

**Untersuchungen zur sozialen Organisation vom
Brillenpinguin (*Spheniscus demersus*) im Zoo Hannover**

BACHELORARBEIT

zur Erlangung des akademischen Grades

Bachelor of Science, B. Sc. Biologie

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Gottfried Wilhelm Leibniz Universität Hannover

erstellt am Institut für Zoologie der

Stiftung Tierärztliche Hochschule Hannover

vorgelegt von

Katrin Sarah Opitz

Nordhorn

Hannover, 2014

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	01
1.1 Paarbeziehungen	01
1.2 Dominanz	05
1.3 Modellart: Brillenpinguin	07
1.4 Fragestellungen	10
1.4.1. Paarbeziehungen	10
1.4.2. Dominanz	12
2. Material und Methoden	14
2.1 Auswahl der Fokustiere	14
2.2 Haltung der Fokustiere	16
2.3 Ethogramm	18
2.4 Datenaufnahme	21
2.5 Datenanalyse und Statistik	23
3. Ergebnisse	29
3.1 Paarbeziehungen	29
3.1.1. Nähe	29
3.1.1.1. Einfluss des Zuchtstatus und des Alters	31
3.1.2. Analyse der Paarverhaltensweisen	34
3.1.2.1. Einfluss des Zuchtstatus	34
3.1.2.2. Einfluss des Alter	35
3.2 Dominanz	38
3.2.1. Aggressives Potential	38
3.2.2. Dominanz: Kriterium 1	40
3.2.3. Dominanz: Kriterium 2	40

3.2.4. Dominanz zwischen den Geschlechtern und innerhalb der Paare	43
4. Diskussion	44
4.1 Paarbeziehungen	44
4.2 Dominanz	46
4.3 Methodenkritik	50
5. Zusammenfassung	52
6. Literaturverzeichnis	55
7. Eidesstattliche Erklärung	59
8. Danksagungen	59
9. Anhang	60

1. Einleitung

1.1 Paarbeziehungen

Der erste Schwerpunkt dieser Bachelorarbeit liegt auf den Paarbeziehungen. Daher sollen hier zunächst die Grundlagen von Paarbeziehungen und Monogamie erläutert werden. Schon bei der Partnerwahl sind die Interessen der beiden Geschlechter unterschiedlich (Kappeler 2012). Männchen produzieren in kurzer Zeit sehr viele Spermien, während Weibchen relativ wenig Eizellen bilden und mehr Energie für deren Produktion benötigen. Die Weibchen sollten daher Männchen mit qualitativen Eigenschaften wie Größe, Durchsetzungsfähigkeit und körperliche Fitness wählen, um ihren Reproduktionserfolg zu fördern. Männchen hingegen können ihren Reproduktionserfolg steigern, indem sie mit mehreren Weibchen kopulieren, für sie ist also die Quantität der Partner relevant (Kappeler 2012).

Im Laufe der Evolution haben sich verschiedene Paarungssysteme entwickelt, die teilweise auf den unterschiedlichen Interessen der Geschlechter beruhen, aber auch andere Kriterien berücksichtigen (Kappeler 2012). Monogamie bezeichnet ein System, in dem ein Männchen und ein Weibchen eine Paarbeziehung eingehen, während sich bei der Polygamie mehrere Männchen und mehrere Weibchen zur Paarung zusammenfinden. Die Polygamie wird unterteilt in Polygynie, bei der sich ein Männchen mit mehreren Weibchen paart, oder die Polyandrie, bei der sich ein Weibchen mit mehreren Männchen paart. Auch eine Polygynandrie ist möglich, hier agieren mehrere Männchen und mehrere Weibchen als Paarungspartner.

Damit sich eine Monogamie entwickeln kann, sollten nach Wittenberger und Tilson (1980) drei Bedingungen gegeben sein: Der Nutzen einer monogamen Beziehung sollte für beide Partner größer sein als die Kosten, der Paarungsstatus der Partner sollte eindeutig sein, sodass bereits verpaarte Individuen nicht von anderen potentiellen Partnern gewählt werden, und die jeweiligen Partner dürfen sich räumlich nicht zu weit voneinander entfernen. Ein großer Vorteil in monogamen Systemen ist die Unterstützung des Männchens. Es schützt das Weibchen vor Fressfeinden oder aggressiven, noch unverpaarten Männchen. Vor allem aber kann das Männchen bei der Aufzucht des Nachwuchses helfen und den Zugang zu Ressourcen sichern. In monogamen Beziehungen kann so der Reproduktionserfolg beider Partner gesteigert werden. Beide Elternteile sorgen für den Schutz des Nachwuchses und beide können Nahrung beschaffen, sodass dadurch die Überlebensrate des Nachwuchses erhöht wird (Wittenberger und Tilson 1980).

Ein wichtiges Kriterium zur Entscheidung für ein monogames oder polygynes System ist die

Revierqualität. Untersuchungen zum Polygynie-Schwellen-Modell zeigen, dass Weibchen in einem Gebiet mit guter Qualität, beispielsweise mit gut erreichbaren Futterquellen, eher die Polygynie akzeptieren, da ihr Fortpflanzungserfolg hier im Vergleich zu monogam lebenden Weibchen höher ist (Orians 1969). Wenn die Revierqualität eher niedrig ist, ist das Weibchen zudem noch mehr auf eine Mithilfe des Männchens bei der Jungenaufzucht angewiesen, was einen weiteren Selektionsdruck in Richtung Monogamie ergibt. Monogame Paare zeichnen sich durch geringe Aggressivität dem Partner gegenüber und ein hohes Maß an Synchronisation aus, sodass sie schnell mit der Paarung und danach mit der Aufzucht des Nachwuchses beginnen können. Auch dies trägt zu einem höheren Reproduktionserfolg bei (Emlen und Oring 1977).

Nach dem sozioökologischen Modell beeinflussen Selektionsfaktoren den Fortpflanzungserfolg. Danach richten sich die Weibchen nach Gebieten, die ausreichend Ressourcen beinhalten und ein niedriges Prädatorenrisiko bieten. Die Männchen folgen den Weibchen, da sie auf diese für ihren Fortpflanzungserfolg angewiesen sind. Die Männchen können ihren Fortpflanzungserfolg steigern, indem sie die Weibchen bei der Aufzucht des Nachwuchses helfen und somit das Infantizidrisiko durch andere Männchen senken (Kappeler 2012).

Bei Vögeln hat sich bei über 90% der Arten die Monogamie durchgesetzt (Lack 1968). Bei den Nesthockern ist das Weibchen auf die Hilfe des Männchens angewiesen, um die Eier vor Unter- oder Überhitzung und vor Fressfeinden zu schützen. Nach dem Schlüpfen sind üblicherweise beide Eltern nötig, um die Küken mit Nahrung zu versorgen. Bei Nestflüchtern könnte man theoretisch vermuten, dass sich eher polygame Paarungssysteme etabliert haben, da die Küken das Nest verlassen und für sich selbst sorgen könnten (Orians 1969). Viele nestflüchtende Arten leben jedoch ebenfalls monogam. Die Hilfe des Männchens kann hier den Fortpflanzungserfolg steigern, indem es das Weibchen bei der Bebrütung der Eier unterstützt oder das Küken beim Verlassen des Nestes begleitet und damit beschützt (Wittenberger und Tilson 1980).

Unter den Nesthockern ist die Familie der Pinguine (Spheniscidae) ein bekanntes Beispiel für die Entwicklung von Monogamie als Paarungssystem. Pinguine zeichnen sich durch eine starke Partnertreue aus, der Partner aus dem Vorjahr wird also bevorzugt auch für die nächste Brutsaison gewählt (Ancel et al. 2013). Jahresübergreifende Partnertreue bietet den Vorteil, Kosten für eine jährlich erneute Partnerwahl zu sparen (Croxall et al. 1999). Bei den meisten

Pinguinarten liegt die Rate der Partnertreue bei ungefähr 59 bis 89%, diese Partner kehren jährlich zu ihrem vorherigen Nistplatz zurück und paaren sich erneut miteinander (Ancel et al. 2013). Bei der Gattung der Großpinguine (*Aptenodytes*) ist der Anteil der partnertreuen Individuen hingegen wesentlich geringer. Die Trennungsraten hängen hier stark von der Synchronisation der jährlichen Rückkehr der beiden Partner zum Brutplatz und vom vorherigen Bruterfolg ab (Croxall et al. 1999). Die Suche nach dem vorherigen Partner wird bei Kaiserpinguinen (*Aptenodytes forsteri*) und Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*) noch dadurch erschwert, dass beide Arten keine Nester bauen, an denen sich die beiden Partner wieder treffen könnten. Das Ei wird hier auf den Füßen unter einer wärmenden Brutfalte ausgebrütet. Die Partnertreue der Kaiserpinguine liegt daher nur bei 15% (Isenmann 1971, Jouventin 1971, beide zitiert in Briéd et al. 1999), bei Königspinguinen liegt die Trennungsraten in einer Studie von Olsson (1998) bei 81%.

Pinguine kommen an Land, um die Balz, die Paarung und die Jungenaufzucht durchzuführen sowie zu mausern. Die Häufigkeit des Brütens pro Jahr ist von Art zu Art unterschiedlich. Kaiserpinguine brüten nur einmal pro Jahr (Wienecke et al. 2013), während Galapagospinguine (*Spheniscus mendiculus*) bis zu drei Mal pro Jahr brüten können (Boersma et al. 2013). Nach der jeweiligen Jungenaufzucht sowie vor und nach der Mauser begeben sich die Pinguine für mehrere Tage bis Monate ins Meer, um sich dort Nahrung zu beschaffen und somit ihre Fettreserven wieder aufzubauen (Randall und Randall 1981). Pinguine treffen also nur an Land auf ihren Partner, während der Zeit im Meer fischen sie alleine oder in kleinen Gruppen. Es ist nicht üblich, dass Partner bei der Nahrungssuche zusammen bleiben (Dr. Pütz, persönliche Mitteilung). Die Paarbeziehungen bei Pinguinen werden in der Natur also durch unterschiedliche Nähe zum Partner aufgrund des ständigen Wechsels des Lebensraumes während und zwischen einer Brutphase geprägt. Auch die Häufigkeit und Dauer der Paarverhaltensweisen werden durch den Zuchtstatus verändert. Diese werden nur bei der Balz, der Brutzeit und der Jungenaufzucht gezeigt. Wenn beide Partner danach getrennt voneinander auf der Nahrungssuche sind, können entsprechend keine Paarverhaltensweisen beobachtet werden.

In Gefangenschaft ist dieser Wechsel zwischen Land und Wasser für längere Zeit nicht nötig. In Zoos gehaltene Pinguine erhalten durch Zufütterung ein ausreichendes Nahrungsangebot und durch den begrenzten Raum ist eine weite Abwanderung im Wasser nicht möglich. Deshalb könnten die Paarbeziehungen in Gefangenschaft im Gegensatz zur Natur

unterschiedlich geprägt sein. Es ist nichts darüber bekannt, wie sich die Partner in Gefangenschaft zwischen zwei Brutphasen verhalten. Einerseits könnte es sein, dass beide Partner zwischen zwei Brutphasen zusammenbleiben, andererseits könnten sich beide Partner auch voneinander entfernen, so wie es auch in der Natur verbreitet ist, und sich erst zur Brutphase wieder zusammenfinden. Auch die Dauer und Häufigkeit der Paarverhaltensweisen könnten innerhalb und zwischen der Brutphase unterschiedlich sein oder sich gar nicht unterscheiden.

Außerdem ist nichts darüber bekannt, ob sich die Paarbeziehungen mit steigender Zuchterfahrung verändern. Es könnte sein, dass sich die Dauern und Häufigkeiten der Paarverhaltensweisen und die Nähe zwischen jüngeren und älteren Paaren unterscheiden, da ältere Paare in der Regel mehr Erfahrung haben und sich deshalb anders verhalten könnten.

In dieser Bachelorarbeit soll deshalb geklärt werden, inwieweit die Paarbeziehungen durch die Nähe zueinander und die Paarverhaltensweisen in Bezug auf den Reproduktionsstatus und die Zuchterfahrung beeinflusst werden.

1.2 Dominanz

Im zweiten Teil dieser Bachelorarbeit wird die Rolle der Agonistik in der sozialen Organisation von Brillenpinguinen untersucht. Agonistisches Verhalten tritt bei Tieren typischerweise dann auf, wenn das Angebot an beispielsweise Ressourcen niedrig ist, die Nachfrage danach hingegen hoch, da diese lebenswichtig sind. Häufig kommt es deshalb zu Kämpfen, denn die Individuen versuchen die Ressourcen für sich zu beanspruchen und Artgenossen davon fernzuhalten. Diese sogenannte Interferenzkonkurrenz (Kappeler 2012) hinterlässt aber auch Kosten, die sich sowohl bei den Verlierern als auch bei den Gewinnern nachteilig auswirken können. Für alle beteiligten Individuen sind diese Konflikte mit einem Zeit- und Energieaufwand verbunden. Dadurch hervorgerufene Verletzungen können das Tier schwächen und es gegenüber Prädatoren oder Artgenossen angreifbarer machen (Hand 1986). Bei vielen Tierarten gibt es daher eine feste Rangordnung. Als Folge müssen nicht ständig Kämpfe um den Zugang zu Ressourcen oder Geschlechtspartnern stattfinden, da die dominanten Individuen Vorrang haben. Dieses Prinzip der Dominanz und Submission bietet somit die Möglichkeit, zu häufige Konflikte und die daraus resultierenden Kosten zu verhindern (Hand 1986).

Die Art und Weise, wie Rangpositionen etabliert werden, variiert von Tierart zu Tierart und deshalb unterscheidet sich auch die Definition des Begriffes „Dominanz“ bei verschiedenen Wissenschaftlern (Drews 1993, Hand 1986). Bei einigen Arten gibt es aber auch gar keine Rangordnung, die Individuen leben hier egalitär nebeneinander. Bei diesen Individuen können Ressourcen ohne Konkurrenz geteilt werden (Kappeler 2012). Dies ist zum Beispiel bei einigen Primatenarten der Fall (Sterck et al. 1997, Matsumura 1999).

Soziale Dominanz findet man häufig im Tierreich. Insbesondere bei den Säugetieren ist sie verbreitet, wobei zumeist die Männchen dominant sind und die Weibchen und ihr Territorium gegenüber anderen Männchen verteidigen. Außerdem paaren sich die dominanten Männchen oft häufiger mit den Weibchen als die subdominanten Männchen, was als „reproductive skew“ bezeichnet wird (Johnstone 2000). Dies wurde durch genetische Untersuchungen beispielsweise beim Mandrill (*Mandrillus sphinx*) bestätigt (Dixson et al. 1993). Auch beim Berggorilla (*Gorilla gorilla beringei*) gibt es die männliche Dominanz. Hier leben Männchen entweder allein oder mit mehreren Männchen mit einer Gruppe von Weibchen zusammen und auch hier pflanzen sich eher die dominanten Männchen fort (Robbins 1995 und 1999).

Einige Arten der Lemuren (Lemuriformes) zeigen hingegen weibliche Dominanz. Dies wurde beispielsweise beim Grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*) in einer Zuchtkolonie

beobachtet. Hier ist das Weibchen das dominante Geschlecht, wenn es um Nahrung oder auch um die Paarung geht (Radespiel und Zimmermann 2001).

Bei Vögeln kommt ebenfalls soziale Dominanz vor. Bei einigen Arten scheint der Schnabel ein wichtiges Mittel zur Etablierung einer Rangfolge zu sein. Schjelderup-Ebbe (1922, zitiert in Masure und Allee 1934, Drews 1993) hat entdeckt, dass bei Haushühnern die Rangfolge durch die Häufigkeit des Pickens anderer Individuen entschieden wird (engl. „peck-order“). Das ranghöchste Huhn pickt andere Hühner, während die anderen Hühner nicht zurück picken. Rangniedrige Hühner hingegen werden häufig gepickt, picken aber selbst selten oder nicht zurück.

Bei Pinguinen ist die soziale Dominanz nicht bekannt. Pinguine leben monogam in großen Kolonien und die Individuen scheinen egalitär zu leben. Bei Pinguinen gibt es keinen Sexualdimorphismus oder keine gravierenden Unterschiede im Phänotyp. Agonistisches Verhalten wurde bei Pinguinen in verschiedenen Kontexten beobachtet. Adelpinguine (*Pygoscelis adeliae*) beispielsweise zeigen höhere Aggression während der Brutphase und Jungenaufzucht im Vergleich zu Individuen, die nicht brüten. Der Bruterfolg bei Individuen mit höherer Aggressionsbereitschaft ist größer als bei Individuen, die weniger aggressive Verhaltensweisen zeigen (Spurr 1974). Agonistisches Verhalten tritt auch bei der Verteidigung des Nestes oder gegenüber Fressfeinden auf. Königspinguine (*Aptenodytes patagonicus*) müssen sich am Rand der Kolonie häufiger mit ihren Fressfeinden auseinandersetzen, die Häufigkeit der Schnabelhiebe und Flossenschläge nimmt jedoch vom Rand zur Mitte der Kolonie zu (Côté 2000), da die Dichte der Individuen von außen nach innen zunimmt und deshalb das Territorium vermehrt verteidigt wird.

Bisher ist ebenfalls nichts über soziale Dominanz bei gefangenen Pinguinen bekannt. Jedoch könnten sich in einer räumlich begrenzten Kolonie bestimmte Verhaltensmuster etabliert haben, die einer sozialen Dominanz ähnlich sind. Die Individuen unterliegen im begrenzten Raum dem Druck, miteinander auskommen zu müssen. Bei häufigen Konflikten zwischen bestimmten Individuen könnten zum Beispiel beteiligte Individuen, die diese Konflikte oft verloren haben, die Gewinner nun gezielt vermeiden, um weitere Konflikte zu verhindern. In dieser Arbeit sollen zur Klärung dieser Vermutungen zwei Kriterien untersucht werden, die eine soziale Dominanz bei gefangenen Pinguinen bestätigen könnten: (1) „Dominante Individuen zeigen signifikant häufiger aggressive Verhaltensweisen als sie empfangen“ und (2) „ein Individuum ist dominant, wenn es viele Konflikte gewinnt, und subdominant, wenn es viele Konflikte verliert“. Außerdem soll geklärt werden, ob eine soziale Dominanz zwischen den Geschlechtern oder innerhalb von Paaren vorliegt.

1.3 Modellart: Brillenpinguin

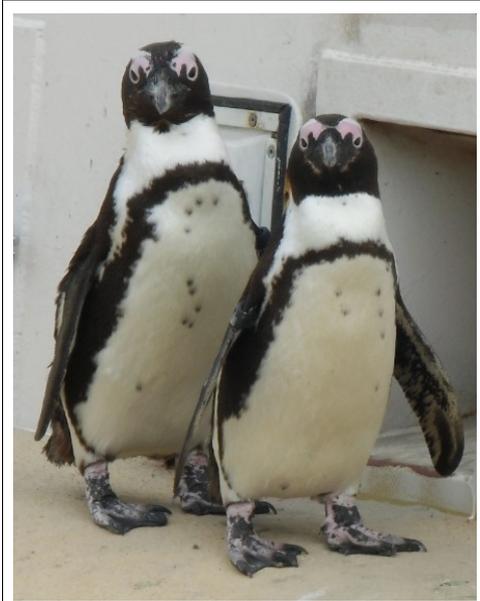


Abbildung 1.1: Zwei Brillenpinguine aus dem Zoo Hannover. Links: Männchen, rechts: Weibchen

Der Brillenpinguin *Spheniscus demersus* ist ein flugunfähiger Vogel und gehört der Ordnung und der Familie der Pinguine (Sphenisciformes und Spheniscidae) an. Der Brillenpinguin gehört zur gleichnamigen Gattung wie auch der Humboldt-, Magellan- und Galapagospinguin. Insgesamt gibt es 18 Pinguinarten. Dabei ist der Brillenpinguin die einzige Art, die sich in Afrika verbreitet hat. Dort besiedelt der ungefähr 60 bis 70 Zentimeter große und ca. drei Kilogramm schwere Vogel vor allem die Westküste Südafrikas und Namibias sowie angrenzende Inseln (z. B. Robben und Dassen Island). Der kalte Benguela-Strom bietet ein reiches Nahrungsangebot, Sardinen

und Sardellen gehören zur Hauptnahrung des Brillenpinguins (Crawford et al. 2013).

Die International Union for Conservation of Nature (IUCN) stufte den Brillenpinguin im Jahre 2013 auf ihrer „Roten Liste der gefährdeten Arten“ als „stark gefährdet“ (engl. „endangered“) ein, da sich die globale Population von 2001 bis 2009 um 50% verringert hat (von 57.000 auf 21.000 Brutpaare, Crawford et al. 2013). Gründe für diese starke Dezimierung sind ein hoher Wettbewerb mit der Fischereiindustrie, Verschmutzung des Wassers mit Abfall und Öl, klimatische Veränderungen und die Verdrängung aus ihrem Lebensraum durch den Menschen. Die Flügel sind schwarz und die rosafarbenen Füße sind mit schwarzen Flecken besetzt. Charakteristisch für jedes Individuum ist die unterschiedliche Anordnung der schwarzen Punkte auf dem weißen Bauch (Crawford et al. 2013, Abbildung 1.1). Brillenpinguine werden in der freien Wildbahn zehn bis zwölf Jahre alt, in Gefangenschaft können sie sogar durchschnittlich 25 Jahre alt werden (Salomon 2011). Ihre Geschlechtsreife erreichen Brillenpinguine mit zwei bis fünf Jahren (Crawford et al. 1999).

Zur Brutzeit, die von Ort zu Ort verschieden ist und die an mehreren Zeitpunkten im Jahr stattfinden kann (Randall und Randall 1981, Cooper 1980), begeben sich die Brillenpinguine an Land, nachdem sie sich längere Zeit Nahrung im Meer beschafft haben. Gewöhnlich kehrt zuerst das Männchen zum Nest zurück, und wartet dort auf seine Partnerin aus dem Vorjahr oder sucht ein neues Weibchen, wenn es zum ersten Mal brütet oder seine ehemalige Partnerin nicht aufzufinden ist. Pinguine brüten in großen Kolonien, beispielsweise auf Saint Croix

Island mit knapp 20.000 Paaren, auf Bird Island sind es über 5000 Paare (Crawford et al. 2009). Der Zeitpunkt, an dem die meisten Paare brüten, kann von Ort zu Ort abweichen. So gibt es auf Saint Croix Island drei große Brutspitzen im Januar, März/ April und Mai/ Juni, während im September ein vierter kleinerer Peak auftritt (Randall und Randall 1981). Auf Dassen Island wurden zwei Hauptpeaks im Juni und November/ Dezember beobachtet, während auf Possession Island nur ein Peak im November vorherrscht. Auf Bird Island wurde bei einer von Menschen gestörten Kolonie nur ein Peak im Mai festgestellt (Cooper 1980). Auf Saint Croix Island beispielsweise beginnen alle Paare im Januar mit der Brut, im zweiten, dritten und vierten Peak brüten dann Paare, die bei der Brut und Jungenaufzucht nicht erfolgreich waren, um ihren Verlust auszugleichen. Aber auch Paare, die im Januar erfolgreich Küken großgezogen haben, brüten erneut. Von diesen Paaren haben 76% in den Jahren 1978 und 1979 ein zweites Mal nach vorheriger erfolgreicher Aufzucht gebrütet, jedoch nur 2% der Paare, die schon ein zweites Mal erfolgreich Küken aufgezogen haben, haben ein drittes Mal gebrütet (Randall und Randall 1981).

Nach der Balz und der Kopulation erfolgt die Eiablage. Die Eier werden ungefähr 21 Tage nach der Rückkehr an Land gelegt. Die Brutzeit beträgt 36 bis 41 Tage (Randall und Randall 1981), wobei sich beide Partner regelmäßig bei der Nestwache und Nahrungsbeschaffung abwechseln. Die Küken werden bis zu zehn Tagen nach dem Schlüpfen unter dem Körper ihrer Eltern geschützt und gewärmt und sitzen nach ungefähr 16 Tagen neben den Eltern im Nest (Crawford et al. 2013). Nach durchschnittlich 87 Tagen werden die Küken des ersten Bruttermins flügge, während die Küken des zweiten Termins mit durchschnittlich 97 Tagen eine längere Zeit benötigen, um unabhängig zu werden (Randall und Randall 1981).

Nach der Brut- und Aufzuchszeit gehen die Eltern ins Meer, um dort ihre Fettreserven durch Nahrung wieder zu regenerieren. Die Mauser findet bei den Brillenpinguinen auf Saint Croix Island zwischen September und Dezember statt, währenddessen sie ungefähr 21 Tage an Land bleiben. Vor der Mauser verbringen Brillenpinguine ungefähr 34 Tage, nach der Mauser ungefähr sechs Wochen im Meer, um danach die nächste Brutsaison im Januar zu starten (Randall und Randall 1981).

Paarbeziehungen

Pinguine leben monogam und bleiben ihrem Partner in der Regel treu. Eine Studie von Randall ergab, dass Paare der Brillenpinguine auf Saint Croix Island zu 80-92% auch in der

folgenden Saison miteinander gebrütet haben (Crawford et al. 2013). Auch auf Robben Island am Westkap Südafrikas haben 80 von 85 Erwachsenen Brillenpinguinen denselben Partner wie im Vorjahr gewählt (Crawford et al. 2013).

Die Paarbeziehungen werden von bestimmten Paarverhaltensweisen gekennzeichnet. Dazu gehören vor allem die Kopulation und die „Umarmung von hinten“, die oft vor einer Kopulation beobachtet worden ist. In seltenen Fällen kommen jedoch auch Kopulationen mit fremden Individuen vor (Eggleton und Siegfried 1979). Für Paare ist auch der Nestbau und die gemeinsame Zeit im oder am Nest charakteristisch. Partner zeigen häufig die gegenseitige Gefiederpflege, ein vibrierendes Kopfschütteln oder das gemeinsame Tröten, wobei diese Verhaltensweisen auch bei Individuen beobachtet worden sind, die keine Partner waren (Eggleton und Siegfried 1979).

Agonistik

Agonistisches Verhalten ist bei Pinguinen sehr oft während der Brutsaison zu beobachten. Bei den Magellanpinguinen, die zur gleichen Gattung wie die Brillenpinguine gehören, kämpfen die Weibchen und Männchen vor der Eiablage um qualitativ hochwertige Nester oder verteidigen ihre Partner, um sie nicht an ihre Konkurrenten zu verlieren (Renison et al. 2003 und 2006). Die Weibchen versuchen, ihre Konkurrentin mit dem Körper aus dem Nest zu drängen und zu beißen (Renison et al. 2003), während die Männchen versuchen, ihren Konkurrenten mit Schnabelhieben und Flossenschlägen zu verdrängen (Renison et al. 2006). Die Kämpfe der Weibchen dauern zwar länger als die der Männchen, dafür treten sie jedoch weniger häufig auf und sind weniger heftig. Die Kämpfe der Männchen zeichnen sich dagegen durch eine höhere Anzahl der Flossenschläge und größere Länge der Schnittwunden aus, die nach Schnabelhieben an der Schnabelbasis entstehen (Renison 2003).

1.4 Fragestellungen

1.4.1. Paarbeziehungen

Die Untersuchungen zur sozialen Organisation des Brillenpinguins sollen im Zoo Hannover stattfinden. Um die Paarbeziehungen im Hinblick auf die Zuchterfahrung und den Zuchtstatus zu bewerten, stellt sich zunächst die Frage, ob die Brillenpinguine im Zoo überhaupt einen Partner aufweisen. Paare können operationell dadurch identifiziert werden, dass sie sich häufiger als andere Tiere in gegenseitiger Nähe aufhalten und untereinander die für Pinguine definierten Paarverhaltensweisen zeigen.

In der Natur werden die Paarbeziehungen vom Lebensraumwechsel zwischen Land und Wasser innerhalb und zwischen zwei Brutphasen bestimmt. In der Brutphase befinden sich beide Partner oft in der Nähe zueinander und Paarverhaltensweisen wie Kopulationen, Nestbau, gemeinsame Zeit im Nest oder gegenseitige Gefiederpflege sind häufig zu beobachten (Eggleton und Siegfried 1977). Zwischen zwei Brutphasen hingegen sind die Partner räumlich voneinander getrennt auf Nahrungssuche, sodass weder die Nähe zueinander noch die Paarverhaltensweisen zu beobachten sind.

In Gefangenschaft ist ein längerer Lebensraumwechsel nicht nötig, da die Pinguine dort gefüttert werden und der Raum für weite Ausflüge zu gering ist. Paare sollten sich in Gefangenschaft während der Brutphase ebenfalls in der Nähe zueinander befinden und Paarverhaltensweisen zeigen. Es stellt sich jedoch die Frage, wie sich die Partner zwischen zwei Brutphasen verhalten. Bleiben sie nahe beieinander oder entfernen sie sich voneinander, so wie es auch in der Natur der Fall ist? Werden die Paarverhaltensweisen zwischen zwei Brutphasen genauso häufig gezeigt wie innerhalb der Brutphasen?

Aus dem Zuchtbuch des Zoos Hannover geht hervor, dass jedes geschlechtsreife Weibchen im Durchschnitt ein bis zwei Mal pro Jahr brütet; Es kam aber auch vor, dass in einem Jahr gar nicht oder sogar bis zu drei Mal gebrütet wurde. Die Brutphasen sind bisher zu verschiedenen Zeitpunkten im Jahr aufgetreten. Eine feste Zeit, in der alle Paare brüten, gibt es deshalb nicht. Bei den Brillenpinguinen im Zoo Hannover treten also Zeiträume auf, in denen einige Paare brüten, andere hingegen nicht.

Die Beantwortung der Frage, wie sich Partner zwischen zwei Brutphasen in Gefangenschaft verhalten, kann durch die Aufnahme von Intervallen mit unmittelbarer Nähe und Paarverhaltensweisen zwischen Partnern erreicht werden. Diese Daten können dann zwischen züchtenden und nicht züchtenden Individuen verglichen werden. Dadurch können Aussagen

über das Verhalten von Partnern zwischen zwei Brutphasen in Gefangenschaft getroffen sowie beurteilt werden, inwieweit die Paarbeziehungen vom Zuchtstatus beeinflusst werden. Folgende Hypothesen können für diese Untersuchung aufgestellt werden, dabei wird zunächst aufgrund mangelnder Erkenntnisse in Gefangenschaft dieselbe Situation wie in der Natur angenommen:

1. Frage: Verändern sich die Paarbeziehungen in Abhängigkeit des Reproduktionsstatus?

1A: Die nicht züchtenden Partner befinden sich signifikant seltener in der Nähe zueinander als züchtende Partner.

1B: Die Dauern und Häufigkeiten der Paarverhaltensweisen sind bei nicht züchtenden Individuen signifikant niedriger als bei züchtenden Individuen.

Bisher ist auch über Veränderungen der Paarbeziehungen in Abhängigkeit des Alters und damit der Zuchterfahrung noch nichts bekannt. Besonders bei Verhaltensweisen wie Kopulation und Kopulationsversuch könnten Unterschiede in der Häufigkeit zwischen jüngeren und älteren Paaren auftreten. Die jüngeren Paare könnten mehr Kopulationsversuche zeigen, da der Kopulationsakt ein hohes Maß an Balancefähigkeit fordert, welches die älteren Individuen durch ihre Erfahrung vermutlich bereits erlangt haben. Bei dem Faktor Nähe kann vermutet werden, dass Partner mit zunehmendem Alter und Zuchterfahrung eine stärkere Bindung durch mehr Vertrauen zueinander entwickeln könnten und damit häufiger in gegenseitiger Nähe zu finden sind.

Folgende Hypothesen sollen hier analysiert werden:

2. Frage: Verändern sich die Paarbeziehungen in Abhängigkeit des Alters?

2A: Es gibt signifikante Unterschiede in der Häufigkeit der Nähe zueinander zwischen jüngeren und älteren Partnern.

2B: Jüngere und ältere Paare unterscheiden sich signifikant in der Dauer und Häufigkeit der Paarverhaltensweisen.

1.4.2. Dominanz

Zunächst sollen allgemeine Daten über die Agonistik der Brillenpinguine im Zoo Hannover dargestellt werden. Dazu soll festgestellt werden, wie hoch das aggressive Potential der Brillenpinguine ist, das heißt, wie häufig aggressive Verhaltensweisen wie Angriffe oder Drohverhalten beobachtet werden konnten und in welchen Kontexten diese auftraten. Außerdem soll die Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen zwischen den Männchen und Weibchen sowie züchtenden und nicht züchtenden Paaren verglichen werden, um zu überprüfen, ob die Aggressivität vom Geschlecht oder Zuchtstatus abhängt.

Da bei Pinguinen bisher nicht über soziale Dominanz berichtet worden ist, wird hier nicht erwartet, dass bei den Brillenpinguinen im Zoo Hannover dominante Individuen in Form von Alpha-Tieren auftreten, die beispielsweise zuerst einen Anspruch auf das Futter oder Geschlechtspartner haben. Dennoch könnte in einer Kolonie auf begrenztem Raum ein hoher sozialer Druck herrschen, denn die Individuen müssen sich gegenseitig akzeptieren, eine Abwanderung in ein anderes Gebiet ist nicht möglich. Häufige Konflikte zwischen bestimmten Individuen könnten dazu führen, dass diese Individuen durch diese Erfahrungen später weitere Konflikte vermeiden, zum Beispiel weil sie oft Konflikte verloren haben und dadurch Verletzungen erlitten haben.

Die soziale Dominanz bei Brillenpinguinen im Zoo Hannover soll nach den Kriterien von Schjelderup-Ebbe (1922) beurteilt werden, der nach der Häufigkeit des Pickens bei Haushühnern eine Rangfolge aufstellen konnte. In dieser Arbeit sollen analog dazu die Häufigkeiten der gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen als Kriterien gewählt werden, um eine soziale Dominanz bei den Brillenpinguinen zu beurteilen. Es ergeben sich folgende Hypothesen:

3. Frage: Kann eine soziale Dominanz durch den Vergleich von gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen festgestellt werden?
 - 3A: Ein Individuum ist dominant, wenn es signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen gezeigt als empfangen hat.
 - 3B: Ein Individuum ist subdominant, wenn es signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen empfangen als gezeigt hat.

Außerdem spielen Kämpfe in der Natur eine große Rolle bei der Etablierung von dominanten

und subdominanten Individuen (Hand 1986, Drews 1993). Deshalb soll der Ausgang verschiedener Konflikte als weiteres Kriterium in dieser Arbeit untersucht werden, um die soziale Dominanz bei Brillenpinguinen zu klären. Die folgende Hypothese wird dazu aufgestellt:

4. Frage: Entscheidet der Ausgang von Konflikten zwischen Dominanz und Subdominanz?

4A: Ein Individuum ist dominant, wenn es signifikant häufig Konflikte gewinnt.

4B: Ein Individuum ist subdominant, wenn es signifikant häufig Konflikte verliert.

Weiterhin soll überprüft werden, ob die soziale Dominanz von den Geschlechtern abhängt. Bei den Säugetieren beispielsweise ist weibliche und männliche Dominanz besonders unter den Primaten verbreitet (Dixson et al. 1993, Robbins 1995 und 1999, Radespiel und Zimmermann 2001). Dazu sollen die Häufigkeiten der gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen zwischen den Geschlechtern und zwischen Partnern verglichen werden. Den Erwartungen nach sollte es weder zwischen den Geschlechtern noch innerhalb der Paare eine soziale Dominanz geben, da Pinguine keinen Sexualdimorphismus aufweisen und in der Natur in Kolonien zusammenleben, in der jedes Individuum egalitär ist. Deshalb ergeben sich diese Hypothesen:

5. Gibt es soziale Dominanz zwischen den Geschlechtern oder innerhalb der Paare?

5A: Es gibt keine soziale Dominanz zwischen den Geschlechtern.

5B: Es gibt keine soziale Dominanz innerhalb der Paare.

2. Material und Methoden

Die Beobachtungsprotokolle der ausgewählten Brillenpinguine aus dem Zoo Hannover wurden mir zur Verfügung gestellt und dann von mir analysiert. Die Beobachtungsprotokolle sind von Ende März bis Anfang Mai 2014 vom Institut für Zoologie erstellt worden.

2.1 Auswahl der Fokustiere

Das Gehege im Zoo Hannover enthält 35 Individuen (Stand: April 14), davon sind 17 Männchen und 18 Weibchen. Insgesamt gibt es vier Jungtiere im Gehege, die ungefähr 4 bis 15 Monate alt sind. Das älteste Individuum im Gehege ist ein Weibchen, welches 28 Jahre alt ist. Zusätzlich zur unterschiedlichen Anordnung der schwarzen Punkte auf dem Bauch können die Brillenpinguine im Zoo Hannover durch die unterschiedlichen Nummern auf den Flügelmarken identifiziert werden.

Insgesamt wurden zehn Fokustiere zufällig ausgewählt, darunter befinden sich fünf Männchen und fünf Weibchen (Tabelle 2.1). Bei der Auswahl der Fokustiere wurde darauf geachtet, dass die Individuen über fünf Jahre alt und damit sicher geschlechtsreif sind und dass zwei offensichtlich zueinander gehörige Partner nicht als Fokustiere bestimmt wurden. Dies wurde bei bisherigen Pilotuntersuchungen festgestellt. Die Namen der Individuen wurden in dieser Arbeit entsprechend ihren Geschlechtern verändert, da einige offiziell eingetragene Zoo-Namen nicht mit dem Geschlecht übereinstimmen.

Tabelle 2.1: Daten der Fokustiere

Verwendeter Name in dieser Bachelorarbeit	Offiziell eingetragener Zoo-Name	Geschlecht	Geburtsdatum
Ingrid	Ingrid	weiblich	05.01.09
Barbara	Barbara	weiblich	17.12.08
Evi	Evi	weiblich	30.05.86
Jaqueline	Jaqueline	weiblich	13.12.08
Sigrid	Sigrid	weiblich	28.02.03
Fred	Fred	männlich	28.12.02
Karl	Kathi	männlich	27.11.89

Wilfried	Wilfried	männlich	18.08.08
Nico	Nicole	männlich	13.11.94
Jörg	Jörg	männlich	23.08.08

Tabelle 2.2: Daten der anderen Individuen im Gehege

Verwendeter Name in dieser Bachelorarbeit	Offiziell eingetragener Name	Geschlecht	Geburtsdatum
Justine-Patrizia	Justin-Patrick	weiblich	07.11.11
Doris-Dolores	Doris-Dolores	weiblich	04.02.13
Johanna-Hanna	Johanna-Hanna	weiblich	09.06.13
Liselotte	Liselotte	weiblich	20.11.08
Christiane	Christiane	weiblich	19.11.08
Olga-Mandy	Olga-Mandy	weiblich	03.11.11
Rita	Rita	weiblich	25.08.08
Marietta	Marietta	weiblich	13.11.94
Dina	Dirk	weiblich	16.11.94
Martina	Martina	weiblich	29.08.94
Petra	Petra	weiblich	15.12.08
Chantal	Chantal	weiblich	01.09.08
Simone	Simone	weiblich	10.09.08
Ben	Bina-Sabrina	männlich	10.06.13
Zino	Zindy-Zelina	männlich	03.11.11
Otto	Otto	männlich	20.08.08
Wolfgang	Wolfgang	männlich	27.12.08
Joachim	Joachim	männlich	22.12.08
Heinrich	Heidi	männlich	22.03.90
Gerd	Gesine	männlich	06.12.92
Ulrich	Uli	männlich	03.12.02
Angelo	Angela	männlich	23.02.03
Klaus	Klaus	männlich	06.09.08
Jeremy-Pascal	Jeremy-Pascal Hope	männlich	28.02.10
Julian-Noel	Julian-Noel	männlich	20.12.13

2.2 Haltung der Fokustiere

Das Außengehege der Brillenpinguine im Zoo Hannover besteht aus einem terrestrischen Bereich und einem Wasserbecken (Abbildung 2.1). Die Fläche des terrestrischen Bereiches beträgt ungefähr 120 Quadratmeter, die des aquatischen Bereichs ungefähr 71 Quadratmeter. Über die zwölf Brutboxen (jeweils 0,77 Quadratmeter groß) können die Brillenpinguine in einen Innenraum gelangen, wenn die Verriegelung von der Außenanlage aus und die zum Innenraum geöffnet sind. Dies war während des Beobachtungszeitraums bei den Brutboxen 108 und 109 über Tag der Fall.

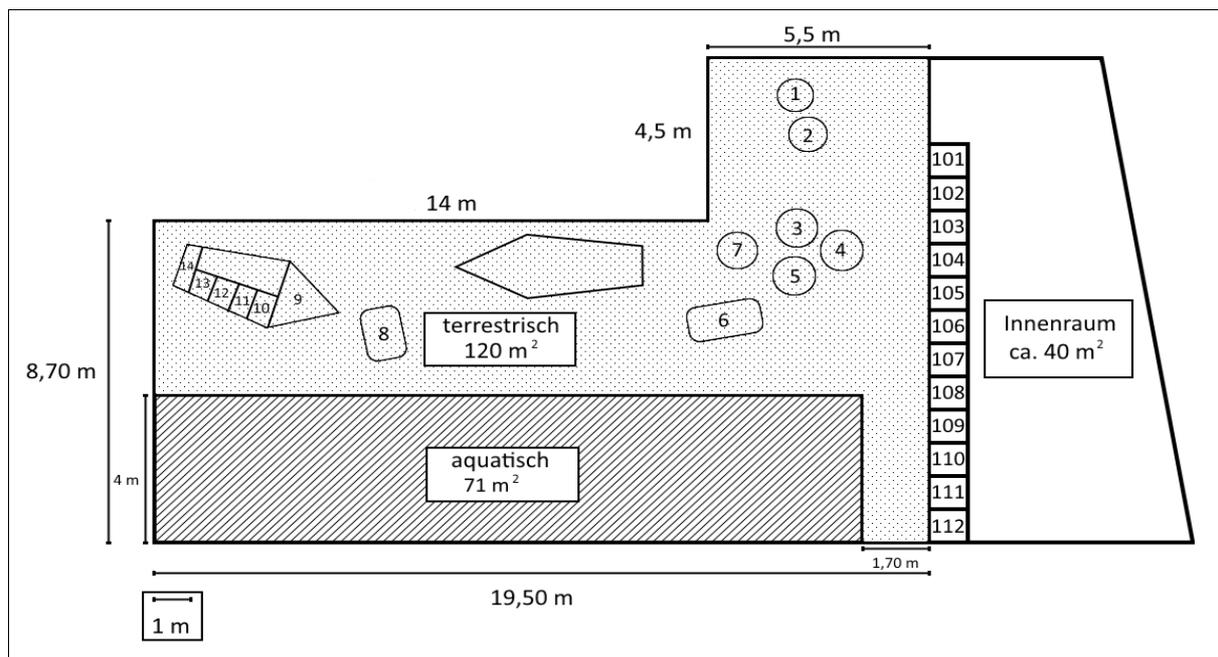


Abbildung 2.1: Skizze des Pinguinengeheges im Zoo Hannover

Die Nummern 1-14 bezeichnen Nistplätze auf der Außenanlage, mit den Nummern 101-112 werden die innen gelegenen Brutboxen gekennzeichnet. Der Innenraum (Größe geschätzt) kann durch die Brutboxen erreicht werden, sofern der Durchgang geöffnet ist.

Das Gehege wurde eigenständig mithilfe eines Zollstockes vermessen, die Größenangaben sind jedoch nicht exakt, sondern gerundet. Der Innenraum ist nicht maßstabsgetreu gezeichnet, da hier eine genauere Vermessung nicht möglich war.

Neben den Brutboxen (Nr. 101 bis 112) sind den Brillenpinguinen auch weitere Plätze zum Nisten angeboten worden. Dazu gehören Fässer (Nr. 1 bis 8) und ein umgedrehtes Boot (Nr. 9 bis 14). Auch in einem anderen Boot (in der Abbildung nicht beschriftet), in dem sich ein

Blumenbeet befindet, sind Kuhlen als Nistplatz vorhanden. Als Nistmaterial wird von den Pinguinen alles verwendet, was sich im Gehege befindet und für sie transportfähig ist. Dazu gehören meistens Steine oder Äste, aber auch Gegenstände, die durch unachtsame Besucher in das Gehege fallen gelassen worden sind.

Das Gehege beinhaltet auch Schutzmöglichkeiten vor unangenehmen klimatischen Bedingungen. Über den Nistfässern 3, 4, 5 und 6 ist ein Sonnenschutz aufgespannt. Wenn es zu warm ist, wird eine Bewässerungsanlage angeschaltet, die sich über den Brutboxen befindet. Bei Unwetter mit starken Regenfällen oder Hagel können sich die Brillenpinguine in ihre überdachten Nester oder in den Innenraum zurückziehen.

Die Brillenpinguine werden drei Mal am Tag mit Lodden, Makrelen oder Heringen gefüttert (11 Uhr, 15 Uhr und 17.30 Uhr), um 15 Uhr gibt es dazu Kommentare einer Tierpflegerin oder eines Tierpflegers.

2.3 Ethogramm

Die Bezeichnungen der Verhaltensweisen wurden ins Deutsche übersetzt, die originalen Bezeichnungen von Eggleton und Siegfried (1977) sind in Klammern hinter den Übersetzungen vermerkt (Tabelle 2.3 und 2.4).

*Tabelle 2.3: Paarverhaltensweisen der Brillenpinguine nach Eggleton und Siegfried (1977)
H = nach Häufigkeit aufgenommen; D = nach Dauer aufgenommen*

Paarverhaltensweisen

<p>Kopulation (H, „<i>Copulation</i>“)</p>	<p>Das Weibchen liegt mit dem Bauch auf dem Boden, das Männchen steigt auf den Rücken des Weibchens und lässt seine Flossen dabei an den Seiten des Weibchens vibrieren. Während sich das Männchen mit seinen Füßen und Flossen bewegt, hält das Weibchen ihren Schwanz aufrecht. Das Männchen legt seinen Kopf nahe an den Kopf des Weibchens und bewegt seinen Schwanz an der weiblichen Kloake hin und her. Während die beiden Kloaken aufeinander gepresst werden, findet die Ejakulation statt. Danach verlässt das Männchen den weiblichen Rücken. Dieser Akt dauert vom Aufstieg zum Abstieg des Männchens zwischen 69 und 228 Sekunden. Das Männchen kann zwischendurch auch bewegungslos auf dem Rücken des Weibchens stehen.</p>
<p>Kopulationsversuch (H)</p>	<p>Das Männchen verlässt den Rücken des Weibchens (z. B. wegen Gleichgewichtsverlusts), bevor die Ejakulation stattfinden konnte.</p>
<p>Umarmung von hinten (H, „<i>Arms act</i>“)</p>	<p>Das Männchen geht von hinten an das Weibchen heran und drückt seinen Bauch an ihren Rücken. Seine Flossen lässt das Männchen an den Seiten des Weibchens vibrieren. Oft drückt das Männchen seinen Schnabel oder Hals an den Nacken des Weibchens und versucht dieses in eine liegende Position zu bringen. Diese Verhaltensweise wird als Vorstufe des Coitus vermutet, wurde aber auch als Begrüßung oder gegenüber den eigenen Küken beobachtet.</p> <p>Wenn ein Weibchen sich weigert, sich auf den Boden zu legen und</p>

	sich von dem Männchen entfernt, das diese Verhaltensweise zeigte, beendet das Männchen sofort die UMARMUNG VON HINTEN. In dieser Situation kann es zu aggressiven Verhaltensweisen kommen, die vom Männchen ausgehen (zum Beispiel SCHNABELHIEBE).
Verhaltenskomplex Nestbau (H)	Als Nistmaterial kommen Steine, Blätter, Zweige, Gras, Stroh, Guano sowie andere weiche und transportierbare Gegenstände in Frage. Der Nestbau wird von beiden Geschlechtern durchgeführt, oft gehen die Partner zusammen auf die Suche nach Nistmaterial. Während der Brutphase sucht der Partner, der gerade nicht die Eier bebrütet und beschützt, nach Nistmaterial.
Suche nach Nistmaterial (H, „ <i>Searching for nest material</i> “)	Bei der Suche nach Nistmaterial läuft das Individuum im Gehege umher und schaut auffällig die oben genannten geeigneten Materialien an, oft werden diese mit dem Schnabel berührt. Dabei kann es auch vorkommen, dass fremde Nester beobachtet werden, um in einem unachtsamen Moment des Nestinhabers dessen Nistmaterial zu klauen.
Transportieren von Nistmaterial (H, „ <i>Carrying nest material</i> “)	Geeignetes Nistmaterial wird mit dem Schnabel aufgenommen und zurück zum Nest transportiert.
Ablegen von Nistmaterial (H, „ <i>Depositing nest material</i> “)	Das Nistmaterial wird im Nest abgelegt, dabei kann der Kopf geschüttelt werden, um verbleibendes Material am Schnabel zu entfernen. Wenn ein Partner im Nest verblieben ist, verbeugt sich dieses entweder zum Partner oder zu der Stelle, an der das Nistmaterial abgelegt worden ist. Zurückkehrende Männchen zeigen manchmal das VIBRIERENDE KOPFSCHÜTTELN zusammen mit seiner Partnerin, bei zurückkehrenden Weibchen ist keine solche Verhaltensweise beobachtet worden. Wenn beide Partner auf der Suche waren, zeigen sie bei der Rückkehr zum Nest oft gemeinsam das VIBRIERENDE KOPFSCHÜTTELN.
Ordnen von Nistmaterial (H, „ <i>Fiddling with nest material</i> “)	Oft wird diese Verhaltensweise von dem Partner gezeigt, der im Nest verblieben ist. Das Nistmaterial, das außen liegt, wird nach innen befördert, dabei kann das VIBRIERENDE KOPFSCHÜTTELN auftreten. Auch wenn der andere Partner mit neuem Material

	ankommt und dieses unbedacht ins Nest fallen lässt, wird dieses von dem im Nest verbliebenen Partner neu arrangiert. Material kann dabei auch aus dem Nest geschafft werden.
Gemeinsam im Nest (D und H)	Mindestens zwei Individuen befinden sich an oder in einem Nistplatz.
Vibrierendes Kopfschütteln (H, „ <i>Vibratory head shake</i> “)	Der Kopf wird nach vorn gebeugt, sodass sich der Schnabel nahe des Bauches befindet und nach unten gerichtet ist. Der Schnabel ist geschlossen oder leicht geöffnet. In dieser Position wird der Kopf von der einen Seite vibrierend hin und her bewegt. Diese Verhaltensweise ist bei einzelnen Individuen, bei Partnern oder bei „befreundeten“ Individuen beobachtet worden.
Gemeinsames Tröten (H, „ <i>Mutual ecstatic</i> “)	Mindestens zwei Individuen stehen voreinander oder seitlich zueinander, senken dabei die Köpfe, sodass der Schnabel in der Nähe des Bauches zum Boden gerichtet ist. Dabei geben sie laute, trompetenähnliche Geräusche von sich. Der Hals des einen Individuums kann den Nacken des anderen Individuums berühren. Diese Verhaltensweise ist auch in einer aufrechten Position möglich: Hier sind Hals und Nacken lang gestreckt, der Schnabel zeigt senkrecht nach oben und dies wird ebenfalls von lauten Geräuschen begleitet.
Gegenseitige Gefiederpflege (D und H, „ <i>Allopreening</i> “)	Individuum 1 knabbert mit seinem Schnabel am Federkleid des Individuums 2 und säubert dieses. Gleichzeitig kann Individuum 2 diese Verhaltensweise ebenfalls zeigen; Wenn es aber nicht möglich ist, Individuum 1 mit dem Schnabel zu erreichen, vibriert Individuum 2 mit dem Schnabel in der Luft. Die GEGENSEITIGE GEFIEDERPFLEGE ist meist auf die Bereiche Kopf, Hals, Nacken und Schulter beschränkt. Diese Verhaltensweise tritt bei Partnern, „befreundeten“ Individuen, zwischen Eltern und Küken und Küken untereinander auf.

Tabelle 2.4: Agonistische Verhaltensweisen nach Eggleton und Siegfried (1977)

H = nach Häufigkeit aufgenommen; D = nach Dauer aufgenommen

<i>Aggressive Verhaltensweisen</i>	
Drohen (H, „Point“ und „Gape“)	Beim Drohverhalten zeigt der Schnabel eines Individuums direkt auf das Objekt der Bedrohung. Hals und Nacken sind dabei lang gestreckt, die Flossen liegen eng am Körper an. Die Augen können weit geöffnet sein, zwinkern oder halb geschlossen sein. Der Schnabel ist geschlossen („Point“) oder weit geöffnet („Gape“). Diese Verhaltensweise kann im Sitzen, Liegen und in der Hocke gezeigt werden.
Angriff	Ein Angriff bezeichnet alle Verhaltensweisen mit Körperkontakt in aggressiven Situationen.
Schnabelhiebe (H, „Peck“ und „Beak-slapping“)	Zwei oder mehrere Individuen picken sich gegenseitig mit dem Schnabel („Peck“). Dabei können die Schnäbel sich verhaken, dann verdrehen die Individuen die Köpfe oder ziehen in entgegengesetzte Richtungen. Kopf, Nacken und Rücken sind Körperstellen, die häufig von SCHNABELHIEBEN getroffen werden. Des Weiteren können zwei oder mehrere Individuen auch gegenüber stehen und ihren Kopf schnell hin und her bewegen. Dabei berühren sich die Schnäbel, wobei ein klapperndes Geräusch entsteht („Beak-slapping“). Auch SCHNABELHIEBE, die nur von einem Individuum ausgehen, sind möglich.
Flossenschläge (H)	Zwei oder mehrere Individuen schlagen sich gegenseitig mit ihren Flossen. Es ist auch möglich, dass nur ein Individuum ein anderes mit seinen Flossen schlägt.
Scheinangriff (H)	Individuen zeigen zwar SCHNABELHIEBE oder FLOSSENSCHLÄGE, treffen ihren Gegner aber nicht.
<i>Submissive Verhaltensweisen</i>	
Ausweichen (H)	Ein Individuum geht bewusst einem anderen aggressiven Individuum aus dem Weg, nachdem dieses ihm gedroht hat oder einen

	SCHEINANGRIFF gezeigt hat. Es hat aber noch keinen ANGRIFF mit Körperkontakt gegeben.
Fliehen (H)	Ein Individuum flieht nach einer Auseinandersetzung (nach ANGRIFF, SCHEINANGRIFF oder DROHEN), das heißt, es nimmt einen deutlichen Abstand zum anderen aggressiven Tier ein.

2.4 Datenaufnahme

Die Beobachtungen wurden nach der „Focal sampling“ und der „Continuous recording“ Methode durchgeführt (Altman 1974). Dabei wurden jedoch nur die Verhaltensweisen aus dem Ethogramm berücksichtigt. Jedes Fokustier wurde jeweils in Zeitintervallen von 30 Minuten pro Beobachtungstag beobachtet. Die Individuen wurden in zwei Blöcke eingeteilt, die Geschlechter wurden dabei gemischt. Die Individuen eines Blocks wurden morgens von neun bis zwölf Uhr beobachtet, die des anderen Blocks am späten Nachmittag von 16 bis 19 Uhr. Jeden Tag wurden die beiden Blöcke getauscht und auch die Reihenfolge der Fokustiere innerhalb der jeweiligen Blöcke wurde täglich zufällig variiert. Jedes Fokustier wurde 20 Beobachtungstage lang innerhalb eines gesamten Zeitraums von 36 Tagen beobachtet.

Wenn die Verhaltensweisen, die als Dauer aufgenommen wurden, länger als zehn Sekunden unterbrochen wurden, wurde dies als eine neue Situation gewertet. Bei der Verhaltensweise „gemeinsam im Nest“ musste mindestens ein Individuum vollständig im Nest gewesen sein, ein weiteres musste mindestens die Hälfte seines Körpers über die Nestgrenze bewegt haben, damit die Zeit genommen wird.

Alle aggressiven und submissiven Verhaltensweisen wurden als Häufigkeit aufgenommen, wenn diese in einem Umkreis des Fokustieres von bis zu einem Meter auftraten. Außerdem wurde notiert, in welchem Kontext die Verhaltensweisen auftraten. Zu diesen zählten:

- räumlicher Konflikt (= aggressive oder submissive Verhaltensweisen im freien Raum)
- Nestverteidigung (= aggressive Verhaltensweisen eines Nestinhabers gegenüber eines anderen Individuums, das dem Nest zu nahe gekommen ist)
- Futter
- Pfleger im Gehege

- Verteidigung des Partners (= aggressive Verhaltensweise von Individuum 1, wenn Individuum 2 dem Partner des Individuums 1 zu nahe gekommen ist)

„Time out“

Wenn sich ein Fokustier während seines Beobachtungsintervalls plötzlich außer Sicht befand, das heißt an einem Ort, den der Beobachter von außerhalb des Geheges nicht einsehen konnte, wurde im Protokoll die Notiz „time out“ hinzugefügt. Die Zeit der Abwesenheit wird gestoppt und notiert. Wenn ein Fokustier während der Beobachtungszeit des zugehörigen Blocks gar nicht auffindbar war, wurde es an einem anderen Beobachtungstag beobachtet.

Gegenseitige Nähe

Nach der „Instantaneous sampling“ Methode wird der nächste Nachbar im Abstand bis zu einer Körperlänge des Fokustieres zu Beginn jeder Minute des Beobachtungsintervalls im Protokoll vermerkt, sodass jedes Fokustier innerhalb seines Beobachtungsintervalls insgesamt auf 31 Intervalle kommt. Wenn sich zu den bestimmten Intervallen kein Individuum in der Nähe des Fokustieres aufhält oder das Fokustier sich außer Sichtweite (zum Beispiel im Wasser oder in einem nicht einsehbaren Nest) befindet, werden diese Situationen entsprechend im Protokoll mit „keiner“ oder „unbekannt“ vermerkt.

2.5 Datenanalyse und Statistik

Einteilung der Fokustiere in die zu untersuchenden Gruppen

Die Fokustiere und ihre Partner wurden anhand ihres Reproduktionsstatus und Alters in jeweils zwei Gruppen eingeteilt, um den Einfluss von Reproduktionsstatus und Alter auf das Verhalten und die Nähe zu testen. Paare, bei denen Kopulationen, Kopulationsversuche oder Gelege während des Beobachtungszeitraums festgestellt wurden, werden in die Gruppe „züchtend“ eingeteilt. Die anderen Paare, die diese Verhaltensweisen nicht gezeigt haben, bilden die Gruppe „nicht züchtend“ (Tabelle 2.5).

Als jüngere Paare (Tabelle 2.6) wurden Individuen angesehen, die fünf Jahre und jünger waren, während in den älteren Paaren die Individuen über fünf Jahre alt waren (Stand April 2014). Laut Zuchtbuch des Zoos Hannover haben die jüngeren Paare erst ein bis vier Mal zusammen gebrütet und verfügen deshalb über eine noch geringe Zuchterfahrung, während die älteren Paare sieben bis dreizehn Gelege miteinander hatten.

*Tabelle 2.5: Einteilung der Fokustiere und deren vermuteten Partner nach Reproduktionsstatus, die Fokustiere sind **fett** gedruckt*

züchtend	Nicht züchtend
Evi und Ulrich	Barbara und Wolfgang
Ingrid und Jeremy-Pascal	Nico und Marietta
Jaqueline und Klaus	Wilfried und Simone
Sigrid und Angelo	Fred und Marietta
Jörg und Petra	Karl und Dina

*Tabelle 2.6: Einteilung der Fokustiere und deren vermuteten Partner nach Alter (Stand April 2014), die Fokustiere sind **fett** gedruckt*

Junge Paare	Alter (Jahre)	Alte Paare	Alter (Jahre)
Ingrid und Jeremy-Pascal	5 und 4	Evi und Ulrich	28 und 11
Barbara und Wolfgang	5 und 5	Sigrid und Angelo	11 und 11
Jaqueline und Klaus	5 und 5	Fred und Marietta	11 und 19
Wilfried und Simone	5 und 5	Karl und Dina	14 und 19
Jörg und Petra	5 und 5	Nico und Marietta	19 und 19

Die Datensätze der Gruppen werden statistisch mithilfe des Mann-Whitney-U-Tests (MWU-Test) verglichen mit einem Stichprobenumfang von je fünf in jeder Gruppe. Die Nullhypothese besagt, dass keine signifikanten Unterschiede zwischen den jeweiligen Gruppen festgestellt werden, die Alternativhypothese bestätigt dagegen signifikante Unterschiede. Die jeweiligen Hypothesen werden bei einem Signifikanzniveau von 95% ($\alpha=0,05$) angenommen beziehungsweise abgelehnt.

Paarbeziehungen

Nähe

Für jedes Fokustier wurde während seiner 20 Beobachtungstage in jeweils insgesamt 620 Intervallen der unmittelbare Nachbar notiert. Aus der Differenz zwischen allen 620 Inter-

vallen und den Intervallen, an denen das Fokustier nicht in Sichtweite des Beobachters war, ergibt sich die Anzahl der „sichtbaren Intervalle“. Nach den absoluten Häufigkeiten werden die ermittelten Nachbarn in drei Kategorien eingeteilt: Zur ersten Kategorie zählen die Intervalle, an denen das Fokustier keinen Nachbarn aufwies. Die zweite Kategorie besteht aus dem Individuum, das am häufigsten in der Nähe des Fokustieres zu finden war und wird als „bevorzugtes Individuum“ bezeichnet. Die dritte Kategorie umfasst die Häufigkeiten aller anderen Individuen, die sich während der Beobachtungsintervalle in der Nähe des Fokustieres befanden. Wenn das Fokustier zu einem Intervall sein bevorzugtes Individuum und noch gleichzeitig andere Individuen als Nachbarn hatte, so wird diese Gegebenheit zur dritten Kategorie gezählt. Die relativen Häufigkeiten wurden anhand der absoluten Häufigkeiten der verschiedenen Kategorien im Vergleich zu den absoluten Häufigkeiten der sichtbaren Intervallen berechnet.

Die Häufigkeiten der Intervalle, in denen sich das Fokustier in der Nähe eines bevorzugten Individuums befand, werden mithilfe des Chi-Quadrat-Tests auf Signifikanz überprüft. Der Erwartungswert ergibt sich hier aus dem Quotienten $exp=N/k$. Die Summe N bezeichnet alle sichtbaren Intervalle, von denen die Intervalle, in denen das Fokustier keinen unmittelbaren Nachbarn aufwies, abgezogen werden. Es werden hier also nur die Intervalle berücksichtigt, an denen das Fokustier ein anderes Individuum als Nachbar hatte. Die Variable k entspricht einem Wert von 34, da während der Beobachtungszeit 35 Individuen im Gehege waren und sich das Fokustier nicht selbst als Nachbarn haben kann. Der Chi-Quadrat-Wert wird mithilfe der Anzahl der beobachteten Intervalle („obs“), an denen sich das Fokustier in der Nähe seines bevorzugten Individuums befand, und der erwarteten Anzahl („exp“) berechnet:

$$\chi^2 = \frac{(obs - exp)^2}{exp}$$

Auf der Basis dieser signifikanten Nähe sollen die Fokustiere ihren Partnern zugeordnet werden. Diese mögliche Partnerschaft wird anschließend mithilfe der Paarverhaltensweisen überprüft. Zur Überprüfung des Unterschieds zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren in der Häufigkeit der Nähe zum Partner wird der Mann-Whitney-U-Test angewendet.

Bei der Analyse der Nähe ist zu beachten, dass in ca. 25 von insgesamt 200 Beobachtungsintervallen unmittelbare Nachbarschaften artifiziell durch die Fütterung zustande gekommen waren.

Analyse der Paarverhaltensweisen

Um Unterschiede zwischen züchtenden und nicht züchtenden sowie jüngeren und älteren Paaren in der Dauer und Häufigkeit bestimmter Paarverhaltensweisen zu analysieren, werden die Fokustiere mit ihren vermuteten Partnern in zwei Gruppen eingeteilt. Für jedes Paar wird die Dauer oder Häufigkeit bestimmter Paarverhaltensweisen anhand des Beobachtungsprotokolls ermittelt. Bei den Verhaltensweisen „gemeinsam im Nest“ und „gegenseitige Gefiederpflege“ sind sowohl die Dauer als auch die Häufigkeit relevant, beide Größen werden jedoch getrennt voneinander analysiert. Die Verhaltensweisen „vibriierendes Kopfschütteln“, „gemeinsames Tröten“ und die Verhaltensweisen des „Komplex Nestbaus“ werden nach Häufigkeit überprüft. Bei den jüngeren und älteren Paaren werden zusätzlich die Verhaltensweisen „Kopulation“, „Kopulationsversuch“ und „Umarmung von hinten“ getestet. Diese Verhaltensweisen werden nicht bei den züchtenden und nicht züchtenden Paaren berücksichtigt, da diese Verhaltensweisen zur Einteilung dieser Gruppen genutzt wurden. Zur Überprüfung der Unterschiede zwischen den jeweiligen Gruppen wird der Mann-Whitney-U-Test angewendet.

Dominanz

Aggressives Potential

Zur Überprüfung, ob die Brillenpinguine überhaupt ein aggressives Potential aufweisen, werden alle aggressiven Verhaltensweisen analysiert. Zu diesen Verhaltensweisen zählen Drohen, Schnabelhiebe, Flossenschläge und Scheinangriffe, die jeweils vom Fokustier gezeigt worden sind. Dabei wird nicht beachtet, ob diese Verhaltensweisen gegenüber einem Individuum oder mehreren Individuen gleichzeitig aufgetreten sind, das heißt, die jeweiligen Verhaltensweisen werden dann einfach gewertet.

Die Gesamtsumme dieser Verhaltensweisen wird zunächst als Rate pro Stunde Beobachtungszeit dargestellt. Danach soll dargestellt werden, welche aggressiven Verhaltensweisen am häufigsten auftreten und in welchem Kontext die meisten dieser Verhaltensweisen registriert worden sind.

Die Häufigkeiten der aggressiven Verhaltensweisen soll ebenfalls zwischen züchtenden und nicht züchtenden sowie weiblichen und männlichen Fokustieren verglichen werden. Dazu wird der Mann-Whitney-U-Test verwendet.

Dominanz: Kriterium 1

Die beiden Kriterien, die in dieser Arbeit zur Beurteilung einer sozialen Dominanz bei

Brillenpinguinen gewählt worden sind, sollen im Folgenden zunächst getrennt voneinander analysiert werden. Für das erste Kriterium sind die aggressiven Verhaltensweisen relevant. Mithilfe zweier Dominanzmatrizen soll zunächst die Verteilung von aggressiven und submissiven Verhaltensweisen zwischen den Fokustieren und allen anderen Individuen im Gehege des Zoos in Hannover veranschaulicht werden, um über diese Matrizen Hinweise auf Dominanz abzuleiten. Dazu wird eine Dominanzmatrix mit aggressiven Verhaltensweisen und eine andere mit submissiven Verhaltensweisen erstellt. Zu den aggressiven Verhaltensweisen zählen Drohen, Schnabelhiebe, Flossenschläge und Scheinangriffe. Bei den submissiven Verhaltensweisen werden Vermeidung oder Flucht vor oder nach Konflikten berücksichtigt. Die in Zeilen aufgelisteten Individuen sind diejenigen, die eine Verhaltensweise aktiv zeigen, während die in Spalten aufgelisteten Individuen die genannten Verhaltensweisen empfangen haben. Bei einem dyadischen Konflikt, in dem beide Individuen aggressive Verhaltensweisen gezeigt haben, wird dies sowohl auf der aktiven als auch auf der passiven Seite vermerkt, es erfolgen somit zwei Einträge in die Matrix. Bei Konflikten, an denen mehrere Individuen beteiligt sind, werden diese in dyadische Konflikte aufgespalten und demnach in die Matrix eingetragen.

Durch einen Binomialtest soll überprüft werden, ob ein Fokustier signifikant häufiger aggressive Verhaltensweisen gezeigt oder empfangen hat. Dazu werden die Gesamtsummen der aktiven und passiven Seite jedes Fokustieres gegenübergestellt und getestet, ob die Anzahl der gezeigten aggressiven Verhaltensweisen (m) signifikant größer ist als die Gesamtsumme von gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen (n). In diesem Test wird eine 50%-Erwartung (P_0) angenommen und die Irrtumswahrscheinlichkeit liegt bei $\alpha=0,05$. Damit ergibt sich ein kritischer Wert von 1,6449. Die Teststatistik lautet:

$$Z = \frac{m - n \cdot P_0}{\sqrt{n \cdot P_0 \cdot (1 - P_0)}}$$

Legende der Teststatistik des Binomialtests:

Z = Teststatistik; m = Anzahl der gezeigten aggressiven Verhaltensweisen; n = Gesamtsumme der gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen; P₀ = 50%

Dominanz: Kriterium 2

Als nächstes werden die Ausgänge der dyadischen körperlichen Konflikte als zweites Kriterium analysiert, um Hinweise auf soziale Dominanz bei den Brillenpinguinen zu erlangen. Dazu werden alle körperlichen Konflikte der Fokustiere ausgewertet, bei denen der

Beobachter einen deutlichen Ausgang ermitteln konnte. Als „körperliche Konflikte“ werden hier Konflikte definiert, die aggressive Verhaltensweisen wie Schnabelhiebe oder Flossenschläge beinhalten. Ein körperlicher Konflikt gilt als gewonnen, wenn sich das andere Individuum nach diesem Konflikt deutlich über eine Körperlänge eines Brillenpinguins vom Fokustier entfernt. Wenn das Fokustier sich selbst nach einem körperlichen Konflikt von einem anderen Individuum über eine Körperlänge entfernt, so gilt dieser Konflikt für das Fokustier als verloren. Bleiben beide Parteien eines körperlichen Konflikts nach diesem ungefähr innerhalb einer Körperlänge nebeneinander stehen, so kann kein Gewinner oder Verlierer bestimmt werden und der Konflikt wird als „unentschieden“ bewertet.

Die Ergebnisse können hier nur relativ nach der Häufigkeit der gewonnenen, verlorenen und unentschieden ausgegangenen Konflikte analysiert werden, da aufgrund der geringen Datenmenge kein statistischer Test möglich ist.

Dominanz zwischen den Geschlechtern und innerhalb der Paare

Des Weiteren sollen Unterschiede im aggressiven Verhalten innerhalb und zwischen den Geschlechtern untersucht werden. Dazu wird die Häufigkeit der aktiven und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen der Fokustiere jeweils gegenüber anderen Weibchen oder Männchen verglichen. Um signifikante Unterschiede zu ermitteln, wird der Wilcoxon-Rangsummentest angewendet. Die Nullhypothese besagt, dass keine signifikanten Unterschiede zwischen den jeweiligen Gruppen festgestellt werden, die Alternativhypothese bestätigt dagegen signifikante Unterschiede. Die jeweiligen Hypothesen werden bei einem Signifikanzniveau von 95% ($\alpha=0,05$) angenommen beziehungsweise abgelehnt.

Um auf Dominanz innerhalb der Paare zu testen, werden die Häufigkeiten der aggressiven Verhaltensweisen, die vom Fokustier gegenüber dem Partner gezeigt wurden, und die Häufigkeiten der aggressiven Verhaltensweisen, die das Fokustier vom Partner empfangen hat, miteinander verglichen. Aufgrund der geringen Datenmenge ist kein statistischer Test möglich.

3. Ergebnisse

3.1 Paarbeziehungen

3.1.1. Nähe

Zuerst soll festgestellt werden, ob sich die Fokustiere oft in der Nähe von anderen Individuen aufhalten und ob eine Präferenz für ein bestimmtes Individuum als Nähepartner vorliegt. Mithilfe dieser Analyse soll überprüft werden, ob eine Zuordnung von Partnern zu den Fokustieren auf der Basis der körperlichen Nähe möglich ist.

Die absoluten Häufigkeiten zeigen deutlich, dass jedes Fokustier nur ein Individuum bevorzugt in seiner unmittelbaren Nähe hatte, die relative Häufigkeit reicht hierbei von 19 bis 68% und weist damit auf starke individuelle Schwankungen hin (Abbildung 3.1). Der Anteil anderer Individuen ist im Vergleich dazu sehr gering. Die relative Häufigkeit liegt hier in einem Bereich von 1 bis 8,8%.

Komplementär schwankt auch die Intervallhäufigkeit für das Fehlen eines unmittelbaren Nachbarn. Die Werte liegen hier zwischen 26 und 76%. Auffällig ist, dass die Fokustiere, die relativ wenige Intervalle in Nachbarschaft zu einem bevorzugten Individuum verbringen, dafür einen deutlich erhöhten Anteil an Intervallen ohne Nachbarn zeigen, während der Anteil anderer Individuen als Nachbarn relativ konstant gering bleibt.

Bei den Fokustieren Jaqueline, Karl, Sigrid, Jörg, Evi, Ingrid und Barbara liegt der relative Anteil der Intervalle, zu denen sich ein bevorzugtes Individuum in deren Nähe befand, bei nahezu 50% oder höher. Die relativen Anteile der Intervalle mit einem bevorzugten Individuum liegen hingegen bei den Fokustieren Nico, Wilfried und Fred deutlich niedriger (im Bereich von ungefähr 20 bis 40%).

Um die relativen Anteile der Fokustiere an der Nachbarschaft zu ihren bevorzugten Individuen auf Signifikanz zu überprüfen, wurde der Chi-Quadrat-Test angewendet. Die berechneten Chi-Quadrat-Werte zeigen, dass sich alle Fokustiere signifikant häufiger in der Nähe eines bestimmten Individuums befanden als erwartet (Tabelle 3.1). Auf der Basis dieser Daten weisen alle Fokustiere einen Partner auf.

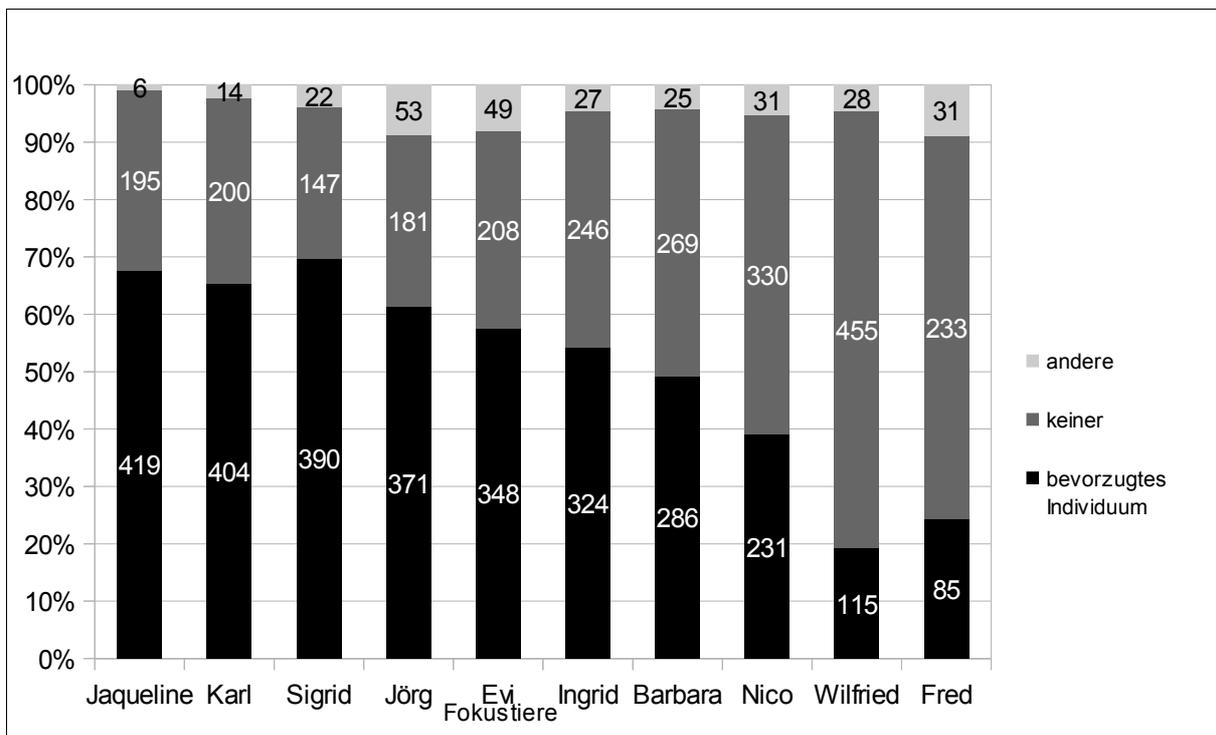


Abbildung 3.1: Vergleich der unmittelbaren Nachbarn der Fokustiere

Die relativen Anteile sind im Vergleich zu den sichtbaren Intervallen berechnet worden. Als „bevorzugtes Individuum“ ist das Individuum gewählt worden, das sich am häufigsten in der Nähe des Fokustieres aufgehalten hat. Die Kategorie „keiner“ entspricht den Intervallen, an denen das Fokustier keinen unmittelbaren Nachbarn hatte. Individuen, die sich weniger oft als das bevorzugte Individuum in der Nähe des Fokustieres aufgehalten haben, sind in der Kategorie „andere“ zusammengefasst worden. Die Datenbeschriftung entspricht den absoluten Intervallhäufigkeiten in den drei Kategorien.

Zu beachten ist, dass die Fokustiere Nico und Fred beide Marietta als bevorzugtes Individuum hatten. Die absolute Häufigkeit der Intervalle der Nachbarschaft von Nico zu Marietta ist mit 231 Intervallen (relativer Anteil 39%) jedoch deutlich höher als bei Fred und Marietta (85 Intervalle). Der relative Anteil der Intervalle der Nachbarschaften ist bei Fred und Marietta jedoch mit 24% vergleichsweise hoch, da Fred häufig außer Sichtweite des Beobachters war. Seine absolute Anzahl von 349 sichtbaren Intervallen ist daher im Vergleich zu den anderen Fokustieren sehr gering. Bei den anderen Fokustieren liegt diese absolute Anzahl zwischen 559 und 620 sichtbaren Intervallen.

Tabelle 3.1: Überprüfung der Signifikanz der Intervalle mit unmittelbarer Nachbarschaft des Fokustieres zu einem bevorzugten anderen Individuum

N = Stichprobenumfang, obs = beobachtete Werte, exp = erwartete Werte

Fokustiere mit bevorzugtem Individuum	N	Anzahl der Zeitpunkte mit bevorzugtem Individuum (obs)	Erwartungswert (exp)	Chi-Quadrat	Irrtums-wahrscheinlichkeit
Ingrid und Jeremy-Pascal	333	324	10,0	9829,27	< 10 ⁻⁶
Fred und Marietta	116	85	3,4	1950,94	< 10 ⁻⁶
Barbara und Wolfgang	311	286	9,1	8379,53	< 10 ⁻⁶
Evi und Ulrich	397	348	11,7	9687,72	< 10 ⁻⁶
Karl und Dina	418	404	12,3	12480,36	< 10 ⁻⁶
Wilfried und Simone	143	115	4,1	3010,75	< 10 ⁻⁶
Nico und Marietta	262	231	7,7	6470,31	< 10 ⁻⁶
Jaqueline und Klaus	425	419	12,5	13219,38	< 10 ⁻⁶
Jörg und Petra	424	371	12,5	10307,36	< 10 ⁻⁶
Sigrid und Angelo	412	390	12,1	11783,69	< 10 ⁻⁶

Einen zeitlichen Überblick über den zeitlichen Verlauf der absoluten Häufigkeit der Intervalle, während derer Nico und Marietta sowie Fred und Marietta unmittelbare Nachbarn waren, soll Abbildung 3.2 geben. Hier wurden nur Beobachtungstage berücksichtigt, an denen beide Fokustiere beobachtet worden sind, damit eine bessere Vergleichbarkeit gegeben ist. Das Diagramm zeigt, dass am Anfang des Beobachtungszeitraums Fred kaum in der Nähe von Marietta beobachtet worden ist, während sich Nico und Marietta häufiger in unmittelbarer Nachbarschaft aufhielten. Am Ende des Beobachtungszeitraums ist die absolute Häufigkeit der Nachbarschaft von Fred und Marietta jedoch deutlich erhöht und liegt sogar über den Werten von Nico und Marietta. Marietta hält sich aber zum Ende des Beobachtungszeitraums trotzdem noch oft in der Nähe von Nico auf. Aufgrund dieser Daten sind die Paarbeziehungen von Nico und Fred nicht eindeutig, sodass ihnen auf der Basis von Nähe allein kein Partner zugeordnet werden kann.

3.1.1.1. Einfluss des Zuchstatus und des Alters

Der Vergleich der Anteiligen Nähe zum Partner zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren (Tabelle 3.2) ergab einen statistischen Trend für einen Unterschied zwischen beiden Gruppen (MWU-Test: $U=3$; $n_1=5$; $n_2=5$; $p=0,056$). Die züchtenden Paare weisen häufiger eine unmittelbare Nähe zu ihrem Partner auf als die nicht züchtenden Fokustiere zu ihren bevorzugten Individuen (Abbildung 3.3). Bei jüngeren und älteren Paaren (Abbildung 3.4) wurde in der Anteiligen Nähe zum Partner allerdings kein signifikanter Unterschied festgestellt (MWU-Test: $U=11$; $n_1=5$; $n_2=5$; $p=0,841$).

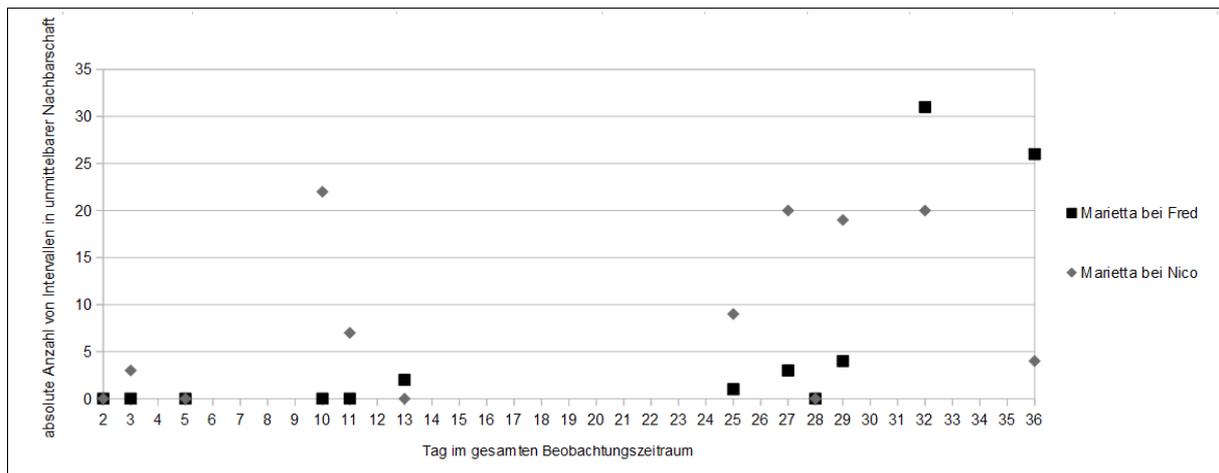


Abbildung 3.2: Absolute Häufigkeiten der Intervalle mit unmittelbarer Nachbarschaft zwischen Fred und Marietta sowie Nico und Marietta im zeitlichen Verlauf des Beobachtungszeitraums

Tabelle 3.2: Relative Häufigkeiten von Nähe bei züchtenden und nicht züchtenden Paaren

züchtende Individuen	relative Häufigkeiten der gemeinsamen Zeitpunkte	nicht züchtende Fokustiere Und ihre bevorzugten Nachbarn	relative Häufigkeiten Der gemeinsamen Zeitpunkte
Ingrid und Jeremy-Pascal	54,27%	Fred und Marietta	24,36%
Evi und Ulrich	57,52%	Barbara und Wolfgang	49,31%
Jaqueline und Klaus	67,58%	Karl und Dina	65,37%
Jörg und Petra	61,32%	Wilfried und Simone	19,23%
Sigrid und Angelo	69,76%	Nico und Marietta	39,02%
Median	61,32%	Median	39,02%

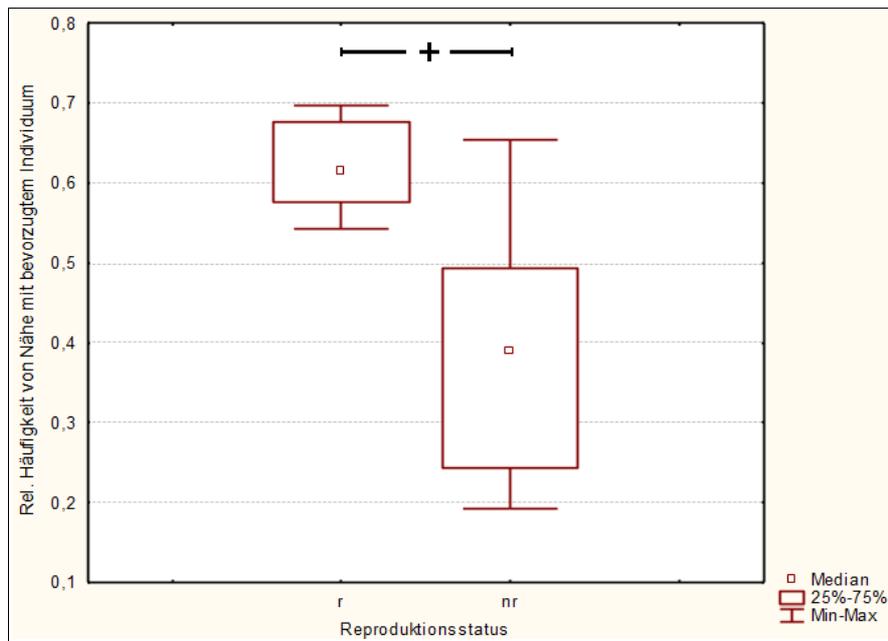


Abbildung 3.3: Relative Häufigkeit der Nähe zwischen Fokustier und seinem bevorzugten Individuum im Vergleich zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren

r = züchtend; *nr* = nicht züchtend

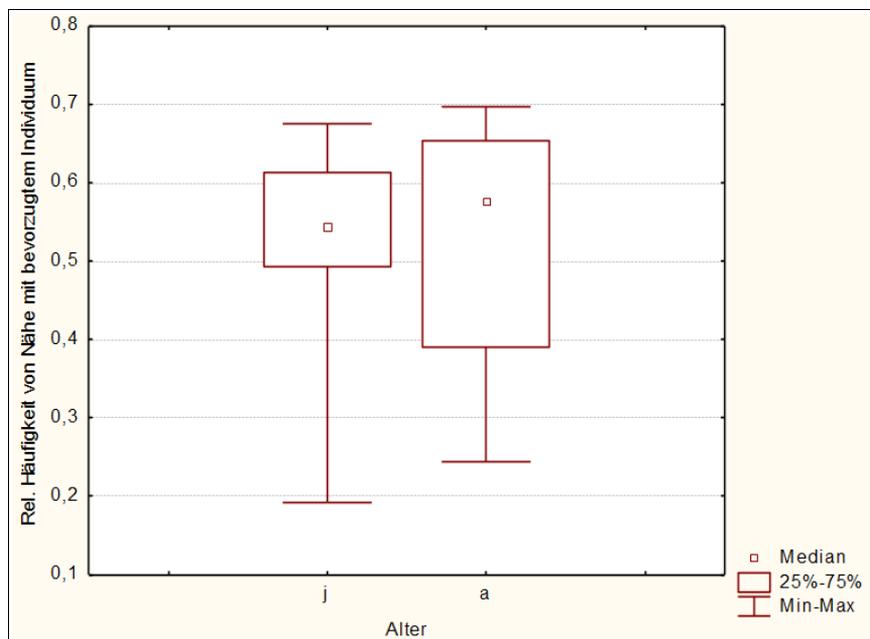


Abbildung 3.4: Relative Häufigkeit der Nähe zwischen Fokustier und seinem bevorzugten Individuum im Vergleich zwischen jüngeren und älteren Paaren

j = jung; *a* = alt

3.1.2 Paarverhaltensweisen

Während des Beobachtungszeitraums wurden Verhaltensweisen aufgenommen, die in der Natur größtenteils nur gegenüber Partnern gezeigt werden. Anhand dieser Daten sollten daher den Fokustieren Partner zugeordnet werden. Es zeigte sich, dass jedes Fokustier die im Ethogramm definierten Paarverhaltensweisen nur gegenüber einem bestimmten anderen Individuum gezeigt hat (Tabelle 3.4). Nur das Fokustier Fred zeigte gegenüber zwei verschiedenen Individuen Paarverhaltensweisen, eines davon ist ein Männchen (ein Kopulationsversuch mit Ulrich). Da hier nur heterosexuelle Paare eine Rolle spielen, konnten demnach die Partner aller Fokustiere identifiziert werden.

Die Fokustiere zeigten häufig die Paarverhaltensweisen „gemeinsam im Nest“ und „gegenseitige Gefiederpflege“, Kopulationen und Kopulationsversuche wurden seltener beobachtet.

Tabelle 3.4: Absolute Häufigkeiten aller Paarverhaltensweisen

Fokustier	2. Individuum	Umarmung von hinten	gemeinsam im Nest	Kopulation	Kopulationsversuch	gegenseitige Gefiederpflege	vibrierendes Kopfschütteln	gemeinsames Tröten	Gesamt Ergebnis
Barbara	Wolfgang	2	11			12	1	5	31
Evi	Ulrich		15			2		2	19
Ingrid	Jeremy-Pascal	1	15	1		1			18
Jaqueline	Klaus		13	1		4	1		19
Sigrid	Angelo		24			5			29
	Marietta	1	4						5
Fred	Ulrich				1				1
Jörg	Petra	1	20	3	3	4	2		33
Karl	Dina	1	24			4	1	2	32
Nico	Marietta		11			8	1	2	22
Wilfried	Simone		4			7	1		12
Gesamt Ergebnis		6	141	5	4	47	7	11	221

3.1.2.1. Einfluss des Zuchtstatus

Das Ergebnis des Mann-Whitney-U-Tests zeigt bei dem Vergleich der Häufigkeit und der Dauer der Verhaltensweise „gemeinsam im Nest“, dass ein statistischer Trend vorliegt (Tabelle 3.5 und Abbildung 3.5 A und B). Die züchtenden Paare zeigten diese Verhaltensweise länger und häufiger. Eine deutliche Signifikanz ($p=0,008$) ist bei den Verhaltensweisen des Nestbau-Komplexes zu erkennen (Abbildung 3.5 C). Die Dauern und Häufigkeiten der Verhaltensweise „gegenseitige Gefiederpflege“ und die Häufigkeiten der Verhaltensweisen „vibrierendes Kopfschütteln“ und „gemeinsames Tröten“ zeigen keine signifikanten Unterschiede zwischen beiden Gruppen (Tabelle 3.5).

3.1.2.2. Einfluss des Alters

In diesem Teil soll festgestellt werden, ob jüngere und ältere Paare die im Ethogramm definierten Paarverhaltensweisen unterschiedlich oft oder lange zeigten. Bei allen getesteten Paarverhaltensweisen ist jedoch weder eine Signifikanz noch ein statistischer Trend festzustellen (Tabelle 3.6). Es kann somit kein Unterschied zwischen jüngeren und älteren Paaren hinsichtlich der Paarverhaltensweisen festgestellt werden.

*Tabelle 3.5: Paarverhaltensweisen bei züchtenden und nicht züchtenden Individuen (**fett**: signifikantes Ergebnis oder statistischer Trend; Rohdaten: Anhang B)*

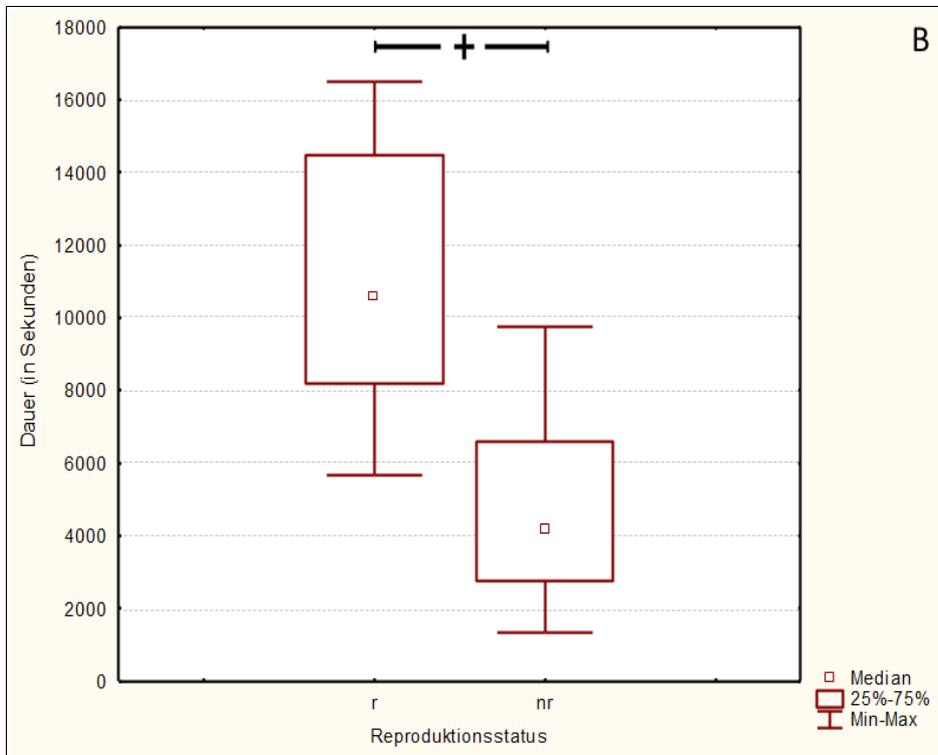
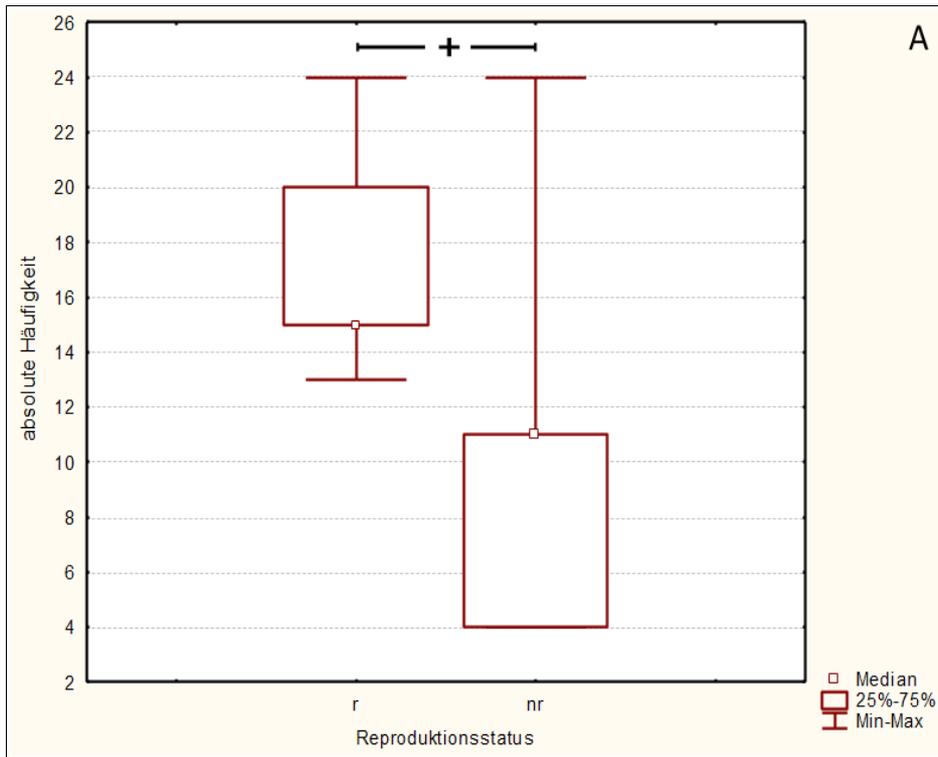
H = Häufigkeit; D = Dauer; U = Teststatistik

Verhaltensweise	U	Irrtumswahrscheinlichkeit
gemeinsam im Nest (H)	4,5	0,095
gegenseitige Gefiederpflege (H)	7,0	0,310
vibrierendes Kopfschütteln (H)	9,5	0,547
gemeinsames Tröten (H)	7,0	0,310
gemeinsam im Nest (D)	3,0	0,056
gegenseitige Gefiederpflege (D)	9,0	0,548
Nestbau (H)	0,5	0,008

Tabelle 3.6: Paarverhaltensweisen bei jüngeren und älteren Individuen (Rohdaten: Anhang C)

H = Häufigkeit; D = Dauer; U = Teststatistik

Verhaltensweise	U	Irrtumswahrscheinlichkeit
Umarmung von hinten (H)	9	0,547619
gemeinsam im Nest (H)	9,5	0,547619
Kopulation (H)	5	0,150794
Kopulationsversuch (H)	10	0,690476
gegenseitige Gefiederpflege (H)	10	0,690476
vibrierendes Kopfschütteln (H)	6,5	0,222222
gemeinsames Tröten (H)	9	0,547619
gemeinsam im Nest (D)	10	0,690476
gegenseitige Gefiederpflege (D)	6	0,222222
Nestbau (H)	10,5	0,690476



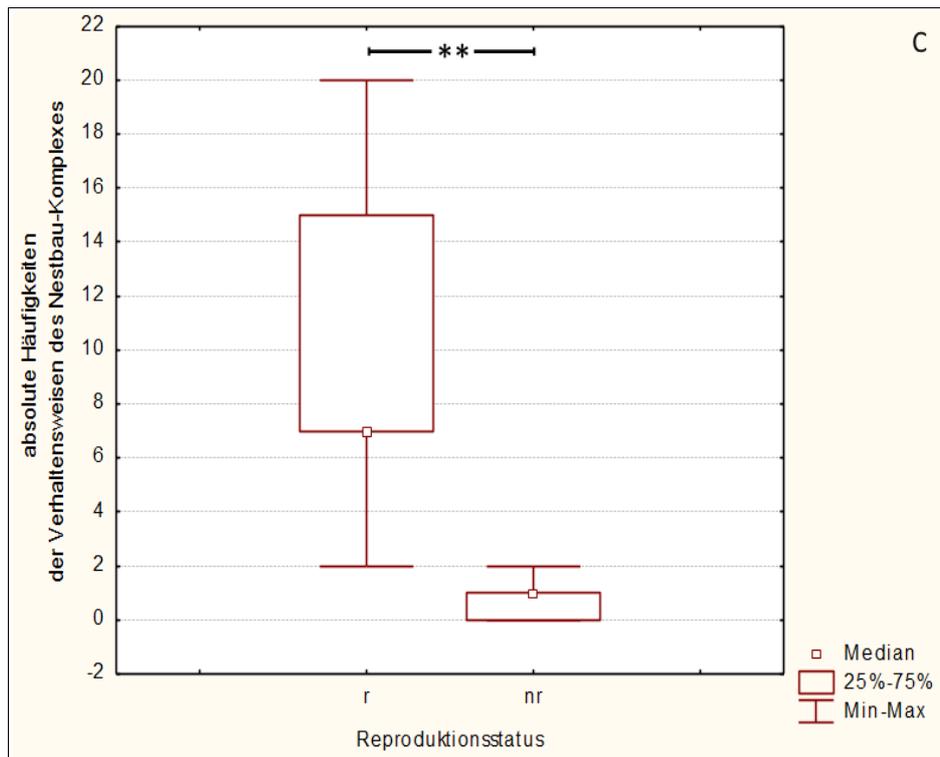


Abbildung 3.5: Absolute Häufigkeit (A) und Dauern (B) der Verhaltensweisen „gemeinsam im Nest“ und Häufigkeit von „Nestbau“ (C) in Abhängigkeit von Zuchtstatus

r = züchtend; nr = nicht züchtend; **: $p < 0,01$; +: $p < 0,1$

3.2 Dominanz

3.2.1. Aggressives Potential

Bei den Brillenpinguinen im Zoo Hannover wurden insgesamt 116 Mal aggressive Verhaltensweisen notiert. Bei insgesamt 100 Stunden Beobachtungszeit, in denen jedes Fokustiere jeweils zehn Stunden beobachtet wurde, traten somit 1,16 aggressive Verhaltensweisen pro Stunde auf. Die Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen variierte stark zwischen den Fokustieren (Tabelle 3.7). Zwischen Männchen und Weibchen ist kein signifikanter Unterschied in der Gesamthäufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen festzustellen (MWU-Test: $U=8$, $n_1=5$, $n_2=5$, $p=0,347$). Bei den Fokustieren, die züchten und nicht züchten, sind ebenfalls keine signifikanten Unterschiede in den Gesamthäufigkeiten erkennbar (MWU-Test: $U=12$, $n_1=5$, $n_2=5$, $p=1,00$). Das aggressive Potential ist demnach nicht vom Geschlecht oder Zuchtstatus abhängig.

Am häufigsten wurde Drohverhalten gezeigt (56,9%). Körperliche Konflikte wurden mit Schnabelhieben durchgeführt (36,2%), während die Verhaltensweise „Flossenschläge“ bei den Fokustieren nie beobachtet wurde. Scheinangriffe kamen eher selten vor (6,9%; Abbildung 3.6).

Die meisten aggressiven Verhaltensweisen wurden im Kontext Nestverteidigung gezeigt (Median=4,5; Abbildung 3.7). Daneben kamen auch räumliche Konflikte häufig vor (Median=3,5). Deutlich seltener trat aggressives Verhalten zur Partnerverteidigung auf (Median=2) oder es wurde um das Nistmaterial konkurriert (Median=0).

Tabelle 3.7: Absolute Häufigkeit der beobachteten aggressiven Verhaltensweisen der Fokustiere

Fokustiere	Gesamte aggressive Verhaltensweisen
Barbara	12
Evi	5
Fred	14
Ingrid	25
Jaqueline	0
Jörg	18
Karl	1
Nico	16
Sigrid	8
Wilfried	17
Summe	116

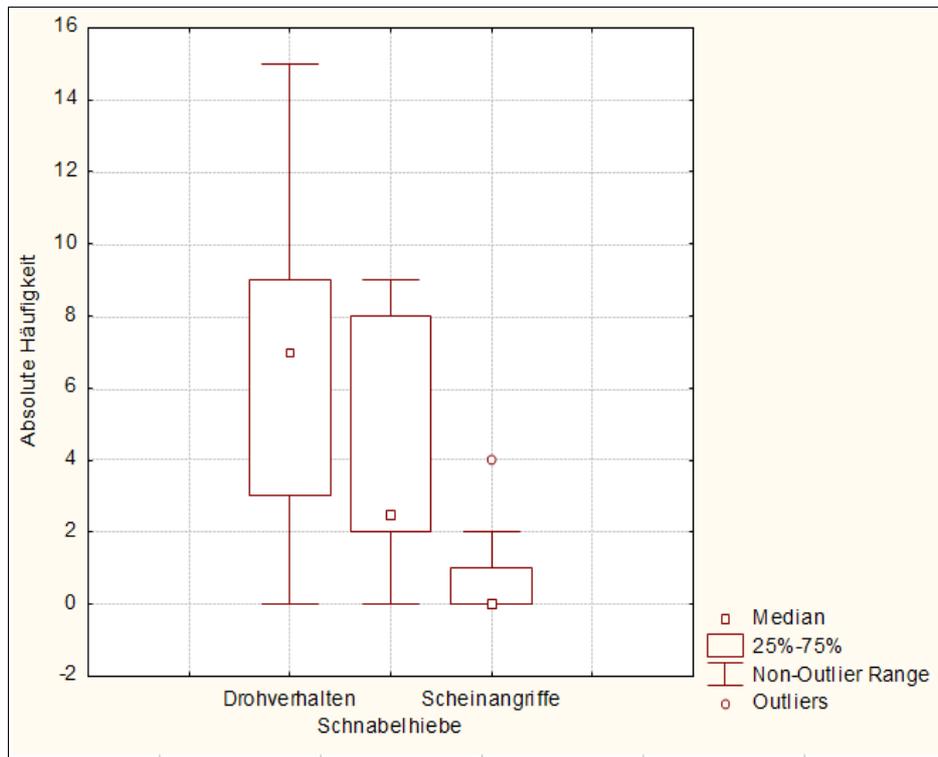


Abbildung 3.6: Absolute Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen (Rohdaten: Anhang D)

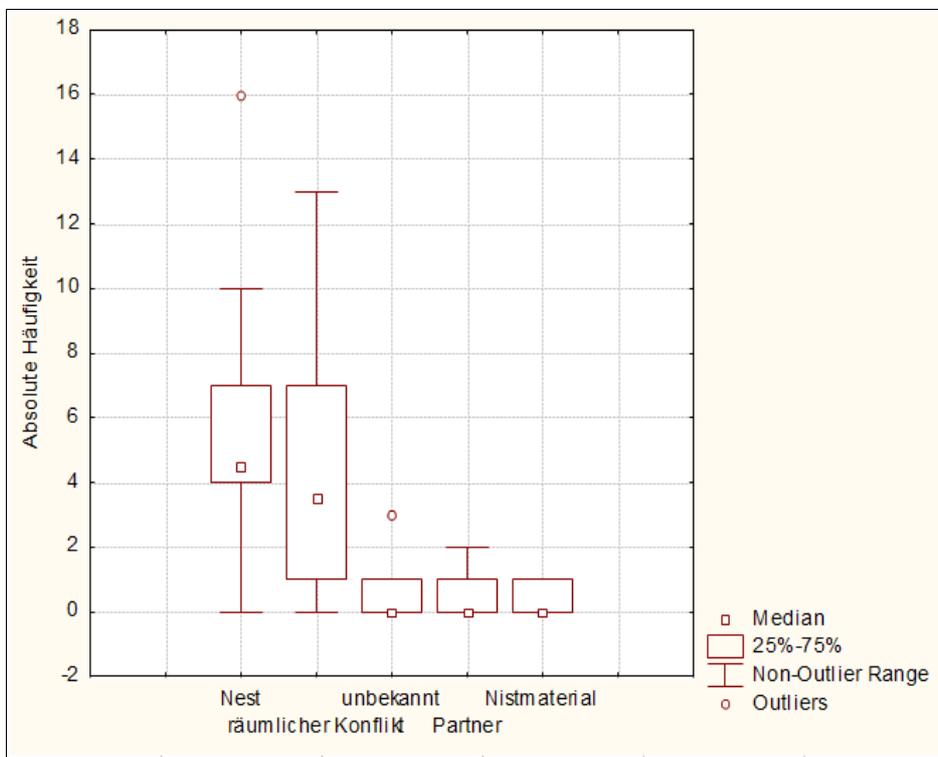


Abbildung 3.7: Absolute Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen in bestimmten Kontexten (Rohdaten: Anhang E)

3.2.2. Dominanz: Kriterium 1

In Dominanzmatrizen wird dargestellt, welches Individuum gegenüber welchen anderen Tieren aggressive oder submissive Verhaltensweisen gezeigt hat oder von anderen Individuen empfangen hat. Die Matrix der submissiven Verhaltensweisen wird nicht weiter bewertet, da zu wenige dieser Verhaltensweisen beobachtet worden sind (Anhang F).

Aggressive Verhaltensweisen (Tabelle 3.8) wurden hingegen deutlich häufiger registriert, sodass eine Analyse dieser Daten möglich ist. Zunächst ist festzustellen, dass die Fokustiere die aggressiven Verhaltensweisen gegenüber allen anderen Individuen im Gehege recht gleichmäßig verteilt zeigten und nicht nur gegenüber einzelnen Tieren (vgl. „Summe Fokustiere“ und „Gesamtsumme“ in Tabelle 3.8). Bei der Verteilung der ausgeteilten und empfangenen Verhaltensweisen fällt auf, dass sieben von zehn Fokustieren mehr aggressive Verhaltensweisen gezeigt als empfangen haben (Tabelle 3.9). Bei den Fokustieren Evi, Jaqueline, Jörg, Karl und Sigrid ist die Bilanz recht ausgeglichen. Um die Ergebnisse auf ihre Signifikanz zu überprüfen, wurde ein Binomialtest mit einer 50% Erwartung (P_0) und einer Irrtumswahrscheinlichkeit von $\alpha=0,05$ durchgeführt (Tabelle 3.9). Über dem kritischen Wert von 1,6449 liegen die Werte nur bei den Fokustieren Barbara, Ingrid und Nico. Damit haben diese drei Fokustiere signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen gezeigt als sie empfangen haben und können daher als dominant eingestuft werden. Dieses Verhältnis ist bei Karl nicht testbar, da er weder aggressive Verhaltensweisen gezeigt noch empfangen hat.

3.2.3. Dominanz: Kriterium 2

Die Häufigkeit der gewonnenen, verlorenen oder als unentschieden bewerteten körperlichen Konflikte sind bei den meisten Fokustieren ausgeglichen (Tabelle 3.10). Insgesamt wurden relativ wenig körperliche Konflikte beobachtet, weniger als die Hälfte der gesamten aggressiven Verhaltensweisen wurden während eines körperlichen Konflikts gezeigt (46 körperliche Konflikte bei 116 aggressiven Verhaltensweisen).

Bei den Fokustieren Ingrid, Jörg, Wilfried und Nico sind die meisten körperlichen Konflikte aufgetreten. Bei Ingrid, Jörg und Wilfried ist die Bilanz zwischen Sieg, Niederlage und Unentschieden sehr ausgeglichen, während Nico alle seiner fünf beobachteten Konflikte gewonnen hat. Die Fokustiere Jaqueline und Karl haben während der Beobachtungszeit keine körperlichen Konflikte ausgetragen.

Tabelle 3.8: Dominanzmatrix der aggressiven Verhaltensweisen

Die in Zeilen angeordneten Individuen haben die aggressiven Verhaltensweisen aktiv gezeigt, den in Spalten angeordneten Individuen sind diese Verhaltensweisen gezeigt worden. „Summe FT“ bezeichnet die Summe der aggressiven Verhaltensweisen, die die Fokustiere untereinander gezeigt haben. Konflikte zwischen mehreren Individuen sind in dyadische Konflikte aufgeteilt worden. Wenn zwei Individuen gleichzeitig aggressive Verhaltensweisen einander gegenüber gezeigt haben, erfolgte ein Eintrag jeweils auf der aktiven und passiven Seite der beteiligten Individuen.

Tabelle 3.9: Gezeigte und empfangene aggressive Verhaltensweisen mit der Teststatistik und der Irrtumswahrscheinlichkeit des Binomialtests

Fokustier	aktiv gezeigte Verhaltensweisen (m)	passiv empfangene Verhaltensweisen	Gesamt-Summe (n)	Teststatistik Z	Irrtumswahrscheinlichkeit
Barbara	15	5	20	2,236	p<0,015
Evi	6	8	14	-0,535	p>0,5
Fred	15	11	26	0,784	p<0,22
Ingrid	27	8	35	3,212	p<0,001
Jaqueline	2	4	6	-0,816	p>0,5
Jörg	21	19	40	0,316	p<0,38
Karl	0	0	0	nicht testbar	
Nico	21	9	30	2,191	p<0,01
Sigrid	8	5	13	0,832	p<0,21
Wilfried	18	14	32	0,707	p<0,24

Tabelle 3.10: Übersicht über entschiedene körperliche Konflikte der Fokustiere

Fokustier	Siege	Niederlagen	unentschieden	gesamte Konflikte
Barbara	0	2	0	2
Evi	2	0	0	2
Fred	1	2	0	3
Ingrid	3	3	3	9
Jaqueline	0	0	0	0
Jörg	3	8	3	15
Karl	0	0	0	0
Nico	5	0	0	5
Sigrid	1	2	0	3
Wilfried	3	1	3	7
Summe	18	18	9	46

3.2.4. Dominanz zwischen den Geschlechtern und innerhalb der Paare

Die aktiv gezeigten aggressiven Verhaltensweisen der weiblichen und männlichen Fokustiere sind jeweils gegenüber beiden Geschlechtern ungefähr gleich verteilt (Abbildung 3.8). Bei den empfangenen aggressiven Verhaltensweisen sind deutlichere Unterschiede erkennbar. Die weiblichen und männlichen Fokustiere haben jeweils signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen von anderen Männchen empfangen als von anderen Weibchen (Wilcoxon-Test: $T=3,0$; $n_1=10$; $n_2=10$; $p=0,036$).

Die Fokustiere haben keine aggressiven Verhaltensweisen gegenüber ihrem Partner gezeigt. Aufgrund dieser Datenlage kann nicht von einer Dominanz innerhalb der Paare ausgegangen werden.

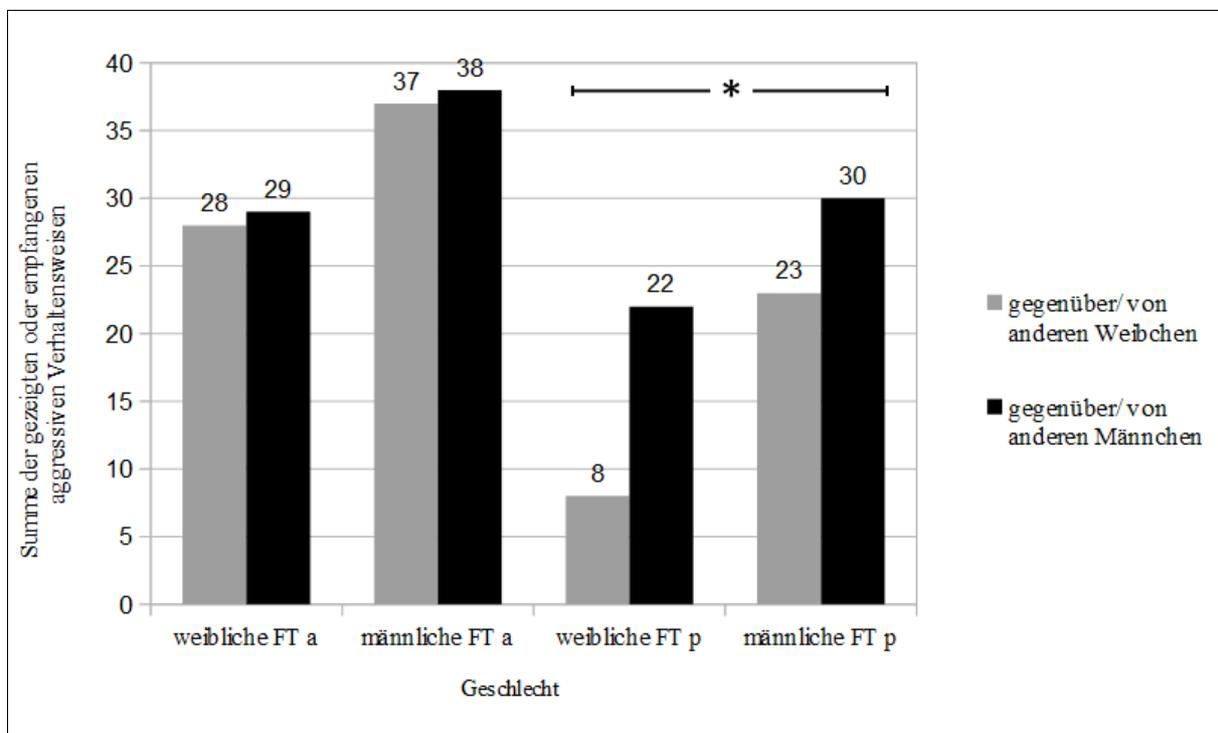


Abbildung 3.8: Verteilung der gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen der Fokustiere zwischen und innerhalb der Geschlechter (Rohdaten: Anhang G)

FT = Fokustier; a = aktive gezeigte aggressive Verhaltensweisen; p = passiv empfangene aggressive Verhaltensweisen; *: $p < 0,05$

4. Diskussion

4.1 Paarbeziehungen

Den Beobachtungskriterien zufolge hatten alle der zehn Fokustiere einen festen Partner. Die Fokustiere waren signifikant häufig in der Nähe ihres Partners zu finden und haben die im Ethogramm definierten Paarverhaltensweisen nur gegenüber dieses einen Individuums gezeigt. Die Identifikation der Partner war somit durch die Beobachtung von Paarverhaltensweisen und Nähe zueinander möglich.

Um die Frage zu klären, ob sich die Paarbeziehungen in Abhängigkeit des Reproduktionsstatus verändern, wurde die Nähe zueinander sowie die Häufigkeit und Dauer bestimmter Paarverhaltensweisen zwischen züchtenden und nicht züchtenden Brillenpinguinen im Zoo Hannover verglichen. Hinsichtlich der Nähe des Fokustieres zu seinem Partner bestand ein signifikanter Unterschied zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren. Bei den züchtenden Paaren sind mehr Intervalle in der Nähe der Partner beobachtet worden als bei nicht züchtenden Paaren. Demnach konnte die Hypothese 1A bestätigt werden.

Bei näherer Betrachtung der Ergebnisse fällt jedoch auf, dass die relativen Anteile der Nähe vor allem bei Nico und Marietta, Fred und Marietta sowie Wilfried und Simone in der Gruppe der nicht züchtenden Individuen unter 40% liegen. Zu beachten ist, dass es sich bei Fred und Nico um dasselbe bevorzugte Individuum Marietta handelt, dadurch wird die Häufigkeit von Nähe bei diesen beiden Fokustieren herabgesetzt. Vermutlich deutet sich hier ein Partnerwechsel an. Ein Vergleich der Häufigkeiten der Nähe zwischen Nico und Marietta sowie Fred und Marietta zeigt einen deutlichen Anstieg der Häufigkeiten der Nachbarschaften von Fred und Marietta über den Beobachtungszeitraum. Die Häufigkeit der Nachbarschaft von Nico und Marietta ist am Ende des Beobachtungszeitraums jedoch immer noch relativ hoch, sodass die Verhältnisse zwischen diesen drei Individuen noch nicht geklärt zu sein scheinen. Partnerwechsel können bei Pinguinen in der Natur vorkommen (Olsson 1998, Briéd et al. 1999, Croxall et al. 1999, Ancel et al. 2013, Crawford et al. 2013) und sind auch schon bei den Brillenpinguinen im Zoo Hannover vorgekommen. Aus den Zuchtinformationen des Zoos Hannover geht hervor, dass Marietta bis zum Jahr 2005 mit Gerd zusammen gebrütet hat, ab 2007 brütete sie mit Nico (Zoo Hannover, 2014). Auch Angelo hat sich laut den Tierpflegern zwischenzeitlich mit einem anderen Männchen zusammengefunden und hat danach erneut mit Sigrid gebrütet. Partnerwechsel sind bei Pinguinen also nicht unüblich, kommen aber bei den meisten Arten vergleichsweise selten vor (Ancel et al. 2013).

Auch Wilfried und Simone wurden in die Gruppe der nicht züchtenden Paare eingeteilt. Die Häufigkeit ihrer gegenseitigen Nähe ist zwar signifikant, die absolute Häufigkeit ist hingegen deutlich geringer als bei den anderen Fokustieren und ihren Partnern. Laut den Zuchtinformationen des Zoos Hannover haben Wilfried und Simone schon öfter miteinander ein Gelege gehabt und im Jahr 2011 erfolgreich Olga-Mandy als gemeinsames Küken aufgezogen. Während des Beobachtungszeitraums wurde Simone jedoch auch häufiger in der Nähe von Liselotte beobachtet, was die relativ geringe Häufigkeit der Nähe zu Wilfried erklären könnte. Möglicherweise deutet sich auch in diesem Fall ein Partnerwechsel an. Homosexuelle Partner wurden schon oft in Zoos beobachtet (Talbert und Matus 2012), auch das Fokustier Fred hatte viele Jahre lang ein anderes Männchen als Partner (persönliche Mitteilung der Tierpfleger). In der Natur wurden homosexuelle Paare hingegen noch nicht beobachtet (Dr. Pütz, persönliche Mitteilung).

Der Vergleich der Häufigkeiten der Nachbarschaften zwischen züchtenden und nicht züchtenden Individuen ist aufgrund der besonderen Situation dieser drei Fokustiere stark beeinflusst. Wenn man die relativen Häufigkeiten der Nachbarschaften von Barbara und Wolfgang (49%) sowie Karl und Dina (65%) betrachtet, bei denen kein Partnerwechsel oder eine Affinität für ein weiteres Individuum beobachtet worden ist, ist kein deutlicher Unterschied zu den züchtenden Paaren erkennbar. Unter Einbeziehung dieser Informationen kann Hypothese 1A nicht mehr sicher bestätigt werden. Hier sollten nur Daten von Paaren einbezogen werden, deren Partner keine Affinität für andere Individuen zeigen und kein Individuum sollte doppelt vorkommen, um aussagekräftige Ergebnisse zu erhalten.

Nun sollen die Dauer und die Häufigkeit bestimmter Paarverhaltensweisen in Abhängigkeit des Reproduktionsstatus diskutiert werden. Ein signifikanter Unterschied wurde bei den Verhaltensweisen des Nestbaus und ein statistischer Trend bei den Dauern und Häufigkeiten der Verhaltensweise „gemeinsam im Nest“ festgestellt. Die Fokustiere der züchtenden Paare haben diese Paarverhaltensweisen öfter gezeigt als nicht züchtende Paare. Die Nestbauaktivität sollte in der Brutphase zunehmen, denn das bestehende oder noch kommende Gelege muss ausreichend vorbereitet und geschützt werden (Crawford et al. 2013). Außerdem rückt bei züchtenden Paaren das Nest als Treffpunkt für Kopulationen oder als Brutplatz mehr in den Vordergrund als bei nicht züchtenden Paaren (Eggleton und Siegfried 1977), somit lässt sich auch der statistische Trend für die höheren Dauern und Häufigkeiten der Verhaltensweise „gemeinsam im Nest“ erklären. Die Hypothese 1B kann deshalb für diese Paarverhaltensweisen bestätigt werden, bei den anderen

Paarverhaltensweisen wie gegenseitige Gefiederpflege, vibrierendes Kopfschütteln und gemeinsames Tröten wurden keine signifikanten Unterschiede zwischen züchtenden und nicht züchtenden Individuen festgestellt.

Insgesamt kann auf der Basis der Daten in dieser Studie angenommen werden, dass sich die Paarbeziehungen abhängig von dem Reproduktionsstatus in der Häufigkeit und Dauer bestimmter Paarverhaltensweisen verändern, da diese für die Reproduktion wichtig sind. Dies betraf die Paarverhaltensweisen „gemeinsam im Nest“ und „Nestbau“. Die Veränderung der Paarbeziehungen aufgrund der Nähe der Partner zueinander konnte noch nicht bestätigt werden, da die Ergebnisse aufgrund der Hintergründe der ausgewählten Fokustiere und deren Partner stark beeinflusst sein könnten.

Im Folgenden sollen die Paarbeziehungen hinsichtlich der Nähe zueinander und der Paarverhaltensweisen im Bezug auf das Alter der Paare analysiert werden. Die jüngeren und älteren Paare unterscheiden sich nicht signifikant in der Nähe zueinander. Auch hier ist zu beachten, dass die Nahedaten durch die möglichen Partnerwechsel beeinflusst sein könnten.

Zwischen den Verteilungen der Paarverhaltensweisen bei jüngeren und älteren Individuen wurde ebenfalls kein signifikanter Unterschied festgestellt. Die Erwartungen, dass sich diese beiden Gruppen besonders bei den Verhaltensweisen Kopulation und Kopulationsversuch unterscheiden, hat sich in diesem Beobachtungszeitraum nicht bestätigt. Bei der Betrachtung der absoluten Häufigkeiten dieser Paarverhaltensweisen (Kopulationen insgesamt $n=5$, Kopulationsversuche insgesamt $n=3$) fällt jedoch auf, dass die Häufigkeiten jeweils recht gering waren. Daher sollte hier keine allgemeingültige Aussage getroffen werden. Dies wäre erst möglich, wenn genügend Daten vorhanden sind, wofür ein längerer Beobachtungszeitraum und ein Einblick in alle Nester nötig wäre. Einige Nester waren von außerhalb des Geheges nicht einsehbar und da die Kopulationen häufig in den Nestern stattfinden (Eggleton und Siegfried 1977), könnten sie dem Beobachter im Beobachtungszeitraum entgangen sein. Bei den anderen Paarverhaltensweisen wurde ebenfalls kein signifikanter Unterschied zwischen jüngeren und älteren Individuen festgestellt.

Auch in den Gruppen der jüngeren und älteren Paare gibt es Individuen, die zwar deutlich älter als fünf Jahre alt sind, aber aufgrund eines möglichen Partnerwechsels noch nicht lange ein Paar bilden. Somit kann bei Fred und Marietta nicht von gemeinsamer Zuchterfahrung ausgegangen werden, die vergleichbar mit den anderen älteren Paaren ist. Deshalb konnten die Ergebnisse in dieser Studie nur auf das Alter bezogen werden und nicht auf die

gemeinsame Zuchterfahrung der Partner. Um den Einfluss des Alters auf die Paarverhaltensweisen zu klären, sollten Paare gewählt werden, die über eine ausreichende gemeinsame Zuchterfahrung verfügen.

Aufgrund der mangelnden und von Partnerwechsel beeinflussten Daten können die Hypothesen 2A und 2B in dieser Studie weder angenommen noch abgelehnt werden.

4.2 Dominanz

Um das aggressive Potential der Brillenpinguine im Zoo Hannover einzuschätzen, sollen die Ergebnisse dieser Studie mit dem aggressiven Potential dieser und anderer Pinguinarten in freier Wildbahn verglichen werden. Dieser Vergleich gestaltet sich jedoch sehr schwierig, da die Beobachtungszeiten und die Zahl der beobachteten Individuen in anderen Studien deutlich höher waren als in dieser Bachelorarbeit. Renison et al. (2006) beispielsweise beobachteten während insgesamt 463 Stunden in einer Kolonie von 2000 Brutpaaren Männchen-Männchen-Konflikte bei Magellanpinguinen (*Spheniscus magellanicus*). Dabei beobachteten sie ungefähr fünf bis 35 Duelle mit Schnabelhieben pro Stunde und keine bis höchstens zwei Kämpfe, in denen auch Flossenschläge verwendet wurden, pro Stunde. Diese Daten wurden zwischen September und Februar über fünf Jahre erhoben und die Häufigkeit der Konflikte variierte zwischen und innerhalb der Monate. Da nicht genau beschrieben wurde, wie viele Individuen genau beobachtet wurden, können diese Daten nicht mit den Daten aus dem Zoo Hannover in Beziehung gesetzt werden. Der in dieser Arbeit ermittelte Wert von 1,16 aggressiven Verhaltensweisen pro Stunde kann deshalb nicht mit anderen in freier Wildbahn lebenden Pinguinen verglichen werden, da in anderen Studien bestimmte Parameter nicht angegeben wurden, die einen Vergleich ermöglicht hätten.

Die meisten aggressiven Verhaltensweisen wurden im Zoo im Kontext Nestverteidigung und bei räumlichen Konflikten gezeigt. Die Dichte der Nester kann bei Magellanpinguinen unter ein bis über 50 Nester pro 100 Quadratmeter betragen (Stokes und Boersma 2000, Werte für Punta Tombo, Argentinien), bei Königspinguinen (*Aptenodytes patagonicus*) kann der Abstand zwischen zwei Nachbarn sogar bei nur ungefähr 50 Zentimetern liegen (Côté 2000). Im Zoo Hannover beträgt die Dichte der Nester 11,7 Nester pro 100 m² (14 besetzte Nester auf einer terrestrischen Fläche von ungefähr 120 m²).

Eine hohe Individuen- beziehungsweise Nestdichte führt zu einem höheren Konfliktpotential und damit sollte die Häufigkeit der Auseinandersetzungen zunehmen, da die Individuen ihr Nest verteidigen. In der Mitte der Kolonie, in der die Dichte der Nester höher ist, ist die

Anzahl der körperlichen Konflikte und drohenden Verhaltensweisen deshalb höher als am Rand (Côté 2000, Spurr 1974). Stokes und Boersma (2000) stellten fest, dass die Häufigkeit beobachteter aggressiver Verhaltensweisen in einem Gebiet mit mehr als 20 Nester pro 100 m² signifikant höher war als in einem Gebiet mit unter zehn Nestern pro 100 m². In dieser Studie sind keine absoluten Zahlen der aggressiven Verhaltensweisen am Nest angegeben worden, sodass kein Vergleich mit der Studie im Zoo Hannover möglich ist. Da jedoch die Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen mit der Dichte der Nester korreliert, kann vermutet werden, dass die beobachtete Zahl der aggressiven Verhaltensweisen im Nestkontext bei den Brillenpinguinen im Zoo Hannover vergleichsweise geringer sein sollte als bei den Pinguinarten in den genannten Studien.

Unterschiede in der Summe der gezeigten aggressiven Verhaltensweisen zwischen Männchen und Weibchen wurden im Zoo Hannover nicht festgestellt. Bei Königspinguinen wurden in dieser Hinsicht ebenfalls keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern beobachtet (Côté 2000), dies wurde auch bei Zügelpinguinen (*Pygoscelis antarctica*) festgestellt (de Leon 2002). Bei Magellanpinguinen jedoch treten häufiger Konflikte zwischen Männchen auf als zwischen Weibchen (Renison et al. 2003). Nach der Eiablage sind bei Adelpinguinen (*Pygoscelis adeliae*) keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern aufgefallen, vor der Eiablage haben allerdings die Männchen eine höhere Aggressivität durch Schnabelhiebe gezeigt, da die Männchen zuerst bei den Nestern ankommen und diese gegenüber anderen Männchen verteidigen müssen (Spurr 1974). Das Ergebnis der Beobachtung der Brillenpinguine im Zoo Hannover scheint deshalb vergleichbar mit den Königs-, Zügel- und den Adelpinguinen zu sein.

Zwischen züchtenden und nicht züchtenden Fokustieren wurden in dieser Studie ebenfalls keine signifikanten Unterschiede in der Anzahl der gezeigten aggressiven Verhaltensweisen festgestellt. Adelle- und Magellanpinguine sind weniger aggressiv, bevor sie ihre Eier gelegt haben als nach der Eiablage (Spurr 1974 und Renison et al. 2006). Um den Fortpflanzungserfolg zu steigern, wird das Gelege stärker verteidigt, weshalb mehr aggressive Verhaltensweisen auftreten. Die im Zoo beobachtete ähnliche Aggressivität der züchtenden im Vergleich zu den nicht züchtenden Individuen könnte durch die geschützte Lage des Geheges zustande gekommen sein, denn dort befinden sich keine natürlichen Fressfeinde und dadurch ist diese Gefahr des Verlustes des Geleges oder des Nachwuchses verringert. Außerdem sind im Gehege genügend Nistplätze gegeben, sodass die Konkurrenz um diese eher gering ist.

Die Aggressivität der Brillenpinguine in dieser Studie hängt demnach weder vom Geschlecht noch vom Zuchtstatus ab.

Nach dem ersten Kriterium für Dominanz ist ein Individuum dominant, wenn es signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen gezeigt als es empfangen hat. Bei den Fokustieren Barbara, Ingrid und Nico ist dies festgestellt worden und damit sind diese Fokustiere nach diesem Kriterium als dominant zu bezeichnen. Umgekehrt wurden jedoch unter den Fokustieren keine submissiven Tiere identifiziert, also welche, die signifikant seltener aggressive Verhaltensweisen zeigten als empfangen. Die Hypothese 3A konnte demnach bestätigt werden. Hinweise auf die Hypothese 3B konnten jedoch nicht festgestellt werden. Da sich jedoch noch mehr Individuen in dieser Kolonie befinden, ist ein Urteil über die Gesamtverteilung der dominanten und subdominanten Tiere nicht möglich. Außerdem ist bei den Fokustieren keine klare Rangordnung erkennbar, da oft zu wenig aggressive Verhaltensweisen gezeigt oder empfangen worden sind, um dafür ein signifikantes Ergebnis zu erhalten.

Das zweite Kriterium für Dominanz besagt, dass der Ausgang verschiedener Konflikte über Dominanz oder Subdominanz entscheidet. Ein Individuum, das signifikant häufig Konflikte gewinnt, wäre dominant, ein Individuum, das signifikant häufig Konflikte verliert, wäre hingegen subdominant. Die Anzahlen der körperlichen Konflikte sind jedoch bei den meisten Fokustieren sehr gering, sodass diese Daten statistisch nicht getestet werden konnten. Die meisten körperlichen Konflikte sind bei den Fokustieren Ingrid (n=9), Jörg (n=15), Nico (n=5) und Wilfried (n=7) beobachtet worden. Die Häufigkeiten der Siege, Niederlagen und Unentschieden sind bei Ingrid, Jörg und Wilfried recht ausgeglichen, sodass diese nicht als dominant oder subdominant bezeichnet werden können. Bei Nico ist jedoch eine Tendenz zur Dominanz zu erkennen, da er alle fünf Konflikte gewonnen hat. Um aussagekräftigere Daten zu erhalten, sollten die Brillenpinguine im Zoo Hannover über einen längeren Zeitraum beobachtet werden, damit mehr körperliche Konflikte und deren Ausgänge beobachtet werden können. Dadurch könnten eindeutigeren Verhältnisse zwischen gewonnenen, verlorenen und unentschieden ausgegangenen Konflikten erzielt werden.

Bei der gemeinsamen Betrachtung beider Kriterien und der dazu ermittelten Ergebnisse fällt auf, dass nach beiden Kriterien Nico als einziges Fokustier als dominantes Individuum bestimmt worden ist. Besteht hier nun doch die Möglichkeit, dass bei den Brillenpinguinen im Gehege ein Alpha-Tier vorhanden ist? Mithilfe der vorliegenden Daten ist es jedoch weder möglich, eine Rangfolge aufzustellen noch sichere Aussagen über die Ausprägung der Dominanz von Nico zu geben. Zur Klärung dieser Frage bestehen zu wenige Daten und es wurden nur zehn der insgesamt 35 Individuen genauer beobachtet. Erst bei entsprechender Datenlage können weitere Erkenntnisse gewonnen werden.

Die weiblichen und männlichen Fokustiere zeigten ungefähr gleich häufig aggressive Verhaltensweisen gegenüber beiden Geschlechtern. Die Fokustiere empfangen jedoch signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen von Männchen als von Weibchen. Dies lässt darauf schließen, dass das aggressive Potential der anderen Männchen im Gehege größer ist als das der Fokustier-Männchen. Eine männliche Dominanz ist jedoch auszuschließen, da die Weibchen trotzdem häufig aggressive Verhaltensweisen zeigen und es in dieser Hinsicht keinen Unterschied zu den Männchen gibt. Wenn die Männchen dominanter wären, würden die Weibchen signifikant weniger aggressive Verhaltensweisen gegenüber den Männchen zeigen. Da bei Pinguinen kein Sexualdimorphismus bekannt ist, ist kein Geschlecht bei einem Konflikt durch Merkmale im Phänotyp bevorteilt, weshalb der Ausgang eines Konflikts nicht vorhersagbar ist und beide Geschlechter eine Chance haben, diesen zu gewinnen. Eine soziale Dominanz zwischen den Geschlechtern ist somit unwahrscheinlich.

Die Tatsache, dass keine aggressiven Verhaltensweisen zwischen den Fokustieren und ihren Partnern beobachtet worden sind, lässt vermuten, dass es bei Brillenpinguinen keine Dominanz zwischen Paarpartnern gibt. Die Hypothesen 5A und 5B können damit bestätigt werden.

4.3 Methodenkritik

In diesem Teil sollen die Methoden dieser Arbeit kritisch betrachtet werden und mögliche Verbesserungen dargelegt werden. In der Gruppe der nicht züchtenden Paare befinden sich ein Individuum, das von zwei Fokustieren in der Nähe bevorzugt wurde. Außerdem zeigte ein Partner eines anderen Fokustieres ebenfalls eine deutliche Affinität zu einem anderen Individuum. In beiden Fällen wurden daher die Nahedaten stark beeinflusst, sodass keine Aussage über die Nähe der Partner zueinander während und innerhalb der Brutphase gemacht werden konnte. Damit dies jedoch gelingt, sollte in einer nächsten Studie darauf geachtet werden, dass Paare gewählt werden, die nicht von einem möglichen Partnerwechsel beeinflusst sind.

Die Ergebnisse des Vergleichs der Paarverhaltensweisen zwischen jüngeren und älteren Paaren konnten bei den Paarverhaltensweisen „Kopulation“ und „Kopulationsversuch“ ebenfalls nicht ausreichend analysiert werden. Die Menge der beobachteten Kopulationen und Kopulationsversuche könnten erhöht werden, wenn ein Einblick in alle Nester gegeben ist. Damit wäre eine aussagekräftigere Beurteilung der Vermutung möglich, dass jüngere und ältere Paare sich in der Häufigkeit dieser Paarverhaltensweisen unterscheiden. Bei diesen

Gruppen ist ebenfalls zu beachten, dass die Korrelation zwischen Alter und Zuchterfahrung bei dem Paar Fred und Marietta nicht gegeben ist. Dieses Paar zeigte erst seit der Beobachtungszeit die Paarverhaltensweisen und eine häufige Nähe zueinander. In dieser Studie konnten deshalb nur die Paarbeziehungen hinsichtlich des Alters bewertet werden. Wenn auch die Zuchterfahrung beurteilt werden soll, müssten Paare gewählt werden, die laut Zuchtbuch viele Gelege zusammen hatten.

Bei den Paarverhaltensweisen ist allgemein anzumerken, dass Fred und Marietta auch deutlich weniger Paarverhaltensweisen aufgewiesen haben, als die anderen Fokustiere und ihre Partner. Deshalb könnten die Ergebnisse des Vergleichs zwischen den Gruppen ebenfalls beeinflusst worden sein.

Bei Folgestudien ist demnach unbedingt darauf zu achten, dass die gewählten Fokustiere mit ihren Eigenschaften und Hintergründen zu den Untersuchungskriterien passen. In dieser Studie wurden die Fokustiere zufällig gewählt, zu Beginn der Beobachtungszeit waren die Partnerwechsel noch nicht bekannt.

Um die Gesamtverteilung der gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen in der Kolonie zu erfassen, sollten alle Individuen im Gehege beobachtet werden. Wenn alle Daten ausreichend vorhanden sind, können mögliche Unterschiede zwischen gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen durch statistische Tests überprüft werden und somit eventuell dominante und subdominante Individuen in der gesamten Kolonie benannt werden. Danach kann versucht werden, nach der Häufigkeit der gezeigten und empfangenen aggressiven Verhaltensweisen eine Rangfolge aller Individuen aufzustellen.

Bei den Konflikten hätte nicht nur bei körperlichen Konflikten mit Schnabelhieben und Flossenschlägen der Ausgang im Beobachtungsprotokoll notiert werden sollen, sondern auch bei Drohverhalten und Scheinangriffen. Damit wäre eine größere Datenmenge für genauere Auswertungen vorhanden. Wenn unter Einbeziehung dieser aggressiven Verhaltensweisen die Häufigkeiten der gewonnenen, verlorenen und unentschieden ausgegangenen Konflikte immer noch zu niedrig wären, müsste der Beobachtungszeitraum verlängert werden, um noch mehr aggressive Verhaltensweisen zu registrieren.

Erst bei einer ausreichenden Datenmenge ist eine Aussage darüber möglich, ob sich eine soziale Dominanz bei den Brillenpinguinen im Zoo Hannover etabliert hat.

5. Zusammenfassung

In dieser Bachelorarbeit wurden die Brillenpinguine (*Spheniscus demersus*) im Zoo Hannover hinsichtlich ihrer sozialen Organisation untersucht. Im ersten Teil wurde der Einfluss von Reproduktionsstatus und Alter auf die Paarbeziehungen analysiert.

Das Paarungssystem der Monogamie bietet den Vorteil, dass das Männchen das Weibchen bei der Jungenaufzucht unterstützen kann und somit der Reproduktionserfolg für beide Partner gesteigert werden kann. Bei über 90% der Vogelarten hat sich die Monogamie durchgesetzt (Lack 1968), darunter befindet sich auch die Familie der Pinguine (Spheniscidae). Die Paarbeziehungen werden bei den Pinguinen in der Natur durch einen Lebensraumwechsel zwischen Land und Wasser beeinflusst. Während der Brutzeit an Land begegnen sich die Partner und zeigen bestimmte Paarverhaltensweisen. Zwischen den Brutzeiten sind sie vollständig getrennt voneinander auf Nahrungssuche im Meer. Dieser Lebensraumwechsel ist bei Pinguinen in Gefangenschaft nicht nötig, da der Raum begrenzt ist und die Futterquelle schnell erreichbar ist. Da nicht bekannt ist, wie sich Pinguine in Gefangenschaft zwischen zwei Brutphasen verhalten und ob die Paarbeziehungen vom Alter beeinflusst werden, sollten die Nähe der Partner zueinander sowie die Häufigkeit und Dauer der Paarverhaltensweisen zwischen züchtenden und nicht züchtenden sowie jüngeren und älteren Paaren verglichen werden.

Dazu wurden zunächst zufällig zehn geschlechtsreife Brillenpinguine im Zoo Hannover als Fokustiere ausgewählt und diese mit ihren potentiellen Partnern jeweils in zwei Gruppen nach Reproduktionsstatus und Alter eingeteilt. Ein Chi-Quadrat-Test ergab, dass sich die Fokustiere signifikant häufig in der Nähe der potentiellen Partner aufhielten und auch die Paarverhaltensweisen wurden nur gegenüber diesen Partnern beobachtet.

Mithilfe des Mann-Whitney-U-Tests wurden die Nähedaten sowie die Dauern und Häufigkeiten der Paarverhaltensweisen zwischen den jeweiligen Gruppen statistisch untersucht. Dieser Test ergab hinsichtlich der Nähe der Partner zueinander einen statistischen Trend für einen Unterschied zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren. Außerdem traten die Verhaltensweisen des Nestbau-Komplexes signifikant häufiger bei züchtenden Paaren auf. Bei der Paarverhaltensweise „gemeinsam im Nest“ wurde in Dauer und Häufigkeit ein statistischer Trend für einen Unterschied festgestellt, die züchtenden Paare zeigten diese Verhaltensweise dabei länger und häufiger als die nicht züchtenden Individuen. Bei jüngeren und älteren Individuen hat sich hingegen kein signifikanter Unterschied hinsichtlich der Nähe der Partner zueinander sowie in der Dauer und Häufigkeit der

Paarverhaltensweisen ergeben.

Die Paarbeziehungen verändern sich abhängig vom Reproduktionsstatus in den Paarverhaltensweisen „gemeinsam im Nest“ und „Nestbau“, da diese Paarverhaltensweisen für züchtende Paare charakterisierend sind. In Abhängigkeit vom Alter wurde unter den Beobachtungsbedingungen keine Veränderung der Paarbeziehungen festgestellt.

Eine Veränderung der Paarbeziehung hinsichtlich der Nähe der Partner zueinander abhängig vom Reproduktionsstatus und vom Alter konnte in dieser Studie nicht beurteilt werden, da die Nahedaten bei drei der zehn untersuchten Paare durch einen möglichen Partnerwechsel stark beeinflusst wurden.

Soziale Dominanz und Rangordnungen sind in der Natur Möglichkeiten, häufige Konflikte und die damit verbundenen Kosten zu verhindern (Hand 1986, Kappeler 2012). Bei Pinguinen in freier Wildbahn wurde bisher keine soziale Dominanz beobachtet. Agonistische Verhaltensweisen treten bei Pinguinen jedoch besonders bei der Nestverteidigung und gegenüber Fressfeinden auf (Spurr 1974 und Côté 2000). In gefangenen Kolonien könnte sich hingegen eine soziale Dominanz entwickelt haben, da die Individuen durch den begrenzten Raum dem Druck unterliegen, mit anderen Individuen zu koexistieren. Häufige Konflikte zwischen bestimmten Individuen könnten dazu führen, dass diese Individuen sich deshalb vermeiden könnten.

Um diese Vermutung zu überprüfen, wurden die Brillenpinguine im Zoo Hannover auf Hinweise auf soziale Dominanz unter allen Individuen und den Geschlechtern beziehungsweise innerhalb der Paare untersucht. Dazu wurden als erstes Kriterium die Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen und der Ausgang verschiedener Konflikte als zweites Kriterium gewählt, die eine soziale Dominanz bestätigen könnten.

In dieser Studie wurden 1,16 aggressive Verhaltensweisen pro Stunde beobachtet, die meisten Verhaltensweisen traten dabei in den Kontexten Nestverteidigung und räumlicher Konflikt auf. Ein Mann-Whitney-U-Test ergab, dass die Häufigkeit der aggressiven Verhaltensweisen unabhängig vom Geschlecht oder Reproduktionsstatus ist. Nach dem ersten Kriterium haben drei der zehn Fokustiere signifikant mehr aggressive Verhaltensweisen gezeigt als empfangen und können nach diesem Kriterium als dominant bezeichnet werden.

Die Ergebnisse konnten nach dem zweiten Kriterium nicht mithilfe eines statistischen Tests verifiziert werden, da insgesamt zu wenige körperliche Konflikte beobachtet worden sind. Eine Bewertung nach absoluten Häufigkeiten der gewonnenen, verlorenen und unentschieden ausgegangenen Konflikte ergab, dass ein Fokustier alle seiner Konflikte gewonnen hat und

nach diesem Kriterium als dominant eingestuft werden konnte. Für ein signifikantes Ergebnis hätten mehr Konflikte beobachtet werden müssen.

Eine soziale Dominanz wurde zwischen den Geschlechtern und innerhalb der Paare nicht bestätigt. Es besteht zwischen den Geschlechtern kein Sexualdimorphismus, weshalb eine solche soziale Dominanz bei Pinguinen unwahrscheinlich ist.

In Nachfolgestudien sollte bei der Wahl der Fokustiere darauf geachtet werden, dass die Eigenschaften dieser auf die Untersuchungskriterien abgestimmt sind. In dieser Studie konnte der Einfluss des Zuchtstatus und des Alters auf die Paarbeziehungen aufgrund mehrerer angedeuteter Partnerwechsel nicht vollständig geklärt werden, da diese Partnerwechsel die Nahedaten und die Paarverhaltensweisen beeinflusst haben. Um weitere Erkenntnisse über die soziale Dominanz in einer räumlich begrenzten Kolonie in Gefangenschaft zu erhalten, sollten die Tiere über einen längeren Zeitraum beobachtet werden und möglichst alle Individuen dabei berücksichtigt werden.

6. Literaturverzeichnis

Altman, P. L., 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-297.

Ancel, A., Beaulieu, M., & Gilbert, C., 2013. The different breeding strategies of penguins: A review. *Comptes rendus biologies*, 336(1), 1-12.

Boersma, P. D., Steinfurth, A., Merlen, G., Jiménez-Uzcátegui, G., Vargas, F. H., Parker, P. G., 2013. Galápagos Penguin. In: *Penguins, Natural History and Conservation*, Borboroglu, P. G. und Boersma P. D. (Hrsg.), Kapitel 16, S. 285-299. University of Washington Press

Briéd, J., Jiguet, F., & Jouventin, P., 1999. Why do Aptenodytes penguins have high divorce rates?. *The Auk*, 504-512.

Cooper, J., 1980. Breeding biology of the Jackass Penguin with special reference to its conservation. *Proc. IV Pan-African Ornithology Congress* 227-231.

Côté, S. D., 2000. Aggressiveness in king penguins in relation to reproductive status and territory location. *Animal Behaviour*, 59(4), 813-821.

Crawford, R. J. M., Shannon, L. J. & Whittington, P. A., 1999. Population dynamics of the African Penguin *Spheniscus demersus* at Robben Island, South Africa. *Marine Ornithology* 27: 139–147.

Crawford, R. J., Whittington, P. A., Martin, A. P., Tree, A. J., & Makhado, A. B., 2009. Population trends of seabirds breeding in South Africa's Eastern Cape and the possible influence of anthropogenic and environmental change. *Marine Ornithology*, 37, 159-174.

Crawford, R. J. M., Kemper, J., Underhill, L. G. 2013. African Penguin. In: *Penguins, Natural History and Conservation*, Borboroglu, P. G. und Boersma P. D. (Hrsg.), Kapitel 13, S. 211-231. University of Washington Press

Croxall, J.P., Davis, L.S., 1999. Penguins: paradoxes and patterns. *Marine Ornithology* 27: 1-12.

De Leon, A., Fargallo, J., Polo, V., & Potti, J., 2002. Adult aggression during the post-guard phase in the chinstrap penguin *Pygoscelis antarctica*. *Polar Biology*, 25(5), 355-359.

Dixon, A. F., Bossi, T., & Wickings, E. J., 1993. Male dominance and genetically determined reproductive success in the mandrill (*Mandrillus sphinx*). *Primates*, 34(4), 525-532.

Drews, C., 1993. The concept and definition of dominance in animal behaviour. *Behaviour*, 283-313.

Eggleton, P., & Siegfried, W. R., 1979. Displays of the jackass penguin. *Ostrich*, 50(3), 139-167.

Emlen, Stephen T., Oring, Lewis W., 1977. Ecology, Sexual Selection, and Evolution of Mating Systems. *Science*, Volume 197, Number 4300.

Hand, J. L., 1986. Resolution of social conflicts: dominance, egalitarianism, spheres of dominance, and game theory. *Quart. Rev. Biol.*, 61, 201-220.

IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. www.iucnredlist.org (aufgerufen am 08.07.2014)

Johnstone, R. A., 2000. Models of reproductive skew: a review and synthesis (invited article). *Ethology*, 106(1), 5-26.

Kappeler, Peter M., 2012. *Verhaltensbiologie*. 3., korrigierte und ergänzte Auflage. Springer-Verlag Berlin Heidelberg

Lack, D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*, S. 148. London, Methuen.

Martin, P., Bateson, P. 1951. Measuring Behaviour. An introductory guide. Second Edition. Cambridge: University Press

Schjelderup-Ebbe, T., 1922. Beiträge zur sozialpsychologie des Haushuhns. Zeitschrift für Psychologie. Zitiert in: Masure, R. H., & Allee, W. C., 1934. The social order in flocks of the common chicken and the pigeon. *The Auk*, 306-327.

Matsumura, S., 1999. The evolution of “egalitarian” and “despotic” social systems among macaques. *Primates*, 40(1), 23-31.

Maynard Smith, J., 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of theoretical biology*, 47(1), 209-221.

Olsson, O., 1998. Divorce in king penguins: asynchrony, expensive fat storing and ideal free mate choice. *Oikos*, 574-581.

Orians, Gordon H., 1969. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *The American Naturalist*, Vol. 103, No. 934

Radespiel, U., & Zimmermann, E., 2001. Female dominance in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). *American Journal of Primatology*, 54(4), 181-192.

Randall, R. M., Randall, B. M., 1981. The annual cycle of the Jackass Penguin *Spheniscus demersus* at St Croix Island, South Africa. In: Cooper, J. (Ed.) *Proceedings of the Symposium on Birds of the Sea and Shore*, 1979. Cape Town: African Seabird Group. pp.427-450

Renison, D., Boersma, D., & Martella, M. B., 2003. Fighting in female magellanic penguins: When, why, and who wins?. *The Wilson Bulletin*, 115(1), 58-63.

Renison, D., Boersma, P. D., Van Buren, A. N., & Martella, M. B., 2006. Agonistic behavior in wild male Magellanic penguins: when and how do they interact?. *Journal of ethology*, 24(2), 189-193.

Robbins, M. M., 1995. A demographic analysis of male life history and social structure of mountain gorillas. *Behaviour*, 21-47.

Robbins, M. M., 1999. Male mating patterns in wild multimale mountain gorilla groups. *Animal Behaviour*, 57(5), 1013-1020.

Salomon, David, 2011. Penguin-Pedia. Photographs and Facts from One Man's Search for the Penguins of the World, S. 49. Brown Books Publishing Group. Dallas, Texas

Spurr, E. B., 1974. Individual differences in aggressiveness of Adélie penguins. *Animal Behaviour*, 22(3), 611-616.

Sterck, E. H., Watts, D. P., & van Schaik, C. P., 1997. The evolution of female social relationships in nonhuman primates. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(5), 291-309.

Stokes, D. L., & Boersma, P. D., 2000. Nesting density and reproductive success in a colonial seabird, the Magellanic penguin. *Ecology*, 81(10), 2878-2891.

Talbur, S., & Matus, C., 2012. Orienting ourselves to the gay penguin. *Emotion, Space and Society*, 5(1), 36-44.

Wienecke, B., Kooyman, G., Le Maho, Y., 2013. Emperor Penguin. In: *Penguins, Natural History and Conservation*, Borboroglu, P. G. und Boersma P. D. (Hrsg.), Kapitel 2, S. 23-34. University of Washington Press

Wittenberger, James F., and. Tilson, Ronald L., 1980. The evolution of monogamy: hypotheses and evidence. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11.1: 197-232.

7. Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe, alle Ausführungen, die anderen Schriften wörtlich oder sinngemäß entnommen wurden, kenntlich gemacht sind und die Arbeit in gleicher oder ähnlicher Fassung noch nicht Bestandteil einer Studien- oder Prüfungsleistung war.

Unterschrift

8. Danksagungen

An dieser Stelle möchte ich mich bei Frau Prof. Dr. Radespiel bedanken, die es mir möglich gemacht hat, eine Bachelorarbeit über meine Lieblingstiere zu verfassen. Sie hat mich stets gut beraten und unterstützt. Außerdem bedanke ich mich bei Frau Prof. Dr. Zimmermann, die freundlicherweise das Koreferat übernommen hat.

Ein Dank geht auch an Herrn Bastian und Herrn Zantop von der Zooschule Hannover sowie die Tierpfleger, die die Untersuchung der Brillenpinguine ermöglicht haben und stets für Fragen ansprechbar waren.

9. Anhang

A: Absolute und relative Häufigkeiten der Fokustiere in der Nähe zu anderen Individuen

Kathi	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	618	
unbekannt	2	
keiner	200	0,324
Barbara	1	0,002
Bina-Sabrina	1	0,002
Dirk	404	0,654
Dirk und Justin	5	0,008
Grau	1	0,002
Jeremy-Pascal	1	0,002
Martina	1	0,002
mehrere	1	0,002
Olga-Mandy	1	0,002
Simone	1	0,002
Uli	1	0,002

Jörg	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	605	
unbekannt	15	
keiner	181	0,299
Angela	4	0,007
Barbara	5	0,008
Chantal	1	0,002
Doris-Dolores	1	0,002
Evi	2	0,003
Ingrid	5	0,008
Jaqueline	2	0,003
Kathi	1	0,002
Klaus	2	0,003
Liselotte	5	0,008
Marietta	2	0,003
Martina	1	0,002
mehrere	1	0,002
Olga-Mandy	1	0,002
Otto	1	0,002
Otto, Doris, Chantal	1	0,002
Petra	371	0,613
Petra und Otto	1	0,002
Sigrid	2	0,003
Simone	3	0,005
Uli	1	0,002
Wilfried	10	0,017
Wolfgang	1	0,002

Barbara	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	580	
unbekannt	40	
keiner	269	0,464
Chantal	1	0,002
Gesine	1	0,002
Grau	1	0,002
Ingrid	3	0,005
Jörg	6	0,010
Justin-Patrick	1	0,002
Liselotte	1	0,002
Martina	2	0,003
Olga-Mandy	2	0,003
Otto	2	0,003
Petra	2	0,003
Sigrid	1	0,002
Wilfried	2	0,003
Wolfgang	286	0,493

Nicole	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	592	
unbekannt	28	
keiner	330	0,557
Angela	1	0,002
Chantal	2	0,003
Doris	1	0,002
Doris-Dolores	2	0,003
Fred	1	0,002
Gesine	4	0,007
Grau	1	0,002
Ingrid	1	0,002
Justin-Patrick	3	0,005
Kathi	1	0,002
Liselotte	1	0,002
Marietta	231	0,390
Marietta und Justin	1	0,002
Martina	1	0,002
Petra	2	0,003
Simone	2	0,003
Uli	1	0,002
Wilfried	5	0,008
Zindy-Zelina	1	0,002

Fred	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	349	
unbekannt	271	
keiner	233	0,668
Angela	2	0,006
Christiane	2	0,006
Dirk	1	0,003
Doris	1	0,003
Doris-Dolores	1	0,003
Jörg	1	0,003
Justin-Patrick	1	0,003
Marietta	85	0,244
Marietta und Barbara	1	0,003
Martina	2	0,006
Nicole	1	0,003
Nicole und Marietta	5	0,014
Petra	1	0,003
Pflegerin	2	0,006
Pflegern	2	0,006
Uli	7	0,020
Zindy-Zelina	1	0,003

Wilfried	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	598	
unbekannt	22	
keiner	455	0,761
Chantal	2	0,003
Dirk	1	0,002
Evi	2	0,003
Evi und Gesine	1	0,002
Grau	2	0,003
Grau und Otto	1	0,002
Hanna-Johanna	1	0,002
Heidi	1	0,002
Ingrid	1	0,002
Jaqueline	1	0,002
Klaus	2	0,003
Martina	1	0,002
mehrere	3	0,005
Nicole	1	0,002
Otto	6	0,010
Petra	1	0,002
Simone	115	0,192
Wolfgang	1	0,002

Evi	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	605	
unbekannt	15	
keiner	208	0,344
Angela	1	0,002
Barbara	9	0,015
Bina	1	0,002
Bina-Sabrina	4	0,007
Dirk	3	0,005
Doris-Dolores	1	0,002
Grau	1	0,002
Hanna-Johanna	4	0,007
Jaqueline	2	0,003
Jeremy-Pascal	1	0,002
Joachim	1	0,002
Justin-Patrick	1	0,002
Kathi	3	0,005
Kathi und Uli	1	0,002
Martina	1	0,002
Nicole	1	0,002
Nicole und Wolfgang	1	0,002
Olga-Mandy	3	0,005
Otto	1	0,002
Otto und Uli	1	0,002
Uli	348	0,575
Wilfried	1	0,002
Wilfried und Olga	1	0,002
Wolfgang	5	0,008
Wolfgang und Uli	1	0,002

Ingrid	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	597	
unbekannt	23	
keiner	246	0,412
Barbara	3	0,005
Chantal	1	0,002
Doris-Dolores	2	0,003
Hanna-Johanna	2	0,003
Jaqueline	1	0,002
Jeremy-Pascal	324	0,543
Jeremy-Pascal und Bi	2	0,003
Jörg	8	0,013
Simone	2	0,003
Wilfried	2	0,003
Wolfgang	2	0,003
Zindy-Zelina	2	0,003

Jaqueline	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	620	
unbekannt	0	
keiner	195	0,315
Klaus	419	0,676
Liselotte	1	0,002
Otto und Grau	1	0,002
Petra	2	0,003
Simone	2	0,003

Sigrid	absolut	relativ
Gesamte Intervalle	620	
Sichtbare Intervalle	559	
unbekannt	61	
keiner	147	0,263
Angela	390	0,698
Barbara	1	0,002
Doris	3	0,005
Gesine	1	0,002
Grau	1	0,002
Ingrid	1	0,002
Jeremy-Pascal	2	0,004
Johanna-Hanna	1	0,002
Jörg und Jeremy	1	0,002
Kathi	1	0,002
Nicole	3	0,005
Olga-Mandy	2	0,004
Pflegerin	3	0,005
Uli	1	0,002
Wolfgang	1	0,002

B: Absolute Häufigkeiten der Paarverhaltensweisen im Vergleich zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren

Reproduktionsstatus	gemeinsam im Nest (Häufigkeit)	gegenseitige Gefiederpflege (Häufigkeit)	vibrirendes Kopfschütteln	gemeinsames Tröten	gemeinsam im Nest (Dauer in Sekunden)	gegenseitige Gefiederpflege (Dauer in Sekunden)	Nestbau
r	15	2	1	2	5679	56	7
r	15	1	2	0	10593	213	15
r	13	4	0	0	8176	181	20
r	20	4	0	0	16492	95	2
r	24	5	0	0	14456	196	7
nr	11	12	1	5	6599	272	0
nr	24	4	1	2	4121	0	2
nr	4	0	1	2	9763	86	0
nr	11	8	1	0	2775	337	1
nr	4	7	0	0	1346	609	1
Minimum r	13	1	0	0	5679	56	2
Minimum nr	4	0	0	0	1346	0	0
Maximum r	24	5	2	2	16492	213	20
Maximum nr	24	12	1	5	9763	609	2
Median r	15	4	0	0	10593	181	7
Median nr	11	7	1	2	4121	272	1

C: Absolute Häufigkeiten der Paarverhaltensweisen im Vergleich zwischen züchtenden und nicht züchtenden Paaren

Alter	Umarmung von hinten	gemeinsam im Nest (H)	Kopulation	Kopulationsversuch	gegenseitige Gefiederpflege (H)	vibrirendes Kopfschütteln	gemeinsames Tröten	gemeinsam im Nest (D in Sek.)	gegenseitige Gefiederpflege (D in Sek.)	Nestbau
j	1	15	1	0	1	0	0	6599	272	0
j	2	11	0	0	12	1	5	10593	213	15
j	0	13	1	0	4	1	0	8176	181	20
j	0	4	0	0	7	1	0	16492	95	2
j	1	20	3	3	4	2	0	1346	609	1
a	0	15	0	0	2	0	2	5679	56	7
a	0	24	0	0	5	0	0	4121	0	2
a	1	4	0	0	0	0	0	9763	86	0
a	1	24	0	0	4	1	2	2775	337	1
a	0	11	0	0	8	1	2	14456	196	7
Minimum j	0	4	0	0	1	0	0	1346	95	0
Minimum a	0	4	0	0	0	0	0	2775	0	0
Maximum j	2	20	3	3	12	2	5	16492	609	20
Maximum a	1	24	0	0	8	1	2	14456	337	7
Median j	1	13	1	0	4	1	0	8176	213	2
Median a	0	15	0	0	4	0	2	5679	86	2

D: Absolute Häufigkeiten der aggressiven Verhaltensweisen der Fokustiere

Fokustiere	Drohverhalten	Schnabelhiebe	Scheinangriffe	Gesamte aggressive Verhaltensweisen
Barbara	9	2	1	12
Evi	3	2	0	5
Fred	11	3	0	14
Ingrid	15	8	2	25
Jaqueline	0	0	0	0
Jörg	9	9	0	18
Karl	0	1	0	1
Nico	8	8	0	16
Sigrid	5	2	1	8
Wilfried	6	7	4	17
Summe	66	42	8	116

E: Absolute Häufigkeiten der aggressiven Verhaltensweisen der Fokustiere in bestimmten Kontexten

Fokustier	Nest	räumlicher Konflikt	unbekannt	Partner	Nistmaterial	gesamte aggressive Verhaltensweisen
Barbara	7	3	0	2	0	12
Evi	4	1	0	0	0	5
Fred	5	6	3	0	0	14
Ingrid	16	8	0	0	1	25
Jaqueline	0	0	0	0	0	0
Jörg	4	13	0	0	1	18
Karl	0	1	0	0	0	1
Nico	10	4	1	1	0	16
Sigrid	4	3	0	0	1	8
Wilfried	5	7	3	2	0	17
Summe	55	46	7	5	3	116
Median	4,5	3,5	0	2	0	13

G: Verteilung der aggressiven Verhaltensweisen zwischen den Geschlechtern

Fokustiere	aktiv		passiv	
	gegenüber Weibchen	gegenüber Männchen	von Weibchen	von Männchen
Ingrid	14	12	2	6
Barbara	10	5	3	2
Evi	2	4	1	7
Jaqueline	0	2	1	3
Sigrid	2	6	1	4
Fred	5	10	4	7
Karl	0	0	0	0
Wilfried	12	6	7	7
Nico	9	12	2	7
Jörg	11	10	10	9