

1 Einleitung

1.1 Alarmrufsysteme bei nicht-menschlichen Primaten

Untersuchungen zur vokalen Kommunikation sind methodisch gut geeignet, genauere Erkenntnis darüber zu erhalten, welche Information Tiere aus der Umwelt aufnehmen, wie sie die Information weiterverarbeiten und in welcher Form sie darüber kommunizieren können. Dies trifft um so mehr dann zu, wenn der akustische Kanal auf Grund von Einschränkungen des visuellen Kanals an Bedeutung gewinnt (Schrader & Todt 1993). Der dadurch erhöhte Selektionsdruck steigert die Relevanz des Signals für das Tier und gibt somit den Untersuchern die Möglichkeit, nach Funktion und Informationsgehalt des Signals zu fragen (Todt 1986).

Eine umfassende Untersuchung von akustischen Signalen sollte dabei drei für die Kommunikation wesentliche Komplexe berücksichtigen: die *Struktur*, den *Einsatz* und die *Bedeutung* der Lautmuster. Im Gegensatz zur menschlichen Sprache ist die *Struktur* der Lautmuster bei nicht-menschlichen Primaten weitgehend genetisch festgelegt (Seyfarth & Cheney 1986, Owren et al. 1993, Hammerschmidt et al. 2001). Veränderungen während der Ontogenese werden hauptsächlich auf Körperwachstum und damit zusammenhängende Gewichtszunahme zurückgeführt (Hammerschmidt et al. 2000, Hammerschmidt et al. 2001). Der *Einsatz* spezifischer Lautmuster ist bei nicht-menschlichen Primaten zwar auch genetisch disponiert, kann jedoch durch Erfahrung modifiziert werden (Seyfarth & Cheney 1980). Die *Bedeutung* der Lautmuster und die adäquate Reaktion darauf müssen jedoch ganz überwiegend gelernt werden (Hauser 1988, Owren et al. 1993, Fischer et al. 1995, Übersicht in Seyfarth & Cheney 1997). Trotz der Einschränkung in der Produktion von Lauten entwickeln die Tiere ein flexibles akustisches Kommunikationssystem, das sich wegen der phylogenetischen Nähe zum Menschen besser als z.B. der Gesang von Vögeln dazu eignet, die evolutiven Wurzeln von Sprache zu verstehen. Die Untersuchung von Alarmrufen erweist sich dafür auf Grund des hohen Selektionsdruckes, dem sie unterliegen, und auf Grund ihres kontextspezifischen Einsatzes als besonders geeignet. Entsprechend liegen einige Untersuchungen über Alarmrufe bei nicht-menschlichen Primaten und anderen Säugetieren vor.

Ostafrikanische Grüne Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) geben akustisch unterschiedliche Rufe auf Raubfeinde wie Leopard, Adler und Schlange (Struhsaker 1967). Anhand von Vorspielexperimenten zeigten Cheney und Seyfarth, daß auch in Abwesenheit des Raubfeindes die Rufe allein die spezifischen Reaktionen hervorrufen (Seyfarth et al. 1980). Die Konstanz und weitgehende Unabhängigkeit der Reaktionen von der Intensität der Rufe zeigte, daß es sich hier um eine „funktional referentielle“ Codierung (engl. 'referential signalling'; Seyfarth et al. 1980, Seyfarth & Cheney 1990, Evans 1997) bzgl. der drei Raubfeindtypen handelt. Als „funktional referentielle“ Alarmrufe werden dabei Laute mit diskreter akustischer Struktur, stimulusspezifischem Einsatz und kontextunabhängiger Perzeption verstanden (Evans 1997).

Im Gegensatz dazu sind bei vielen Nagetieren graduelle oder unspezifische Alarmrufsysteme ausgebildet. Bei Backenstreifenhörnchen (*Spermophilus beecheyi* und *Spermophilus beldingi*) kommen zwar verschiedene Alarmrufe auf Luft- und Bodenfeinde vor (Owings & Virginia 1978, Robinson 1980, Sherman 1985), diese Alarmrufe sind jedoch „affektcodiert“ (engl. 'response

urgency'), d.h. je nach Dringlichkeit oder „Maß der Gefahr“ werden verschiedene Typen von Alarmrufen eingesetzt (Owings & Leger 1980, Sherman 1985).

Schließlich gibt es Alarmrufsysteme, die weder dem einen noch dem anderen Schema voll entsprechen, sondern eine Kombination darstellen. So fanden Fichtel & Kappeler (2002) bei Rotstirnmakis und Sifakas ein „gemischtes System“ mit einem „funktional referentiellen“ Alarmruftyp auf Luftfeinde und einem unspezifischen Lauttyp, der auf andere Raubfeinde, aber auch in anderen, z.B. agonistischen Kontexten eingesetzt wird. Auf etwas andere Art sind die Codierungsweisen bei südafrikanischen Erdmännchen kombiniert: Es werden verschiedene raubfeindspezifische Alarmrufe geäußert, deren Struktur aber je nach Dringlichkeit und Entfernung des Raubfeindes variiert werden kann (Manser 2001). Weiterführende Untersuchungen zeigten, daß auch die Reaktionen auf Playback der Alarmrufe sowohl vom Raubfeindtyp als auch von der Dringlichkeit abhängen (Manser et al. 2001).

Welche möglichen Faktoren zu diesen unterschiedlichen Codierungen in den Alarmrufen führen, konnte Macedonia (1990, Pereira & Macedonia 1991) durch Untersuchungen an den Lemurenarten Katta (*Lemur catta*) und Vari (*Varecia variegatus*) zeigen. Kattas, die unterschiedliche Fluchtstrategien auf verschiedene Raubfeinde aufweisen, codieren die Feindtypen „referentiell“, während Varis, die keine unterschiedlichen Fluchtstrategien haben, eher eine „Affektcodierung“ aufweisen. Entsprechend stellten Macedonia und Evans (1993) die Hypothese auf, daß primär das Vorhandensein unterschiedlicher Fluchtstrategien zu einer „referentiellen“ Codierung der Raubfeinde führt.

Diese Sichtweise wird bestätigt durch Untersuchungen an Dianameerkatzen (*Cercopithecus diana*) und Campbellmeerkatzen (*C. campbelli*), die eine ähnliche „funktional referentielle“ Codierung ihrer Raubfeinde in den Alarmrufen haben wie die Grünen Meerkatzen (Zuberbühler et al. 1997; Zuberbühler 2001). Obwohl Dianameerkatzen und Campbellmeerkatzen nicht so deutlich verschiedene Fluchtstrategien aufweisen wie die Grünen Meerkatzen, zeigten sie in Vorspielexperimenten doch zwei unterschiedliche Bewegungsmuster als Reaktionen auf die zwei Alarmruftypen (Zuberbühler 2001).

Ebenso scheinen größere, teils oder überwiegend bodenlebende Primaten wie z.B. Bärenpaviane (*Papio cynocephalus ursinus*) oder Berberaffen (*Macaca sylvanus*) die Vorhersage zu erfüllen, daß Tiere ohne unterschiedliche Fluchtstrategien nur die Dringlichkeit ('response urgency') in ihren Alarmrufen codieren. Freilanduntersuchungen an Bärenpavianen im Okavango Delta in Botswana ergaben, daß diese Tiere keine distinkten Alarmrufe haben (Fischer et al. 2001). Zudem gehen ihre Alarmrufe kontinuierlich in sogenannte 'lost calls' über, Laute, die sie äußern, wenn sie Kontakt zu anderen Gruppenmitgliedern aufnehmen wollen. Berberaffen weisen ebenfalls in ihrem Lautrepertoire keine distinkten Alarmrufe auf, sondern Alarmrufe und sogenannte 'disturbance calls', die kontinuierlich ineinander übergehen (Todt et al. 1995, Hammerschmidt & Fischer 1998). Allerdings zeigten Vorspielstudien, daß sie in der Lage sind, verschiedene Stimuli kategoriell in diesem Lautkontinuum zu codieren (Fischer 1998).

Da die bisherigen Untersuchungen über Alarmrufsysteme weitgehend an Altweltprimaten durchgeführt worden sind, von denen bestimmte Taxa sich phylogenetisch nahestehen (Meerkatzen, Paviane und Makaken einerseits, Kattas und Varis andererseits), erscheint es wichtig und sinnvoll, ähnliche Erkenntnisse auch an Neuweltaffen zu gewinnen. Diese haben innerhalb der Primaten eine

unabhängige Radiation durchlaufen und weichen in wesentlichen sozio-ökologischen und Life-history-Merkmalen von den anderen Primatenradiationen ab (Strier 1994; Kappeler & Heymann 1996). Daher können Untersuchungen an Neuweltaffen nicht nur eine taxonomische Lücke füllen, sondern im Vergleich mit Halbaffen einerseits und Altweltaffen andererseits zu vertiefenden Erkenntnissen führen. Zudem gibt es bisher keine umfassenden Studien der Alarmrufsysteme von Neuweltaffen im Freiland.

Tamarine, die zu den Neuweltaffen gehören, sind auf Grund ihrer geringen Körpergröße einem weiten Spektrum von Raubfeinden ausgesetzt. Dazu gehören neben großen Greifvögeln auch Katzen- und Marderartige sowie Würge- und Giftschlangen (z.B. Terborgh 1983, Emmons 1987, Heymann 1987). Sie leben in dichten Regenwaldhabitaten mit geringen Sichtweiten und benötigen deshalb ein effektives akustisches Kommunikationssystem. Für Braunrücken- (*Saguinus fuscicollis*) und Schnurrbarttamarine (*Saguinus mystax*), die in gemischten Gruppen leben (polyspezifische Assoziationen), sind zudem verschiedene Fluchtstrategien für unterschiedliche Raubfeinde beschrieben worden (Heymann 1990a, Peres 1993b). Sie sind daher für eine Untersuchung des Alarmrufsystems sehr gut geeignet.

1.2 Polyspezifische Assoziationen

Polyspezifische Assoziationen sind von vielen Primaten bekannt (Übersichten in Gautier-Hion 1978, Struhsaker 1981, Terborgh 1990). Über die selektiven Vorteile solcher Assoziationen gibt es unterschiedliche Hypothesen. Von einigen Autoren (z.B. Terborgh 1983, Garber 1988, Peres 1992b) wurde die gemeinsame Verteidigung eines Territoriums als Assoziationsvorteil angeführt. Eindeutige Nachweise hierfür fehlen jedoch bislang, da heterospezifische agonistische Interaktionen zwischen Gruppen kaum je beobachtet wurden. Statt dessen waren die aggressiven Interaktionen in den beschriebenen Territorialauseinandersetzungen zwischen polyspezifischen Gruppen fast ausschließlich innerartlicher Natur (Garber 1988, Peres 1992b).

Eine weitere Hypothese nennt gemeinsame Nutzung von Futterplätzen und erhöhte Effektivität bei der Nahrungssuche als mögliche Gründe für die Bildung von Assoziationen. In einer Reihe von Studien zeigte sich, daß Assoziationen von Primaten mit sehr verschiedenen Nahrungsspektren, wie z.B. Rote Colobusaffen (*Colobus badius*) und Meerkatzen (*Cercopithecus ssp.*), nicht im Zusammenhang mit der Nahrungssuche standen (Struhsaker 1981, Wachter et al. 1997), während die Hypothese sich bei Assoziationen von Primaten mit stark überlappendem Nahrungsspektrum, wie bei verschiedenen Mangaben- und Meerkatzenarten (Waser 1980: *Cercocebus ssp.*, Struhsaker 1981: *Cercopithecus ssp.*) oder Tamarinarten untereinander (Terborgh 1983, Garber 1988, Peres 1992a), zu bestätigen schien. Eine spätere Studie über die Assoziationen von *Saguinus imperator* und *S. fuscicollis* (Windfelder 1997) weist jedoch darauf hin, daß eine solche generelle Zweiteilung zu stark vereinfacht ist. Obwohl sich die Nahrungsspektren von *S. fuscicollis* und *S. imperator* zu großen Anteilen überlappen (Terborgh 1983), konnte Windfelder (1997) zeigen, daß die zeitweise Nutzung gleicher Ressourcen durch beide Arten in keinem Zusammenhang mit dem Assoziationsgrad stand. Zudem fand sie keinen Unterschied zwischen der gemeinsamen Nutzung von limitierten und nicht-limitierten Ressourcen. Auch *S. fuscicollis* und *S. mystax* assoziieren in weiten Teilen ihres gemeinsamen

Verbreitungsgebietes und weisen eine starke Überlappung ihres Nahrungsspektrums auf. Diese beschränkt sich jedoch weitgehend auf die pflanzliche Nahrung (Castro 1991, Peres 1993a). Dagegen weichen sie gerade in der stärker limitierten tierischen Beute stark voneinander ab (Nickle & Heymann 1996, Smith 2000a). Überdies suchen die beiden Arten ähnlich wie die assoziierten *S. imperator* und *S. fuscicollis* in verschiedenen Höhenstufen des Waldes nach tierischer Beute (Knogge et al. 1998). Nach Wachter et al. (1997) könnten Tamarinarten trotz vorhandener Nahrungsüberlappung und entsprechender Nahrungskonkurrenz assoziieren, wenn z.B. keine andere Partnerart mit geringerer Nahrungsüberlappung zur Verfügung steht oder eine solche wegen inkompatibler Nahrungssuchstrategie nicht in Frage kommt. Ein weiterer interessanter Aspekt der Assoziationen von *S. fuscicollis* mit anderen Tamarinarten ist der, daß diese als kleinste Vertreter der Gattung stets subdominant gegenüber ihren Assoziationspartnern sind (Terborgh 1983, Heymann 1990b, Peres 1991, Übersicht in Heymann & Buchanan-Smith 2000). Die Dominanz der assoziierten Art äußert sich meist darin, daß sie die kleinen *S. fuscicollis* aggressiv von gemeinsam genutzten Ressourcen wie Früchten oder Exsudaten verdrängen. Die teilweise Konkurrenz im Nahrungsspektrum und die fehlende Übereinstimmung der Suchstrategien werfen die Frage auf, warum *S. fuscicollis* und *S. mystax* so stark assoziieren. Besonders für *S. fuscicollis* muß die Assoziation Vorteile haben, die den Nachteil der Subdominanz gegenüber *S. mystax* ausgleichen.

Nach einer dritten Hypothese besteht der selektive Vorteil von polyspezifischen Assoziationen in verbesserter Raubfeindvermeidung. Darauf weisen mehrere Studien an Altweltaffen hin (Struhsaker 1981, Gautier & Gautier-Hion 1983, Cords 1990). So assoziieren Rote Stummelaffen (*Procolobus badius*) im Tai-Nationalpark an der Elfenbeinküste in besonders hohem Grade mit Dianameerkatzen (*Cercopithecus diana*) während der „Hauptjagdsaison“ der Schimpansen (Noë & Bshary 1997). Weitere Studien konnten zeigen, daß sowohl die Stummelaffen als auch die Dianameerkatzen vom Feindvermeidungsverhalten der jeweils anderen Art profitieren, da die ersteren zwar besonders wachsam gegenüber Luftfeinden, die letzteren aber ausgezeichnete „Wächter“ gegenüber Bodenfeinden, also auch Schimpansen, sind (Bshary 1995, Bshary & Noë 1997a, Noë & Bshary 1997). Die Autoren folgerten, daß der Zweck der Assoziationen die erhöhte Sicherheit vor Raubfeinden sei (Bshary & Noë 1997a). Die Hypothese einer verbesserten Raubfeindvermeidung kann auch in Assoziationen von Tamarinen nicht grundsätzlich abgelehnt werden (Wachter et al. 1997). Peres (1993b) fand bei assoziierten *S. mystax* und *S. fuscicollis* in Brasilien Hinweise darauf, daß die Schnurrbarttamarine ihre Wachsamkeit stärker in die oberen Bereiche des Waldes richteten, während die Braunrückentamarine häufiger den Boden und die bodennahen Bereiche nach Raubfeinden absuchten. In polyspezifischen Assoziationen von Arten mit unterschiedlicher Höhennutzung könnte demnach ein Vorteil darin bestehen, daß die Arten, die sich in höheren Bereichen des Waldes aufhalten, besser in der Lage wären, Luftfeinde zu erkennen und durch Alarmrufe zu melden, während die Arten in den unteren Bereichen des Waldes leichter Bodenfeinde erkennen könnten. Eine solche „Arbeitsteilung“ in Assoziationen könnte deshalb die Raubfeindvermeidung für die assoziierten Arten verbessern (Gautier-Hion et al. 1983, Cords 1990, Bshary & Noë 1997a, 1997b).

1.3 Vorteile von Gruppenleben bei der Raubfeindvermeidung

Auch unabhängig von der Assoziation mit anderen Arten sind mit einer Vergrößerung der Gruppe eine Reihe von Vorteilen bei der Raubfeindvermeidung verbunden:

Zum einen erhöht sich durch eine größere Anzahl von Individuen die Gruppenvigilanz und dadurch auch die Wahrscheinlichkeit, Raubfeinde zu entdecken ('detection effect', Pulliam 1973, Kenward 1978). Mit wachsender Gruppengröße steigt bei einigen Arten die Entfernung, aus der ein potentieller Raubfeind erkannt wird (van Schaik et al. 1983). Dieser Effekt kann noch verstärkt werden, indem die Individuen andere Gruppenmitglieder beobachten, um an deren Reaktionen, Blickrichtungen, etc. zu erkennen, daß Gefahr droht (FitzGibbon 1989, Lima 1995) oder sogar über die drohende Gefahr kommunizieren (Pulliam 1973). Bei Tamarinen sind der Größe monospezifischer Gruppen enge Grenzen gesetzt, da in der Regel ein adultes Weibchen das Fortpflanzungsmonopol besitzt und andere geschlechtsreife Weibchen von der Fortpflanzung ausgeschlossen werden (French et al. 1984). Demnach bietet die Assoziation mit einer anderen Art eine Möglichkeit, die Gruppengröße und damit die Wachsamkeit zu erhöhen, ohne die sexuelle Konkurrenz zu verstärken (Wachter et al. 1997).

Zweitens sinkt mit steigender Anzahl der Gruppenmitglieder die Wahrscheinlichkeit für ein einzelnes Individuum, attackiert oder gefressen zu werden ('dilution effect', Hamilton 1971, Vine 1971, Übersicht in Bertram 1978). Dehn (1990) entwickelte ein mathematisches Modell ('security model'), das durch die Kombination von 'detection effect' und 'dilution effect' geeignet ist, die Richtung und die Art der Beziehung zwischen Vigilanz und Gruppengröße vorauszusagen. Danach ist in größeren Gruppen der individuelle Vigilanzaufwand verringert, sowohl weil andere Individuen anwesend sind als auch weil diese wachsam sind. Andererseits muß berücksichtigt werden, daß der Raubfeinddruck in größeren Ansammlungen von Tieren erhöht sein kann, wenn diese auffälliger sind als kleinere Gruppen und daher öfter angegriffen werden (Creswell 1994).

Drittens ist eine größere Anzahl von Tieren gemeinsam besser in der Lage, einen Raubfeind abzuschrecken oder zu verscheuchen und dadurch einen Angriff zu verhindern ('predator deterrence effect', Curio 1978, Gautier-Hion & Tutin 1988, Pettifor 1990, Flasskamp 1994). Mobbing ist ein im Tierreich weitverbreitetes Verhalten und von vielen Vögeln (Kruuk 1964, Curio & Regelman 1985, Lombardi & Curio 1985a, 1985b, Flasskamp 1994, Arnold 2000) und Säugetieren bekannt (Owings & Coss 1977, Tamura 1989, Kobayashi 1994, 1996). Durch Annäherung mehrerer Individuen an den Raubfeind wird dem Angreifer signalisiert, daß er entdeckt ist und keine Chance mehr hat, Beute zu machen (Frankenberg 1981, Klump & Shalter 1984, Zahavi & Zahavi 1997). Ostreiher (2003) konnte bei Arabischen Graudrosslingen (*Turdoides squamiceps*) zeigen, daß einzelne Vögel beim gemeinsamen Mobbing auf Raubfeinde intensiveres Verhalten zeigten, als wenn sie dem Raubfeind allein gegenüberstanden. Gleichzeitige Aufmerksamkeit und gemeinsames, koordiniertes Verhalten der Gruppe kann besonders bei Überraschungsangreifern wie Vögeln zur erfolgreichen Abwehr des Raubfeindes führen (Gil-da-Costa et al. 2003). Außerdem dient Mobbing zum Schutz der Jungtiere (Srivastava 1991, Arnold 2000) bzw. zu deren Unterweisung (Curio 1978, Bartecki & Heymann 1987, Srivastava 1991). Einige Autoren haben auch Selbstdarstellung des mobbenden Tieres (sozialer

Status oder individuelle Qualität) als Zweck des Mobbingverhaltens angeführt (Arnold 2000, Zahavi 1995, Zahavi & Zahavi 1997).

Als ein weiterer Vorteil von Aggregationen wird der sogenannte 'confusion effect' betrachtet. Die schnelle Bewegung und das optische Verfließen vieler Körper nebeneinander verwirrt den Raubfeind und erschwert es ihm, ein bestimmtes Individuum auszuwählen und zu attackieren (Milinski 1984, Landeau & Terborgh 1986). Dieser Effekt ist vor allem bei Fischen in Schwärmen (Neill & Cullen 1974, Major 1978) bekannt, aber auch bei Vögeln (Creswell 1994) und Invertebraten (Schradin 2000) gefunden worden. Für Primaten trifft er wahrscheinlich wegen der kleineren Gruppengrößen mit relativ großen interindividuellen Distanzen weniger zu.

Es besteht allgemeiner Konsens darüber, daß Steigerung der Gruppengröße und damit größere Anzahl von Individuen die Wachsamkeit der Gruppe erhöhe (Hardie & Buchanan-Smith 1997) und gleichzeitig den Vigilanzaufwand für das einzelne Individuum verringere (z.B. Elgar 1989, Cords 1990, Lima 1995, Bednekoff & Lima 1998, Übersichten in Quenette 1990 und Treves 2000). Dieser Effekt ist vor allem an Vögeln und Herden von Huftieren in zahlreichen Studien gut dokumentiert. Bei Primaten sind die Daten uneinheitlich: Nur in wenigen Untersuchungen war ein Einfluß der Gruppengröße auf den individuellen Vigilanzaufwand oder die Gruppenvigilanz aufzuzeigen (z.B. de Ruiter 1986), in den meisten jedoch nicht (z.B. Cords 1990, Rose & Fedigan 1995, Treves 1997, 1999, Cowlishaw 1998).

1.4 Braunrückentamarine und Schnurrbartamarine

Die zur Gattung Tamarine (*Saguinus*) und zur Familie der Krallenaffen (Callitrichidae) gehörenden Braunrückentamarine (*Saguinus fuscicollis*, im Folgenden: S. f.) und Schnurrbartamarine (*Saguinus mystax*, im Folgenden: S. m.) sind im westlichen Amazonasraum Südamerikas weit verbreitet (Hershkovitz 1977). Sie haben eine Körpergröße von ca. 20 bis 24 cm (S. f.) bzw. 24 bis 27 cm (S. m.) und ein mittleres Körpergewicht von ca. 350 g bzw. 570 g. Beide Arten leben in Gruppen von drei bis acht Tieren (Soini 1990, Soini & Soini 1990). In weiten Teilen ihres Verbreitungsgebietes kommen sie sympatrisch vor und bilden dann häufig polyspezifische Assoziationen (Heymann & Buchanan-Smith 2000). Dabei sind in der Regel je eine S. f.- und eine S. m.-Gruppe fest miteinander vergesellschaftet und ziehen gemeinsam umher. Nach Heymann (1990b) verbringen die Mitglieder einer Gruppe von S. f. und S. m. an der Quebrada (früher: „Río“) Blanco, Peru, im Mittel etwa 82% ihrer Aktivitätszeit in Assoziation. In anderen Gebieten wurde ein ähnlich starker Assoziationsgrad von S. f. mit S. m. beobachtet (z.B. Ramirez 1984, Garber 1988, Peres 1992a). Die Art *S. fuscicollis* assoziiert aber auch stark mit *Saguinus labiatus* (Pook & Pook 1982, Yoneda 1984) sowie in geringerem Grade mit *Saguinus imperator* (Terborgh 1983, Windfelder 1997).

Die Gruppen von S. f. und S. m. bestehen aus mehreren Männchen und mehreren Weibchen, von denen in der Regel aber nur ein Weibchen reproduktiv aktiv ist. Die anderen Weibchen werden an der Fortpflanzung gehindert (French et al. 1984, Snowdon & Ziegler 1996). Wie alle Krallenaffen gebären Tamarine überwiegend Zwillinge. An der Aufzucht und am Tragen der Jungtiere beteiligen sich alle Gruppenmitglieder. Die Jungtiere verbleiben zunächst in der Gruppe. Gelegentliche Abwanderungen, sowohl von einzelnen als auch von mehreren Tieren gemeinsam, wurden bei verschiedenen Geschlechts- und Altersklassen beobachtet (Soini 1990, Soini & Soini 1990, Tirado Herrera, pers. Mitteilung und eigene Beobachtung), sind aber bisher nicht systematisch untersucht.

Braunrücken- und Schnurrbartamarine sind arboreal. Dabei nutzen die beiden Arten jedoch unterschiedliche Höhenzonen des Waldes (Norconk 1990): S. m. halten sich die meiste Zeit in den höheren Kronenbereichen von ca. 9-24 m auf, S. f. dagegen in den tieferen Stammbereichen von ca. 5-12 m. Dabei kommen vor allem S. f. häufiger auch auf den Waldboden herab.

Tamarine ernähren sich von Früchten und Insekten sowie kleineren Wirbeltieren (Peres 1993a, Nickle & Heymann 1996). Zusätzlich nehmen sie bestimmte Baumsäfte (Exsudate) auf, die sie von der Rinde abfressen oder mit den Händen aus Baumlöchern herausholen (Garber 1988, Smith 2000b). An der Quebrada Blanco konnte bei S. m. auch Geophagie beobachtet werden (Heymann & Hartmann 1991). Die assoziierten S. f. und S. m. nutzen einen Großteil der pflanzlichen Ressourcen gemeinschaftlich. Daher kommt es gelegentlich zu agonistischen Interaktionen zwischen den Arten, wenn besonders beliebte oder limitierte Futterquellen aufgesucht werden. In diesen Interaktionen sind S. m. in der Regel gegenüber S. f. dominant (Terborgh 1983, Heymann 1990b, Peres 1991). An gemeinsamen Nahrungsbäumen beginnen z.B. häufig die S. m.-Individuen einer Gruppe mit der Futteraufnahme, während die S. f.-Individuen daneben sitzen und warten, bis die S. m.-Individuen sich allmählich entfernen, und erst danach zu fressen anfangen. Versucht ein S. f. in einer solchen Situation, sich unter die fressenden S. m.-Individuen zu mischen, wird er meist von diesen verjagt (eigene Beobachtung).

Tamarine sind sehr vokale Tiere und weisen ein großes Repertoire an verschiedenen Lauten auf. Zur Vokalisation von Tamarinen gab es jedoch bisher nur einige Untersuchungen in Gefangenschaft, so z.B. von Moynihan (1970) über *Saguinus geoffroyi*, von Caine (1987) und Caine & Stevens (1990) sowie Addington & Caine (1991) über *S. labiatus*. Die Vokalisation von *S. oedipus* ist bereits in einigen speziellen Aspekten untersucht worden (z.B. Cleveland & Snowdon 1982, Bauers & Snowdon 1990, Roush & Snowdon 1994, 2000, 2001, Castro & Snowdon 2000). An den in dieser Arbeit behandelten Braunrücken- (*S. fuscicollis*) und Schnurrbartamarinen (*S. mystax*) gab es bisher nur wenige Vokalisationsstudien. Moody & Menzel (1976) geben eine Übersicht über die von *S. fuscicollis* in Gefangenschaft geäußerten Vokalisationen. Hodun et al. (1981) untersuchten parametrische Variation in 'long calls' verschiedener Unterarten von *S. fuscicollis*, und Snowdon & Hodun (1985) den Einsatz und die spektrographische Grobstruktur der 'long calls' von *S. mystax*. Die Alarmrufe von Tamarinen und deren Einsatz im Freiland sind jedoch noch nicht systematisch untersucht worden.

1.5 Ziel und Gliederung der Arbeit

Ziel der vorliegenden Arbeit ist die Untersuchung des vokalen und nicht-vokalen Raubfeindvermeidungsverhaltens von assoziierten Braunrückentamarinen (*Saguinus fuscicollis*) und Schnurrbartamarinen (*Saguinus mystax*). Es soll untersucht werden, ob die beiden Arten unterschiedliche Alarmrufe auf verschiedene Raubfeindtypen äußern und ob es sich dabei um „funktional referentielle“ oder graduelle Lauttypen handelt. Die Analyse von interspezifischer Kommunikation und artspezifischen Mustern in Vigilanz und Raubfeinderkennung soll klären, ob ein Vorteil der polyspezifischen Assoziationen in verbesserter Raubfeindvermeidung besteht.

Dazu wurden Lautaufnahmen angefertigt und das Verhalten von *S. fuscicollis* und *S. mystax* in natürlichen Raubfeindbegegnungen und bei Präsentationen von Raubfeindattrappen beobachtet. Anschließend wurden Playbackexperimente mit Alarmrufen durchgeführt. In Fokustierprotokollen wurden Blickraten zur Analyse der individuellen Vigilanz aufgenommen und Bodenfeind-Attrappen zur Untersuchung von artspezifischen Unterschieden in der Raubfeinderkennung präsentiert.

Das Kapitel 2 gibt einen Überblick über das Untersuchungsgebiet der Feldstation EBQB (Estación Biológica Quebrada Blanco) und die untersuchten Tamarigruppen.

Das Kapitel 3 behandelt die Analyse der *Alarmrufsysteme* von Braunrücken- und Schnurrbarttamarinen. Zunächst wurden die vokalen und nicht-vokalen Reaktionen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* auf verschiedene Raubfeinde (Luftfeinde, Bodenfeinde und Schlangen) beschrieben und untersucht, ob die Tamarine unterschiedliche Alarm- und Mobbingrufe auf verschiedene Raubfeindtypen abgeben. Anschließend wurde in einer multiparametrischen Analyse der Lautstruktur geprüft, ob distinkte Lauttypen mit diskreter parametrischer Struktur oder Lauttypen mit graduellen Parameterveränderungen vorlagen. Außerdem wurde geprüft, ob die Alarmrufe raubfeindspezifisch eingesetzt wurden. Dadurch sollten Hinweise darauf gefunden werden, ob *S. fuscicollis* und *S. mystax* sogenannte „funktional referentielle“ oder graduelle Alarmrufsysteme besitzen.

Das Kapitel 4 berichtet über die *Playbackstudie*. Die Playbackexperimente sollten testen, ob die raubfeindspezifischen Reaktionen auch in Abwesenheit des Raubfeindes allein durch die Alarmrufe auslösbar sind. Dadurch sollte die „funktionale Referentialität“ der Alarmrufe abschließend bestätigt oder widerlegt werden. Außerdem wurde geprüft, ob die Alarmrufe von *S. fuscicollis* und *S. mystax* im Playback interspezifisch erkannt wurden. Dies sollte Hinweise darauf geben, ob die assoziierten Arten in der akustischen Raubfeindvermeidung voneinander profitieren.

Das Kapitel 5 handelt von der Untersuchung der *Vigilanz*. Darin wurde untersucht, ob Unterschiede in den Vigilanzmustern und der Raubfeinderkennung von *S. fuscicollis* und *S. mystax* bestanden. Weiterhin wurde die Abhängigkeit der Vigilanz von der unterschiedlichen Höhennutzung der beiden Arten sowie von der räumlichen Verteilung der Gruppe und verschiedenen anderen Faktoren geprüft. Dadurch sollte gezeigt werden, ob es eine höhenspezifische „Arbeitsteilung“ in Vigilanz und Raubfeinderkennung gab und ob der selektive Vorteil der Assoziationen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* in einer verbesserten Raubfeindvermeidung besteht.

In Kapitel 6 werden die Ergebnisse der Kapitel 3-5 gemeinsam diskutiert. Abschließend erfolgt im Kapitel 7 eine Zusammenfassung der Arbeit in deutsch und englisch.