

# 5 Vigilanz und Raubfeinderkennung bei assoziierten Braunrücken- und Schnurrbarttamarinen

## 5.1 Material und Methoden

### 5.1.1 Datenaufnahme

#### Fokustierprotokolle

Die Fokustierprotokolle wurden von März bis Juli 2000, Mai bis Oktober 2001 und Oktober bis November 2002 an der „Estación Biológica Quebrada Blanco“ (EBQB, s. Kap. 2) in Nordost-Peru aufgenommen. Die Erfassung der Blicke erfolgte nach der 'all occurrences sampling'-Methode (Altmann 1974). Die Auswahl des Fokustieres wurde ad libitum getroffen, es wurde aber vermieden, ein und dasselbe Individuum zweimal hintereinander im selben Verhaltenskontext aufzunehmen. Mit Hilfe einer Stoppuhr wurde die Dauer einer Aufnahme bestimmt, und während dieser Zeit wurden alle Blicke des Fokustieres nach oben und nach unten gezählt. Die Definitionen der Blickrichtungen (45°-Winkel) waren dieselben wie in den Playbackexperimenten (s. Kap. 4.1.3). Protokolliert wurden nur die Blickrichtungen „hoch“ und „runter“ (nicht jedoch „waagerecht“), da diesen beiden Richtungen jeweils eindeutig die Vigilanz gegenüber bestimmten Raubfeindkategorien („hoch“: Luftfeind, „runter“: Bodenfeind) zuzuordnen waren. Dagegen war der Blickrichtung „waagerecht“ nicht eindeutig die Vigilanz gegenüber einer bestimmten Raubfeindkategorie zuzuordnen. Ebenso wenig war es umgekehrt möglich, der Vigilanz gegenüber der dritten Raubfeindkategorie „Schlange“ eine bestimmte Blickrichtung zuzuordnen, da Schlangen während der Beobachtungen in variablen Höhen relativ zur Aufenthaltshöhe der Tamarine angetroffen wurden (zwischen 1 und 18 m, meist in ca. 8-15 m Höhe). Ebenso wie bei den Playbackexperimenten zählten nach Treves (1998) nur Blicke mit Distanzen über Armreichweite (s. Kap. 4.1.3). Schnelle, zusammenhängende Kopfbewegungen von einer Richtung in die andere und Blicke, die eine geschätzte Dauer von < 1 s hatten, wurden ausgeschlossen.

Als Fokustiere wurden nur adulte und juvenile (> 3 Monate) Individuen ausgewählt, die sich in einem ruhigen Aktivitätszustand befanden, d.h. im Ruhen oder im Sitzen, mit oder ohne Nahrungsaufnahme. Individuen, die sich möglicherweise oder sicher auf Nahrungssuche befanden, wurden nicht als Fokustiere ausgewählt, ebenso wenig wie solche, die sich in kontinuierlicher, schnellerer Bewegung befanden. Damit sollte die Vermischung von raubfeindbezogener Vigilanz mit Suchblicken während der Futtersuche oder Orientierungsblicken während der Fortbewegung minimiert werden.

Am Ende jeder Datenaufnahme wurden die Identität des Individuums, die Alters- und Geschlechtsklasse, der Verhaltenskontext, die Höhenklasse, in der sich das Tier aufhielt, und die Entfernung der Gruppenmitglieder protokolliert. Jedes Protokoll dauerte so lange, wie die Situation unverändert anhielt, aber immer mindestens 1 min und höchstens 5 min. Änderte sich während der Aufnahme das Verhalten, die Aufenthaltshöhe oder die Entfernung der Gruppenmitglieder, wurde die Zeit gestoppt und ein neues Aufnahmeprotokoll begonnen. Protokolle, die nach weniger als einer Minute abgebrochen werden mußten, wurden verworfen.

Es wurde zwischen den Verhaltenskontexten „Ruhen“ (inkl. „Grooming“) und „Nahrungsaufnahme“ unterschieden. Entsprechend eigenen Beobachtungen in Vorstudien wurde die Aufenthaltshöhe des

Fokustieres in 3 Klassen eingeteilt: Klasse 1: 0-3 m, Klasse 2: > 3-10 m, Klasse 3: > 10-15 m. Jede dieser Klassen umfaßte eine der spezifischen Höhenzonen, die von beiden Arten erfahrungsgemäß am meisten genutzt wurden (eigene Beobachtung). Oberhalb von 15 m Aufenthaltshöhe wurden keine Protokolle mehr angefertigt, weil wegen des dabei entstehenden steilen Winkels zwischen Beobachter und Fokustier die Kopfhaltung des Fokustieres nicht mehr verlässlich erkannt werden konnte.

Die Entfernung der Gruppenmitglieder zum Fokustier wurde für die Individuen der eigenen Art und die Individuen der jeweils anderen Art getrennt protokolliert. Zunächst wurde die Verteilung der Gruppenmitglieder der Art des Fokustieres („Arteigene“) bestimmt. Dazu wurde die Anzahl der Individuen in einer bestimmten Distanz zum Fokustier in zwei Klassen eingeteilt. Klasse 1: mindestens 1 anderes arteigenes Individuum im Umkreis von  $\leq 5$  m zum Fokustier oder mindestens 2 andere arteigene Individuen im Umkreis von  $\leq 10$  m um das Fokustier („Gruppe“); Klasse 2: nur ein anderes arteigenes Individuum im Umkreis von 5-15 m zum Fokustier oder alle anderen arteigenen Individuen > 15 m vom Fokustier entfernt („verstreut“). Falls der Höhenunterschied zum Fokustier mehr als 2 m betrug, wurde zusätzlich zur horizontalen die vertikale Distanz bestimmt. Aus horizontaler und vertikaler Differenz wurde dann die Distanz nach Luftlinie berechnet und das Protokoll anhand dieser Luftliniendistanz in die genannten Klassen eingeordnet.

Anschließend wurde die Entfernung der Gruppenmitglieder der anderen Art („Artfremde“) bestimmt. Dazu wurde die Distanz des nächsten Nachbarn zum Fokustier in 4 Klassen eingeteilt. Klasse 1: nächstes artfremdes Individuum in 0-2 m Distanz („sehr nah“); Klasse 2: nächstes artfremdes Individuum in > 2-5 m Distanz („nah“); Klasse 3: nächstes artfremdes Individuum in > 5-10 m Distanz („mittel“); Klasse 4: nächstes artfremdes Individuum in > 10 m Distanz („weit“). Die Klassen der Arteigenen beschreiben also die Verteilung der Gruppe im Verhältnis zum Fokustier, während die Klassen der Artfremden die Entfernung des nächsten Nachbarn vom Fokustier beschreiben.

### **Vigilanz gegenüber Bodenfeinden: Experiment „Ozelot-Entdeckung“**

Die bereits im Abschnitt „Bodenfeindattrappen“ des Kapitels 3.1.2 beschriebenen Präsentationen der Ozelot-Attrappen dienten in leicht modifizierter Form zusätzlich dazu, zu testen, ob eine der beiden Arten (S. f. oder S. m.) wachsender gegenüber Bodenfeinden war, d.h. auf Grund von spezifischer Aufmerksamkeit besser in der Lage war, Bodenfeinde zu entdecken. Diese „Ozelot-Entdeckung“ genannten Experimente wurden nur in Situationen durchgeführt, in denen alle Individuen beider Arten sich in gleicher (mindestens 8 m) Höhe im Geäst aufhielten und z.B. mit Ruhen oder mit der Nahrungsaufnahme von Früchten in großer Höhe beschäftigt waren. In solchen Situationen war die Aufmerksamkeit der Tiere in der Regel von den Beobachtern am Boden abgelenkt, so daß die Attrappe von ihnen unbemerkt aufgestellt werden konnte. Sobald das erste Tier die Attrappe entdeckte und dies entweder durch gezieltes Anblicken und anschließendes Herabklettern oder durch Alarmvokalisation anzeigte, wurde die Art und Identität des entdeckenden Individuums protokolliert. Alle vokalen und nicht-vokalen Reaktionen der Tamarine wurden wie in Kap. 3.1.2 beschrieben auf DAT-Band aufgenommen bzw. aufgesprochen.

Der Unterschied zu den Präsentationen, die zum Auslösen bodenfeindspezifischer Vokalisation dienten, bestand in der Voraussetzung der gleichen Aufenthaltshöhe aller Individuen. Damit sollte

überprüft werden, ob eine der Arten grundsätzlich wachsamer gegenüber Bodenfeinden war, auch wenn sie sich vorübergehend in gleicher Höhe aufhielten und deshalb auf Grund der gleichen Entfernung zum „Bodenfeind“ theoretisch die selbe Chance hätten, diesen zu entdecken. Von den insgesamt 23 Präsentationen der Bodenfeind-Attrappen wurden 17 bei gleicher Aufenthaltshöhe von S. f. und S. m. durchgeführt und die entdeckende Art protokolliert.

## **5.1.2 Verhaltensanalysen**

Für jedes Fokustierprotokoll wurde die Blickrate des Tieres nach oben („hoch“), nach unten („runter“) und insgesamt („gesamt“ = Summe der Blicke „hoch“ und „runter“) bestimmt, d.h. die Anzahl der Blicke pro Minute Aufnahmezeit. Insgesamt gingen 1155 Protokolle von S. f.-Fokustieren und 337 Protokolle von S. m.-Fokustieren in die Analysen ein. Die größere Anzahl der Protokolle von S. f. beruht darauf, daß diese wesentlich leichter zu beobachten waren, da sie sich in tieferen Höhenzonen des Waldes aufhielten und weniger als S. m. auf dichte Annäherung des Beobachters reagierten. Wegen des unausgewogenen Datensatzes wurden aus den Einzelprotokollen Individuenmittelwerte der Blickraten gebildet und alle statistischen Analysen mit diesen Mittelwerten durchgeführt.

## **5.1.3 Statistische Analysen**

Alle statistischen Analysen außer der RSwMV-Test wurden in SPSS 10.0 durchgeführt. Auf Grund der begrenzten Anzahl von Individuen in den Untersuchungsgruppen war es schwierig, das Vorliegen von Normalverteilung und homogenen Varianzen in den Stichproben (Voraussetzungen für Varianzanalysen) nachzuweisen. Deshalb wurden verteilungsfreie Rang-Tests angewandt.

Zum Vergleich von unabhängigen Stichproben wurde der Mann-Whitney-U-Test (Bortz et al. 1990) verwendet. Damit wurden die Blickraten z.B. auf signifikante Unterschiede zwischen S. f. und S. m. oder den Geschlechtern getestet. Zum Vergleich von abhängigen (gepaarten) Stichproben wurde der Wilcoxon-Signed-Ranks-Test (Bortz et al. 1990) für Paar-Vergleiche verwendet. Damit wurden die Blickraten z.B. auf signifikante Unterschiede zwischen den Verhaltenskontexten oder den Verteilungsklassen der Arteigenen getestet. Bei beiden Tests wurde die Methode „Exact“ (in SPSS 10.0) gewählt. Diese Methode liefert verlässliche Ergebnisse, auch wenn die Voraussetzungen für die (herkömmliche) „asymptotische“ Methode nicht erfüllt sind. Sie ist also besonders geeignet für kleine Stichproben mit unbekannter Verteilung, spärliche oder unbalancierte Datensätze (Norusis 1996b).

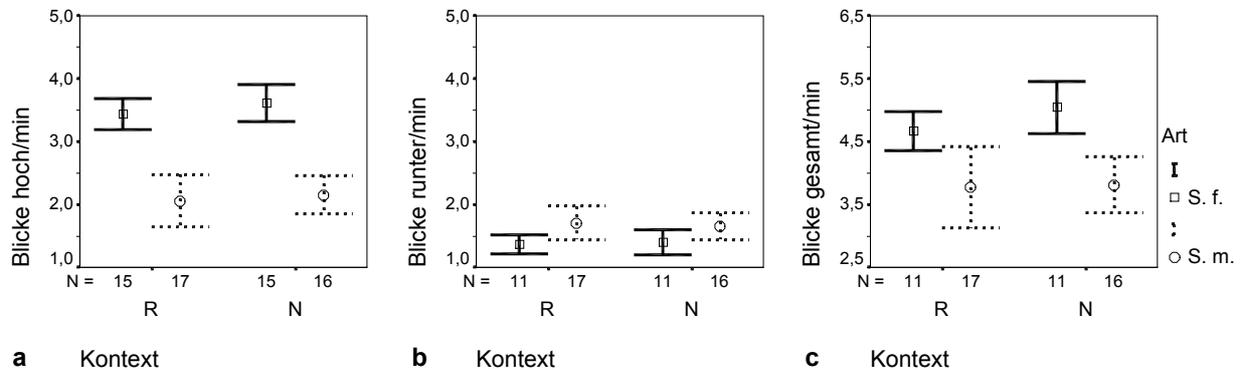
In den Fällen, wo mehr als zwei abhängige Stichproben (Gruppen) miteinander verglichen wurden (z.B. bei der Entfernung der Artfremden, der Aufenthaltshöhe oder der Beobachtungsmonate) wurde der RSwMV-Test (s. Kap. 3.1.7) mit 10000 Permutationen durchgeführt. Für diese Fragestellungen war der Test besonders geeignet, einerseits, weil die Datensätze für manche Individuen Datenlücken ('missing values') enthielten und andererseits, weil er als Ergebnis angibt, welche der Gruppen sich voneinander unterscheiden.

Außerdem wurde der Chi-Quadrat-Test (Bortz et al. 1990) verwendet, um auf artspezifische Unterschiede in der Vigilanz gegenüber Bodenfeinden (Experiment „Ozelot-Entdeckung“) zu testen. Dazu wurden die Häufigkeiten des Entdeckens der Ozelot-Attrappen durch S. f. und durch S. m. im Chi-Quadrat-Test mit den zu erwartenden Häufigkeiten bei zufälliger Verteilung verglichen.

## 5.2 Ergebnisse

### 5.2.1 Abhängigkeit der Blickraten vom Verhaltenskontext

Zunächst wurde untersucht, ob es eine Abhängigkeit der Blickrate vom Verhaltenskontext gab. Dazu wurden die Blickraten der Blicke „hoch“, „runter“ und „gesamt“ (= Summe der Blickraten „hoch“ und „runter“) aus den Kontexten „Ruhens“ und „Nahrungsaufnahme“ miteinander verglichen (Abb. 32).



**Abb. 32:** Blickraten (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt in Abhängigkeit vom Kontext Ruhens (= R) oder Nahrungsaufnahme (= N). Die Balken stellen den Mittelwert plus zweimal den Standardfehler der Individuenmittelwerte von *S. fuscicollis* (*S. f.*) und *S. mystax* (*S. m.*) dar. Es wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden (Wilcoxon-Signed-Ranks-Test, Exact).

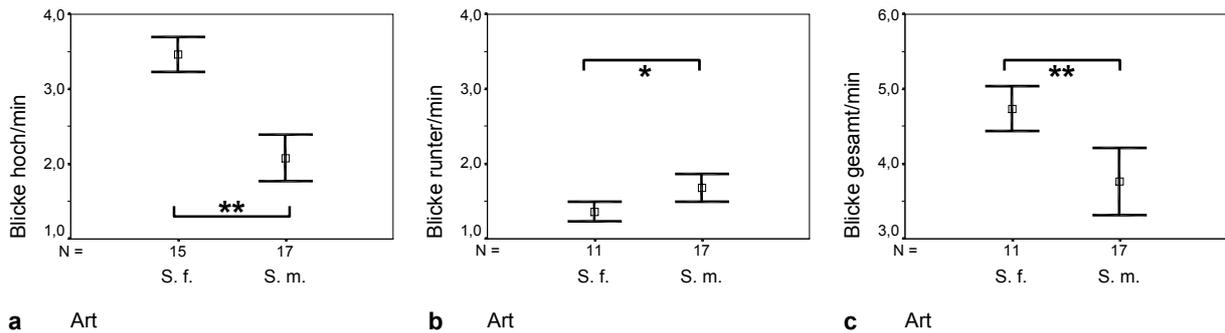
Für *S. f.* konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontexten gefunden werden (Wilcoxon-Signed-Ranks-Test, Exact:  $p = 0,277$ ,  $N = 15$  („hoch“),  $p = 0,520$  („runter“),  $p = 0,102$  („gesamt“), jeweils  $N = 11$ ). Auch bei *S. m.* gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Kontexten (Wilcoxon-Signed-Ranks-Test, Exact:  $p = 0,900$  („hoch“),  $p = 0,940$  („runter“),  $p = 0,980$  („gesamt“), jeweils  $N = 16$ ). *S. f.* und *S. m.* blickten während des Ruhens und der Nahrungsaufnahme mit der gleichen Häufigkeit nach oben, nach unten und insgesamt. Auf Grund dieses Ergebnisses wurden die Blickraten der beiden Verhaltenskontexte in allen folgenden Analysen zusammengefaßt.

### 5.2.2 Abhängigkeit der Blickraten von der Art

Die Abb. 33 zeigt die artspezifischen Unterschiede in den Blickraten nach oben, nach unten und insgesamt. Die Fokustiere von *S. f.* blickten signifikant häufiger nach oben (hier und im Folgenden: Mittelwert  $\pm$  Standardfehler:  $3,48 \pm 0,11$ ) als die Fokustiere von *S. m.* ( $2,09 \pm 0,15$ ). Dagegen blickten die Fokustiere von *S. m.* signifikant häufiger nach unten ( $1,68 \pm 0,09$ ) als die Fokustiere von *S. f.* ( $1,36 \pm 0,06$ ), der absolute Unterschied war jedoch nur gering. Auch die Gesamtblickrate lag bei *S. f.* signifikant höher als bei *S. m.*, wobei der Unterschied im Mittel ca. einen Blick pro Minute betrug (*S. f.*:  $4,75 \pm 0,14$ , *S. m.*:  $3,76 \pm 0,22$ ).

Vergleicht man die Blickraten der verschiedenen Richtungen innerhalb einer Art (jeweils die linken bzw. rechten Hälften der Teilabbildungen 33a und 33b, so wird deutlich, daß beide Arten häufiger nach oben als nach unten blickten. Allerdings war das Verhältnis der Blickrichtungen zueinander jeweils unterschiedlich: Während *S. f.* im Mittel mehr als doppelt so häufig nach oben blickten wie nach unten, betrug bei *S. m.* der Unterschied zwischen den Blickraten nach oben und nach unten weniger als einen halben Blick pro Minute (Mittelwerte s. o.). Während also bei *S. f.* die Blickrichtung

nach oben, gemessen am Anteil der Gesamtblicke, eine wesentlich größere Rolle spielte als die Blickrichtung nach unten, waren bei S. m. beide Blickrichtungen nahezu gleichwertig.

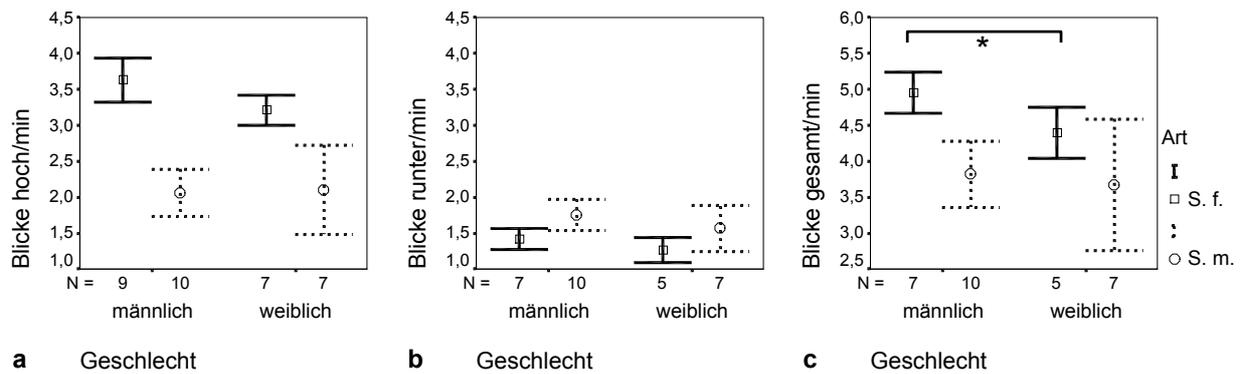


**Abb. 33:** Artsspezifische Unterschiede in der Blickrate (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt. Darstellung wie in Abb. 32. Die Klammern bezeichnen signifikante Unterschiede: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ ; Mann-Whitney-U-Test, Exact.

Diese Ergebnisse widersprechen der eingangs aufgestellten Hypothese, daß die sich weiter oben aufhaltende Art (S. m.) ihre Vigilanz stärker nach oben und die sich weiter unten aufhaltende Art (S. f.) ihre Vigilanz stärker nach unten richtete, um durch eine solche „Arbeitsteilung“ von der Assoziation mit der Partnerart zu profitieren.

### 5.2.3 Abhängigkeit der Blickraten vom Geschlecht

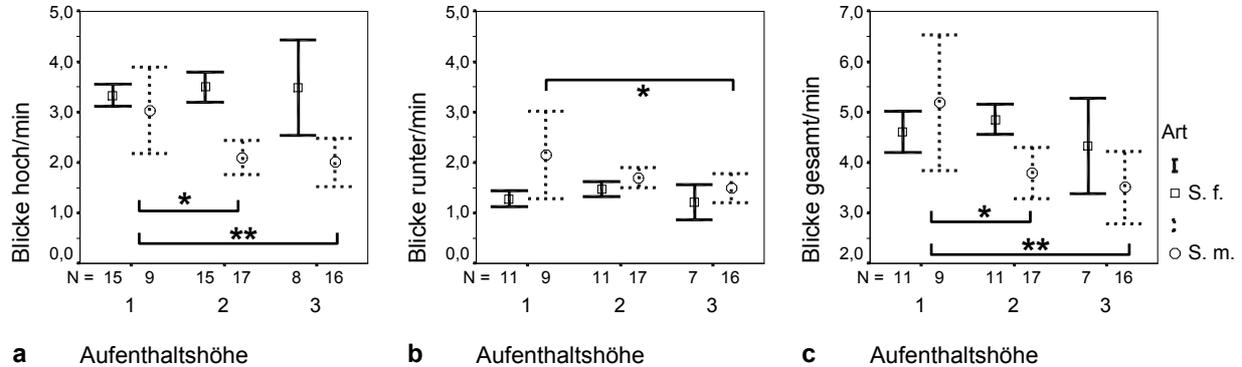
Die Abb. 34 zeigt die geschlechtsspezifischen Unterschiede in der Blickrate nach oben, nach unten und insgesamt. Bei S. f. waren die Blickraten „hoch“, „runter“ und „gesamt“ der Männchen höher als die der Weibchen. In der Blickrichtung „hoch“ war der Unterschied knapp nicht signifikant (Mann-Whitney-U-Test, Exact:  $p = 0,055$ ,  $N = 9/7$ ), in der Summe mit der Blickrate „runter“ jedoch signifikant (Mann-Whitney-U-Test, Exact:  $p = 0,048$ ,  $N = 7/5$ ). Die Männchen blickten also nicht spezifisch mehr als die Weibchen, sondern in beide Richtungen (nach oben und nach unten) gleichmäßig mehr. Bei S. m. gab es in keiner der Blickrichtungen signifikante Unterschiede. Demnach konnten nur für S. f. Hinweise auf eine Rollenverteilung innerhalb der Geschlechter gefunden werden, wobei die Männchen einen etwas größeren Anteil der Gesamtvigilanz übernahmen und gleichermaßen häufiger nach oben und unten blickten als die Weibchen.



**Abb. 34:** Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Blickrate (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt. Darstellung wie in Abb. 32. Die Klammern bezeichnen signifikante Unterschiede: \* =  $p < 0,05$ ; Mann-Whitney-U-Test, Exact.

### 5.2.4 Abhängigkeit der Blickraten von der Aufenthaltshöhe

Die Abb. 35 zeigt die Blickraten nach oben, nach unten und insgesamt von S. f. und S. m. in Abhängigkeit von der Höhe, in der sich das Fokustier während der Datenaufnahme aufhielt (Klasse 1-3, s. Abschnitt „Fokustierprotokolle“ in Kap. 5.1.1). Während es bei S. f. in keiner Blickrichtung signifikante Unterschiede zwischen den Höhenklassen gab, war bei S. m. ein deutlicher Rückgang der Blickrate nach oben und ein schwacher Rückgang der Blickrate nach unten mit steigender Aufenthaltshöhe (von Klasse 1 nach Klasse 3) zu erkennen. Dementsprechend war auch in der Gesamtblickrate ein signifikanter Rückgang mit steigender Aufenthaltshöhe zu verzeichnen.



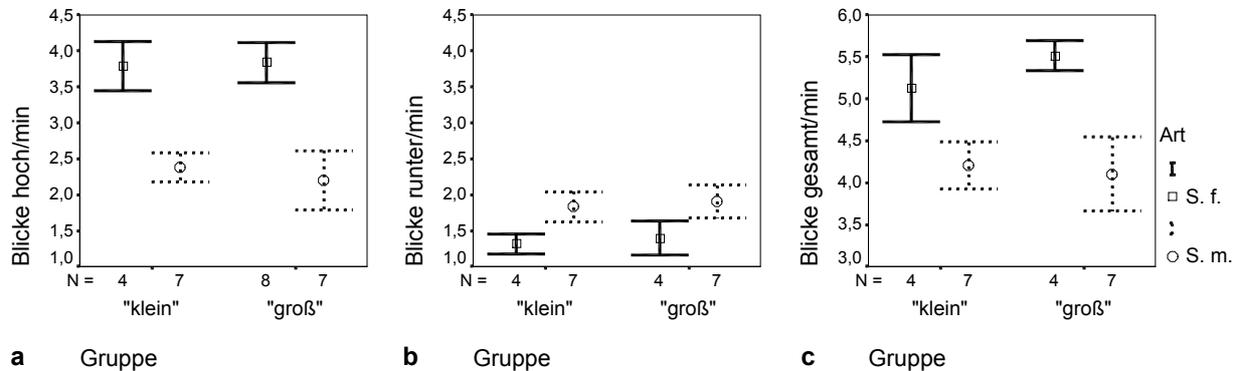
**Abb. 35:** Blickraten (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt in Abhängigkeit von der Aufenthaltshöhe (von Klasse 1 bis 3 ansteigend, Definitionen s. Text). Darstellung wie in Abb. 32. Die Klammern bezeichnen signifikante Unterschiede: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ ; RSWMV-Test.

### 5.2.5 Abhängigkeit der Blickraten von der Gruppengröße

Die Abhängigkeit der Blickraten von der Größe der Gruppe des Fokustieres ist in Abb. 36 gezeigt. In diese Analyse wurden nur Fokustierprotokolle aus den Monaten Mai bis Juli der Jahre 2000 und 2001 einbezogen, weil dies die einzigen Monate waren, in denen sich zwei Beobachtungsperioden überschneiden. Die Gruppen 1 und 2 unterschieden sich in dieser Zeit in der Anzahl der Gruppenmitglieder. Im Jahr 2000 bestand Gruppe 1 aus 11 Individuen (4 S. f. und 7 S. m.) und Gruppe 2 aus 16 Individuen (8 S. f. und 8 S. m.). Im Jahr 2001 bestand Gruppe 1 aus 12 Individuen (5 S. f. und 7 S. m.) und Gruppe 2 aus 14 Individuen (5 S. f. und 9 S. m.). Gruppe 1 war in beiden Jahren die kleinere Gruppe, wobei der Unterschied im Jahr 2000 fünf Individuen, im Jahr 2001 aber nur zwei Individuen

betrug. Aus allen Protokollen von Fokustieren der Gruppen 1 und 2 aus den Zeiträumen Mai bis Juli 2000 und Mai bis Juli 2001 wurden Individuenmittelwerte der Blickraten gebildet und diese zwischen der „kleinen“ Gruppe 1 und der „großen“ Gruppe 2 verglichen.

**Abb. 36:** Blickraten (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt in Abhängigkeit von der Gruppengröße („kleine“ Gruppe: 11/12 Individuen, „große“ Gruppe: 16/14 Individuen, s. Text). Darstellung wie in Abb. 32. Bei S.

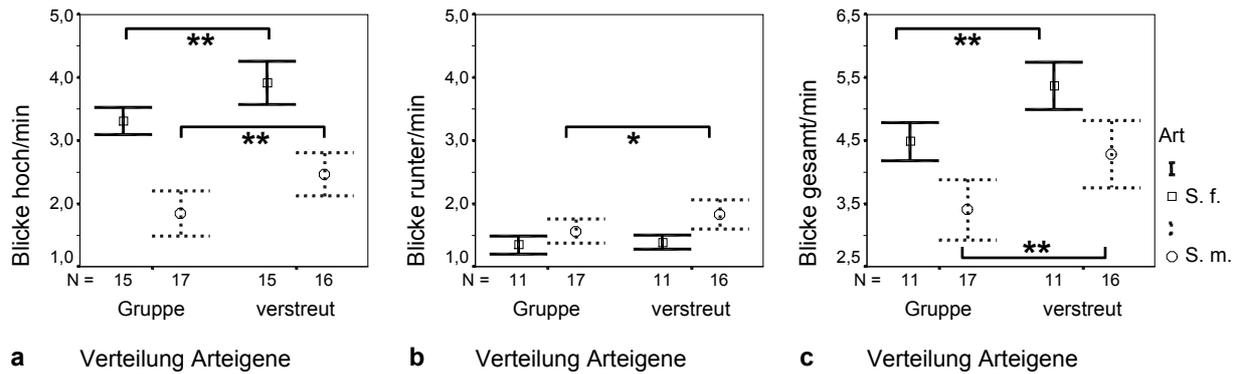


m. wurden keine signifikanten Unterschiede gefunden (Mann-Whitney-U-Test, Exact). Wegen der kleinen Stichprobe war der Test für S. f. nicht durchführbar.

Da nur die Blickraten von adulten und juvenilen Tieren erfaßt worden waren (s. Kap. 5.1.1), waren die Stichproben von S. f. zu klein, um statistische Vergleiche zwischen den Gruppen durchzuführen. Wie man aber in Abb. 36 erkennen kann, waren die Mittelwerte der Blickraten „hoch“ und „runter“ sehr ähnlich, und auch in der Gesamtblickrate lag der Mittelwert in der „großen“ Gruppe ( $5,52 \pm 0,09$ ) nur wenig höher als in der „kleinen“ Gruppe ( $5,13 \pm 0,20$ ). Bei S. m. gab es in keiner Blickrichtung signifikante Unterschiede zwischen den Gruppen (Mann-Whitney-U-Test, Exact:  $p = 0,710$  („hoch“),  $p = 0,456$  („runter“),  $p = 1,000$  („gesamt“), jeweils  $N = 7/7$ ). Es wurden für beide Arten keine Hinweise auf Abhängigkeit der Blickraten von der Gruppengröße gefunden.

## 5.2.6 Abhängigkeit der Blickraten von der Entfernung der arteigenen Gruppenmitglieder

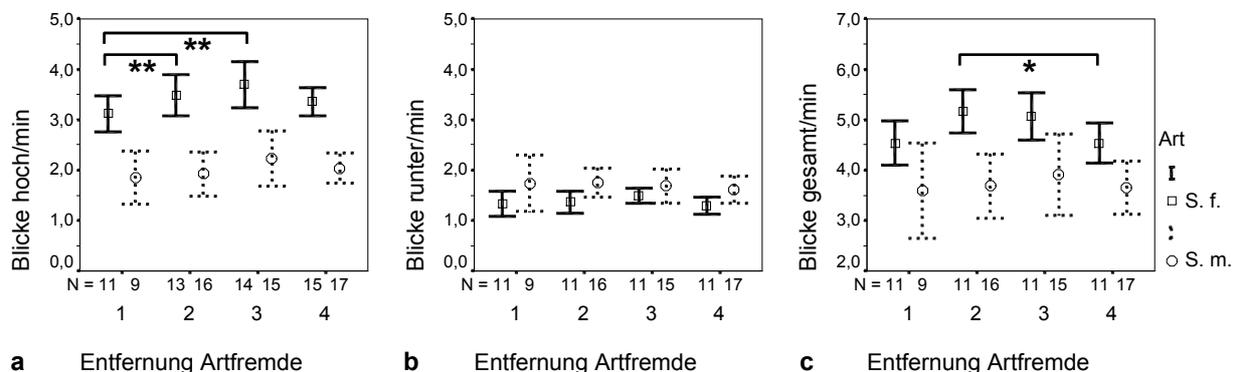
Die Abhängigkeit der Blickraten von der Entfernung der anderen Gruppenmitglieder wurde für die arteigenen und die artfremden Individuen getrennt untersucht. Zunächst ist die Abhängigkeit von der Verteilung der Arteigenen in Abb. 37 dargestellt. Die Blickraten nach oben (Abb. 37a) und die Gesamtblickraten (Abb. 37c) der Fokustiere beider Arten waren signifikant höher, wenn die Arteigenen verstreut waren, als wenn sie sich in einer Gruppe dicht um das Fokustier aufhielten (Definitionen der Begriffe „verstreut“ und „Gruppe“ s. Abschnitt „Fokustierprotokolle“ in Kap. 5.1.1). Auch die Blickrate nach unten (Abb. 37b) der S. m.-Fokustiere war bei verstreuter Gruppe signifikant höher, während die Blickrate der S. f.-Fokustiere keine Abhängigkeit von der Verteilung der Arteigenen zeigte. Insgesamt bedeutet dies, je dichter die Artgenossen waren, desto geringer war bei beiden Arten der individuelle Vigilanzaufwand (mit Ausnahme der Vigilanz nach unten von S. f.).



**Abb. 37:** Blickraten (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt in Abhängigkeit von der Verteilung der arteigenen Gruppenmitglieder des Fokustieres. Definitionen der Klassen „Gruppe“ und „verstreut“ s. Abschnitt „Fokustierprotokolle“ in Kap. 5.1.1. Darstellung wie in Abb. 32. Die Klammern bezeichnen signifikante Unterschiede: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ ; Wilcoxon-Signed-Ranks-Test, Exact.

## 5.2.7 Abhängigkeit der Blickraten von der Entfernung der artfremden Gruppenmitglieder

Anschließend wurde die Abhängigkeit der Blickraten von der Entfernung der artfremden Gruppenmitglieder untersucht (Abb. 38). Insgesamt war der Einfluß der Distanz des nächsten artfremden Nachbarn auf die Blickraten gering. Bei S. m. gab es in keiner der Blickrichtungen („hoch“, „runter“, „gesamt“) signifikante Unterschiede zwischen den Entfernungsklassen (Definitionen s. Kap. 5.1.1) des nächsten S. f.-Individuums. Bei S. f. war ein signifikanter Anstieg der Blickraten „hoch“ (Abb. 38a) und ein tendenzieller Anstieg der Blickraten gesamt (Abb. 38c) von Klasse 1 zu Klasse 2 bzw. 3 (d.h. mit steigender Entfernung des nächsten S. m.-Individuums) zu erkennen. Von Klasse 2 bzw. 3 zu Klasse 4 (also bei sehr weiter Entfernung des S. m.-Individuums) gingen die Blickraten (bei „hoch“ nur tendenziell, bei „gesamt“ signifikant) wieder zurück. Dieser Einfluß war nicht deutlich in der Blickrate nach unten, welche sich nicht signifikant zwischen den Entfernungsklassen zum S. m.-Individuum unterschied.



**Abb. 38:** Blickraten (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt in Abhängigkeit von der Entfernung der artfremden Gruppenmitglieder des Fokustieres. Die Distanzen zum nächsten artfremden Nachbarn steigen von Klasse 1 zu Klasse 4 an. Definitionen der Klassen s. Kap. 5.1.1. Darstellung wie in Abb. 32. Die Klammern bezeichnen signifikante Unterschiede: \* =  $p < 0,05$ , \*\* =  $p < 0,01$ ; RSWMV-Test.

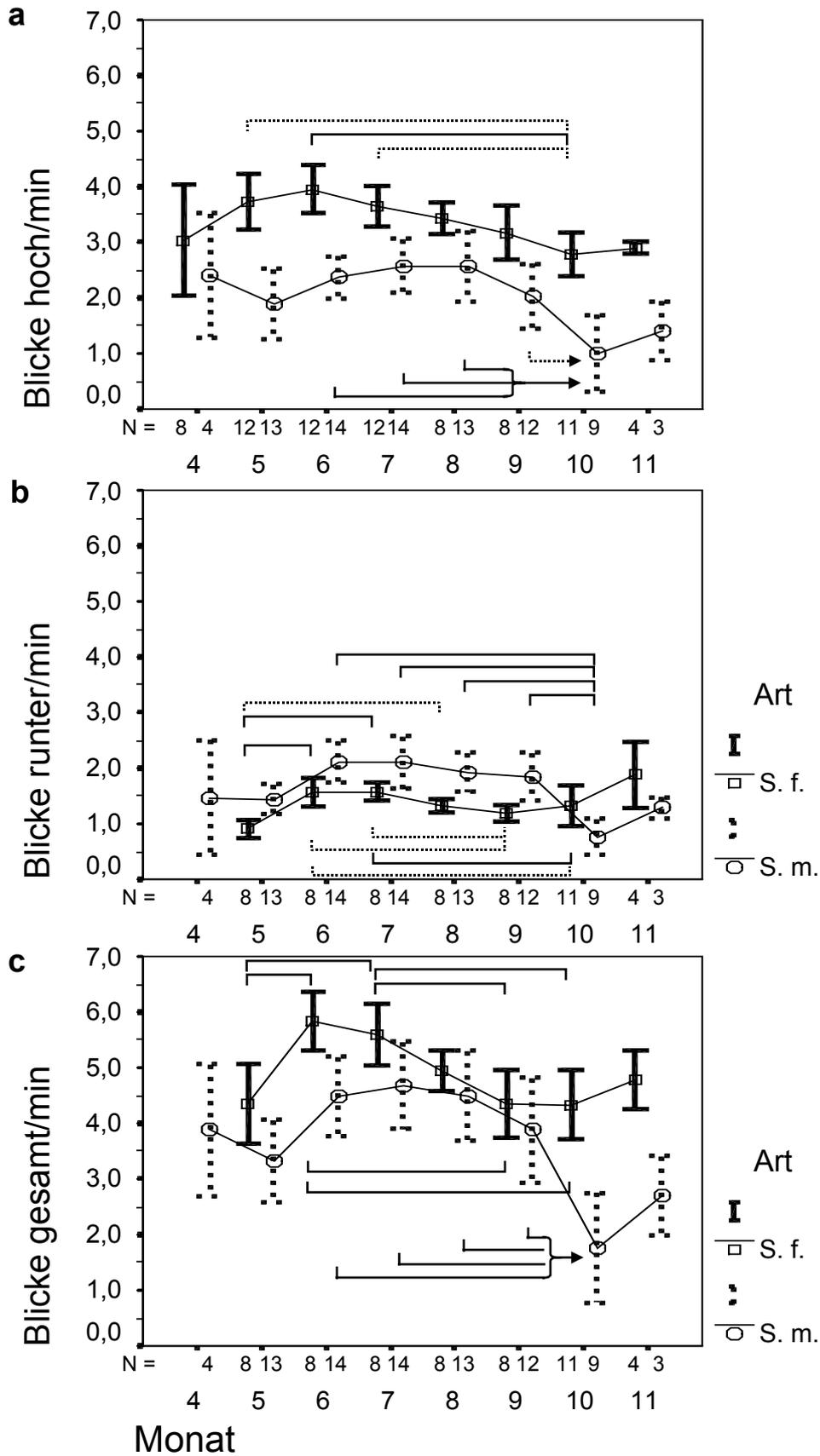
Insgesamt hatte die Entfernung der artfremden Gruppenmitglieder bei S. m. gar keinen und bei S. f. nur geringen Einfluß auf die Blickrate nach oben. Die S. f.-Fokustiere blickten bei mittlerer Entfernung des nächsten S. m.-Individuums am häufigsten nach oben, bei sehr kleinen und sehr großen Distanzen dagegen seltener.

### 5.2.8 Abhängigkeit der Blickraten von der Jahreszeit

Um zu untersuchen, ob die Vigilanz jahreszeitlichen Schwankungen unterlag, wurden die Blickraten pro Beobachtungsmonat berechnet (Abb. 39). Dazu wurden Daten aus demselben Monat in zwei verschiedenen Jahren (z.B. Juni 2000 und Juni 2001) jeweils zu einem einzigen Individuenmittelwert zusammengefaßt. Aus den drei Jahren lagen insgesamt Daten aus den Monaten April bis November (4-11 in Abb. 39) vor. Die Blickraten beschreiben im Verlauf der Beobachtungsmonate bei beiden Arten einen sehr ähnlichen, auffällig kurvigen Verlauf. Bei S. f. lag im Juni ein Maximum der Blickraten „hoch“ und „gesamt“ und im Juli ein Maximum der Blickrate „runter“. Im Oktober lag ein Minimum der Blickraten „hoch“ und „gesamt“ und im September ein Minimum der Blickrate „runter“. Bei S. m. lagen im Juli und August die Maxima der Blickraten „hoch“ und im Juli ein Maximum der Blickraten „runter“ und „gesamt“. Ein Minimum aller drei Blickraten lag im Oktober. Das Maximum und der anschließende Rückgang war vor allem in den Blickraten „hoch“ und „gesamt“ zwischen den beiden Arten um etwa einen Monat verschoben. Dagegen fielen die Minima der Blickraten von S. f. und S. m. stärker zusammen. Im November stiegen alle Blickraten beider Arten wieder an.

Bei S. f. betrug in der Blickrate „hoch“ die Differenz zwischen Maximum ( $3,95 \pm 0,22$ ) und Minimum ( $2,78 \pm 0,2$ ) etwas mehr als einen Blick pro Minute (hier und im Folgenden: Mittelwert  $\pm$  Standardfehler  $\times \text{min}^{-1}$ ). Bei S. m. betrug die Differenz zwischen Maximum ( $2,58 \pm 0,24$ ) und Minimum ( $1,00 \pm 0,34$ ) sogar anderthalb Blicke pro Minute. In den Blickraten „runter“ waren die jahreszeitlichen Schwankungen geringer, aber dennoch signifikant (RSwMV-Test, s. Abb. 39). Bei S. f. betrug die Differenz zwischen Maximum ( $1,57 \pm 0,08$ ) und Minimum ( $1,18 \pm 0,08$ ) ca. einen halben Blick pro Minute. Bei S. m. betrug die Differenz zwischen Maximum ( $2,11 \pm 0,19$ ) und Minimum ( $0,76 \pm 0,16$ ) wiederum fast anderthalb Blicke pro Minute. Die jahreszeitlichen Schwankungen waren also bei S. m. etwas stärker als bei S. f.

Da Anstieg und Rückgang der Blickraten graduell verliefen, waren die absoluten Differenzen zwischen aufeinanderfolgenden Monaten nicht besonders groß. Daher unterschieden sich vor allem weiter voneinander entfernte Monate mit größeren Differenzen und/oder kleiner Streuung (wie in den Blickraten „runter“) signifikant voneinander (RSwMV-Test, s. Abb. 39). Der Monat April wurde nur bei der Blickrate „hoch“ von S. f. getestet, in den übrigen Fällen wurden April und November wegen fehlender Daten aus der statistischen Analyse ausgeschlossen.



**Abb. 39:** Blickraten (a) nach oben, (b) nach unten und (c) gesamt in Abhängigkeit von den Beobachtungsmonaten April bis November (4-11). Darstellung wie in Abb. 32. RSWMV-Test: Die Klammern bezeichnen signifikante Unterschiede: durchgezogene Linien =  $p < 0,01$ , gestrichelte Linien =  $p < 0,05$ . Mehrfachunterscheidungen sind teilweise mit Pfeilen zusammengefaßt.

### **5.2.9 Erkennung von Bodenfeinden: Experiment „Ozelot-Entdeckung“**

Insgesamt wurde das Experiment 17 mal durchgeführt. In 8 Fällen wurde die Attrappe von S. f. und in 9 Fällen von S. m. entdeckt. Diese Häufigkeiten waren nicht signifikant verschieden von den erwarteten Häufigkeiten bei zufälliger Verteilung ( $p = 0,811$ ,  $N = 17$ ; Chi-Quadrat-Test, Exact). Es konnten keine Hinweise darauf gefunden werden, daß eine der Arten grundsätzlich wachsamer gegenüber Bodenfeinden war. Das erkennende Individuum konnte nur in 8 Fällen (5 mal S. f. und 3 mal S. m.) festgestellt werden. Wegen der zu geringen Stichprobengröße wurde darüber keine statistische Analyse durchgeführt.

## 5.2.10 Zusammenfassung der Ergebnisse

Die *S. fuscicollis*-Fokustiere blickten signifikant häufiger nach oben als die *S. mystax*-Fokustiere und die *S. mystax*-Fokustiere signifikant häufiger nach unten als die *S. fuscicollis*-Fokustiere. Dabei war die Gesamtblickrate der *S. fuscicollis*-Fokustiere wesentlich höher als die der *S. mystax*-Fokustiere. Innerhalb einer Art war das Verhältnis der Blickrichtungen zueinander jeweils unterschiedlich: Während *S. fuscicollis* mehr als doppelt so häufig nach oben blickten wie nach unten, blickten *S. mystax* nur wenig häufiger nach oben als nach unten. Entgegen der Erwartung richteten also die sich weiter unten aufhaltenden Braunrückentamarine ihre Aufmerksamkeit viel stärker nach oben und die sich weiter oben aufhaltenden Schnurrbartamarine ihre Aufmerksamkeit etwas stärker nach unten. Ebenfalls entgegen der Erwartung konnten keine Hinweise auf bessere Entdeckung von Bodenfeinden durch die sich weiter unten aufhaltenden Braunrückentamarine gefunden werden. Die Blickraten von *S. mystax* nach oben, unten und gesamt nahmen mit steigender Aufenthaltshöhe ab. Bei *S. fuscicollis* hatte die Höhe keinen Einfluß auf die Blickraten.

Es konnten keine Hinweise auf Abhängigkeit der Blickraten vom Verhaltenskontext (Ruhen oder Nahrungsaufnahme) und keine Hinweise auf verringerte individuelle Vigilanz in größeren Gruppen („Gruppengrößeneffekt“) gefunden werden. Die Gruppenvigilanz scheint bei *S. fuscicollis* stärker von den Männchen als von den Weibchen getragen zu werden, denn die Blickraten nach oben, unten und gesamt der Männchen waren signifikant höher als die der Weibchen. Bei *S. mystax* gab es keine geschlechtsspezifischen Unterschiede in den Blickraten.

Die räumliche Verteilung der Gruppe hatte dagegen bei beiden Arten einen starken Einfluß auf die individuelle Vigilanz. Die Blickraten von *S. fuscicollis* und *S. mystax* nach oben, unten und gesamt nahmen bei größerer Anzahl von Artgenossen in der Nähe des Fokustieres deutlich ab. Entgegen der Hypothese einer geteilten Vigilanz in Assoziationen nahmen die Blickraten aber nicht bei größerer Nähe des nächsten artfremden Nachbarn ab. Statt dessen gab es bei *S. fuscicollis* einen geringen Anstieg der Blickrate nach oben bei mittlerer Entfernung des artfremden Nachbarn (*S. mystax*-Individuum) im Vergleich zu sehr kleiner und sehr großer Entfernung des artfremden Nachbarn. Auf die Blickraten von *S. mystax* hatte die Entfernung des nächsten artfremden Nachbarn keinen Einfluß. Insgesamt scheint also für die *S. fuscicollis*-Individuen der individuelle Vigilanzaufwand bei größerer Nähe der Artgenossen abzunehmen und bei mittlerer Entfernung der Artfremden leicht anzusteigen. Für die *S. mystax*-Individuen scheint der individuelle Vigilanzaufwand bei größerer Nähe der Artgenossen ebenfalls abzunehmen, aber bei verschiedenen Entfernungen der Artfremden unverändert zu bleiben.

Die Blickraten von *S. fuscicollis* und *S. mystax* nach oben, unten und gesamt waren bei beiden Arten in sehr ähnlicher Weise abhängig von der Jahreszeit. Die Maxima der Blickraten lagen jeweils im Juni und Juli und die Minima im September und Oktober. Die Maxima und die darauf folgenden Rückgänge waren zwischen den Arten um etwa einen Monat gegeneinander verschoben. Die Schwankungen zwischen Maximum und Minimum waren größer in der Blickrate nach oben und der Gesamtblickrate als in der Blickrate nach unten und größer bei *S. mystax* als bei *S. fuscicollis*.