

3 Alarmverhalten und Alarmrufsysteme von Braunrücken- und Schnurrbarttamarinen

3.1 Material und Methoden

3.1.1 Lautaufnahmen

In der Zeit von Februar bis Juli 2000, Mai bis November 2001 und Oktober bis November 2002 wurden insgesamt etwa 180 h Lautaufnahmen von S. f. und S. m. angefertigt. Alle Aufnahmen erfolgten mit einem DAT-(Digital Audio Tape-)Recorder (SONY TCD-D100) und einem Kondensator-Mikrofon (SENNHEISER Adapter K6 mit Modul ME64). Es wurden FUJI und SONY DAT-Kassetten (120 min) verwendet. Um überraschend auftretende Alarmsituationen komplett mitschneiden zu können, lief die Aufnahme in der Regel während der gesamten Beobachtungszeit (meist 6 Tage pro Woche, jeweils ca. 6-16 Uhr) mit kurzen Unterbrechungen zum Kassettenwechsel, Batteriewechsel o. ä. Immer wenn innerhalb von 15 min keine Alarmsituation eingetreten war, wurde das Band bis zum letzten Start zurückgespult und neu gestartet, um Bandmaterial zu sparen. Wenn möglich, wurden die Aufnahmen gezielt von individuell erkannten Tieren aus kleinstmöglichem Abstand (je nach Aufenthaltshöhe zwischen 1 und 10 m) vorgenommen und die Identität, die Entfernung sowie das zugehörige Verhalten auf Band gesprochen.

3.1.2 Attrappenexperimente

Zum gezielten Auslösen von raubfeindspezifischen Alarmrufen wurden zwei verschiedene Bodenfeind-Attrappen und zwei verschiedene Schlangen-Attrappen eingesetzt. Bei den Bodenfeind-Attrappen handelte es sich um ein Plüschtier in Form und Farbe eines Ozelots (ca. 75 cm Kopf-Rumpf-Länge und 38 cm Schulterhöhe, s. Abb. 2) und um ein echtes Fell eines Ozelots. Die Schlangen-Attrappen (Abb. 3) waren beide aus flexiblem Hartgummi, von grünlicher Farbe mit einem Körperquerschnitt von ca. 35 mm („Schlangen-Attrappe I“) bzw. von bräunlicher Farbe mit einem Körperquerschnitt von ca. 30 mm („Schlangen-Attrappe II“). Beide wurden für die Präsentation in flach zusammengerollter Form auf einer Hilfskonstruktion aus gekreuzten Ästen festgebunden und hatten dann einen Durchmesser von 22 cm (Attrappe I) bzw. 25 cm (Attrappe II). Im folgenden Abschnitt werden die Versuchsabläufe beschrieben.

Bodenfeind-Attrappen

Die Bodenfeind-Attrappen wurden insgesamt 23 mal präsentiert, davon 20 mal das Ozelotplüschtier und 3 mal das Ozelotfell. Für die Präsentation wurde eine Situation abgewartet, in der die Tamarine abgelenkt bzw. nicht aufmerksam gegenüber den Beobachtern waren, z.B. beim Fressen im höheren Kronenbereich. Dann stellte bzw. legte ein Assistent das Plüschtier oder das Fell auf den Boden im Sichtbereich der Tamarine, meist direkt unter den Baum, in dem sie sich aufhielten. Es wurde darauf geachtet, daß kein Individuum dabei zusah. Das Aufstellen der Attrappen erfolgte schnell und leise, damit die Tamarine dies erst bemerkten, nachdem sie bereits an der vorgesehenen Stelle standen bzw. lagen und der Assistent sich zurückgezogen hatte. Währenddessen wartete die Verfasserin etwas abseits der Position der Attrappe stehend, aber mit unverdeckter Sicht auf die Tamarine, bis

diese die Attrappe entdeckten und Alarm auslösten. Wenn die Tamarine weiterzogen, ohne die Attrappe zu bemerken, bedeckte der Assistent sie mit einem Sichtschutz und trug sie abgedeckt den Tamarinen hinterher zu einer anderen Stelle, um sie erneut zu positionieren. Bei erfolgter Entdeckung wurde die Attrappe einige Zeit an ihrem Platz gelassen, während die Verfasserin alle Reaktionen protokollierte und die Vokalisationen auf DAT-Band aufnahm. Wenn die Reaktionen nachließen (einige Tiere verließen die Stelle, die Abstände zwischen den Vokalisationen wurden größer o. ä.), wurde die Attrappe von dem Assistenten entfernt, indem dieser sie mit dem Sichtschutz bedeckte und aus dem Blickfeld der Tamarine wegtrug. Das Wegtragen erfolgte so schnell wie möglich, um den menschlichen Einfluß während des Experiments möglichst gering zu halten. Allerdings konnte es nicht völlig unbemerkt geschehen, da immer wenigstens einige Tiere das Mobbingverhalten mindestens so lange fortsetzten, bis der Assistent die Attrappe entfernte. Manchmal blieben sie auch anschließend noch sitzen und blickten auf die Stelle, an der die Attrappe gestanden bzw. gelegen hatte.



Abb. 2: Das Ozelotplüschtier, das als Bodenfeind-Attrappe verwendet wurde.

Zunächst wurden diese Experimente nur dazu eingesetzt, um zu testen, ob die Attrappen alleine hinreichend waren, die raubfeindspezifischen Alarm- und Mobbing-Laute auszulösen und gegebenenfalls deren Anzahl zu erhöhen. In der Folge dienten sie jedoch in leicht modifizierter Form auch noch dazu, zu testen, welche der beiden Arten (S. f. oder S. m.) wachsamer gegenüber Bodenfeinden war (s. Kap. 5.1.1 Vigilanz gegenüber Bodenfeinden: Experiment „Ozelot-Entdeckung“). Dazu wurde die Attrappe nur dann positioniert, wenn alle Individuen beider Arten sich in gleicher Höhe (von mindestens 8 m) im Geäst aufhielten, und ohne daß die Tamarine dies zunächst bemerkten. Bei der Entdeckung wurden die Art und Identität des entdeckenden Individuums sowie die vokalen und nicht-vokalen Reaktionen aller Individuen erfaßt. Bis auf die Voraussetzung der gleichen Aufenthaltshöhe glichen diese Experimente also den oben beschriebenen.

Schlangen-Attrappen

Die Schlangen-Attrappen (Abb. 3) wurden insgesamt 19 mal präsentiert, davon 8 mal am Boden und 11 mal in einen Baum hochgezogen (s. u.). Um zu vermeiden, daß die Tamarine die Attrappe schon während des Positionierens bemerkten, wurden die Experimente immer dann durchgeführt, wenn sie sich in langsamer Bewegung befanden. Dadurch war es möglich, den Tamarinen ein Stück weit in ihre voraussichtliche Wegrichtung voranzugehen, um die Attrappe unbemerkt plazieren zu können. Falls die Tamarine eine andere Richtung einschlugen, wurde die Attrappe wieder entfernt und an anderer Stelle erneut plaziert. Die Schlangen-Attrappe I wurde zu Beginn der Studie (im Jahr 2000) immer auf den Boden oder einen leicht erhöhten Platz (z.B. auf einen liegenden Baumstamm) gelegt. Im Laufe

der Beobachtungen zeigte sich aber, daß sich die echten Schlangen, auf welche die Affen trafen und auf welche sie eine Alarm-/Mobbingreaktion zeigten, bis auf wenige Ausnahmen in Höhen von etwa 8-15 m befanden, und zwar meist unbeweglich im Geäst zusammengerollt. Deshalb wurden die Attrappen später immer an einer Schnur befestigt und samt der Astkonstruktion an einer offenen, gut einsehbaren Stelle über einen Ast in etwa 6-8 m Höhe hochgezogen. Das Plazieren in größeren Höhen ist nur mit komplizierten Hilfsmitteln erreichbar und deswegen mußte darauf verzichtet werden. Dazu wurden alternierend die Attrappen I oder II verwendet. Nachdem die Attrappe an der vorgesehenen Stelle hing, wartete die Verfasserin unter dem Baum bis die Tamarine herankamen und nahm die vokalen und nicht-vokalen Reaktionen auf. Sobald die Reaktionen nachließen, entfernte der Assistent die Attrappe wieder. Im Unterschied zu den Bodenfeind-Attrappen konnte dies in den meisten Fällen von den Tamarinen unbemerkt geschehen, da das Alarm-/Mobbingverhalten auf die Schlangen-Attrappen viel kürzer anhielt und in der Regel von den Tieren selbst beendet wurde, indem sie die Vokalisation nach einer Weile einstellten und weiterzogen.



Abb. 3: Die Schlangen-Attrappen I (links) und II (rechts), ohne Astkonstruktion (s. Text).

Präsentation natürlicher Raubfeinde

Während der ersten Datenaufnahme (im März 2000) wurde zusätzlich zu den Schlangen-Attrappen eine lebende Regenbogenboa (*Epicrates cenchria*) eingesetzt, die im Untersuchungsgebiet gefangen worden war. Die Schlange wurde insgesamt 3 mal präsentiert, und zwar einmal in einer Aluminiumkiste mit offenem Deckel in Gruppe 2 und danach zweimal frei auf dem Waldboden liegend, jeweils einmal in Gruppe 1 und 2. Das Hinlegen und Entfernen der Schlange konnte aus gegebenen Gründen nicht von den Tamarinen unbemerkt erfolgen. Im Übrigen war der Versuchsablauf dem für die Schlangen-Attrappen beschriebenen entsprechend.

Zweimal wurden den Tamarinen tote Schlangen der Gattung *Bothrops* vorgelegt, die aus dem Untersuchungsgebiet stammten und von den Feldassistenten wegen ihrer Giftigkeit getötet worden waren. Sie wurden in ähnlich zusammengerollter Haltung präsentiert wie die Schlangen-Attrappen, einmal auf dem Boden und einmal auf einem liegenden Baumstamm (in ca. 1 m Höhe). Das Hinlegen und Entfernen der Schlangen erfolgte wie für die Schlangen-Attrappen beschrieben.

Während der zweiten Datenaufnahme (im August 2001) wurde zusätzlich zu den Bodenfeind-Attrappen ein mittelgroßer Haushund präsentiert, jeweils einmal in Gruppe 1 und 2. Der Hund war nicht angeleint und wurde von den Beobachtern zur Bewegung animiert, unternahm aber keinerlei Angriffsversuche auf die Tamarine. Ebenso wie in den Attrappenexperimenten wurde der Hund weggeführt, als die Reaktion der Tamarine nachließ.

3.1.3 Analyse des Verhaltens in Alarmsituationen

Alle schriftlichen und auf DAT-Band gesprochenen Notizen zum vokalen und nicht-vokalen Verhalten der Tamarine in den mitgeschnittenen natürlichen Raubfeindbegegnungen und Attrappenexperimenten wurden gesammelt und verglichen. Dabei wurde besonders auf Unterschiede zwischen den verschiedenen Raubfeindtypen sowie auf artspezifische Unterschiede und auf Unterschiede zwischen natürlichen Situationen und Experimenten geachtet. Anschließend wurden die Reaktionen nach Raubfeindtyp unterteilt beschrieben.

Zusätzlich wurden alle Alarmsituationen (= vokale „Alarmmeldungen“ durch die Tamarine) auf artspezifische Unterschiede hinsichtlich des Alarmauslösens sowie der Abgabe und Dauer von Alarm- und Mobbingvokalisation untersucht. Dazu wurde beim Abhören der DAT-Bänder anhand der Spektrogramme der Lautäußerungen (in RTS 2.0, s. folgenden Abschnitt) festgestellt, welche Art (S. f. oder S. m.) den Alarm ausgelöst, also die erste auf den Stimulus folgende Alarm- oder Mobbingvokalisation geäußert hatte. Außerdem wurde festgestellt, ob sich nur eine oder beide Arten an der „Alarmmeldung“ beteiligt hatten, d.h. im Verlauf der Situation Alarm- und/oder Mobbingvokalisation abgegeben hatten. Anschließend wurde nur in denjenigen Alarmmeldungen, in denen sich S. f. und S. m. in Assoziation befunden hatten und wenigstens eine der beiden Arten Mobbingvokalisation abgegeben hatte, bestimmt, wie lang die gesamte Reaktionsdauer (Alarm- plus Mobbingreaktion) der jeweiligen Art gewesen war. Dazu wurde die Zeit von der ersten bis zur letzten raubfeindspezifischen Vokalisation der jeweiligen Art in Sekunden gemessen, und zwar unabhängig davon, von welchem Individuum sie stammte. Häufig blieben die Tamarine auch nach Ende der Vokalisation noch spezifisch aufmerksam, z.B. indem sie an der Stelle des Auftretens des Stimulus (Raubfeind oder Attrappe) sitzen blieben und weiterhin in dessen Richtung blickten. In diesen Fällen wurde die Zeit über das Ende der Vokalisation hinaus bis zum Ende der spezifischen Aufmerksamkeit der Tamarine (z.B. bis diese sich abwandten bzw. entfernten oder bis zu dem Moment, wo sie begannen, nicht-spezifische Vokalisation zu äußern) bestimmt.

3.1.4 Digitalisierung der Lautaufnahmen, Auswahl und Parametrisierung der Laute

Das gesamte Bandmaterial wurde mit dem Programm RTS 2.0 („Real Time Spectrogram“, Engineering Design, Belmont, MA) digitalisiert und als Spektrogramme bei einer Frequenzbreite von 20 kHz gesichtet. Für die Analyse wurden nur Laute von guter Qualität und mit geringem Hintergrundrauschen aus natürlichen Raubfeindbegegnungen und Attrappenexperimenten ausgewählt. Diese Laute wurden anhand ihrer spektrographischen Eigenschaften kategorisiert, d.h. einem der in Tab. 7 genannten Lauttypen (s. Kap. 3.2.1.3) zugeordnet. Es wurde festgestellt, von welchem Individuum und in welchem Verhaltenskontext (Raubfeindkategorie, natürliche Begegnung, Attrappen- oder Playbackexperiment) der Laut geäußert worden war. Die Laute wurden aus allen aufgenommenen Alarmsituationen ausgewählt, in denen ausreichend gute Aufnahmequalität vorlag. In der Regel war die Anzahl geeigneter Laute pro Situation so gering, daß alle verfügbaren Laute ausgewählt wurden. In langandauernden Situationen (wie z.B. Mobbing auf Ozelot-Attrappen) wurde die Anzahl auf 25 pro Individuum und Kontext begrenzt. Die nach diesen Kriterien ausgewählten Laute wurden in RTS 2.0

auf dem Bildschirm „ausgeschnitten“ und einzeln als Dateien ('wavefiles') abgespeichert. Aus diesen 'wavefiles' erfolgte eine FFT-Berechnung („Fast Fourier Transformation“, 1024 FFT-Punkte) mit dem Programm SIGNAL 3.0 (Engineering Design, Belmont, MA) bei einer Frequenzbreite von 20 kHz, einer Frequenzauflösung von 39 Hz und einer Zeitauflösung von 3 ms. Die Parametrisierung der so entstandenen Frequenz-Zeit-Spektren erfolgte mit LMA 9.2 („Lautmuster-Analyse“, entwickelt von K. Hammerschmidt). Diese Software-Anwendung erfaßt die Strukturen akustischer Signale und führt eine Parametermessung durch (Hammerschmidt 1990, Schrader & Hammerschmidt 1997). Insgesamt wurden 5834 Laute aus Alarmsituationen als FFT-Dateien berechnet und von diesen 4489 parametrisiert. Von diesen gingen 2724 Laute in die statistischen Analysen ein.

3.1.5 Auswahl der Parameter

Die Durchsicht der Spektrogramme in RTS 2.0 ließ erkennen, daß es sich bei den zu untersuchenden Lauttypen ausschließlich um solche mit stark ausgeprägten Grundfrequenzen und sehr schwach ausgeprägten Obertönen handelte. Das bedeutet, daß bei der Parametrisierung durch LMA 9.2 in allen Lauttypen die Grundfrequenz genau der Peakfrequenz, also der Frequenz mit der höchsten Amplitude im Frequenzspektrum, entsprach. Aus diesem Grund wurden in der akustischen Feinanalyse neben der Lautlänge nur Parameter aus der Kategorie „Peakfrequenz“ gemessen. In die statistischen Analysen wurden keine Parameter aufgenommen, die terminale oder minimale Frequenzwerte des Lautes beschreiben, wie z.B. „End-PF“ (Peakfrequenz am Ende des Lautes) oder „Min-PF“ (Minimum der Peakfrequenz im Laut). Diese Einschränkung wurde vorgenommen, weil auf Grund der akustischen Übertragungseigenschaften des dichten Habitats selbst bei kurzen Distanzen eine leichte Verhallung am Ende der Laute nicht ausgeschlossen werden konnte. Diese hätte dazu führen können, daß End- oder Minimalwerte auf Frequenzen gefallen wären, die nicht zu den vom Tier produzierten Frequenzen gehörten oder bei moduliertem Frequenzverlauf im sogenannten „Modulationsschatten“ lagen. Ein weiterer Grund für den Ausschluß war, daß das Minimum der Peakfrequenz bei einem Großteil der Lauttypen ('chucks', vgl. Abb. 4) am Ende des Lautes lag. Diese minimalen Frequenzen hatten häufig gleichzeitig sehr wenig Energie (kleine Amplitude im Vergleich zum Rest) und wären deshalb bei weiter vom Mikrofon entfernten Tieren möglicherweise nicht mehr gut genug übertragen worden. In diesen Fällen wären höhere Minimal- bzw. Endwerte gemessen worden als bei nahen Tieren, ohne daß sich die Laute strukturell unterschieden. Eine Übersicht über die 13 gemessenen Lautparameter mit Definitionen und den verwendeten Kurznamen gibt Tab. 2. Gleichzeitig ist in der Tabelle angegeben, welche Parameter in den Varianzanalysen getestet wurden (s. u.). In Abb. 4 sind einige wichtige Lautparameter zum besseren Verständnis graphisch dargestellt.

In den Diskriminanzanalysen wurden alle 13 gemessenen Lautparameter getestet. Die Varianzanalysen wurden jedoch nur mit 11 von den 13 Parametern durchgeführt (s. Tab. 2). Die zwei Parameter, „Anfangsverlauf“ und „Trend-Häufigkeit“ wurden ausgeschlossen. Diese Parameter wurden zunächst prospektiv berechnet, erwiesen sich aber bei den untersuchten Lauttypen als nicht sinnvoll. Der Parameter „Anfangsverlauf“ beschreibt das „Einschwingen“ eines Lautes, d.h. einen „Auf- oder „Abwärts-Haken“ im Verlauf der Peakfrequenz über einen sehr kurzen Bereich (die ersten 30 ms) direkt am Beginn des Lautes. Dieser Parameter stellte sich für die untersuchten Lauttypen als

überflüssig heraus, weil bei derartig kurzen Lauten von nur wenigen hundertstel Sekunden Dauer nahezu derselbe Bereich durch andere gemessene Parameter wie z.B. „Start-Max-PF“ und „Start-Max-Steigung“ abgedeckt werden kann. Der Parameter „Trend-Häufigkeit“ gibt an, wie häufig die Peakfrequenz die Trendlinie (also den linearen Trend der Peakfrequenz über den gesamten Laut, gemessen nach der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate) schneidet. Er wurde ausgeschlossen, weil er nur dann sinnvoll interpretierbar ist, wenn er an Lauten mit einem ähnlichen Trend gemessen wird. Dies war aber bei den meisten untersuchten Lauttypen nicht der Fall.

Tab. 2: Kurznamen und Definitionen der gemessenen Lautparameter sowie die Verwendung in den Varianzanalysen (s. u.). Übergeordnete Strukturkomplexe sind fett gedruckt (s. a. Abb. 4).

Parameter	Definition	Varianz-analyse
Lautlänge [ms]	Zeit zwischen Start und Ende des Lautes	ja
Peakfrequenz (PF)	Frequenz mit der höchsten Amplitude im Laut	
Start-PF [Hz]	Peakfrequenz am Start des Lautes	ja
Max-PF [Hz]	Maximum der Peakfrequenz im Laut	ja
Mittlere PF [Hz]	Mittelwert der Peakfrequenz im Laut	ja
Median PF [Hz]	Median der Peakfrequenz im Laut	ja
PF-Max-Lage [0-1]	Lage des Maximums der PF im Laut	ja
Start-Max-PF[Hz]	Differenz zwischen Start und Maximum der PF	ja
Start-Max-Steigung [Hz/ms]	Steigung der PF vom Start zum Maximum	ja
Anfangsverlauf PF	Verlauf der PF in den ersten 30 ms des Lautes	nein
Trendlinie PF	linearer Trend der PF nach der Methode der kleinsten Abweichungsquadrate	
Trendfaktor	Steigung (Faktor) der Trendlinie des Lautes	ja
Trend-Häufigkeit	Häufigkeit, mit der die PF die Trendlinie des Lautes kreuzt	nein
Trend-Mittel [Hz]	Mittlere Abweichung der PF von der Trendlinie	ja
Trend-Max [Hz]	Maximale Abweichung der PF von der Trendlinie	nein

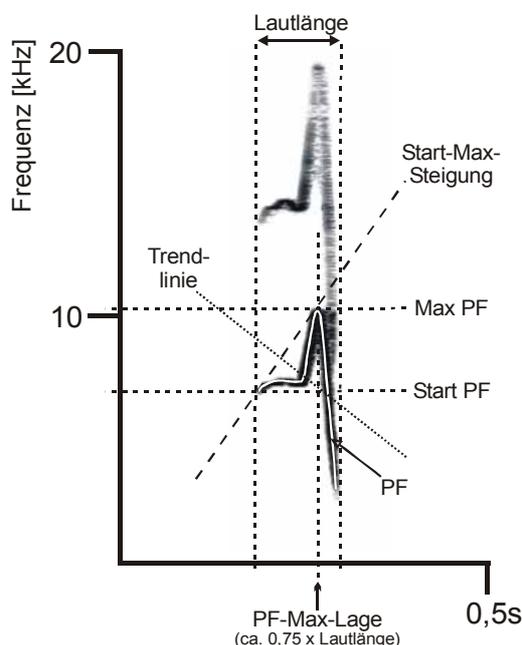


Abb. 4: Graphische Darstellung einiger wichtiger Lautparameter am Beispiel des Lauttyps 'long chuck' von S. f. Erklärung der Kurznamen und Definitionen s. Tab. 2. Die als weiße Linie eingezeichnete Peakfrequenz (PF) ist kein Parameter an sich, sondern ein Strukturkomplex, von dem mehrere Einzelparameter wie z.B. „Start-PF“ (PF am Start des Lautes), „Max-PF“ und „Mittlere PF“ (Maximum und Mittelwert der PF im Laut) bestimmt wurden. Dasselbe gilt für die Trendlinie, aus welcher ebenfalls mehrere Einzelparameter bestimmt wurden, wie z.B. „Trendfaktor“ (Steigung der Trendlinie), „Trend-Mittel“ und „Trend-Max“ (mittlere und maximale Abweichung der PF von der Trendlinie). Dagegen ist „Lautlänge“ gleichzeitig Strukturkomplex und Einzelparameter.

Die übrigen 11 Parameter sind gut für eine umfassende Analyse geeignet, weil sie vier wesentliche Komplexe der Lautstruktur ausführlich beschreiben (s. a. Tab. 2 und Abb. 4):

erstens die zeitliche Dauer des Lautes, mit nur einem zugehörigen Parameter („Lautlänge“), *zweitens* die Höhe (Lage) der Peakfrequenz (PF), mit vier zugehörigen Parametern („Start-PF“, „Max-PF“, „Mittlere PF“, „Median PF“), *drittens* die Modulation der Peakfrequenz, mit drei zugehörigen Parametern („PF-Max-Lage“, „Start-Max-PF“, „Start-Max-Steigung“) und *viertens* die Trendlinie der Peakfrequenz, mit ebenfalls drei zugehörigen Parametern („Trendfaktor“, „Trend-Mittel“, „Trend-Max“).

3.1.6 Parametrische Analyse als Test auf diskrete akustische Struktur der Lauttypen

Die wesentliche Frage, die mit der parametrischen Analyse geklärt werden sollte, war die nach der diskreten akustischen Struktur der Alarmrufe von S. f. und S. m. Dabei werden die Lauttypen als diskret verstanden, wenn die Laute einer gegebenen Raubfeindkategorie in sich eine parametrische Einheit bilden, also innerhalb der Grenzen einer kohärenten Struktureinheit liegen, die sich von den Struktureinheiten anderer Lauttypen abgrenzen läßt. Solche Lauttypen sollten einen hohen Grad an Stimuluspezifität besitzen und nicht von Stimuli hervorgerufen werden, die zu qualitativ verschiedenen Kategorien gehören. Dabei kann der Grad der Stimuluspezifität, d.h. die absolute Größe der Kategorie, jedoch variieren (Evans 1997). Im Gegensatz dazu lassen sich in graduellen Lautsystemen keine strukturellen Einheiten diskret gegeneinander abgrenzen, sondern die Lauttypen gehören dann zu einem parametrischen Kontinuum. Der Einsatz der Lauttypen ist in der Regel wesentlich weniger stimuluspezifisch und vor allem von der Motivation des Tieres oder von der Dringlichkeit der Reaktion abhängig (Robinson 1980). Um die Abgrenzbarkeit der akustischen Struktureinheiten zu überprüfen, wurde auf signifikante Unterschiede in den Parametern zwischen Lauttypen aus den verschiedenen Raubfeindkategorien getestet.

3.1.7 Statistische Analysen

Zur parametrischen Unterscheidung von Gruppen von Lauten (z.B. Lauttypen aus verschiedenen Raubfeindkategorien oder aus den Kontexten Alarm und Mobbing) wurde nach einer bestimmten Abfolge statistischer Tests verfahren: Zuerst wurden Diskriminanzanalysen durchgeführt, um zu testen, wie gut die Gruppen voneinander trennbar waren und welche Parameter zur Trennung beitrugen. Anschließend wurde mit Varianzanalysen getestet, ob sich die Gruppen signifikant in den Lautparametern unterschieden. Bei Vergleichen von mehr als zwei Gruppen diente außerdem ein Permutationstest dazu festzustellen, welche der Gruppen sich in einem bestimmten Parameter signifikant voneinander unterschieden. Alle statistischen Analysen außer dem Permutationstest (RSwMV-Test, siehe dort) wurden in SPSS 10.0 durchgeführt.

Zuerst erfolgten multivariate Varianzanalysen, in denen getestet wurde, ob die Gruppen sich parametrisch unterschieden (Test der Hypothese auf generelle parametrische Unterschiede). Im Falle der Annahme der generellen Hypothese wurden die einzelnen Lautparameter univariat getestet. Damit wurde das Problem der Mehrfachvergleiche (unzulässige Erhöhung der Wahrscheinlichkeit, zufällig signifikante Resultate zu erhalten) berücksichtigt. Bei Varianzanalysen für wiederholte Messungen

('repeated measures') mußten gegebenenfalls fehlende Werte ('missing values') durch ein Schätzverfahren (Mittelwerts-Methode „EM“, SPSS 10.0; Norusis 1996a) ersetzt werden. Durch Ersetzen eines fehlenden Wertes mit dem Mittelwert der vorhandenen Werte innerhalb einer Gruppe ('treatment') kann sich die Gesamtvarianz verringern, der Mittelwert bleibt aber erhalten. In der anschließenden Analyse der einzelnen Parameter konnte die Varianzverringern durch das Verwenden eines Permutationstests (RSwMV-Test, s. u.; Mundry 1999) umgangen werden, da das Permutationsverfahren nicht zu einer Verringerung der Varianz führt. Allerdings ist der Test zur Zeit nur auf univariate Analysen anwendbar.

Es folgen genauere Angaben zu den einzelnen genannten Tests.

Diskriminanzanalyse

Eine Diskriminanzanalyse untersucht, ob zwei oder mehrere Gruppen sich mit Hilfe von abhängigen Variablen unterscheiden lassen. In dieser Studie wurde eine sog. 'stepwise discriminant analysis' (Norusis 1994a) angewendet. Dabei wird in mehreren aufeinanderfolgenden Iterationen die beste lineare Kombination von Variablen, d.h. eine oder mehrere Diskriminanzfunktion(en) berechnet, mit der die Gruppen getrennt werden können. Pro Iteration wird eine weitere Variable einbezogen, welche die Trennungsgüte verbessert. Variablen, die keine Verbesserung der Trennung bewirken, weil sie mit den bereits einbezogenen Variablen korrelieren, scheiden aus der Analyse aus. Solange nicht die vom Programm erstellte Chi-Quadrat-Teststatistik verwendet wird, ist die 'stepwise discriminant analysis' immun gegen korrelierende Variablen. Zusätzlich ist sie immun dagegen, durch Pseudo-Replikation (mehrfache Messung einer Variablen am selben Subjekt bzw. Individuum) zufällige Signifikanzen zu erzeugen, da eine größere Anzahl von Fällen nur dann zu einer verbesserten Trennung führen kann, wenn die Fälle auch neue Information beinhalten, d.h., sich von den vorher getesteten Fällen unterscheiden. Die Berechnung schreitet so lange fort, bis keine Verbesserung der Trennbarkeit mehr erreicht wird (Norusis 1994a). Das Ergebnis gibt an, welche Variablen einbezogen wurden, wie stark sie zur Trennung beitragen und welche Variablen ausgeschlossen wurden, weil sie stark mit anderen korrelierten.

Zusätzlich kann eine Art „Blindprobe“ der getesteten Fälle durchgeführt werden: Die ursprüngliche Gruppenzugehörigkeit der einzelnen Fälle wird „vergessen“, und die Fälle werden mit Hilfe der Diskriminanzfunktionen neu einsortiert. Die Zuordnungswahrscheinlichkeit gibt an, wieviel Prozent der Fälle richtig (d.h. in die ursprüngliche Gruppe) zugeordnet werden.

In der vorliegenden Untersuchung wurden Diskriminanzanalysen durchgeführt, um festzustellen, ob es parametrische Unterschiede zwischen einzelnen Lauttypen gibt. Dazu wurden nicht die Einzellaute, sondern Mittelwerte der Individuen getestet. Dadurch wird zwar einerseits die intraindividuelle Variabilität vernachlässigt, andererseits werden aber Unausgewogenheiten des Datensatzes auf Grund individuell unterschiedlicher Anzahlen von Einzellaute ausgeglichen. Bei Verwendung der Einzellaute könnten dagegen besondere Charakteristika der Laute von bestimmten Individuen mit hohen Lautanzahlen überbetont werden. Dies wäre dem Zweck einer generalisierenden Analyse, die nach prinzipiellen Unterschieden zwischen Lauttypen sucht, abträglich.

Varianzanalysen

Varianzanalysen (in SPSS 10.0: 'General Linear Model' (GLM); Norusis 1994b) untersuchen, ob und welche abhängigen Variablen dazu geeignet sind, Gruppen signifikant zu unterscheiden. Dazu wird getestet, ob die Varianzen einer bestimmten Variable innerhalb einer Gruppe größer oder kleiner sind als die Varianzen dieser Variable zwischen den Gruppen. Dies kann entweder anhand einer einzigen Variable (univariate Analyse) oder anhand mehrerer Variablen (multivariate Analyse) geschehen.

Wenn die Gruppen, die unterschieden werden sollen, aus mehrfachen Messungen am selben Subjekt bestehen, muß eine Varianzanalyse für wiederholte Messungen (in SPSS 10.0: 'GLM repeated measures procedure') angewandt werden. Diese Analyse berücksichtigt, daß es sich um abhängige Daten handelt (Norusis 1994b).

Zunächst wird in einer multivariaten Analyse aller Variablen getestet, ob generelle signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen bestehen. Führt der multivariate Test zur Ablehnung der Nullhypothese, so kann aus den von SPSS 10.0 gleichzeitig durchgeführten univariaten Varianzanalysen entnommen werden, in welchen Variablen (hier: Lautparameter) sich die Gruppen (hier: z.B. Lauttypen) signifikant voneinander unterscheiden. Im Falle der Beibehaltung der Nullhypothese durch den multivariaten Test müssen gegebenenfalls signifikante univariate Tests korrigiert werden. Dazu wurde in der vorliegenden Studie die Korrektur nach Bonferroni verwendet: ($\alpha' = \alpha / (N - N_S + 1)$), mit α' = Bonferroni Signifikanzniveau, α = ursprüngliches Signifikanzniveau, N = Anzahl der Parameter, N_S = Anzahl signifikanter Parameter (Bortz et al. 1990). Die nach der Korrektur noch signifikanten Ergebnisse wurden entsprechend gekennzeichnet. Bei der Anwendung einer Korrektur muß berücksichtigt werden, daß sich der β -Fehler vergrößert, d.h. die Wahrscheinlichkeit, die Nullhypothese irrtümlich beizubehalten.

In der vorliegenden Studie wurden Varianzanalysen für wiederholte Messungen eingesetzt, wobei eine Reihe von Individuen mit jeweils mehreren Parameternmittelwerten (z.B. von Lauten aus den Raubfeindkategorien „Luft“, „Boden“ und „Schlange“) auf signifikante Unterschiede zwischen den Raubfeindkategorien getestet wurden. Bei einigen Individuen fehlte einer der drei Mittelwerte, weil von dem jeweiligen Tier keine Laute des entsprechenden Typs aufgenommen worden waren. In diesen Fällen wurde der fehlende Wert ('missing value') mit der Mittelwertsmethode „EM“ von SPSS 10.0 (s. o.) geschätzt und die Datentabelle mit dem geschätzten Wert vervollständigt. In der Varianzanalyse wurde dann die vervollständigte Datentabelle getestet.

RSwMV-Test

Der letzte Analyseschritt bestand in dem Test, welche der Lauttypen oder Kontexte sich in einem bestimmten Lautparameter signifikant voneinander unterscheiden. Dieser erfolgte nach dem Permutationsverfahren mit dem RSwMV-Test (Mundry 1999). Der RSwMV-Test ('Related Samples with Missing Values') vergleicht Stichproben, die aus wiederholten Messungen am selben Subjekt entstanden sind und fehlende Datenpunkte enthalten. Dabei wird zunächst die Prüfgröße „Dmax“ (maximale Differenz der Gruppenmittelwerte) aus dem vorhandenen Datensatz berechnet. Dann werden die Datenpunkte mehrere Male gemischt und zufällig auf die Tabellenfelder verteilt. Aus jeder neu entstandenen Tabelle wird wieder die Prüfgröße „Dmax“ berechnet. Der p-Wert des Tests gibt die Wahrscheinlichkeit an, aus den zufälligen Datensätzen ein mindestens ebenso extremes „Dmax“ zu

erhalten wie aus dem Original-Datensatz. Der Vorteil des Tests ist seine Verteilungsfreiheit und die Unempfindlichkeit gegenüber fehlenden Werten ('missing values'). Außerdem ist es bei relativ homogenen Stichproben möglich, die Originaldaten anstelle von Rangdaten zu verwenden, was die Teststärke im allgemeinen erhöht. Liegen jedoch Extremwerte vor, müssen auch hier die Originaldaten zu Rangdaten umgewandelt werden. Da in die Prüfgröße nur die Mittelwerte aus den tatsächlich vorhandenen Datenpunkten einer Gruppe ('treatment') eingehen, ist diese von der Anzahl und Verteilung der fehlenden Datenpunkte unabhängig. Die Notwendigkeit des Schätzens der fehlenden Werte, welches bei anderen Tests für wiederholte Messungen (wie z.B. GLM, repeated measures procedure, s. o.) nötig ist, entfällt daher (Mundry 1999).

In der vorliegenden Studie wurde mit dem RSwMV-Test in 10000 Permutationen auf parametrische Unterschiede zwischen Alarm- bzw. Mobbing-Lauttypen der verschiedenen Raubfeindkategorien getestet.

Chi-Quadrat-Test

Der Chi-Quadrat-Test (Bortz et al. 1990) wurde durchgeführt, um auf artspezifische Unterschiede in den Häufigkeiten des Alarmauslösens und der Abgabe von Alarm- und Mobbingvokalisation von S. f. und S. m. zu testen. Der Test darf nur durchgeführt werden, wenn die erwarteten Häufigkeiten bei höchstens 20% der Gruppen kleiner als 5 und bei keiner kleiner als 1 sind. Da bei nur zwei zu testenden Gruppen (S. f. und S. m.) und zufälliger Verteilung (50 % Wahrscheinlichkeit) die erste Bedingung bei Stichproben von $N < 10$ nicht mehr erfüllt ist, war der Test für selten vorkommende Untertypen von Raubfeindkategorien (z.B. Schlangen am Boden) nicht durchführbar. In diesen Fällen wurde auf einen Test verzichtet.

3.2 Ergebnisse

3.2.1 Vokales und nicht-vokales Verhalten in Alarmsituationen

3.2.1.1 Raubfeindspezifische Reaktionen in Alarmsituationen

Insgesamt wurden 290 Alarmsituationen, darunter 241 natürliche Raubfeindbegegnungen und 49 Attrappenexperimente, ganz oder teilweise mitgeschnitten. Während die Experimente alle komplett aufgezeichnet wurden, fehlten bei einigen natürlichen Begegnungen die ersten paar Sekunden oder Minuten der Situation, wenn der Alarm z.B. überraschend bei ausgeschaltetem Aufnahmegerät begonnen hatte oder die Verfasserin erst nach Beginn der Situation zu den Tamarinen gestoßen war. Von den natürlichen Raubfeindbegegnungen fanden 186 mit Luftfeinden, 37 mit Bodenfeinden und 18 mit Schlangen statt. Von den Experimenten wurden 23 mit den Ozelot-Attrappen, 19 mit den Schlangen-Attrappen, 2 mit dem Hund, 3 mit der lebenden Regenbogenboa und 2 mit einer toten Schlange durchgeführt (vgl. Methoden, Kap. 3.1.2).

Im folgenden Abschnitt sind die spezifischen Reaktionen auf Luftfeinde, Bodenfeinde und Schlangen inkl. der Experimente detailliert beschrieben. Bei den Experimenten wurden generell dieselben Verhaltensweisen und Vokalisationen beobachtet wie bei natürlichen Raubfeindbegegnungen. Auf geringfügige Unterschiede wird an den entsprechenden Stellen hingewiesen. Die Vokalisationen werden in diesem Kapitel nur durch eine Benennung der Lauttypen und eine Kurzbeschreibung des Einsatzes erwähnt. Beispiele von Sequenzen sind in den Abbildungen 5 bis 8 in diesem Kapitel sowie in der Abbildung 12 im Kapitel 3.2.2.1 und Abbildung 19 im Kapitel 3.2.2.5 als Spektrogramme dargestellt. Eine Übersicht über alle Lauttypen in Alarmsituationen wird im Kapitel 3.2.1.3 gegeben.

Reaktionen auf Luftfeinde

Sofort nach der Entdeckung des Luftfeindes vokalisiert ein oder mehrere Individuen meist nur wenige 'quick peeps' (Luftfeind-Alarm-Lauttyp von S. f., Abb. 5a, und S. m., Abb. 6a). Daraufhin kletterten sofort einige oder alle Individuen nach unten oder ließen sich im Extremfall sogar einige Meter fallen. Diese Reaktion dauerte meist nur Bruchteile von Sekunden. Anschließend entfernte sich die Gruppe oft ein Stück weit von der Gefahrenquelle. Typischerweise hielten sich die Tamarine beider Arten direkt nach der Entdeckung in deutlich tieferen Höhenzonen des Waldes auf als vor der Luftfeindbegegnung und vokalisiert kaum. Vor allem die niedrige Aufenthaltshöhe, aber auch die Stille hielten sehr unterschiedlich lange an (wenige Minuten bis einige Stunden). Falls der Vogel weiterhin anwesend blieb, folgte meist nach einiger Zeit das sogenannte „Mobbing“, ein Verhalten, bei dem in der Regel eine Gruppe von Individuen sich dem Raubfeind nähert und, diesen anblickend, mit lauter Vokalisation zu vertreiben versucht. Dabei äußerten S. f. Serien von schnell aufeinanderfolgenden 'yips' und 'trills' (Abb. 5b) und S. m. Serien von 'yips' und 'whistles' (Abb. 6b). An der Annäherung und der Mobbingvokalisation beteiligten sich bei beiden Arten ein oder mehrere (nur selten alle) Tiere. Die Vokalisation wurde häufig von S. m. ausgelöst, während S. f. etwas später einstimmten. Die Annäherung an den Luftfeind war stärker und länger anhaltend bei S. m. als bei S. f. Die Blicke der Tiere waren fortwährend nach oben bzw. in Richtung des (sitzenden) Luftfeinds gerichtet. Oft wurden in späten Phasen der Mobbingvokalisation erneut einige 'quick peeps' (Alarm-Lauttyp) geäußert, und zwar immer dann, wenn sich der noch anwesende Luftfeind bewegte, um den

Sitzplatz zu wechseln oder sich von der Stelle zu entfernen. Das Mobbing dauerte an, bis der Vogel entweder als ungefährlich erkannt worden war oder der Luftfeind sich endgültig entfernte.

Reaktionen auf Bodenfeinde

Das entdeckende Individuum vokalisierte zunächst 'soft peeps' (Bodenfeind-Alarm-Lauttyp von S. f., Abb. 19a in Kap. 3.2.2.5, und S. m., Abb. 7a) und blickte nach unten in Richtung der Gefahrenquelle. Bei S. f. folgten auf die 'soft peeps' schnell 'modulated peeps' und 'trills' (Bodenfeind-Alarm- und Mobbing-Lauttypen). Bei S. m. wurden statt dessen ausschließlich Serien von 'soft peeps', nur von seltenen 'whistles' (Bodenfeind-Alarm- und Mobbing-Lauttyp) unterbrochen, geäußert. Typischerweise stimmten mehrere oder alle anderen Individuen sofort in die Vokalisation ein. Dabei kletterten oder sprangen sie oft in der ersten „Schreckreaktion“ ein wenig nach oben, suchten daraufhin mit dem Blick nach unten den Boden ab und näherten sich, sobald sie die Gefahrenquelle entdeckt hatten, mit Blick dorthin an. In den Attrappenexperimenten setzten sich dann mehrere (nicht selten alle) S. f. der Gruppe dicht (im Abstand von ca. 3-6 m und in Höhe von ca. 2-4 m) um die Attrappe herum, wobei sie sich in der für das Mobbingverhalten typischen Weise sporadisch annäherten und wieder zurückzogen. Dabei vokalisiertes S. f. fortwährend Mobbingvokalisation, die aus 'modulated peeps', 'trills', 'long chucks' und 'soft peeps' bestand (Abb. 19b in Kap. 3.2.2.5). S. m. vokalisiertes typischerweise Serien von 'long chucks' und 'whistles', (Abb. 7b), seltener auch einzelne 'bawls' (Abb. 21 in Kap. 3.2.2.7) und 'soft peeps' (s. o.). Die Mobbingvokalisation auf Bodenfeinde war vor allem bei S. f. von besonders langer Dauer, hoher Amplitude und Intensität (schnelle Lautabfolge ohne längere Pausen, gleichzeitige Vokalisation vieler Individuen) geprägt. Das Mobbing von S. f. dauerte meist so lange an, bis der Bodenfeind verschwand bzw. die Attrappe entfernt wurde, in einigen Fällen, besonders in den Attrappenexperimenten, auch noch darüber hinaus. In manchen Situationen wurden in späten Phasen der Mobbingvokalisation erneut Serien von 'soft peeps' (Alarm-Lauttyp) geäußert. Dies geschah besonders häufig in Attrappenexperimenten im Moment des Entfernens der Attrappe, d.h. „wenn sich der Raubfeind bewegte“.

Auch bei S. m. näherten sich einige (selten alle) Individuen der Gefahrenquelle an, blieben aber fast immer in größerer Entfernung (im Abstand von ca. 6-9 m und in Höhe von ca. 5-12 m) vom Bodenfeind bzw. der Attrappe als S. f. Das für S. f. beschriebene Annähern und Zurückziehen wurde nur selten beobachtet. Häufiger als bei S. f. kam es vor, daß nur ein oder wenige S. m. vokalisiertes, während die anderen stumm nach unten blickten oder sich stumm annäherten. Auch hier wurden manchmal in späten Phasen der Mobbingvokalisation erneut Serien von 'soft peeps' geäußert, z.B. wenn die Beobachter sich bewegten oder wenn in Attrappenexperimenten die Attrappe bewegt wurde. Das Mobbing von S. m. endete in vielen Fällen schon bevor der Bodenfeind verschwand bzw. die Attrappe entfernt wurde. Die Tiere hörten auf zu vokalisieren und zogen weiter, wobei sie unter Umständen die assoziierten S. f. beim Bodenfeind bzw. der Attrappe zurückließen.

Reaktionen auf Schlangen

Das entdeckende Individuum vokalisierte (manchmal erst nach dem visuellen Entdecken) 'short chucks' (Schlangen-Alarm-/Mobbing-Lauttyp von S. f., Abb. 12 in Kap. 3.2.2.1, und S. m., Abb. 8). Dieses und einige oder alle übrigen Individuen näherten sich sofort der Schlange oder der Schlangen-Attrappe an. In keinem Fall wurde eine Schreck- oder Fluchtreaktion beobachtet. Die Tiere blieben

dann mit Blick auf die Schlange(n-Attrappe) in kurzer Entfernung (manchmal nur wenige Zentimeter) von dieser sitzen, manchmal auch mit dem für das Mobbingverhalten typischen Annähern und Zurückziehen. Dabei vokalisiertes sie entweder fortwährend 'short chucks' oder blieben nach einer Weile stumm. Die Alarm-/Mobbingvokalisation auf Schlangen(-Attrappen) war weniger intensiv als die auf Luft- und Bodenfeinde, d.h. von geringerer Lautstärke und mit größeren Zwischenlautabständen. Die extrem dichte Annäherung der Tamarine und das intensive Betrachten glich in vielen Fällen eher einem Explorationsverhalten oder einer „Gefahrenabschätzung“ als dem Mobbing auf einen Freßfeind. Bei manchen Begegnungen zeigten S. f., bei anderen S. m. stärkere Reaktion auf die Schlange(n-Attrappe). Häufig waren es jedoch Jungtiere und Juvenile beider Arten, die sich der Schlange(n-Attrappe) am dichtesten annähernten und am längsten dort verweilten. Diese äußerten dabei allerdings meist nur wenig oder gar keine Vokalisation. Dagegen waren die zuerst vokalisierenden Individuen, so weit identifizierbar, meist Adulte oder Subadulte, die sich aber nach kurzer Zeit von der Schlange(n-Attrappe) abwandten und die jüngeren Tiere dort zurückließen. Das beschriebene „mobbing-artige“ Verhalten dauerte einige Zeit an, bis sich die Tiere von selbst entfernten. In diesem Kontext war weder im vokalen, noch im nicht-vokalen Verhalten ein Unterschied zwischen Alarm und Mobbing zu erkennen.

In den Fällen, in denen Schlangen am Boden oder auf niedrigem Gebüsch angetroffen wurden bzw. die Schlangen-Attrappen auf dem Boden präsentiert wurden, war das Verhalten der Tamarine wie oben beschrieben, mit dem Unterschied, daß S. m. im allgemeinen schwächere und/oder kürzere Reaktionen zeigten als S. f. Sie beteiligten sich oft erst gar nicht an der Alarmgebung oder verließen die Schlange(n-Attrappe) früher als S. f., bzw. früher als bei Schlange(n-Attrappen) im Baum (vgl. Reaktionsdauern in Alarmsituationen, Tab. 5 in Kap. 3.2.1.2). Außerdem gab es bei S. f. leichte Abweichungen der Vokalisation auf Schlangen am Boden von der Vokalisation auf Schlangen im Baum. Diese Abweichungen werden im Abschnitt „Abhängigkeit der akustischen Struktur des Lauttyps 'short chuck' von der Position der Schlange“ im Kapitel 3.2.2.1 erläutert.

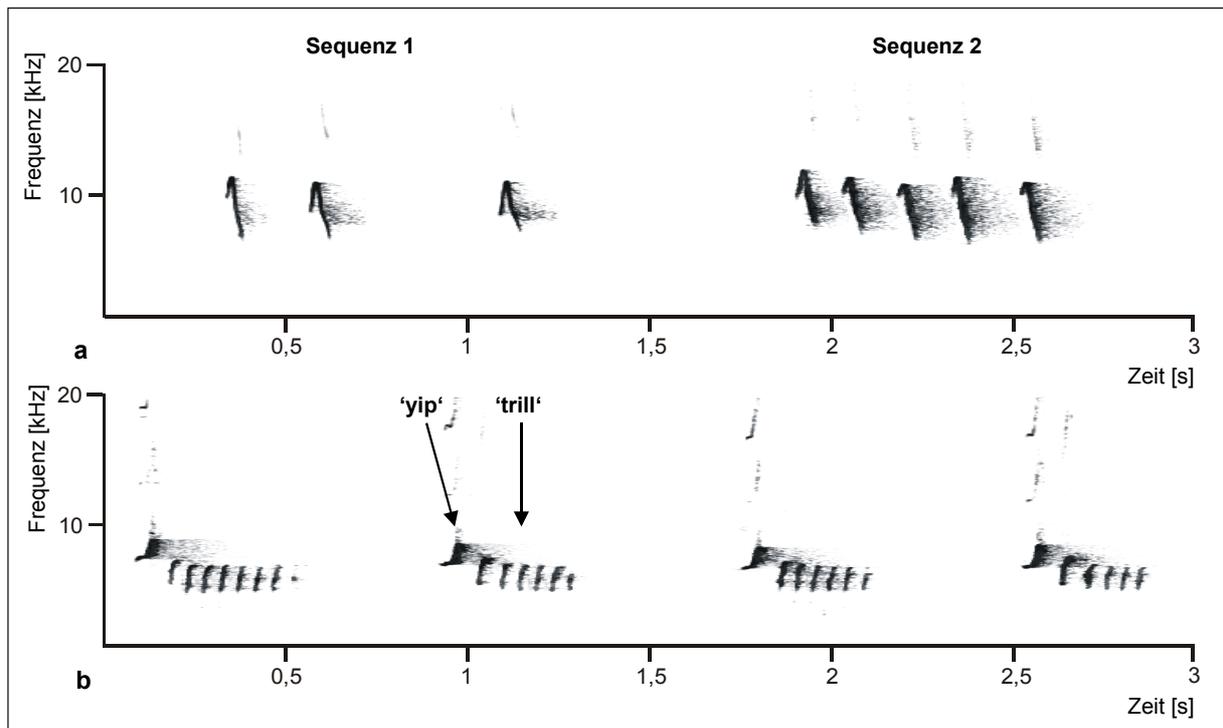


Abb. 5: Spektrogramme der (a) Alarm- und (b) Mobbingvokalisationen von *S. fuscicollis* auf Luftfeinde. Für die Alarmvokalisation (a) sind zwei Sequenzen des einzigen vorkommenden Lauttyps 'quick peep' abgebildet. Die Sequenzen stammen aus verschiedenen Situationen und von verschiedenen Individuen, und zeigen, daß Variation in den Zwischenlautabständen bestand. Für die Mobbingvokalisation (b) ist eine typische Sequenz von 'yips' und 'trills' abgebildet.

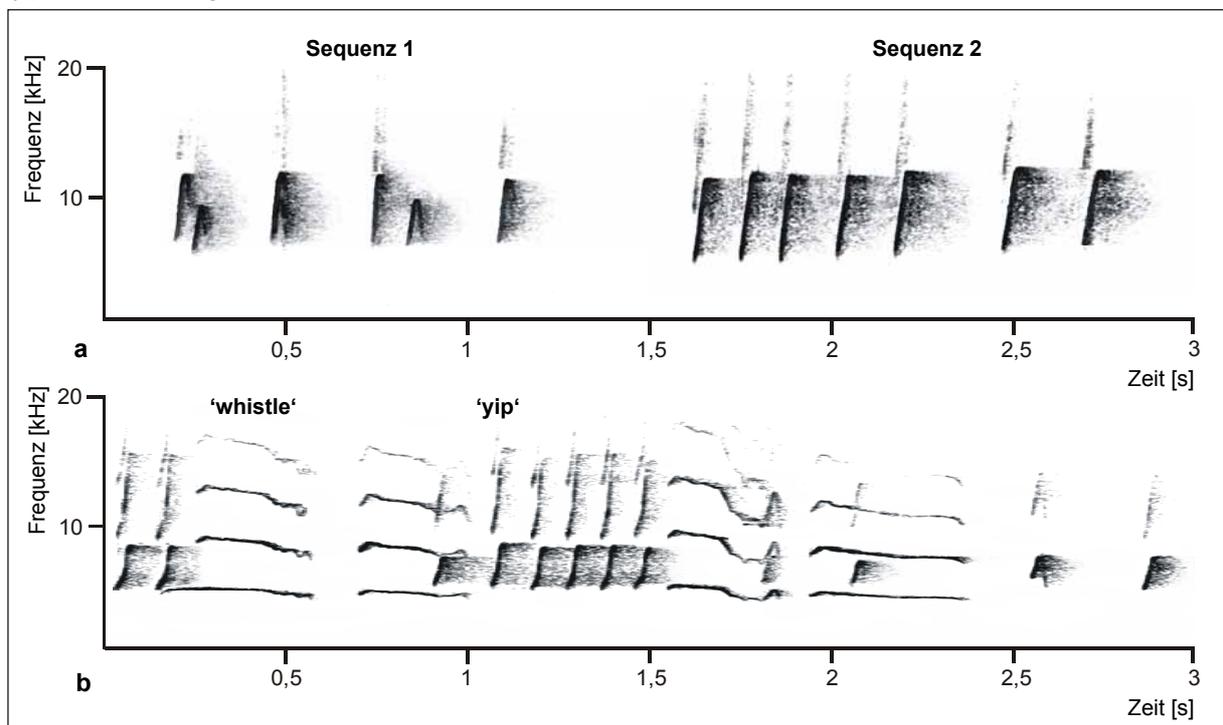


Abb. 6: Spektrogramme der (a) Alarm- und (b) Mobbingvokalisationen von *S. mystax* auf Luftfeinde. Für die Alarmvokalisation (a) sind zwei Sequenzen des einzigen vorkommenden Lauttyps 'quick peep' abgebildet. Die Sequenzen stammen aus verschiedenen Situationen und von verschiedenen Individuen und zeigen, daß Variation in den Zwischenlautabständen bestand. Für die Mobbingvokalisation (b) ist eine typische Sequenz von 'yips' und 'whistles' abgebildet. Einige 'yips' sind von einem zweiten, im Hintergrund vokalisierenden Individuum.

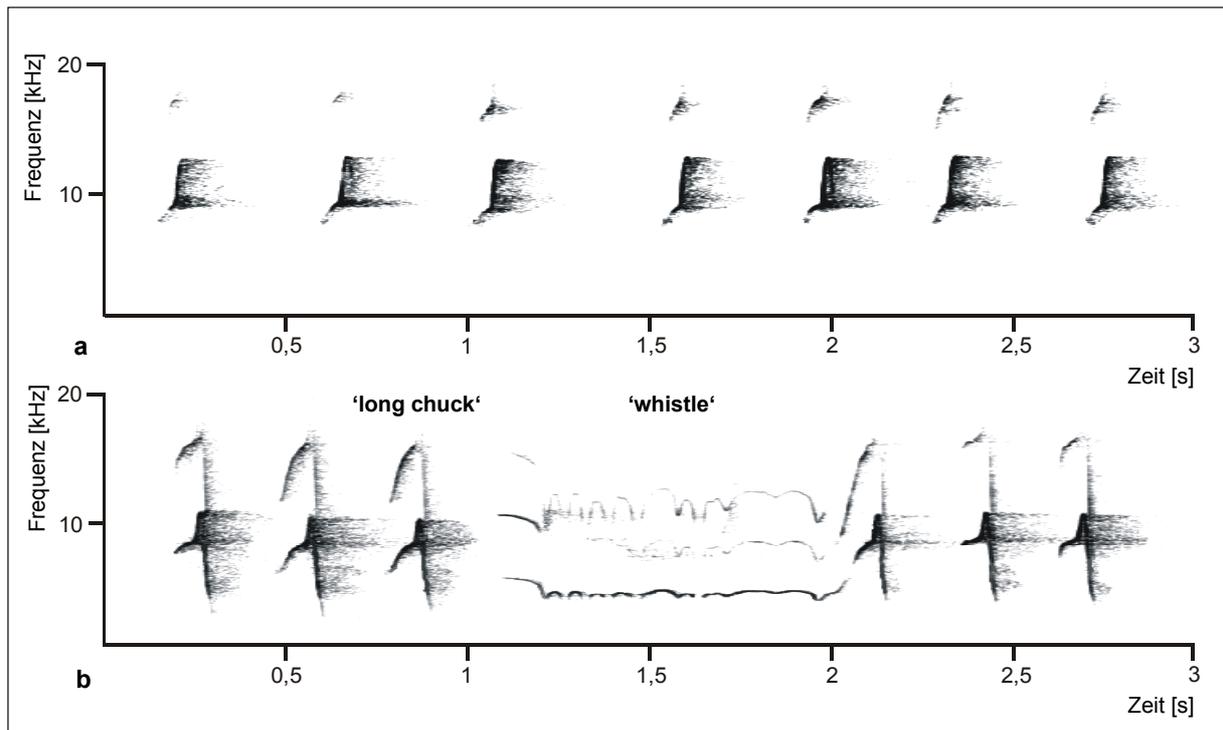


Abb. 7: Spektrogramme der (a) Alarm- und (b) Mobbingvokalisationen von *S. mystax* auf Bodenfeinde. Für die Alarmvokalisation (a) ist eine typische Sequenz des charakteristischen Lauttyps 'soft peep' und für die Mobbingvokalisation (b) eine typische Sequenz von 'long chucks' und 'whistles' abgebildet.

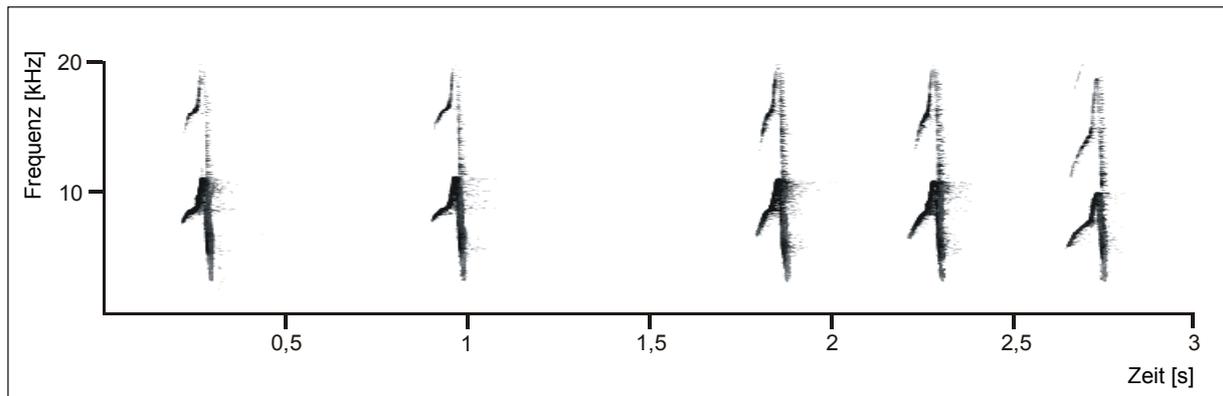


Abb. 8: Spektrogramme der Alarm-/Mobbingvokalisationen von *S. mystax* auf Schlangen. Abgebildet ist eine typische Sequenz des einzigen vorkommenden Lauttyps 'short chuck'.

3.2.1.2 Auslösen des Alarms, Abgabe und Dauer von Alarm- und Mobbingvokalisation in Alarmsituationen

Die 290 Alarmsituationen wurden nach Raubfeindkategorien getrennt daraufhin untersucht, ob es Unterschiede zwischen *S. f.* und *S. m.* hinsichtlich des Alarmauslösens oder der Abgabe und Dauer von Alarm- und Mobbingvokalisation gab. In einigen Situationen konnte aus technischen Gründen nicht festgestellt werden, welche Art den Alarm ausgelöst hatte, z.B. in natürlichen Raubfeindbegegnungen, von denen die ersten Sekunden oder Minuten nicht aufgezeichnet worden waren. Es zeigte sich, daß die Alarmer in allen drei Raubfeindkategorien („Luft“, „Boden“ und „Schlange“) von jeder Art etwa gleich häufig ausgelöst wurden (Tab. 3). Nur in den Experimenten mit der Schlangen-Attrappe am Boden wurde der Alarm signifikant häufiger von *S. f.* ausgelöst (Chi-Quadrat-Test, $p =$

0,013, N = 13). Im Kontext „natürliche Schlangen Boden“ war (ebenso wie im Kontext „Hund“) die Stichprobe (d.h. die erwartete Häufigkeit pro auslösender Art) zu klein, um den Chi-Quadrat-Test durchführen zu können. Daher ist die entsprechende Zelle in Tab. 3 freigelassen. Trotzdem ist der Trend zu erkennen, daß S. f. deutlich häufiger (nämlich in allen drei Fällen) den Alarm auf Schlangen am Boden auslösten als S. m. Insgesamt liegen also deutliche Hinweise vor, daß der Alarm auf die Raubfeindkategorie „Schlange am Boden“ eher von S. f. ausgelöst wurde als von S. m.

Tab. 3: Häufigkeiten des Alarmauslösens auf die verschiedenen Raubfeindkategorien durch *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.). Chi-Quadrat-Test, * = $p < 0,05$, ns = nicht signifikant; leere Zellen: Test undurchführbar wegen zu kleiner Stichprobe.

Raubfeindkategorie	Untertyp	Alarm ausgelöst		N	Chi-Quadrat
		S. f.	S. m.		
„Luft“	unerkannte	61	63	124	ns
	harmlose (erkannt)	16	27	43	ns
	Gesamt	77	90	167	ns
„Boden“	natürliche	13	19	32	ns
	Ozelot-Attrappen	12	10	22	ns
	Hund	1	0	1	
	Gesamt	26	29	55	ns
„Schlange“	natürliche Baum	4	6	10	ns
	Attrappen Baum	4	7	11	ns
	natürliche Boden	3	0	3	
	Attrappen Boden	11	2	13	*
	Gesamt	22	15	37	ns

Weiterhin gab es nur geringe Unterschiede darin, welche der beiden Arten sich an der „Alarmmeldung“ beteiligten, d.h. im Verlauf der Situation Alarm- und/oder Mobbingvokalisation abgaben (Tab. 4). Die Anzahl der Fälle, in denen S. f. und S. m. Alarmvokalisation auf Raubfeinde abgaben, war in keiner der Kategorien signifikant verschieden. In den Experimenten mit Schlangen-Attrappen am Boden gaben zwar tendenziell häufiger S. f. Alarmvokalisation ab, aber wegen der kleinen Stichprobe war der Unterschied nicht signifikant. Dagegen war die Anzahl der Fälle, in denen S. m. Mobbingvokalisation auf Luftfeinde (unerkannte und gesamt) abgaben, signifikant höher als die von S. f. Da bei Schlangen nicht zwischen Alarm- und Mobbingverhalten unterschieden werden konnte, wurde die Reaktion in dieser Kategorie in der Tabelle unter der Spalte „Alarm“ zusammengefaßt. In mehreren Untertypen der Raubfeindkategorien (z.B. „harmlose Luftfeinde“) waren die Stichproben zu klein, um den Chi-Quadrat-Test durchführen zu können. Daher sind die entsprechenden Zellen in Tab. 4 freigelassen.

Stärkere Artunterschiede zeigten sich in der Länge der Gesamt-Reaktionsdauer, d.h. in der Dauer vom ersten Alarm- bis zum letzten Mobbinglaut (Tab. 5): S. m. reagierten signifikant länger als S. f. auf Luftfeinde (unerkannte und gesamt). In der Kategorie „Boden“ waren die Reaktionsdauern je nach Untertyp verschieden.

Tab. 4: Häufigkeiten der Abgabe von Alarm- und Mobbingvokalisation auf die verschiedenen Raubfeindkategorien durch *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.). Chi-Quadrat-Test, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant; leere Zellen: Test undurchführbar wegen zu kleiner Stichprobe. Beachte: N (Stichprobengröße) ist die Summe aller Situationen, in denen entweder nur eine der Arten oder beide Arten Alarm- bzw. Mobbingvokalisation abgegeben hatten. Daher entspricht N nicht der Summe aus den Spalten „S. f.“ und „S. m.“. In „Mobbing“ kann N größer sein als in „Alarm“, da in drei Situationen Mobbingvokalisation ohne vorherigen Alarm abgegeben wurde.

Raubfeindkategorie	Untertyp	Alarm			Chi-Quad.	Mobbing			Chi-Quad.
		S. f.	S. m.	N		S. f.	S. m.	N	
„Luft“	unerkannte	84	79	118	ns	29	54	56	**
	harmlose (erkannt)	28	34	44	ns	2	7	7	
	Gesamt	112	113	162	ns	31	61	63	**
„Boden“	natürliche	18	21	31	ns	21	22	33	ns
	Ozelot-Attrappen	21	19	22	ns	22	22	23	ns
	Hund	2	1	2		2	1	2	
	Gesamt	41	41	55	ns	45	45	58	ns
„Schlange“	natürliche Baum	13	12	15	ns				
	Attrappen Baum	7	9	11	ns				
	natürliche Boden	3	2	3					
	Attrappen Boden	13	6	13	ns				
	Gesamt	36	29	42	ns				

Tab. 5: Gesamt-Reaktionsdauern (Alarm- plus Mobbingvokalisation) auf die verschiedenen Raubfeindkategorien durch die Arten *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.): Mittelwerte und Stichprobengrößen (N), GLM repeated measures, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant; leere Zellen: Test undurchführbar wegen zu kleiner Stichprobe.

Raubfeindkategorie	Untertyp	N	Reaktionsdauer [s]		GLM repeated measures
			S. f.	S. m.	
„Luft“	unerkannte	40	75,8	135,5	**
	harmlose (erkannt)	6	5,8	31,8	ns
	Gesamt	46	66,7	122,0	**
„Boden“	natürliche	28	50,3	58,1	ns
	Ozelot-Attrappen	11	527,7	355,1	*
	Hund	2	340,0	170,0	
	Gesamt	41	192,5	143,3	ns
„Schlange“	natürliche Baum	11	95,8	132,6	ns
	Attrappen Baum	11	117,3	151,8	ns
	natürliche Boden	3	90,0	73,3	
	Attrappen Boden	11	260,4	121,5	*
	gesamt	36	152,2	130,1	ns

Beide Arten reagierten gleich lang auf natürliche Bodenfeinde, aber S. f. reagierten signifikant länger auf die Ozelot-Attrappen als S. m. Auch auf den Hund war die Reaktion von S. f. tendenziell länger als von S. m., dies ließ sich jedoch wegen kleinen Stichprobe nicht testen. In der Kategorie „Schlange“ waren die Reaktionsdauern je nach der Position der Schlange bzw. der Attrappe unterschiedlich, und zwar entsprechend der jeweiligen Höhennutzung der Arten: S. m. reagierten tendenziell länger auf Schlangen(-Attrappen) im Baum und S. f. tendenziell länger auf natürliche Schlangen am Boden sowie signifikant länger auf Schlangen-Attrappen am Boden. Im Untertyp „natürliche Schlangen Boden“) waren die Stichproben zu klein, um statistische Tests durchzuführen. Daher sind die entsprechenden Zellen in Tab. 5 freigelassen.

Tab. 6: Gesamt-Reaktionsdauern (Alarm- plus Mobbingvokalisation) von *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.) auf die verschiedenen Raubfeindkategorien in Abhängigkeit von der auslösenden Art: Mittelwerte und Stichprobengrößen (N), GLM repeated measures, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = signifikant.

Raubfeind-kategorie	Alarm ausgelöst	Reaktionsdauer [s]		N	GLM repeated measures
		S. f.	S. m.		
„Luft“	S. f.	117,9	119,3	7	ns
	S. m.	37,6	97,1	29	**
„Boden“	S. f.	295,2	155,1	19	**
	S. m.	72,8	118,2	18	*
„Schlange“	S. f.	175,2	46,3	20	**
	S. m.	112,1	211,7	15	**
Gesamt	S. f.	216,0	102,3	46	**
	S. m.	65,8	130,9	62	**

In den Alarmsituationen, in denen mindestens eine der Arten (S. f. oder S. m.) Mobbingreaktionen gezeigt hatten, war die Gesamt-Reaktionsdauer davon abhängig, welche Art den Alarm ausgelöst hatte (Tab. 6). In allen Raubfeindkategorien, mit Ausnahme der von S. f. ausgelösten Alarme auf Luftfeinde, war die Reaktionsdauer der Alarm auslösenden Art signifikant länger. Auch insgesamt, d.h. für alle Raubfeindkategorien gemittelt, reagierte diejenige Art, die den Alarm ausgelöst hatte, signifikant länger als die andere Art.

3.2.1.3 Lauttypen von *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax* in Alarmsituationen

In den natürlichen Raubfeindbegegnungen der Kategorien „Luft“, „Boden“ und „Schlange“ und den Attrappenexperimenten „Ozelot“ und „Schlange“ kamen insgesamt 7 verschiedene Lauttypen von S. f. und 7 verschiedene von S. m. vor (Tab. 7). Davon äußerten S. f. 5 ('quick peep', 'soft peep', 'short chuck', 'trill', 'modulated peep 1 & 2') im Alarm- und 7 ('yip', 'trill', 'quick peep', 'soft peep', 'modulated peep 1 & 2', 'long chuck', 'short chuck') im Mobbing-Kontext. S. m. äußerten 4 ('quick peep', 'soft peep', 'short chuck', 'whistle') im Alarm-Kontext und 6 ('yip', 'whistle', 'quick peep', 'long chuck', 'bawl', 'short chuck') im Mobbing-Kontext. Da es bisher keine vergleichbar detaillierte Studie der Vokalisation von S. f. und S. m. in Alarmsituationen gibt, wurden die Lauttypen von der Verfasserin benannt. Im Hinblick auf die Vergleichbarkeit mit Lautnamen anderer Arten in Veröffentlichungen wurden englische Ausdrücke gewählt. Je nach Höreindruck und spektrographischer Grobstruktur folgte die Benennung

dabei der in der Literatur üblichen Terminologie ('peep', 'chuck', usw.). Es wurden keine Unterschiede im Vorkommen der Laute zwischen natürlichen Raubfeindbegegnungen und Attrappenexperimenten festgestellt.

Tab. 7: Vorkommen der Alarm- und Mobbing-Lauttypen von *S. fuscicollis* und *S. mystax*. Die häufigsten Lauttypen innerhalb eines Kontextes sind fett gedruckt.

Raubfeindkategorie	Kontext	Lauttypen von	
		<i>S. fuscicollis</i>	<i>S. mystax</i>
„Luft“ (Vögel, gelegentlich herabfallende Blätter/Äste)	Alarm	'quick peep'	'quick peep'
	Mobbing	'yip', 'trill', 'quick peep'	'yip', 'whistle', 'quick peep', 'bawl'
„Boden“ (z.B. Tayra, Hund, Ozelot-Attrappen, Schlangen und Schlangen-Attrappen am Boden)	Alarm	'soft peep', 'trill', 'modulated peep 1 & 2'	'soft peep', 'whistle'
	Mobbing	'long chuck', 'trill', 'modulated peep 1 & 2', 'soft peep'	'long chuck', 'whistle', 'soft peep', 'bawl'
„Schlange“ (Gift- und Würgeschlangen, Schlangen-Attrappen im Baum)	Alarm/ Mobbing	'short chuck'	'short chuck'

Im Kontext Alarm in der Raubfeindkategorie „Luft“ kam bei beiden Arten nur ein einziger Lauttyp ('quick peep') vor (Tab. 7). Gleichzeitig war dieser Lauttyp exklusiv für die Raubfeindkategorie „Luft“, d.h. auf Alarm und Mobbing gegen Luftfeinde beschränkt. Bei der Durchsicht des gesamten Bandmaterials in RTS 2.0 wurden in keinem anderen Verhaltenskontext Laute gefunden, die im Spektrogramm dem Lauttyp 'quick peep' glichen.

Deutlich anders verhielt es sich bei der Raubfeindkategorie „Boden“. *S. f.* äußerten 3 verschiedene Lauttypen im Alarm und 4 im Mobbing auf Bodenfeinde (Tab. 7). Davon kamen alle bis auf 'long chuck' sowohl im Alarm, als auch im Mobbing vor. Außerdem wurden auch in anderen Verhaltenskontexten Laute von *S. f.* gefunden, die spektrographische Ähnlichkeit mit Lauttypen aus dem Mobbing auf Bodenfeinde, v. a. mit 'long chucks' und 'trills', hatten. Solche Verhaltenskontexte waren z.B. aggressive Gruppenauseinandersetzungen und Mobbing auf Beobachter. *S. m.* äußerten 2 verschiedene Lauttypen im Alarm und 4 im Mobbing auf Bodenfeinde. Davon kamen zwei ('soft peep', 'whistle') sowohl im Alarm, als auch im Mobbing vor. Sehr selten wurden in anderen Kontexten (z.B. Mobbing auf Beobachter) Laute von *S. m.* gefunden, die spektrographische Ähnlichkeit mit 'soft peeps' hatten.

In der Raubfeindkategorie „Schlange“ wurde von beiden Arten jeweils nur ein Lauttyp ('short chuck') geäußert. Dabei war keine Trennung in Alarm- und Mobbingvokalisation möglich. Der Lauttyp 'short chuck' war exklusiv für die Raubfeindkategorie „Schlange“, und in keinem anderen Verhaltenskontext wurden Laute gefunden, die im Spektrogramm dem 'short chuck' glichen.

3.2.1.4 Zusammenfassung der Ergebnisse

Es wurden unterschiedliche Verhaltensreaktionen auf Raubfeinde verschiedener Kategorien beobachtet. Die Tamarine blickten bei Luftfeinden nach oben und ließen sich fallen oder kletterten nach unten. Bei Bodenfeinden blickten sie nach unten und sprangen manchmal etwas nach oben. Bei Luft- und Bodenfeinden ging die Alarmreaktion nach einiger Zeit in Mobbingverhalten über. Dabei näherten sich die Tamarine meist zu mehreren unter lauter, intensiver Vokalisation dem Raubfeind oder der Attrappe an. Bei Schlangen blickten sie in Richtung des alarmgebenden Individuums und näherten sich zügig und besonders dicht der Schlange an. Bei der Reaktion auf Schlangen konnte nicht zwischen Alarm- und Mobbingverhalten unterschieden werden, das Verhalten war von Beginn der Situation an durch gleichförmige Annäherung und Vokalisation gekennzeichnet. In den Alarmsituationen wurden von *S. fuscicollis* und *S. mystax* jeweils 7 Alarm- und Mobbing-Lauttypen geäußert. Auf die verschiedenen Raubfeindkategorien wurden unterschiedliche Lauttypen eingesetzt. Dabei traten im Alarm andere Lauttypen auf als im Mobbing. Nur in der Vokalisation von *S. fuscicollis* auf Bodenfeinde gingen Alarm und Mobbing fließend ineinander über, und alle Lauttypen außer 'long chuck' traten sowohl im Alarm als auch im Mobbing auf. Auf Schlangen gab es keine unterschiedliche Alarm- und Mobbingvokalisation, es wurde von beiden Arten jeweils nur ein Lauttyp geäußert. Die Vokalisation auf Schlangen war bei beiden Arten weniger intensiv als auf die beiden anderen Raubfeindkategorien.

Die Tamarine zeigten auf Luftfeinde stärker als auf Bodenfeinde und Schlangen ein deutliches Flucht- oder Vermeidungsverhalten. Die Reaktionen waren besonders schnell und heftig (Fallenlassen), und auch nach der Attacke blieben die Tamarine oft noch längere Zeit auffällig still und hielten sich in niedriger Höhe auf. Gegenüber Bodenfeinden war das Verhalten dagegen eher aggressiv. Nach einer kurzen Schreckreaktion (Hochspringen) suchten die Tamarine den Bodenfeind mit dem Blick und näherten sich dann mit intensivem Mobbing an diesen an. Schlangen gegenüber verhielten sie sich insgesamt eher neugierig als ängstlich. Sie näherten sich besonders dicht an, vokalisiert relativ wenig und wenig intensiv und ließen Jungtiere häufig sogar allein bei der Schlange zurück.

Bei der Abgabe von Alarm- und Mobbingvokalisation gab es artspezifische Unterschiede in der Häufigkeit und Reaktionsdauer. *S. mystax* gaben häufiger Vokalisation auf Luftfeinde ab als *S. fuscicollis* und reagierten signifikant länger auf Luftfeinde als diese. Auch auf Schlangen im Baum reagierten sie tendenziell länger als *S. fuscicollis*. Dagegen reagierten *S. fuscicollis* signifikant länger auf Bodenfeind-Attrappen und Schlangen-Attrappen am Boden. Sie lösten tendenziell häufiger als *S. mystax* den Alarm auf Schlangen am Boden aus und gaben tendenziell häufiger Vokalisation auf Schlangen am Boden ab. Insgesamt reagierten also Schnurrbarttamarine stärker auf die Raubfeinde der höheren Zonen (Luftfeinde und Schlangen im Baum), während Braunrückentamarine stärker auf bestimmte Raubfeinde der tieferen Zonen (Bodenfeind-Attrappen und Schlangen am Boden) reagierten.

3.2.2 Akustische Struktur und Einsatz der charakteristischen Alarm- und Mobbing-Lauttypen

Von den gefundenen Lauttypen wurden je nach Fragestellung und Datenmenge verschiedene für die Analyse der parametrischen Feinstruktur und des Lauteinsatzes ausgewählt. Zur Beantwortung der ersten und wichtigsten Frage nach der parametrischen Unterscheidung der Lauttypen auf verschiedene Raubfeinde wurden 10 Lauttypen miteinander verglichen, 5 von S. f. und 5 von S. m. Die Auswahl erfolgte mit dem Ziel, alle drei Raubfeindkategorien („Luft“, „Boden“ und „Schlange“) und beide Kontexte (Alarm und Mobbing) mit jeweils einem besonders charakteristischen Lauttyp abzudecken. Deshalb wurden aus der Kategorie „Luft“ der (einzige) Alarm-Lauttyp 'quick peep', aus der Kategorie „Boden“ der Alarm-Lauttyp 'soft peep' und aus der Kategorie „Schlange“ der (einzige) Alarm-/Mobbing-Lauttyp 'short chuck', jeweils von S. f. und S. m., ausgewählt. Außerdem wurden aus der Kategorie „Luft“ der Mobbing-Lauttyp 'yip' und aus der Kategorie „Boden“ der Mobbing-Lauttyp 'long chuck', jeweils von S. f. und S. m., ausgewählt. Die Feinanalyse wurde für die Alarm- und Mobbing-Lauttypen getrennt durchgeführt. Da es sich bei den 'short chucks' („Schlange“) um kombinierte Alarm-/Mobbing-Lauttypen handelte, wurden sie in beide Analysen einbezogen, so daß in jeder Analyse 6 Lauttypen (3 von S. f. und 3 von S. m.) miteinander verglichen wurden.

3.2.2.1 Akustische Struktur und Einsatz der Alarm-Lauttypen aus den Raubfeindkategorien „Luft“, „Boden“ und „Schlange“

Die Spektrogramme der charakteristischen Alarm-Lauttypen von S. f. und S. m. sind in Abb. 9 wiedergegeben. Die Spektrogramme zeigen, daß es sich bei den Lauttypen 'quick peep' („Luft“), 'soft peep' („Boden“) und 'short chuck' („Schlange“) von beiden Arten um harmonische Laute mit einer stark ausgeprägten Peakfrequenz handelte. Die Peakfrequenz ist die Frequenz mit der höchsten Amplitude im Frequenzspektrum und entsprach in allen untersuchten Lauttypen der Grundfrequenz.

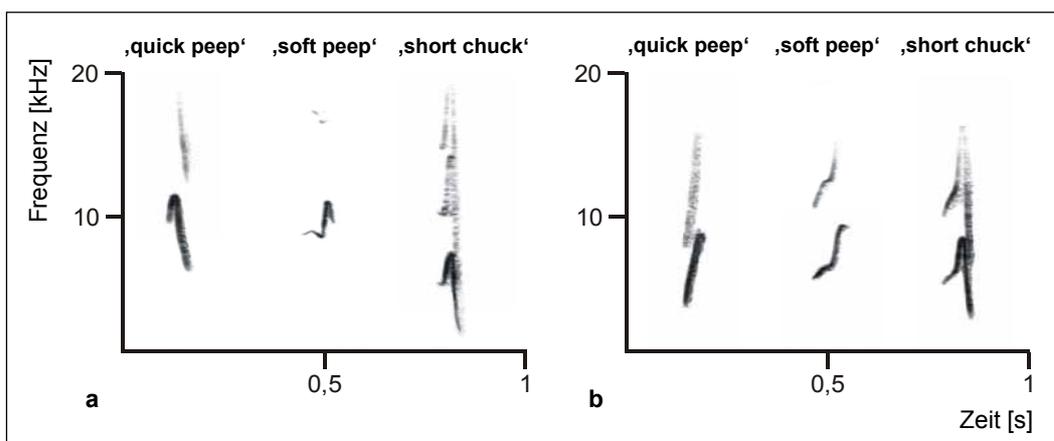


Abb. 9: Spektrogramme der Alarm-Lauttypen 'quick peep' („Luft“) und 'soft peep' („Boden“) sowie der Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' („Schlange“) von (a) *S. fuscicollis* und (b) *S. mystax*.

Die Obertöne hatten in den Lauttypen 'quick peep' und 'soft peep' sehr wenig Energie. Dagegen war in den Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' mindestens ein harmonisches Frequenzband mehr oder weniger stark ausgebildet. Parametermittelwerte der drei Lauttypen von *S. f.* und *S. m.* können der Tabelle 8 entnommen werden.

Zunächst wurde die Frage untersucht, ob parametrische Unterschiede zwischen den Alarm-Lauttypen der drei Raubfeindkategorien bestanden. Dazu wurden die Alarm-Lauttypen 'quick peep' („Luftfeind“) und 'soft peep' („Bodenfeind“) beider Arten gemeinsam mit den Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' („Schlange“) beider Arten in einer Diskriminanzanalyse getestet. Es wurden Parametermittelwerte pro Individuum gebildet. In die Mittelwertbildung gingen jeweils mindestens 4 Laute pro Individuum ein, aber höchstens so viele, daß sie der Medianhäufigkeit innerhalb eines gegebenen Lauttyps entsprachen. Die Analyse benötigte 7 Parameter zur Trennung und erreichte eine Zuordnungswahrscheinlichkeit von 100% für alle Gruppen. Abb. 10 zeigt eine zweidimensionale Darstellung der Trennung anhand der, von der Analyse errechneten, ersten (x-Achse) und zweiten (y-Achse) Diskriminanzfunktion. Die Achsen des Koordinatensystems geben die Veränderung (+ = Zunahme, - = Abnahme) einiger beispielhaft aufgeführter Lautparameter (Definitionen s. Tab. 2) wieder.

Die Gruppen (Lauttypen) ließen sich deutlich voneinander trennen, d.h., die Fälle (kleine Symbole = Mittelwerte pro Individuen) ordneten sich in kleinen, gut abgrenzbaren Bereichen um ein Zentrum herum an. Während die drei Lauttypen von *S. m.* eher weit voneinander entfernt waren, lagen bei *S. f.* die Verteilungen der 'quick peeps' („Luft“) und 'short chucks' („Schlange“) dicht beieinander, was auf parametrische Ähnlichkeit hinweist. Die Streuung der Mittelwerte um das Verteilungszentrum war am kleinsten bei den 'soft peeps' („Boden“) von *S. m.* und den 'quick peeps' von *S. f.*, d.h., die interindividuelle Variabilität war in diesen Lauttypen tendenziell geringer als in den übrigen. Bei mehreren anderen Gruppen (z.B. bei den Schlangen-Lauttypen von *S. m.* und den Bodenfeind-Lauttypen von *S. f.*) lagen einzelne Individuenmittelwerte relativ weit außerhalb der Verteilung.

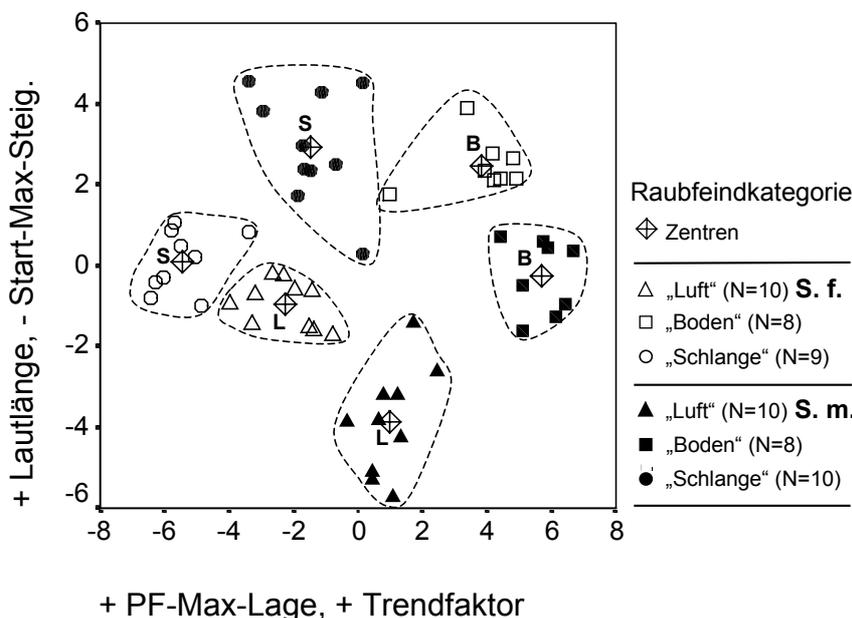


Abb. 10: Graphische Darstellung der Trennung der Alarm-Lauttypen 'quick peep' („Luft“) und 'soft peep' („Boden“) sowie der Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' („Schlange“) von *S. fuscicollis* (*S. f.*) und *S. mystax* (*S. m.*) durch Diskriminanzanalyse. Die kleinen Symbole stellen Mittelwerte von N Individuen dar. Entlang der Achsen verändern sich die Werte bestimmter Parameter (Definitionen s. Tab. 2).

Tab. 8: Parametrische Unterschiede zwischen den Alarm-Lauttypen 'quick peep' ('qp'), 'soft peep' ('sp') und 'short chuck' ('sc') von *S. fuscicollis* und *S. mystax* aus den verschiedenen Raubfeindkategorien. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen von N Individuen sowie die Signifikanzniveaus der GLM repeated measures: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant.

Parameter	<i>S. fuscicollis</i>				<i>S. mystax</i>			
	Luft	Boden	Schlange	GLM	Luft	Boden	Schlange	GLM
	'qp'	'sp'	'sc'		'qp'	'sp'	'sc'	
Multivariat				**				**
Univariate:								
Lautlänge [ms]	58,26 ± 2,66	77,51 ± 11,04	44,21 ± 9,42	**	45,29 ± 5,37	71,91 ± 8,27	72,57 ± 8,21	**
Peakfrequenz (PF)								
Start-PF [Hz]	8335,7 ± 641,2	7114,4 ± 613,6	5621,4 ± 783,8	**	7066,1 ± 1301,1	7537,6 ± 436,3	6483,5 ± 434,3	ns
Max-PF [Hz]	11325,7 ± 544,1	8656,3 ± 862,9	7436,2 ± 775,6	**	10937,4 ± 1017,7	11624,7 ± 480,4	9861,4 ± 443,3	**
Mittlere PF [Hz]	9323,7 ± 493,3	7356,1 ± 651,6	6117,7 ± 609,4	**	9090,9 ± 1026,0	9066,9 ± 390,5	7732,4 ± 459,4	**
Median PF [Hz]	8995,7 ± 513,7	7192,9 ± 605,2	5994,9 ± 748,7	**	9186,0 ± 1147,3	8413,2 ± 486,2	7514,3 ± 393,0	**
PF-Max-Lage [0-1]	0,47 ± 0,11	0,84 ± 0,10	0,55 ± 0,10	**	0,77 ± 0,13	0,85 ± 0,04	0,71 ± 0,02	*
Start-Max-PF[Hz]	2990,2 ± 760,4	1541,9 ± 506,3	1814,9 ± 788,5	**	3871,4 ± 1233,7	4087,3 ± 341,4	3377,8 ± 396,3	ns
Start-Max-Steigung [Hz/ms]	122,3 ± 19,2	25,9 ± 9,0	76,6 ± 20,9	**	125,1 ± 34,0	73,4 ± 11,3	71,8 ± 3,8	**
Trendfaktor	-0,10 ± 1,49	0,82 ± 0,48	-0,98 ± 1,88	ns	5,76 ± 2,24	3,97 ± 0,80	1,36 ± 0,82	**
Trend-Mittel [Hz]	891,3 ± 179,6	356,0 ± 73,1	735,8 ± 232,8	**	569,3 ± 158,2	564,7 ± 80,3	904,4 ± 215,3	**
Trend-Max [Hz]	1889,6 ± 270,3	1070,7 ± 223,2	1499,0 ± 449,6	**	1407,7 ± 433,2	1455,2 ± 206,1	2954,0 ± 697,0	**
N	8	8	8	8/8/8	7	7	7	7/7/7

Danach wurden die 11 Parameter zunächst in einer multivariaten und anschließend in mehreren univariaten Varianzanalysen für wiederholte Messungen (GLM repeated measures) auf signifikante Unterschiede zwischen den Lauttypen getestet. Die Signifikanzniveaus sind in Tab. 8 angegeben. Nur drei Parameter wiesen keine signifikanten Unterschiede zwischen den Lauttypen auf, und zwar der Parameter „Trendfaktor“ bei *S. f.*, die Peakfrequenz am Start des Lautes („Start-PF“) bei *S. m.* und die Differenz zwischen Start und Maximum der Peakfrequenz („Start-Max-PF“) bei *S. m.* Für beide Arten (*S. f.* und *S. m.*) gilt insgesamt, daß sich die Alarm-Lauttypen der drei Raubfeindkategorien in einer Reihe von Lautparametern signifikant unterschieden. Diese Parameter beschreiben die Strukturkomplexe Lautlänge, Höhe und Modulation der Peakfrequenz sowie den Trend des Lautes. Die Ergebnisse der anschließenden RSwMV-Tests sind für ausgewählte Parameter in den Abb. 11a-f graphisch dargestellt. Die Klammern über den Balken zeigen an, welche der Lauttypen sich signifikant voneinander unterschieden.

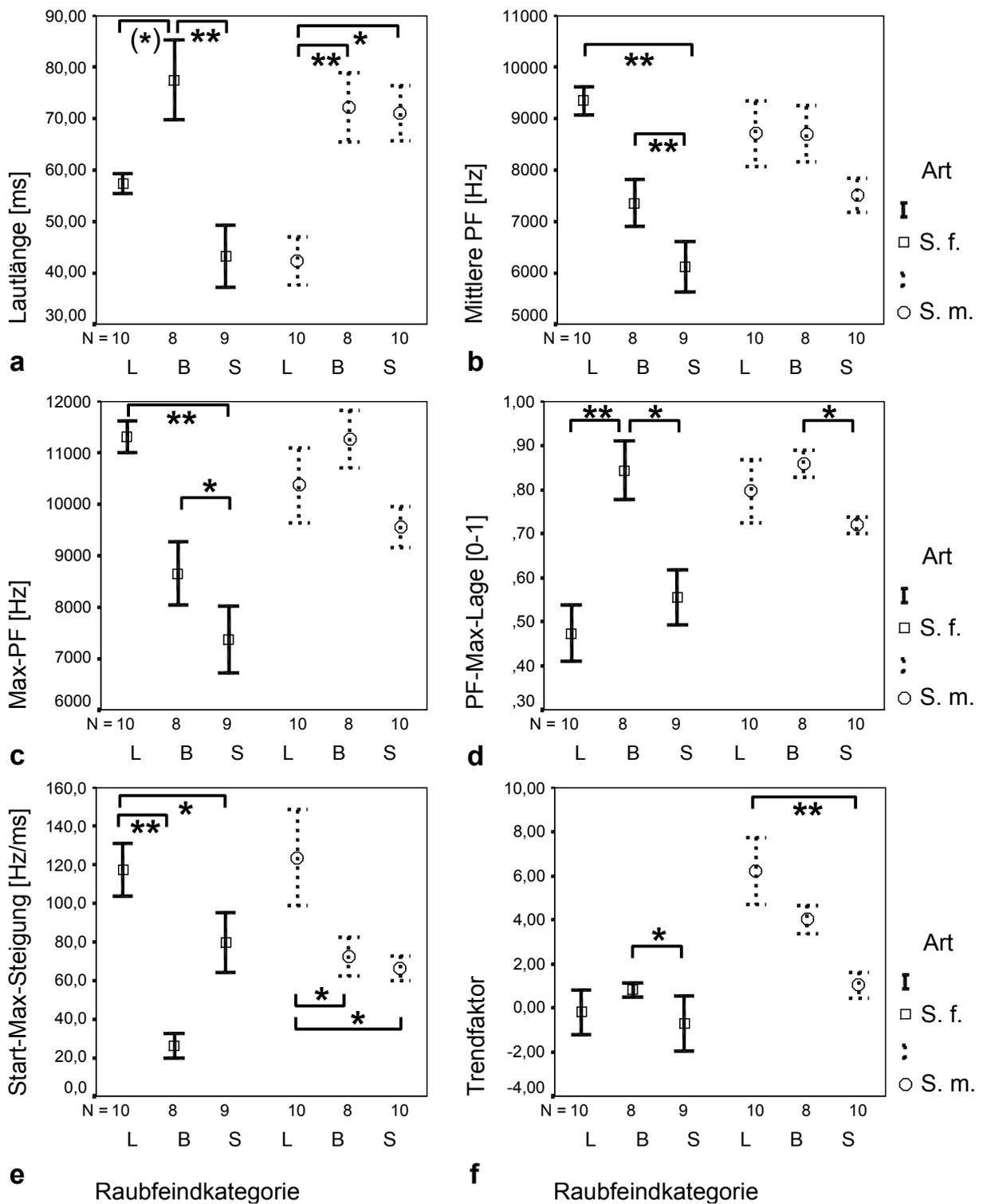


Abb. 11: Mittelwerte und Standardfehler (a) der Lautlänge, (b) des Mittelwerts der Peakfrequenz (PF), (c) des Maximums der PF, (d) der Lage des Maximums der PF, (e) der Steigung der PF vom Start zum Maximum und (f) der Steigung der Trendlinie von N Individuen *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.) für die drei Alarm-Lauttypen der Raubfeindkategorien „L(uft)“, „B(oden)“ und „S(chlange)“. Die Klammern geben an, welche Lauttypen sich signifikant voneinander unterscheiden (RSwMV-Test: (*) = $p < 0,1$, * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, N = 8/8/7 für S. f. und 6/6/6 für S. m.).

Bei beiden Arten gab es signifikante Unterschiede in der Lautlänge der drei verschiedenen Lauttypen (Abb. 11a): Bei S. f. waren die Schlangen-Alarmrufe am kürzesten und die Bodenfeind-Alarmrufe am längsten. Bei S. m. waren die Luftfeind-Alarmrufe am kürzesten und unterschieden sich signifikant von den Bodenfeind- und Schlangen-Alarmrufen, die etwa die gleiche Länge hatten. In der mittleren und maximalen Peakfrequenz (Abb. 11b-c) unterschieden sich nur die drei Lauttypen von S. f. signifikant voneinander. Die Lage des Maximums der Peakfrequenz (Abb. 11d) hatte bei S. f. den höchsten Wert in den Bodenfeind-Alarmrufen, d.h. das Maximum der Peakfrequenz lag bei diesem Lauttyp im Gegensatz zu den beiden anderen nahezu am Ende des Lautes. Die Steigung vom Start zum Maximum der Peakfrequenz (Abb. 11e) war bei beiden Arten am größten in den Luftfeind-Alarmrufen und unterschied sich signifikant von der in den Bodenfeind- und Schlangen-Alarmrufen. Die drei Lauttypen von S. m. unterschieden sich signifikant in der Steigung der Trendlinie (Abb. 11f), wobei die Luftfeind-Alarmrufe den steilsten, die Schlangen-Alarmrufe den flachsten und die Bodenfeind-Alarmrufe einen intermediären Anstieg der Trendlinie hatten. Bei S. f. unterschied sich der Anstieg der Trendlinie nur geringfügig zwischen den Lauttypen. Luftfeind- und Bodenfeind-Alarmrufe hatten beide einen fast waagerechten Trend (Steigung um 0), nur bei den Schlangen-Alarmrufen war die Steigung leicht negativ (< 0).

Abhängigkeit der akustischen Struktur des Lauttyps 'short chuck' von *Saguinus fuscicollis* von der Position der Schlange

Während der Studie wurden dreimal Schlangen am Boden oder auf niedrigem Gebüsch in bis zu 1,5 m Höhe angetroffen, auf welche die Tamarine mit dem für Schlangen(-Attrappen) typischen Alarm-/Mobbingverhalten reagierten. Auch die Schlangen-Attrappen wurden einige Male auf dem Boden oder auf liegenden Baumstämmen in bis zu ca. 1 m Höhe positioniert. In diesen Fällen unterschied sich die Vokalisation der S. f. geringfügig von der im Kontext „Schlange im Baum“ und war etwas variabler als diese. Die Abbildung 12 zeigt eine Sequenz der Vokalisation auf Schlangen im Baum und eine Sequenz der Vokalisation auf Schlangen am Boden im Vergleich. Darin kann man erkennen, daß die 'short chucks' auf Schlangen am Boden eine leicht abgewandelte akustische Struktur haben: Am Beginn des Lautes, direkt vor dem steilen Anstieg der Peakfrequenz, beschreibt diese einen kleinen „Abwärtshaken“. Solche Laute wurden einzeln oder, wie in Abb. 12 gezeigt, in direkter Abfolge mit 'trills' geäußert, so daß die Lautabfolge stärker der Alarm- oder Mobbingvokalisation auf Bodenfeinde ähnelte (vgl. Abb. 19). Auf Grund der seltenen Beobachtung und deshalb kleinen Stichprobe der modifizierten 'short chucks' konnte keine Analyse der parametrischen Unterschiede zu den typischen 'short chucks' (Abb. 9 in Kap. 3.2.2.1) durchgeführt werden. Ob die 'trills' aus diesem Kontext parametrisch den 'trills' aus den Kontexten „Mobbing auf Luftfeinde“ oder „Alarm/Mobbing auf Bodenfeinde“ glichen, konnte ebensowenig untersucht werden. Neben der abgewandelten Form der 'short chucks' kamen oft in derselben Situation auch 'short chucks' der typischen Form vor, so daß es sich dann um eine „Mischvokalisation“ handelte (Abb. 12, rechts). Bei S. m. gab es keine Unterschiede in der Vokalisation auf Schlangen im Baum und Schlangen am Boden.

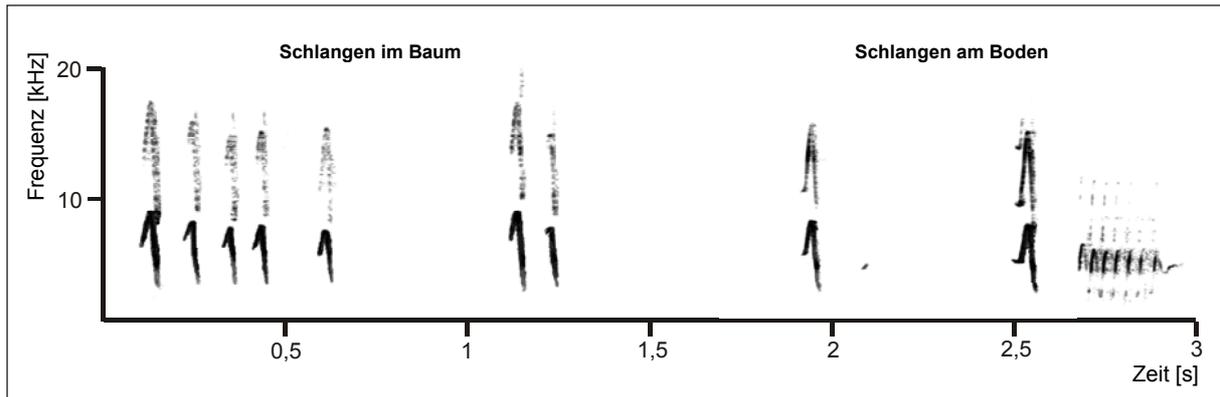


Abb. 12: Spektrogramme einer Sequenz von 'short chucks' von S. f. auf Schlangen im Baum (links) und einer Sequenz von 'short chucks' und 'trills' von S. f. auf Schlangen am Boden (rechts).

3.2.2.2 Akustische Struktur und Einsatz der Mobbing-Lauttypen aus den Raubfeindkategorien „Luft“, „Boden“ und „Schlange“

Die Spektrogramme der charakteristischen Mobbing-Lauttypen sind in Abb. 13 wiedergegeben. Die 'short chucks' („Schlange“) sind wegen ihrer Mittelstellung zwischen Alarm- und Mobbing-Lauttypen auch in die Analyse der Mobbing-Lauttypen einbezogen und entsprechend sowohl in Abb. 9, als auch in Abb. 13 abgebildet.

Die Spektrogramme zeigen, daß es sich auch bei den Mobbing-Lauttypen 'yip' („Luft“) und 'long chuck' („Boden“) von beiden Arten um harmonische Laute mit einer stark ausgeprägten Peakfrequenz handelte. Auch hier entsprach die Peakfrequenz der Grundfrequenz. Allerdings war in den Mobbing-Lauttypen 'yip' und 'long chuck' ähnlich wie in den Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' mindestens ein harmonisches Frequenzband mehr oder weniger stark ausgebildet. Parametermittelwerte der Mobbing-Lauttypen von S. f. und S. m. können der Tabelle 9 entnommen werden.

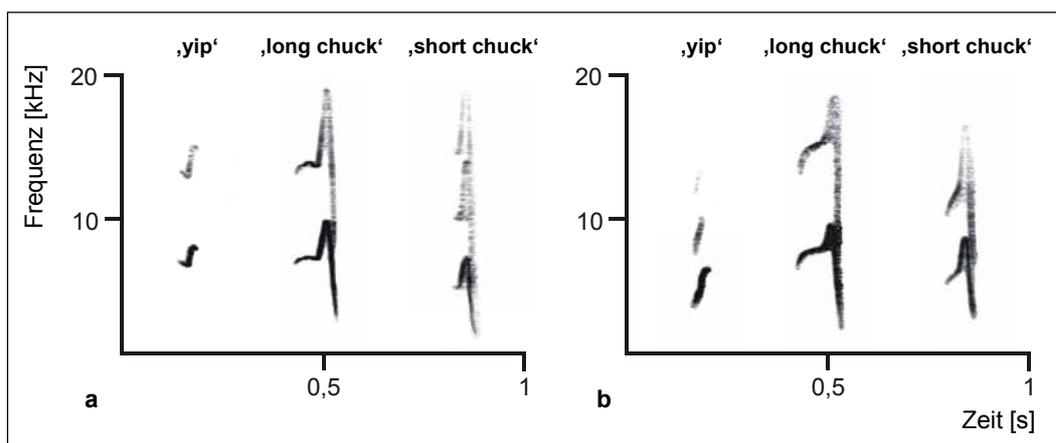


Abb. 13: Spektrogramme der Mobbing-Lauttypen 'yip' („Luft“), 'long chuck' („Boden“) und der Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' („Schlange“) von (a) *S. fuscicollis* und (b) *S. mystax*.

Es wurde untersucht, ob parametrische Unterschiede zwischen den Mobbing-Lauttypen auf verschiedene Raubfeinde bestanden. Dazu wurden die Mobbing-Lauttypen 'yip' („Luft“) und 'long chuck' („Boden“) gemeinsam mit den 'short chucks' („Schlange“) in einer Diskriminanzanalyse

getestet. Auch hier wurden in der gleichen Weise wie in der Diskriminanzanalyse der Alarm-Lauttypen Mittelwerte der Parameter pro Individuum gebildet (s. o.). Die Analyse benötigte auch hier 7 Parameter zur Trennung und erreichte eine mittlere Zuordnungswahrscheinlichkeit von 98% über alle Gruppen. Nur in einer Gruppe ('yips' von S. f.) wurden nicht 100% Zuordnungswahrscheinlichkeit erreicht, da einer von 7 Individuenmittelwerten in eine andere als die Originalgruppe ('yips' von S. m.) eingeordnet wurde. Abb. 14 zeigt eine zweidimensionale Darstellung der Trennung anhand der von der Analyse errechneten ersten (x-Achse) und zweiten (y-Achse) Diskriminanzfunktion. Die Achsen des Koordinatensystems geben die Veränderung einiger beispielhaft aufgeführter Lautparameter (Definitionen s. Tab. 2) wieder (+ = Zunahme, - = Abnahme).

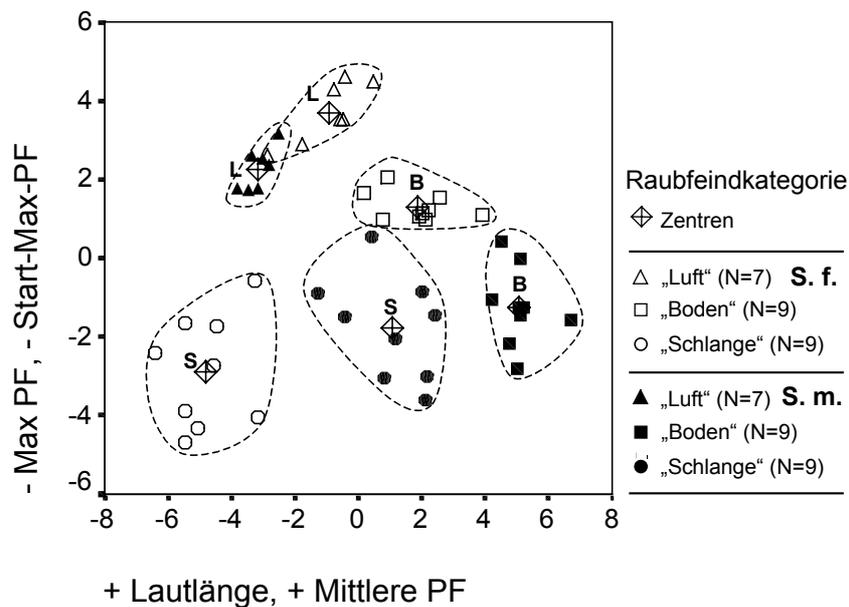


Abb. 14: Graphische Darstellung der Trennung der Mobbing-Lauttypen 'yip' („Luft“) und 'long chuck' („Boden“) sowie der Alarm-/Mobbing-Lauttypen 'short chuck' („Schlange“) von *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.) durch Diskriminanzanalyse. Die kleinen Symbole stellen Mittelwerte von N Individuen dar. Entlang der Achsen verändern sich die Werte bestimmter Parameter (Definitionen s. Tab. 2).

Die Gruppen (Lauttypen) ließen sich deutlich voneinander trennen, d.h., die Fälle (kleine Symbole = Mittelwerte der Individuen) ordneten sich in gut abgrenzbaren Bereichen um ein Zentrum herum an. Ein Übergangsbereich bestand zwischen den 'yips' („Luft“) von S. f. und S. m. Daran wird deutlich, daß sich die gleiche Funktionalität der Lauttypen offenbar auch über die Artgrenze hinweg in örtlicher Nähe zueinander, d.h. in parametrischer Ähnlichkeit, ausdrückt. Direkt neben dem Verteilungszentrum der 'yips' von S. m. (gefüllte Dreiecke in Abb. 14) liegt der eine Fall ('yip'-Individuum-Mittelwert) von S. f. (leere Dreiecke in Abb. 14), der durch die Diskriminanzfunktionen falsch eingeordnet worden war (s. o.). Die individuelle Variabilität der Laute, d.h. die Streuung der Mittelwerte um das Verteilungszentrum war am größten bei den 'short chucks' („Schlange“) von beiden Arten. Bei S. m. lag ein Individuenmittelwert etwas außerhalb der Verteilung und hatte parametrische Ähnlichkeit mit den Bodenfeind-Lauten ('soft peep') von S. f.

Anschließend wurden dieselben 11 Parameter wie in der Analyse der Alarm-Lauttypen in einer multivariaten und danach in univariaten Varianzanalysen für wiederholte Messungen (GLM repeated measures) auf signifikante Unterschiede zwischen den Lauttypen getestet. Die Mittelwerte der Parameter über die getesteten Individuen und die Signifikanzniveaus sind in Tab. 9 angegeben. Die

Werte der 'short chucks' unterschieden sich leicht von denen in der Analyse der Alarm-Lauttypen (s. Tab. 8), da die Zusammensetzung der getesteten Individuen und daher auch die Anzahlen der Einzellaute etwas anders waren. Nur ein Parameter wies keine signifikanten Unterschiede zwischen den Lauttypen auf, und zwar die Differenz zwischen Start und Maximum der Peakfrequenz („Start-Max-PF“) bei S. f. Für beide Arten (S. f. und S. m.) gilt insgesamt, daß sich die Mobbing-Lauttypen der drei Raubfeindkategorien in einer Reihe von Lautparametern signifikant unterschieden. Diese Parameter beschreiben die Strukturkomplexe Lautlänge, Höhe und Modulation der Peakfrequenz sowie den Trend des Lautes. Die Ergebnisse der anschließenden RSwMV-Tests sind für ausgewählte Parameter in den Abb. 15a-f graphisch dargestellt. Die Klammern über den Boxen zeigen an, welche der Lauttypen sich signifikant voneinander unterschieden.

Tab. 9: Parametrische Unterschiede zwischen den Mobbing-Lauttypen 'yip', 'long chuck' ('lc') und 'short chuck' ('sc') von *S. fuscicollis* und *S. mystax* aus den verschiedenen Raubfeindkategorien. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen von N Individuen sowie die Signifikanzniveaus der GLM repeated measures: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant.

Parameter	<i>S. fuscicollis</i>				<i>S. mystax</i>			
	Luft	Boden	Schlange	GLM	Luft	Boden	Schlange	GLM
	'yip'	'lc'	'sc'		'yip'	'lc'	'sc'	
Multivariat				**				**
Univariate:								
Lautlänge [ms]	48,08 ± 6,76	84,04 ± 8,18	42,74 ± 9,64	**	42,50 ± 4,27	91,98 ± 4,84	74,18 ± 4,50	**
Peakfrequenz (PF)								
Start-PF [Hz]	6138,8 ± 368,2	7058,1 ± 262,4	5681,0 ± 826,9	**	4434,0 ± 285,1	7716,6 ± 676,4	6423,4 ± 323,6	**
Max-PF [Hz]	7500,6 ± 388,5	8254,3 ± 364,1	7356,4 ± 826,3	*	6379,6 ± 462,9	10412,5 ± 528,9	9620,3 ± 521,0	**
Mittlere PF [Hz]	6673,3 ± 224,2	7135,2 ± 305,7	6126,5 ± 652,2	**	5444,0 ± 337,5	8553,5 ± 431,3	7443,5 ± 246,0	**
Median PF [Hz]	6565,9 ± 200,7	7193,4 ± 340,3	6025,9 ± 806,9	**	5466,5 ± 387,1	8626,2 ± 405,5	7280,2 ± 264,4	**
PF-Max-Lage [0-1]	0,83 ± 0,09	0,62 ± 0,15	0,55 ± 0,11	**	0,77 ± 0,05	0,74 ± 0,01	0,71 ± 0,03	*
Start-Max-PF[Hz]	1361,8 ± 378,5	1196,2 ± 223,2	1675,4 ± 780,8	ns	1945,6 ± 541,1	2695,8 ± 515,1	3196,7 ± 595,6	*
Start-Max-Steigung [Hz/ms]	46,0 ± 21,7	25,9 ± 3,3	72,3 ± 19,6	**	67,6 ± 9,3	41,7 ± 9,4	66,5 ± 10,5	**
Trendfaktor	2,22 ± 0,95	-0,30 ± 0,33	-0,88 ± 2,11	**	3,16 ± 0,97	0,03 ± 0,42	0,80 ± 0,94	**
Trend-Mittel [Hz]	239,9 ± 41,7	493,3 ± 27,2	679,4 ± 214,9	**	282,2 ± 37,4	774,3 ± 204,4	940,0 ± 208,5	**
Trend-Max [Hz]	533,1 ± 126,5	1657,5 ± 190,2	1417,6 ± 447,2	**	674,5 ± 109,1	3491,8 ± 517,8	3248,1 ± 479,2	**
N	7	7	7	7/7/7	7	7	7	7/7/7

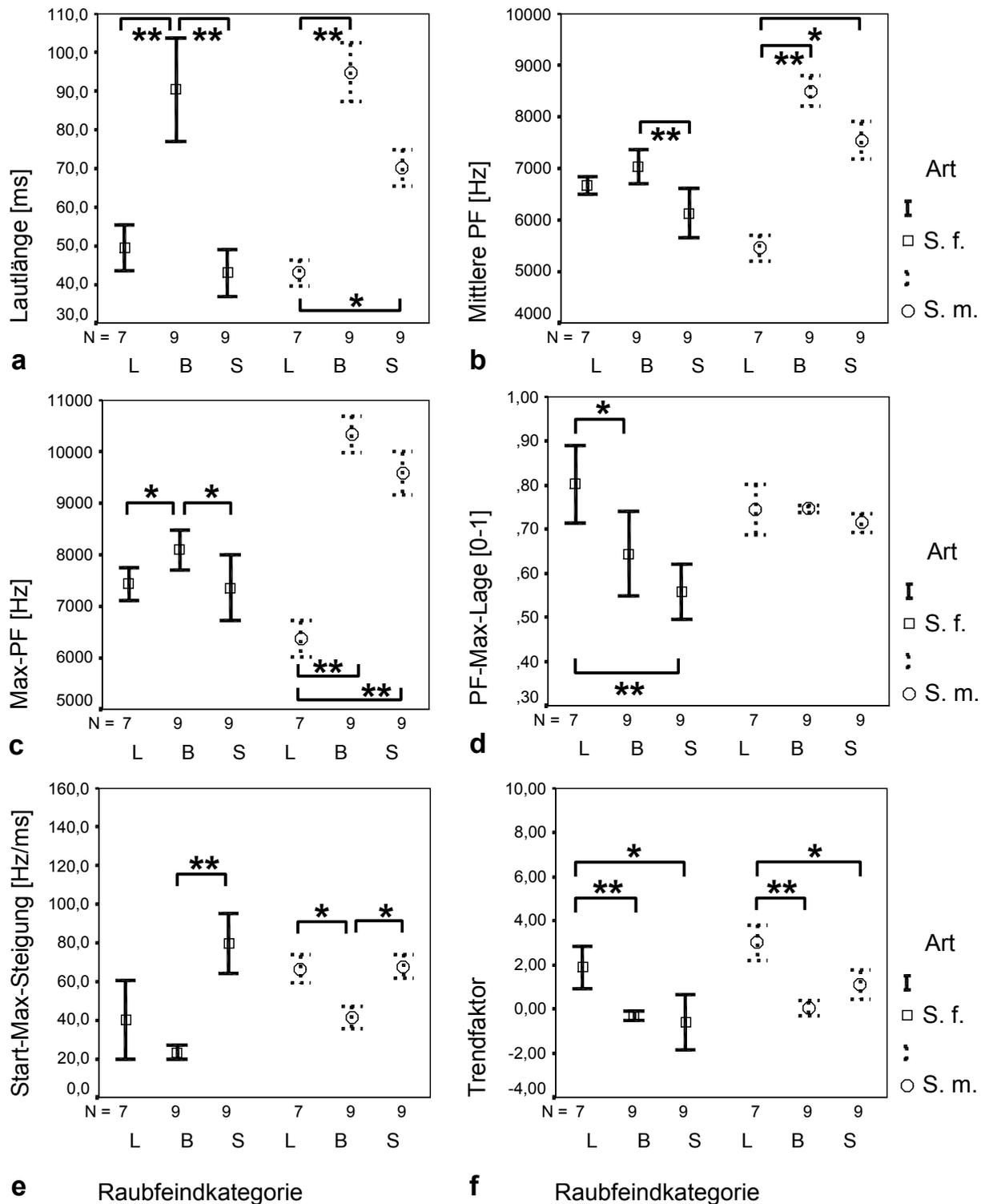


Abb. 15: Mittelwerte und Standardfehler (a) der Lautlänge, (b) des Mittelwerts der Peakfrequenz (PF), (c) des Maximums der PF, (d) der Lage des Maximums der PF, (e) der Steigung der PF vom Start zum Maximum und (f) der Steigung der Trendlinie von N Individuen *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.) für die drei Mobbing-Lauttypen der Raubfeindkategorien „L(uft)“, „B(odene)“ und „S(chlange)“. Die Klammern geben an, welche Lauttypen sich signifikant voneinander unterscheiden (RSwMV-Test: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, N = 6/6/6 für S. f. und 6/7/6 für S. m.).

Bei beiden Arten gab es signifikante Unterschiede in der Lautlänge der verschiedenen Lauttypen (Abb. 15a): Die Lauttypen auf Bodenfeinde waren jeweils signifikant am längsten. Bei S. f. war der Alarm-/Mobbing-Lauttyp auf Schlangen etwa so lang wie der Lauttyp auf Luftfeinde, während er bei S. m. intermediär zwischen den Lauttypen auf Luft- und Bodenfeinde war. In den Peakfrequenzparametern („mittlere PF“ und „maximale PF“, Abb. 15b-c) gab es auffällige Unterschiede zu den Alarm-Lauttypen. Bei S. f. war nicht der Lauttyp auf Luftfeinde, sondern der auf Bodenfeinde derjenige mit der höchsten Frequenz, die Lauttypen auf Luftfeinde und Schlangen hatten eine tiefere Frequenz und unterschieden sich nicht signifikant voneinander. Bei S. m. fiel besonders die signifikant tiefste Frequenz der Mobbing-Lauttypen auf Luftfeinde auf. Diese lag wesentlich tiefer als diejenige der Lauttypen auf Bodenfeinde und Schlangen, welche sich nicht signifikant voneinander unterschieden. Die Lage des Maximums der Peakfrequenz (Abb. 15d) war nur für S. f. ein unterscheidender Parameter. Dort hatte sie den höchsten Wert im Luftfeind-Lauttyp und ging über den Bodenfeind-Lauttyp bis zum Schlangen-Lauttyp zurück. Das heißt, in den 'yips' lag das Maximum der Peakfrequenz am weitesten hinten im Laut und in den 'short chucks' am weitesten vorne. Bei S. m. unterschied sich dieser Parameter nicht signifikant zwischen den Lauttypen. Die Steigung vom Start zum Maximum der Peakfrequenz („Start-Max-Steigung“, Abb. 15e) war bei S. f. signifikant am größten im Schlangen-Lauttyp, bei S. m. aber in den Luftfeind- und Schlangen-Lauttypen gleich groß. Der Bodenfeind-Lauttyp hatte hier signifikant die geringste Steigung. Der Parameter „Trendfaktor“ (Abb. 15f) verhielt sich in beiden Arten sehr ähnlich: Die Luftfeind-Lauttypen hatten den größten „Trendfaktor“ (also die steilste Steigung der Trendlinie) und unterschieden sich darin signifikant von den beiden anderen Lauttypen. Die Bodenfeind- und Schlangen-Lauttypen unterschieden sich nicht signifikant voneinander.

Parametrische Variabilität und unspezifischer Einsatz des Mobbing-Lauttyps 'whistle' von *Saguinus mystax*

Bei der Durchsicht der Lautaufnahmen in RTS 2.0 war aufgefallen, daß der Mobbing-Lauttyp 'whistle' von S. m. offenbar nicht raubfeindspezifisch eingesetzt wurde, da er sowohl im Mobbing auf Luftfeinde als auch im Mobbing auf Bodenfeinde vorkam. Außerdem variierte die akustische Struktur in beiden Kontexten stark. Deshalb wurde das Vorhandensein von zwei verschiedenen Varianten dieses Lauttyps überprüft. Mit Hilfe von parametrischen Feinanalysen sollte geklärt werden, ob es sich dabei um diskrete Untertypen oder graduelle Übergangsformen innerhalb eines Lauttyps handelte. Dazu wurde in Diskriminanzanalysen und Varianzanalysen auf parametrische Unterschiede zwischen den 'whistles' im Mobbing auf Luftfeinde und im Mobbing auf Bodenfeinde getestet.

Abb. 16 zeigt drei Beispiele des Lauttyps 'whistle' von S. m., von denen die ersten beiden aus dem Mobbing auf Luftfeinde und das dritte aus dem Mobbing auf Bodenfeinde stammen. Wie man in der Abbildung erkennen kann, scheinen die 'whistles' im Mobbing auf Luftfeinde etwas kürzer zu sein als im Mobbing auf Bodenfeinde. Die Art und Stärke der Modulation variieren dagegen in beiden Raubfeindkategorien stark. So kamen im Mobbing auf Luftfeinde sowohl Laute mit sehr geringer Modulation der Peakfrequenz (Abb. 16, erster Laut) als auch Laute mit starker Modulation der Peakfrequenz vor (Abb. 16, zweiter Laut). Dies gilt ebenso für das Mobbing auf Bodenfeinde.

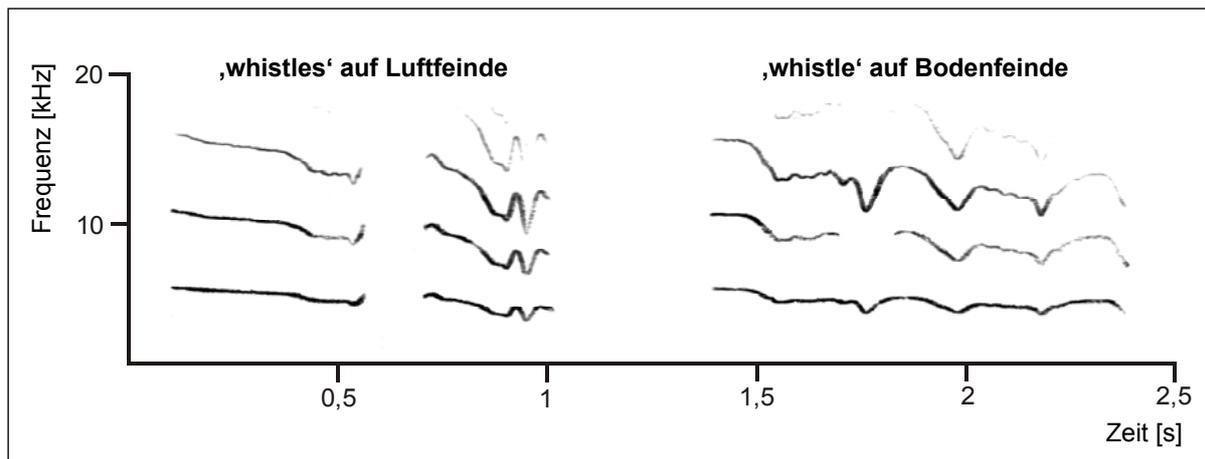


Abb. 16: Spektrogramme des Lauttyps 'whistle' von *S. mystax*. Links ist eine Sequenz aus zwei Lauten im Mobbing auf Luftfeinde, rechts ein Laut im Mobbing auf Bodenfeinde abgebildet.

In einer Diskriminanzanalyse und einer multivariaten Varianzanalyse wurden Individuenmittelwerte auf parametrische Unterschiede zwischen den Kontexten „Luft“ und „Boden“ getestet. Die Zuordnungswahrscheinlichkeit betrug für „Luft“ und „Boden“ jeweils 75%. Die Diskriminanzanalyse bezog nur einen Parameter („Start-Max-PF“) ein. Die Stichprobengrößen waren für „Luft“ und „Boden“ jeweils 8. Die anschließende multivariate Varianzanalyse (GLM repeated measures) ergab jedoch weder im multivariaten, noch in den univariaten Tests signifikante Unterschiede zwischen den Varianten ($p = 0,394$, jeweils $n = 7$). Demnach handelte es sich bei den 'whistles' im Mobbing auf Luft- und Bodenfeinde um ein und denselben Lauttyp.

3.2.2.3 Artunterschiede in der akustischen Struktur der Alarm-Lauttypen

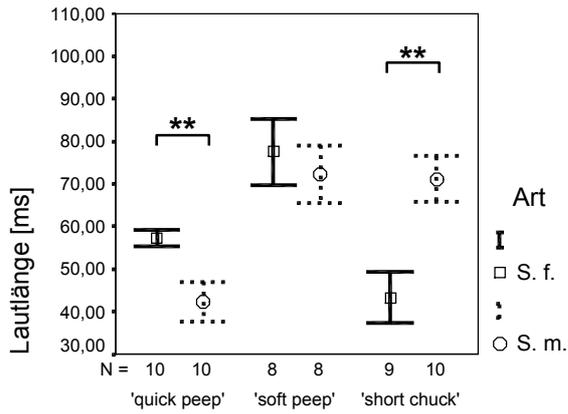
Anschließend wurden die Alarm-Lauttypen auf parametrische Unterschiede zwischen *S. f.* und *S. m.* untersucht. Dafür wurden die selben Mittelwerte der Parameter wie für die Untersuchung der intraspezifischen Unterschiede verwendet. Mit diesen Mittelwerten wurden drei Varianzanalysen (GLM) durchgeführt, in denen jeweils die 'quick peeps' („Luft“), die 'soft peeps' („Boden“) und die 'short chucks' („Schlange“) von *S. f.* und *S. m.* miteinander verglichen wurden. Auch hier wurden dieselben 11 Parameter wie in den oben beschriebenen Varianzanalysen zunächst multivariat und anschließend univariat getestet. Alle drei multivariaten Tests waren signifikant, d.h. in allen drei Alarm-Lauttypen unterschieden sich *S. f.* und *S. m.* signifikant voneinander. Die Parametermittelwerte und die Signifikanzniveaus der Tests über die 'quick peeps' („Luft“), 'soft peeps' („Boden“) und 'short chucks' („Schlange“) sind in Tab. 10 angegeben. Eine Reihe ausgewählter Parameter sind zusätzlich in den Abb. 17a-f dargestellt.

Es zeigte sich, daß sich die 'quick peeps' und die 'short chucks' der beiden Arten in der Lautlänge signifikant unterschieden (Abb. 17a). Dabei waren die 'quick peeps' von *S. f.* länger als die von *S. m.*, und die 'short chucks' von *S. m.* länger als die von *S. f.* In der Höhe der Peakfrequenz (Abb. 17b-c) unterschieden sich die 'soft peeps' und die 'short chucks' der beiden Arten besonders stark voneinander. Beide Lauttypen waren sowohl in der mittleren (Abb. 17b) als auch in der maximalen Peakfrequenz (Abb. 17c) von *S. f.* signifikant tiefer als von *S. m.*, während die 'quick peeps' von *S. f.*

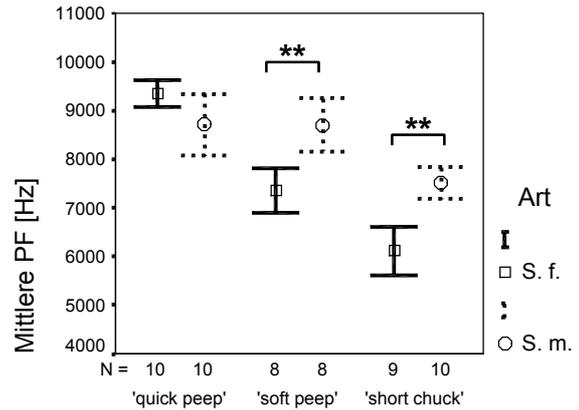
nur in der maximalen Peakfrequenz geringfügig, aber signifikant, höher lagen. Das Maximum der Peakfrequenz lag in den 'quick peeps' und 'short chucks' von *S. m.* signifikant weiter hinten im Laut als in denen von *S. f.* (Abb. 17d). Die Steigung vom Start zum Maximum der Peakfrequenz (Abb. 17e) unterschied sich dagegen nur in den 'soft peeps' signifikant zwischen *S. f.* und *S. m.* Der „Trendfaktor“ (Abb. 17f) von *S. m.* war in allen drei Lauttypen signifikant größer als der von *S. f.*, d.h., der Trend aller drei Lauttypen war bei *S. m.* stärker ansteigend als bei *S. f.* Insgesamt gab es also artspezifische Unterschiede in den Alarm-Lauttypen 'quick peep', 'soft peep' und 'short chuck' in Parametern, welche die Lautlänge, die Höhe und Modulation der Peakfrequenz sowie den Trend des Lautes beschreiben.

Tab. 10: Parametrische Unterschiede der Alarm-Lauttypen 'quick peep' („Luft“), 'soft peep' („Boden“) und 'short chuck' („Schlange“) zwischen *S. fuscicollis* (*S. f.*) und *S. mystax* (*S. m.*). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen von N Individuen. GLM: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant.

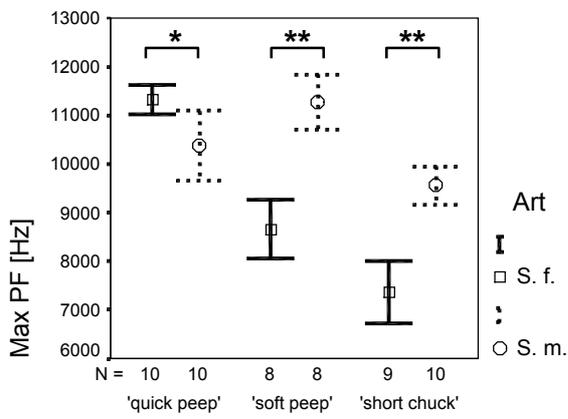
Parameter	„Luft“			„Boden“			„Schlange“		
	'quick peep'			'soft peep'			'short chuck'		
	S. f.	S. m.	GLM	S. f.	S. m.	GLM	S. f.	S. m.	GLM
Multivariat			**			*			**
Univariate:									
Lautlänge [ms]	57,31 ± 3,09	42,30 ± 7,36	**	77,50 ± 11,04	72,31 ± 9,52	ns	43,23 ± 9,05	71,10 ± 8,55	**
Peakfrequenz (PF)									
Start-PF [Hz]	8432,9 ± 638,1	6791,1 ± 1141,8	**	7114,4 ± 613,6	7192,6 ± 768,0	ns	5566,5 ± 812,1	6444,3 ± 444,2	**
Max-PF [Hz]	11316,9 ± 485,0	10370,6 ± 1147,6	*	8656,3 ± 862,9	11272,3 ± 803,0	**	7369,0 ± 962,4	9563,1 ± 623,7	**
Mittlere PF [Hz]	9349,9 ± 439,0	8708,6 ± 1000,0	ns	7356,1 ± 651,6	8703,7 ± 773,8	**	6114,4 ± 735,2	7502,4 ± 518,9	**
Median PF	9042,3 ± 468,5	8880,2 ± 1071,5	ns	7192,9 ± 605,2	7989,1 ± 929,0	ns	6033,0 ± 817,2	7305,8 ± 493,7	**
PF-Max-Lage [0-1]	0,47 ± 0,10	0,80 ± 0,11	**	0,84 ± 0,10	0,86 ± 0,04	ns	0,56 ± 0,09	0,72 ± 0,03	**
Start-Max-PF[Hz]	2884,1 ± 760,8	3579,5 ± 1156,0	ns	1541,9 ± 506,3	4079,8 ± 423,5	**	1802,6 ± 791,4	3118,8 ± 596,9	**
Start-Max-Steigung [Hz/ms]	117,7 ± 21,6	123,7 ± 39,3	ns	25,9 ± 9,0	72,3 ± 14,4	**	79,8 ± 23,2	66,5 ± 10,1	ns
Trendfaktor	-0,19 ± 1,61	6,22 ± 2,44	**	0,82 ± 0,48	4,02 ± 0,93	**	-0,71 ± 1,86	1,04 ± 0,95	*
Trend-Mittel [Hz]	853,4 ± 177,5	494,3 ± 171,7	**	356,0 ± 73,1	566,2 ± 91,3	**	718,0 ± 232,2	861,2 ± 210,7	ns
Trend-Max [Hz]	1826,5 ± 284,3	1213,6 ± 441,1	**	1070,7 ± 223,2	1455,3 ± 298,3	*	1449,9 ± 456,7	2855,9 ± 645,2	**
N	10	10	10/10	8	8	8/8	9	10	9/10



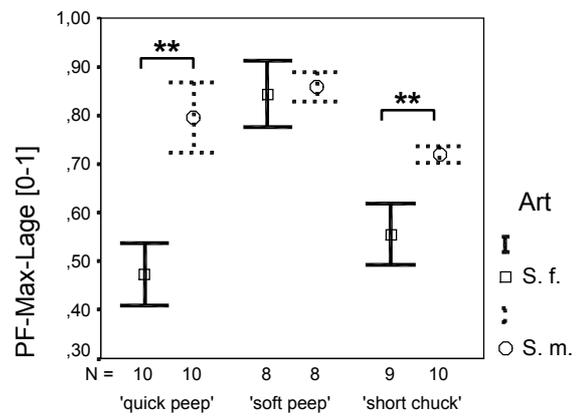
a Lauttyp



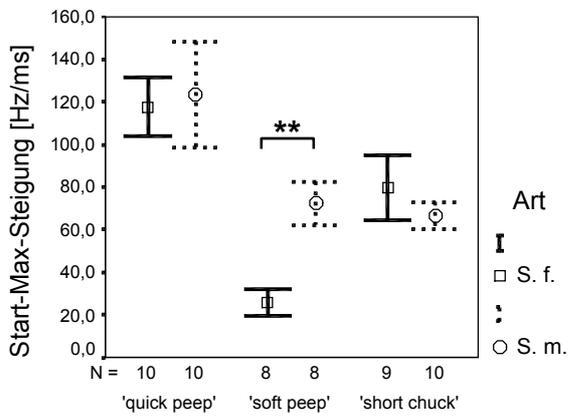
b Lauttyp



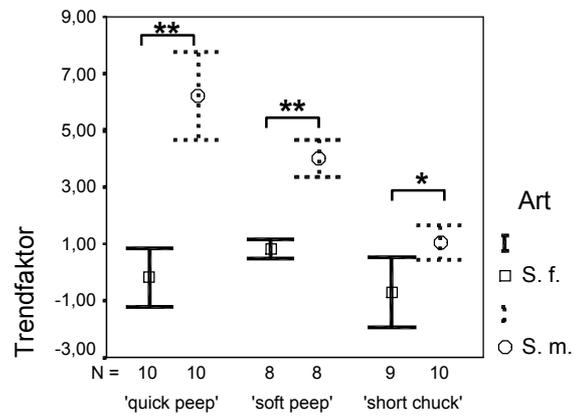
c Lauttyp



d Lauttyp



e Lauttyp



f Lauttyp

Abb. 17: Artunterschiede der Alarm-Lauttypen 'quick peep' („Luft“), 'soft peep' („Boden“) und 'short chuck' („Schlange“) von N Individuen *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.) in ausgewählten Lautparametern. Die Balken stellen den Mittelwert plus zweimal den Standardfehler dar. Die Klammern geben an, welche Lauttypen sich signifikant voneinander unterscheiden (GLM: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, N wie in der Abbildung angegeben).

3.2.2.4 Artunterschiede in der akustischen Struktur der Mobbing-Lauttypen

Anschließend wurden die Mobbing-Lauttypen auf parametrische Unterschiede zwischen den Arten S. f. und S. m. untersucht (Tab. 11a & b). Dafür wurden dieselben Mittelwerte der Parameter wie für die Untersuchung der intraspezifischen Unterschiede verwendet. Mit diesen Mittelwerten wurden drei Varianzanalysen durchgeführt, in denen jeweils die 'yips' („Luft“), die 'long chucks' („Boden“) und die 'short chucks' („Schlange“) von S. f. und S. m. miteinander verglichen wurden. Die 'short chucks' wurden erneut mitaufgenommen (obwohl bereits in der Analyse der Alarm-Lauttypen untersucht), weil für die Analyse der Mobbing-Lauttypen eine leicht veränderte Individuen-Auswahl getroffen wurde, wie schon oben erwähnt wurde. Daher unterscheiden sich die Parameternittelwerte der 'short chucks' in Tab. 11 leicht von denen in Tab. 10.

Tab. 11a: Artunterschiede der Mobbing-Lauttypen 'yip' („Luft“) von *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen von N Individuen sowie die Signifikanzniveaus der Varianzanalysen GLM¹ mit korrigierten Signifikanzniveaus nach Bonferroni: ** = $p < 0,0125$, ns = nicht signifikant, N = 7/7 (S. m./S. f.¹) und GLM²: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant, N = 7/6 (S. m./S. f.², s. Text).

Parameter	„Luft“				
	'yip'				
	S. m.	S. f. ¹	GLM ¹	S. f. ²	GLM ²
Multivariat			ns		*
Univariate:					
Lautlänge [ms]	43,01 ± 4,48	49,52 ± 7,78	ns	51,73 ± 5,57	*
Peakfrequenz (PF)					
Start-PF [Hz]	4472,2 ± 302,4	6231,3 ± 442,1	**	6365,8 ± 287,1	**
Max-PF [Hz]	6360,0 ± 465,8	7434,4 ± 426,1	**	7465,7 ± 457,9	**
Mittlere PF [Hz]	5450,7 ± 338,0	6670,8 ± 224,4	**	6698,9 ± 231,8	**
Median PF	5471,1 ± 387,3	6574,9 ± 202,1	**	6558,4 ± 216,2	**
PF-Max-Lage [0-1]	0,75 ± 0,08	0,80 ± 0,12	ns	0,81 ± 0,13	ns
Start-Max-PF[Hz]	1887,9 ± 562,2	1203,1 ± 565,4	ns	1099,8 ± 542,2	*
Start-Max-Steigung [Hz/ms]	66,45 ± 9,7	40,07 ± 26,7	ns	32,32 ± 18,8	**
Trendfaktor	3,01 ± 1,05	1,90 ± 1,27	ns	1,56 ± 0,96	*
Trend-Mittel [Hz]	286,8 ± 39,3	219,6 ± 68,0	ns	214,3 ± 72,9	*
Trend-Max [Hz]	681,9 ± 110,8	509,2 ± 141,4	ns	506,7 ± 154,7	*
N	7	7	7/7	6	7/6

Auch in diesen Fällen wurden dieselben 11 Parameter wie in den bereits beschriebenen Varianzanalysen zunächst multivariat und anschließend univariat getestet. Der multivariate Test über die 'yips' war nicht signifikant ($p = 0,154$), während die anderen beiden multivariaten Tests ('long chucks' und 'short chucks') signifikant waren. Daraus folgt, daß sich die Arten nur in den Mobbing-Lauttypen auf Bodenfeinde und Schlangen signifikant voneinander unterscheiden. Die Parametermittelwerte und die Signifikanzniveaus der Tests über die 'yips' („Luft“), 'long chucks' („Boden“) und 'short chucks' („Schlange“) sind in den Tabellen 11a & b angegeben.

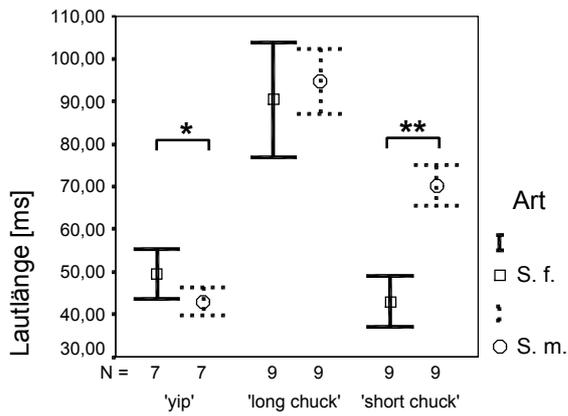
Die Varianzanalyse über die 'yips' wurde daraufhin ein zweites Mal mit einem reduzierten Datensatz durchgeführt. Das hatte folgenden Grund: Bei der parametrischen Trennung der Mobbing-Lauttypen durch die Diskriminanzanalyse (s. Abb. 14 in Kap. 3.2.2.2) war aufgefallen, daß ein Fall (d.h. der Mittelwert eines Individuums) der 'yips' von S. f. große parametrische Ähnlichkeit mit den 'yips' von S. m. hatte und deshalb in der graphischen Darstellung der Auftrennung (Abb. 14) mitten in der Verteilung (direkt neben dem Verteilungszentrum) der 'yips' von S. m. lag. Dieses Individuum (Männchen B) hatte demnach 'yips' abgegeben, die in ihrer parametrischen Ausprägung Extremwerte darstellten und den 'yips' der anderen Art (S. m.) ähnlicher waren als denen der eigenen Art (S. f.). Deshalb wurde dieser „Extremfall“ aus dem Datensatz herausgenommen und die Varianzanalyse erneut mit den Mittelwerten von nur 6 (statt 7) Individuen von S. f. durchgeführt. Die Ergebnisse der Varianzanalysen mit dem kompletten (S. f.¹) und dem reduzierten Datensatz (S. f.²) sind in Tab. 11a angegeben und mit GLM¹ und GLM² bezeichnet. Da der multivariate Test der Varianzanalyse mit dem kompletten Datensatz (GLM¹) nicht signifikant war, wurden die Ergebnisse der univariaten Tests nach Bonferroni korrigiert. Diese korrigierten Signifikanzniveaus sind in der Spalte GLM¹ der Tabelle angegeben. Mit der zweiten Varianzanalyse GLM² konnte aber gezeigt werden, daß sich (nach signifikantem multivariaten Test) alle univariaten Signifikanzniveaus der ersten Analyse trotz verringerter Stichprobengröße (und damit leicht verringerter Teststärke) bestätigten. Daher wurden die graphisch dargestellten Parametermittelwerte und Standardfehler der 'yips' von S. f. in Abb. 18a-f aus dem kompletten Datensatz (7 Individuen, S. f.¹), berechnet, während die Signifikanzniveaus, die durch die Klammern bezeichnet werden, auf dem reduzierten Datensatz (6 Individuen, S. f.²) beruhen.

Es zeigte sich, daß sich die 'yips' und die 'short chucks' der beiden Arten in der Lautlänge signifikant unterschieden (Abb. 18a). Dabei waren die 'yips' von S. f. nur geringfügig länger als die von S. m., aber die 'short chucks' von S. m. deutlich länger als die von S. f. In der Höhe der Peakfrequenz (Abb. 18b-c) unterschieden sich die Arten in allen drei Lauttypen signifikant voneinander. Dabei hatten die 'yips' von S. f. eine höhere mittlere (Abb. 18b) und maximale Peakfrequenz (Abb. 18c) als die von S. m., während in den anderen beiden Lauttypen ('long chucks' und 'short chucks') die Peakfrequenzen von S. m. signifikant höher lagen als die von S. f. Das Maximum der Peakfrequenz lag in den 'long chucks' und 'short chucks' von S. m. signifikant weiter hinten im Laut als von S. f. (Abb. 18d). In den 'yips' beider Arten unterschied sich die Lage des Maximums nicht. Die Steigung vom Start zum Maximum der Peakfrequenz (Abb. 18e) unterschied sich in den 'yips' und den 'long chucks' signifikant zwischen S. f. und S. m. Die Steigung der Trendlinie (Abb. 18f) von S. m. war in den 'yips' und den 'short chucks' signifikant größer als die von S. f., d.h., der Trend dieser zwei Lauttypen war bei S. m.

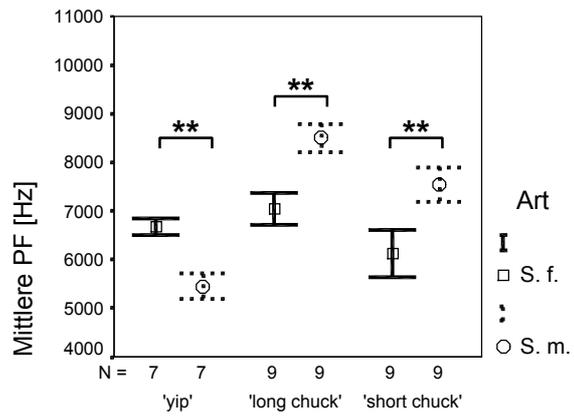
stärker ansteigend als bei *S. f.* Insgesamt gab es also Artunterschiede in den Mobbing-Lauttypen 'yip', 'long chuck' und 'short chuck' in Parametern, welche die Lautlänge, die Höhe und Modulation der Peakfrequenz sowie den Trend des Lautes beschreiben. In einigen Parametern (z.B. „Lautlänge“ und „Max-PF“) deckten sich die Artunterschiede der Mobbing-Lauttypen genau mit den Artunterschieden der entsprechenden Alarm-Lauttypen (vgl. Abb. 17a & c und Abb. 18a & c).

Tab. 11b: Parametrische Unterschiede der Mobbing-Lauttypen 'long chuck' („Boden“) und 'short chuck' („Schlange“) zwischen *S. fuscicollis* (*S. f.*) und *S. mystax* (*S. m.*). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen von N Individuen. GLM: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant.

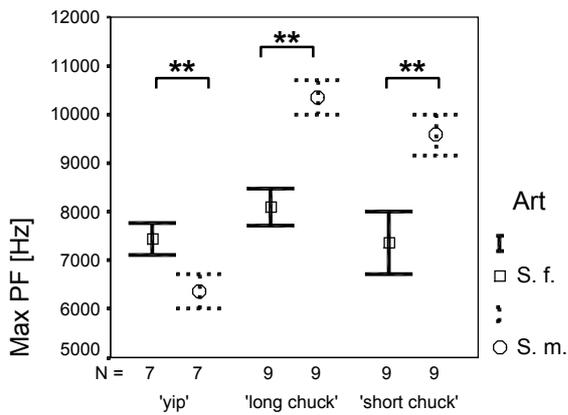
Parameter	„Boden“			„Schlange“		
	'long chuck'			'short chuck'		
	S. f.	S. m.	GLM	S. f.	S. m.	GLM
Multivariat			**			**
Univariate:						
Lautlänge [ms]	90,40 ± 20,12	94,83 ± 11,43	ns	42,94 ± 9,01	70,19 ± 7,19	**
Peakfrequenz (PF)						
Start-PF [Hz]	6948,6 ± 421,61	7582,9 ± 720,96	*	5570,6 ± 806,78	6484,9 ± 474,72	*
Max-PF [Hz]	8092,8 ± 578,20	10347,5 ± 527,38	**	7356,3 ± 960,64	9585,9 ± 630,00	**
Mittlere PF [Hz]	7035,0 ± 487,67	8502,8 ± 434,14	**	6128,5 ± 728,76	7544,5 ± 539,10	**
Median PF	7098,8 ± 537,50	8597,7 ± 459,27	**	6046,5 ± 813,48	7315,9 ± 512,76	**
PF-Max-Lage [0-1]	0,64 ± 0,14	0,75 ± 0,01	*	0,56 ± 0,09	0,71 ± 0,03	**
Start-Max-PF[Hz]	1144,2 ± 242,98	2764,5 ± 476,77	**	1785,7 ± 784,90	3100,9 ± 547,72	**
Start-Max-Steigung [Hz/ms]	23,33 ± 5,24	41,61 ± 8,67	**	79,70 ± 23,18	67,73 ± 9,42	ns
Trendfaktor	-0,30 ± 0,31	0,05 ± 0,50	ns	-0,59 ± 1,89	1,11 ± 0,98	*
Trend-Mittel [Hz]	476,3 ± 55,19	768,4 ± 215,93	**	706,2 ± 223,16	862,2 ± 221,80	ns
Trend-Max [Hz]	1661,5 ± 283,27	3489,8 ± 449,83	**	1432,6 ± 451,53	2916,7 ± 698,22	**
N	9	9	9/9	9	9	9/9



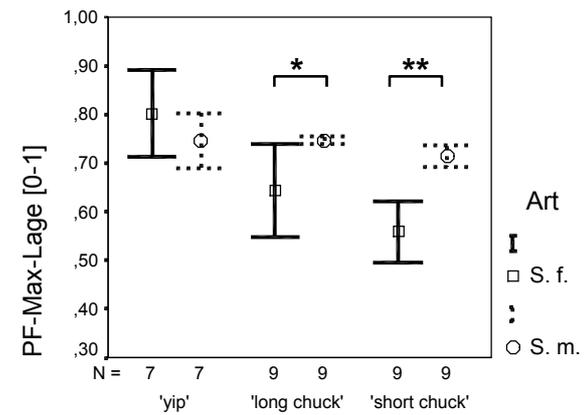
a Lauttyp



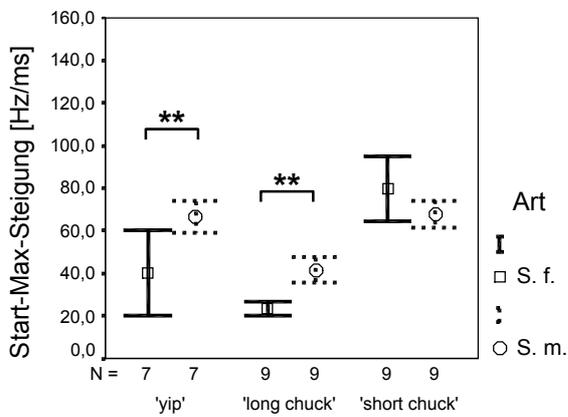
b Lauttyp



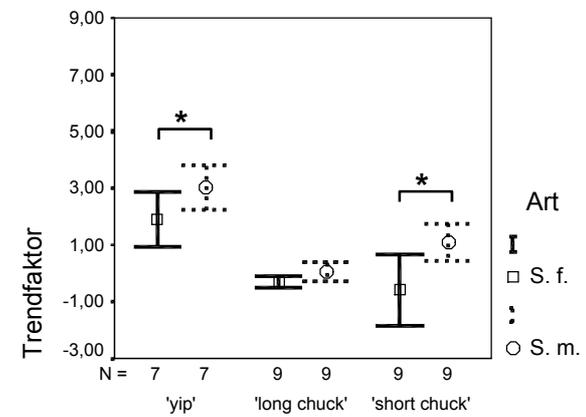
c Lauttyp



d Lauttyp



e Lauttyp



f Lauttyp

Abb. 18: Artunterschiede der Mobbing-Lauttypen 'yip' („Luft“), 'long chuck' („Boden“) und 'short chucks' („Schlange“) von N Individuen *S. fuscicollis* (S. f.) und *S. mystax* (S. m.) in ausgewählten Lautparametern. Die Balken stellen den Mittelwert plus zweimal den Standardfehler dar. Die Klammern geben an, welche Lauttypen sich signifikant voneinander unterscheiden (GLM und GLM² (für 'yips', s. Text): * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, N = 6/7 für 'yip' und jeweils 9/9 für 'long chuck' und 'short chuck').

3.2.2.5 Graduelle Parameterunterschiede in Bodenfeind-Lauttypen von *Saguinus fuscicollis* aus Alarm und Mobbing

Wie schon im Abschnitt „Reaktionen auf Bodenfeinde“ im Kapitel 3.2.1.1 und im Kapitel 3.2.1.3 erwähnt, äußerten S. f. im Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde mehrere verschiedene Lauttypen, von denen einige sowohl im Alarm als auch im Mobbing vorkamen (vgl. Abb. 19).

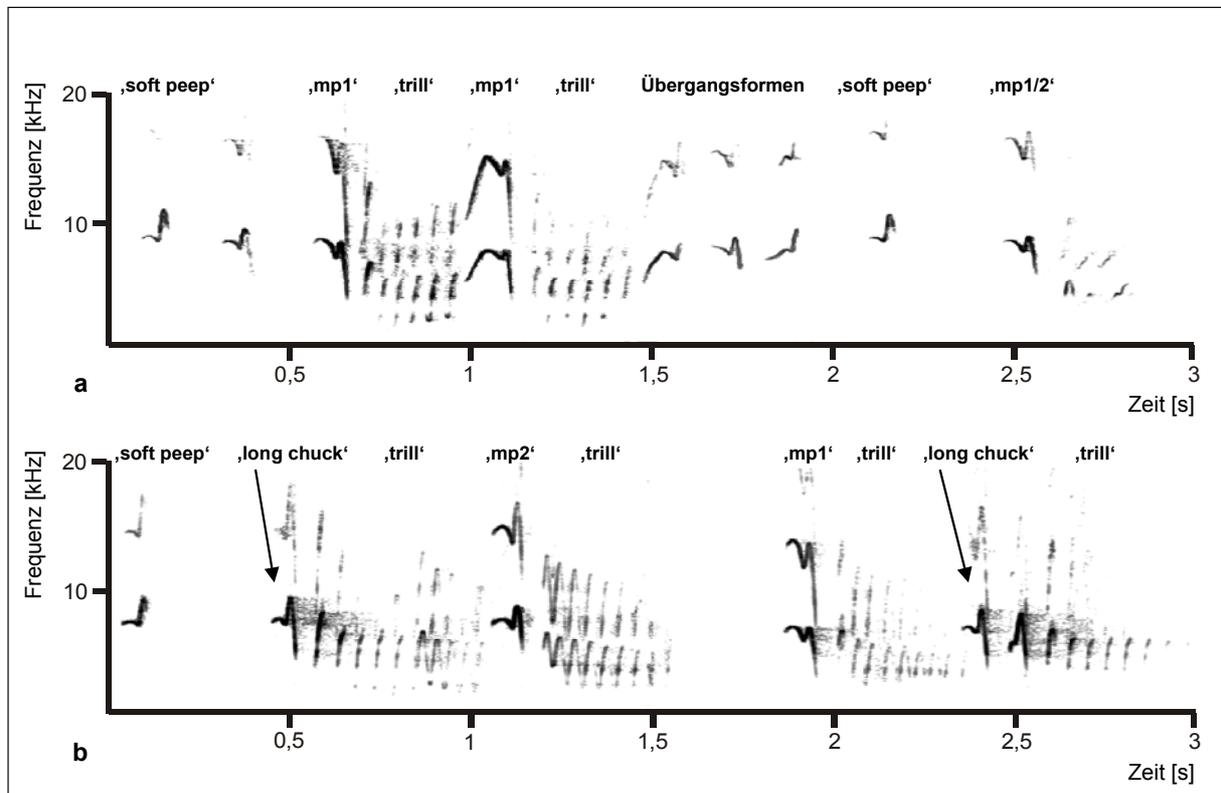


Abb. 19: Spektrogramme von Sequenzen verschiedener Lauttypen in (a) Alarm- und (b) Mobbingvokalisation auf Bodenfeinde von S. f. Die Ähnlichkeit der Lautsequenzen in beiden Kontexten ist deutlich zu erkennen, da alle Lauttypen außer 'long chuck' in beiden Kontexten vorkommen. 'mp1' = 'modulated peep1', 'mp2' = 'modulated peep2', 'mp1/2' = Übergangsform.

Bei S. f. ging die Alarmvokalisation relativ fließend in die Mobbingvokalisation über, und zwar in der Art, daß schon nach wenigen 'soft peeps' des Alarm auslösenden Tieres die ersten 'modulated peeps 1 & 2' und 'trills' folgten, meist in längeren zusammenhängenden Sequenzen mit den 'soft peeps' (Alarmvokalisation, Abb. 19a). Mit der Zeit traten immer weniger 'soft peeps' und 'modulated peeps 1' auf und statt dessen immer mehr 'modulated peeps 2', 'long chucks' und 'trills', die in voneinander getrennten, kürzeren Sequenzen geäußert wurden (Mobbingvokalisation, Abb. 19b). Während das Alarm auslösende Tier außer in einem Fall immer zuerst 'soft peeps' vokalisierte, begannen die danach einstimmenden anderen Individuen entweder ebenfalls mit 'soft peeps' oder sofort mit Mobbingvokalisation.

Bei S. m. war der Übergang zwischen Alarm und Mobbing weniger fließend. Die Alarmvokalisation bestand aus Serien von nur einem Lauttyp, dem 'soft peep', auf die oft nach einer kurzen Pause 'long chucks', 'whistles' und 'bawls' folgten (Mobbingvokalisation). Mit dieser lauten Vokalisation näherten sich die Tiere der Gefahrenquelle. Neu einstimmende Individuen begannen meist ebenfalls mit 'soft

peeps' (Alarmvokalisation), selbst wenn das auslösende Tier oder die assoziierten S. f. schon dabei waren, Mobbingvokalisation zu äußern.

In der Vielfalt der Lauttypen und dem fließenden Übergang von Alarm zu Mobbing unterschied sich die Bodenfeind-Vokalisation von S. f. deutlich von der Vokalisation anderer Raubfeindkategorien. Bei manchen Lauttypen (z.B. 'modulated peep' und 'trill') war bei der Durchsicht in RTS 2.0 außerdem ihre sehr variable Struktur aufgefallen, die das Vorhandensein von verschiedenen Varianten eines Lauttyps nahelegte. Mit Hilfe von parametrischen Feinanalysen sollte geklärt werden, ob es sich dabei um diskrete Untertypen oder graduelle Übergangsformen innerhalb eines Lauttyps handelte. Dazu wurden zwei Lauttypen ('soft peep' und 'modulated peep') in Diskriminanzanalysen und Varianzanalysen auf parametrische Unterschiede zwischen verschiedenen Varianten bzw. zwischen den Kontexten Alarm und Mobbing getestet.

1) Lauttyp 'soft peep' von S. f. aus dem Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde

Der Lauttyp 'soft peep' kam sowohl im Alarm als auch im Mobbing auf Bodenfeinde vor. Dabei schienen die Mobbingrufe im Vergleich zu den Alarmrufen vom Höreindruck lauter zu sein und im Spektrogramm einen stärker ansteigenden Trend zu haben. Eine Diskriminanzanalyse sollte testen, ob systematische parametrische Unterschiede zwischen den Alarm- und Mobbingrufen bestanden. Dazu wurden Parametermittelwerte von 'soft peeps' aus dem Alarm-Kontext und 'soft peeps' aus dem Mobbing-Kontext von je 7 Individuen getestet. Die Analyse fand keinen Parameter, der zur Trennung geeignet war. Die Diskriminanzanalyse wurde daraufhin mit den Einzellauten (Alarm: N = 33, Mobbing, N = 35) der selben 7 Individuen durchgeführt. Die Zuordnungswahrscheinlichkeiten betragen 54,5% (Alarm) und 65,7% (Mobbing). Das heißt, die Laute wurden kaum besser als nach der zufälligen Wahrscheinlichkeit von 50% zugeordnet, waren also parametrisch nicht trennbar. Trotzdem wurde der einzige von der Analyse einbezogene Parameter „Lautlänge“ anschließend in einer univariaten Varianzanalyse auf signifikante Unterschiede zwischen Alarm und Mobbing getestet. Dafür wurden zwei fehlende Werte (je ein Wert im Alarm und Mobbing) mit der Methode „EM“ in SPSS 10.0 geschätzt. Das Ergebnis der Varianzanalyse war nicht signifikant (GLM repeated measures, $p = 0,100$, $N = 8/8$). Die 'soft peeps' aus dem Alarm und die 'soft peeps' aus dem Mobbing auf Bodenfeinde waren demnach keine distinkten Untertypen, es gab jedoch graduelle Parameterunterschiede zwischen Alarm- und Mobbinglauten. Die 'soft peeps' im Mobbing waren etwas kürzer (hier und im Folgenden: Mittelwert \pm Standardabweichung: $71,06 \pm 4,55$ ms) als die 'soft peeps' im Alarm ($79,37 \pm 9,71$ ms). Außerdem lag das Maximum der Peakfrequenz weiter vorne im Laut ($0,78 \pm 0,09$ vs. $0,86 \pm 0,08$), und der „Trendfaktor“ der Laute war etwas größer ($1,36 \pm 0,54$ vs. $0,82 \pm 0,53$).

2) Lauttyp 'modulated peep' von S. f. aus dem Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde: Variante 1 ('mp1') und Variante 2 ('mp2')

Der Lauttyp 'modulated peep' kam in zwei Varianten ('mp1' und 'mp2') vor, die beide sowohl im Alarm als auch im Mobbing geäußert wurden. Allerdings gab es zwischen den beiden Varianten auch Übergangsformen. Abb. 20 zeigt drei Beispiele dieses variablen Lauttyps, von denen je eins den Varianten 'mp1' und 'mp2' zuzurechnen ist und das mittlere eine Übergangsform ('mp1/2') darstellt. Wie man in der Abbildung erkennen kann, schien das Maximum der Peakfrequenz bei 'mp1' weiter

hinten im Laut zu liegen als bei 'mp2'. Außerdem schien die Grundfrequenz der Variante 'mp2' höher zu liegen als die bei der Variante 'mp1'.

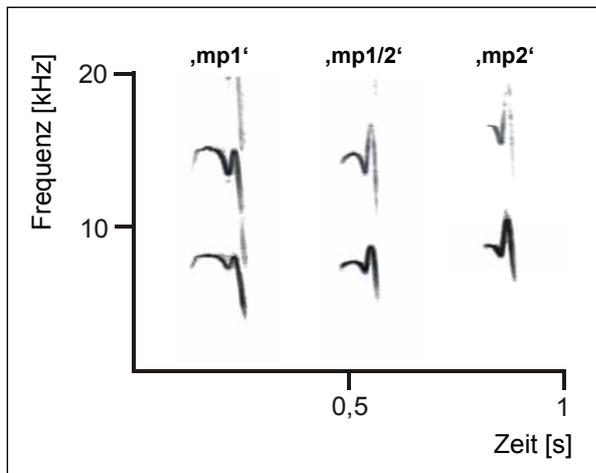


Abb. 20: Spektrogramme des Lauttyps 'modulated peep' von *S. fuscicollis* aus Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde. Links ist die Variante 'modulated peep1' ('mp1'), rechts die Variante 'modulated peep2' ('mp2'), dazwischen eine Übergangsform ('mp1/2') abgebildet.

Im ersten Analyseschritt wurde auf parametrische Unterschiede zwischen den Varianten 'mp1' und 'mp2' und im zweiten Schritt auf parametrische Unterschiede zwischen Alarm und Mobbing getestet. Die Diskriminanzanalysen und Varianzanalysen wurden mit Parametermittelwerten von Individuen durchgeführt.

Die Zuordnungswahrscheinlichkeit der Varianten 'mp1' und 'mp2' betrug sowohl im Alarm als auch im Mobbing jeweils 100%. Die Diskriminanzanalyse bezog im Alarm 5 Parameter („PF-Max-Lage“, „Max-PF“, „Mittlere PF“, „Trend-Mittel“, „Median PF“), im Mobbing 3 Parameter („Start-Max-PF“, „PF-Max-Lage“, „Start-PF“) ein. Die Stichprobengrößen waren im Alarm 8 ('mp1') bzw. 6 ('mp2'), im Mobbing 8 ('mp1' und 'mp2'). Die anschließenden multivariaten Varianzanalysen (GLM, repeated measures) ergaben weder im Alarm, noch im Mobbing signifikante Unterschiede zwischen den Varianten (Alarm: $p = 0,299$, Mobbing: $p = 0,176$, jeweils $N = 6$), aber eine Reihe von signifikanten univariaten Ergebnissen (Alarm: 4 Parameter, Mobbing: 6 Parameter). Nach der Bonferroni-Korrektur blieben im Alarm nur noch ein Parameter („PF-Max-Lage“), im Mobbing jedoch alle 6 Parameter („PF-Max-Lage“, „Max-PF“, „Mittlere PF“, „Start-Max-PF“, „Start-Max-Steigung“ und „Trendfaktor“) signifikant. Es bestanden demnach im Alarm schwache und im Mobbing starke parametrische Unterschiede zwischen den Varianten, so daß man von zwei Untertypen des Lauttyps 'modulated peep' sprechen kann, zwischen denen es aber graduelle Übergänge gab (Abb. 20). Der größte Unterschied zwischen den Untertypen bestand darin, daß das Maximum der Peakfrequenz bei 'mp1' weiter vorne im Laut lag als bei 'mp2' ($0,40 \pm 0,13$ vs. $0,76 \pm 0,06$). Außerdem war die Peakfrequenz von 'mp1' niedriger als von 'mp2' (Mittelwert: $6804,7 \pm 526,3$ Hz vs. $7084,9 \pm 574,9$ Hz, Maximum: $7427,0 \pm 581,5$ Hz vs. $8221,8 \pm 553,8$ Hz), die Differenz zwischen Start und Maximum der Peakfrequenz geringer ($418,3 \pm 260,5$ Hz vs. $1432,2 \pm 499,4$ Hz) und die Steigung vom Start zum Maximum der Peakfrequenz flacher ($11,3 \pm 7,0$ Hz/ms vs. $24,1 \pm 9,3$ Hz/ms). Der Trend des Gesamtlautes war bei 'mp1' schwach abfallend („Trendfaktor“ $-0,80 \pm 0,39$), während er bei 'mp2' schwach ansteigend war („Trendfaktor“ $0,28 \pm 0,41$). Da von den Übergangsformen nicht genügend Lautbeispiele abgespeichert worden waren, konnten diese nicht parametrisch mit den Untertypen 'mp1' und 'mp2' verglichen werden.

Auf Grund dieses Ergebnisses erfolgte die anschließende Untersuchung auf parametrische Unterschiede zwischen Alarm und Mobbing jeweils innerhalb eines Untertyps. Die Zuordnungswahrscheinlichkeit der Kontexte Alarm und Mobbing betrug für den Untertyp 'mp1' 75%. Die Stichprobengröße war 8 (Alarm und Mobbing). Die Diskriminanzanalyse bezog nur einen Parameter („Trend-Häufigkeit“) ein. Dieser Parameter gibt an, wie häufig die Peakfrequenz die Trendlinie schneidet. Er wurde bei den übrigen Varianzanalysen ausgeschlossen, weil er nur dann zu interpretieren ist, wenn er an Lauten mit ähnlichem Trend gemessen wird. Da die Untertypen der 'modulated peeps' ähnliche Trends hatten, wurde er in diese Varianzanalyse mitaufgenommen.

Für den Untertyp 'mp2' konnte dagegen kein Parameter gefunden werden, der Alarm und Mobbing trennte, d.h. die Laute des Untertyps 'mp2' unterschieden sich parametrisch nicht systematisch zwischen Alarm und Mobbing. Die Stichprobengröße war 8 (Alarm und Mobbing). Die anschließenden Varianzanalysen (GLM repeated measures) ergaben für beide Untertypen weder im multivariaten, noch in den univariaten Tests signifikante Unterschiede zwischen Alarm und Mobbing ('mp1': $p = 0,613$, 'mp2': $p = 0,212$, jeweils $N = 6$). Dennoch gab es innerhalb des Untertyps 'mp1' tendenzielle Unterschiede in drei Parametern. Die Mobbingrufe waren kürzer ($87,09 \pm 14,75$ ms) und hatten eine kleinere Differenz vom Start zum Maximum der Peakfrequenz ($314,1 \pm 187,5$ Hz) als die Alarmrufe ($522,5 \pm 292,2$ Hz). Außerdem war die Häufigkeit, mit der die Peakfrequenz die Trendlinie kreuzte, in den Mobbingrufen größer als in den Alarmrufen ($15,2 \pm 2,6$ vs. $11,8 \pm 2,0$).

Der Lauttyp 'modulated peep' kam also in zwei Untertypen 'mp1' und 'mp2' vor, die beide im Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde eingesetzt wurden. Die Untertypen unterschieden sich im Alarm nur schwach, im Mobbing dagegen stark voneinander. Die parametrischen Unterschiede bestanden vor allem in der Lage des Maximums und dem Anstieg der Peakfrequenz vom Start zum Maximum. Innerhalb eines Untertyps gab es keine diskrete Trennung zwischen den Kontexten Alarm und Mobbing, sondern nur graduelle Parameterunterschiede zwischen Alarm- und Mobbinglauten.

3.2.2.6 Struktureller Vergleich der Lauttypen von *Saguinus fuscicollis* und *S. mystax* aus natürlichen Raubfeindbegegnungen und Experimenten

In Varianzanalysen für wiederholte Messungen wurde getestet, ob es innerhalb eines gegebenen Lauttyps parametrische Unterschiede zwischen den Kontexten „natürliche Raubfeindbegegnungen“ und „Experimente“ gab. Diese Untersuchung war auf Grund von kleinen Stichproben nur am Beispiel von wenigen Lauttypen und nur an wenigen Individuen möglich. Für die übrigen Lauttypen lagen entweder nicht genügend Einzellaute pro Individuum, oder nicht genügend Individuenmittelwerte (Mindestanzahl je 6) vor. In der Raubfeindkategorie „Luft“ gingen für beide Arten (*S. f.* und *S. m.*) nur Laute aus natürlichen Begegnungen in die parametrische Feinanalyse ein. Daher wurde für diese Raubfeindkategorie auf einen Vergleich der Laute aus den beiden Kontexten verzichtet. Im Folgenden werden die Ergebnisse aller durchgeführten Tests aufgeführt.

1) Lauttyp 'soft peep' von *S. f.* (Alarm „Boden“)

Nur zwei Individuen (Männchen B und Männchen L) hatten jeweils mindestens 6 Laute in beiden Kontexten (natürlicher Bodenfeind und Ozelot-Attrappe). Für jedes der beiden Individuen wurde

separat eine Varianzanalyse (GLM repeated measures) mit den 11 ausgewählten Lautparametern (s. Tab. 2) aus zufällig ausgewählten Einzellauten durchgeführt. Die Ergebnisse der multivariaten Tests waren bei beiden Individuen nicht signifikant (Männchen B: $p = 0,256$, $N = 10$; Männchen L: $p = 0,613$, $N = 10$); allerdings gab es bei Männchen B signifikante univariate Testergebnisse in 6 Lautparametern. Davon blieben nach der Bonferroni-Korrektur noch die Parameter „Max-PF“, „Start-Max-PF“ und „Start-Max-Steigung“ signifikant. Es bestanden also nur bei einem Individuum schwache parametrische Unterschiede zwischen den 'soft peeps' im Alarm auf natürliche Bodenfeinde und Attrappenexperimente.

2) Lauttyp 'soft peep' von S. f. (Mobbing „Boden“)

Nur zwei Individuen (Männchen B und Weibchen D) hatten mindestens 6 Laute jeweils in beiden Kontexten (natürlicher Bodenfeind und Ozelot-Attrappe). Für jedes der beiden Individuen wurde separat eine Varianzanalyse (GLM repeated measures) mit den 11 ausgewählten Lautparametern (s. Tab. 2) aus zufällig ausgewählten Einzellauten durchgeführt. Die Ergebnisse der multivariaten Tests waren bei beiden Individuen nicht signifikant (Männchen B: $p = 0,104$, $N = 12$; Weibchen D: $p = 0,453$, $N = 8$). Bei Weibchen D gab es zwar signifikante univariate Ergebnisse in 3 Lautparametern, von denen aber nur eines („PF-Max-Lage“) auch nach der Bonferroni-Korrektur noch signifikant blieb. Demnach bestanden nahezu keine parametrischen Unterschiede zwischen den 'soft peeps' von Männchen B und Weibchen D im Mobbing auf natürliche Bodenfeinde und Attrappenexperimente.

3) Lauttyp 'long chuck' von S. f. (Mobbing „Boden“)

Nur zwei Individuen (Männchen B und Weibchen C) hatten mindestens 6 Laute jeweils in beiden Kontexten (natürlicher Bodenfeind und Ozelot-Attrappe). Für jedes der beiden Individuen wurde separat eine Varianzanalyse (GLM repeated measures) mit den 11 ausgewählten Lautparametern (s. Tab. 2) aus zufällig ausgewählten Einzellauten durchgeführt. Die Ergebnisse der multivariaten Tests waren bei beiden Individuen nicht signifikant (Männchen B: $p = 0,349$, $N = 12$; Weibchen C: $p = 0,282$, $N = 6$). Auch in den univariaten Tests gab es keine signifikanten Ergebnisse. Es bestanden keine signifikanten Unterschiede zwischen den 'long chucks' von Männchen B und Weibchen C im Mobbing auf natürliche Bodenfeinde und Attrappenexperimente.

4) Lauttyp 'whistle' von S. m. (Mobbing „Boden“)

Da von diesem Lauttyp von 6 Individuen mindestens je 3 Laute aus natürlichen Raubfeindbegegnungen und von 7 anderen Individuen mindestens je 3 Laute aus Attrappenexperimenten vorlagen, konnte hier eine multivariate Varianzanalyse (GLM multivariat) mit Parametermittelwerten von Individuen durchgeführt werden. Dazu wurden die 11 ausgewählten Lautparameter (s. Tab. 2) verwendet. Das Ergebnis des multivariaten Tests war nicht signifikant ($p = 0,331$, $N = 6/7$). Auch in den univariaten Tests gab es keine signifikanten Ergebnisse. Es bestanden demnach keine parametrischen Unterschiede zwischen 'whistles' im Mobbing auf natürliche Bodenfeinde und Attrappenexperimente.

3.2.2.7 Weitere, nicht detailliert untersuchte Lauttypen

1) Lauttyp 'trill' von S. f. (Alarm und Mobbing „Boden“)

Der Lauttyp 'trill' von S. f. kam im Alarm und Mobbing auf Bodenfeinde (s. Abb. 19 in Kap. 3.2.2.5) sowie im Mobbing auf Luftfeinde (s. Abb. 5b in Kap. 3.2.1.1) vor. Leider war die Qualität der aufgenommenen Laute nicht ausreichend, um eine parametrische Feinanalyse zum Vergleich der Kontexte Alarm und Mobbing bzw. der Raubfeindkategorien „Luft“ und „Boden“ durchführen zu können. Die Amplitude dieser oszillierenden Laute war in den mittleren Frequenzbereichen entweder auf dem absteigenden oder dem aufsteigenden Ast sehr gering. Dadurch war bei den meisten Lauten der Signal-Rauschabstand in diesen Bereichen sehr gering, so daß die Peakfrequenz nicht mehr vom Hintergrundrauschen zu trennen war und deren Verlauf lückenhaft berechnet wurde. Spektrographisch waren weder zwischen den 'trills' aus den Kontexten Alarm und Mobbing noch zwischen den 'trills' aus verschiedenen Raubfeindkategorien systematische Unterschiede erkennbar. Statt dessen schien die Struktur und besonders die Energieverteilung im Laut auch innerhalb der Kontexte bzw. Kategorien stark zu variieren (vgl. beispielsweise den ersten und zweiten 'trill' in der Mobbing-Sequenz Abb. 19b). Vom Höreindruck schienen die 'trills' im Mobbing tendenziell lauter zu sein. Leider sind bei im Feld aufgenommenen Lauten in der Regel keine absoluten Amplitudenvergleiche möglich, da stets unterschiedliche Abstände zu den vokalisierenden Tieren bestehen, die auch während einer Aufnahme kurzfristig wechseln können.

Es folgt eine grobe Beschreibung der akustischen Merkmale der 'trills', gemessen an 4 Beispielen aus dem Alarm und 8 aus dem Mobbing auf Bodenfeinde sowie 8 aus dem Mobbing auf Luftfeinde von insgesamt 9 verschiedenen Individuen:

Die Laute hatten eine Länge von (hier und im Folgenden: Mittelwert \pm Standardabweichung) 316 ± 78 ms. Die Hauptenergie der Laute konzentrierte sich in der Grundfrequenz, die immer der Peakfrequenz entsprach. Meist waren mindestens eine, selten auch zwei weitere Harmonische schwach ausgebildet. Das Maximum der Grundfrequenz des Gesamtlautes lag bei 5963 ± 732 Hz und das Minimum bei 1489 ± 325 Hz. Die Grundfrequenz oszillierte demnach insgesamt über eine Breite von 4473 ± 711 Hz. Die Laute bestanden aus minimal 4 und maximal 11 ($6,6 \pm 2,1$) vollständigen Auf- und Abwärtselementen. Das Maximum (5893 ± 766 Hz) und das Minimum der Grundfrequenz (2164 ± 666 Hz) des ersten Elementes lagen in den meisten Lauten höher als das Maximum (5269 ± 731 Hz) und das Minimum der Grundfrequenz (1792 ± 441 Hz) des letzten Elementes. Somit war die Gesamttendenz der Laute leicht abfallend. Auch die Modulationsbreite des ersten Elements (3729 ± 800 Hz) war in den meisten Lauten etwas kleiner als die des letzten (3419 ± 847 Hz).

2) Lauttyp 'bawl' von S. m. (Mobbing „Luft“ und Mobbing „Boden“)

Im Mobbing auf Luft- und Bodenfeinde wurde ein weiterer Lauttyp, der 'bawl' von S. m., gefunden. Er wurde einzeln und in großen, unregelmäßigen Abständen geäußert. Im Vergleich mit anderen Lauttypen auf Luft- und Bodenfeinde trat er selten auf, und in manchen Alarmsituationen wurde er gar nicht geäußert. Es handelte sich dabei im Unterschied zu allen anderen untersuchten Lauttypen um einen geräuschhaften Lauttyp. Wegen der sehr kurzen Dauer, geringen Amplitude und tiefen Frequenz waren die aufgenommenen Laute von schlechter Qualität und verschmolzen vielfach mit

dem Hintergrundrauschen. Aus diesem Grund war eine parametrische Feinanalyse dieses Lauttyps nicht möglich. Auf spektrographischer Ebene waren keine systematischen Unterschiede zwischen den 'bawls' auf Luftfeinde und den 'bawls' auf Bodenfeinde erkennbar.

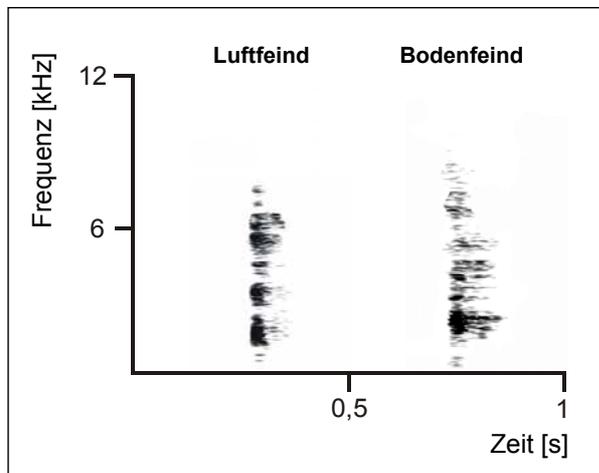


Abb. 21: Spektrogramme des Lauttyps 'bawl' von *S. mystax* aus dem Mobbing auf Luftfeinde (links) und Bodenfeinde (rechts).

Es folgt eine grobe Beschreibung der akustischen Merkmale der 'bawls', gemessen an 10 Beispielen aus dem Mobbing auf Bodenfeinde und 7 aus dem Mobbing auf Luftfeinde von insgesamt 7 verschiedenen Individuen:

Die Laute hatten eine Länge von (hier und im Folgenden: Mittelwert \pm Standardabweichung) 76 ± 26 ms. Die Hauptenergie lag in einem sehr tiefen dominanten Frequenzband, das eine Breite von 1050 ± 220 Hz hatte und von minimal 1280 ± 160 Hz bis maximal 2348 ± 234 Hz reichte. Darüber lagen 1-4 weitere dominante Frequenzbänder ($3,1 \pm 0,9$), die nach oben hin zunehmend schwächer ausgebildet waren. Die Laute hatten einen Gesamtfrequenzbereich von 8518 ± 960 Hz. Das Frequenzminimum des Gesamtlautes lag bei 957 ± 169 Hz und das Frequenzmaximum bei 9476 ± 879 Hz.

3.2.2.8 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Alarm- und Mobbing-Lauttypen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* aus den Raubfeindkategorien „Luft“, „Boden“ und „Schlange“ unterschieden sich jeweils signifikant in Parametern, welche die Lautlänge, die Höhe und Modulation der Peakfrequenz und den Trend des Lautes beschreiben. Auch zwischen den Arten wiesen die Alarm- und Mobbing-Lauttypen signifikante parametrische Unterschiede in den genannten Strukturen auf. Damit konnte gezeigt werden, daß Braunrückens- und Schnurrbarttamarine parametrisch distinkte Lauttypen auf die verschiedenen Raubfeindkategorien abgeben. Im allgemeinen besitzen die Lauttypen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* diskrete akustische Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz. Bei bestimmten Lauttypen sind diese Merkmale jedoch nur eingeschränkt vorhanden.

Bei den *Alarmlauttypen* unterscheiden sich die Arten im Grad der „funktionalen Referentialität“. Bei *S. mystax* haben alle drei Alarm-Lauttypen ('quick peep', 'soft peep' und 'short chuck') diskrete Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz. Bei *S. fuscicollis* hat nur ein Alarm-Lauttyp ('quick peep') diskrete Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz. Die Bodenfeind-Lauttypen 'soft peep' und 'modulated peep' weisen graduelle akustische Struktur und teilweise Varianten mit Übergangsformen auf. Außerdem wurden sie zwar nur in einer Raubfeindkategorie („Boden“), aber in mehreren Kontexten (Alarm und Mobbing) eingesetzt. Der Lauttyp 'trill' ist derjenige mit der geringsten Stimuluspezifität. Er kam in allen drei Raubfeindkategorien sowie im Alarm und Mobbing vor. Zudem wurde er auch außerhalb von Alarmsituationen abgegeben, z.B. in aggressiven Gruppenauseinandersetzungen oder im Mobbing auf Beobachter. Daher scheint er die Funktion eines allgemeinen Erregungslautes zu haben. Der Lauttyp auf Schlangen ('short chuck') wurde zwar raubfeindspezifisch eingesetzt, war aber strukturell von der Position der Schlange (Baum oder Boden) abhängig und wurde auf Schlangen am Boden oft mit dem Lauttyp ('trill') kombiniert.

Von den *Mobbing-Lauttypen* haben nur die Luftfeind-Lauttypen 'yip' von *S. fuscicollis* und *S. mystax* diskrete akustische Struktur und raubfeindspezifischen Einsatz. Die Mobbing-Lauttypen 'long chuck' von *S. fuscicollis* und *S. mystax* wurden zwar nur in der Raubfeindkategorie „Boden“ eingesetzt, kamen aber auch außerhalb von Alarmsituationen, z.B. in aggressiven Gruppenauseinandersetzungen vor. Der Lauttyp 'whistle' von *S. mystax* wurde in verschiedenen Raubfeindkategorien eingesetzt und erfüllt daher nicht die Bedingung der Stimuluspezifität.

Insgesamt liegen bei den Alarm-Lauttypen von *S. mystax* und *S. fuscicollis* deutliche Hinweise auf „funktionale Referentialität“ vor, da die ersten beiden Kriterien (diskrete akustische Struktur und Stimuluspezifität) erfüllt sind. Einige Alarm-Lauttypen von *S. fuscicollis* weisen zusätzlich Merkmale von graduellen, unspezifischen Lautsystemen auf, so daß für *S. fuscicollis* ein Alarmrufsystem angenommen wird, bei dem raubfeindspezifische Information mit gradueller oder affektiver Information kombiniert wird. Die Mobbing-Lauttypen zeigen bei beiden Arten sowohl Merkmale von diskreten, als auch Merkmale von graduellen, unspezifischen Lautsystemen. Als dritte Bedingung von „funktionaler Referentialität“ muß überprüft werden, ob die raubfeindspezifischen Reaktionen kontextunabhängig, also auch in Abwesenheit des Raubfeindes allein durch die Vokalisationen, auslösbar sind.