

7 Zusammenfassung

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

Dazu wurden Lautaufnahmen und Verhaltensbeobachtungen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* in natürlichen Raubfeindbegegnungen und Präsentationen von Raubfeindattrappen angefertigt. Anschließend wurden Playbackexperimente mit Alarmrufen durchgeführt, um zu testen, ob die raubfeindspezifischen Reaktionen allein durch die Alarmrufe auslösbar waren. In Fokustierprotokollen wurden Blickraten zur Analyse der artspezifischen Vigilanz aufgenommen und Bodenfeind-Attrappen zur Untersuchung von Artunterschieden in der Raubfeinderkennung präsentiert.

S. fuscicollis und *S. mystax* zeigten unterschiedliche Alarm- und Mobbingreaktionen auf die Raubfeindkategorien „Luftfeinde“, „Bodenfeinde“ und „Schlangen“. Für beide Arten war der Raubfeindruck durch Luftfeinde am größten und durch Schlangen am kleinsten. Die vokalen Reaktionen von *S. mystax* waren jedoch etwas intensiver auf Raubfeinde in höheren Zonen (Luftfeinde und Schlangen im Baum) und die von *S. fuscicollis* etwas intensiver auf bestimmte Raubfeinde in tieferen Zonen (Bodenfeind-Attrappen und Schlangen am Boden). Beide Arten äußerten verschiedene Lauttypen auf die drei Raubfeindkategorien und verschiedene Lauttypen im Alarm und Mobbing. Die Lauttypen unterschieden sich sowohl intra- als auch interspezifisch in der Lautlänge, der Höhe und Modulation der Peakfrequenz und im Trend des Lautes. In der Bodenfeind-Vokalisation von *S. fuscicollis* war die strukturelle Variabilität größer und die Stimuluspezifität geringer als in anderen Raubfeindkategorien.

Die Playbackexperimente zeigten, daß die raubfeindspezifischen Reaktionen auf Luftfeinde, Bodenfeinde und Schlangen auch in Abwesenheit des Raubfeindes allein durch die Alarmrufe auslösbar waren. Die Tamarine orientierten sich in den verschiedenen Playbacktypen jeweils in die Richtung, aus welcher der potentielle Raubfeind gekommen wäre, und sie reagierten allein auf die Alarmrufe in der selben Weise, als wäre der eigentliche Raubfeind anwesend. Damit konnte gezeigt werden, daß *S. fuscicollis* und *S. mystax* „funktional referentielle“ Alarmrufsysteme besitzen. In den Alarmrufen von *S. fuscicollis* wird die raubfeindspezifische Information mit zusätzlicher gradueller oder affektiver Information kombiniert.

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

Die individuelle Vigilanz von *S. fuscicollis* war insgesamt größer als die von *S. mystax*, und die individuelle Vigilanz von *S. mystax* nahm mit steigender Aufenthaltshöhe ab. *S. fuscicollis* blickten häufiger nach oben als *S. mystax*, während *S. mystax* häufiger nach unten blickten als *S. fuscicollis*. Es konnten keine Hinweise auf bessere Entdeckung von Bodenfeinden durch die sich weiter unten aufhaltenden *S. fuscicollis* gefunden werden. Beide Arten zeigten verringerte individuelle Vigilanz bei größerer Anzahl von arteigenen Gruppenmitgliedern in der Nähe des Fokustieres, aber keine verringerte individuelle Vigilanz bei größerer Nähe der artfremden Gruppenmitglieder. Weiterhin waren die Blickraten der *S. fuscicollis*-Fokustiere bei mittlerer Entfernung von *S. mystax* höher als bei kleiner und großer Entfernung. Daran wurde deutlich, daß die Vigilanz von *S. fuscicollis* stark von der Subdominanz gegenüber *S. mystax* beeinflusst war. Die individuelle Vigilanz von *S. fuscicollis* und *S. mystax* zeigte deutliche saisonale Schwankungen, die sich am stärksten in den Blickraten nach oben von *S. mystax* ausdrückten.

Es konnte gezeigt werden, daß keine höhenspezifische „Arbeitsteilung“ zwischen den beiden Arten bestand und die individuelle Vigilanz nicht durch die Anwesenheit der assoziierten Art verringert war. Die Diskussion der Ergebnisse führte zu der Schlußfolgerung, daß die Nahrungskonkurrenz und die Habitateigenschaften in unterschiedlichen Höhenzonen sowie die saisonalen Veränderungen im Raubfeindruck die artspezifischen Vigilanzmuster von *S. fuscicollis* und *S. mystax* prägen.

Insgesamt deuten die Ergebnisse darauf hin, daß *S. fuscicollis* und *S. mystax* „funktional referentielle“ Alarmrufsysteme mit unterschiedlichen Alarmrufen auf Luftfeinde, Bodenfeinde und Schlangen besitzen, in denen raubfeindspezifische Information codiert wird. Die Spezifität von vokalem Auslöser und Vermeidungsreaktion erhöht die Überlebenschancen vor dem Hintergrund eines hohen Raubfeindruckes mit artspezifisch unterschiedlicher und saisonal variierender Relevanz der verschiedenen Raubfeindtypen. Die zwischenartliche Konkurrenz und die geringen Sichtweiten im dichten Waldhabitat bestimmen stärker als die Vorteile geteilter Vigilanz die spezifische Aufmerksamkeit der beiden Arten. Die Einschränkung des visuellen Kanals erfordert permanent hohe Vigilanz gegenüber allen Raubfeindtypen und erhöht den Selektionsdruck auf den akustischen Kanal. Neben den allgemeinen Vorteilen von Gruppenleben ('dilution effect', 'detection effect') trägt daher die interspezifische Kommunikation entscheidend dazu bei, die Raubfeindvermeidung in den Assoziationen von *S. fuscicollis* und *S. mystax* zu verbessern.

Summary

The aim of this study was to examine the predator avoidance behaviour of associated saddle-back (*Saguinus fuscicollis*) and moustached tamarins (*Saguinus mystax*). It was investigated, whether these species utter different alarm calls for different predator types and if the calls are 'functionally referential' or graded signals. Analyses of inter-specific communication and species-specific patterns of vigilance and predator detection were conducted to clarify if an advantage of the polyspecific associations consists in an improved success of predator avoidance.

Vocal recordings and behavioral observations of *S. fuscicollis* and *S. mystax* were carried out in naturally occurring encounters with predators and presentations of predator models. Subsequently, playback experiments were conducted to test if the predator-specific reactions could be elicited by the alarm calls alone. Also focal animal samples were taken to determine scanning rates for the measurement of species-specific vigilance patterns. Predator models were presented to test for specific differences in predator detection.

S. fuscicollis and *S. mystax* showed different alarm and mobbing reactions to aerial, terrestrial and snake predators. For both species, the selective pressure was found to be strongest by aerial predators and weakest by snakes. However, the vocal reaction of *S. mystax* was more intense towards predators of the higher forest strata (aerial predators and snakes in trees) and the vocal reaction of *S. fuscicollis* was more intense towards certain predators of the lower forest strata (models of terrestrial predators and snakes on the ground). Both species uttered distinct call types towards the three predator types and also different call types during alarm and mobbing reaction. The call types varied both intra- and inter-specifically in duration, height and modulation of the peak frequency, and the trend line of the call. In the vocalizations of *S. fuscicollis* towards terrestrial predators the variation of acoustic structure was greater and the stimulus specificity smaller than in other vocalizations.

The playback experiments showed that the predator-specific reactions towards aerial and terrestrial predators as well as snakes could be elicited even in the absence of a real predator by the alarm calls alone. The tamarins oriented themselves in each of the playback types to the direction from which the respective predator would have approached and they reacted only to the alarm calls in the same way as if the predator would have been present. By that the experiments confirmed that *S. fuscicollis* and *S. mystax* possess 'functionally referential' alarm call systems. In the calls of *S. fuscicollis* the predator-specific information is combined with additional gradual or motivational information.

The aerial and terrestrial alarm calls were inter-specifically recognized by *S. fuscicollis* and *S. mystax* and were responded to both by the same and by the associated species with the predator-specific reactions. However, *S. fuscicollis* focal animals recognized their own species' alarm calls better than heterospecific alarm calls.

Levels of individual vigilance were generally higher in *S. fuscicollis* than in *S. mystax*, and the individual vigilance of *S. mystax* decreased with increasing height. *S. fuscicollis* looked more often

upwards than *S. mystax*, and *S. mystax* looked more often downwards than *S. fuscicollis*. No indication could be found for a better detection of terrestrial predators by *S. fuscicollis* who spend more time in the lower forest strata. Both species decreased levels of individual vigilance with a higher number of conspecific group members within close proximity of the focal animal, but did not decrease levels of individual vigilance with closer proximity of heterospecific group members to the focal animal. Additionally, the scanning rates of *S. fuscicollis* focal animals were higher in intermediate distances of the next heterospecific neighbor than in close or far distance. This made clear that the vigilance of *S. fuscicollis* is strongly influenced by their subordinate social rank towards *S. mystax*. The individual vigilance of *S. fuscicollis* and *S. mystax* showed considerable seasonal variability which was most pronounced in the scanning rates upwards of *S. mystax*.

It could be shown by the results that there was no height-specific sharing of vigilance between the two species, and that the individual vigilance was not diminished by the presence of the associated species. The discussion of the results lead to the conclusion that resource competition and habitat characteristics in different forest strata as well as seasonal changes in predation pressure determine the vigilance patterns of *S. fuscicollis* and *S. mystax*.

In sum the results point out that *S. fuscicollis* and *S. mystax* possess 'functionally referential' alarm call systems with distinct alarm calls for aerial, terrestrial and snake predators, in which predator-specific information is encoded. The specificity of the vocal cue and the avoidance reaction increases the survival probability before the background of a high predation pressure with species-specific and seasonally varying relevance of the different predator types. The inter-specific competition and the short range of vision in dense forest habitats determine more strongly than the advantage of a shared vigilance the specific attention in the two species. The limitation of the visual channel permanently requires high vigilance levels towards all types of predators and increases the selective pressure on the acoustic channel. Besides the general advantages of group living ('dilution effect', 'detection effect') the inter-specific communication therefore plays a crucial role in improving the success of predator avoidance in the associations of *S. fuscicollis* and *S. mystax*.