

# **Einfluss des Sozialstatus residenter männlicher Kattas (*Lemur catta*) auf die Interaktionen mit juvenilen Neuankömmlingen bei einer Vergesellschaftung**



Bachelorarbeit

vorgelegt von

Nadja Sick

Angefertigt im Studiengang Bachelor of Science (B.A.) in Biologie an der  
Universität Ulm,

Institut für Evolutionsökologie und Naturschutzgenomik

Sommersemester 2015

Prüferin: PD Dr. Mirjam Knörnschild

## **Abstract**

Similar to other lemurs, *L. catta* is normally under female dominance. In absence of this factor, the social life is affected by the dominance status of the males. In the present study we investigated the influence of the social status of eight male *L. catta* in the Zoo of Augsburg on socialization with four juvenile animals. The scent-marking behavior of the residents was significantly increased. The juveniles showed increased grooming contact with dominant animals of the resident group. Low-ranking resident males accumulated agonistic behaviors at the beginning of socialization, whereas dominant animals showed it later on. Male-male mounting behavior of the resident animals was observed as a part of agonistic behavioral patterns, which has not yet been described in *L. catta* before. The results suggest that low-ranking animals might be driven by increased fear of losing their social status, whereas this does not seem to be the case within dominant animals. When losing the protection of female dominance, the juvenile *L. catta* showed more frequent contact with dominant males.

## Zusammenfassung

Wie viele Lemuren untersteht auch *L. catta* der Weibchendominanz. Ist dieser Faktor nicht vorhanden beeinflusst der Dominanzstatus der männlichen Tiere das soziale Leben. Untersucht wurde der Einfluss des Sozialstatus von acht männlichen *L. catta* im Zoo von Augsburg bei einer Vergesellschaftung mit vier juvenilen Tieren. Die Ergebnisse zeigten, dass das Markierverhalten der residenten Tiere signifikant zunahm. Die juvenilen Tiere suchten während der Vergesellschaftung vermehrt Kontakt zu den dominanten Tieren der residenten Gruppe. Während rangniedere residente Männchen agonistische Verhaltensweisen zu Anfang vermehrt kumulierten, war dies bei dominanten Männchen erst später der Fall. Innerhalb dieser agonistischen Verhaltensmerkmale konnte gleichgeschlechtliches Deckverhalten beobachtet werden. Diese Verhaltensweise wurde bei *L. catta* bisher noch nicht beschrieben. Die Ergebnisse lassen vermuten, dass rangniederere Tiere vermehrt Angst um den Verlust ihres Status haben, wohingegen dies bei dominanten Tieren nicht der Fall ist. Fehlt juvenilen Tieren der Schutz der weiblichen Dominanz, suchen diese vermehrt Kontakt zu dominanten Männchen.

# Inhaltsverzeichnis

<b>Abstract</b> .....	<b>I</b>
<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>II</b>
<b>Inhaltsverzeichnis</b> .....	<b>III</b>
<b>Abbildungsverzeichnis</b> .....	<b>V</b>
<b>Tabellenverzeichnis</b> .....	<b>VII</b>
<b>Abkürzungsverzeichnis</b> .....	<b>VIII</b>
<b>1. Einleitung</b> .....	<b>1</b>
1.1 Abwanderung und Immigration männlicher Kattas ( <i>L. catta</i> ) .....	1
1.2 Agonistische Beziehungen: Hierarchie & Dominanz .....	3
1.3 Affiliatives Verhalten .....	6
1.4 Markierverhalten männlicher Kattas .....	8
<b>2. Material &amp; Methoden</b> .....	<b>14</b>
2.1 Die Katta-Gruppe des Augsburger Zoos .....	14
2.2 Die Katta-Anlage des Augsburger Zoos .....	14
2.3 Die gewählten Methoden der Verhaltensbiologie .....	15
2.3.1 Ad Libitum Sampling .....	15
2.3.2 Ethogramm .....	15
2.3.3 Scan Sampling .....	15
2.3.4 Nearest-Neighbour Sampling .....	16
2.3.5 All Occurrence Sampling .....	16
2.4 Weiterführende Methoden .....	16
2.4.1 Individualerkennung und Benennung der Tiere .....	16
2.4.2 Technische Hilfsmittel .....	17
2.4.3 Notizen .....	17
2.4.4 Sleeping Order .....	17
2.5 Auswahl und Vorgehensweise der ausgewählten Methoden .....	17
2.5.1 Individualerkennung, Ad Libitum Sampling und das Ethogramm .....	18
2.5.2 Scan Sampling .....	18
2.5.3 Nearest-Neighbour Sampling .....	19
2.5.4 All Occurrence Sampling .....	19
2.5.5 Technische Hilfsmittel .....	20
2.5.6 Notizen .....	20

2.5.7	Sleeping Order .....	20
<b>3.</b>	<b>Ergebnisse .....</b>	<b>21</b>
3.1	Ethogramm .....	21
3.2	Dominanzhierarchie .....	26
3.3	Integration der juvenilen Tiere in die residente Gruppe .....	27
3.4	Nimmt das Markierverhalten der residenten Männchen zu?.....	28
3.5	Suchen die Neuankömmlinge vermehrt Kontakt zu Tieren, welche in der Dominanzhierarchie höher stehen? .....	30
3.6	Versuchen Tiere, welche in der Dominanzhierarchie weiter unten stehen, ihren Status zu halten oder zu verbessern?.....	31
<b>4.</b>	<b>Diskussion .....</b>	<b>33</b>
4.1	Integration der juvenilen Tiere in die residente Gruppe .....	33
4.2	Nimmt das Markierverhalten der residenten Männchen zu?.....	33
4.3	Suchen die Neuankömmlinge vermehrt Kontakt zu Tieren, welche in der Dominanzhierarchie höher stehen? .....	34
4.4	Versuchen Tiere, welche in der Dominanzhierarchie weiter unten stehen, ihren Status zu halten? .....	35
	<b>Danksagung .....</b>	<b>40</b>
	<b>Anhang .....</b>	<b>VIII</b>
	<b>Anhang 1: Merkmale der Katta-Gruppe .....</b>	<b>VIII</b>
	<b>Anhang 2: Protokoll: All Occurrence Sampling .....</b>	<b>XX</b>
	<b>Anhang 3: Protokoll: Scan Sampling .....</b>	<b>XX</b>
	<b>Anhang 4: Protokoll: Nearest-Neighbour Sampling .....</b>	<b>XXI</b>
	<b>Anhang 5: Beobachtungszeiten und Wetterlage .....</b>	<b>XXII</b>
	<b>Anhang 6: Notizen .....</b>	<b>XXIV</b>
	<b>Literaturverzeichnis.....</b>	<b>XXVIII</b>

## Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Die juvenile Kattas ( <i>L. catta</i> ) im Alter von einem Jahr. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	2
Abbildung 2: Unterschiedliche Schwanzhaltungen, ein entspanntes Tieres gegenüber einem Tier mit gewölbtem Schwanz mit Piloerektion. Quelle: Eigene Abbildung (2015).	4
Abbildung 3: (a) Verunsichertes, residentes Kattamännchen Lao nach einer Ausgrenzung durch die Gruppe; (b) Das gleiche Männchen, direkt nach Ankunft der Neuankömmlinge. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	5
Abbildung 4: Ein ranghohes Männchen schubst ein juveniles Tier. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	6
Abbildung 5: (a) Berührung mit der Hand als affiliative Verhaltensgeste; (b) Allogrooming zwischen residenten Tieren. Quelle: Eigene Abbildung (2015).	7
Abbildung 6: (a) Antebrachiales Organ mit Sporn; (b) Brachiale Drüsen. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	9
Abbildung 7: (a) Markieren des Schwanzes mit den antibrachialen Drüsen; (b) Präsentieren des markierten Schwanzes vor einem Gegner. Quelle: Eigenen Aufnahme (2015).	9
Abbildung 8: (a) Markierverhalten über brachiale- und antibrachiale Drüsen; (b) Anogentitales Markierverhalten in einer Art Handstand. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	10
Abbildung 9: Besitzanspruch innerhalb der Gruppe durch Markieren der Ressource über die brachiale- und antibrachiale Drüse, hier ein Ast. Quelle: Eigene Abbildung (2015).	12
Abbildung 10: (a) Die Katta-Anlage des Augsburger Zoos; (b) Zoobesucher in direktem Kontakt mit den Kattas. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	14
Abbildung 11: Beispiel einer Sleeping Order. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).	26

Abbildung 12: Dominanzhierarchie der gesamten Kattagruppe.....	26
Abbildung 13: Anzahl der Kontakte der vier Jungtiere zu den residenten Männchen, während der Vergesellschaftung. ....	27
Abbildung 14: Gesamtheit der Markier-Ereignisse der residenten Tiere nach der Vergesellschaftung.....	28
Abbildung 15: Vergleich der Markierintervalle der residenten Tiere vor und nach der Vergesellschaftung.....	29
Abbildung 16: Anzahl der Grooming-Ereignisse der Neuankömmlinge im Vergleich zum Status der residenten Tiere. ....	30
Abbildung 17: Anzahl der Kontakte zu den Neuankömmlingen zweier rangniederer Tiere im Vergleich mit dem Alphatier. ....	31
Abbildung 18: Kumulative Anzahl agonistischer Verhaltensweisen zweier rangniederer Tiere im Vergleich mit dem Alphatier. ....	32
Abbildung 19: Niederringen eins Neuankömmlings durch das Alphatier. Quelle: Eigene Aufnahme (2015). ....	35
Abbildung 20: Deckversuch als dominierende Verhaltensweise gegenüber einem juvenilen Tier. Quelle: Eigenen Aufnahme (2015).....	36
Abbildung 21: Ein juveniles Tier wehrt sich gegen die Deckversuche des Alphatieres. Quelle: Eigene Aufnahme (2015). ....	37
Abbildung 22: Ein rangniedereres Tier parfümiert seinen Schwanzes vor einem Neuankömmling, welcher das Grooming ausschlug. Quelle: Eigene Aufnahme (2015). ....	37
Abbildung 23: Das rangniedere Männchen Lao zeigte nach Ankunft der Neuankömmlinge vermehrt eine Schwanzhaltung mit Piloerektion. Quelle: Eigene Aufnahme (2015). ....	38
Abbildung 24: (a) Lao droht Neuankömmling mit piloeregiiertem Schwanz; (b) Das juvenile Tier sucht daraufhin das Weite. Quelle: Eigene Abbildung (2015).....	38

## **Tabellenverzeichnis**

Tabelle 1: Beobachtete Verhaltensweisen der Katta-Gruppe .....21

## **Abkürzungsverzeichnis**

Al	Ad Libitum Sampling
Ao	All Occurrence Sampling
B	Brownie
Eth	Ethogramm
H	Humpie
He	Hellie
IdM	Identifizierung der Merkmale
K	Key
L	Lao
Li	Liney
Nns	Nearest-Neighbour Sampling
P	Panda
Sch	Schippel
Ss	Scan Sampling
St	Struppie
T	Tie
V	Vampy
W	Wimpy

## 1. Einleitung

Der Katta (*Lemur catta*) gehört zur Familie der Lemuridae, wobei die Art *L. catta* die einzige ist, welche der Gattung *Lemur* zugeordnet wird (Mittermeier, et al., 2008). Kattas stammen, wie alle Lemuren, von der Insel Madagaskar; dort sind sie in baumlosen und felsigen Gegenden im Süden der Insel beheimatet. Als terrestrische Lemurenart verbringen sie etwa 30 % ihres Tages am Boden. In Gruppen von 13 bis 20 Tieren lebt *L. catta* in einer strengen Weibchendominanz. Die Männchen besitzen ihre eigene Rangordnung, wobei sie immer den Weibchen unterstellt bleiben. Die Tiere leben in großen Streifgebieten von 6 bis 30 ha, diese Gebiete überlappen sich mit anderen Kattagruppen. Die Verteidigung dieser Überlappungsbereiche unterliegt zum großen Teil den Weibchen. Die Aggression der Männchen untereinander steigt meist erst in der Fortpflanzungszeit an, welche bei *L. catta* in einen sehr kurzen Zeitraum von nur zwei Wochen fällt (Geissmann, Vergleichende Primatologie, 2003). Die Paarungszeit in Madagaskar liegt im Frühjahr (Peter-Rousseaux 1964, zitiert in Ceska, Hoffmann, & Winkelsträter 1992), auf der Nordhalbkugel fällt sie auf Oktober bis November (Hick 1973, zitiert in Ceska, Hoffmann, & Winkelsträter 1992). Die Jungtiere werden bis zu sechs Monaten von der Mutter umsorgt, ab dieser Zeit werden sie zunehmend selbständiger, wobei sie mit zweieinhalb Jahren geschlechtsreif werden (Meder, 1993). *Lemur catta* lebt nach einem festen Zeitplan. In den frühen Morgenstunden, sowie am späten Nachmittag sind die Tiere damit beschäftigt Nahrung zu suchen und sich zu sonnen. Zwischen 12:00 Uhr und 14:30 Uhr halten die Tiere Mittagsruhe, wobei sie sich ab 17 Uhr erneut der Ruhephase hingeben (Howarth et al. 1986, zitiert in zitiert in Ceska, Hoffmann, & Winkelsträter, 1992).

### 1.1 Abwanderung und Immigration männlicher Kattas (*L. catta*)

Im Gegensatz zu den Weibchen, die in ihrer Geburtsgruppe verbleiben dürfen, müssen die Männchen ihre natale Gruppe verlassen. Diese Abwanderung ereignet sich in der Regel innerhalb einer sechsmonatigen Phase zwischen Dezember und Mai, wobei die Jungtiere meist zwischen drei und fünf Jahren alt sind und sich zu kleinen Gruppen von zwei bis drei Tieren zusammenschließen. Die Abwanderung als Gruppe erhöht die Wahrscheinlichkeit für die jungen Tiere, Angriffe von residenten Männchen früh genug erkennen zu können und sich zu verteidigen (Sussmann 1992). Dabei konnten jedoch weder Jolly (1966) noch Gould (1997b) irgendeine Art von gegenseitiger Verteidigung oder Unterstützung unter den Tieren beobachten. Dies scheint eine altersspezifische Strategie widerzuspiegeln, die je nach Lebens-

abschnitt den abwandernden Tieren dazu dienen soll, soziale Fertigkeiten zu entwickeln. Die treibende Kraft für die Abwanderung ist aber vermutlich im sexuellen Wettbewerb während der Paarungszeit zu sehen. So beginnt die Abwanderung der Männchen bereits vor der Paarungszeit und erreicht ihren Höhepunkt nach Beendigung dieser (Sussman, 1992). In diesen Monaten versuchen die transferierenden Männchen sich einer Gruppe anzuschließen, werden aber auf Grund der bestehenden Rivalität immer wieder von den residenten Männchen vertrieben (Jolly, 1966).



**Abbildung 1: Die juvenile Kattas (*L. catta*) im Alter von einem Jahr. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Der Kern einer solchen Gruppe bilden immer die Weibchen mit ihren Jungtieren, sowie einige zentrale Männchen (Sauther 1992, zitiert in Sussman 1992). Zur Gruppe gehören aber auch sogenannte periphere Männchen, deren sozialer Status unter dem der Zentralen liegt. Den zentralen Männchen wird dabei immer der Vortritt zu empfängnisbereiten Weibchen gewährt, dabei scheint es einen Zusammenhang zwischen dem Rang in der Hierarchie der Männchen und dem jeweiligen Alter der Tiere zu geben (Sussman, 1992). Im Gegenzug dazu gestatten die Weibchen jedem Männchen, auch den Transferierenden, sie zu begatten. Die Wahl des Männchens obliegt somit schlussendlich den Weibchen selbst (Taylor 1986; Sauther 1991, zitiert in Sussman 1992). Nachdem sich die Männchen in ihre erste Gruppe integriert haben, verbleiben sie dort für die nächsten drei bis fünf Jahre, bis sie ihre volle Körpergröße- und Gewicht erreicht haben (im Alter von 5-7 Jahre). Nach dieser Zeit wandern die Männchen erneut aus und immigrieren sich in die nächste Gruppe, wobei sie in diesem Alter die besten Chancen besitzen sich erfolgreich zu integrieren und die Position eines zentralen Männchens einzunehmen. Ältere Männchen wan-

dem seltener aus ihrer Gruppe aus, ihnen ist es nicht mehr möglich eine zentrale Position einzunehmen oder zu halten, und siedeln sich somit in einer untergeordneten Position an.

Die langfristige und adaptive Bedeutung der Abwanderung und Immigration von *L. catta* ist vermutlich in der Verhinderung von Inzucht, dem Ausgleich von Geschlechterverhältnisse und in der Sicherstellung einer hohen genetischen Variabilität zu sehen (Sussman, 1992).

Wie gut lassen sich nun juvenile Kattas im Alter von einem Jahr in eine Gruppe von residenten adulten Tieren vergesellschaften, auf Grund der Tatsache, dass juvenile Tiere in der freien Natur erst mit Beendigung der Geschlechtsreife versuchen würden in eine neue Gruppe zu immigrieren?

### **1.2 Agonistische Beziehungen: Hierarchie & Dominanz**

Laut Norscia & Palagie (2015) gehören Kattas einer linearen, konsistenten und kohäsiven Hierarchie an. Große Teile der Gruppenmitglieder halten sich ständig in der Nähe des dominanten Weibchens auf, was als kohäsive Hierarchie angesehen wird. Die lineare Hierarchie basiert sowohl auf Aggression, wie auch auf Unterwerfung. Sie leitet sich ab von einer hohen Frequenz an zweigeteiltem Vermeidungsverhalten, dies beschreibt eine große Akzeptanz der im sozialen Rang niedrig gestellten Tiere gegenüber Dominanten, aber auch eine große Intoleranz der dominanten Tiere gegenüber Untergeordneten. Die ausschließliche, strenge Dominanz der Weibchen über die Männchen beschreibt den *L. catta* zusätzlich als ein in einer konsistenten Hierarchie lebendes Tier (Norscia & Palagi, 2015).

Bewegen sich Kattas von einem Platz zum anderen fort, so folgen zuerst die Weibchen, dann die Jungtiere und die dominanten Männchen. Die untergeordneten Männchen folgen dahinter (Bolwig 1960, zitiert in Jolly 1966). Stoppt die Gruppe, bilden die untergeordneten Tiere das Schlusslicht. Diese Tiere neigen auch dazu, zusammen zu fressen oder beisammen zu ruhen. Nicht nur ein einziges Tier führt die Gruppe oder initiiert die Fortbewegung. Zu jeder Zeit ist dies ein Weibchen oder ein dominantes Männchen. Die Tiere halten keinen generellen Abstand zu anderen Tieren der Gruppe ein. Im Allgemeinen ist jedoch die Distanz zwischen dominanten Männchen größer als zwischen den Weibchen (Jolly, 1966).

Kattas weisen eine große Varietät an agonistischen Gesten auf. Dabei gehört das Anstarren zu den simpelsten. Ein Tier starrt einem anderen dabei solange in die Augen, bis dieses seinen Blick senkt und sich abwendet. Geht ein Individuum auf

ein anderes zu, weicht dieses ihm entweder aus, oder es kommt zu Zankereien. Dieser Gang kann bei dominanten Männchen sehr prahlend ausfallen, wobei Kopf und Schwanz hochgehoben getragen werden, der Blick einschüchternd und der Gang steifbeinig und leicht schwankend wirkt. Gelegentlich verfolgen die Männchen andere Individuen über mehrere Meter hinweg, wobei auf den letzten Metern dieser schwadronierende Gang gezeigt wird (Norscia & Palagi, 2015).

Lemuren weisen ein ganzes Repertoire an Körperhaltungen auf, wodurch es ihren Artgenossen möglich ist ihr Verhalten entsprechend zu interpretieren (Jolly, 1966). Der Schwanz spielt dabei eine wichtige Rolle. Das rhythmische Wedeln in einer senkrechten Haltung in Richtung der potentiellen Gefahrenquelle, ist ein klarer Hinweis auf Alarmbereitschaft (Doyle & Martin, 1979). Während der Fortbewegung wird der Schwanz locker und aufrecht gehalten. Je aufgeregter die Tiere sind, desto höher wird der Schwanz getragen (Andrew, 1964), wohingegen er bei einer Unterwerfung gesenkt wird (Jolly, 1966). Des Weiteren kann die Piloerektion des Schwanzes ein wichtiges Signal, innerhalb verschiedener Verhaltenskontexte darstellen (Doyle & Martin, 1979). *L. catta* besitzt am Körper keine funktionsfähigen *Musculi arrectores pilorum*, weshalb es ihnen nicht möglich ist ihr Fell zu sträuben und damit den Wärmeverlust einzudämmen, was das typische Sonnenverhalten dieser Lemuren erklärt. Im Gegensatz hierzu zeigt der Schwanz von *L. catta* reichlich Verbindung der Haarfollikel mit diesen Muskeln (Chaplin, Jablonski, & Sussman, 2014).



**Abbildung 2: Unterschiedliche Schwanzhaltungen, ein entspanntes Tieres gegenüber einem Tier mit gewölbtem Schwanz mit Piloerektion. Quelle: Eigene Abbildung (2015).**

In einem engeren Kontakt verdrängen die Tiere sich mit einem scharfen Schubs mit der Schnauze, wobei das gestoßene Tier oft unter fiependen Lauten zurückweicht, sich dann aber meist wieder dem dominanten Tier zuwendet und erneut den Kontakt sucht (Norscia & Palagi, 2015). Von agonistischen Verhaltensweisen verunsi-

cherte Kattas nehmen zumeist eine Art Schlafhaltung ein, wobei der Schwanz über die Schulter geworfen und eine geduckte Haltung, bei halb geschlossenen Augen gezeigt wird (Andrew, 1964).



**Abbildung 3: (a) Verunsichertes, residentes Kattamännchen Lao nach einer Ausgrenzung durch die Gruppe; (b) Das gleiche Männchen, direkt nach Ankunft der Neuankömmlinge. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Die meistgebräuchlichste agonistische Geste ist das Schubsen oder Ohrfeigen. In den meisten Auseinandersetzungen schubst ein Individuum ein anderes mit einer oder beiden Händen in das Gesicht oder gegen den Körper, fast immer begleitet durch ein zänkisches Fiepen. Kattas besitzen lange, spitze Fingernägel mit denen sie durchaus in der Lage sind zu kratzen. Eine voll ausgeführte Ohrfeige endet auch schon mal im Zupacken und Ausreißen ganzer Fellbüschel. Meistens handelt es sich jedoch um eine harmlose Ohrfeige in das Gesicht oder über die Ohren des Gegenübers. Anstelle der Ohrfeige kann aber auch nur angetäuscht werden, die Tiere holen dabei mit der Schulter aus oder erheben eine Hand, bleiben aber auf der gleichen Stelle sitzen. Dieses Antäuschen dient, z.B. gegenüber Jungtieren, als Warnung.



**Abbildung 4: Ein ranghohes Männchen schubst ein juveniles Tier. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Weder die Ohrfeigen noch das Antäuschen führen zu großen Verletzungen, wohingegen Bisswunden von *L. catta* tiefe Schnitte hinterlassen können. Lemuren besitzen lange, obere Eckzähne, welche sie bei Selbstverteidigung oder während der Fortpflanzungszeit in ihren Gegner rammen können (Jolly, 1966).

Allgemein nimmt das Aggressionsverhalten um die Paarungszeit stark zu. So lassen sich Veränderungen in der sozialen Hierarchie bei Männchen vermehrt in dieser Zeit und während der Geburt der Jungen beobachten. Die vorher herrschende hierarchische Ordnung ist zu dieser Zeit völlig außer Kraft gesetzt (Jolly, 1966).

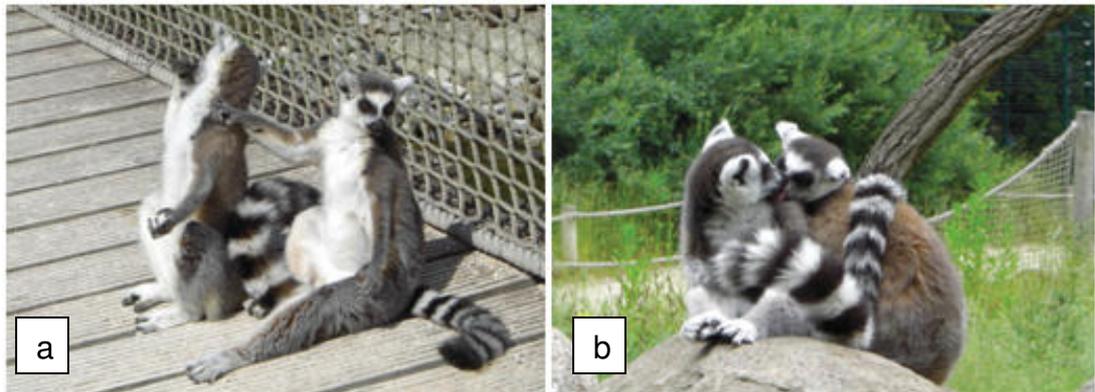
Demungeachtet ist kooperatives und affiliatives Verhalten zwischen Primaten sehr viel gebräuchlicher als es agonistische Gesten sind. So verbringt *L. catta* nur ca. 0,5-1,4 % seiner Zeit mit aggressivem Verhalten (Sussmann, Andrianasolondraibe, & Soma, 2003).

Werden nun juvenile Tiere, außerhalb der Paarungszeit, in eine residente, männliche Gruppe von *L. catta* vergesellschaftet, stellt sich die Frage, ob die residenten, rangniederen Tiere versuchen werden ihren Status zu halten?

### **1.3 Affiliatives Verhalten**

Jolly (1966) weist bereits auf die Wichtigkeit von freundlichen Interaktionen hin, wie Grooming oder beiläufiges Berühren, die der Aufrechterhaltung von sozialen Bindungen dienen. Dabei verbringen die Tiere 5-11 % Ihres Tagesablaufs mit Grooming (Sussman 1974, zitiert in Hosey & Thompson 1985). Affiliatives Verhalten umfasst aber nicht nur Grooming, sondern auch das Zusammensitzen von Individuen,

das beisammen Schlafen oder Ruhen, aber auch die Berührungen eines anderen Individuums mit der Hand (Hosey & Thompson, 1985). Laut Gould (1997b) gehört das Aufnehmen von Nahrung neben einem Sozialpartner ebenfalls zu affiliativem Verhalten. Hosey & Thompson (1985) weisen darauf hin, dass Grooming in der Gruppe hauptsächlich zwischen den älteren und höherrangigeren Tieren vorkommt. Des Weiteren kommt dem Berühren eine beschwichtigende Funktion zu, wobei jüngere Tiere Ranghöhere öfters mit den Händen berühren als dies umgekehrt der Fall ist. Ebenso berühren rangniedere Tiere häufiger Dominante als umgekehrt (Hosey & Thompson, 1985).



**Abbildung 5: (a) Berührung mit der Hand als affiliative Verhaltensgeste; (b) Allogrooming zwischen residenten Tieren. Quelle: Eigene Abbildung (2015).**

Kattamännchen zeigen affiliatives Verhalten unter allen Gruppenmitgliedern, jedoch scheint es zwischen Männchen eine Art präferierte Beziehung zu geben. Diese Bildung von bevorzugten Freundschaften ist nicht durch den Rang in der Dominanzhierarchie, oder das Alter bestimmt. Diese Partnerschaften sind aber sehr variable, (z.B. in der Fortpflanzungszeit) und halten meist nicht lange an. Dies ist vermutlich in den Abwanderungen von peripheren Tieren aus der Geburtsgruppe begründet (Gould, 1997b). Es wurden aber auch bereits zentrale Männchen beobachtet, welche immer wieder engen Kontakt zu dominanten Weibchen der Gruppe suchten und diesen gegenüber häufiger affiliatives Verhalten zeigten als gegenüber anderen Männchen der Gruppe (Sauther 1991, 1992, zitiert in Gould 1997b).

Im Gegenzug zu vielen anderen Primatenarten, bei denen die Männchen die Weibchen dominieren, kann sich das affiliative Verhalten von *L. catta* von diesen stark unterscheiden. Da hier die Männchen in jedem sozialen Kontext unter den Weibchen stehen (Jolly, 1966), zeigen diese gegenüber Jungtieren vermutlich auch weniger affiliatives Verhalten. Die Jungtiere von *L. catta* scheinen weniger Vorteile von einem engeren Kontakt zu älteren Männchen zu haben, da der Schutz der Gruppe sowie die Ressourcenbeschaffung den Weibchen unterliegen. Es gibt jedoch Faktoren, welche die Häufigkeit des affiliativen Verhaltens zwischen Jungtieren und

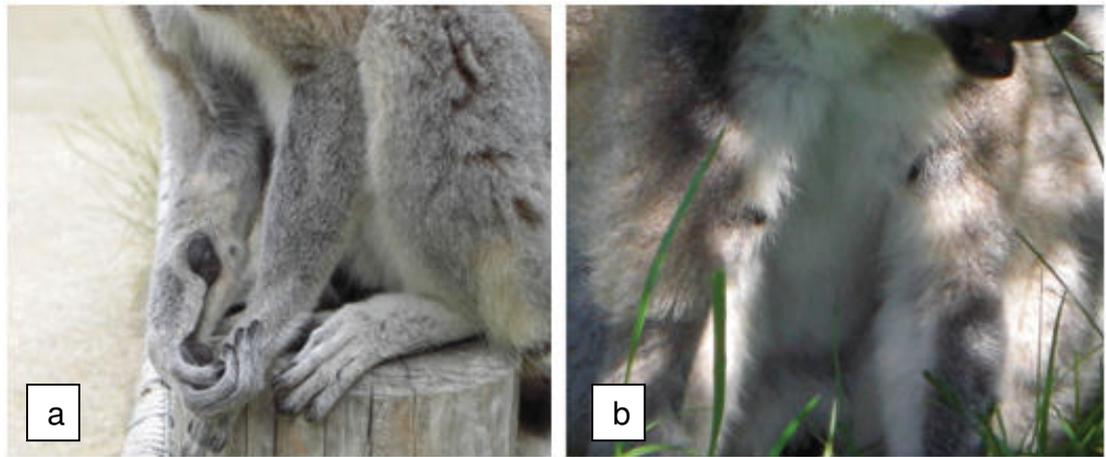
Männchen beeinflussen. So zeigen periphere Männchen weniger affiliatives Verhalten gegenüber Jungtieren als bereits integrierte Männchen, wobei das affiliative Verhalten mit der Länge der Integration zunimmt. Affiliatives Verhalten kann beiden Parteien, Männchen wie Jungtieren Vorteile bringen. Es wird angenommen, dass affiliatives Verhalten gegenüber Jungtieren den Männchen eine zentralere Position zu den Weibchen verschafft, da die Jungtiere sich meist in der Nähe der Mutter aufhalten, was wiederum den Schutz gegenüber Raubtieren für die Männchen erhöht. In den kalten Wintermonaten von Madagaskar, in denen das Thermometer unter 3 °C fällt, kann dieser enge Kontakt zu den Weibchen das Überleben bedeuten. Aber auch die jungen Kattas profitieren von den Männchen, in Hinsicht auf das Ausfindigmachen von Raubtieren, oder der Möglichkeit soziale Kompetenzen zu erlernen (Gould, 1997a).

Bei der Vergesellschaftung von juvenilen Tieren in eine rein männliche Gruppe fehlt dieser Kontakt zu den Weibchen. Auf Grund dessen stellt sich die Frage, ob die juvenilen Tiere vermehrt Kontakt zu Tieren aufnehmen, welche in der Dominanzhierarchie höher stehen?

### **1.4 Markierverhalten männlicher Kattas**

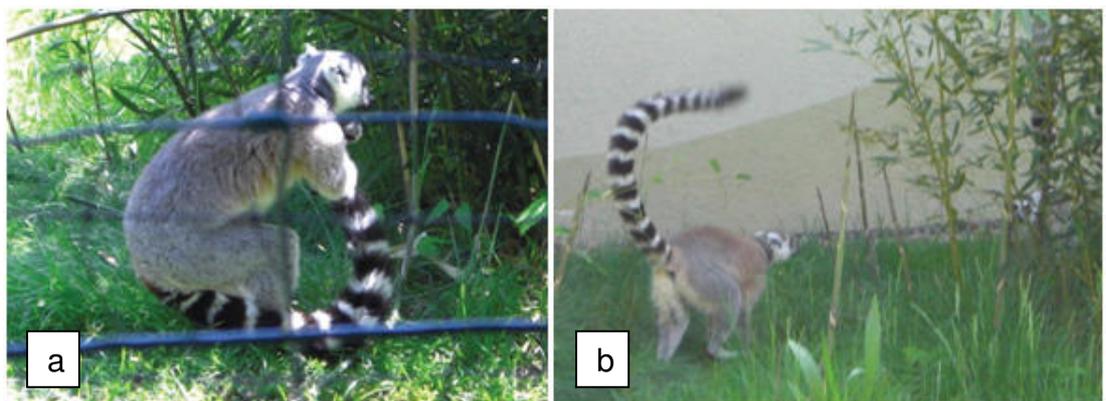
Unter den Halbaffen besticht *L. catta* besonders durch sein komplexes olfaktorisches Kommunikationssystem (Epple 1986, zitiert in Kappeler 1990). So zeigt diese Lemurenart vier Variationen an Markierverhalten. Beide Geschlechter markieren anogenital, wobei nur die Männchen antebrachial, brachial sowie mit dem Schwanz markieren (Kappeler, 1990).

Jede dieser Duftdrüsen wird in einer eigenen Art und Weise verwendet. Beim Markieren mit dem Handgelenk ziehen die Männchen ihr antebrachiales Organ über ein Substrat und furchen dieses dabei an, um das Sekret hinterlegen zu können. Dabei entsteht ein klickendes Geräusch, welches durch den Sporn des antebrachialen Organs erzeugt wird.



**Abbildung 6: (a) Antebrachiales Organ mit Sporn; (b) Brachiale Drüsen. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

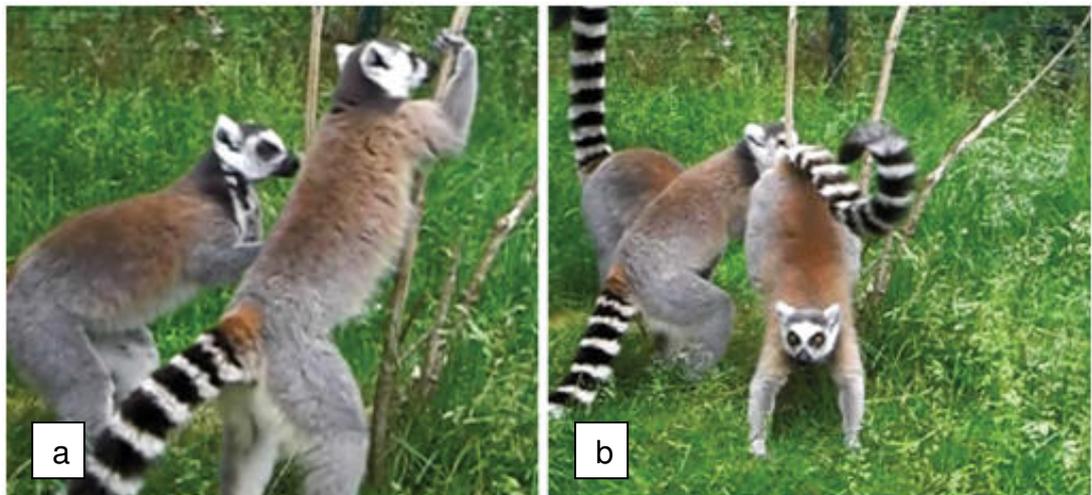
Das Markieren mit dem antebrachialen Organ erfolgt durch ein 'Schulterrubbeln', wobei das Sekret des antebrachialen Organs mit dem des brachialen gemischt wird. Hierbei wird das Handgelenk gegen die ipsilaterale Schulter gepresst, bevor mit diesem markiert wird. Soll über die Genitaldrüsen markiert werden wird eine Art Handstand Position eingenommen und die Genitaldrüsen an vertikalen Objekten gerieben (Scordato & Drea, 2007). Während aggressiven Auseinandersetzungen zwischen Männchen spielt das Markieren des Schwanzes eine große Rolle. Diese sogenannten Stinkkämpfe verbinden olfaktorische Hinweise mit Verhaltensmerkmalen, welche Aufschluss geben über den sozialen Status der Männchen, ohne in eine physische Auseinandersetzung zu geraten (Pereira & Kappeler 1997, zitiert in Scordato & Drea 2007). Hierbei wird der eigene Schwanz vor dem Gegner mit den Armdrüsen markiert und anschließend diesem wedelnd entgegen gehalten (Jolly, 1966).



**Abbildung 7: (a) Markieren des Schwanzes mit den antebrachialen Drüsen; (b) Präsentieren des markierten Schwanzes vor einem Gegner. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Diese Art der Selbstimpregnation ist ein typisches Verhalten von Lemuren, welche unter anderem den Vorteil besitzt, den eigenen Duft verstärkt verbreiten zu können. Es kommt aber auch vor, dass Artgenossen markiert werden. Dieses sogenannte Allomarking ist eine sehr seltene, soziale Verhaltensweise, welche aber wohl eine bedeutende Rolle bei Lemuridae spielt (Doyle & Martin, 1979). Der Zweck dieses Verhaltens ist allerdings bis heute noch unklar (Schröpel, 2010).

Insgesamt markieren dominante Männchen häufiger als es Rangniedere tun. Sie markieren außerdem häufiger über die Duftmarken von Dominanten als über Duftmarken von rangniederen Tieren. Somit scheint das Markieren eine Verhaltensweise zur Schau zu stellen, welche mehr Information über den sozialen Status des Individuums enthält, als das chemische Signal allein. Wird das Markierverhalten mit deutlich visuellen und akustischen Reizen vereinigt, erzeugt dies multimodale Signale, welche soziale Funktionen erfüllen. So ist von *Cercopithecinae* bekannt, dass ihre visuellen und akustischen Gesten Auskunft über ihren Fruchtbarkeitsstaus, oder ihre soziale Dominanz geben (Scordato & Drea, 2007).



**Abbildung 8: (a) Markierverhalten über brachiale- und antebrachiale Drüsen; (b) Anogenitales Markierverhalten in einer Art Handstand. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Bei *L. catta* gibt es bisher keine Hinweise darauf, dass an Hand der chemischen Struktur des Sekrets der hierarchische Rang des Senders erkannt werden kann. Laut Scordato & Drea (2007) können männliche Lemuren den Dominanzstatus des Senders unterscheiden, jedoch nur wenn ihnen Düfte von ihnen bekannten Tieren angeboten werden, nicht aber wenn das Sekret von fremden Tieren stammt. Die Signalübertragung ist somit zusätzlich abhängig vom sozialen Kontext oder von visuellen und auditiven Hinweisen, welche in die Deponierung des Markiersignals eingebaut werden (Scordato, Dubay & Drea, 2007). Der Verhaltenskontext des Markierens scheint ein wichtiges Element für die Tiere zu sein, um ihren sozialen Status zu signalisieren. Da die Dominanzhierarchie von *L. catta* abhängig ist vom

Geschlecht und dem Alter der Tiere, lassen sich auch im Markierverhalten Unterschiede erkennen. Es scheint einen deutlichen Zusammenhang zwischen dem sozialen Rang der Männchen und der Häufigkeit ihres Markierverhaltens zu geben, wohingegen dies bei Weibchen nicht der Fall ist. Die Duftstoffe der männlichen Tiere werden hauptsächlich als Information für andere Männchen hinterlegt. So erwidern weibliche Tiere die Duftmarken der Männchen nur zu 1-2 %, während andere Männchen dies mit über 6 % tun (Kappeler, 1990).

Kattamännchen können zwischen Düften von bekannten und unbekanntem Individuen unterscheiden (Mertl 1975, zitiert in Palagi & Dapporto 2006). Die Unterscheidung der individuellen Düfte liegt vermutlich vielmehr in der Einzigartigkeit eines jeden Senders, als an der Integrierung von verschiedenen Informationen. So können die Tiere zwischen Sekreten unterscheiden, die von unbekanntem Männchen mit demselben Geschlecht, Rang und Alter stammen. Es findet also eine Differenzierung zwischen bekannten und unbekanntem Tieren statt (Palagi & Dapporto, 2006).

Die verschiedenen Duftdrüsen von *L. catta* scheinen unterschiedliche Informationen zu übermitteln. Werden männliche Kattas mit Duftmarken anderer Männchen konfrontiert, markieren sie am häufigsten mit dem Sekret des brachialen- und antebrachialen Organs. Das Sekret aus den Genitaldrüsen wird nicht zum Übermarkieren verwendet. Das Schnüffeln und Lecken an Duftmarken, sowie das Übermarkieren dieser, wird je nach Dufttyp nicht einheitlich gezeigt. Dies liegt daran, dass die Sekrete flüchtige und beständige Komponenten mit unterschiedlicher Signalwirkung enthalten (Scordato & Drea, 2007).

Die Brachialdrüsen enthalten hauptsächlich Squalene mit Cholesterol und Lanosterol (Scordato, Dubay & Drea, 2007). Squalene sind weit verbreitet in den Drüsensekreten von Säugetieren und fungieren meist als Fixativ oder Imprägnierung gegen Feuchtigkeit (Yarger et al. 1977; Albone 1984; Russell 1985; Rosell 2002, zitiert in Scordato, Dubay & Drea 2007). Umstritten ist, ob das Sekret der brachialen Drüse Informationen über die individuelle Identität eines Tieres enthält. Scordato, Dubay & Drea (2007) konnten keine Hinweise hierfür finden, wohingegen Palagi & Dapporto (2006) zeigen konnten, dass die brachiale Signatur keine ähnlichen Merkmale in Bezug auf Rang, Alter oder Herkunft enthält. Demnach wäre es *L. catta* möglich nicht nur zwischen fremd und bekannt zu unterscheiden, sondern auch einzelne Individuen zu erkennen.



**Abbildung 9: Besitzanspruch innerhalb der Gruppe durch Markieren der Ressource über die brachiale- und antebrachiale Drüse, hier ein Ast. Quelle: Eigene Abbildung (2015).**

Die Drüsen des Skrotums enthalten eine Reihe von organischen Säuren, Ester, Squalenen und Cholesterolderivate. Das Sekret aus dieser Drüse zeigt bei Männchen wie auch bei Weibchen stabile und individuelle Merkmale. Somit scheint die individuelle Identität der Tiere innerhalb dieser Duftmarken codiert zu sein. Die Funktion liegt in einem langanhaltenden Signal, womit die Tiere Besitzansprüche an Ressourcen stellen (Scordato, Dubay & Drea, 2007). Diese Genitalmarkierungen fungieren als Grenzmarkierung und der räumlichen Abstandswahrung zwischen den verschiedenen Kattagruppen (Mertl-Milhollen 1988; Kappeler 1988; Mertl-Milhollen 2006, zitiert in Scordato, Dubay & Drea 2007).

Das Sekret der Antebrachialdrüse enthält sehr viel weniger Komponenten als das der anderen Drüsen. In diesem Sekret lässt sich ebenfalls Squalen finden, sowie weitere chemische Stoffe, welche sich bereits bei Umgebungstemperatur verflüchtigen. Im Gegensatz zu den Genitaldrüsen kommt der Antebrachialdrüse daher eine sehr kurzlebige und kontextabhängige Wirkung zu. Auf Grund der höheren Flüchtigkeit der chemischen Inhaltsstoffe wird die Anwendung dieses Drüsensekrets mit einer auffälligen Verhaltensweise kombiniert (Handgelenkklicken). Der hohe Anteil an Squalen in der brachialen Drüse scheint somit der Grund für das 'Schulterrubbeln' zu sein. Durch das Mischen von brachialem Sekret mit dem Sekret aus der antebrachialen Drüse werden die flüchtigen Stoffe länger haltbar gemacht und damit die Markierwirkung verlängert (Scordato, Dubay & Drea, 2007). Die Antebrachialdrüse wird vermehrt für die Kommunikation innerhalb der eigenen Gruppe eingesetzt. Im Gegenzug zur Anogenitaldrüse wird diese Drüse mehr als doppelt so häufig eingesetzt. Die ranghohen Männchen markieren dabei häufiger antebrachial, als dies

rangniedere Tiere tun. (Oda 1999, zitiert in Mason, LeMaster & Müller-Schwarze 2005).

Alle drei Drüsen zeigen saisonale Schwankungen, welche immer einheitlich mit der hormonellen Funktion einhergehen. Somit scheint das Markierverhalten auch den Status der Fruchtbarkeit anzukündigen, sowie die Konkurrenz unter den Männchen zu regulieren (Scordato, Dubay & Drea, 2007).

*L. catta* stellt Besitzansprüche an Ressourcen und ist in der Lage den Duft fremder Individuen von denen ihrer eigenen Gruppe zu unterscheiden. Dabei stellt sich die Frage, ob das Markierverhalten von männlichen residenten Tieren bei der Vergesellschaftung mit juvenilen Tieren zunimmt?

## 2. Material & Methoden

### 2.1 Die Katta-Gruppe des Augsburger Zoos

Die Katta-Anlage Augsburg beherbergt seit 2010 acht männliche *Kattas* (*L. catta*), welche ursprünglich aus den Zoos Emmen und Wien stammen. Die Tiere wurden alle zwischen den Jahren 2008 und 2010 geboren (Zoo Augsburg, 2015). Seit Juni 2015 beherbergt die Anlage noch vier weitere männliche Tiere aus dem Zoo Emmen. Es handelt sich hierbei um Jungtiere aus dem Jahr 2014 (siehe Anlage 1).

### 2.2 Die Katta-Anlage des Augsburger Zoos

Die Katta-Anlage des Augsburger Zoos besteht seit dem Jahr 2010 und umfasst rund 1200 Quadratmeter Nutzfläche für die Tiere (Zoo Augsburg, 2015). Neben *L. catta* beherbergt die Anlage auch noch drei Mohrenmakis (*Eulemur macaco*) und sechs Graukopfkasarkas (*Tadorna cana*). Durch zwei Schleusen ist das Gehege für Besucher des Zoos begehbar. Diese werden auf einem Pfad durch die Anlage geleitet, wobei ein direkter Kontakt zwischen Mensch und Tier möglich wird. Der künstlich angelegte Bachlauf, zahlreiche Bäume und Pflanzen sowie eine Felsenlandschaft ermöglichen den Tieren genügend Rückzugsmöglichkeiten. Des Weiteren steht den Tieren der Zugang zum Affenhaus frei, welches bei entsprechender Witterung, sowie dreimal täglich zu den Fütterungszeiten aufgesucht werden kann.

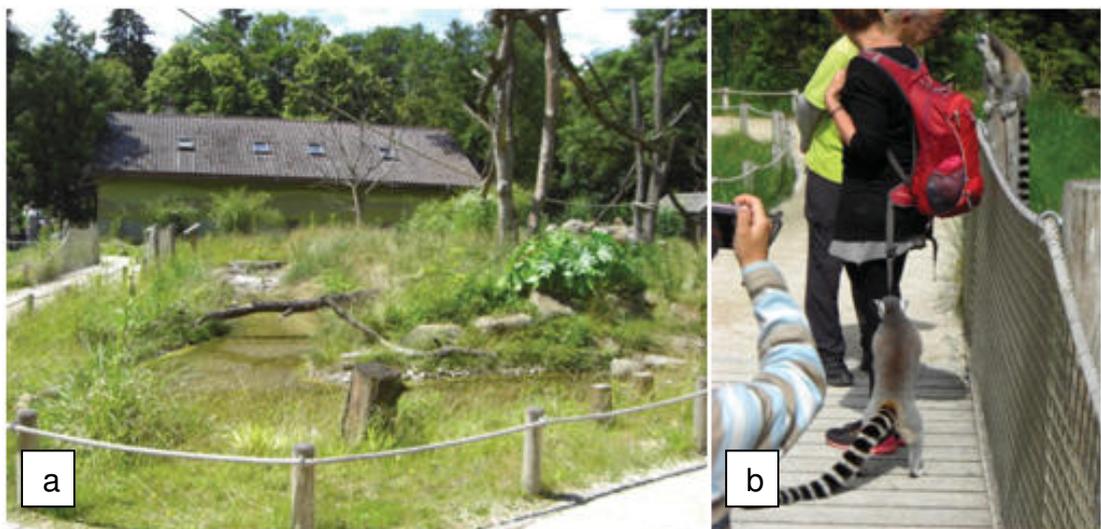


Abbildung 10: (a) Die Katta-Anlage des Augsburger Zoos; (b) Zoobesucher in direktem Kontakt mit den Kattas. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).

## **2.3 Die gewählten Methoden der Verhaltensbiologie**

### **2.3.1 Ad Libitum Sampling**

In der Einsehphase der verhaltensbiologischen Beobachtung dient das Ad Libitum Sampling dem ersten Einblick in die Verhaltensweisen der ausgewählten Tiere. Ohne systematische Beschränkungen beschreibt der Beobachter alles was seinem Eindruck nach relevant erscheint (Wehnelt & Beyer, 2002). Diese Vorbeobachtung kann besonders wichtig sein, wenn noch nicht feststeht, welche Verhaltensweisen für die Auswertung relevant sind. Solche Zusatzbeobachtungen können für die spätere Erhebung der Fragestellung und der weiteren Planung von Verhaltensprotokollen relevant werden. Dies ist besonders von Bedeutung bei komplexen Verhaltensmustern oder unvorhersehbaren Ereignissen und kann so Aufschluss geben über wichtige Verhaltensprinzipien der ausgewählten Tierart. Diese Art der Verhaltensbeobachtung dient keiner quantitativen Auswertung, jedoch schult sie das Auge des Beobachters für Verhaltensabläufe (Naguib, 2006). Es sollte jedoch darauf geachtet werden, dass besonders auffällige Ereignisse oder Tiere nicht unverhältnismäßig viel Beachtung geschenkt wird und das Verhalten somit überrepräsentiert wird (Geissmann, 2002). Im Gegenzug besteht aber auch die Gefahr, diffizilere Verhaltensweisen zu übergehen (Wehnelt & Beyer, 2002).

### **2.3.2 Ethogramm**

Das Ethogramm entspricht dem Aktionskatalog einer Tierart und beschreibt den gesamten Verhaltensfluss, den ein Individuum ausführt, erfährt oder mit anderen Individuen in ein Element involviert ist. Dieses Verhaltensinventar bezieht sich auf das motorische Element und muss so genau als möglich definiert werden. Der Verhaltensfluss soll qualitativ beschrieben werden und somit ein eindeutiges Ermitteln der Verhaltensweise ermöglichen. Die einzelnen Elemente können beliebig genau erläutert werden, wobei die Genauigkeit des Ethogramms der Fragestellung anzupassen ist (Geissmann, 2002).

### **2.3.3 Scan Sampling**

Mit dieser Methode wird eine Gruppe von Individuen in regelmäßigen Intervallen gescannt und jedes Verhalten der einzelnen Individuen in diesem Augenblick festgehalten; somit schränkt diese Methode den Beobachter auf wenige Verhaltenskategorien ein. Die Zeiteinheit in der die einzelnen Individuen beobachtet werden, sollte kurz und in etwa konstant sein (Martin & Bateson, 1993). Je nach Größe der Tier-

gruppe kann ein einzelner Scan Sekunden bis mehrere Minuten dauern (Geissmann, 2002). Die Intervalllänge sollte dabei sinnvoll gewählt werden, diese ist abhängig von der Fragestellung, aber auch von der Zeit, welche zum Ausfüllen des entsprechenden Protokolls benötigt wird (Wehnelt & Beyer, 2002).

### 2.3.4 Nearest-Neighbour Sampling

Mit Hilfe dieser Methode lässt sich das Distanzverhalten zwischen Gruppenmitgliedern aufnehmen und Rückschlüsse auf das soziale Gefüge ziehen. Hierbei lassen sich z.B. bevorzugte Sozialpartner ausfindig machen, aber auch Rivalen zeigen oft eine bevorzugte Nähe zum Gegner. Per Scan lässt sich diese Methode in einem entsprechend gewählten Intervall anwenden, wobei die Abstände zwischen den Tieren pro Scan notiert werden (Wehnelt & Beyer, 2002).

### 2.3.5 All Occurrence Sampling

Unter bestimmten Bedingungen ist es möglich das gesamte gezeigte Verhalten aller Gruppenmitglieder, während einer Verhaltensbeobachtung aufzuzeichnen. Die Beobachtungsbedingungen müssen hierfür optimal sein. Die gezeigten Verhaltensweisen sollten so interessant sein, dass sie ausreichend Aufmerksamkeit auf sich ziehen und jedes Auftreten der Verhaltensweise auch beobachtet werden kann. Auf der anderen Seite sollten die Verhaltensereignisse nicht zu häufig auftreten, so dass sie noch aufgezeichnet werden können. Mit einer geeigneten Auswahl der Stichprobenintervalle, kann diese Methode Informationen über die Häufigkeit des Auftretens einer Verhaltensweise in der gesamten Gruppe liefern. Diese Sampling Methode ist angemessen für Verhaltensstudien, bei denen das Verhalten synchron abläuft. Die tatsächliche Zeit des Auftretens einer Verhaltensweise und nicht nur dessen Häufigkeit innerhalb eines zeitlichen Intervalls, kann feinere Informationen liefern als nur die zeitliche Verteilung eines Verhaltens. Diese Information kann für sich alleine interessant sein, oder kann Verwendung finden um weitere Annahmen zu testen (Altmann, 1974).

## 2.4 Weiterführende Methoden

### 2.4.1 Individualerkennung und Benennung der Tiere

Für die Beantwortung der Fragestellung ist es von besonderer Wichtigkeit, die Tiere individuell unterscheiden zu können. Das Markieren von Wildtieren ist schwierig, bei

vielen Tierarten gar unmöglich. Es stehen dem Beobachter jedoch viele andere individuelle Merkmale der einzelnen Tiere zu Verfügung. Hierbei sind besonders individuelle Fellzeichnungen zu nennen (Naguib, 2006).

### 2.4.2 Technische Hilfsmittel

Eine Videoaufzeichnung gibt eine exakt, visuelle Aufnahme des Verhaltens wieder, welche später zur Analyse erneut und verlangsamt abgespielt werden kann. Dies ist besonders nützlich bei Verhaltensweisen, welche zu komplex oder zu schnell ablaufen, um diese in Echtzeit auswerten zu können. Jedoch stellt die Videoanalyse keinen Ersatz für eine Beobachtung dar. Es ist effizienter das Verhalten während der direkten Beobachtung zu entschlüsseln und nicht den Messvorgang durch eine Videoaufzeichnung zu verschieben. Verhalten ist einfacher zu beobachten, wenn es gerade passiert, echt und in einem Kontext. Dies ist später auf einem Bildschirm nicht zu ersetzen (Martin & Bateson, 1993).

### 2.4.3 Notizen

Notizen können besonderen Aufschluss über die gesamte Gruppendynamik, oder mögliche hierarchische Stellungen innerhalb der Gruppe geben. Dabei werden Verhaltensweisen notiert, welche sich außerhalb der Durchführung der Sampling-Methoden ereignen oder die außerhalb der ausgewählten Verhaltensmerkmale der Beobachtungsprotokolle liegen und dem Beobachter dennoch aufschlussreich erscheinen.

### 2.4.4 Sleeping Order

Im Allgemeinen induziert ein Katta das gemeinsame Schlafen für die ganze Gruppe. Alle weiteren Tiere schmiegen sich nach und nach um das vorhergehende Tier bis die ganze Gruppe ein Knäul bildet. Diese Reihenfolge kann als praktischer Index, als Maß für die Dominanz dienen (Hosey & Thompson, 1985).

## 2.5 Auswahl und Vorgehensweise der ausgewählten Methoden

Die Beobachtungen wurden vom 19.05.15 bis zum 25.6.15 an insgesamt 28 Tagen durchgeführt und hatten einen Umfang von rund 91 Stunden.

### 2.5.1 Individualerkennung, Ad Libitum Sampling und das Ethogramm

Für die Individualerkennung der Tiere, Ad Libitum und das Ethogramm wurden insgesamt 1050 Minuten investiert.

Zur Individualerkennung der Tiere wurde der Übergang zwischen Lende und Schwanz herangezogen. Der Lendenbereich zeigte Färbungen von sehr hellem beige bis hin zu dunkelbraun. Desweiteren konnte die Form der ersten drei Schwanzstreifen zur Erkennung herangezogen werden. Auch die Masken der Tiere zeigten Unterschiede. Die Kopfmaske wies Färbungen von hellgrau bis beinahe schwarz auf, wobei die Form der Masken sich von eben bis wellenförmig, mit und ohne Einkerbung erstreckte. Die Augenmaske der Jungtiere wies eine Verbindungslinie zur Kopfmaske auf. Der Grad der Melierung der weißen Gesichtsanteile konnte ebenfalls als Unterscheidungsmerkmal dienen. Die Tiere wurden alle samt nach ihren jeweiligen Merkmalen benannt.

Parallel zur Individualerkennung wurde das Ad Libitum Sampling durchgeführt, dabei wurden lediglich Eindrücke über das Verhalten der Tiere gewonnen und anekdotenhaft festgehalten. Aus dieser Einsehphase wurden dann Verhaltensweisen definiert und diese im Ethogramm genauer beschrieben. Während der gesamten Zeit der Beobachtung traten immer wieder neue Verhaltensweisen auf, welche dem Ethogramm nachträglich ergänzt wurden.

### 2.5.2 Scan Sampling

Das Scan Sampling wurde vor der Vergesellschaftung der Jungtiere mit den acht residenten Männchen durchgeführt. Diese Methode hatte einen Umfang von 900 Minuten. Hierbei wurde alle fünf Minuten, auf vorher festgelegte Verhaltensweisen (siehe Anhang 3), gescannt. Dabei wurden Verhaltensweisen dem Ethogramm entnommen, von denen angenommen wurde, dass sie die Dynamik der Gruppe vor der Vergesellschaftung widerspiegeln. Die Ergebnisse des Scan Sampling wurden zur Erstellung der Graphik 15 verwendet. Dabei konnte ein Vergleich des Markierverhaltens vor und nach der Vergesellschaftung gezogen werden. Gezählt wurde dabei das Markierverhalten über die Genitaldrüse, antebrachiale- und brachiale Drüse.

### 2.5.3 Nearest-Neighbour Sampling

Bei dieser Methode wurde alle zehn Minuten ein Scan durchgeführt und notiert, welche Tiere sich in geringem Abstand zum nächsten Tier befanden. Dabei wurde ein Abstand von unter einem halben Meter festgelegt. So erhielten alle Tiere eine Markierung im Protokoll (Anhang 4), welche zum nächst möglichen Tier einen Abstand von unter einem halben Meter aufwies. Am Ende der Beobachtung wurden die Markierungen zusammengezählt und die Summe der Gesamtkontakte für jedes Tier, innerhalb der Beobachtungszeit ermittelt. Dieses Sampling konnte während der gesamten Beobachtungszeit, parallel zu allen anderen Beobachtungsmethoden durchgeführt werden und hatte eine Gesamtdauer von 4000 Minuten.

Um den Verlauf der Integration in Graphik 13 darzustellen, wurden die Gesamtkontakte der juvenilen Tiere zu den Residenten über einen Zeitraum von fünfzehn Tagen nach der Vergesellschaftung gezählt.

Dieses Sampling diente ebenfalls der Erstellung der Graphik 17, um die Kontakte der Jungtiere mit zwei rangniederen Tieren (L, K) im Vergleich zum Alphetier (Sch) darzustellen zu können. Über die fünfzehn Tage der Vergesellschaftung konnten die Kontakte der Neuankömmlinge mit diesen Tieren ausgewertet werden.

### 2.5.4 All Occurrence Sampling

Das All Occurrence Sampling wurde ab dem Zeitpunkt der Vergesellschaftung angewendet. Diese Beobachtungsform umfasste 2780 Minuten. Hierfür waren im Protokoll Verhaltensweisen aufgenommen worden, welche für eine Vergesellschaftung relevant erschienen (siehe Anhang 2). Dabei wurden über den gesamten Beobachtungszeitraum hinweg alle Individuen notiert, welche diese Verhaltensweisen zeigten. Dabei konnten auch Empfänger- und Sendertiere erfasst werden. Während der Vergesellschaftung zeigten die Tiere immer wieder neue Verhaltensweisen, welche dann dem Protokoll ergänzt wurden. Diese Methode kam zu Anwendung um das Markierverhalten nach der Vergesellschaftung auszuwerten (Abbildung 14 und 15). Um darzustellen zu können, wie das Markierverhalten sich nach der Vergesellschaftung veränderte, wurde über fünfzehn Tage nach der Vergesellschaftung alle Markierevents (über die Genitaldrüse, antebrachiales- und brachiales Markieren) der residenten Gruppe gezählt (Abbildung 14). Außerdem diente dieses Sampling der Darstellung der Abbildung 16; hierbei musste die residente Gruppe aufgeteilt werden in Tiere mit ranghohem Status (Sch, P, B, He) und in Tiere mit rangniederen Status (Str, H, L, K). Die kumulativen Grooming-Ereignisse der Jungtiere gegenüber diesen Tieren konnten so gezählt werden. Für die Abbildung 18 wurden alle agonis-

tischen Verhaltensweisen gepoolt, welche von zwei rangniedrigen Tieren (L, K), gegenüber den Neuankömmlingen gezeigt wurden. Diese konnten dann im Vergleich mit dem Alphetier (Sch) gesetzt werden. Folgende agonistische Verhaltensweisen wurden gezählt: Schubsen, Decken, Drohen mit dem Schwanz, Schwanz durch die Achseln ziehen, Stinkkämpfe, Niederringen, Allomarking und Markieren.

### 2.5.5 Technische Hilfsmittel

Als technisches Hilfsmittel wurden Fotos und Videoaufnahmen zur Hilfe genommen und ausgewertet. Die Aufnahmen wurden alle samt mit einer Casio Exilim EW-S880 8.1 MEGA PIXELS Kamera aufgenommen. Diesbezüglich konnten bestimmte Verhaltensweisen erneut genauer betrachtet werden, welche eventuell der Beobachtung entgangen waren. Des Weiteren konnten Individuen genauer identifiziert werden und damit Verwechslungen innerhalb der Gruppe eingeschränkt werden.

Diverse Screenshots der Videoaufzeichnungen, sowie einige der entstandenen Fotos wurden zur Beantwortung der Fragestellung herangezogen und in der vorliegenden Arbeit verwendet.

### 2.5.6 Notizen

Über 21 Tage hinweg wurden, zusätzlich zu den Beobachtungsprotokollen, Notizen zu Verhaltensweisen angefertigt, welches Rückschlüsse auf die Dominanzhierarchie geben. Diese Notizen umfassen Beobachtungen zu Verhalten in Bezug auf die Nahrungs- und Revierverteidigung. Die Notizen sind im Anhang 6 einzusehen.

### 2.5.7 Sleeping Order

Über den kompletten Beobachtungszeitraum wurde in unregelmäßigen Abständen, anekdotenhaft die Reihenfolge beobachtet, in der sich die Individuen zur Ruhephase niederlassen und diese teils photographisch festgehalten. Dabei wurden nur die Individuen festgehalten, welche an der Sleeping Order beteiligt waren, Individuen welche sich z.B. an einem entfernteren Platz niederließen, wurden als rangniederer eingestuft.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1 Ethogramm

Die Beobachtung nach dem Ad Libitum Sampling brachte 46 Verhaltensweisen hervor, welche in Tab. 1 dargestellt sind. Die Beobachtungsprotokolle wurden alle anhand der dargestellten Verhaltensweisen erstellt.

**Tabelle 1: Beobachtete Verhaltensweisen der Katta-Gruppe**

<b>Komfortverhalten</b>	<b>Beschreibung</b>
Sonnenbaden	Gezielte Präsentation des Bauchfells Richtung Sonne mit ausgebreiteten Armen, dies kann im Sitzen als auch im Liegen vorkommen.
Autogrooming	Eigene Fellpflege. Der Affe bewegt dabei seine Zunge durch das eigene Fell.
Gähnen	Der Mund wird zu einem „O“ geformt und schließlich weit aufgerissen, der Kopf in den Nacken gelegt und die Lippen so weit nach hinten gezogen, dass die Zähne sichtbar werden.
<b>Lokomotion</b>	<b>Beschreibung</b>
Klettern	Fortbewegung in der Vertikalen.
Gehen	Schreitende Fortbewegung auf allen Vieren mit senkrecht, erhobenem Schwanz, welcher dabei die Form eines Fragezeichens annimmt.
Auf den Hinterbeinen hüpfen	Das Individuum steht aufrecht auf den Hinterläufen und hüpfert dabei vorwärts. Dies geschieht entweder auf ein Individuum zu, oder um dieses herum. Es dient auch dem schnellen Vorwärtsskommen.
Balancieren	Laufen auf einem schmalen Gegenstand (z.B. Seil, Ast), wobei der Schwanz zur

### 3. Ergebnisse

	Balance hin und her geschwungen wird.
<b>Selbstgerichtetes Verhalten</b>	<b>Beschreibung</b>
Ausscheidung	Absetzen von Urin und Kot.
Schlafen/Ruhen	Passives Verhalten im Sitzen oder Liegen mit offenen oder geschlossenen Augen. Häufig wird der Kopf zu Boden gesenkt und der Schwanz vor die Augen gelegt.
<b>Nahrungserwerb</b>	<b>Beschreibung</b>
Nahrungsaufnahme	Aufnehmen von Nahrung mit den Händen, die dann zum Mund geführt werden (z.B. Gras), oder direkte Aufnahme mit dem Mund, wobei der Kopf anschließend zum Kauen in den Nacken gelegt wird (z.B. saftige Früchte)
<b>Stationäres Verhalten</b>	<b>Beschreibung</b>
Sitzen	Die Caudalregion berührt den Boden, wobei die Hinterbeine angewinkelt sind. Der Schwanz wird entweder um den Hals gehängt oder eben abgelegt.
Stehen auf den Hinterbeinen	Stehen auf den Hinterläufen bei aufrechter Körperhaltung. Beobachtet bei Verteidigung (z.B. durch Anflug eines Vogels)
<b>Soziales Verhalten</b>	<b>Beschreibung</b>
Decken	Ein Individuum besteigt von hinten ein anderes Individuum und umklammert es mit den Vorderbeinen. Das Glied des besteigenden Tieres ist dabei erigiert.
Schubsen	Ein Individuum tritt, unter quietschenden Lauten, gegen ein anderes Individuum.
Beißen	Einschlagen der Eckzähne in ein anderes Gruppenmitglied.

### 3. Ergebnisse

Markieren	Gezieltes Reiben der Armdrüsen (antebrachial) oder Brustdrüsen (brachial) an verschiedenen Gegenständen. Anogenitales Markieren geschieht in einer Art Handstand an vertikalen Elementen, aber auch horizontal im Sitzen.
Schwanz über Kopf halten	Präsentieren des aufgestellten, teils wedelnden Schwanzes über dem Kopf, bei geduckter Haltung und angelegten Ohren. Schwanzhaare werden dabei horizontal gestellt (Piloerektion). Beobachtet nach Verjagen und nach aggressiven oder dominierenden Auseinandersetzungen.
Zurückweichen	In geduckter Haltung Rückwärtslaufen mit erhobenem Schwanz.
Zusammensitzen	Mehrere Individuen sitzen dicht gedrängt nebeneinander, die Schwänze werden ineinander verschlungen.
Fliehen	Das Individuum entfernt sich laufend oder kletternd von der Gruppe. Folge von Beißattacken.
Niederringen	Ein Individuum drückt ein anderes Individuum mit Zuhilfenahme aller Gliedmaßen nieder.
Stinkkampf	Bestreichen des Schwanzes mit Sekreten aus den Unterarmdrüsen. Dieser wird unter den Achseln hindurch gezogen und dabei mit Sekret bestrichen und anschließend in Richtung Gegner geschwenkt.
Beißintention	Ein Individuum versucht mit aufgerissenen Maul ein anderes Individuum einzuschüchtern. Beobachtet bei „Niederringen“.

### 3. Ergebnisse

Sich nähern	Interessiertes Zugehen auf ein anderes Individuum.
Interaktion mit Zoobesuchern	Aufspringen auf Zoobesucher, Greifen in Rucksäcken, Ablecken von Gegenständen (z.B. Schuhe, Rollstühle).
Sich unterwürfig nähern	Annäherung an die Gruppe in geduckter Haltung, oft mit eingeklemmtem Schwanz, meist nach Beißattacken.
Ausschließen	Individuum befindet sich abseits der Gruppe und wird von Gruppeninteraktionen (z.B. Ruhen) ausgeschlossen.
Verunsicherung	Das Individuum zeigt eine geduckte Haltung, der Schwanz wird dabei über die Schultern geworfen und die Augen halb geschlossen. Beobachtet nach „Ausschließen“.
Beschnuppern	Ein Individuum nähert sich langsam mit der Nase einem anderen Individuum. Beschnuppert werden das Fell oder die Genitalien.
Allomarking	Das Markieren eines Artgenossen.
Verjagen	Ein Individuum entfernt sich nach Blickkontakt mit einem anderen Individuum von diesem. Begleitet wird dies häufig durch quietschende Laute.
Schwanz unter den Achseln durchziehen	Ein Individuum zieht, in wiederholender Weise, seinen Schwanz unter den Achseln durch, dabei wird eine geduckte Haltung eingenommen und die Ohren dicht an den Körper angelegt.
Allogrooming	Wechselseitige Fellpflege zwischen mindestens zwei Individuen, wobei die Zunge durch das Fell des jeweils anderen bewegt wird.

### 3. Ergebnisse

Zähne zeigen	Die Lippen werden nach oben gezogen, so dass die Zähne sichtbar werden. Begleitet wird dies häufig mit knurrenden oder fiesenden Lauten.
Touching	Das Auflegen der Hand auf anderes Individuum.
Objekt wegnehmen	Ein Objekt, welches im Besitz eines Individuums ist, wird von einem anderen Individuum entrissen.
Starren	Langes Schauen in die Augen eines anderen Individuums, ohne Lidschluss.
Hinterherlaufen	Läuft ein Individuum in eine Richtung, so folgen ein oder mehrere Individuen.
<b>Vokalisation</b>	<b>Beschreibung</b>
Schreien	Langer, kreischender Laut. Beobachtet bei Überflug von Greifvögeln oder Flugzeugen über das Gehege.
Grunzen	Schnalzender Laut bei unbekanntem Gegenständen.
Klagen	Langgezogener Ton, der wie ein langgezogenes „U“ klingt. Klagender Ton. Beobachtet bei Ausgeschlossen werden.
Jaulen	Kreischender Ton. Beobachtet nach einer Beißattacke.
Schnurren	Laut wie bei einer schnurrenden Katze, beobachtet bei Ruhen und Grooming.
Zwitschern	Pfeifender Laut. Beobachtet bei der Fortbewegung
Fauchen	Zischender Ton. Beobachtet bei Drohung.
Miauen	Maunzender Ton, welcher an eine Katze erinnert.

### 3.2 Dominanzhierarchie

Anhand der erstellten Notizen und der beobachteten Sleeping Order konnte eine Dominanzhierarchie erstellt werden.

Einige Tiere plazieren sich vermehrt außen, wohingegen sich andere zentraler in der Gruppe einordnen (Abbildung 11).

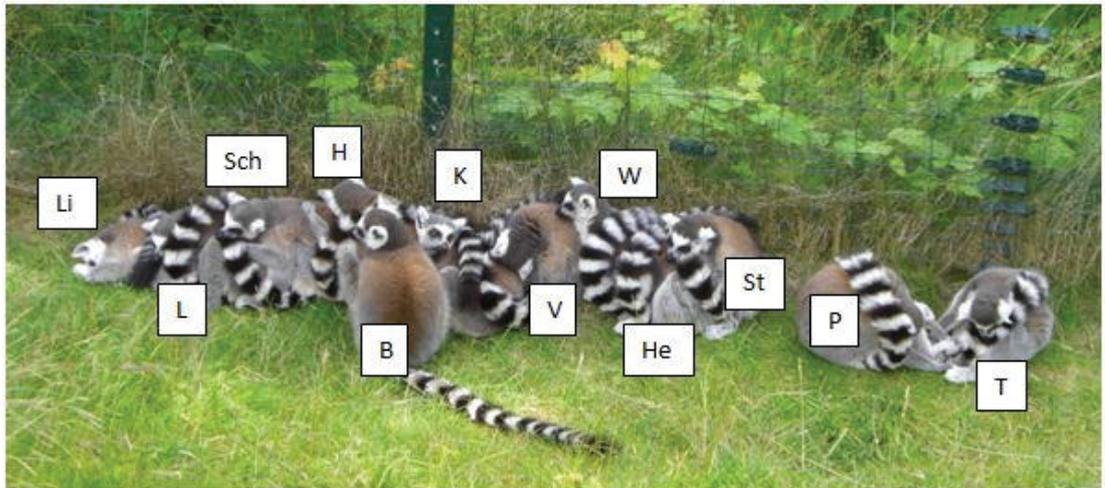


Abbildung 11: Beispiel einer Sleeping Order. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).

Die Dominanzpyramide lässt sechs Hauptebenen erkennen, wobei die Spitze dem Alphantier zugeordnet ist und die Rangordnung Richtung des Bodenniveaus abnimmt (Abbildung 12).

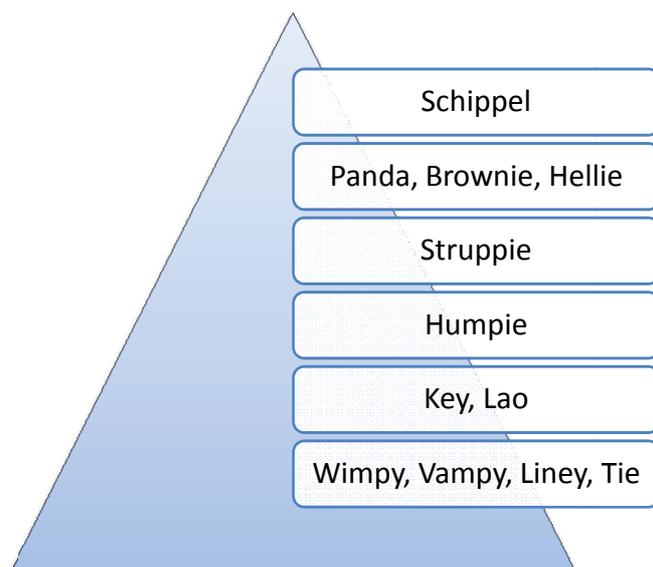


Abbildung 12: Dominanzhierarchie der gesamten Kattgruppe.

### 3.3 Integration der juvenilen Tiere in die residente Gruppe.

Die ersten vier Tage der Vergesellschaftung haben keine Kontakte zwischen den Jungtieren und den residenten Männchen stattgefunden (Abbildung 13). Ein kontinuierlicher Anstieg ließ sich bei allen vier Neankömmlingen ab Tag fünf verzeichnen.

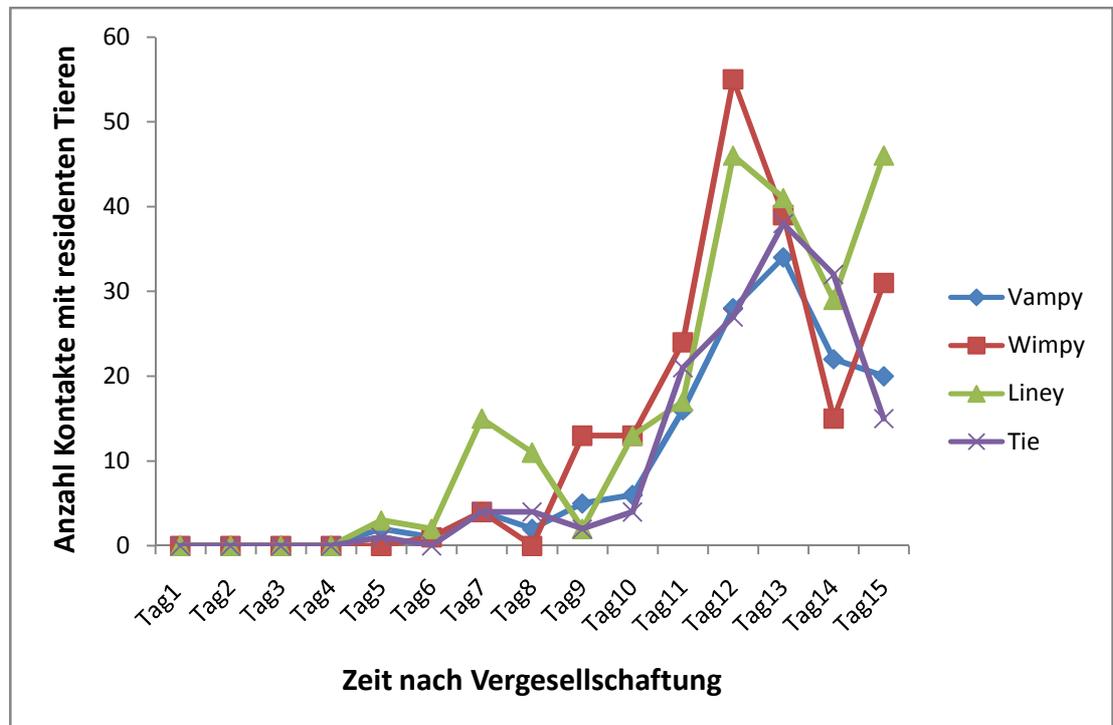


Abbildung 13: Anzahl der Kontakte der vier Jungtiere zu den residenten Männchen, während der Vergesellschaftung.

### 3.4 Nimmt das Markierverhalten der residenten Männchen zu?

Das Markierverhalten residenter Tiere steigt ab Tag zwei an und hat an Tag fünf einen Peak (Abbildung 14). Die Markierevents schwankten ab Tag sechs mit einem Abfall an Tag elf.

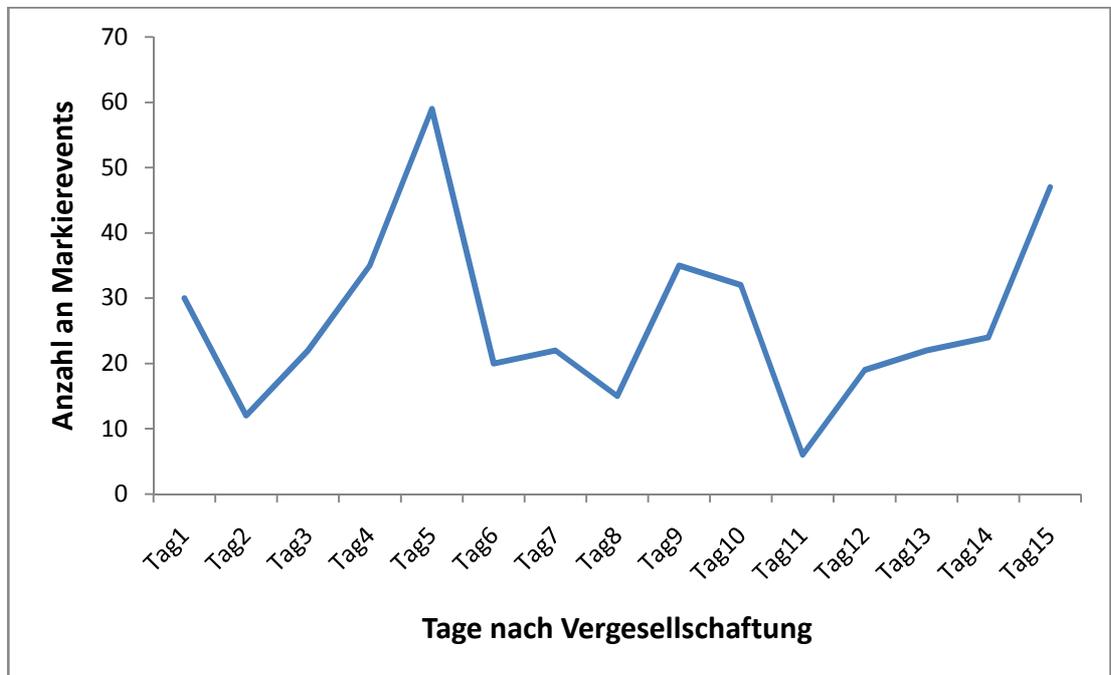
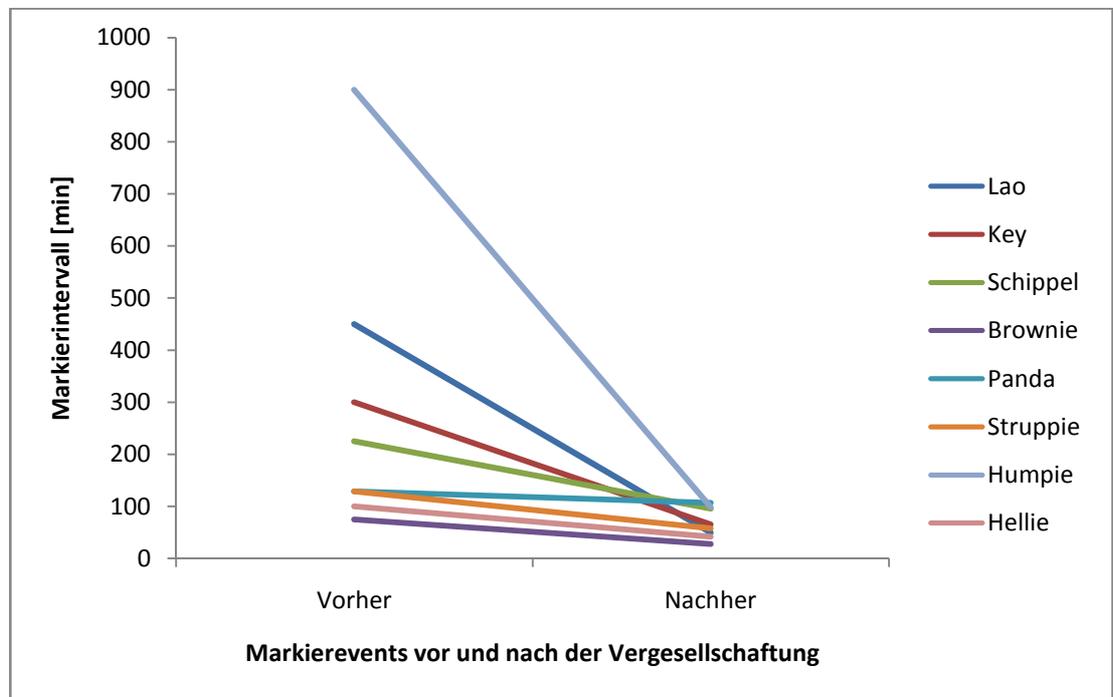


Abbildung 14: Gesamtheit der Markier-Ereignisse der residenten Tiere nach der Vergesellschaftung.

### 3. Ergebnisse

Nach der Vergesellschaftung ließ sich bei allen residenten Tieren eine signifikante Abnahme der Markierintervalle erkennen (Wilcoxon-Test:  $Z = -2,521$ ,  $N = 8$  und  $P = 0,012$ ; Abbildung 15). Die stärkste Abnahme zeigten die Tiere Lao, Key und Humpie, die geringste Veränderung die Tiere Hellie, Struppie, Schippel und Brownie.



**Abbildung 15: Vergleich der Markierintervalle der residenten Tiere vor und nach der Vergesellschaftung.**

### 3.5 Suchen die Neankömmlinge vermehrt Kontakt zu Tieren, welche in der Dominanzhierarchie höher stehen?

Die juvenilen Tiere Liney, Wimpy und Tie zeigten vermehrtes Groomingverhalten gegenüber ranghohen Tieren, einzig das juvenile Tier Vampy ließ vermehrten Kontakt zu rangniederen Tieren erkennen (Abbildung 16).

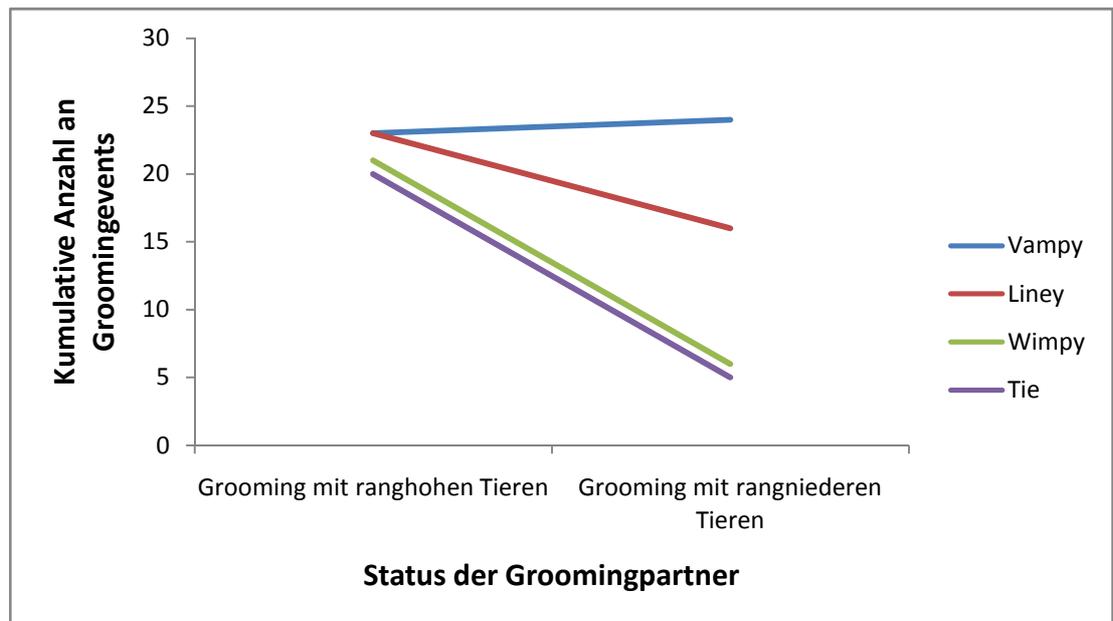


Abbildung 16: Anzahl der Grooming-Ereignisse der Neankömmlinge im Vergleich zum Status der residenten Tiere.

### 3.6 Versuchen Tiere, welche in der Dominanzhierarchie weiter unten stehen, ihren Status zu halten oder zu verbessern?

Die Kontaktaufnahme der drei residenten Männchen zu den juvenilen Tieren begann an Tag fünf (Abbildung 17). Die Zunahme der Kontakte der rangniederen Tiere stieg dabei kontinuierlich an, wohingegen die des Alphatieres zwei Peaks an Tag fünf und zwölf aufwies.

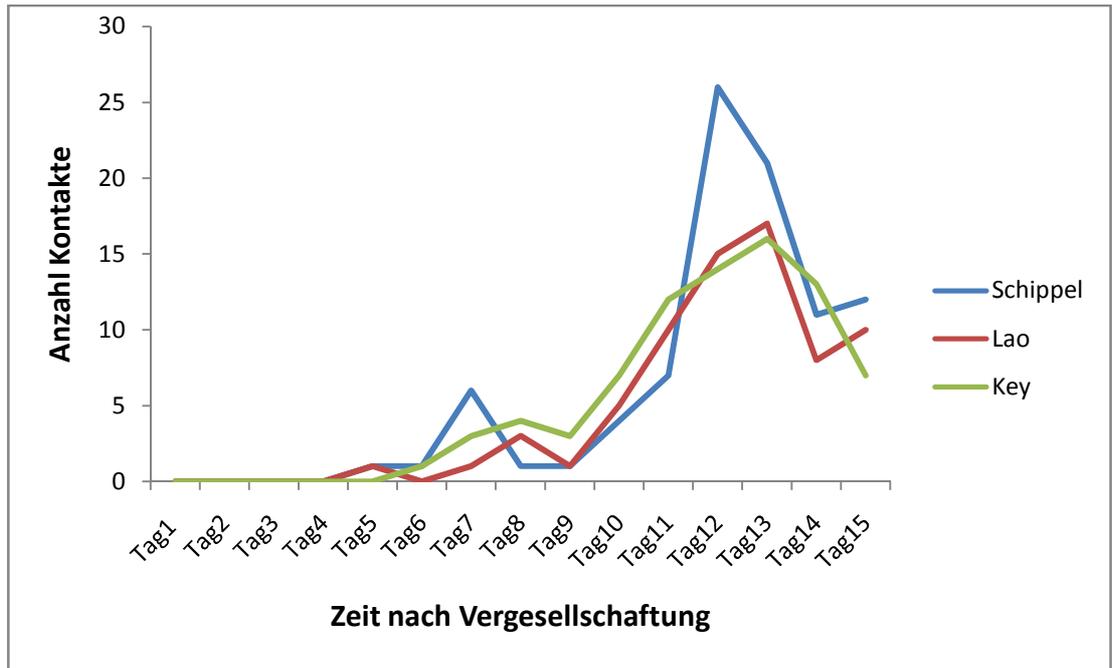


Abbildung 17: Anzahl der Kontakte zu den Neankömmlingen zweier rangniederer Tiere im Vergleich mit dem Alphatier.

### 3. Ergebnisse

Die zwei rangniederen Tiere zeigten anfänglich mehr agonistische Verhaltensweisen als das Alphetier (Abbildung 18). Das agonistische Verhalten des Alphetieres nahm im Verlauf der Vergesellschaftung zu, wohingegen das agonistische Verhalten der rangniederen Tiere abnahm.

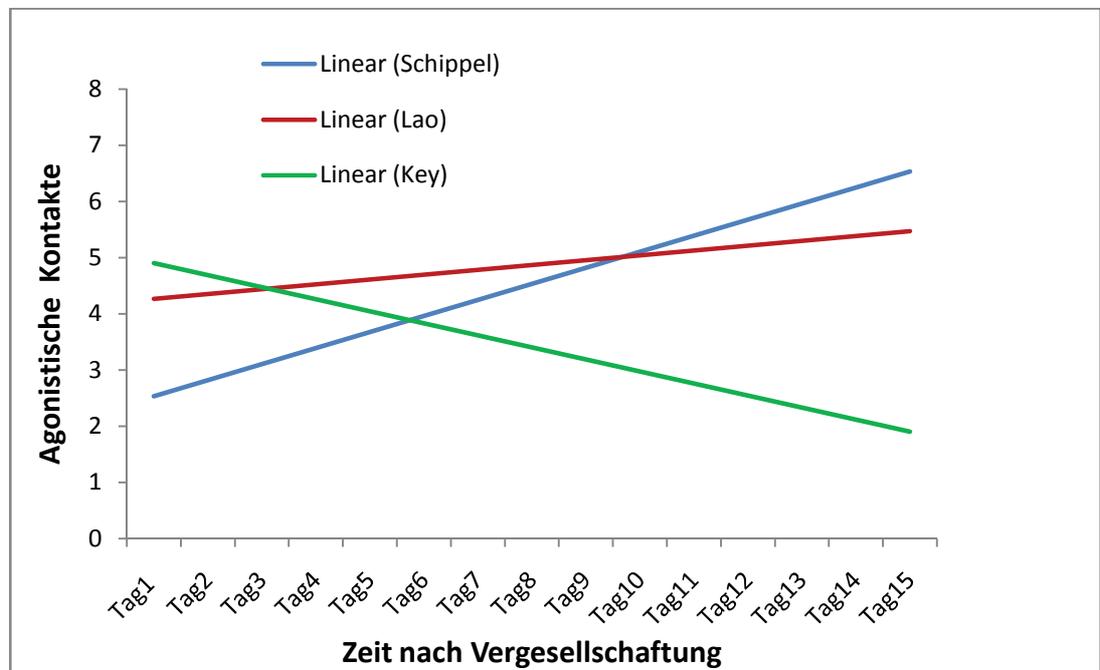


Abbildung 18: Kumulative Anzahl agonistischer Verhaltensweisen zweier rangniederer Tiere im Vergleich mit dem Alphetier.

## **4. Diskussion**

### **4.1 Integration der juvenilen Tiere in die residente Gruppe**

Die juvenilen Tiere zeigten ab dem fünften Tag der Vergesellschaftung vermehrten Kontakt zu den residenten Männchen (Abbildung 13). Diese Kontakte stiegen konstant an, weshalb die Vergesellschaftung als erfolgreich abgeschlossen angesehen werden kann.

### **4.2 Nimmt das Markierverhalten der residenten Männchen zu?**

Die kumulative Anzahl an Markier-Ereignissen stieg nach der Vergesellschaftung steil an, bis zu einem Peak an Tag fünf (Abbildung 14). Dies stimmt auch mit Abbildung 13 überein, welche zeigt dass die ersten Kontakte der residenten der Tiere mit den Neuankömmlingen an Tag fünf stattgefunden haben. Laut Scordato & Drea (2007) sind Kattas nicht in der Lage den Dominanzstatus eines fremden Tieres über Duftmarken wahrzunehmen. Somit konnten die residenten Tiere vorerst nicht den Rang der juvenilen Tiere einschätzen. Des Weiteren können laut Mertl (1975, zitiert in Palagi & Dapporto 2006) Kattamännchen zwischen Düften von bekannten und unbekanntem Individuen unterscheiden. Dem zufolge erhöhte sich der Druck auf die residenten Tiere, ihren Status sowie ihre Ressourcen gegen die Neuankömmlinge abgrenzen zu müssen.

Nach diesem Peak nimmt das Markierverhalten der residenten Tiere wieder leicht ab, was vermutlich darin begründet ist, dass die residenten Tiere ihre Status gegenüber den juvenilen Tieren schnell festgemacht hatten. Da die juvenilen Tiere erst ein Jahr alt sind, also weder die Geschlechtsreife noch ihre volle Körpergröße erreicht haben (Meder, 1993; Sussman 1992), scheinen die residenten Tiere schnell erkannt zu haben, dass weder ihr Status noch ihre Ressourcen in Gefahr sind. Der steile Abfall am elften Tag lässt sich durch die Wetterlage erklären. An diesem Tag fiel die Temperatur auf 16 C°, was die Tiere in ihrem Verhalten meist stark einschränkt und die Ruhephasen verlängert.

Da alle Markiervariationen zusammengefasst wurden, kann zwischen den einzelnen Markierdrüsen in der Auswertung nicht unterschieden werden. Es kann jedoch gezeigt werden, dass das Markierverhalten der residenten Tiere nach der Vergesellschaftung signifikant zunahm, d.h. die Markierintervalle sich nach der Vergesellschaftung verkürzt haben (Abbildung 15). Auffällig ist, dass besonders das Markierverhalten der rangniedersten Tiere (L, K, H) nach der Vergesellschaftung stark zugenommen hat. Da diese Tiere in ihrem sozialen Status bereits sehr niedrig einges-

tuft sind, lässt sich annehmen, dass die Tiere über das Markierverhalten versuchen ihren Status zu halten, um in der Ranghierarchie nicht noch tiefer zu fallen. Damit würde sich die Aussage von Scordato & Drea (2007) bestätigen, dass das Markieren eine Verhaltensweise zur Schau stellt, welche mehr Information über den sozialen Status des Individuums enthält als das chemische Signal allein. Laut Scordato & Drea (2007) markieren dominante Männchen häufiger als dies rangniedere Tiere tun, auch diese Aussage kann bestätigt werden. So zeigten die ranghöheren Tiere (He, B, Sch, P, Str) keine allzu starke Abnahme in den Markierintervallen, da sie bereits vor der Vergesellschaftung ein geringes Markierintervall aufwiesen.

### **4.3 Suchen die Neuankömmlinge vermehrt Kontakt zu Tieren, welche in der Dominanzhierarchie höher stehen?**

Die Abbildung 16 zeigt ein bevorzugtes Groomingverhalten der juvenilen Tiere gegenüber dominanten Tieren der residenten Gruppe. Nur ein juveniles Tier (V) zeigt ein leicht erhöhtes Groomingverhalten zu rangniederen Tieren. Dies ist aber dadurch begründet, dass dieses Tier vornehmlich mit dem residenten Männchen Str groomte. Str steht in der Dominanzhierarchie im oberen Drittel, wurde aber auf Grund der Teilung der Hierarchie in ranghohe und rangniedrige Tiere, der rangniedrigen Gruppe zugeteilt.

Die Beobachtung ergab, dass das Groomingverhalten immer von den ranghohen Tieren ausging, die somit als Sender fungierten. Hosey & Thompson (1985) weisen ebenfalls darauf hin, dass das Groomingverhalten hauptsächlich zwischen den ranghohen Tieren der Gruppe vorkommt. Zwar boten auch rangniederere Tiere den Juvenilen das Grooming an, doch konnte beobachtet werden, dass diese niemals zurück groomten, wohingegen sie dies bei den ranghohen Tieren taten.

Laut Gould (1997a) zeigen periphere Männchen weniger affiliatives Verhalten gegenüber Jungtieren als zentrale und damit dominante Männchen, was die Hypothese bestätigen würde. Gould (1997a) weist weiter darauf hin, dass junge Kattas vermehrt Groomingkontakt zu Weibchen aufnehmen, da auf Grund der Weibchendominanz mehr Vorteile für die jungen Tiere entstehen (Schutz der Gruppe und Ressourcenbeschaffung). In diesem Fall fehlt der soziale Kontakt zu den Weibchen, weshalb davon ausgegangen werden kann, dass die Neuankömmlinge, aus den gleichen Gründen, vermehrt Kontakt zu ranghohen Männchen suchten.

#### 4.4 Versuchen Tiere, welche in der Dominanzhierarchie weiter unten stehen, ihren Status zu halten?

Die ersten Kontakte des Alphatieres sowie der zwei rangniedrigsten Tiere zu den Neuankömmlingen begannen an Tag fünf (Abbildung 17). Die Kontakte der rangniederen Tiere (L, K) stiegen dabei konstant an, während die des Alphatier (Sch) lediglich zwei Peaks an Tag sieben und zwölf aufwies. Das Alphatier scheint weniger Interesse an den Jungtieren zu zeigen als dies die rangniederen Tiere tun. Die Peaks an diesen Tagen entstanden auf Grund der kumulierten, agonistischen Verhaltensweisen des dominanten Tieres, gegenüber den juvenilen Neuankömmlingen. Vielleicht wurden die Jungtiere dem dominanten Tier zu aufsässig. Dabei konnte beobachtet werden, wie das Alphatier die Jungtiere immer wieder zu Boden rang. Laut Biben (1986) dominiert, bei diesem sogenannten direktionalen Ringen, das obere Tier das untere, wobei die Tiere sich für dieses Verhalten meist Partner suchen, welche sich dominieren lassen. Dieses Spiel stellt ein Mittel für die Tiere bereit, um erforderliche Erfahrungen in einer Vielzahl von sozialen Rollen zu erlernen (Biben, 1986). In diesem Fall scheint das dominante Tier den Neuankömmlingen seine Alphaposition klarstellen zu wollen. Gleichzeitig lernen die jungen Tiere dabei aber auch ihre eigenen Kräfte einzuschätzen und sich in die Hierarchie einzufügen.



**Abbildung 19: Niederringen eines Neuankömmlings durch das Alphatier. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Des Weiteren zeigte das Alphatier an den genannten Tagen Deckverhalten gegenüber den Jungtieren. Laut Poiani (2010) wurde unter Halbaffen bisher noch kein gleichgeschlechtliches Deckverhalten beobachtet, der Autor erwähnt unter madagassischen Lemuren lediglich *Propithecus*, als einzige bisher beobachtete Gattung. Wohingegen dieses Verhalten bei Cercopithecoidea sehr viel häufiger beobachtet wird (Poiani, 2010). Das Deckverhalten scheint darauf abzuzielen den Neuankömmlingen gegenüber soziale Dominanz zu zeigen, so beschreiben Allen & Boice (1971)

das entsprechende Verhalten bei Ratten, welche Eindringlinge besteigen. Ein Art Spiel um die Rangordnung, durch Aufreiten des Ranghöheren konnte bei Büffeln beobachtet werden (Lumia, 1972). Poiani (2010) schreibt dem Deckverhalten aber auch eine beschwichtigende Funktion zu. So konnte dieses Verhalten oft nach aggressiven Auseinandersetzungen zwischen Zwergmeerkatzen (*Miopithecus talapoin*) beobachtet werden (Dixson et al. 1975, zitiert in Poiani 2010).



**Abbildung 20: Deckversuch als dominierende Verhaltensweise gegenüber einem juvenilen Tier. Quelle: Eigenen Aufnahme (2015).**

Der Deckakt konnte auch bei rangniedrigen Tieren beobachtet werden. Die im sozialen Status niedrig gestellten Tiere versuchten dabei häufiger die juvenilen zu dominieren, als das Alphetier dies tat. Die Neuankömmlinge zeigten eine klare Abwehrhaltung gegen diesen Deckakt. So konnte beobachtet werden, dass die Jungtiere sich dieser Verhaltensweise entziehen wollten, der Entzug aber von den residenten Tieren mit dem Schwanz bedroht wurde (Schwanz schlagen oder parfümieren). Das Verweigern einer Dominanzhandlung wird also vermutlich bestraft und damit eine klare Unterordnung der juvenilen Tiere eingefordert.



**Abbildung 21: Ein juveniles Tier wehrt sich gegen die Deckversuche des Alphatieres. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**



**Abbildung 22: Ein rangniederes Tier parfümiert seinen Schwanzes vor einem Neuan-kömmling, welcher das Grooming ausschlug. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

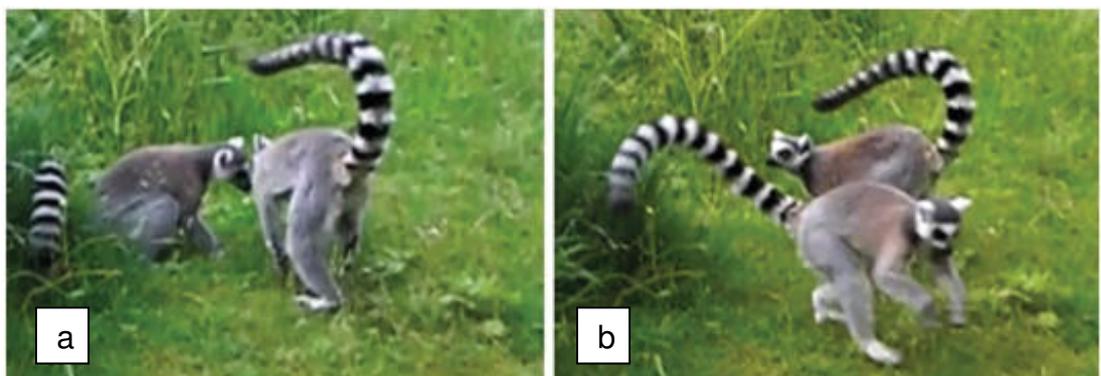
Agonistische Handlungen konnten bereits ab dem ersten Tag der Vergesellschaftung beobachtet werden, dabei wiesen rangniedere Tiere (K, L) eine erhöhte Kumulation auf (Abbildung 18). Das subdominante Tier K zeigte unter anderem Allomarking gegenüber einem juvenilen Tier. Die Bedeutung dieser Verhaltensweise ist bis heute unklar (Schröpel, 2010). Es lässt sich aber vermuten, dass dieses Verhalten einer agonistischen Verhaltensweise zugeordnet werden kann. Die Vermutung liegt nahe, dass rangniedere Tiere über diese Handlung versuchen, Artgenossen nicht über ihren eigenen Status kommen zu lassen. Indem sie die Tiere markieren, tragen diese ihren Duft und werden von Gruppenmitgliedern vermutlich auf die gleiche hierarchische Stufe eingeordnet. Das zweite dominanzschwache Tier L zeigte ab dem ersten Tag der Vergesellschaftung eine konstant kopfüberhängende Schwanzhaltung mit Piloerektion. Da die Piloerektion bei Lemuren nur am Schwanz auftritt, scheint dies einer besonderen sozialen Bedeutung zuzukommen. Winn (2001) er-

wähnt dass Trockennasaffen (Haplorrhini) ihr Nackenfell aufstellen, wenn sie sich bedroht fühlen und sich auf eine aggressive Auseinandersetzung einstellen. Des Weiteren zeigen Alphamännchen bei Schimpansen eine konstante Piloerektion am ganzen Körper, welche ihnen größere Körpermaße verleiht (Winn, 2001). Bei Mäusen kann eine Piloerektion z.B. durch Angst ausgelöst werden (Masuda, Suzuki, Akagawa, & Takemura, 1999).



**Abbildung 23: Das rangniedere Männchen Lao zeigte nach Ankunft der Neuankömmlinge vermehrt eine Schwanzhaltung mit Piloerektion. Quelle: Eigene Aufnahme (2015).**

Es scheint also nahe liegend, dass das subdominante Tier die Neuankömmlinge als Bedrohung wahrnahm und durchaus Angst um seinen Status in der Hierarchie hatte. Mit einer erhöhten Kumulation an agonistischen Verhaltensweisen scheinen die rangniederen Tiere zu versuchen ihren Status zu halten. Im Gegenzug zeigte das Alphetier (Sch) zu Beginn eine geringe Anzahl an agonistischen Verhaltensweisen, da sein Status vermutlich nie in Frage stand. Die lineare Zunahme an agonistischem Verhalten (Abbildung 18) dieses Tieres ergab sich aus den bereits erläuterten Verhaltensweisen.



**Abbildung 24: (a) Lao droht Neuankömmling mit piloeregiertem Schwanz; (b) Das juvenile Tier sucht daraufhin das Weite. Quelle: Eigene Abbildung (2015).**

#### 4. Diskussion

---

Es kann also davon ausgegangen werden, dass Tiere mit rangniedrigem Status den vermehrten Kontakt zu juvenilen Tieren suchen, um ihren Dominanzstatus sicherzustellen. Durch das Kumulieren agonistischer Verhaltensweisen scheint es rangniederen Tieren möglich zu sein, nicht noch weiter in der Hierarchie zu sinken.

## Danksagung

Mein erster Dank gilt dem Augsburger Zoo, der mir diese Arbeit überhaupt erst möglich gemacht hat. Ein besonderer Dank geht hierbei an Frau Dr. Barbara Jantschke für die stets geduldige und rasche Beantwortung meiner zahlreichen Emails. Recht herzlichen Dank an die Tierpfleger Annika, Lea, Tom und Danilo für die liebe Aufnahme, Unterstützung und die ein oder andere Überraschung.

Frau Dr. Mirjam Knörnschild, ohne ihre Betreuung wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Danke für deine stets geduldige und konstruktive Kritik bei der Bearbeitung dieses Themas und für deine Erreichbarkeit zu jeder Zeit und überall auf der Welt.

Meinen Eltern, sowie Christine und Ute für die Versorgung meiner Pferde, während der Datenaufnahme im Augsburger Zoo.

Kerstin und Ewald für eure Unterstützung und Motivation.

Mein letzter, aber nicht minderer Dank gilt Benjamin. Danke für deine jahrelange Unterstützung, dein gutes Nervenkostüm und das du mich nie alleine gelassen hast.



## Anhang

### Anhang 1: Merkmale der Katta-Gruppe



Name: „Key“

Merkmale:

- Übergang Rücken  
Schwanz hellbraun.
- Erster Streifen passt mit der Zahnung wie Schlüssel-Schloss in den darauf folgenden Streifen, beide Streifen sind mittelbraun.
- Zweiter Schwanzstreifen nach caudal, eben.
- Gesichtsförmung schmal und spitz.
- Maske mittelgrau, das Weiß der Maske ist meliert.
- Maske eben mit breiter Einkerbung, welche ebenfalls meliert ist.





Name: „Schippel“

Merkmale:

- Übergang Lende Schwanz beige über dunkelbraun nach schwarz.
- Erster Schwanzstreifen schwarz.
- Maske zwischen den Ohren hellgrau, reicht bis tief in das Gesicht verläuft fast eben über die Augenpartie.
- Haarwirbel zwischen den Ohren.
- Gesichtsform breit, flach.





Name: „Struppie“

Merkmale:

- Fell an den Hinterläufen ungleichmäßig, struppig.
- Fell am Schwanz ungleichmäßig, weiße Fellstreifen viel länger als Schwarze.
- Maske dunkelgrau.
- Körperbau etwas zierlicher.
- Gesicht spitz mit viel schwarzem Anteil.





Name: „Lao“

Merkmale:

- Übergang Lende  
Schwanz hellbraun nach caudal mittelbraun. Direkt am Anschluss folgt der erste Schwanzstreifen.
- Erster Schwanzstreifen mittelbraun und schmal.
- Zweiter Schwanzstreifen mittelbraun mit zwei Zacken nach caudal und einer Wölbung nach cranial.
- Maske mittelgrau, eben.
- Typisch für Lao ist die abgebildete Sitzposition.





Name: „Brownie“

Merkmale:

- Übergang Lende  
Schwanz hell-  
braun nach caudal  
immer dunkler  
werdend bis mit-  
telbraun.
- Erster Schwanz-  
streifen schwarz.
- Maske mittelgrau,  
eben.





Name: „Humpie“

Merkmale:

- Übergang Lende  
Schwanz hellbraun.
- Erster Streifen mittel-  
braun, ohne weiße Un-  
terbrechung.
- Zweiter Schwanzstreifen  
mit großer Wölbung nach  
caudal.
- Maske hellgrau mit Ein-  
kerbung, ansonsten  
eben.





Name: „Panda“

Merkmale:

- Übergang Lende  
Schwanz hellbraun mit dunkelbraunem, zackigen Streifen am caudalen Ende.
- Zweiter Schwanzstreifen dunkelbraun bis schwarz mit einer Zacke nach cranial, das caudale Ende des Streifens ist eben.
- Maske dunkelgrau mit zackiger Augenpartie.
- Gesicht schwarz-weiß, sehr klar abgegrenzt, kaum meliert.

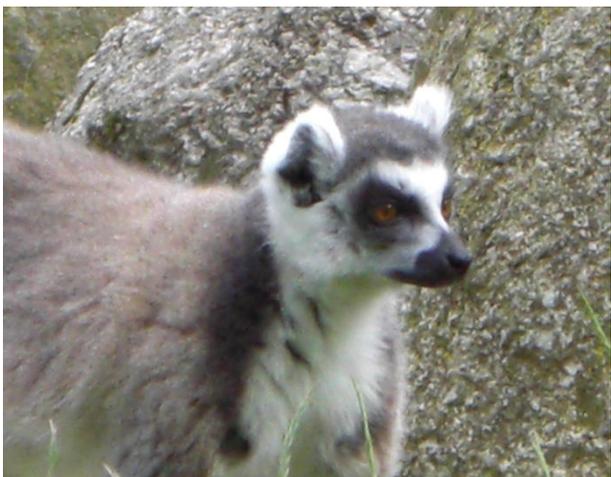




Name: „Hellie“

Merkmale:

- Übergang Lende  
Schwanz hellbraun und  
nur schwach ausgeprägt.
- Erster Schwanzstreifen  
geformt wie ein Dreieck,  
Spitze zeigt nach caudal.
- Maske dunkelgrau, über  
der Augenpartie wellen-  
förmig.
- Dunkler Fleck über dem  
rechten Auge.





Name: „Vampy“

Merkmale:

- Dunkelgraue Maske, eben mit Einkerbung.
- Übergang Lende Schwanz hellbraun mit dunkelbraunem Streifen.
- Erster Schwanzstreifen schwarz, schmal mit einer Spitze nach cranial und zwei Spitzen nach caudal.
- Zweiter Schwanzstreifen verdickt, nach cranial mit dunkelbrauner Einfärbung.
- Dritter Schwanzstreifen schwarz mit einer Zacke nach cranial.





Name: „Liney“

Merkmale:

- Maske grau, flach und hoch.
- Einkerbung der Maske hoch und schmal.
- Gesicht zeigt sehr viel weiß.
- Abstand zwischen den Ohren geringer.
- Augen gelb.
- Linien auf der Nase.
- Übergang Lende Schwanz hellbraun.
- Erster Schwanzstreifen schmal, schwarz.
- Zweiter Schwanzstreifen mit zwei Wölbungen nach caudal.

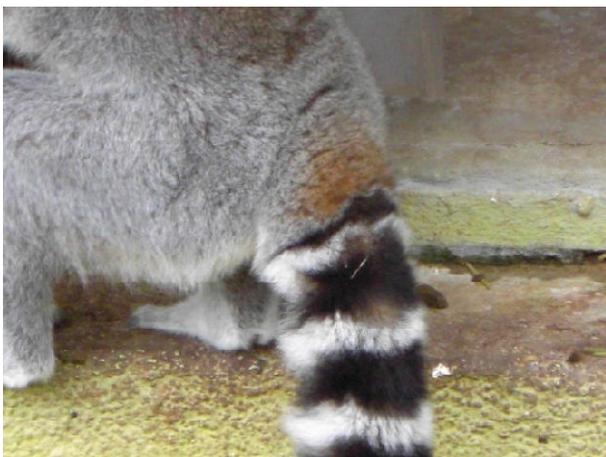




Name: „Tie“

Merkmale:

- Maske dunkelgrau.
- Übergang Lende  
Schwanz mittelbraun.
- Erster Schwanzstreifen  
schmal, schwarz mit zwei  
kleinen Wölbungen.
- Zweiter Schwanzstreifen  
knotig verdickt, schwarz  
mit brauner Maserung.





Name: „Wimpy“

Merkmale:

- Maske grau, eben.
- Augen gelb.
- Übergang Lende  
Schwanz hellbraun.
- Erster Schwanzstreifen  
dunkelbraun mit zwei  
Zacken nach cranial und  
einem nach caudal.
- Zweiter Schwanzstreifen  
schwarz mit zwei dün-  
nen, langen Zacken nach  
cranial.





## Anhang 4: Protokoll: Nearest-Neighbour Sampling

Datum:

Wetter:

Gruppe:

Beobachtungszeitraum:

	Schippel	Humpie	Lao	Struppie	Brownie	Hellie	Panda	Key	Vampy	Wimpy	Liney	Tie
Schippel												
Humpie												
Lao												
Struppie												
Brownie												
Hellie												
Panda												
Key												
Vampy												
Wimpy												
Liney												
Tie												

## Anhang 5: Beobachtungszeiten und Wetterlage

Datum	Uhrzeit	Methoden	Wetterlage [°C]	Gesamtdauer [min]
19.5.15	09.00 - 15.00 Uhr	Al, IdM, Eth	Bewölkt, 17 °C	360
22.5.15	10.00 - 15.00 Uhr	Al, IdM, Eth	Bewölkt, 15 °C	300
23.5.15	12.00 - 14.00 Uhr	Al, IdM, Eth	Bewölkt, 17 °C	120
26.5.15	15.00 - 16.00 Uhr	Al, IdM, Eth	Bewölkt, 15 °C	60
27.5.15	12.00 - 15.30 Uhr	Al, IdM, Eth	Bewölkt, 13 °C	210
30.5.15	10.30 - 13.30 Uhr	Ss, Nns	Sonnig, 17 °C	180
31.5.15	11.30 - 13.30 Uhr	Ss, Nns	Sonnig, 20 °C	120
1.6.15	10.30 - 12.30 Uhr	Nns	Sonnig, 25 °C	120
	10.30 - 12.00 Uhr	Ss		90
2.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns	Sonnig, 25 °C	180
	10.30 - 12.00 Uhr	Ss		90
3.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns	Sonnig, 27 °C	180
	10.30 - 12.00 Uhr	Ss		90
4.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns	Sonnig, 26 °C	180
	10.30 - 12.00 Uhr	Ss		90
5.6.15	09.00 - 12.30 Uhr	Nns	Sonnig, 28 °C	210
	09.00 - 10.30 Uhr	Ss		90
6.6.15	11.00 - 13.30 Uhr	Nns	Sonnig, 30 °C	150
	09.50 - 12.20 Uhr	Ss		150
7.6.15	12.20 - 15.30 Uhr	Nns	Sonnig, 27 °C	180
	11.50 - 16.30 Uhr	Ao		280

8.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Bewölkt, 19 °C	180
9.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Bewölkt, 13 °C	180
10.6.15	10.50 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Bewölkt, 17 °C	160
11.6.15	10.50 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Bewölkt, 19 °C	160
12.6.15	10.30 - 15.00 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 28 °C	270
13.6.15	11.00 – 13.30 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 24 °C	180
14.6.15	12.30 - 15.00 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 24 °C	150
16.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 19 °C	180
17.6.15	10.40 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 19 °C	170
18.6.15	10.30 - 12.30 Uhr	Nns, Ao	Bewölkt, 16 °C	120
22.6.15	10.20 - 13.20 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 22 °C	180
23.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 14 °C	180
24.6.15	10.30 - 13.30 Uhr	Nns, Ao	Bewölkt, 18 °C	180
25.6.15	11.00 - 14.30 Uhr	Nns, Ao	Sonnig, 21 °C	210

## Anhang 6: Notizen

Tag	Notiz
<b>31.5.15</b>	Sch vertreibt L vom Futter. L vertreibt K vom Futter.
<b>1.6.15</b>	Sch und He vertreiben Mohrenmaki (springen aus der Gruppe hoch). He vertreibt Mohrenmaki erneut. Panda drückt K, unter quietschen den Kopf auf den Boden (sitzen nebeneinander).
<b>2.6.15</b>	Sch schlägt L mit Pfote auf den Kopf (unter Fiepen). Sch schlägt Str mit Pfote auf den Kopf (dieser hüpfte davon).
<b>3.6.15</b>	He verjagt Mohrenmaki. Sch schlägt L mit Pfote auf den Kopf (unter Fiepen). Sch schubst L an der Schulter weg (unter Fiepen). Mohrenmaki wird erneut vertrieben von He, Sch, P, Str, B, H. L und K bleiben sitzen. Sch verjagt Mohrenmaki.
<b>4.6.15</b>	He verjagt Mohrenmaki. K, Sch und H springen auf, verjagen Mohrenmakis. Die restliche Gruppe folgt nur L bleibt unbekümmert sitzen. Fressen: Str geht wenn P kommt. L wird von Sch vom Futter weggejagt. Sch legt die Ohren an, sperrt Maul auf gegen Mohrenmaki. Sch vertreibt Mohrenmaki. Sch und H verjagen Mohrenmaki. „Erste Verteidigung“ gegen die Mohrenmakis immer: Sch, He, Str.
<b>5.6.15</b>	Kontakte der residenten Gruppe am Kontaktgitter in den ersten 40 Minuten: Sch 5 x, K 3 x, P 4 x, H 4 x, He 4 x, L 0, B 0, Str 0.

<b>6.6.15</b>	<p>K wird von Gruppe (Sch als Hauptsender) ausgeschlossen, K nähert sich mit eingezogenem Schwanz wieder und legt sich außen an die „Sleeping Order“.</p> <p>V drückt L quietschend weg.</p> <p>T drückt V quietschend weg.</p>
<b>7.6.15</b>	<p>Beim Fressen gehen L und K zu den Neuen, obwohl genug Futterschüsseln bei der residenten Gruppe vorhanden sind.</p>
<b>8.6.15</b>	<p>Li klaut T das Futter aus der Hand.</p> <p>Li holt Futter bei den residenten Tieren und bringt es den anderen Jungtieren.</p> <p>P jagt L zweimal vom Futter weg, dieser bleibt zwar sitzen, jedoch mit drohendem aufgestelltem Schwanz und frisst nicht mehr.</p>
<b>9.6.15</b>	<p>He fiept H vom Futter weg.</p> <p>L läuft den ganzen Tag mit drohendem Schwanz herum.</p>
<b>10.6.15</b>	<p>H fiept B an beim Fressen.</p> <p>W beschnuppert K und schubst in danach weg und geht.</p> <p>K geht auf Li zu und schleckt ihn ab.</p> <p>L läuft den ganzen Tag mit drohendem Schwanz rum.</p>
<b>11.6.15</b>	<p>Sch jagt L zweimal vom Futter weg.</p> <p>B markiert neben Li und groomt ihn danach.</p> <p>K läuft den ganzen Tag hinter Li her.</p> <p>Ente kommt angeflogen, alle Kattas hüpfen in die Bäume, anschließend kommt P und schaut sich den „Feind“ genauer an.</p> <p>L läuft den ganzen Tag mit drohendem Schwanz herum.</p>
<b>12.6.15</b>	<p>H fiept P an weicht aber aus.</p> <p>T fiept L an.</p> <p>T fiept B an.</p> <p>Wenn Sch kommt laufen die Jungtiere immer sofort weg.</p> <p>Sch vertreibt L zweimal vom Futter, aber H darf bleiben und mit Sch fressen.</p> <p>Sch vertreibt B von Bambusbaum (fressen), H darf bleiben.</p>

	<p>L parfümiert Schwanz gegen Mohrenmaki.</p> <p>Sch parfümiert Schwanz gegen Mohrenmaki.</p> <p>L parfümiert Schwanz, obwohl keiner was von ihm will, läuft immer noch den ganzen Tag mit drohendem Schwanz rum.</p> <p>He jagt K von Futter weg</p> <p>K darf nicht bei H fressen.</p>
<b>13.6.15</b>	<p>H keift Sch an, geht dann aber doch, Sch markiert sofort.</p> <p>Sch verjagt L vom Futter.</p> <p>Sch verjagt B vom Futter.</p> <p>K fiept L zweimal an.</p>
<b>14.6.15</b>	<p>Li beißt K weg, nachdem er seine Genitalien abschleckt.</p> <p>Sch verjagt L vom Futter.</p> <p>V fiept L an, der ist unbeeindruckt.</p>
<b>16.6.15</b>	<p>Sch markiert einen Halm und parfümiert seinen Schwanz vor L.</p> <p>P fiept L weg (frisst Ast).</p> <p>T keift B an, geht aber dann doch.</p> <p>He markiert vor V und nimmt ihm dann das Futter weg.</p> <p>Lao verjagt V.</p> <p>Beschnuppern von Genitalien heute auffällig häufig.</p> <p>T verjagt W, B geht dazwischen und markiert sofort, He groomt währenddessen T.</p>
<b>17.6.15</b>	<p>Lao parfümiert Schwanz und wedelt vor Li und Str...Li geht, Str bleibt unbeeindruckt, H kommt markiert Baum vor L und geht, L markiert Baum über.</p> <p>H groomt W, P kommt, H keift ihn an, geht aber.</p> <p>Str verjagt Vogel und markiert gleich darauf den Ast auf dem der Vogel saß.</p>
<b>18.6.15</b>	<p>Li verjagt K, He kommt und groomt Li.</p> <p>Str markiert Stock, nachdem H ihn haben möchte, H lässt los.</p>
<b>22.6.15</b>	<p>Str versucht W seinen Ast wegzunehmen, dieser gibt ihn aber nicht her, Sch kommt daraufhin und nimmt ihn W weg.</p> <p>L schubst V weg, B geht dazwischen und schubst L weg.</p> <p>T verjagt Li und W vom Futter.</p> <p>B verjagt H vom Futter, He und T dürfen auch fressen.</p>

<b>23.6.15</b>	<p>He verjagt Mohrenmakis.</p> <p>T steckt seinen Kopf durch den Zaun um an Fressen zu gelangen, L schubst ihn, während er mit dem Kopf im Zaun festhängt, He kommt und schubst L weg.</p> <p>Sch verjagt P vom Futter.</p>
<b>24.6.15</b>	<p>K holt sich brachiales Sekret und groomt damit V (Allomarking).</p> <p>L verjagt fiepend K.</p> <p>B, He, Sch halten nach Mohrenmakis Ausschau.</p> <p>Sch markiert vor Mohrenmaki.</p> <p>P fiept H an, dieser springt daraufhin auf einen anderen Pfosten.</p> <p>K fiept L an.</p> <p>Beim Füttern verjagt Sch alle anderen permanent vom Futter.</p>
<b>25.6.15</b>	<p>He fiept Sch an, dieser bleibt unbeeindruckt.</p> <p>H fiept Str an dieser springt weg.</p> <p>B groomt T, anschließend markiert B, T markiert daneben, B kommt sofort und markiert über.</p> <p>He schubst L, dieser keift böse, aber He bleibt unbeeindruckt, L geht.</p> <p>He frisst ein Blatt, Sch kommt, He fiept ihn an und geht dann aber.</p> <p>Sch verjagt beim Füttern alle anderen von ihren Schüsseln.</p>

## Literaturverzeichnis

- Allen, J. A., & Boice, R. (1971). Effects of rearing on homosexual behavior in the male laboratory rat . *Psychonomic Science* , 321-322.
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour* , 227-266.
- Andrew, R. (1964). The displays of primates. In J. Buettner-Janusch, *Evolutionary and genetic Biology of Primates* (S. 227-309). New York: Academic Press.
- Biben, M. (1986). Individual- and Sex-related Strategies of Wrestling Play in Captive Squirrel Monkeys. *Ethology* , 229–241.
- Ceska, V., Hoffmann, H.-U., & Winkelsträter, K.-H. (1992). *Lemuren im Zoo*. Berlin, Hamburg: Paul Parey Verlag.
- Chaplin, G., Jablonski, N. G., & Sussman, R. W. (2014). The Role of Piloerection in Primate. *Folia primatologica* , 1-17.
- Doyle, G., & Martin, R. (1979). *The Study of Prosimian Behavior*. New York, San Francisco, London: Academic Press.
- Geissmann, T. (2003). *Vergleichende Primatologie*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Geissmann, T. (2002). *Verhaltensbiologisches Forschungsmethoden. Eine Einführung*. Münster: Schöningh Verlag.
- Gould, L. (1997a). Affiliative Relationships Between Adult Males and Immature Group Members in Naturally Occuring Ringtailed Lemurs (*Lemur catta*). *American Journal of Physical Anthropology* , 163-171.
- Gould, L. (1997b). Intermale Affiliative Behavior in Ringtailed Lemurs (*Lemur catta*) at the Beza-Mahafaly Reserve, Madagascar. *Primates* , 15-30.
- Hosey, G. R., & Thompson, R. J. (1985). Grooming and Touching Behaviour in Captive Ring-tailed Lemurs (*Lemur catta* L.). *Primates* , 95-98.
- Jolly, A. (1966). *Lemur Behavior. A Madagascar Field Study*. Chicago: University of Chicago Press.

- Kappeler, P. M. (1990). Social Status and Scent-marking Behaviour in Lemur catta. *Animal Behaviour* , 774-788.
- Lumia, A. R. (1972). The Relationship between Dominance and Play Behavior in the American Buffalo, Bison bison. *Zeitung für Tierpsychologie* , 416-419.
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). *Measuring Behaviour*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mason, R. T., LeMaster, M. P., & Müller-Schwarze, D. (2005). *Chemical Signals in Vertebrates 10*. Corvallis, Oregon, USA: Springer Science+Business Media, Inc.
- Masuda, Y., Suzuki, M., Akagawa, Y., & Takemura, T. (1999). Developmental and pharmacological features of mouse emotional piloerection. *Experimental animals* , 209-211.
- Meder, A. (1993). *Lebendige Wildnis. Tiere der tropischen Wälder*. Stuttgart: Das Beste Verlag.
- Mittermeier, R. A., Ganzhorn, J. U., Konstant, W. R., Glander, K., Tattersall, I., Groves, C. P., et al. (2008). Lemur Diversity in Madagascar. *International Journal of Primatology* , 1607-1656.
- Naguib, M. (2006). *Methoden der Verhaltensbiologie*. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag.
- Norscia, I., & Palagi, E. (2015). The socio-matrix reloaded: from hierarchy to dominance profile in wild lemurs. *PeerJ* , 729.
- Palagi, E., & Dapporto, L. (2006). Beyond Odor Discrimination: Demonstrating Individual recognition by Scent in Lemur catta. *Chem. Senses* , 437-443.
- Poiani, A. (2010). *Animal Homosexuality: A Biosocial Perspective*. New York: Cambridge University Press.
- Schröpel, M. (2010). *Neuweltprimaten. Krallenaffen. Band 1*. Norderstedt: Books on Demand GmbH.

Scordato, E. S., & Drea, C. M. (2007). Scents and sensibility: information content of olfactory signals in the ringtailed lemur, *Lemur catta*. *Animal Behaviour*, 301-314.

Scordato, E. S., Dubay, G., & Drea, C. M. (2007). Chemical Composition of Scent Marks in the Ringtailed Lemur (*Lemur catta*): Glandular Differences, Seasonal Variations, and Individual Signatures. *Chem. Senses*, 493-504.

Sussman, R. W. (1992). Male Life History and Intergroup Mobility Among Ringtailed Lemurs (*Lemur catta*). *International Journal of Primatology*, 395-413.

Sussmann, R. W., Andrianasolondraibe, O., & Soma, T. (2003). Social Behavior and Aggression among Ringtailed Lemurs. *Folia Primatologica*, 168-172.

Wehnelt, S., & Beyer, P.-K. (2002). *Ethologie in der Praxis*. Fürth: Filander Verlag.

Winn, P. (2001). *Dictionary of Biological Psychology*. London: Routledge.

---

## **Versicherung**

„Ich versichere, dass ich die vorstehende Arbeit selbständig angefertigt und mich fremder Hilfe nicht bedient habe. Alle Stellen, die wörtlich oder sinngemäß veröffentlichtem oder nicht veröffentlichtem Schrifttum entnommen sind, habe ich als solche kenntlich gemacht.“