

4 Reaktionen von Braunrücken- und Schnurrbart-tamarinen auf Playback von Alarmrufen

4.1 Material und Methoden

4.1.1 Versuchsdurchführung

Die Playbackstudie wurde von Mai bis Oktober 2001 und Oktober bis November 2002 an der „Estación Biológica Quebrada Blanco“ (EBQB, s. Kap. 2) in Nordost-Peru durchgeführt.

Für das Playback der Testlaute wurde ein DAT-(Digital Audio Tape-)Recorder (SONY TCD-D100) und ein BOSE-Lautsprecher „Roommate II“ (BOSE Corporation, Framingham, MA. 01701, USA) verwendet. Der Lautsprecher wurde in etwa 1,5 m Höhe und 8-12 m Entfernung vom Fokustier bzw. von der Gruppe an einem Baumstamm befestigt. Dabei wurde die Position so gewählt, daß der Lautsprecher nach Einschätzung der beiden Beobachter für die Tiere nicht sichtbar war. Um störende oder überlagernde Einflüsse auszuschließen, wurden alle Playbackexperimente außerhalb von territorialen Auseinandersetzungen und natürlichen Raubfeindbegegnungen durchgeführt.

In den Playbackexperimenten der Typen „Luft“ und „Boden“ sowie in den Kontrollexperimenten wurde das vokale und nicht-vokale Verhalten eines Fokustieres mit einem Video-Camcorder (CANON UC-X50 Hi 8 mm) aufgenommen. Als Fokustiere wurden nur adulte und juvenile (> 3 Monate) Individuen ausgewählt. Die Reihenfolge der Fokustiere wurde ad libitum festgelegt. Es wurde vermieden, dasselbe Individuum mehrmals am Tag oder an aufeinanderfolgenden Tagen zu testen. Die Experimente wurden nur in Situationen durchgeführt, in denen sich das Fokustier in einem unbewegten (z.B. während des Ruhens, der Nahrungsaufnahme oder der sozialen Fellpflege) oder wenig bewegten Zustand (z.B. bei der Nahrungssuche) befand. Falls sich das Tier nach dem Starten der Videoaufnahme aus dem Sucherbild entfernte, wurde das Experiment abgebrochen und verworfen. Dabei wurde die Wiedergabe des Playbackstimulus gestoppt, bevor die Testlautserie begonnen hatte. Nach einem „Alle-Kombinationen-Schema“ wurden den S. f.-Fokustieren sowohl Laute von S. f. als auch von S. m. vorgespielt und umgekehrt. Ebenso wurden den Individuen einer bestimmten Gruppe Laute von Mitgliedern aller Gruppen (inkl. der eigenen) vorgespielt.

In den 15 Playbackexperimenten des Typs „Schlange“ wurde kein bestimmtes Individuum als Fokustier ausgewählt, sondern es wurden die Verhaltensreaktionen möglichst vieler Gruppenmitglieder, gleichgültig welcher Art, erfaßt. Der (die) Beobachter befand(en) sich während des Experiments dicht beim Lautsprecher, um erkennen zu können, ob die Tiere in Richtung des Lautsprechers blickten oder sich dorthin annäherten. Von dort erfolgte auch die Videoaufzeichnung der Verhaltensreaktionen. In einigen Experimenten, in denen die Gruppenmitglieder weit verteilt waren, war es wegen des kleinen Kameraausschnitts nicht möglich, mehrere Individuen gleichzeitig zu filmen. In diesen Fällen wurden die Reaktionen der nicht gefilmten Tiere durch den zweiten Beobachter registriert und auf Band gesprochen. In einem Experiment wurde keine Videoaufnahme angefertigt, sondern nur die Reaktionen aller sichtbaren Tiere auf Band gesprochen. Die Experimente wurden nur durchgeführt, wenn sich die Gruppe in einem stationären (z.B. beim Ruhen) oder fast stationären Zustand (z.B. bei der Nahrungssuche) befand.

4.1.2 Playbackstimuli

Alle Laute, die als Playbackstimuli verwendet wurden, waren während einer sechsmonatigen Vorstudie im Jahr 2000 oder in der ersten Phase der Playbackstudie von Mai bis Oktober 2001 in denselben Tamaringruppen an der EBQB aufgezeichnet worden. Es wurden ausschließlich Alarmrufe verwendet, von denen bekannt war, welche Raubfeind- oder Attrappenkategorie („Luftfeind“, „Bodenfeind“ oder „Schlange“) der Auslöser gewesen war. In den Playbackexperimenten vom Typ „Luft“ wurden insgesamt 10 verschiedene Rufserien vorgespielt, die alle aus natürlichen Raubfeindbegegnungen stammten. In den Playbackexperimenten vom Typ „Boden“ wurden insgesamt 14 verschiedene Rufserien vorgespielt, von denen 9 aus Attrappenexperimenten, 2 aus der Präsentation eines Hundes und 3 aus natürlichen Bodenfeindbegegnungen stammten. In den Playbackexperimenten vom Typ „Schlange“ wurden insgesamt 9 verschiedene Rufserien vorgespielt, von denen 1 aus einem Attrappenexperiment und 8 aus natürlichen Schlangenbegegnungen stammten. Für die Kontrollplaybacks wurden Laute von Vögeln verwendet, die im Untersuchungsgebiet häufig vorkommen, aber für die Tamarine keine Gefahr darstellen. Dabei handelte es sich um 9 verschiedene Rufserien, 5 von Schreipihäs (*Lipaugus vociferans*) und 4 von Tukanen (*Ramphastus sp.*). Zusätzlich wurde je einmal die aufgezeichnete Beobachterstimme und Hintergrundgeräusche des Waldes als Kontrollstimulus verwendet.

Die Tabelle 12 gibt einen Überblick über die Anzahl der in die Analyse der Latenzen und Blickdauern eingegangenen Experimente vom Typ „Luft“ und „Boden“ sowie der Kontrollen. Dabei wird nach Experimenten unterschieden, bei denen S. f.- oder S. m.-Individuen die Fokustiere waren. In Klammern sind die Anzahlen der verschiedenen Rufserien angegeben. Pro Playbacktyp wurde jeweils ein Teil der Rufserien sowohl für die S. f.- als auch für die S. m.-Fokustiere verwandt. Den Fokustieren einer gegebenen Art wurden jeweils etwa zur Hälfte Rufserien vorgespielt, die von S. f. und von S. m. stammten. Im Playbacktyp „Schlange“ wurde keine Fokustierart bestimmt. Insgesamt wurden in 15 Experimenten vom Typ „Schlange“ 9 verschiedene Rufserien vorgespielt (s. o.).

Tab. 12: Anzahl der Playbackexperimente vom Typ „Luft“ und „Boden“ sowie der Kontrollen, unterschieden nach Experimenten mit S. f.-Fokustieren und S. m.-Fokustieren. Zahlen in Klammern geben die Anzahl der verschiedenen vorgespielten Rufserien wieder. Beachte: Pro Playbacktyp wurde jeweils ein Teil der Rufserien sowohl den S. f.- als auch den S. m.-Fokustieren vorgespielt.

Playbacktyp	Anzahl Experimente (Anzahl der Rufserien) mit	
	S. f.-Fokustieren	S. m.-Fokustieren
„Luft“	10 (6)	9 (7)
„Boden“	10 (9)	10 (6)
Kontrolle	10 (6)	7 (7)

Alle verwendeten Playbacks waren wie folgt aufgebaut: Auf eine erste Serie von Testlauten (8-9 s) folgte eine Pause mit „weißem Rauschen“ (20-25 s), und danach wurde dieselbe Serie von Testlauten wiederholt, so daß das gesamte Playback eine Länge von ca. 35 bis 40 s hatte. Die Aufnahme des Fokustieres begann einige Sekunden vor der ersten Testlautserie und endete ca. 30 bis 50 s nach der zweiten Testlautserie.

4.1.3 Video- und Verhaltensanalyse

In den Playbacktypen „Luft“ und „Boden“ und den Kontrollen sollte ein Vergleich der Blickdauern zeigen, ob sich die raubfeindspezifischen Reaktionen der natürlichen Begegnungen durch die Alarmrufe allein auslösen ließen. Damit sollte getestet werden, ob in den Alarmrufen von S. f. und S. m. „funktional referentielle“ Information über die Raubfeindkategorie codiert wird. Das Testparadigma bestand darin, daß die Tamarine auf einen Stimulus vom Typ „Luftfeind“ länger nach oben blickten und auf einen Stimulus vom Typ „Bodenfeind“ länger nach unten. Auf einen Kontrollstimulus war keine bestimmte Blickrichtung verstärkt zu erwarten, da dieser keine (Raubfeind-)Gefahr signalisierte.

Für Playbackstimuli vom Typ „Schlange“ bestand keine eindeutige Vorhersage über die Blickdauern in bestimmte Richtungen. Die natürlichen Verhaltensreaktionen, die sich in den Vorbeobachtungen am deutlichsten von den beiden anderen Raubfeindkategorien unterschieden, waren ein suchendes Umherblicken, meist in Richtung des alarmgebenden (vokalisierenden) Individuums, und eine vergleichsweise zügige und dichte Annäherung mehrerer Gruppenmitglieder an dieses Individuum oder die Schlange(n-Attrappe). Daher war das Testparadigma für die Stimuli vom Typ „Schlange“, daß die Tamarine zum Lautsprecher (als Quelle der Vokalisation) blickten und sich diesem zügig und dicht annäherten. Entsprechend wurden die Playbackexperimente vom Typ „Schlange“ nicht nach Blickdauern ausgewertet, sondern getrennt von den anderen Playbacktypen („Luft“, „Boden“, Kontrolle) nach Anzahl der Individuen, die zum Lautsprecher blickten und sich diesem annäherten (s. u.).

Alle Video-Aufzeichnungen wurden zunächst mit ADOBE PREMIERE 4.2 bei einer Zeitauflösung von 25 Bildern pro Sekunde (Länge eines Einzelbildes = 0,04 s) digitalisiert und gesichtet. In den Experimenten der Playbacktypen „Luft“ und „Boden“ sowie in den Kontrollexperimenten wurden nach der Methode 'all occurrences sampling' (Altmann 1974) die Blickdauern der Fokustiere in die verschiedenen Richtungen bestimmt. Dafür wurden in ADOBE PREMIERE 4.2 für jedes Experiment die Einzelbilder gezählt, die das Fokustier damit verbrachte, nach oben, unten, waagrecht usw. zu blicken, beginnend mit dem (hörbaren) Start der ersten Testlautserie und endend 25 s nach dem Start der zweiten Testlautserie. Somit dauerte jedes „Analyse-Playback“ ca. 1 min (mittlere Dauer = $54,70 \pm 5,35$ s, N = 64). Da Tamarine beim Umherblicken gewöhnlich deutliche Kopfbewegungen ausführen, ist es möglich, eine objektivierbare Definition für einen „Blick“ festzulegen. Danach zählte ein Blick erst dann für die Blickrichtung „hoch“ bzw. „runter“, wenn das Fokustier den Kopf um mindestens 45° von der Horizontalen gehoben bzw. gesenkt hatte (s. a. Steenbeek et al. 1999). Alle Blicke, die weniger als 45° von der Horizontalen abwichen, galten damit als „waagrecht“. Zusammenhängende schnelle Kopfbewegungen von einer Richtung in die andere (z.B. von oben über die Horizontale nach unten) wurden bei der Zählung ausgespart. Es wurden nur Blicke gezählt, die eine Minstdauer von 5 Einzelbildern (entsprechend 0,2 s) hatten. Nach der Definition von Treves (1998) zählten nur Blicke mit Distanzen über Armreichweite, d.h. Blicke auf den eigenen Körper, den Körper eines Groomingpartners oder auf Gegenstände, die nah am Körper in den Händen gehalten wurden (z.B. Nahrung), wurden ausgeschlossen. Bei Primaten, deren Augen im Unterschied zu beispielsweise Vögeln, eng zusammen stehen und nach vorne gerichtet sind, ist die Richtung des Blickes aus der Orientierung des Kopfes und der Pupillen erkennbar (Rogers & Stafford 1993, Treves 1998, Tomasello et al. 1999). Daher sind Blicke über kurze Distanz in die unmittelbare Umgebung des

Tieres (eigener Körper, Groomingpartner, etc.) wahrscheinlich ungeeignet, außer dem ursprünglich anvisierten Gegenstand noch andere Dinge (wie z.B. einen nahenden Raubfeind) wahrzunehmen (Treves 1998 und 1999, Treves et al. 2001, Übersicht in Treves 2000). Um die Vermischung der Vigilanz mit Orientierungsblicken zur Fortbewegung zu minimieren, wurden während Lokomotion nur Blickdauern bestimmt, wenn der Blick eindeutig nicht mit der Bewegungsrichtung übereinstimmte, sondern die Umgebung absuchte.

Neben den Blickdauern wurde die „Latenzzeit“ der Reaktion auf den Stimulus gemessen, d.h. die Zeit vom Start der ersten Testlautserie bis zum Beginn der ersten (Kopf-)Bewegung des Fokustieres. Es zählte jede Bewegung, unabhängig von ihrer Dauer oder Richtung. Außerdem wurde die Richtung („hoch“/„runter“/„waagerecht“ usw.) des ersten auf den Testlaut folgenden Blickes festgestellt. Dazu war es nötig, daß das Fokustier seine Blickrichtung auf den Testlaut hin änderte. In den Fällen, in denen das Tier dieselbe Richtung wie vor dem Testlaut beibehielt, wurde „keine“ vermerkt. Bezüglich der Dauer und des Winkels der Blicke galten dieselben Definitionen wie für die Blickdauern.

In den Experimenten des Playbacktyps „Schlange“ wurden die Verhaltensreaktionen anhand der auf Band gesprochenen Protokolle und anhand der Videoaufnahmen ausgewertet. Für jedes Experiment wurde die Anzahl der Individuen bestimmt, die während des Vorspielens oder bis zu 2 min nach Ende der Testlaute mindestens einmal deutlich zum Lautsprecher geblickt hatten. Außerdem wurde die Anzahl der Individuen bestimmt, die sich auf den Stimulus hin zum Lautsprecher angenähert hatten. Als Annäherung galt jede Bewegung über eine Distanz von mindestens 2 m in Richtung des Lautsprechers innerhalb von 2 min nach Ende der Testlaute. Die Individuen wurden nicht nach Art unterschieden. Die Anzahl der Individuen wurde in drei Klassen eingeteilt: Klasse 1: 0 Individuen, Klasse 2: 1-2 Individuen, Klasse 3: 3 und mehr Individuen.

4.1.4 Statistische Analysen

Bei den gemessenen Latenzen und Blickdauern handelte es sich um abhängige Daten, die aus dreifacher Messung am selben Individuum entstanden waren (aus den Playbacktypen „Luft“ und „Boden“ sowie den Kontrollen). Es mußten demnach für jede Variable drei Gruppen von Messungen miteinander verglichen werden. Manche Individuen konnten jedoch nicht in allen drei Kategorien getestet werden, so daß der Datensatz Lücken ('missing values') enthielt. Deshalb wurde der Vergleich mit dem RSWMV-Test (s. Kap. 3.1.7, Mundry 1999) in 10000 Permutationen durchgeführt.

Für die Analyse der interspezifischen Erkennung der Alarmrufe mußten die Stichproben im Vergleich zu den Analysen der Latenzen und Blickdauern vergrößert werden. Es wurden zusätzliche Experimente aus dem Datensatz einbezogen, in denen entweder schon vorhandene Fokustiere mit anderer Stimulusart (Rufserie von S. f. bzw. S. m.), oder bisher nicht in den Stichproben vertretene Fokustiere getestet wurden. Für die S. f.-Fokustiere entstand auf diese Weise eine Stichprobe mit abhängigen Gruppen (d.h. jeweils dieselben Individuen mit Rufserien von S. f. und S. m. getestet) und für die S. m.-Fokustiere eine Stichprobe mit unabhängigen Gruppen (d.h. bestimmte Individuen mit Rufserien von S. f. und andere mit Rufserien von S. m. getestet). Daher wurde bei S. f. der RSWMV-Test und bei S. m. der Mann-Whitney-U-Test (Bortz et al. 1990) angewandt. Bei den S. m.-Fokustieren war die Stichprobe nur im Playbacktyp „Boden“ groß genug, um den Test durchzuführen.

4.2 Ergebnisse

4.2.1 Reaktionen auf die Playbacktypen „Luft“ und „Boden“

3.2.1.1 Latenzzeit

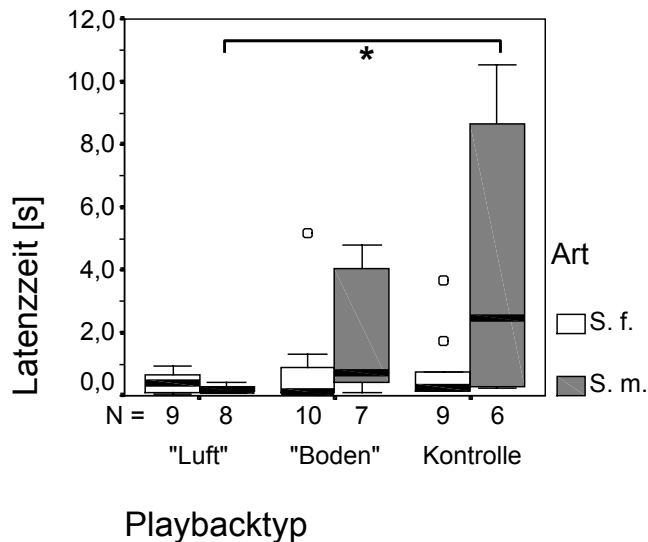


Abb. 22: Latenzzeit in Abhängigkeit vom Playbacktyp. Innerhalb der Boxen liegen das zweite und dritte Quartil der Werte, die dicke Linie bezeichnet den Median. Haarlinien geben minimale und maximale Werte an. Die kleinen Quadrate zeigen die Lage von Extremwerten an.

* = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$; RSwMV-Test.

Aus den Videoaufnahmen wurde die Latenzzeit (Abb. 22) der Fokustiere bestimmt, d. h. die Zeit vom hörbaren Beginn des Playbackstimulus bis zur ersten Reaktion des Tieres (meist ein Kopfdrehen). Bei S. f. war die Latenzzeit in allen drei Playbacktypen ähnlich kurz mit geringer Streuung (in 93% der Experimente zwischen 0,04 und 0,92 s). S. m. zeigten die kürzeste Latenzzeit in den Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen (zwischen 0,08 und 0,44 s) und die signifikant längste in den Kontrollen, während die Latenzzeit in den Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen dazwischen lag. Auffällig war bei S. m. die besonders starke Streuung der Latenzzeiten beim Typ „Boden“ und in den Kontrollen, ganz im Gegensatz zum Typ „Luft“.

3.2.1.2 Blickdauern

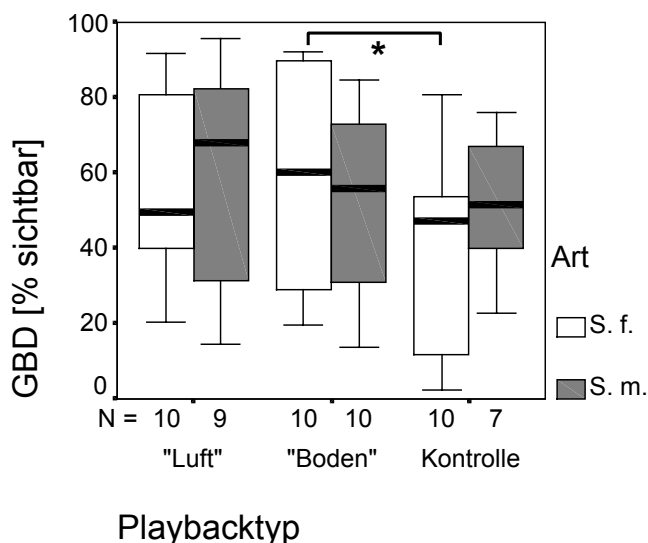


Abb. 23: Gesamtblickdauer (GBD) in Abhängigkeit vom Playbacktyp, angegeben in % der Zeit, die das Fokustier während des Experiments sichtbar war. Zeichenerklärung und Signifikanzniveaus wie in Abb. 22.

Die Gesamtblickdauer (d.h. die Summe der Dauer aller Blicke nach oben, unten, waagrecht und zum Lautsprecher/zur Kamera, Abb. 23) unterschied sich kaum zwischen den verschiedenen Playbacktypen. Nur bei S. f. war sie in Experimenten vom Typ „Boden“ etwas länger als in den Kontrollen.

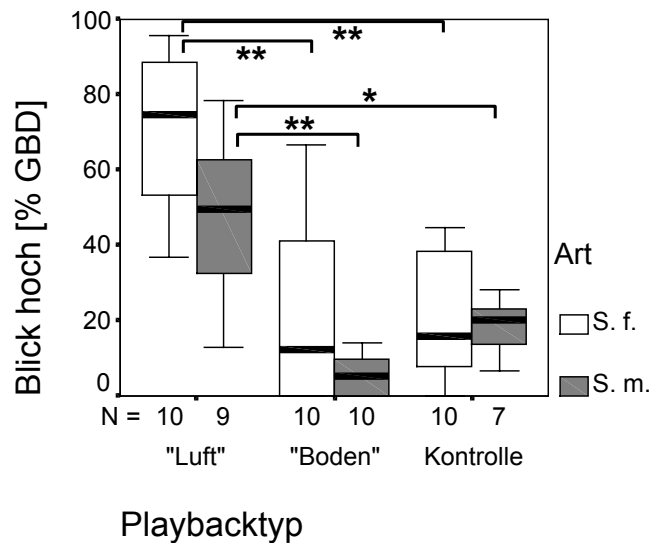


Abb. 24: Blickdauer nach oben in Abhängigkeit vom Playbacktyp, angegeben in % der Gesamtblickdauer (GBD). Zeichenerklärung und Signifikanzniveaus wie in Abb. 22.

Die Blickdauer nach oben (Abb. 24) war bei beiden Arten in Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen signifikant länger als in Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen und in den Kontrollen. Die Blickdauer nach unten (Abb. 25) war bei beiden Arten in Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen signifikant länger als in Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen und bei S. f. auch länger als in den Kontrollen. Die Blicke wurden also jeweils verstärkt in die Richtung gelenkt, aus welcher der vermeintliche „Raubfeind“ gekommen wäre, obwohl der Stimulus bei allen Playbacktypen von dem unten am Boden angebrachten Lautsprecher gesendet wurde. Das Testparadigma wird damit bestätigt.

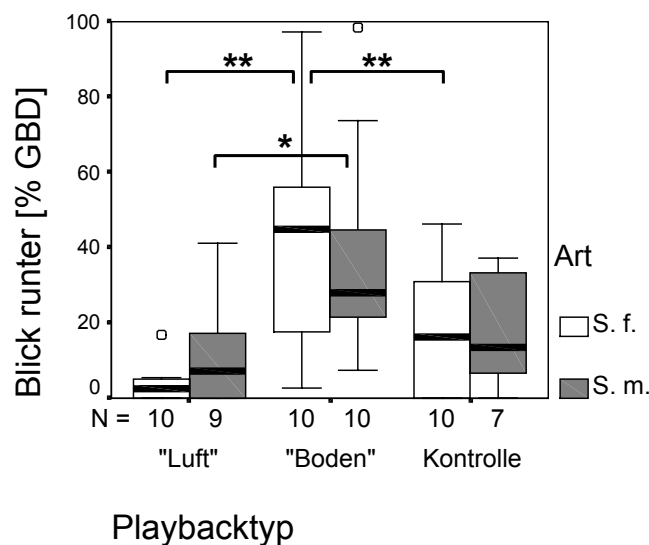


Abb. 25: Blickdauer nach unten in Abhängigkeit vom Playbacktyp, angegeben in % der Gesamtblickdauer (GBD). Zeichenerklärung und Signifikanzniveaus wie in Abb. 22.

Die Blickdauer waagrecht (Abb. 26) war bei S. f. in den Kontrollen jeweils signifikant länger als in den Experimenten mit Luftfeind- und Bodenfeind-Alarmrufen. Die Blickdauern von S. m. unterschieden sich nicht zwischen den Playbacktypen.

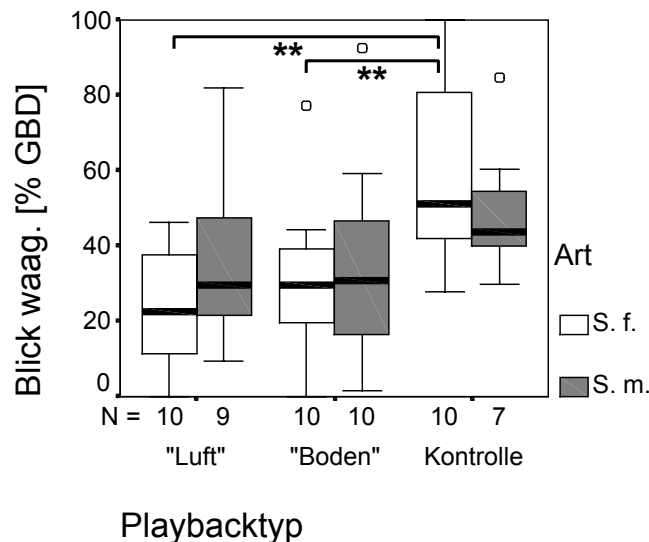


Abb. 26: Blickdauer waagrecht in Abhängigkeit vom Playbacktyp, angegeben in % der Gesamtblickdauer (GBD). Zeichenerklärung und Signifikanzniveaus wie in Abb. 22.

Die Blickdauer zum Lautsprecher (Abb. 27) war bei S. f. in allen drei Playbacktypen sehr gering (in 89% der Experimente kleiner als 2% der Gesamtblickdauer). Ebenso verhielt es sich bei S. m., jedoch waren hier die Blickdauern zum Lautsprecher in Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen geringfügig länger (Median: 3,36%) als in Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen (Median: 0,97%) und Kontrollen (Median: 0,0%), und die Streuung der Werte war größer. Die Unterschiede waren aber nicht signifikant (RSwMV-Test: $p = 0,908$, $n = 6/7/7$).

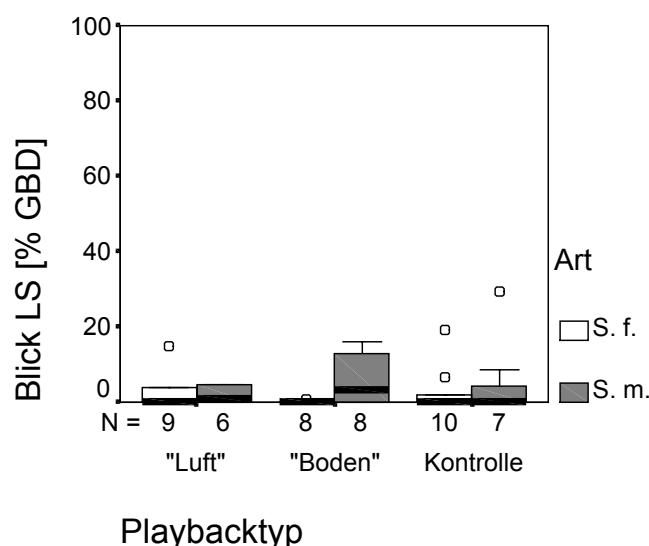


Abb. 27: Blickdauer zum Lautsprecher in Abhängigkeit vom Playbacktyp, angegeben in % der Gesamtblickdauer (GBD). Zeichenerklärung wie in Abb. 22. Es wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden (RSwMV-Test).

Die Blickdauer zur Kamera (Abb. 28) fiel bei S. f. ebenso wie die zum Lautsprecher gering aus und unterschied sich kaum zwischen den verschiedenen Playbacktypen. Bei S. m. streuten die Werte in den Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen stärker als in den Kontrollen. Tendenziell blickten die S. m.-Fokustiere in Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen etwas länger zur Kamera als in den

Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen und in den Kontrollen. Da die Mediane jedoch sehr ähnlich waren und nur die Streuungen unterschiedlich stark ausfielen, waren die Unterschiede nicht signifikant (RSwMV-Test: $p = 0,905$, $n = 6/7/7$).

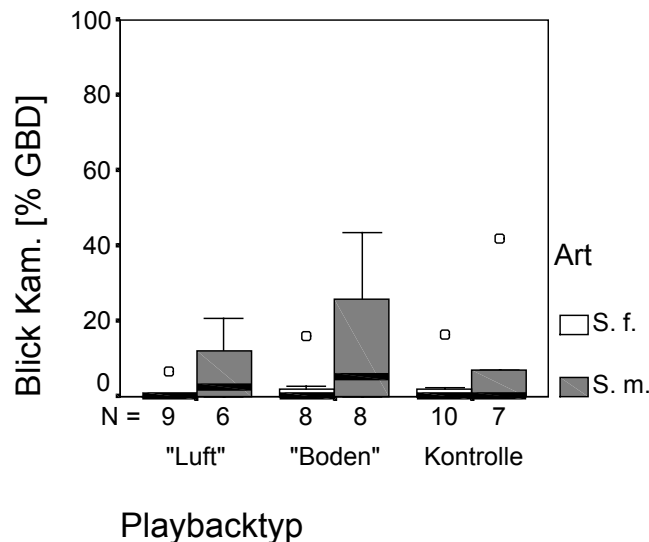


Abb. 28: Blickdauer zur Kamera in Abhängigkeit vom Playbacktyp, angegeben in % der Gesamtblickdauer (GBD). Zeichenerklärung wie in Abb. 22. Es wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden (RSwMV-Test).

3.2.1.3 Richtung des ersten Blickes

In Abb. 29 ist die Richtung des ersten Blickes nach dem Start des ersten Teststimulus für *S. fuscicollis* dargestellt. Dabei geht es um die Änderung der Blickrichtung, d.h. die Angabe „keine“ bedeutet, daß das Fokustier innerhalb von 10 s nach Start des Lautes die Blickrichtung nicht änderte, sondern die Richtung, in die es vor dem Versuch geblickt hatte, ohne erkennbare Reaktion beibehielt. Die Größe der Kreise entspricht der Anzahl der Experimente, in denen das Fokustier den ersten Blick in die jeweilige Richtung lenkte. Es ist deutlich zu erkennen, daß in Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen die bevorzugte Blickrichtung „hoch“ war ($N = 6$). Nach unten blickten die Fokustiere überhaupt nicht und nur in wenigen Fällen in andere Richtungen.

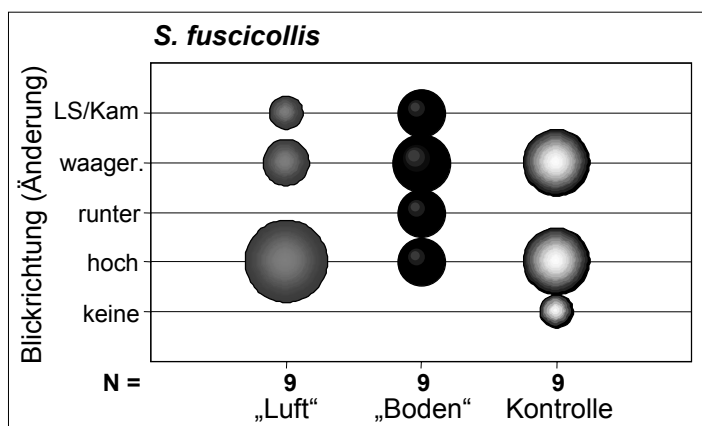


Abb. 29: Richtung des ersten Blickes nach dem ersten Teststimulus in Abhängigkeit vom Playbacktyp für *S. fuscicollis*. Die Größe der Kreise entspricht der Anzahl der Experimente, in denen das Fokustier den ersten Blick in die jeweilige Richtung lenkte. „LS/Kam“ = zum Lautsprecher oder zur Kamera; „waager.“ = waagerecht; „keine“ = innerhalb von 10 s nach Start des Lautes änderte das Fokustier nicht die Blickrichtung.

In den Experimenten mit Bodenfeind-Alarmrufen waren alle Blickrichtungen außer „keine“ etwa gleich häufig vertreten (zwei- bis dreimal). Entgegen der Erwartung wurde der Blick also nicht verstärkt nach unten gerichtet. In den Kontrollen gab es dagegen zwei bevorzugte Blickrichtungen, nämlich

„waagrecht“ und „hoch“ (jeweils N = 4). Die Richtung „waagrecht“ kann in diesem Zusammenhang als „neutrale“ Blickrichtung verstanden werden, die andeutet, daß weder von oben noch von unten ein „Raubfeind“ erwartet wird. Die Tatsache, daß in den Kontrollen die Richtung „hoch“ fast so häufig vorkam wie bei den Luftfeind-Alarmrufen, läßt sich wahrscheinlich dadurch erklären, daß für die Kontrollplaybacks Rufe von harmlosen Vögeln verwendet wurden.

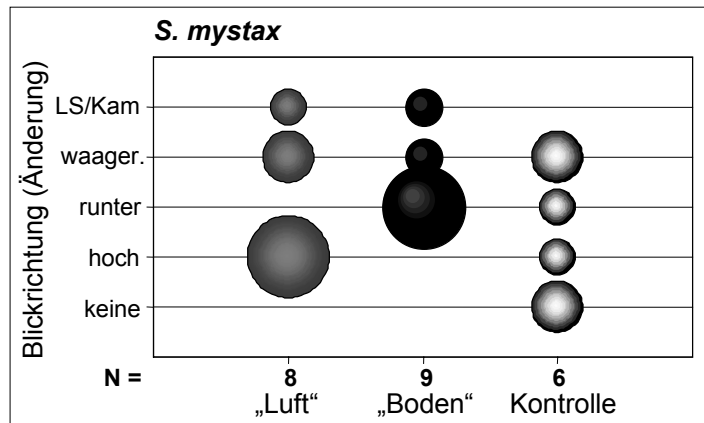


Abb. 30: Richtung des ersten Blickes nach dem ersten Teststimulus in Abhängigkeit vom Playbacktyp für *S. mystax*. Zeichenerklärung und Abkürzungen wie in Abb. 29.

Abb. 30 zeigt die Richtung des ersten Blickes entsprechend für *S. mystax*. Auch hier war die in den Experimenten mit Luftfeind-Alarmrufen bevorzugte Blickrichtung „hoch“ (N = 5). Auch *S. m.* blickten nicht nach unten und nur wenig in andere Richtungen. Anders als *S. f.* blickten *S. m.* bei Bodenfeind-Alarmrufen am häufigsten nach unten (N = 5). Demnach entsprach das Verhalten sowohl bei Luftfeind- als auch bei Bodenfeind-Alarmrufen der Erwartung, da die Blicke jeweils verstärkt in die Richtung gelenkt wurden, aus welcher der vermeintliche „Raubfeind“ gekommen wäre. Erwartungsgemäß gab es in den Kontrollen keine bevorzugte Blickrichtung. Statt dessen waren alle Richtungen etwa gleich häufig vertreten.

4.2.2 Interspezifische Erkennung der Alarmrufe

In den Playbackexperimenten vom Typ „Luft“ und „Boden“ wurden den Fokustieren jeweils etwa zur Hälfte Rufserien vorgespielt, die von *S. f.* und von *S. m.* geäußert worden waren. Deshalb sollte geprüft werden, ob die Alarmrufe von den Fokustieren beider Arten interspezifisch erkannt wurden. Dazu wurde untersucht, ob innerhalb einer Fokustierart in einem gegebenen Playbacktyp Unterschiede zwischen den Reaktionen auf Rufserien von *S. f.* und *S. m.* bestanden.

In Tab. 13 sind Mittelwerte und Standardfehler sowie die Signifikanzniveaus der RSWMV-Tests für die Reaktionen der *S. f.*-Fokustiere in den Playbacktypen „Luft“ und „Boden“ angegeben. Bei einigen Verhaltensreaktionen (z.B. Latenzzeit im Playbacktyp „Luft“) waren die Stichproben zu klein, um den RSWMV-Test durchführen zu können. Die entsprechenden Zellen sind in der Tabelle freigelassen.

Tab. 13: Mittelwerte („MW“) und Standardfehler („Std“) der Reaktionen von *S. f.*-Fokustieren in den Playbacktypen „Luft“ und „Boden“ in Abhängigkeit von der Stimulusart (Rufserie von *S. fuscicollis* (*S. f.*) oder *S. mystax* (*S. m.*)). Angegeben sind Signifikanzniveaus und p-Werte (in Klammern) des RSwMV-Tests: * = $p < 0,05$, ** = $p < 0,01$, ns = nicht signifikant, leere Zellen = Test undurchführbar wegen zu kleiner Stichprobe.

Reaktionen der <i>S. fuscicollis</i> -Fokustiere		Playbacktyp „Luft“			Playbacktyp „Boden“		
		Rufserie von		RSwMV-Test (p)	Rufserie von		RSwMV-Test (p)
		S. f.	S. m.		S. f.	S. m.	
Latenzzeit	MW Std N	0,55 0,40 4	0,81 0,20 7		0,84 0,72 7	0,45 0,22 7	ns (0,912)
Richtung des 1. Blickes	MW Std N	2,75 0,63 4	1,29 0,29 7		2,43 0,48 7	2,00 0,49 7	ns (0,595)
Blickdauer hoch	MW Std N	54,32 11,14 6	53,03 10,24 8	ns (0,910)	15,27 5,25 7	44,83 6,50 7	* (0,046)
Blickdauer runter	MW Std N	6,34 5,15 6	10,30 4,51 8	ns (0,560)	56,16 8,25 7	17,69 5,53 7	** (0,006)
Blickdauer waagerecht	MW Std N	31,25 9,12 6	33,91 6,14 8	ns (0,779)	21,88 5,08 7	34,58 7,40 7	ns (0,217)
Blickdauer zum LS	MW Std N	5,69 3,24 4	0,00 0,00 5		0,91 0,41 6	0,67 0,67 5	
Blickdauer zur Kamera	MW Std N	1,63 1,63 4	0,73 0,73 5		5,12 2,62 6	0,42 0,26 5	
Gesamtblickdauer	MW Std N	58,91 12,97 6	61,56 6,48 8	ns (0,874)	58,43 10,60 7	68,10 8,82 7	ns (0,523)

Im Playbacktyp „Luft“ waren alle testbaren Reaktionen unabhängig davon, ob die Rufserie von *S. f.* oder *S. m.* stammte. Auch die Mittelwerte der wegen zu kleiner Stichproben nicht testbaren Variablen waren sehr ähnlich. Die Luftfeind-Alarmrufe wurden demnach unabhängig von der Stimulusart gleich gut erkannt. Im Playbacktyp „Boden“ unterschieden sich dagegen die „Blickdauer hoch“ und die „Blickdauer runter“ in Abhängigkeit von der Stimulusart: *S. f.* blickten signifikant länger nach oben, wenn der Stimulus von *S. m.* geäußert worden war und signifikant länger nach unten, wenn der Stimulus von *S. f.* geäußert worden war. Die arteigenen Bodenfeind-Alarmrufe wurden also von den *S. f.*-Fokustieren besser erkannt als die artfremden.

In Tab. 14 sind die Mittelwerte und Standardfehler sowie die Signifikanzniveaus des Mann-Whitney-U-Tests (= „MWU-Test“) für die *S. m.*-Fokustiere in den gemessenen Variablen für den Playbacktyp „Boden“ angegeben. Bei einigen Verhaltensreaktionen (z.B. Latenzzeit) waren die Stichproben zu klein, um den MWU-Test durchführen zu können. Die entsprechenden Zellen sind in der Tabelle freigelassen.

Tab. 14: Mittelwerte („MW“) und Standardfehler („Std“) der Reaktionen von S. m.-Fokustieren im Playbacktyp „Boden“ in Abhängigkeit von der Stimulusart (Rufserie von *S. fuscicollis* (S. f.) oder *S. mystax* (S. m.)). Signifikanzniveaus und p-Werte des MWU-Tests wie in Tab. 13, leere Zellen = Test undurchführbar wegen zu kleiner Stichprobe.

Reaktionen der <i>S. mystax</i> -Fokustiere		Playbacktyp „Boden“		
		Rufserie von		MWU-Test (p)
		S. f.	S. m.	
Latenzzeit	MW Std N	1,77 1,52 3	2,31 0,82 6	
Richtung des 1. Blickes	MW Std N	2,67 0,67 3	2,50 0,34 6	
Blickdauer hoch	MW Std N	5,88 2,36 6	4,94 2,26 6	ns (0,606)
Blickdauer runter	MW Std N	32,64 8,35 6	38,38 14,06 6	ns (0,699)
Blickdauer waagrecht	MW Std N	34,07 7,20 6	35,82 15,36 6	ns (0,699)
Blickdauer zum LS	MW Std N	10,40 3,61 4	1,12 1,12 6	
Blickdauer zur Kamera	MW Std N	17,15 9,29 4	19,74 10,01 6	
Gesamtblickdauer	MW Std N	55,52 10,81 6	41,20 7,94 6	ns (0,310)

Die Reaktionen waren in allen testbaren Variablen unabhängig davon, ob die Rufserien von S. f. oder S. m. stammten. Auch die Mittelwerte der wegen zu kleiner Stichproben nicht testbaren Reaktionen waren sehr ähnlich, mit Ausnahme der Blickdauer zum Lautsprecher: S. m. blickten tendenziell länger zum Lautsprecher, wenn der Stimulus artfremd war (Rufserie von S. f.) als wenn er arteigen war (Rufserie von S. m.). Die Bodenfeind-Alarmrufe wurden demnach unabhängig von der Stimulusart gleich gut erkannt.

4.2.3 Reaktionen auf den Playbacktyp „Schlange“

Die Abb. 31 zeigt die Häufigkeiten des Blickens zum Lautsprecher und der Annäherung an den Lautsprecher von *S. fuscicollis* und *S. mystax* auf Playbackstimuli vom Typ „Schlange“. Bei der Auswertung wurde die Art der Individuen nicht unterschieden. In allen 15 Experimenten blickte mindestens ein Individuum zum Lautsprecher, in 7 Experimenten waren es drei oder mehr Individuen. Außerdem war ein deutlicher Trend der Annäherung an den Lautsprecher zu beobachten. Nur in drei von 15 Experimenten näherte sich gar kein Individuum an, in 4 Experimenten waren es ein bis zwei Individuen, und in mehr als der Hälfte der Experimente ($N = 8$) näherten sich drei oder mehr Individuen an. Zusammengefaßt bedeutet dies, daß in 100% der Experimente mindestens ein Individuum zum Lautsprecher blickte und in 80% der Experimente sich mindestens ein Individuum an den Lautsprecher annäherte.

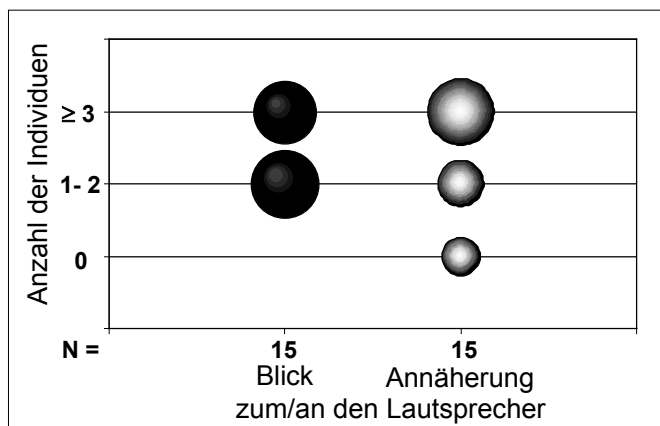


Abb. 31: Häufigkeiten des Blickens zum Lautsprecher und der Annäherung von Individuen (*S. fuscicollis* und *S. mystax*) an den Lautsprecher nach Playback von Stimuli des Typs „Schlange“. Zeichenerklärung wie in Abb. 29.

4.2.4 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die Ergebnisse der Playbackstudie belegen insgesamt, daß sich die raubfeindspezifischen Reaktionen auf Luftfeinde, Bodenfeinde und Schlangen auch in Abwesenheit des Raubfeindes allein durch die Alarmrufe auslösen lassen.

Für die Playbackstimuli vom Typ „Luft“ und „Boden“ wurde das Testparadigma bestätigt: Sowohl die *S. fuscicollis*- als auch die *S. mystax*-Fokustiere blickten auf Luftfeind-Alarmrufe signifikant länger nach oben als nach unten und richteten den ersten Blick nach oben. Auf Bodenfeind-Alarmrufe blickten sie signifikant länger nach unten als nach oben und (nur *S. mystax*) richteten den ersten Blick nach unten. In den Kontrollexperimenten war die Blickdauer waagrecht am längsten, und die Richtung des ersten Blicks war unspezifisch. In keinem der Playbacktypen blickten *S. fuscicollis* und *S. mystax* längere Zeit zum Lautsprecher oder zur Kamera, diese Blickrichtungen machten in der Regel nur bis zu ca. 20% (nur bei *S. mystax* in Extremfällen ca. 40%) der Gesamtblickdauer aus. Die Position des Lautsprechers und der Kamera hatte demnach nur einen geringen Einfluß auf die Blickrichtung. Außerdem war die Stärke der Beeinflussung unabhängig vom Playbacktyp. Für die Playbackstimuli vom Typ „Schlange“ wurde das Testparadigma ebenfalls bestätigt: Auf die vorgespielten Alarm-/Mobbingrufe auf Schlangen blickten mehrere Individuen zum Lautsprecher und näherten sich dorthin an.

Die Alarmrufe auf Luft- und Bodenfeinde wurden von beiden Arten interspezifisch erkannt und sowohl von der eigenen Art als auch von der assoziierten Partnerart dem Testparadigma entsprechend mit den raubfeindspezifischen Reaktionen beantwortet. Dabei wurden allerdings von den *S. fuscicollis*-Fokustieren die arteigenen Bodenfeind-Alarmrufe besser erkannt als die artfremden.

Die Tamarine orientierten sich bei den verschiedenen Playbacktypen jeweils in die Richtung, aus welcher der potentielle Raubfeind gekommen wäre, und sie reagierten auf die vokalen Signale der Alarmrufe allein in der selben Weise, als wäre der eigentliche Raubfeind anwesend. Damit wurde für die Alarmrufe von *S. fuscicollis* und *S. mystax* die auf Grund der parametrischen Analyse angenommene „funktionale Referentialität“ bestätigt. Für die Alarmrufe von *S. fuscicollis* wurde außerdem deutlich, daß die vokalen Signale trotz der teilweise graduellen akustischen Struktur einiger Lauttypen kategoriell perzipiert werden und auch in Abwesenheit des Raubfeindes die raubfeindspezifischen Reaktionen auslösen.