ohren bei verschiedenen *Apodemus*-Arten (Tab. 6), so fällt auf, daß *A. agrarius* und *A. flavicollis* den Gesichtssinn früher entwickeln als kleinere Arten wie *A. sylvaticus* oder *A. argenteus*. Auch im Vergleich mit dem etwa 20 % schwereren *A. mystacinus* benötigt *A. agrarius* nur etwa  $\frac{2}{3}$  der Zeit bis zum Öffnen der Augen.

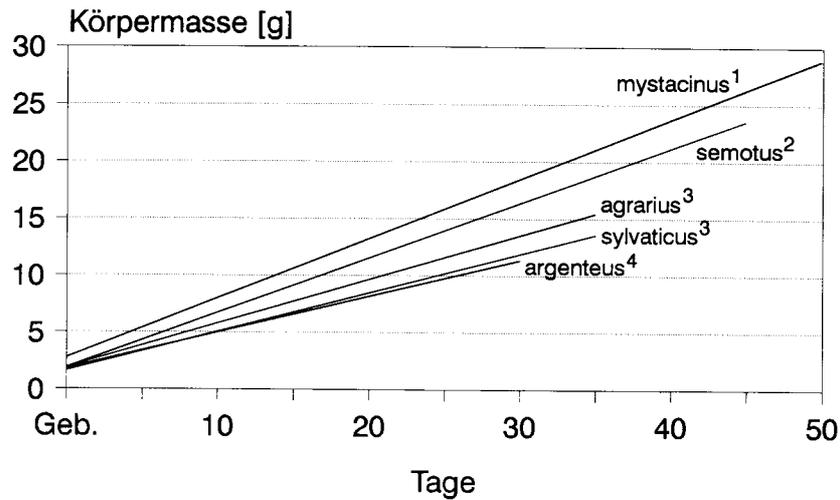


Abb. 11: Vergleich der linearen Wachstumsphase der Körpermasse bei fünf *Apodemus*-Arten.

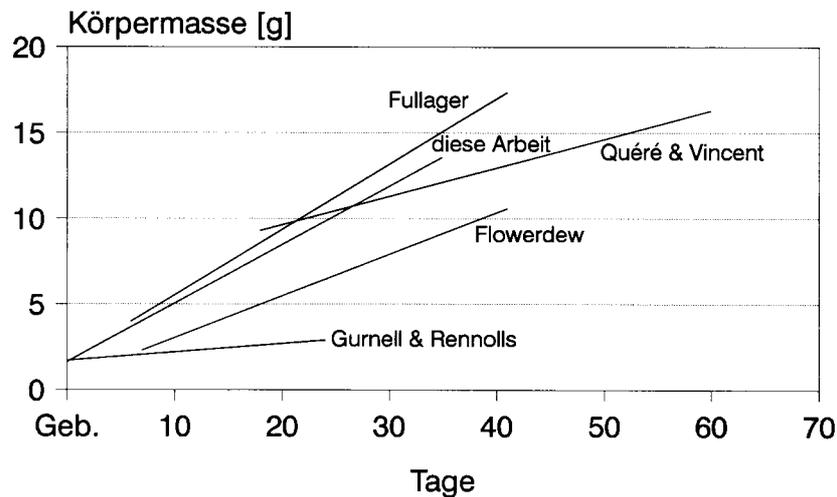


Abb. 12: Vergleich der linearen Wachstumsphase der Körpermasse von *Apodemus sylvaticus* in verschiedenen Zuchten nach Fullager in Gurnell & Rennolls (1983), Quéré & Vincent (1987), Flowerdew (1972), Gurnell & Rennolls (1983) und dieser Arbeit.

*A. mystacinus* bewohnt ebenso wie *A. sylvaticus* Lebensräume mit geringer Deckung und reagiert ebenso wie dieser mit reflexartigen Sprungbewegungen bei Beunruhigung. *A. flavicollis* zeigt dagegen als Bewohner deckungsreicher Biotope ähnlich wie *A. agrarius* ein ruhiges, auf die optischen und akustischen Sinne gestütztes Verhalten. Als Bewohner auch offener, deckungsloser Lebensräume, wie zum Beispiel Ackerflächen (Pelz 1979), versucht sich die Waldmaus einem Feind durch reflexartige Fluchtbewegungen zu entziehen, wobei es vor allem auf die Reaktionsgeschwindigkeit ankommt. Für die Brandmaus dürfte es dagegen in den deckungsreichen Biotopen ihres Lebensraumes (zum Beispiel Uferböschungen, siehe Pelz 1980c) vorteilhaft sein, ihr Verhalten vor allem von den über den Gesichtssinn erhaltenen Signalen abhängig zu machen. Bei der Gelbhalsmaus paßt das umsichtige, weniger

Tabelle 5: Vergleich verschiedener Reproduktionsparameter bei *Apodemus*-Arten.

Art	Adultgewicht	Geburtsgewicht	Relatives Geburtsgewicht	Tragzeit	Wurfgröße	Quelle
<i>A. argenteus</i>	17,0	1,4	8,2 %	—	3,0	Fujimaki 1978
		1,7	10,0 %			Koyama 1994
<i>A. sylvaticus</i>	29,7	1,6	5,4 %	23—29	4,4	diese Arbeit
				20—30	4,2	Quéré & Vincent 1987
				20—21	5,0	Clarke 1985
<i>A. semotus</i>	32,7	2,1	6,4 %	—	3,5	Lin et al. 1993
	27,4		7,7 %			Yu 1993
<i>A. flavicollis</i>	33,4	2,8	8,4 %	21	3,7	Standke 1973; Gurnell & Renolls 1983; Ising & Niethammer 1979
<i>A. agrarius</i>	34,4	2,0	5,8 %	20—24	4,1	diese Arbeit
				ca. 18—21	5,0	Will & Reichstein 1972
<i>A. mystacinus</i>	41,0	3,0	7,3 %	22—23	3,2	Dieterlen 1965; v. Groll 1988

schreckhafte Verhalten zu der teilweise arborikolen Lebensweise (Borowski 1963). Schreckhaftes bzw. ruhiges Temperament mögen dabei der jeweiligen Art einen Selektionsvorteil bringen, wie dies von Wilson et al. (1994) für eine Reihe von Wirbeltieren diskutiert wurde.

Über das Verhalten und die Lebensweise der asiatischen *A. argenteus*, *A. speciosus* und *A. semotus* ist wenig bekannt. *A. semotus* lebt in Taiwan in subtropischen Bergwäldern und dichten Bambusbeständen, während dort *A. agrarius* im Kulturland unterhalb 1000 m verbreitet ist (Aoki & Tanaka 1941).

Untersuchungen zur Reflex-Ontogenese liegen bisher für andere *Apodemus*-Arten nicht vor. Die hier aufgezeigten Befunde und Zusammenhänge lassen jedoch vermuten, daß es sich um eine zumindest in der Gattung *Apodemus* durchgängig ausgeprägte Adaptation an den jeweiligen Lebensraum handelt, die auch bei den bisher nicht daraufhin untersuchten Arten vorhanden sein mag.

Die hier vorgelegten Daten zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung von sieben *Apodemus*-Arten (Tab. 5, 6) lassen keinen Trend erkennen, der zur gegenwärtigen Diskussion über die Aufteilung der Gattung in Untergattungen (Zimmermann 1962) oder gar zwei verschiedene Gattungen *Apodemus* (mit *agrarius*) und *Sylvaemus* (übrige Arten) (vgl. Zagorodniuk 1993) beitragen könnte. Offenbar überdecken in diesem Fall biologische Anpassungen an die spezifischen Lebensbedingungen der verschiedenen Arten ihren phylogenetischen Hintergrund.

#### Danksagung

Für die Betreuung der Zuchten und Unterstützung bei der Auswertung und Darstellung der Ergebnisse danken wir Frau I. Heister (Bonn), Frau M. Gitter, Herrn H. Naujeck und Frau U. Wende (Münster). Frau S. von Groll (Bonn) gestattete freundlicherweise die Verwendung einiger Daten aus ihrer Diplomarbeit.

### Zusammenfassung

Die Jugendentwicklung der Brandmaus *Apodemus agrarius* wird auf der Grundlage von 98 Würfen mit 402 Individuen beschrieben und im Vergleich mit der Jugendentwicklung der Waldmaus *Apodemus sylvaticus* (38 Würfe mit 166 Individuen) dargestellt. Neben morphologischen und anatomischen Veränderungen wird dabei die Reflex-Ontogenese während der ersten Lebenswochen registriert. Dabei zeigt es sich, daß die Haltungsbedingungen einen erheblichen Einfluß auf den Verlauf des Wachstums haben. Am Geburtstag wiegen Brandmäuse durchschnittlich 1.9 g bei einer Kopf-Rumpf-Länge von ca. 32 mm. Die Phase des raschen linearen Wachstums dauert für die Körpermasse ca. 30–35 Tage, für die Kopf-Rumpf-Länge ca. 21 Tage an. Die Augen öffnen sich am 9. bis 11. Postnataltag, mit etwa 15 Tagen werden die Jungen selbständig. Das Körperwachstum der leichteren *A. sylvaticus* verläuft weitgehend ähnlich. Im Unterschied zu *A. agrarius* entwickelt sich jedoch der Gesichtssinn langsamer, während verschiedene Reflexe bereits früher auftreten. Es wird angenommen, daß es sich bei diesen Entwicklungsunterschieden und auch bei artspezifischen Verhaltensunterschieden adulter Tiere (hektisch gegenüber vorsichtig) um Anpassungen an Lebensweise und Habitatstruktur der Apodemus-Arten handelt.

### Literatur

- Adamczewska-Andrzejewska, K. (1973): Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). — Acta theriol. 18, 19: 353–394
- Aoki, B. & R. Tanaka (1941): The rats and mice of Formosa illustrated. — Mem. Fac. Sci. Agr. Taihoku Imp. Univ. 23: 121–191.
- Böhme, W. (1978): *Apodemus agrarius* — Brandmaus. — Pp. 368–381 in Niethammer, J. & F. Krapp (Hrsg.): Handbuch der Säugetiere Europas, 1, Nagetiere I. Akademische Verlagsgesellschaft, Wiesbaden.
- Borowski, S. (1963): *Apodemus flavicollis* (Melchior, 1834) in the tops of tall trees. — Acta theriol. 6: 314.
- Clarke, J. R. (1985): The reproductive biology of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) and the wood mouse (*Apodemus sylvaticus*). — Symp. Zool. Soc. London 55: 33–60.
- Dieterlen, F. (1965): Von der Lebensweise und dem Verhalten der Felsenmaus, *Apodemus mystacinus* (Danford und Alston, 1877), nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung *Apodemus*. — Säugetierk. Mitt. 13: 152–161.
- Elvers, K.-L. & H. Elvers (1990): Erfahrungen mit Zucht und Haltung der Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pallas). — Sber. Ges. Naturf. Freunde Berlin 29/30: 163–166.
- Eriksson, M. (1980): Breeding in a laboratory colony of wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Linné 1758). — Säugetierk. Mitt. 28: 79–80.
- Flowerdew, J. R. (1972): The effect of supplementary food on a population of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). — J. anim. Ecol. 41: 553–566.
- Fox, W. M. (1965): Reflex-ontogeny and behavioural development of the mouse. — Anim. Behav. 13: 234–241.
- Frynta, D. & M. Žižková (1992): Postnatal growth of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) in captivity. — Pp. 59–67 in Horáček, I. & Vohralík, V. (eds.): Prague Studies in Mammalogy. — Charles University Press, Prague.
- Fujimaki, Y. (1978): Postnatal growth and development of *Apodemus argenteus*. — J. Mamm. Soc. Japan 7: 135–142.
- Groll, S. von (1988): Fortpflanzung und Jugendentwicklung der Felsenmaus *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston 1877). — Dipl.-Arb. Univ. Bonn.
- Gurnell, J. & K. Rennolls (1983): Growth in field and laboratory populations of wood mice (*Apodemus sylvaticus*). — J. Zool. Lond. 200: 355–365.
- Ising, E. & J. Niethammer (1979): Zur Fortpflanzung der Gelbhalsmaus (*Apodemus flavicollis*) im Laboratorium. — Z. Säugetierk. 44: 25–30.
- Koyama, S. (1994): On the growth and development of *Apodemus argenteus* under laboratory conditions. — Honyurui Kagaku 33: 109–122.
- Lin, L.-K., T. Nishino & S. Shiraishi (1993): Postnatal growth and development of the Formosan wood mouse *Apodemus semotus*. — J. Mamm. Soc. Japan 18: 1–18.

- Pelikán, J.(1967): Variability of body weight in three *Apodemus* species. — Zool. Listy 16: 199—220.
- Pelz, H.-J. (1979): Die Waldmaus, *Apodemus sylvaticus* L., auf Ackerflächen: Populationsdynamik, Saatschäden und Abwehrmöglichkeiten. — Z. angew. Zool. 66: 261—280.
- Pelz, H.-J. (1980a): Populationsdynamik und Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas 1771, Rodentia, Muridae) in Osthessen. — Diss. Univ. Bonn.
- Pelz, H.-J.(1980b): Populationsökologie der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas 1771) an ihrer westlichen Verbreitungsgrenze in Osthessen. I. Demographie und Reproduktion. — Z. angew. Zool. 67: 179—209.
- Pelz, H.-J.(1980c): Populationsökologie der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas 1771) an ihrer westlichen Verbreitungsgrenze in Osthessen. II. Biotopwahl und Verhalten. — Z. angew. Zool. 67: 257—278.
- Quéré, J.-O. & J.-P. Vincent (1987): Données sur la prolificité et la croissance du mulot gris (*Apodemus sylvaticus* L., 1758) en élevage. — Mammalia 51: 605—611.
- Standke, B. (1973): Jugendentwicklung von Haus-, Wald- und Gelbhalsmaus. — Staatsexamensarbeit, Bonn.
- Verhagen, R. & E. Vandorpe (1979): A method for age determination of rodents in the field, illustrated by growth of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*. — Annales Soc. R. Zool. Belg. 109: 127—132.
- Will, U. & H. Reichstein (1972): Erfolgreiche Gefangenschaftszucht bei Brandmäusen, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). — Z. Säugetierk. 37: 359—362.
- Wilson, D. S., A. B. Clark, K. Coleman & T. Dearstyne (1994): Shyness and boldness in humans and other mammals. — Trends Ecol. Evol. 9: 442—446.
- Yoshida, H. (1971): Small mammals of Mt. Kiyomizu, Fukuoka Pref. — J. Mamm. Soc. Japan 5: 123—129.
- Yu, H.-T. (1993): Natural history of small mammals of subtropical montane areas in central Taiwan. — J. Zool. Lond. 231: 403—422.
- Zagorodniuk, I. V. (1993): Identification of East European *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) and their geographic occurrence. — Vestnik zool. 6'93: 37—47.
- Zimmermann, K. (1962): Die Untergattungen der Gattung *Apodemus* Kaup. — Bonn. zool. Beitr. 13: 198—208.

Dr. H.-J. Pelz, Dr. H. Gemmeke, Institut für Nematologie und Wirbeltierkunde, Toppheideweg 88, D-48161 Münster. — Dr. R. Hutterer, Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 160, D-53113 Bonn. — Dr. U. Jüdes, Institut für die Pädagogik der Naturwissenschaften (IPN) an der Universität Kiel, Olshausenstr. 62, D-24098 Kiel.

Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1–4	S. 248	Bonn, Juni 1996
--------------------	--------	--------	--------	-----------------

### Book Review

Bubenik, G. A. & A. B. Bubenik, Eds. (1990): *Horns, Pronghorns, and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology, and Social Significance*. 562 pp., 204 Ill. Springer, New York.

This book contains 19 chapters written by 19 authors, among them the two editors. All deal with either evolution and morphology or with physiology, genetics, and behaviour of horns, pronghorns, and antlers. In the first chapter of more than 100 printed pages, Anthony B. Bubenik gives an interesting and stimulating lecture on the evolution of horns, pronghorns, and antlers. This as well as many of the following contributions are carefully illustrated. The evolution of cranial appendages is considered by Christine M. Janis, and especially in Giraffoidea by Charles S. Churcher. The families Muntiacidae and Cervidae are reviewed by Colin P. Groves and Peter Grubb. Alan W. Gentry reviews the evolution and dispersal of African Bovidae. The second part of the book deals with aspects of physiology, genetics, and behaviour. A kind of monograph of the pronghorn is given by Bart W. O'Gara. Various aspects of antler development, endocrine regulation, neural control, experimental induction, antler cycles, effects of nutrition and social status, genetic variability, and use of antlers in biomedical research are described by Ludek Bartos, Robert D. Brown, George A. Bubenik, Charles S. Churcher, Peter F. Fennessy, Richard J. Goss, Zbigniew Jaczewski, Kim T. Scribner, Antoine J. Sempéré, Michael H. Smith, James M. Suttie, Teodor Stelmasiak, and Simone van Mourik.

The variety of subjects and authors along with the beautiful illustrations make this book a stimulating lecture and a must for all people scientifically interested in horned mammals.

R. Hutterer (Bonn)