



universität
wien

MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Konfliktmanagement und Deeskalationsverhalten bei in
Gefangenschaft gehaltenen Weißrüssel-Nasenbären
(*Nasua narica*)“

verfasst von / submitted by

Britta Schnappat, B.Sc.

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Master of Science (MSc)

Wien, 2021 / Vienna, 2021

Studienkennzahl lt. Studienblatt /
degree programme code as it appears on
the student record sheet:

UA 066 831

Studienrichtung lt. Studienblatt /
degree programme as it appears on
the student record sheet:

Masterstudium Zoologie

Betreut von / Supervisor:

Mag. Dr. Angela Stöger-Horwath, Privatdoz.

Danksagung

Allen voran möchte ich mich bei PD Dr. Angela Stöger-Horwath bedanken, dass sie mir hilfreiche Anmerkungen zu meiner Arbeit gab, mich in die Thematik der Lautäußerung einführte und es mir ermöglichte, meine Masterarbeit am Institut für Kognitionsbiologie anzufertigen. Vor allem die anregenden Gespräche haben mir sehr weitergeholfen.

Ebenso bedanke ich mich bei PD Dr. Udo Gansloßer, dass er mir in der ganzen Zeit stets hilfsbereit zur Seite stand, bei Problemen half und immer ein offenes Ohr für mich hatte. Zudem möchte ich ihm danken, dass er mich bei der Ausarbeitung der Thematik unterstützte und immer an mich geglaubt hat.

Bei beiden möchte ich mich besonders dafür bedanken, dass sie mir das Vertrauen entgegengebracht haben, an dem Thema zu arbeiten.

Mein Dank gilt dem Tierpark Nordhorn sowie dem Zoologischen Garten Magdeburg für die gute Kooperation und dass sie mir die Arbeit in ihrer Institution ermöglichten. Im Besonderen bedanke ich mich bei der Kuratorin und Tierärztin Dr. Heike Weber des Tierparks Nordhorn für ihr Vertrauen in meine Arbeit und die stätige Hilfsbereitschaft und Interesse an der Arbeit. Zudem danke ich auch den Mitarbeitern und Tierpflegern/innen im Tierpark für ihre Unterstützung.

Des Weiteren gilt mein Dank dem Kuratoren Konstantin Ruske aus dem Zoologischen Garten Magdeburg, der mich mit dem Ablauf im Zoo vertraut machte und mich mit den Tierpflegern/innen verknüpfte. Besonders danke ich dem Tierpfleger René Driechciarz, der mit seinem Engagement die Arbeit maßgeblich förderte. Natürlich bedanke ich mich auch bei allen weiteren Tierpflegern/innen im Zoologischen Garten für ihre tatkräftige Unterstützung.

Ich möchte mich bei Linda Ebbert bedanken, die mich in das Programm R einführte und mir insbesondere bei der Erstellung der Skripte helfend zur Seite stand. Ebenso bei der Unterstützung der Verarbeitung meiner Daten mit R bedanke ich mich bei Dr. Roger Mundry. Zudem danke ich Judith Janisch, welche mich beim Umgang mit dem Programm Solomon Coder unterstützte. Ein besonderer Dank gilt Felix Haiduk, der mir bei der Bearbeitung der Thematik der Lautäußerung helfend zur Seite stand und mir Anregungen zu meiner Arbeit gegeben hat.

Außerdem danke ich Tim Langnitschke in hohem Maße, da er mich während der gesamten Arbeit unterstützte und vor allem in schwierigen Phasen für mich da war.

Zuletzt danke ich meiner Familie, die mich all die Studienjahre sehr unterstützt hat, aber auch meinen Kommilitonen und Freunden, die mir immer helfend beistanden.

Inhaltsverzeichnis

1. Zusammenfassung	1
2. Einleitung	2
3. Fragestellungen und Hypothesen	5
4. Grundlagen	10
4.1 Gruppenleben.....	10
4.2 Konfliktmanagement	10
4.3 Dominanz	12
4.4 Nasenbären	14
4.5 Kommunikation/Lautäußerung	17
5. Material und Methoden	22
5.1 Beobachtungsorte	22
5.1.1 Zoologischer Garten Magdeburg	22
5.1.2 Tierpark Nordhorn	24
5.2 Beobachtungszeitraum	28
5.3 Equipment.....	29
5.4 Beobachtungsmethoden	29
5.4.1 Vorbeobachtungen	29
5.4.2 Videoanleitung.....	34
5.4.3 Ethogramm	35
5.5 Datenauswertung	39
5.5.1 Auswertung der Audiodateien	39
5.5.2 Videoauswertung.....	42
6. Ergebnisse	49
6.1 Allgemeiner Teil.....	49
6.1.1 Konfliktsender/-empfänger	49
6.1.2 Versöhnte und unversöhnte Konflikte	50
6.1.3 Versöhnungsverhalten	51
6.1.4 Konfliktverteilung adulte Gruppe	54
6.1.5 Interventionen adulte Gruppe	54
6.2 Lautäußerung	55
6.2.1 Vokalisation während des aggressiven Verhaltenszustandes eines Individuums.....	55
6.2.2 Vokalisation während des entspannten Verhaltenszustandes eines Individuums	59
6.3 Hypothesenbasierter Teil	62
6.3.1 Fragestellung 1.....	62
6.3.2 Fragestellung 2.....	63
6.3.3 Fragestellung 3.....	65
6.3.4 Fragestellung 4.....	71
6.3.5 Fragestellung 5.....	72
6.3.6 Fragestellung 6.....	73
6.3.7 Fragestellung 7.....	75

6.3.8 Fragestellung 8.....	77
7. Diskussion	83
7.1 Methodendiskussion.....	83
7.2 Ergebnisdiskussion.....	86
7.2.0 Hypothese 7 Dominanz in Gruppe	86
7.2.1 Allgemeiner Ergebnisdiskussionsteil.....	88
7.2.2 Hypothesenbasierender Ergebnisdiskussionsteil.....	101
8. Fazit	114
9. Literaturverzeichnis	116
10. Abbildungsverzeichnis.....	130
11. Tabellenverzeichnis.....	132
12. Formelverzeichnis	133
13. Anhang.....	134
13.1 Abstract.....	134
13.2 Ethogramm.....	135
13.3 R Skript.....	153

1. Zusammenfassung

Die Hypothese des sozialen Gehirns besagt, dass ein komplexes Sozialsystem eine verstärkte neuronale Verarbeitung benötigt. Bereits bei Caniden konnte diese Hypothese angewandt werden. Als ebenfalls sozial lebende Caniformia zeigten Nasenbären im Vergleich zu anderen Procyoniden einen vergrößerten präfrontalen Kortex. Somit wird von einem komplexen Sozialsystem ausgegangen, das Konfliktmanagement benötigt. Es wurde erwartet, dass sich die Konfliktmanagementstrategien bei Nasenbären je nach Gruppensammensetzung unterscheiden.

Dafür wurden agonistische Interaktionen bei Weißrüssel-Nasenbären, die als Fünfergruppe sowie als Paar gehalten wurden, in zwei Zoos gefilmt (3h 46min Filmmaterial). Es wurden die Dominanzbeziehungen der Gruppe, Konfliktdauer, Konflikthäufigkeit, Konfliktinitiationen, Abbruchsignale sowie Versöhnungsverhalten untersucht. Der Manteltest und der Randomisierungstest wurden angewandt.

Die Ergebnisse zeigten, dass die Konflikte der Weißrüssel-Nasenbären im Median kurz andauerten und generell selten auftraten. Die Konflikthäufigkeit war in der Gruppe etwas höher als im Paar. Die Konfliktinitiation der Männchen ($p=0,009$) sowie der Konfliktabbruch der Weibchen ($p=0,001$) zeigten in der Gruppe und im Paar einen signifikanten Zusammenhang. Die Reaktionen auf Abbruchsignale waren in versöhnten ($p=0,001$) und unversöhnten Konflikten ($p(M)=0,001$, $p(W)=0,003$) je nach Gruppensammensetzung signifikant ähnlich. Insgesamt ließ sich wenig Versöhnungsverhalten beobachten. Die Dominanzbeziehungen der Gruppe wurden als linear berechnet, auch die Konfliktverteilung, Versöhnungssender sowie wenig Kooperationsverhalten sprechen für einen despotischen Dominanzstil bei Weißrüssel-Nasenbären. Konfliktrelevante Verhaltensweisen wurden mit Canidenarten verglichen, wobei sich eher Übereinstimmungen mit Rothunden und Mähnenwölfen als mit Wolfsarten zeigten.

Insgesamt wurde kaum Konfliktmanagement und nur wenige Verhaltensunterschiede aufgrund der Gruppensammensetzung gefunden. Folgende Arbeiten sollten den Fokus auf Beschwichtigungssignale, Versöhnungen sowie Lautäußerungen während sozialer Interaktionen legen, da eine wichtige konfliktregelnde Funktion vermutet wird.

2. Einleitung

„Behaviour does not fossilize (Tomasello, 2014, S.188).“ Das Auftreten von Gruppenleben in vergangenen Erdzeitaltern zu beweisen, ist schwer und doch könnten einige paläontologische Überreste dies belegen (Ward & Webster, 2016). Im heutigen Lark Quarry in Queensland haben Forscher Fährten eines großen Tieres sowie einer Vielzahl kleiner Theropod-Saurier aus der Kreidezeit entdeckt. Diese sehen sie als einen Beweis für eine Herde an, welche vor einem herannahenden Prädatoren floh (Thulborn & Wade, 1979). Nicht alle Verhaltenskategorien konnten bis jetzt in Fossilberichten erfasst werden. Während die Nahrungssuche, Habitatwahl, Territorialität und Migration gut untersucht wurden, liegen über Verhaltensgebiete wie die elterliche Pflege weniger Befunde vor (Hsieh & Plotnick, 2020). Die Repräsentation von Verhalten in fossilen Funden hängt allerdings von seinem evolutionären zeitlichen Auftreten ab. So ist beispielsweise das Spielverhalten evolutionär gesehen sehr jung (Hsieh & Plotnick, 2020). Dass es bereits in vergangenen Erdzeitaltern komplexe Sozialsysteme gegeben haben könnte, kann auch anatomisch getestet werden. Die Hypothese des sozialen Gehirns (Jolly, 1966; Humphrey, 1976; Dunbar, 1998) sagt aus, dass ein komplexes Sozialsystem eine verstärkte neuronale Verarbeitung erfordert. Dies soll zu einer Expansion von Gehirnarealen geführt haben, welche mit der Vermittlung von komplexem Sozialverhalten in Verbindung stehen (Dunbar, 1998; Sakai et al., 2011). Radinsky (1973) dokumentierte bei der Untersuchung von Gehirngrößen von sowohl ausgestorbenen als auch heute noch lebenden Caniden, dass eine Expansion des präfrontalen Cortex im frühen Pliozän, was nach heutiger Auffassung dem späteren Teil des Miozäns entspricht (Finarelli, 2008), auftrat.

Sakai et al. (2018) zeigten bei heutigen Caniden, beispielsweise im Vergleich des Gehirnvolumens von Kojoten (*Canis latrans*) und Wölfen (*Canis lupus*), dass zwar die relative Gehirngröße beim Kojoten größer war, jedoch ein größeres relatives Volumen des vorderen Großhirns bei Wölfen vorlag (Sakai et al., 2018). Dies könnte mit dem Sozialsystem der beiden Arten zusammenhängen, denn während Wölfe in Rudeln organisiert sind (Murie, 1944), gilt der Kojote als weniger gesellig und lebt in kleinen Gruppen (Andelt, 1985; Bekoff, 2006). Auch die Tüpfelhyäne, in Clans von 10-90 Individuen lebend (Kruuk, 1972; Sakai et al., 2011), weist ebenfalls ein größeres vorderes Großhirnvolumen im Verhältnis zum gesamten Hirnvolumen auf als die übrigen Hyänenarten (Sakai et al., 2011), die in kleinen Clans oder solitär leben (Mills, 1983; Wagner et al., 2008). Obwohl die Schwierigkeit anerkannt werden muss, aus paläontologischen Funden auf Sozialität zu schließen, kann trotz dessen über das Gruppenleben bei längst ausgestorbenen Arten spekuliert werden. Schließlich ist es möglich, dass die Tiere in der vergangenen Umgebung mit ähnlichen Herausforderungen konfrontiert waren, wie heutige Individuen (Ward & Webster, 2016). Aus der heutigen Zeit wissen wir, dass das Leben in Gruppen in unterschiedlicher Weise organisiert sowie strukturiert ist. Die Gruppenmitglieder stehen im ständigen Austausch miteinander. Die Grundebene bilden Aktionen und Signale (Kappeler, 2017). Ein Signalaustausch kann sich zum Beispiel durch akustische, olfaktorische, taktile oder visuelle Signale ereignen. Verändert ein Tier sein Verhalten aufgrund der Signalausendung eines anderen Tieres, wird laut Hinde (1976, 1981) von einer sozialen Interaktion gesprochen. Soziale Interaktion ist ein symmetrischer Prozess, während Kommunikation auch asymmetrisch ablaufen kann (Wirtz, 2019). Tritt das Verhalten zwischen zwei Individuen langfristig sowie wiederholt auf und ist vorhersagbar räumlich sowie zeitlich nicht zufällig verteilt, liegt die Ebene einer sozialen Beziehung vor (Gansloßer & Kitchenham, 2015). Somit ist Kommunikation essenziell für die Etablierung von sozialen Beziehungen (Kappeler, 2017).

In einer Gruppe interagieren die Tiere mit ihren Gruppenmitgliedern sowie mit anderen Individuen ihrer Art, sodass ein Netzwerk sozialer Beziehungen, eine soziale Struktur vorliegt (Hinde, 1976, 1981; Kappeler, 2017; Gansloßer et al., 2020), welche über mehrere Ebenen verfügen kann, vor allem in Fission-Fusion-Gesellschaften. Dabei handelt es sich um stabile soziale Einheiten, die aus einzelnen Gruppenmitgliedern sowie aus kleinen Untergruppen bestehen. Und die sowohl in der Größe als auch Zusammensetzung über die Zeit variabel sind (Smith et al., 2015; Kappeler, 2017).

Das Zusammenschließen mehrerer Individuen zu einer Gruppe bzw. einem sozialen Gefüge hat Vorteile wie Feindvermeidung, verbesserte Nahrungsaufnahme oder Kostenreduzierung während der Fortbewegung. Aber Gruppenleben bringt auch vielerlei Konflikte und ständige Konkurrenz um begrenzte Ressourcen mit sich (Kappeler, 2017). Das Etablieren einer Rangfolge kann ein friedliches Zusammenleben der Gruppenmitglieder ermöglichen (Aureli & De Waal, 2000). Von einer Rangordnung spricht man jedoch nur, wenn nahezu alle Individuen einer Gruppe genau definierte Dominanzbeziehungen aufweisen (Gansloßer et al., 2020). Dominanz spiegelt die Beziehung zwischen zwei Individuen wider (Bernstein, 1981). „Dominance is a relative measure and not an absolute property of individuals (Bernstein, 1981; Drews, 1993, S.283).“ Etabliert werden Dominanzbeziehungen oft durch den Einsatz aggressiver Verhaltensweisen (Kappeler, 2017). Jedoch steht Dominanz nicht mit der Aggressivität eines Individuums in Zusammenhang (Francis, 1988), sondern scheint in Gruppen als Konfliktbewältigungsinstrument zu funktionieren (Aureli & De Waal, 2000). Allerdings ist Dominanz nicht die einzige Strategie, auch egalitäre Beziehungen oder ungelöste Beziehungen können konfliktlösend wirken (Hand, 1986).

Die Basis für ein funktionierendes soziales Gefüge ist ein effektives Konfliktmanagement. Dieses ist wichtig für das Bestehen und Überleben von gruppenlebenden Tieren. Es kann für eine Aufrechterhaltung wertvoller Beziehungen sorgen, welche einen Zusammenhalt innerhalb einer Gruppe bedingen. Ein effektives Konfliktmanagement weist gewisse Faktoren wie Abbruchsignale, Beschwichtigungssignale sowie Versöhnungsverhalten auf. Sie setzen an unterschiedlichen Zeitpunkten einer Interaktion an und helfen einen Konflikt zu beenden oder gar nicht erst aufkommen zu lassen (Gansloßer, 2015; Gansloßer et al., 2020).

Diese Arbeit knüpft an die Promotionsarbeit von Kristina Knezevic aus der Mammalia Arbeitsgruppe von PD Dr. Udo Gansloßer an. Der Titel ihrer Arbeit lautet „Konfliktmanagement und Deeskalationsverhalten bei sozialen Caniden - Beschwichtigung, Abbruch, Versöhnung“. Ihre Arbeit ist eine umfassende vergleichende Studie, die mehrere Arten von Konfliktmanagement beinhaltet und Hunde verschiedener Rassen und sozialer Hintergründe, sowie auch verschiedene andere Canidenarten miteinander vergleicht. Durch das Studium des Konfliktmanagements wilder Caniden sollen außerdem wichtige Einblicke in mögliche evolutionäre Ursprünge des Konfliktverhaltens, sowie Veränderungen im Verlauf der Evolution gewonnen werden. Das Konfliktverhalten wurde bereits bei diversen Caniden wie dem Afrikanischen Wildhund (Schreiber, 2009), Arktischen Wolf (Mehrabani et al., 2015), Iberischer Wolf (Fengler, 2009), Mähnenwolf (Bendix, 2017), Rothund (I. Müller, 2017) und anderen Carnivora wie der Tüpfelhyäne (East et al., 1993; Smith et al., 2015) untersucht.

Für einen phylogenetischen Vergleich innerhalb der Caniformia sind die Nasenbären als ebenfalls gesellige Tiere eine interessante Außengruppe. Sie gehören zu der Familie der Procyoniden. Der letzte gemeinsame Vorfahre dieser Familie und der Caniden lebte vor

etwa 60 Millionen Jahren (Nyakatura & Bininda-Emonds, 2012). Es wurde bereits erwähnt, dass sich bei den Caniden die Hypothese des sozialen Gehirns anwenden lässt. Auch für die Familie der Procyoniden wurden Untersuchungen an den Gehirngrößen durchgeführt. Arsznov (2012) sowie Arsznov & Sakai (2013) verglichen die Gehirne von vier rezenten Arten innerhalb der Procyonidae, Nasenbären (*Nasua nasua*, *Nasua narica*), Waschbär (*Procyon lotor*) und Wickelbär (*Potos flavus*). Während der Waschbär überwiegend solitär (Kaufmann, 1982) lebt und sich im Winter in kleinen Gruppen sammelt (Whitney & Underwood, 1952), kommt der Wickelbär allein oder in kleinen polyandrischen Familiengruppen vor (Ford & Hoffmann, 1988; Kays & Gittleman, 2001; Arsznov & Sakai, 2013). Nasenbären hingegen leben in Clans mit 4 bis 25 Individuen (Gompper & Krinsley, 1992) und können während der Nahrungssuche laut Kaufmann (1962) und Gilbert (1973) Gruppen mit bis zu 40 bis 50 Individuen bilden. Die Analyse von Arsznov (2012) und Arsznov & Sakai (2013) ergab, dass das Volumen des frontalen Kortex bei den sozialen Arten größer war als bei den solitären Waschbären. Die hoch sozialen Nasenbären besaßen das größte frontale Kortextvolumen im Vergleich zu den anderen beiden Arten. Somit korrelierte das relative Volumen des frontalen Kortex mit der sozialen Gruppengröße der drei Procyoniden-Arten (Arsznov, 2012; Arsznov & Sakai, 2013). Des Weiteren wurde Arsznov (2012) sowie Arsznov & Sakai (2013) ein intraspezifischer Geschlechtervergleich vorgenommen. Die männlichen Nasenbären leben eher solitär, während die Weibchen größere Gruppen bilden. Es zeigte sich, dass die Weibchen im Verhältnis zum Gesamthirnvolumen signifikant größere frontale Kortikalvolumina besaßen als männliche Nasenbären (Arsznov, 2012; Arsznov & Sakai, 2013). Ähnliche Ergebnisse bezüglich der geschlechtlichen Unterschiede im vorderen Großhirn zeigten sich bei Löwen (*Panthera leo*), da Löwinnen ein signifikant größeres Volumen des vorderen Großhirns besaßen als ihre männlichen Artgenossen (Arsznov, 2012; Sakai et al., 2016; Sakai & Arsznov, 2020). Bei Waschbären sowie den Wickelbären hingegen ließen sich keine geschlechtstypischen Unterschiede im regionalen Hirnvolumen feststellen (Arsznov, 2012; Arsznov & Sakai, 2013). Da die Komplexität der Sozialität die Größe des frontalen Cortex der Nasenbären sowie der Caniden geprägt haben könnte, stellt sich die Frage, ob sich trotz früherer phylogenetischer Abspaltung (Bininda-Emonds et al., 1999; Agnarsson et al., 2010), ähnliche soziale Mechanismen (wie beispielsweise bei dem Wolf) bei den Nasenbären entwickelt haben.

Weißrüssel-Nasenbären (*Nasua narica*) haben einen hohen Schauwert im Zoo und sind eine Botschafterart für den Naturschutz in Mittelamerika (Dollinger, 2019). Seine Schwesterart, der Südamerikanische Nasenbär, kann nicht mehr lange als Botschafter seines Lebensraumes dienen, da sie auf der europäischen Unionsliste der invasiven gebietsfremden Arten steht (Nehring & Skowronek, 2017). Aufgrund dessen darf der Südamerikanische Nasenbär nicht mehr transportiert oder gezüchtet werden. Somit ist ein besseres Verständnis über das Sozialverhalten von Weißrüssel-Nasenbären in Gefangenschaft zoopädagogisch wertvoll. Das Konfliktverhalten ist von zentraler Bedeutung für das soziale Gefüge und das Zusammenleben in Gruppen. Ein besseres Verständnis über das Konfliktverhalten der Tiere hilft, Maßnahmen zum Schutz in ihrem natürlichen Habitat zu optimieren, und auch die Haltungsbedingungen in Zoos zu verbessern. Somit leistet diese Arbeit einen entscheidenden Beitrag für verbesserte Haltungsbedingungen des Weißrüssel-Nasenbären in Zoos und ist zoopädagogisch wertvoll. Die Sozialstruktur der Tiere stand im Fokus, um unter anderem herauszufinden, in welcher Gruppenkonstellation Weißrüssel-Nasenbären am besten in Zoos gehalten werden können. Die richtige Gruppenzusammensetzung kann Auswirkungen auf den Fortpflanzungserfolg haben.

3. Fragestellungen und Hypothesen

In dieser Arbeit wird der Fokus auf das Verhalten der Weißrüssel-Nasenbären unter dem Einfluss der Gruppenzusammensetzung gelegt. Dieser Aspekt wurde in der Literatur bisher noch nicht näher betrachtet und ist vor allem für die Tierhaltung in Zoos relevant. Die in dieser Studie gestellten Fragestellungen beziehen sich auf adulte Individuen. Diese wurden entweder zu fünft als Gruppe oder zu zweit als Paar mit drei Jungtieren gehalten. Bei Letzteren wird sich nur auf das Verhalten der adulten Tiere in dieser Familie konzentriert. Es werden die Begriffe adulte Gruppe und (adultes) Paar verwendet.

Für die ersten fünf Fragestellungen besteht die Annahme, dass es einen Unterschied zwischen dem Verhalten der Tiere sowie der Häufigkeit des Auftretens von Konflikten in einer Gruppe und in einem Paar geben kann. Aus der verhaltensbiologischen Literatur lassen sich unterschiedliche Auffassungen entnehmen, welchen Einfluss die Gruppengröße auf das Konfliktverhalten hat.

Auf der einen Seite nehmen Aureli & De Waal (2000) sowie Kollegen an, dass bei größerer Tierdichte mehr Versöhnung auftritt, wie De Waal & van Roosmalen (1979) sowie De Waal (2000) bei Schimpansen beobachten konnten. Zudem soll laut Untersuchungen an Languren (*Presbytis entellus*) (McKenna, 1978), Rhesusmakaken (*Macaca mulatta*) (De Waal, 1986a) und Langschwanzmakaken (*Macaca fascicularis*) (Das, 2000) mehr Beschwichtigung gezeigt werden. Dadurch treten weniger Konflikte bei größerer Tierdichte auf. Somit würden in einer Gruppe weniger Abbruchsignale, weniger Konfliktinitiation sowie mehr Versöhnungsverhalten gezeigt werden. Auf der anderen Seite steigt laut White (2001) mit der Anzahl der Tiere die soziale Komplexität, was einen signifikanten Einfluss auf aggressives Verhalten haben kann. Dadurch könnten in der Gruppe mehr Konflikte vorliegen als im Paar. Des Weiteren wird von der Autorin dieser Arbeit erwartet, dass durch die unterschiedlichen Individuen in einer Gruppe eine höhere Varianz in dem Konfliktverhalten vorliegt. Bei dem adulten Paar wird hingegen davon ausgegangen, dass weniger Varianz aber eine höhere Häufigkeit an Verhaltensweisen vorliegt.

In einem Paar ist der Partner eine wertvolle Beziehung, da es zum einen keine anderen Sozialpartner gibt und zum anderen ein Paar weniger Schutz vor Gefahren bietet als eine Gruppe (Drent & Swierstra, 1977; Lingle, 2001). So haben Hass & Valenzuela (2002) bei Weißrüssel-Nasenbären in freier Wildbahn beobachtet, dass solitärlebende Tiere mit höherer Häufigkeit gefressen wurden als gruppenlebende Tiere. Mangels arttypischer Weibchen-Weibchen-Kontakte in einem Paar könnte das Weibchen als Notlösung den Kontakt zu dem Männchen suchen. In freier Wildbahn leben die Männchen überwiegend solitär, während die Weibchen Clans bilden (Kaufmann, 1962). Somit ist das Weibchen eher erstrebt eine Gruppe bilden zu wollen. Dieses Streben nach einem Leben in der Gruppe, eine Instinkthandlung, wird auch als Appetenzverhalten bezeichnet (Hentschel & Wagner, 1984). Im Zoo kann dies jedoch nicht erfüllt werden. Aber auch das Konzept der Bedarfsdeckung und Schadensvermeidung nach Tschanz (1985) liefert eine Begründung dafür, dass das Weibchen eher den Kontakt zu dem Männchen suchen könnte. Bei diesem Konzept wird davon ausgegangen, dass ein Tier zum Selbstaufbau sowie zur Selbsterhaltung fähig ist. Dafür bedarf es bestimmter Stoffe, die beispielsweise durch Trinken, Essen, Kontaktaufnahme mit einer Wärmequelle etc. gedeckt werden können. Allerdings ist die Bedarfsdeckung laut Tschanz (1985) nicht ausreichend zur Sicherung der Existenz eines Individuums. Es ist auch eine Schadensvermeidung nötig. Das Tier muss fähig sein, schädigenden Einflüssen von außen, also Kräfte, die der Verwirklichung von

Ordnung entgegenwirken, begegnen zu können. Durch das Streben, mehr Kontakt mit dem Männchen zu haben, könnten seitens des Weibchens weniger Konflikte auftreten.

Des Weiteren muss angemerkt werden, dass das adulte Paar mit drei Jungtieren zusammengehalten wird und somit eine Gruppe vorliegt. Die Jungtiere sorgen für eine steigende Individuenzahl, Verdünnungseffekt (Foster & Treherne, 1981), helfen aber nicht bei anderen Gruppeneffekten wie beispielsweise dem Wachsamkeitseffekt (Drent & Swierstra, 1977). Di Blanco & Hirsch (2006) berichteten, dass adulte Nasenbären sich wachsamer verhielten, wenn sich Jungtiere, die jünger als 6 Monate alt waren, in der Gruppe aufhielten. Zuletzt könnte auch kein Gruppenunterschied vorliegen, da das Konfliktverhalten der Tiere unabhängig von der Gruppenzusammensetzung in der Art auftreten kann.

Die ersten vier Fragestellungen wurden zu der Thematik Konfliktinitiation, Konfliktabbruch und Versöhnung aufgestellt. Es wurden jeweils zwei Hypothesenpaare aufgestellt, für jede Sendungsrichtung eines.

Fragestellung 1 lautet: Gibt es unterschiedliche Verhaltensweisen zwischen Männchen und Weibchen in einer adulten Gruppe und in einem Paar, die Konfliktsituationen auslösen?

Hypothesenpaar 1a bezieht sich auf die Konfliktinitiation, die vom Männchen zum Weibchen gesendet wird.

Nullhypothese (H₀) 1a: Es gibt keinen Unterschied zwischen den konfliktinitiierenden Verhaltensweisen vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Alternativhypothese (H_A) 1a: Es gibt einen Unterschied zwischen den konfliktinitiierenden Verhaltensweisen vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Hypothesenpaar 1b bezieht sich auf die Konfliktinitiation, die vom Weibchen zum Männchen gesendet wird.

H₀ 1b: Es gibt keinen Unterschied zwischen den konfliktinitiierenden Verhaltensweisen vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

H_A 1b: Es gibt einen Unterschied zwischen den konfliktinitiierenden Verhaltensweisen vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Fragestellung 2 beschäftigt sich mit den Abbruchsignalen, welche während eines Konfliktes gesendet werden. Dafür wird überprüft, welche Abbruchsignale die Weißrüssel-Nasenbären zeigen sowie ob es unterschiedliche Verhaltensweisen zwischen Männchen und Weibchen in einer adulten Gruppe und in einem Paar gibt, die Konflikte abbrechen.

Hypothesenpaar 2a bezieht sich auf die Sendungsrichtung Männchen zum Weibchen.

H₀ 2a: Es gibt keinen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die einen Konflikt abbrechen, vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

HA 2a: Es gibt einen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die einen Konflikt abbrechen, vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Hypothesenpaar 2b bezieht sich auf das Abbruchverhalten, dass vom Weibchen zum Männchen gesendet wird.

H0 2b: Es gibt keinen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die einen Konflikt abbrechen, vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

HA 2b: Es gibt einen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die einen Konflikt abbrechen, vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Des Weiteren ist die Reaktion auf die Abbruchsignale interessant, um zu sehen, ob Abbruchsignale zu einer Beendigung des Konfliktes führen können. Damit befasst sich Fragestellung 3: Gibt es unterschiedliche Verhaltensweisen zwischen Männchen und Weibchen in einer adulten Gruppe und in einem Paar, als Reaktion auf Abbruchsignale?

Hypothesenpaar 3a bezieht sich auf die Sendungsrichtung Männchen zum Weibchen.

H0 3a: Es gibt keinen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf Abbruchsignale zeigen, vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

HA 3a: Es gibt einen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf Abbruchsignale zeigen, vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Hypothesenpaar 3b bezieht sich auf die Reaktion auf Abbruchsignale, die vom Weibchen zum Männchen gesendet wird.

H0 3b: Es gibt keinen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf Abbruchsignale zeigen, vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

HA 3b: Es gibt einen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf Abbruchsignale zeigen, vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Die letzte Fragestellung zu dem Verhalten von einem Geschlecht zum anderen im Gruppenvergleich beschäftigt sich mit dem Versöhnungsverhalten. Es stellt sich die Frage, ob es einen Unterschied in der Häufigkeit der Versöhnung zwischen Männchen und Weibchen in einer adulten Gruppe und in einem Paar gibt (Fragestellung 4).

Hypothesenpaar 4a bezieht sich auf die Sendungsrichtung Männchen zum Weibchen.

H0 4a: Es gibt keinen Unterschied in der Häufigkeit der Versöhnung vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

HA 4a: Es gibt einen Unterschied in der Häufigkeit der Versöhnung vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

Hypothesenpaar 4b bezieht sich auf das Versöhnungsverhalten, das vom Weibchen zum Männchen gesendet wird.

H0 4b: Es gibt keinen Unterschied in der Häufigkeit der Versöhnung vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

HA 4b: Es gibt einen Unterschied in der Häufigkeit der Versöhnung vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar.

In den folgenden Fragestellungen liegt der Fokus auf den Individuen. Es wird untersucht, welchen Einfluss die Gruppenzusammensetzung auf das Konfliktverhalten der Individuen hat. Die nächsten Fragestellungen befassen sich mit der Konflikthäufigkeit und der Konfliktdauer.

Fragestellung 5 lautet: Gibt es einen Unterschied in der Häufigkeit des Auftretens von Konflikten pro Tier in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einer Familie?

Dazu wird Hypothesenpaar 5 aufgestellt.

H0 5: Es gibt keinen Unterschied in der Häufigkeit des Auftretens von Konflikten pro Tier in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einer Familie.

HA 5: Es gibt einen Unterschied in der Häufigkeit des Auftretens von Konflikten pro Tier in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einer Familie.

Neben der Konflikthäufigkeit interessiert auch die Dauer eines Konfliktes. Es wird vermutet, dass in einer adulten Gruppe die Konflikte länger andauern könnten. In einer Gruppe ist es möglich, dass sich mehrere Individuen an einem Konflikt beteiligen und dadurch ein Konflikt länger andauert. Dies ist bei einem adulten Paar nicht möglich. Allerdings hat De la O et al. (2019) bereits festgestellt, dass die Konflikte von Weißrüssel-Nasenbären nur wenige Sekunden andauern, auch wenn Interventionen vorliegen. Außerdem sollen in Gruppen mehr beschwichtigende und versöhnliche Signale gezeigt werden, wie De Waal & van Roosmalen (1979) sowie De Waal (2000) bei Schimpansen beobachteten. Sind diese wirkungsvoll, könnten Konflikte kürzer andauern.

Fragestellung 6: Gibt es einen Unterschied in der medianen Konfliktdauer in einer adulten Gruppe versus in einem adulten Paar?

H0 6: Es gibt keinen Unterschied in der Konfliktdauer.

HA 6: Es gibt einen Unterschied in der Konfliktdauer.

Die letzten zwei Fragestellungen beschäftigten sich mit dem Thema der Dominanz und Rangordnung bei Weißrüssel-Nasenbären. Hier wird kein Gruppenvergleich vorgenommen.

Diverse Autoren haben bis jetzt keine Rangordnung bei Weißrüssel-Nasenbären weder im Zoo noch in freier Wildbahn entdeckt (Kaufmann, 1962; Smith, 1977; Gompper, 1995; Gompper et al., 1997; De la O et al., 2019). Allerdings ist eine Rangordnung hilfreich für das Konfliktmanagement und vor allem Smith (1977) betont in ihrer Arbeit, dass die Anwesenheit eines Kontrolltieres helfen könnte, Streitigkeiten innerhalb einer Gruppe zu beenden. Aufgrund dessen wird auf eine Rangfolge in der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären getestet.

Fragestellung 7: Gibt es Unterschiede in der sozialen Rangordnung in der adulten Gruppe?

H0 7: Es gibt keine Unterschiede in der sozialen Rangordnung zwischen den Gruppenmitgliedern.

HA 7: Es gibt Rangunterschiede in der adulten Gruppe, die sich in dominanz-relevanten Verhaltensweisen zeigen.

Des Weiteren wird im Dominanzbereich ein Geschlechtervergleich vorgenommen. Bis jetzt wurde bei Weißrüssel-Nasenhären beobachtet, dass die Weibchen gegenüber den Männchen dominant sein können (De la O et al., 2019) und dass Weibchen gegenüber Subadulten dominant sind (Kaufmann, 1962). Allerdings sollen bei der Schwestergruppe *Nasua nasua* laut Hirsch (2007) die adulten Männchen im Durchschnitt am höchsten in der Rangordnung stehen, gefolgt von den juvenilen Männchen, juvenilen Weibchen, adulten Weibchen und zuletzt den Subadulten. Um die Rangfolge näher zu beleuchten, wurde die letzte Fragestellung entwickelt.

Fragestellung 8 lautet: Ist das Weibchen gegenüber dem Männchen dominant?

H0 8: Das Weibchen ist nicht dominant gegenüber dem Männchen.

HA 8: Das Weibchen ist dominant gegenüber dem Männchen.

In dieser Fragestellung werden nur die Weibchen der adulten Gruppe betrachtet, die Nachwuchs mit dem Männchen gezeugt haben. Sie wird außerdem auf das adulte Paar sowie auf die Gruppe angewandt.

4. Grundlagen

4.1 Gruppenleben

Das Zusammenschließen mehrerer Individuen zu einer Gruppe bzw. einem sozialen Gefüge kann, wie bereits erwähnt, Vor- und Nachteile mit sich bringen (Kappeler, 2017). Das Leben in einer Gruppe kann das Prädationsrisiko reduzieren. Je größer die Gruppe, desto geringer das individuelle Risiko von einem Prädator ergriffen zu werden, auch Verdünnungseffekt genannt (Foster & Treherne, 1981). Hass & Valenzuela (2002) haben bei Weißrüssel-Nasenbären beobachtet, dass solitärlebende Tiere häufiger gefressen werden als gruppenlebende Tiere. Eine hohe Anzahl an Beutetieren kann außerdem zur Verwirrung des Prädators führen (Kenward, 1978; Miller, 2002; Ioannou et al., 2007). Zuletzt steigt die Wahrscheinlichkeit, einen Prädator zu entdecken, mit der Anzahl an Individuen (Kappeler, 2017). Es entsteht eine Gesamtwachsamkeit, die es jedem Individuum erlaubt, die eigenen Wachsamkeit zu reduzieren (Drent & Swierstra, 1977; Elgar, 1989). Auf der anderen Seite ist eine Gruppe auffälliger, was zu einer leichteren Entdeckung durch den Prädator führen kann (Elgar, 1989; Kappeler, 2017).

Laut Lingle (2001) können sich Tiere, die sich in Gruppen aufhalten, besser gegen Prädatoren wehren, als einzelne Individuen. Außerdem werden die Ressourcen von der Gruppe verteidigt (Kappeler, 2017). Auch die Nahrungssuche soll in Gruppen deutlich effektiver erfolgen (Drent & Swierstra, 1977; Foster, 1985; Creel & Creel, 1995), wobei die Nahrungskonkurrenz unter den Tieren mit der Gruppengröße steigt (Kappeler, 2017). Des Weiteren findet in Gruppen ein Informationsaustausch statt, beispielsweise über die Lage von Ressourcen (Drent & Swierstra, 1977; Sonerud et al., 2001) oder geeigneten Ruheplätzen (Kerth & Reckardt, 2003). In manchen Fällen, wie beispielsweise in einem Vogelschwarm, kann die Gruppenbildung auch aerodynamische Vorteile haben (Parrish & Edelstein-Keshet, 1999). Die Mitglieder einer Gruppe können sich gegenseitig bei der Aufzucht der Nachkommen unterstützen (Packer et al., 1990) und es kann eine Aufgaben- und Rollenverteilung geben, Kooperation. Diese Kooperation wird überwiegend bei verwandten Individuen beobachtet (Hamilton, 1963; West et al., 2002). Jedoch kann es auch zur Verwandtenkonkurrenz kommen (West et al., 2001).

Das Gruppenleben bringt noch weitere Nachteile mit sich, wie Fortpflanzungskonkurrenz und Pathogentransfer (Kappeler, 2017). Die Wahrscheinlichkeit, dass gruppenlebende Tiere Parasiten und Pathogene aufeinander übertragen, steigt mit der Anzahl der Individuen (Alexander, 1974; Freeland, 1976; Côté & Poulin, 1995). Ob sich eine Gruppe bildet hängt von den ökologischen Bedingungen ab. Im Laufe der Evolution kann die Gruppenbildung populations- oder innerhalb einer Population auch zeitabhängig erfolgen, je nachdem welche Vor- und/oder Nachteile des Gruppenlebens überwiegen (Kappeler, 2017).

4.2 Konfliktmanagement

Zum Verständnis des Konfliktmanagements ist es wichtig, zu wissen, wie ein Konflikt ablaufen könnte. Ein Konflikt umfasst sozional negative Verhaltensweisen, welche im Wechsel gezeigt werden können. Im Verlauf kann es zu einer Unterschreitung der Individualdistanz des Interaktionspartners kommen (B. Müller, 2017). Die Konfliktsituation kann sich zu einem Kampf zuspitzen. Dieser kann gehemmt aggressiv sein (Fengler, 2009; B. Müller, 2017) oder im schlimmsten Fall ein ungehemmt aggressiver

Erstkampf werden (Gansloßer, 2015; Pal, 2015; B. Müller, 2017). Um die Kosten, die durch einen Kampf entstehen können, zu vermeiden, wurde unter anderem von diversen Primatenarten ein Konfliktmanagement entwickelt (Aureli & De Waal, 2000). Dieses konnte Maßnahmen zur Verhinderung einer Eskalation, Mechanismen zur Reduktion eines Konflikts sowie Verhaltensweisen zur Auflösung eines vorangegangenen Konfliktes umfassen. Es gibt drei verschiedene Kategorien, in die die Verhaltensweisen eines Konfliktes eingeteilt werden können. Sie beziehen sich jeweils auf den Zeitpunkt vor, während oder nach einem Konflikt.

Beschwichtigungsverhalten kann bereits im Vorhinein eines Konfliktes oder während eines Konfliktes eingesetzt werden. Es umfasst unter anderem submissives Verhalten sowie beziehungsförderndes Verhalten und kann vom untergeordneten Tier gesendet werden (Gansloßer et al., 2020). So kann ein Tier dem anderen gegenüber seine Unterlegenheit sowie Unterwürfigkeit demonstrieren (Gansloßer et al., 2020). Beziehungsfördernde Verhaltensweisen umfassen Mechanismen wie die soziale Pflege (De Waal, 1986c; Gansloßer et al., 2020). Beschwichtigende Signale können die Friedfertigkeit des Senders vermitteln und für eine Ablenkung sorgen (McKenna, 1978; De Waal, 1986c; Blankenburg & Klatt, 2015; Gansloßer et al., 2020). Dies geschieht, indem beispielsweise andere soziopositive oder neutrale Verhaltensweisen beim Sender aktiviert werden, welche keine Aggression beim Empfänger auslösen. Wosegien & Lamprecht (1989) testeten bei Haustauben die Verhaltensweise „Nodding“ (Nicken), welche als Beschwichtigung dienen sollte. Dafür wurden zahme Haustauben einer Nick-Imitation, durch eine menschliche Hand ausgeführt, ausgesetzt. Diese reduzierte oder stoppte aggressives Hacken und stimulierte andere Reize, welche einem nicht aggressiven Zustand zugeordnet werden konnten. Bei Zwergmangusten wurden die aggressiven Interaktionen abgebrochen, wenn der Untergeordnete eine Putzaktion einleitete (Rasa, 1977; De Waal, 1986c). McKenna (1978) konnte bei Indischen Languren beobachten, dass das Putzverhalten nicht nur der Integration, sondern auch der Umwandlung einer angespannten in eine friedliche Situation diene. Laut Gansloßer et al. (2020) soll nach einem Beschwichtigungssignal seltener eine Aggression folgen als in vergleichbaren Situationen, denen dieses Verhalten nicht vorausging.

Abbruchsignale werden wiederum während eines Konfliktes gesendet. Sie dienen der Vermeidung einer offensiven Auseinandersetzung oder der Intensitätsreduktion oder beenden einen Konflikt (Goodmann et al., 2002; Bloch, 2004). Zum Abbruchverhalten zählen reine Drohsignale oder physische Handlungen (Bloch, 2004; Kehr & Fischer, 2015). Der Empfänger des Abbruchsignals soll dazu bewegt werden, seine Handlung abgeschwächt fortzusetzen oder aber zu beenden (Goodmann et al., 2002; Kehr & Fischer, 2015). Die Individualdistanz zwischen den Konfliktpartnern soll durch Abbruchsignale wiederhergestellt werden (I. Müller, 2017). Die Signale sollen laut Untersuchungen an Wölfen (Fischer, 2007; Fengler, 2009) keine Belastung der Beziehung verursachen.

Versöhnungsverhalten wird nach einem Konflikt gezeigt und bietet die Möglichkeit, die Situation nach einem Konflikt zu beruhigen und einen erneuten Konflikt zu vermeiden. Das Versöhnungsverhalten wird meist vom Konfliktverlierer gesendet (Gansloßer et al., 2020). So wurde beispielsweise bei männlichen Mufflons (*Ovis ammon*) beobachtet, dass sich nach einem Kampf der Verlierer unterwirft und aufgefordert wird, den Hals sowie die Ohren des dominanten Tieres als "Zeichen des Respekts" zu lecken (Pfeffer, 1967; De Waal, 1986c). Es kann dadurch zu einer Wiederannäherung der Konfliktpartner kommen (De Waal & Yoshihara, 1983; Gansloßer et al., 2020). De Waal & van Roosmalen (1979) beobachteten bei Schimpansen, dass ehemalige Kontrahenten nach einem Konflikt

häufiger den Kontakt zueinander suchten als in Vergleichszeiträumen. So wurden nach einem Konflikt sowohl Außenstehenden als auch Kontrahenten gegenüber Verhaltensweisen des Trostes und der Versöhnung, wie Küsse und Umarmungen, entgegengebracht. Palagi & Cordoni (2009) fanden ähnliche Verhaltensweisen bezüglich des Themas Trost bei im Zoo gehaltenen Wölfen. So interagierte ein drittes, nicht am Konflikt beteiligtes, Individuum nach einem Konflikt mit dem Konfliktverlierer, was sowohl für eine Unterbrechung der Aggression als auch für eine Wiederherstellung des sozialen Zusammenhalts des Opfers sorgte. Bereits in früheren Studien untersuchten Cordoni & Palagi (2008) das Versöhnungsverhalten bei im Zoo gehaltenen Wölfen. Sie fanden heraus, dass die Versöhnung nicht geschlechtsabhängig, sondern über die verschiedenen Geschlechtsklassenkombinationen hinweg gleichmäßig verteilt war. Zudem sollen sowohl Konfliktgewinner als auch Konfliktverlierer die Versöhnung nach einem Konflikt gesucht haben. Dabei wurden sowohl Konflikte mit hoher als auch mit niedriger Intensität in ähnlichen Prozentsätzen versöhnt. Auch Baan et al. (2014), die freilebende Wölfe beobachteten, berichten über Konfliktversöhnungen, welche aber wohl hauptsächlich vom Konfliktverlierer initiiert werden sollen. Das regelmäßige Auftreten von Versöhnungen ist laut De Waal (1986c) mit einer Hemmung von Aggressionen verbunden. Dies soll dafür sorgen, dass gegenseitiges Vertrauen zwischen den Individuen entsteht. Versöhnungsversuche können zudem kostspielig sein, da das Annähern an einen ehemaligen Kontrahenten eine erneute Aggression hervorrufen kann, können Versöhnungsversuche kostspielig sein (Aureli & Van Schaik, 1991; Cords & Aureli, 2000). Zudem konnten von De Waal (1986b) sowie von Cheney & Seyfarth (1994) „falsche Versöhnungen“ beobachtet werden. Dabei wird ein ehemaliger Kontrahent zu einer Annäherung des anderen eingeladen, um darauffolgend angegriffen zu werden (Cheney & Seyfarth, 1994, S. 260; Cords & Aureli, 2000).

4.3 Dominanz

Eine Definition des Begriffes Dominanz wird von mehreren Autoren vorgeschlagen und von Drews (1993) zusammengefasst. „Auf Basis der Definition von Schjelderup-Ebbe (1922) formulierte Drews (1993) eine möglichst weit anwendbare eigene Definition von Dominanz als ein Attribut wiederholter agonistischer Interaktionen zwischen zwei Individuen einer Dyade, charakterisiert dadurch, dass die Interaktion immer zu Gunsten desselben Individuums ausgehen und das andere Individuum immer wieder nachgibt, bevor die Interaktionen eskalieren können (Gansloßer et al., 2020, S.279).“

Dominanz kann laut De Waal (1986c) in zwei Formen auftreten, formal oder situativ. Die formale Dominanz beinhaltet Signale, die sich in ritualisierten Situationen zeigen und kontextunabhängig sind (De Waal, 1986c; Van Hooff & Wensing, 1987). Van Hooff & Wensing (1987) beschreiben diesbezüglich zwei Körperhaltungen bei Wölfen. Werden der Kopf und Schwanz aufrecht getragen, die Ohren aufgestellt sowie Rücken und Beine gerade, kann von einer „High Posture“ gesprochen werden. Diese wird meist von dem dominanten Tier gezeigt. „A ‘low posture’ was said to be shown when a behavior was performed with the head kept low, the ears folded backwards, the tail bent low or even inwards between the legs and the legs bent (Van Hooff & Wensing, 1987, S.229).“ Sie signalisiert die Unterlegenheit eines Individuums. Diese zwei Positionen werden von weiteren Verhaltensweisen begleitet. Die situative Dominanz hingegen tritt nur kurzzeitig und kontextabhängig auf (De Waal, 1986c; Van Hooff & Wensing, 1987). Sie wird bei Wölfen durch die Verhaltensweisen Angreifen („assault“) und Drohen („threat“) charakterisiert (Van Hooff & Wensing, 1987).

Damit Verhaltensweisen wie die „High Posture“ als Parameter für Dominanz dienen können, müssen sie zum einen von einem Großteil der Tiere gezeigt werden, zum anderen muss ein asymmetrischer Austausch stattfinden (Dopfer, 2015). Die Verhaltensweise bzw. Verhaltensweisen dürfen vorwiegend nur von einer Seite ausgeführt werden. Mittels zweier Indizes lässt sich dies berechnen. Beide befassen sich mit der Richtung, in die ein Verhalten gesendet wird. Der richtungsabhängige Inkonsistente Index (Direction Inconsistency Index, DI) wurde von Noë et al. (1980) im Rahmen von Untersuchungen an halb-freilebenden Schimpansen beschrieben. Er berücksichtigt „the number of interactions during which the behaviour occurred in its least frequent direction within every relationship (Noë et al., 1980, S.95).“ Der richtungsabhängige Konsistenzindex (Directional Consistency Index, DCI) wiederum wurde anhand von Untersuchungen an einer in Gefangenschaft gehaltenen Paviangruppe (Rowell, 1966) sowie später von Van Hooff & Wensing (1987) an einem in Gefangenschaft gehaltenen Wolfsrudel aufgestellt. Er befasst sich sowohl mit der häufigeren als auch mit der selteneren Richtung des gezeigten Verhaltens.

Der Dominanzstatus kann laut Drews (1993) aber auch ein Synonym für Gewinner und Verlierer sein. Hierbei wird das Ergebnis einer einzelnen dyadischen Interaktion beschrieben. Siegt ein Individuum A beständig gegen ein anderes Individuum B, so ist A dominant und B untergeordnet (Drews, 1993). Mittels der Rate an gewonnenen Interaktionen lässt sich der Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) berechnen. Dieser wurde anhand des agonistischen und Territorialverhaltens von Junghennen entwickelt und hilft Dominanzbeziehungen zu interpretieren. Hand (1986) beschrieb Dominanz ähnlich. Siegt ein Individuum beständig über ein anderes, so ist es dominant. Jedoch wird eine Dominanzbeziehung für jeden Wettbewerbskontext beschrieben und so können dyadische Beziehungen auch gemischt sein, da für die unterschiedlichen Arten von Beziehungen verschiedene Kontexte vorliegen können (Hand, 1986; Drews, 1993).

Dominanz in Gruppen kann laut Aureli & De Waal (2000) als Konfliktbewältigungsinstrument dienen, da sie eskalierende Konflikte verhindern soll. Dies gelinge, indem die Ressourcen der Gruppenmitglieder stilisiert werden und ein vorrangiger Zugang zu diesen festgelegt wird (Aureli & De Waal, 2000). Dominanzbeziehungen können als eine Art „peace agreements“ betrachtet werden (De Waal, 1986c, S.461).

Allerdings kann eine Dominanzbeziehung nicht immer mit Stressfreiheit gleichgesetzt werden (Gansloßer et al., 2020). Creel (2001) präsentiert 25 Studien an Arten verschiedenster Taxa (Carnivora, Primaten, Vögel) im Zusammenhang mit Rang und Stress. Acht der 25 Studien fanden heraus, dass ranghöhere Individuen ein höheres Glucocorticoidlevel aufwiesen und somit bei ihnen sozialer Stress vorlag. Vor allem bei Wildhunden und gruppenlebenden Zwergmangusten stehen die ranghohen Individuen unter einem andauernden „Erfolgsdruck“ (Creel, 2001, Creel, 2005, Gansloßer et al., 2020, S.280). Bei anderen Arten hingegen ist die Belastung für rangtiefere Individuen höher beispielsweise durch Belästigung oder verwehrten Futterzugang (Ellis, 1995; Gansloßer et al., 2020).

Es stellt sich noch die Frage, wie die Individuen zu ihrem Rang gelangen. „Die Hierarchien ergeben sich aus (und werden erhalten durch) einem Netz aus Allianzen, in dem eng Verwandte sich gegenseitig unterstützen, vor allem gegen weiter entfernte Verwandte (Gansloßer et al., 2020, S.281).“

Der Rang kann, wie bei viele Primaten sowie Tüpfelhyänen, von Geburt an festgelegt sein (Frank, 1983; Frank, 1986a, 1986b; McCowan et al., 2008). Zudem kann eine mütterliche Verwandtschaftslinie, Matriline vorliegen. Bei dieser kann der mütterliche Rang, der territoriale Besitz oder ähnliches an die Nachkommen vererbt werden (Holekamp & Sawdy, 2019).

Die Folge eines Dominanzsystems kann, muss allerdings nicht zwingend eine Rangordnung sein. Dabei kann die Rangordnungsstruktur sehr unterschiedlich sein. Schjelderup-Ebbe (1922) beschrieb die abgestufte Rangordnung das erste Mal bei Haushühnern und nennt sie Hackordnung (Gansloßer et al., 2020). Eine abgestufte Hierarchie gilt als linear, wenn die dyadischen Beziehungen asymmetrisch sind (Martin & Bateson, 1993) sowie wenn transitive Rangbeziehungen ausgebildet werden (Schjelderup-Ebbe, 1922; Guhl, 1956; Appleby, 1983). Nur wenn letzteres belegt werden kann, ist der Nachweis einer tatsächlichen Linearität der Hierarchie möglich (Appleby, 1983). Ein Maß für den Grad an Linearität in einer Dominanzhierarchie liefert beispielsweise Landaus Linearitätsindex (h). Dieser bezieht die Gruppengröße sowie die Zahl dominanter Tiere je Individuum mit ein (Landau, 1951, 1965; Wilson, 1975).

Nur wenige Dominanzhierarchien sind in der Praxis perfekt linear. Gewinnt ein untergeordnetes Individuum eine Interaktion gegenüber einem normalerweise dominanten Individuum, kann es manchmal zu einer Umkehrung der Dominanzbeziehung kommen (Martin & Bateson, 1993). Eine Rangordnung kann auch nicht linear, dreieckig oder pyramidenförmig sein oder ein Klassensystem zeigen (Preuschoft & Van Schaik, 2000). Aber erst, wenn annähernd alle Individuen einer Gruppe genau definierte Dominanzbeziehungen aufweisen, liegt eine Rangordnung vor (Gansloßer et al., 2020).

Despotische Dominanzbeziehungen liegen laut Thierry (1990) vor, wenn die agonistischen Interaktionen asymmetrisch sind. Dabei liegen mehr schwere Aggressionen und weniger Versöhnung vor. Dieser Stil zeigt sich vor allem bei Primaten, wie beispielsweise bei Langschwanzmakaken (*Macaca fascicularis*) (de Waal, 1977; Thierry, 1990) und ist meist streng formalisiert sowie nepotistisch (Sterck et al., 1997; Thierry, 2000). Das heißt, dass der Rang der Nachkommen von der sozialen Herkunft eines oder beider Elternteile abhängt (Sterck et al., 1997). Sind die agonistischen Interaktionen mehr oder weniger symmetrisch, handelt es sich um eine eher egalitäre Dominanzbeziehung (Thierry, 1990). Es sollen weniger schwere Aggressionen sowie mehr Versöhnungen zu beobachten sein und der Verwandtschaftsgrad hat einen geringeren Einfluss auf die Sozialstruktur (Matsumura, 1999). Dieser Stil soll beispielsweise bei Tonka-Makaken (Thierry, 1990; Thierry et al., 1994) sowie bei Zebramangusten zu finden sein (De Luca & Ginsberg, 2001). Zebramangusten leben in Familiengruppen mit mehreren Männchen und Weibchen. De Luca & Ginsberg (2001) dokumentierten eine lineare Dominanzhierarchie mit geringer Reproduktionsverzerrung. Eine signifikante Korrelation zwischen Alter und Rang lag nicht vor. Allerdings schließen die Autoren die Möglichkeit eines verstärkten Fortpflanzungswettbewerbs bei höheren ökologischen Einschränkungen nicht aus.

4.4 Nasenbären

Die Nasenbären zählen zu der Familie der Procyonidae innerhalb der Ordnung der Carnivora (Gompper, 1995). Die Procyonidae wurden mittels Analysen der nuklearen und mitochondrialer DNA (Fulton & Strobeck, 2007) sowie einer kombinierten Analyse von 11 Gensegmenten als Monophylum deklariert (Koepfli et al., 2007). Allerdings zeigten Analysen an Cytochrom-b-Sequenzen, dass die Familie der Procyonidae auch

paraphyletisch sein kann (Agnarsson et al., 2010). Zu der Gattung der Nasenbären gehören der Südamerikanische Nasenbär (*Nasua nasua*) sowie der Weißrüssel-Nasenbär (*Nasua narica*). Die Aufspaltung der beiden Arten geschah vor nicht einmal 5 Millionen Jahren (Nyakatura & Bininda-Emonds, 2012). *Nasua nasua* kommt in Südamerika vor, genauer in Kolumbien und Venezuela bis Uruguay und Nordargentinien sowie in Ecuador östlich und westlich der Anden (Gompper & Decker, 1998). *Nasua narica* hat sein Verbreitungsgebiet in den südlichen Teilen der USA, wie im südlichen Arizona, New Mexico und Texas, außerdem südwärts in ganz Mexiko und Mittelamerika. Er bewohnt bewaldete Lebensräume, von gemäßigten Eichen- und Kiefernwäldern bis hin zu tropischen Tieflandregenwäldern, gelegentlich reicht sein Gebiet bis in Wüsten und Savannen (Gompper, 1995). Optisch lassen sich die beiden Arten vor allem anhand ihrer Fellfarbe unterscheiden. Der Südamerikanische Nasenbär hat hellbraunes Fell und einen geringelten Schwanz (Gompper & Decker, 1998), während der Weißrüssel-Nasenbär dunkelbraunes Fell und meist einen nur schwach bis gar nicht kontrastierten geringelten Schwanz aufweist (Gompper, 1995).

Bisher ist über das Sozialsystem der Nasenbären bekannt, dass die Weibchen mit Juvenilen, die 2 Jahre alt oder jünger sind, in locker organisierten Banden leben, auch Clans genannt (Gompper, 1995). Während der Nahrungssuche können sich große Gruppen mit bis zu 40 bis 50 Individuen bilden (Kaufmann, 1962, Gilbert, 1973). In der Regel schließen sich allerdings weniger als 10 Tiere (Gilbert, 1973; Compton, 1998) laut Gompper & Krinsley (1992) wiederum 4 bis 25 Individuen zu einer Gruppe zusammen. Die Männchen werden von diesen durch Aggressionen ausgeschlossen und leben solitär, außer in der Paarungszeit von Ende Januar bis Mitte März (Kaufmann, 1962). In manchen Fällen begleiten die Männchen eine Gruppe aber auch außerhalb der Ranzzeit, wie Gompper & Krinsley (1992) beobachteten. Somit herrscht eine gewisse Variabilität im Sozialsystem der Nasenbären.

Eine besondere soziale Organisationsform, die sich auch bei Nasenbären finden lässt, ist das „Fission-Fusion-Prinzip“. Dieses ist in Clans organisiert. Dessen Mitglieder trennen sich temporär und kommen erneut zu einer sozialen Einheit zusammen (Kappeler, 2017). Das Fission-Fusion-Prinzip lässt sich ebenso bei anderen Tierarten beobachten, wie beispielsweise bei Pavianen, Wölfen oder Tüpfelhyänen. Letztere wurden von Smith et al. (2015) im Zusammenhang mit dem Auftreten submissiver Verhaltensweisen untersucht. Begrüßungen, welche submissives Verhalten beinhalten, schienen das Risiko von Konflikten in einer Gruppe sowohl nach einer Trennung als auch nachfolgender erneuter Zusammenkunft zu reduzieren (Smith et al., 2015). Treffen Nasenbären-Männchen mit Clans, Gruppen von Weibchen mit ihren Jungtieren, zusammen, können soziopositive Verhaltensreaktionen wie gegenseitiges Putzen oder auch agonistische Interaktionen auftreten (Russell, 1981). Häufig sollen die Aggressionen wohl von den Jungtieren initiiert werden. Jedoch zeigen die Weibchen ebenso Aggressionen gegen die Männchen, da Männchen sich von Jungtieren, die genetisch nicht mit ihnen verwandt sind, ernähren (Russell, 1981).

Weißrüssel-Nasenbären können im Sozialverband oder als Familie leben (Kaufmann, 1962). Als Sozialverband wird eine Gruppe von Tieren definiert, die in einem eigenen Territorium vorkommt (Voland, 2013). Gompper et al. (1997) konnten herausfinden, dass eine Weißrüssel-Nasenbärenbande aus eng verwandten Individuen besteht und nicht verwandte Individuen mehr Aggressionen von Bandenmitgliedern erhalten. Mitglieder einer Bande bestehen aus mehreren Familieneinheiten, einem adulten Weibchen mit

ihren im aktuellen Jahr geborenen Jungtieren, sowie ab und zu einem Männchen (Kaufmann, 1962).

Bei Weißrüssel-Nasenhären in freier Wildbahn sollen sich die Konflikte überwiegend um Ressourcen drehen, so beispielsweise in Barro Colorado Island in Panama, wo die Tiere um Früchte konkurrieren (Gompper, 1996; Booth-Binczik, 2001). Auch bei der Schwestergruppe, *Nasua nasua*, machen wohl 33,6% der Konflikte eine Konkurrenz um Früchte der Pindo-Palme aus. Dies soll eine geschlechts- und altersklassenbasierten Dominanzstruktur hervorbringen (Hirsch, 2007; De la O et al., 2019). Der Weißrüssel-Nasenhär ist omnivor und ernährt sich zum größten Teil sowohl von Früchten als auch von wirbellosen Tieren, bei Verfügbarkeit werden auch Wirbeltiere und Aas verzehrt (Wallmo & Gallizioli, 1954; Ingles, 1957; Kaufmann, 1962; Gompper, 1995). In Panama ist die Nahrungsverfügbarkeit durch klimatische Bedingungen bestimmt. In der Regenzeit werden 89% der Zeit in die Suche nach tierischer (wirbelloser) Nahrung investiert, während in der Trockenzeit 54% darauf entfallen. Die restliche Zeit halten sich die Tiere unter fruchttragenden Bäumen auf, wo unter anderem auch Früchte zu sich genommen werden (Russel, 1982; Gompper, 1995). In der Regel wird die Nahrung eher olfaktorisch als visuell ausfindig gemacht. Zuerst wird die Nahrung mittels ständigem Schnüffeln auf dem Untergrund oder an Objekten geortet. und anschließend ausgegraben oder unter Rinde, Blättern oder Trümmerhaufen hervorgeholt (Kaufmann, 1962; Gompper, 1995).

Dass sich Nasenhären in aggressiven Konflikten gegenseitig unterstützen und eine Art Reziprozität vorliegt, konnte von Romero & Aureli (2008) in Freilanduntersuchungen am Südamerikanischen Nasenhären festgestellt werden. Bei Hirsch (2007) zeigte sich hingegen ein Muster, dass Juvenile ihre Nahrung aggressiv verteidigten und die Adulten diese Aggression zu tolerieren schienen. Ähnlichkeiten dazu sollen bei Erdmännchen, Löwen und Makaken zu finden sein. Bei Erdmännchen besteht die Gruppe typischerweise aus einem dominanten Weibchen mit einem Zuchtpartner und deren Nachkommen (Clutton-Brock et al., 2000), wobei auch eine Gesellschaft mit mehreren Männchen und Weibchen jedweden Alters beschrieben wurde (Doolan & Macdonald, 1997b). Das dominante Weibchen trägt die Jungtiere aus (Doolan & Macdonald, 1997a; Clutton-Brock et al., 2000). Die Jungtiere werden während der Nahrungsaufnahme toleriert und von älteren Gruppenmitgliedern aktiv unterstützt (Clutton-Brock et al., 1999). Bei Nasenhären hingegen gebären alle oder die meisten Weibchen in der Gruppe (Hirsch, 2007). Unter den kooperativ brütenden Mangusten wären die Zebramangusten für das Sozialsystem der bessere Vergleich, allerdings ist keine Aggression der Jungtiere gegenüber der Adulten bei der Nahrungsaufnahme bekannt. Lediglich Aggression unterhalb der Jungtiere ist dokumentiert (Hodge et al., 2009). Bei den Löwen gibt es ebenfalls mehrere Weibchen mit Jungtieren, sodass dies einen besseren Vergleich darstellt. Allerdings ist der Zugang zu der Nahrung für die Jungtiere abhängig von der Akzeptanz des Männchens (Schaller, 1972). Somit unterscheidet sich das Sozialsystem der Südamerikanischen Nasenhären von dem der Löwen und der Erdmännchen darin, dass junge Nasenhären nicht passiv von älteren Individuen toleriert werden, sondern aktiv sowie aggressiv um ihre Nahrung kämpfen (Chapais et al., 2001; Hirsch, 2007). Bei einigen Makakenarten müssen die Jungtiere ebenso aggressiv um Nahrung gegenüber älteren und größeren Individuen kämpfen. Ob diese Interaktionen erfolgreich sind, hängt von der Unterstützung durch andere Gruppenmitgliedern ab. Diese kommt insbesondere von nahen Verwandten (Chapais et al., 2001; Hirsch, 2007). Daraus resultieren Dominanzhierarchien, welche zum Großteil aus Matrilinearitäten bestehen. Die Töchter erben den Rang der Mutter. Das System der Nasenhären basiert im Gegensatz zu den Makaken nicht auf direkter matrilinearere Unterstützung, so dass das System der Dominanz der Südamerikanischen Nasenhären,

zwischen dem von Erdmännchen und Makaken liegt (Hirsch, 2007). Hirsch (2007) vermutet, dass das Verhalten, Aggressionen von Jugendlichen zu tolerieren, bei Weißrüssel-Nasenhären nicht vorhanden ist und sich somit nur bei der Schwestergruppe, *Nasua nasua*, zeigt.

Auch wenn das Sozialverhalten von Nasenhären bereits vielfach untersucht wurde, gibt es lediglich zwei Studien, die ausschließlich das Dominanzverhalten betrachteten (Hirsch, 2007; De la O et al., 2019). Einige Autoren nahmen an, dass Nasenhären keine Dominanzhierarchie ausbilden (Kaufmann, 1962; Smith, 1977; Gompper, 1995; Gompper et al., 1997). Hirsch (2007) entdeckte bei *Nasua nasua* hingegen, dass eine Dominanzhierarchie vorliegt und dass die Männchen gegenüber den Weibchen dominant sind. De la O et al. (2019) stellten wiederum fest, dass die Dominanzhierarchie bei den Weißrüssel-Nasenhären in Tepoztlán in Mexiko nicht nach Geschlechts- oder Altersklasse der Tiere strukturiert war. Allerdings waren die beiden, mit der Gruppe assoziierten, adulten Männchen wohl während aller Phasen der Fortpflanzungssaison am unteren Ende der Hierarchie vorzufinden (De la O et al., 2019). Auch Smith (1977) beobachtete bei in Gefangenschaft lebenden Weißrüssel-Nasenhären, dass sich die Männchen gegenüber den Weibchen unterwürfig verhielten. De la O et al. (2019) beobachteten, dass Einheiten und Koalitionen von Adulten und Jungtieren die Gruppe strukturierten. Je enger ein Tier mit den anderen Tieren einer Untereinheit verbunden war desto eher war es dominant gegenüber anderen Gruppenmitgliedern (De la O et al., 2019).

4.5 Kommunikation/Lautäußerung

Kommunikation findet statt, wenn ein Individuum speziell selektierte Signale verwendet, um das Verhalten anderer zu verändern (Kappeler, 2017). Die Übermittlung von Signalen kann gerichtet oder ungerichtet sowie verborgen oder in verschiedenen abgestuften Intensitäten stattfinden (Gansloßer et al., 2020). Je nach dem in welchem Kontext ein Signal gesendet wurde, kann die Wirkung unterschiedlich sein. Dabei ist es wichtig, die inneren Einflüsse zu berücksichtigen. So kann die Motivation des Senders und/oder Empfängers zu einer Signalverstärkung oder -abschwächung beitragen (Morton, 1977; Wyman et al., 2008; Gansloßer et al., 2020). Dabei kann die Kommunikation akustisch, olfaktorisch, visuell oder taktil erfolgen. Welches Signal vorherrschend ist, hängt von dem Lebensraum, in dem sich das betreffende Tier befindet, ab. Beispielsweise können in geräuschvoller Umgebung zusätzlich visuelle Signale zur Kommunikation eingesetzt werden (Ord et al., 2007; Grafe et al., 2012). Um die Möglichkeit eines Missverständnisses bei dem Empfänger zu verringern, können Signalkanäle kombiniert werden. So können akustische Signale gleichzeitig mit einer optischen Geste gesendet werden. In der optischen Kommunikation des Nahfeldbereiches beispielsweise von Hundartigen und Primaten können mimische Gesichtsausdrücke mit stark frequenzmodulierten Tönen kombiniert werden (Andrew, 1963; Hopkins et al., 2011; Albuquerque et al., 2016; Gansloßer et al., 2020).

Bei biologischen Kommunikationssystemen handelt es sich häufig um Kommunikationsnetzwerke. Diese können sowohl aus mehreren Sendern und Empfängern als auch aus Lauschern bestehen. Letztere verschaffen sich durch die Aufnahme eines Signals eine für sie unbestimmte Information. Für den Signalsender kann das Aufnehmen seiner Information durch einen anderen Empfänger zum Nachteil sein (McGregor, 1993; McGregor, 2005).

Bei Nasenbären sind alle Kommunikationsarten zu finden. Die visuelle Kommunikation des Nasenbären umfasst verschiedenen Körperhaltungen, die situationsabhängig gezeigt werden (Trudgian, 1995). So tritt beispielsweise das „Head down“ (siehe 13.2 Ethogramm) häufig vor einem Angriff auf. Nach einem Alarm zeigen Nasenbären ein Hin- und Herschwenken des Schwanzes („lashing tail“, 13.2 Ethogramm) (Kaufmann, 1962; Trudgian, 1995). Nasenbären nutzen auch ihren Geruchssinn zur Kommunikation, vor allem während der Paarungszeit. In dieser Zeit tritt bei Männchen das Urin-Reiben auf, dabei wird auf einen Baum oder Strauch uriniert und anschließend das Abdomen darüber gerieben. Zudem kann auch perianales Schnüffeln zwischen Männchen und Weibchen während der Paarungszeit beobachtet werden (Kaufmann, 1962).

Die akustische Kommunikation ist eine der komplexesten Kommunikationsarten (Trudgian, 1995). Die Umwelt kann einen Einfluss auf das Vokalisationsrepertoire sowie die Struktur von (Tier-)Vokalisationen haben (Wiley & Richards, 1978). In offenen Habitaten sind unregelmäßige Amplitudenschwankungen stärker ausgeprägt und maskieren niedrige Frequenzen der Amplitudenmodulation. In bewaldeten Gebieten ist hingegen der Nachhall stärker und maskiert hohe Frequenzen der Amplitudenmodulation sowie schnelle und sich wiederholende Frequenzmodulation. Außerdem müssen die Tiere in bewaldeten Gebieten die Ablenkung und Absorption von Schallwellen kompensieren. Es findet eine Anpassung der Tiervokalisation statt, indem Tiere, die in bewaldeten Gebieten vorkommen, niedrigere Frequenzen aussenden (Wiley & Richards, 1978). Morton (1975) beobachtete, dass Vögel in Waldhabitaten einen niederfrequenten, tonalen Gesang verwendeten, während Vögel im Grasland im Allgemeinen einen hochfrequenten, summenden Gesang verwenden. Außerdem vermieden Vögel in bewaldeten Gebieten sich wiederholende Frequenzmodulationen auszusenden (Morton, 1975). Somit haben Bewohner von dichteren Lebensräumen eine vielfältigere Vokalisationen als Bewohner einer offenen Vegetation (Wiley & Richards, 1978; Trudgian, 1995).

Ein Faktor, welcher einen Einfluss auf die Vokalisation haben kann, ist der Lebensraum des jeweiligen Tieres. Peters & Wozencraft (1989) zeigten den Einfluss des Habitats auf die Lautäußerung bei verschiedenen Carnivoren. Im offenen Grasland liegt die optimale Schallübertragung für Langstreckenrufe bei unter einem Kilohertz, da dieser Frequenzbereich am wenigsten von Absorption betroffen ist (Morton, 1975). Eine Anpassung ist bei dem Brüllen von Löwen (Schaller, 1972; Peters, 1978) und dem Heulen von Wölfen (Theberge & Falls, 1967; Harrington & Mech, 1978) zu beobachten, da die maximale Intensität von Langstreckenrufen unterhalb von 0,5 kHz liegt (Peters & Wozencraft, 1989). Der afrikanische Palmzibet (*Nandinia binotata*), ein Baumbewohner, weist relativ hohe und sich wiederholende Langstreckenrufe auf. Dies könnte eine mögliche Anpassung an eine optimale Schallausbreitung in höheren Waldschichten sein (Wemmer, 1977; Peters & Wozencraft, 1989).

Des Weiteren gibt es die These, dass ein Zusammenhang zwischen der sozialen Komplexität/Komplexität der Sozialstruktur und der Komplexität des Lautrepertoires vorliegt (Pollard & Blumstein, 2012). Viele Studien zeigten, dass die Komplexität des Lautrepertoires der Komplexität der Sozialstruktur entsprechen kann. Beispielsweise verglichen Gustison et al. (2012) die stimmliche Komplexität von Bärenpavianen (*Papio ursinus*) sowie Dscheladas (*Theropithecus gelada*) und stellten sie in einen Zusammenhang mit der Sozialstruktur der zwei Arten. Während die männlichen Dscheladas mit 2-12 Weibchen eine langfristige Bindung eingehen und eine haremähnliche Struktur vorliegt, knüpfen die männlichen Bärenpaviane nur temporäre

Partnerschaften mit Weibchen. Die Autoren fanden heraus, dass die sozial komplexer lebenden Dscheladas ein größeres Lautrepertoire aufwiesen (Gustison et al., 2012).

Pollard & Blumstein (2011) beobachteten bei Hörnchen, dass die Gruppengröße mit der Individualität des Alarmrufes korreliert. Die Autoren vermuten, dass die soziale Gruppengröße die Entwicklung individueller Lautsignaturen fördern könnte (Pollard & Blumstein, 2011). Weiterhin konnte bei bodenbewohnenden Hörnchen ein Zusammenhang zwischen der Komplexität einer Gruppe und der Größe ihres Alarmruf-Repertoires gefunden werden (Blumstein & Armitage, 1997). Dafür wurden Informationen über die Ausbreitungsmuster sowie die Alters- und Geschlechterzusammensetzung von Gruppen gesammelt. Aus diesen Daten schlossen die Autoren auf eine demografische Rollenkomplexität in einer Gruppe (Blumstein & Armitage, 1997).

Viele Tiere, so auch der Mensch, produzieren ihre Laute mittels Stimmbandvibrationen. Die Stimmbänder werden aufgrund des von der Lunge kommenden Luftstroms in passive Schwingungen versetzt. Danach wird der Schall durch den Vokaltrakt weiter verändert (Quelle-Filter-Theorie, Fant, 1960; Taylor & Reby, 2010). Bei Lauten, die durch diese Art der Schallproduktion geäußert werden, können aufgrund der anatomischen Verhältnisse der schallproduzierenden Organe Informationen wie die Körpergröße, das Gewicht, das Alter sowie das Geschlecht des Senders vom Empfänger „gelesen“ werden (Charlton et al., 2009; Koren & Geffen, 2009). Die Stimmbänder produzieren die Grundtonfrequenz (F_0), dabei ist zudem die Länge und Masse der Stimmlippen von Bedeutung (Taylor & Reby, 2010). „Longer and heavier vocal folds vibrate at a slower rate than smaller vocal folds“ (Fitch, 1997; Taylor & Reby, 2010, S.222). Der Filterungsprozess findet im Vokaltrakt statt. Dieser umfasst alle Lufthohlräume zwischen dem Kehlkopf und der Mund- bzw. Nasenöffnung, die das produzierte Signal durchlaufen muss, bevor es in die Umgebung abgegeben wird (Taylor & Reby, 2010). „The vocal tract acts as a bank of bandpass filters, selectively dampening and/or enhancing specific ranges of frequencies from the source signal, corresponding to the resonant properties of its physical structures (Taylor & Reby, 2010, S.223).“ Während das Wachstum der Stimmlippen nicht durch die Körpergröße eingeschränkt sein muss, kann der Vokaltrakt entgegen dessen nicht unabhängig vom Rest des Körpers wachsen (Fitch, 1997, 2000a, 2000b; Taylor & Reby, 2010). Somit ist die Länge des Vokaltrakts abhängig von der Körpergröße. Studien an Haushunden (Riede & Fitch, 1999) und Rhesus-Makaken (Fitch, 1997) zeigen eine negative Korrelation zwischen der Länge des Vokaltraktes und der Körpergröße. Je länger der Vokaltrakt, desto tiefer liegen die Formanten. Formanten sind die Resonanzfrequenzen des Vokaltraktes, die verstärkt auftreten (Fant, 1960). Die Frequenzen der Formanten können genaue oder "ehrliche" Informationen über den Signalgeber liefern (Fitch, 1997, Fitch 2000b, Fitch & Reby, 2001, S. 1673).

Morton (1977) stellte fest, dass je nach der Motivation eines vokalisierenden Tieres akustische strukturelle Unterschiede vorliegen können. Feindlich gesinnte Vögel und Säugetiere, sollen mit rauen, niederfrequenten Lauten vokalisieren, während höherfrequente Laute genutzt werden, wenn sich die Tiere erschrecken, beschwichtigen oder sich in freundlicher Absicht einem anderen annähern (Morton, 1977). Das Bellen von Haushunden in einem aggressiven Kontext hat beispielsweise eine signifikant niedrigere Grundtonfrequenz als spielerisches Bellen (Yin, 2002; Yin & McCowan, 2004). Dies kann mit der Beobachtung korrelieren, dass aggressive und dominante Tiere sich größer machen („High Posture“), während freundliche oder unterwürfige Tiere versuchen, ihre

Körpergröße durch Körperhaltungen wie „Low Posture“ zu reduzieren (Morton, 1977; Ohala, 1984; Van Hooff & Wensing, 1987; Taylor & Reby, 2010).

Die Dauer einer Vokalisation kann von dem Individuum abhängen und ist ein Parameter für individuelle Signaturvokalisationen (Snowdon & Cleveland, 1980; Tooze et al., 1990; Trudgian, 1995). Für die Unterscheidung von Lauten ist es somit essenziell, die Frequenz und Dauer einer Vokalisation zu messen (Trudgian, 1995).

In welchem Kontext eine Vokalisation stattfindet, ist wichtig für das Verständnis der Kommunikation. Die akustische Kommunikation wird unter anderem eingesetzt in der Eltern-Kind-Beziehung oder bei Alarmrufen (Seyfarth et al., 1980; Sieber, 1986; Stoeger et al., 2011). Sieber (1986) untersuchte bei Waschbären die Kommunikation zwischen Mutter und Jungtier und fand heraus, dass auf die „Chitter“ Laute der Mütter Pfiffe (*whistles*) der Jungtiere folgten. Dies dient der Identifizierung. Bei Afrikanischen Elefanten deuten Ergebnisse von Stoeger et al. (2011) darauf hin, dass das Brüllen von Elefantenkindern in erster Linie dazu dient, ihren Erregungszustand zu signalisieren. Diese Information soll den Müttern helfen, je nach dem Bedürfnis ihres Säuglings unterschiedlich zu reagieren. Dies könnte für das Überleben der jungen Afrikanischen Elefanten in ihrer natürlichen Umgebung entscheidend sein. Akustische Signale können aber auch über das Prädationsrisiko informieren (Trudgian, 1995). Seyfarth et al. (1980) beobachtete, dass grüne Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) spezifische Rufe für verschiedene Prädatoren abgaben (Trudgian, 1995).

Giampaoli (2017) stellt die Vokalisation des Weißrüssel-Nasenbären im Zusammenhang mit drei Verhaltenskontexten, entspannt, aggressiv und alarmiert, sowie deren jeweiligen Unterzuständen vor. So können Weißrüssel-Nasenbären zur Territorialität, als Drohung, während eines Konfliktes oder der Nahrungssuche, aus Neugier oder in alarmierenden Situationen Laute äußern (Giampaoli, 2017).

In entspannten Situationen, während der Lokomotion (Maurello et al., 2000) oder während der Nahrungssuche (Giampaoli, 2017) wird bei Weißrüssel-Nasenbären ein Kontaktruf ausgesendet. Dieser wurde von diversen Autoren beobachtet (Kaufmann, 1962; Gompper, 1995; Maurello et al., 2000; Compton et al., 2001; Giampaoli, 2017) und ab den 90er Jahren als *Chirp* bezeichnet (Gompper, 1995; Maurello et al., 2000; Compton et al., 2001; Giampaoli, 2017). Laut Maurello et al. (2000) ist ein *Chirp* eine hohe, einsilbige Vokalisation. Ein Kontaktruf kann der Wiedererkennung von Artgenossen der gleichen Gruppe dienen (Maurello et al., 2000). Bereits bei vielen sozialen Säugetieren wurde eine individuelle Vokalsignatur identifiziert (Trudgian, 1995). Zwergseidenäffchen (*Cebuella pygmaea*) besitzen beispielsweise in ihren Kontaktrufen individuelle Unterschiede und können sich gegenseitig anhand der Struktur der einzelnen Kontaktrufe erkennen (Snowdon & Cleveland, 1980; Trudgian, 1995). Bei Timberwölfen (*Canis lupus*) wurden individuelle Abweichungen in der Grundfrequenz des Heulens festgestellt, die offenbar der Kommunikation über große Entfernungen dienen (Tooze et al., 1990; Trudgian, 1995). Eine weitere Vokalisation des entspannten Verhaltenszustandes, bei Weißrüssel-Nasenbären, ist der *Squeak* (Compton, 1998; Giampaoli, 2017). Dieser ist von kurzer Dauer, hat eine hohe Frequenz und ist tonal (Compton, 1998). Giampaoli (2017) beobachtete diesen Laut nur in Interaktion mit dem Menschen.

Des Weiteren gibt es den alarmierenden Verhaltenszustand (Giampaoli, 2017). Giampaoli (2017) beschreibt eine Serie bestehend aus drei Vokalisationen. „Characterized by a short

chirp, decreasing in frequency and without resonance bars, followed by a nasal sound with large frequency range like the territorial grunts (Giampaoli, 2017, S. 10).“

Der aggressive Verhaltenszustand umfasst drei Unterzustände und drei Vokalisationen, *Grunt*, *Trill* und *Squawk* (Giampaoli, 2017). Der *Grunt* wird im territorialen Zusammenhang gezeigt und wurde ausschließlich bei Männchen beobachtet (Compton, 1998; Giampaoli, 2017). Diese Vokalisation weist einen breiten Frequenzbereich mit einer kleineren tiefen Frequenz auf. Außerdem ist sie von kurzer Dauer (Giampaoli, 2017). Compton et al. (2001) hingegen beobachtete den *Grunt* überwiegend in entspannten Verhaltenszuständen. Der als Drohung verwendete *Trill* hat eine längere Dauer und eine niedrige Frequenz (Giampaoli, 2017). Der *Squawk* wird laut Giampaoli (2017) während Konflikten gezeigt. Auch Compton et al. (2001) beobachtete den Laut im agonistischen Zusammenhang. Dies ist ein Laut mit längerer Dauer und niedriger Maximalfrequenz (Compton, 1998; Compton et al., 2001).

Bis jetzt wurde die Vokalisation von Weißrüssel-Nasenbären von diversen Autoren beschrieben (Kaufmann, 1962; Smith, 1977; Gompper, 1995; Compton, 1998; Maurello et al., 2000; Compton et al., 2001; Giampaoli, 2017). Allerdings wurden die Laute vor allem in früheren Studien über das Gehör identifiziert (Kaufmann, 1962; Smith, 1977). Dies wird insbesondere von Trudgian (1995) und Compton (1998) kritisiert. Bei Weißrüssel-Nasenbären wurden bislang 6-8 verschiedene Laute dokumentiert. Gasco et al. (2018) beschreibt bei der Schwestergruppe hingegen 15 verschiedene Laute. Bei dem Südamerikanischen Nasenbären sind ebenso die Laute *Chirp*, als Kontaktruf und *Squeak* hier im spielerischen Kontext auftretend, zu finden (Gasco et al., 2018).

5. Material und Methoden

Die videogestützten Beobachtungen wurden in zwei Zoos innerhalb Deutschlands durchgeführt. Die Beobachtungen erfolgten zum einen an einem adulten Weißrüssel-Nasenbären-Paar im Zoologischen Garten Magdeburg sowie zum anderen an einer Gruppe adulter Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn. Das adulte Paar wurde zusammen mit deren Jungtieren aus dem Vorjahr gehalten. Die Gruppengröße umfasste in beiden Einrichtungen fünf Individuen.

5.1 Beobachtungsorte

5.1.1 Zoologischer Garten Magdeburg

5.1.1.1 Untersuchte Tiere

Die Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären bestand zum Zeitpunkt der Beobachtungen aus fünf Individuen, zwei adulte Tiere und deren drei Jungtiere. Die Tiere verfügten vom Zoologischen Garten aus über keine Namen. Sie bekamen die Namen: Männchen, Weibchen, Jungtier 1, Jungtier 2, Jungtier 3. Die Namenszuteilung erfolgte bei den Jungtieren nicht zufällig. Sie wurden nach Helligkeitsverlauf benannt. So war Jungtier 1 das hellste und Jungtier 3 das dunkelste Jungtier. Auf die Jungtiere wird im Folgenden jedoch nicht weiter eingegangen, da sie nicht bei der Datenauswertung berücksichtigt wurden.

5.1.1.1.1 Individuum 1

Das Individuum 1 ist ein adultes Männchen, M (Abb. 1a). Es wurde im Zoo in Havanna auf Kuba geboren. Das genaue Geburtsdatum ist unklar, darum wurde der Zeitraum vom 01.01.12 bis 31.12.12 als Geburtsdatum vom Zoologischen Garten Magdeburg festgelegt. Das Männchen weist im Vergleich zum Weibchen einen größeren Kopf auf. Das Fell des Männchens ist im Kopfbereich hellbraun gefärbt, während im Schulterbereich eine beige bis hellgelbe Färbung vorliegt. Zudem zeigt sich im medialen Bereich des Schwanzes ein Knick und die Hoden sind sehr präsent. Das Männchen war am Tag sehr aktiv und wanderte viel durch das Außengehege.



Abbildung 1. Adultes Paar der Weißrüssel-Nasenbären aus dem Zoologischen Garten Magdeburg. (a) Männchen und (b) Weibchen.

5.1.1.1.2 Individuum 2

Bei Individuum 2 handelt es sich um ein adultes Weibchen, W (Abb. 1b). Es wurde im Zoo in Havanna auf Kuba geboren. Das genaue Geburtsdatum ist unklar, darum wurde der Zeitraum vom 01.01.12 bis 31.12.12 als Geburtsdatum vom Zoologischen Garten Magdeburg festgelegt.

Das Weibchen hat insgesamt eine dunklere Fellfärbung als das Männchen. Vor allem der Kopf, das Gesicht und der Nackenbereich weisen dunklere Fellfarben auf. Im Nackenbereich hat das Weibchen kastanienfarbenes Fell. Lediglich im Halsbereich liegt eine beige bis hellgelbe Fellfärbung vor. Zum Zeitpunkt der Beobachtungen war das Weibchen trächtig.

5.1.1.2 Haltungsbedingungen

Das Innengehege der Weißrüssel-Nasenhären ist mit drei Holzbrettern an der Wand sowie einer Trinkschale ausgestattet. Das Vorgatter, welches dem Innengehege nachgeschaltet ist, verfügt ebenfalls über einige Bretter, welche als Kletter- und Ruhemöglichkeit dienen. Der Boden innerhalb des Vorgatters ist mit Rindenmulch ausgelegt. Das Innengehege ist 20,8m² groß.

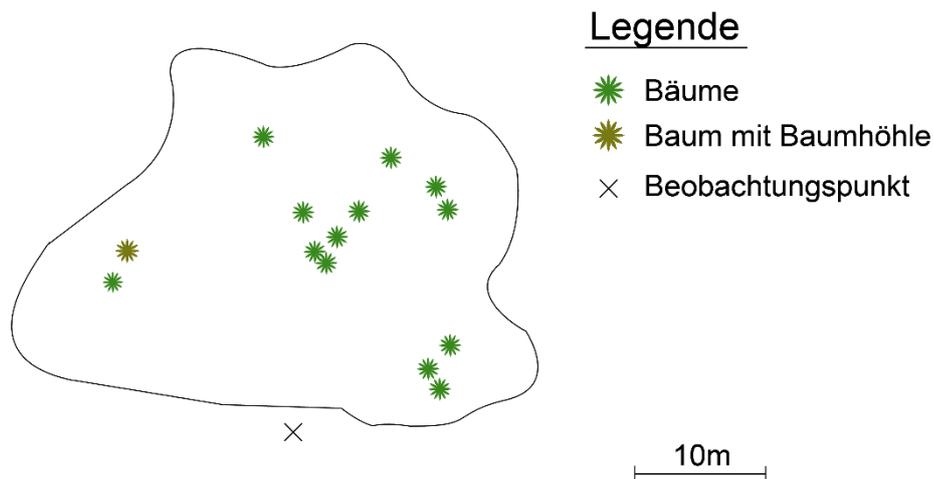


Abbildung 2. Skizzierter Gehegeplan der Außenanlage der Weißrüssel-Nasenhären im Zoologischen Garten Magdeburg.

Die Außenanlage der Weißrüssel-Nasenhären ist etwa 1.175 m² groß, die Berechnung erfolgte via Google Maps. Sie ist mit Bäumen (Abb. 3) und Sträuchern bewachsen und weist einige kleine Hügel, morsche Baumstämme und vereinzelte große Steine auf (Abb. 3). Auf der Außenanlage werden die Nasenhären zusammen mit drei Flachlandtapiren gehalten. Die Tapire werden meist nur bei trockenem und warmem Wetter zwischen 11 und 12 Uhr mit auf die Außenanlage gesperrt. Die kleine Tapirgruppe besteht aus einem Männchen und zwei Weibchen. Das Männchen namens Kämpfer ist am 01.05.2009 im Zoo Duisburg geboren, das eine Weibchen namens Marry ist am 23.10.2015 im Tier- und Freizeitpark Thuele geboren und das andere Weibchen namens Meta wurde am

29.07.1986 im Zoologischen Garten Magdeburg zur Welt gebracht. Während der Beobachtungen wurde den Weißrüssel-Nasenbären der Zugang zum Innengehege sowie zu den Vorgattern mittels geschlossener Schieber versperrt.

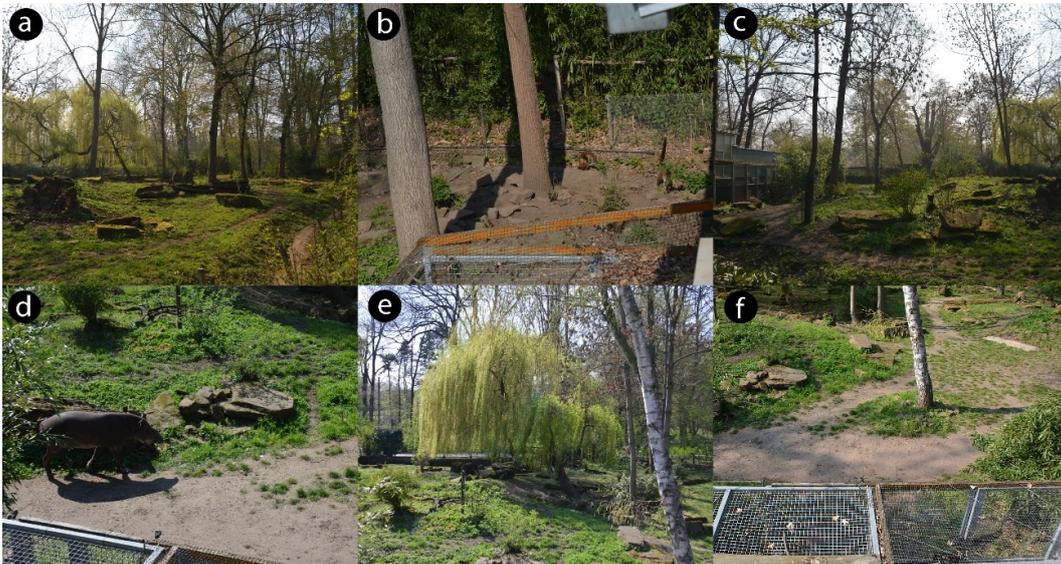


Abbildung 3. Außengehege der Weißrüssel-Nasenbären im Zoologischen Garten Magdeburg. (a) Bereich 6H & 6I bis 3 H & 3I, (b) Gehegeabschnitt 7I, (c) Gehegebereich 7F, 7G und 7H bis 5F, 5G und 5H, (d) Abschnitt 6E und 6F, (e) einzige Weide auf der Außenanlage im Bereich 4F und 3F, (f) Gehegeabschnitt 6F und 6G, der frontal vor dem Beobachtungspunkt lag. Das Raster, welches diese Angaben zulässt, ist auf der Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenbären im Zoologischen Garten Magdeburg zu sehen (siehe Abb. 13).

5.1.1.3 Fütterung

Im Zoologischen Garten Magdeburg erfolgte die Fütterung der Weißrüssel-Nasenbären zu keinen festgelegten Zeiten. Die morgendliche Fütterung fand zwischen 7:15 und 8:00 Uhr statt. Der Ort der Fütterung, Innen- oder Außengehege, wurde variiert. Gefüttert wurden meist Küken, Pute, gekochtes Rind, Gemüse (Tomaten, Möhre, Brokkoli), Weintrauben, Avocado, Pflaume, Pfirsich und Mehlwürmer. Die zweite Fütterung des Tages erfolgte zwischen 11:00 und 13:00 Uhr auf der Außenanlage. Bei dieser Fütterung waren meist die Tapire ebenfalls auf der Anlage. Es gab meist Banane, Möhre und Apfel. Dieses Futter war sowohl für die Weißrüssel-Nasenbären als auch für die Tapire bestimmt. Die letzte Fütterung fand zwischen 14:30 und 15 Uhr statt. Der Ort der Fütterung, Innen- oder Außengehege, wurde variiert. Es gab Küken und einmal in der Woche gekochtes Ei. Das Futter wurde während der Beobachtungen eng auf den Boden gestreut. Es gab keine Futterschale.

Zusätzlich suchten die Weißrüssel-Nasenbären den Tag über auf der Außenanlage nach Nahrung, wie Insekten und Frösche.

5.1.2 Tierpark Nordhorn

5.1.2.1 Untersuchte Tiere

Die adulte Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn bestand zum Zeitpunkt der Beobachtungen aus fünf adulten Individuen. Die Tiere im Tierpark Nordhorn hatten Namen, auf die Verwendung dieser Namen wurde jedoch verzichtet.

In dieser Studie bekamen sie die Bezeichnungen: Männchen (urspr. Carlos), Weibchen 1 (urspr. Cuba), Weibchen 2 (urspr. Caipi), Weibchen 3 (urspr. Ginger), Weibchen 4 (urspr. Colada). Die Namenszuteilung erfolgte bei den Weibchen zufällig.

5.1.2.1.1 Individuum 3

Bei Individuum 3 handelt es sich um ein adultes Männchen, M. Es wurde im Zoo in Havanna auf Kuba geboren. Das genaue Geburtsdatum ist unklar, darum wurde der 01.01.2011 als Geburtsdatum vom Tierpark Nordhorn festgelegt. Die Tierregisternummer des Tieres des ARKS (Animal Records Keeping System) im Tierpark Nordhorn lautet 107635.

Unterscheiden kann man das Männchen von den anderen Individuen, da es einen größeren Kopf aufweist (Abb. 4c). Die Stirnregion ist deutlich massiger. Zudem sind die Hoden sehr präsent.

Das Männchen war am Tag sehr aktiv und wanderte viel durch das Außengehege. Außerdem ist es der Vater von Weibchen 3.



Abbildung 4. Adultes Männchen der Weißbrüsel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten. (a) Gesamtansicht des Individuums, (b) Dorsale Ansicht des Individuums, (c) Porträtaufnahme des Kopfes des Individuums.

5.1.2.1.2 Individuum 4

Individuum 4 ist eines von vier adulten Weibchen, W1. Es wurde im Zoo in Havanna auf Kuba geboren. Das genaue Geburtsdatum ist unklar, darum wurde der 01.01.2012 als Geburtsdatum vom Tierpark Nordhorn festgelegt. Die ARKS-Nummer des Tieres lautet 107636.

Das Weibchen 1 ist das hellste aller Individuen (Abb. 5a). Vor allem das Fell im Oberarm-, Schulter- und unterem Rückenbereich ist sehr hell (Abb. 5b). Das Weibchen 1 ist etwas kleiner als die anderen Individuen. Das Ruhen verbringt es meist getrennt von den anderen Gruppenmitgliedern in einer Baumkiste im Gehegeabschnitt 2A. Des Weiteren wurde bei Weibchen 1 im Jahre 2017 eine Ovariohysterektomie durchgeführt.



Abbildung 5. Adultes Weibchen 1 der Weißbrüsel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten. (a) Gesamtansicht des Individuums, (b) Seitliche Ansicht des Individuums im Sitzen, (c) Frontale Ansicht des Individuums im Stehen.

5.1.2.1.3 Individuum 5

Individuum 5 ist das adulte Weibchen, W2. Es wurde im Zoo in Havanna auf Kuba geboren. Das genaue Geburtsdatum ist unklar, weshalb der 01.01.1999 als Geburtsdatum vom Tierpark Nordhorn festgelegt wurde. Die ARKS-Nummer von Individuum 5 lautet 107637.

Das Weibchen 2 unterscheidet sich von den anderen Individuen durch einen hellen Schulter- und Halsbereich (Abb. 6c). Es ist dunkler als Weibchen 1, hat einen Schnitt im rechten Ohr (Abb. 6b) sowie einen leichten Graustich in den Augen. Letzteres ist durch eine Linsentrübung bedingt.

Außerdem ist Weibchen 2 die Mutter von Weibchen 3. Zu dem Zeitpunkt der Beobachtungen war das Weibchen 2 trächtig.

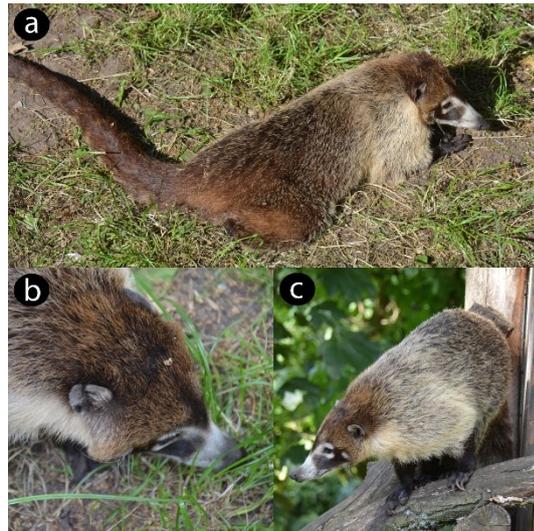


Abbildung 6. Adultes Weibchen 2 der Weißbrüsel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten. (a) Gesamtansicht des Individuums, (b) Nahansicht des Schlitzes im rechten Ohr des Individuums, (c) Seitliche Ansicht des Individuums im Stehen.

5.1.2.1.4 Individuum 6

Individuum 6 ist das dritte adulte Weibchen der Gruppe, W3 und die Tochter von M und W2. Es wurde am 09.04.2016 im Tierpark Nordhorn geboren. Das Tier hat die ARKS-Nummer 108044.

Weibchen 3 unterscheidet sich nur leicht vom Weibchen 2. Es ist dunkler als Weibchen 2, besitzt einen dunkleren Kopf und weist einen S-förmigen Knick im medialen Schwanzbereich auf. Der Oberkörper ist insgesamt heller als bei Weibchen 2. Das Tier ist allerdings insgesamt dunkler als Weibchen 1 (**Abb. 7b**). Weibchen 3 hat eine dunkle Gesichtsmaske (**Abb. 7c**). Zu dem Zeitpunkt der Beobachtungen war das Weibchen 3 trächtig.



Abbildung 7. Adultes Weibchen 3 der Weißbrüsel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn aus verschiedenen Ansichten. (a) Gesamtansicht des Individuums, (b) Seitliche Ansicht des Individuums im Stehen, (c) Frontale Ansicht des Individuums im Stehen.

5.1.2.1.5 Individuum 7

Individuum 7 ist ein adultes Weibchen, W4. Es wurde im Zoo in Havanna auf Kuba geboren. Das genaue Geburtsdatum ist unklar, aufgrund dessen wurde der 01.01.2014

als Geburtsdatum vom Tierpark Nordhorn festgelegt. Die ARKS-Nummer des Tieres lautet 107639.

Weibchen 4 ist das dunkelste Weibchen. Im Nacken hat es eine kastanienfarbene dunkle Färbung (Abb. 8b). Außerdem besitzt es ebenso einen Schnitt im rechten Ohr (Abb. 8c).

Des Weiteren scheint das Tier leichte Koordinationsprobleme beim Laufen aufzuweisen, ist jedoch medizinisch unauffällig.

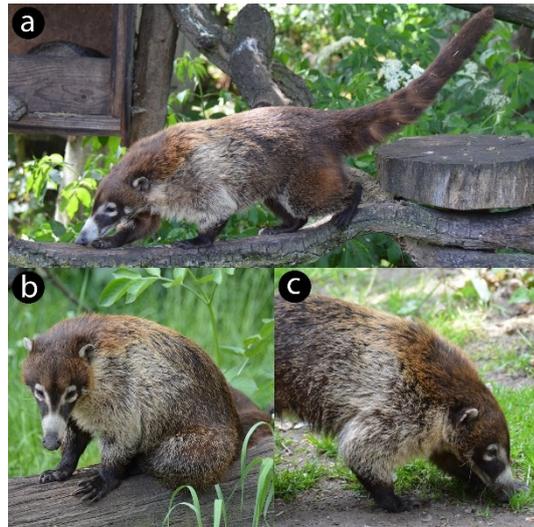


Abbildung 8 Adultes Weibchen 4 der Weißrüssel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten. (a) Gesamtansicht, (b) Seitliche Ansicht im Sitzen, (c) Seitliche Nahaufnahme im Stehen.

5.1.2.2 Haltungsbedingungen

Die adulte Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären lebt im Tierpark Nordhorn in einem 24,5 m² großen Innengehege. Diesem gehören vier Ställe an, welche alle voneinander abgetrennt werden können. Es gibt zudem mehrere Vorgatter, die direkt an die Innenställe anschließen. Die Innenanlage verfügt über mehrere Schlafboxen sowie Äste und in Kettenlinie gespannte Seile als Klettermöglichkeiten. Eine Wasserschale, ein Seilnetz, eine Hängematte mit einem Korb sowie ein Eimer sind ebenso vorhanden. Der Boden ist mit Streu ausgelegt. Innerhalb der Vorgatter gibt es Äste und Ruheboxen. Der Boden ist nicht geteert. Das Außengehege ist etwa 1.240 m² groß, die Berechnung erfolgte via Google Maps. Es verfügt über vier Schlaf- bzw. Ruheboxen, die in den Bereichen 2A, 2C und 2D zu finden sind (für Rasterangaben siehe Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn, Abb. 14). Verbunden sind diese Boxen über montierte Äste und Plattformen (siehe Abb. 9 Ast und Plattform).

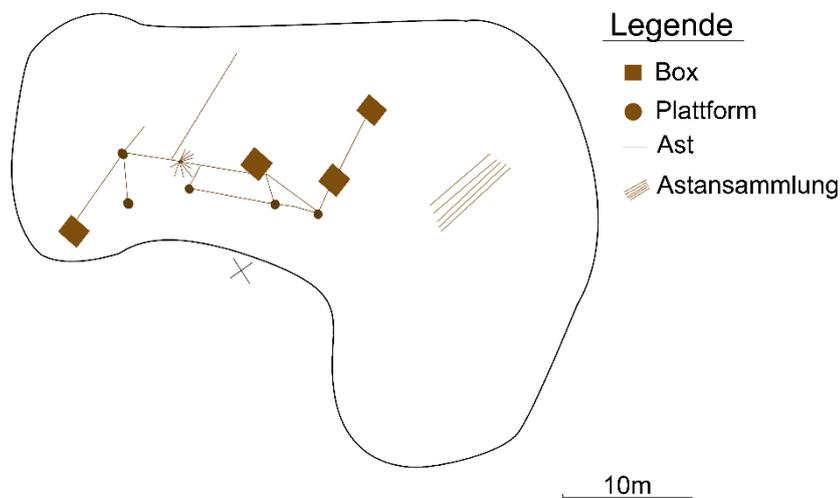


Abbildung 9. Skizzierter Gehegeplan der Außenanlage der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn.

Des Weiteren stehen den Weißrüssel-Nasenbären auf der Anlage Baumstämme, eine große Astansammlung (Abb. 10e) und diverse Büsche und Bäume zur Verfügung, wobei das Emporklettern an vielen Bäumen mittels Metallblechen und Stromketten verhindert wird (Abb. 10b). Das Außengehege bietet alles in allem diverse Kletter- und Versteckmöglichkeiten (Abb. 10). Während der Beobachtungen wurde den Tieren der Zugang zum Innengehege sowie zu den Vorgattern mittels geschlossener Schieber versperrt.



Abbildung 10. Fototafel des Außengeheges der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn. (a) Gehegebereich 1A, 1B und 2, der frontal vor dem Beobachtungspunkt lag, (b) Gehegeabschnitt 4D, (c) Gehegebereich 2B bis 2D, (d) Abschnitt 2E, (e) Astansammlung auf der Außenanlage im Bereich 2D-2E und 3D, (f) Abschnitt 2D. Das Raster, welches diese Angaben zulässt, ist auf der Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn zu sehen (siehe Abb. 14).

5.1.2.3 Fütterung

Im Tierpark Nordhorn gab es für die Weißrüssel-Nasenbären festgelegte Fütterungszeiten auf der Außenanlage. Eine kommentierte Fütterung fand um 10:50 Uhr sowie um 16:45 Uhr statt. Der/Die Tierpfleger/in betrat das Außengehege, gab das Futter in die Futterschale und verblieb anschließend eine gewisse Zeit auf der Anlage, um den Besuchern/-innen Informationen zu den Tieren, dem Futter, et cetera zu geben. Es wurden Gemüse (Gurke, Kartoffel, Möhre, Paprika, rote Beete, Tomate), Obst (Ananas, Apfel, Banane, Erdbeeren, Heidelbeeren, Kiwi, Mango, Nektarinen, Orange, Pfirsich, Physalis, Wassermelone, Weintrauben), Pilze, Mäuse, gekochtes Rindfleisch, Küken, Hühnerherzen, Insekten (Kakerlaken, Mehlwürmer, Larven des großen Schwarzkäfers *Zophobas morio*), Fisch, Haselnüsse, nasses Katzenfutter, trockenes Hundefutter sowie einmal in der Woche ganzes rohes Huhn mit Federn gefüttert. Zusätzlich suchten die Tiere den Tag über auf der Außenanlage nach Nahrung, wie Insekten und Frösche.

5.2 Beobachtungszeitraum

Die Daten wurden von April bis Juni 2019 erhoben. Insgesamt stand die Beobachterin pro Zoo 117 Stunden, die sich über 18 Tage verteilen, vor dem Außengehege.

Zu Beginn erfolgte in jedem Zoo eine Vorbeobachtungszeit, die sich über vier Tage erstreckte. In Magdeburg liefen diese Vorarbeiten vom 07.04.19 bis 10.04.19. Die Tiere wurden solange beobachtet, wie sie sich auf der Außenanlage aufhielten. Es wurde täglich von 7:15 bis etwa 15:00 Uhr beobachtet. In Nordhorn erstreckte sich der Vorbeobachtungszeitraum vom 21.05.19 bis 25.05.19. Der Tageszeitraum belief sich auf 09:10 bis 17:00 Uhr.

Die eigentliche Datenerhebung erfolgte im Zoologischen Garten Magdeburg vom 23.04.19 bis 14.05.19, wobei aufgrund wechselnder Wetterbedingungen die Daten aus 18 Tagen in die Datenauswertung einfließen. Pro Tag wurde von 08:00 bis 14:30 Uhr, 6,5 Stunden, die Beobachtungen durchgeführt. Jedoch war die Videokamera nicht konstant angeschaltet. Es wurde von der gesamten Familie, adultes Paar inklusive Jungtiere, Videomaterial von 14 Stunden und 3 Minuten generiert. Davon wurden 3 Stunden und 25 Minuten Videomaterial während der Fütterung generiert. Videos, die während der Fütterung gedreht wurden, Aufnahmen der Jungtiere sowie unvollständige Konflikte flossen nicht in die Datenauswertung ein. Aufgrund dessen wurden lediglich 33 Minuten des Videomaterials analysiert.

Im Tierpark Nordhorn erfolgte die Datenerhebung vom 26.05.19 bis 14.06.19. Hier flossen ebenfalls Daten aus 18 Tagen in die Datenauswertung ein. Die tägliche Beobachtungszeit wurde anhand der Aktivitätszeiten der Tiere ermittelt und wurde auf 09:10 bis 11.40 Uhr sowie von 13:00 bis 17:00 Uhr gelegt (wie dies erfolgte, siehe 5.4.1.1). Somit lag die Beobachtungszeit hier ebenso bei 6,5 Stunden pro Tag. Es wurde Videomaterial von 12 Stunden und 29 Minuten generiert. In die Datenauswertung flossen lediglich 3 Stunden und 13 Minuten. Etwas über die Hälfte des Videomaterials, 6 Stunden und 29 Minuten, wurde während der Fütterung generiert, welches jedoch nicht in die Datenauswertung einfließt.

5.3 Equipment

Die Aufnahmen wurden mit einem Panasonic HC-V180 Full HD Camcorder gemacht. Als Ersatzkamera diente eine Spiegelreflexkamera von Nikon, D5200 mit 25fps und einem Format von 1920x1080. Bei dem Objektiv der Spiegelreflexkamera handelte es sich um das Modell NIKKOR 18-300mm 1:3.5 - 5.6G. Der Camcorder wurde auf einem Stativ befestigt. Die Videos wurden auf mehreren SanDisk Ultra™ Photo microSDHC-Karten mit 32 GB, inkl. SD-Adapter gespeichert und anschließend auf zwei 1-TB Festplatten der Marke Seagate und (Intenso)® überspielt.

Die Temperatur und Luftfeuchtigkeit wurde während der Beobachtungen mit einer Funk-Wetterstation des Typs E0109H2T gemessen. Die Marke ist unbekannt.

5.4 Beobachtungsmethoden

5.4.1 Vorbeobachtungen

Zu Beginn erfolgte in jedem Zoo eine Vorbeobachtung, die sich über vier Tage erstreckte. In dieser Zeit wurden die Aktivitätszeiten der Tiere bestimmt sowie ein Gehgescan zur optimalen Beobachtungspunktfindung durchgeführt. Des Weiteren wurde die Videoaufnahmetechnik nach der Videoanleitung (siehe 5.4.2) geübt. Außerdem erfolgte die Erstellung eines Ethogramms aus den Verhaltensweisen, welches die zu der Beobachtungszeit gezeigten Verhaltensweisen beschreibt.

5.4.1.1 Aktogramm

Während der viertägigen Einsehphase wurde das beobachtete Verhalten der Gruppe protokolliert.

Um die Aktivitätszeiten der Weißrüssel-Nasenbären zu ermitteln, wurden zuvor Verhaltensweisen festgelegt, die die Aktivitätsphasen der Tiere definieren sowie Verhaltensweisen, welche die Ruhezeiten der Tiere charakterisieren (Tab. 1). Ziel war es, die Beobachtungszeiten für die Datenerhebung mittels der Aktivitätszeiten festzulegen.

Die Beobachtungen für diese Thematik erstreckten sich über drei der vier Vorbeobachtungstage und erfolgten mittels Verwendung der Scan-Methode. Bei dieser Methode werden alle Individuen zu demselben Zeitpunkt beobachtet und jeweils die Verhaltensweisen aller Tiere protokolliert. Bei dem hier verwendeten „Instantaneous Sampling“, eine Art des Time Samplings, notierte die Beobachterin das Verhalten immer zu festgelegten Zeitpunkten (Altmann, 1974). Verhaltensweisen zwischen diesen Messpunkten wurden nicht notiert. Die Intervalle wurden auf fünf Minuten festgelegt. Insgesamt wurde die Scan-Methode in beiden Zoos etwa 7,5 Stunden pro Tag durchgeführt.

Für jeden Tag wurde die absolute Häufigkeit der Verhaltensweisen alle 30 Minuten ermittelt. Es wurde der Median aus den drei Tagen für die jeweilige Zeiteinheit gebildet und alle Individuen zusammengefasst. Das Ganze wird in einem Säulendiagramm, auch Aktogramm genannt, dargestellt (Abb. 11). Bereits 1914 hat Szymansky die Aktivitäts- und Ruhephasen von einigen Tierarten untersucht (Szymanski, 1918) und die Methode des Aktogramms entwickelt.

Tabelle 1. Verhaltensweisen der Aktivitäts- und Ruhezeiten

Phase	Verhaltensweisen
Aktivität	Approach, climb down/up, forage, jump, parallel walk, paw, run, walk, wander
Ruhe	Get groomed, nibble on an individual, nibble on itself, rest, side rest, sit, sphinx rest, stand, stretch aft

Für den Zoologischen Garten Magdeburg stellte sich heraus, dass die Aktivitätszeiten der zwei adulten Individuen während der Tageszeiten von 09:30 Uhr bis 12:00 Uhr und von 13:00 bis 14:30 Uhr lag (Abb. 11). Für die Individuen des Tierparks Nordhorn wurden die Tageszeiten 10:10 bis 10:40 Uhr sowie 15:10 bis 17:10 Uhr als Aktivitätszeiten festgelegt (Abb. 12). Um die Fütterung, die gegen 10:50 Uhr stattfand, in die Beobachtungen zu inkludieren, erfolgte dahingehend eine Anpassung der Beobachtungszeit.

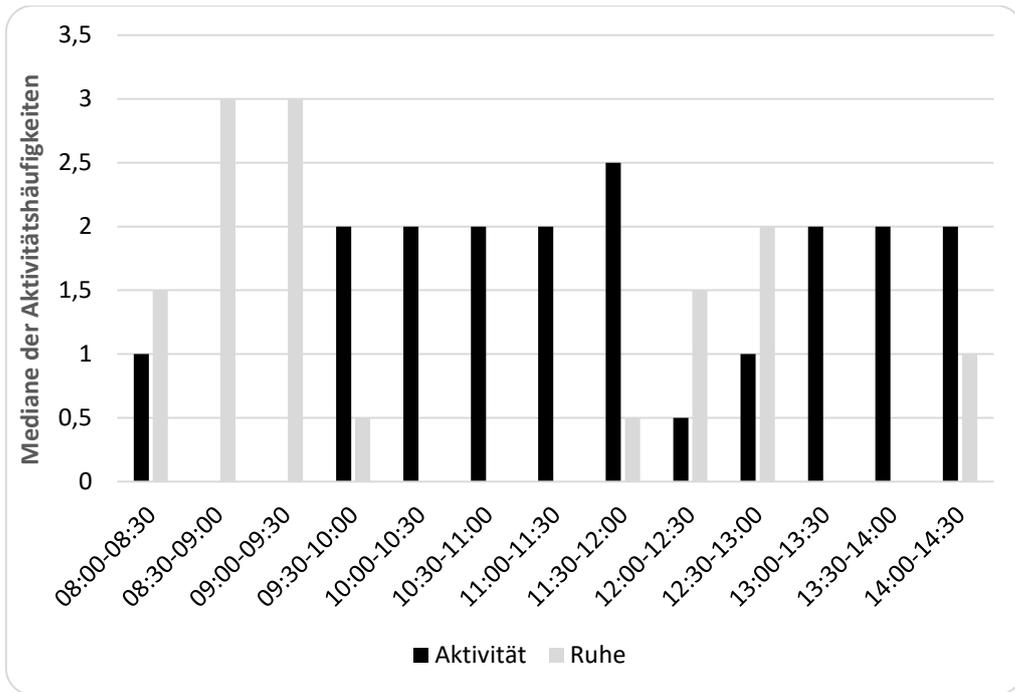


Abbildung 11. Aktogramm der Weißrüssel-Nasenhörnchen aus dem Zoologischen Garten Magdeburg. Mediane aus drei Tagen, die Daten umfassen die Aktivität von zwei Individuen, dem adulten Männchen und dem adulten Weibchen. n (Observationen) = 26.

Da eine Vergleichbarkeit zu den Beobachtungen im Zoologischen Garten Magdeburg gegeben sein musste, wurde eine einheitliche Stundenzahl von jeweils 6,5 Stunden pro Tag für die Datenerhebung in beiden Zoos festgelegt.

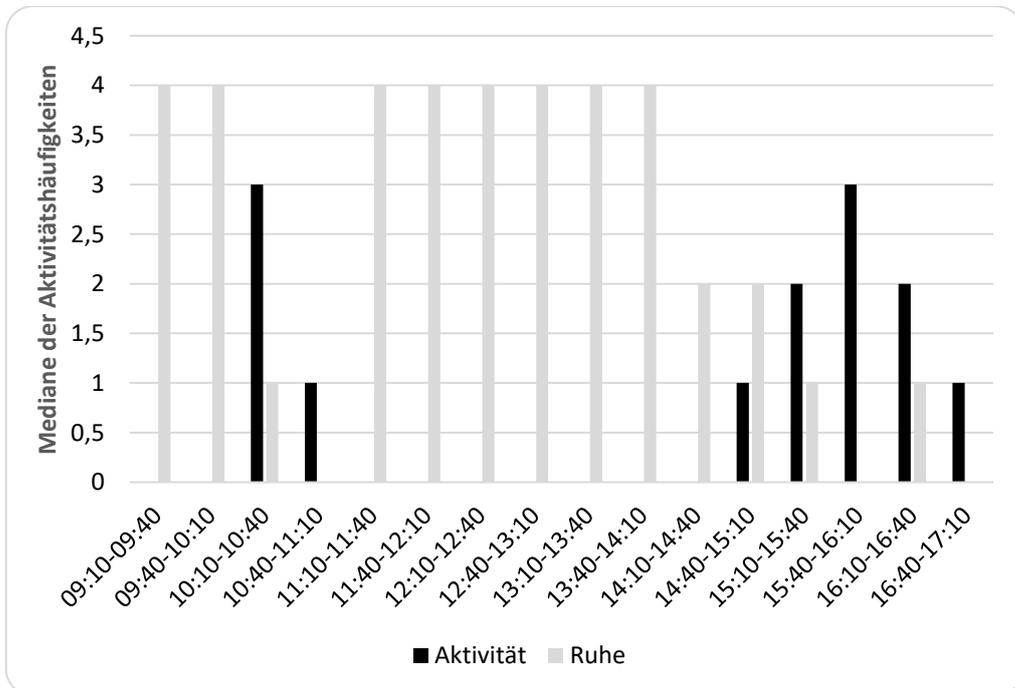


Abbildung 12. Aktogramm der Weißrüssel-Nasenhörnchen aus dem Tierpark Nordhorn. Mediane aus drei Tagen, die Daten umfassen die Aktivität von fünf Individuen, dem adulten Männchen und den vier adulten Weibchen. n (Observationen) = 32.

5.4.1.2 Heatmap

Um eine Übersicht über die die Nutzung der Außenanlagen der Weißrüssel-Nasenbären zu gewinnen, wurde eine Heatmap erstellt. Zur Erstellung einer Heatmap muss im Vorfeld über den Gehegeplan ein Raster gelegt werden. Die Größe des Rasters war hier abhängig von dem Gehegeaufbau sowie von der Übersichtlichkeit am Beobachtungspunkt. Die Aufenthaltsorte aller Individuen im Gehege wurden in diesem Raster mittels Gehege-Scan notiert. Der Gehege-Scan läuft nach der Scan-Methode ab, welche bereits für die Aktogrammerstellung genutzt wurde. Es wird jedoch anstelle des Verhaltens der Aufenthaltsort des Individuums im Gehege zu einem bestimmten Zeitpunkt notiert. Die Intervalle wurden auf alle sechs Minuten festgelegt. Konnte der Aufenthaltsort nicht klar definiert werden, weil die Tiere außer Sicht der Beobachterin waren, wurde dies ebenfalls vermerkt. Insgesamt wurde die Gehege-Scan-Methode in beiden Zoos etwa 7,5 Stunden pro Tag über drei Tage durchgeführt.

Die absoluten Häufigkeiten des Aufenthalts eines Tieres wurden pro Rasterfeld für drei Vorbeobachtungstage ermittelt, der Median gebildet und in verschiedene Farbkategorien eingeteilt. Die verschiedenen Grautöne zeigen an, welche Bereiche im Außengehege im Median häufiger genutzt werden und welche weniger häufig aufgesucht wurden.

Im Zoologischen Garten Magdeburg wurde der Gehegebereich 7I am häufigsten von den Individuen genutzt (Abb. 13). In diesem Bereich stand ein Baum, auf den die Tiere häufig kletterten.

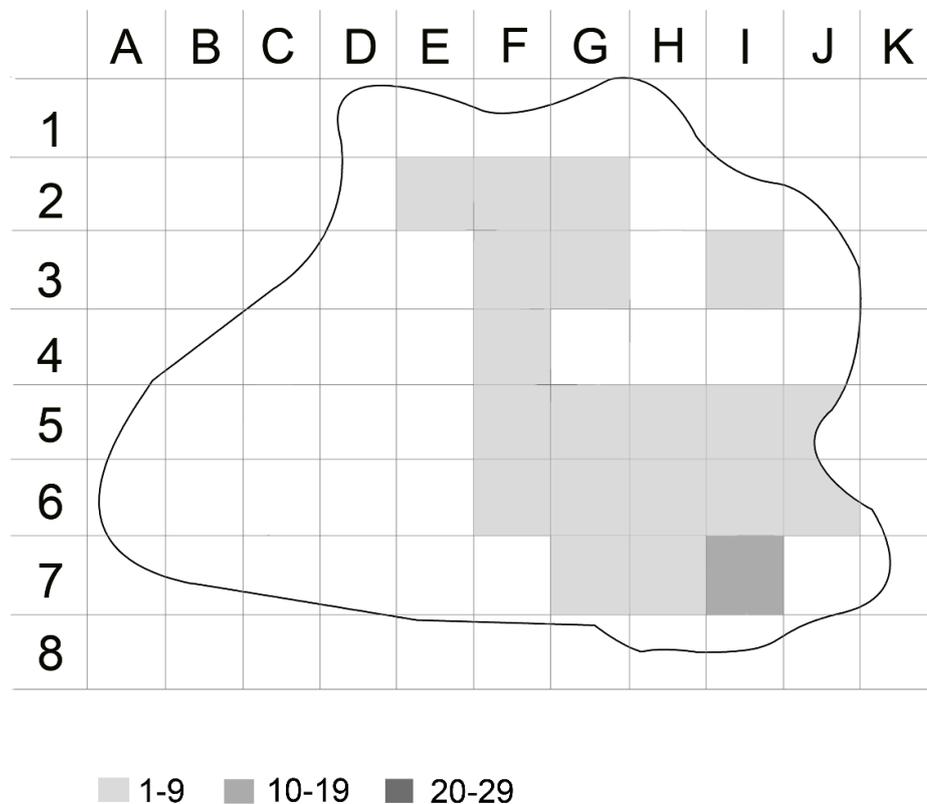


Abbildung 13. Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenbären im Zoologischen Garten Magdeburg. Aufenthaltsorte zweier Individuen zusammengefasst mittels Medianbildung, n (Observationen)= 50.

Im Tierpark Nordhorn wurde der Gehegebereich 2C am häufigsten von den Individuen genutzt (Abb. 14). In diesem Bereich waren zwei Ruheboxen und ein Großteil der montierten Klettermöglichkeiten positioniert.

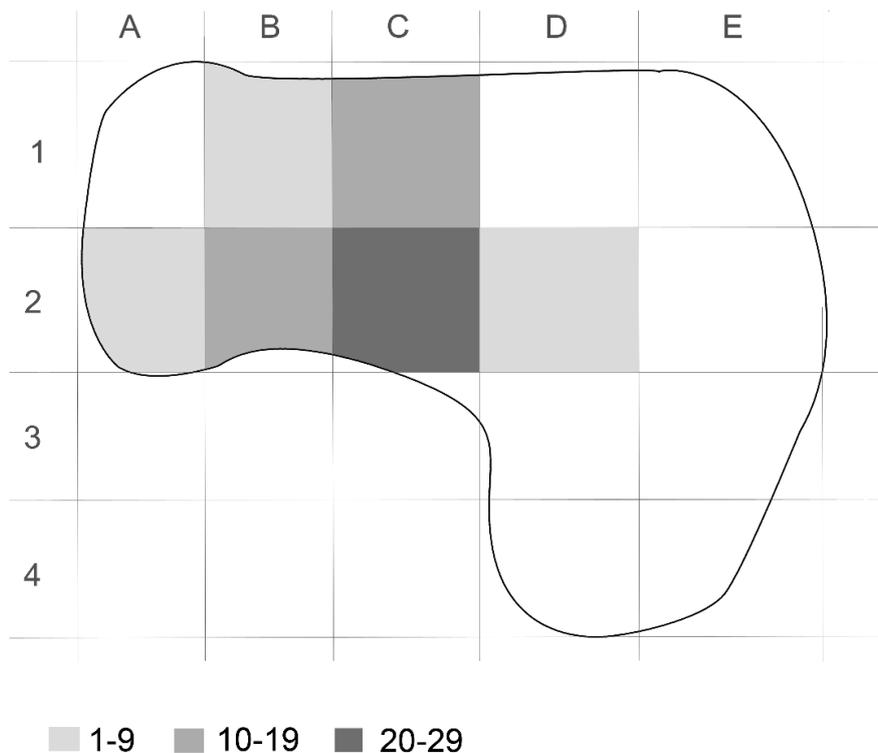


Abbildung 14. Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenhörnchen im Tierpark Nordhorn. Aufenthaltsorte von fünf Individuen zusammengefasst mittels Medianbildung, n (Observationen)= 58.

Des Weiteren wurde für die Nutzung der Außenanlagen der Weißrüssel-Nasenhörnchen der Spread of Participation Index (SPI) berechnet (Formel 1). Dieser Wert gibt an, wie gleichmäßig ein Gehege von den Individuen genutzt wird (Dickens, 1955). Der Wert kann nur zwischen Null und Eins liegen. Nimmt der SPI den Wert Null an, zeigt dies, dass alle Gehegebereiche gleichmäßig genutzt werden. Beträgt der Wert hingegen Eins oder nähert sich dem Wert Eins an, werden lediglich wenige Gehegebereiche von den Individuen genutzt (Plowman, 2003).

Formel 1. Spread of Participation Index.

$$SPI = \frac{M * (n_b - n_a) + (F_a - F_b)}{2 * (N - M)}$$

M= mittlere Anzahl der Datenpunkte aller Sektoren

N= Gesamtzahl der Scan-Datenpunkte pro Fokustier

n_a= Anzahl der Sektoren mit Beobachtungshäufigkeit größer als M

n_b= Anzahl der Sektoren mit Beobachtungshäufigkeit kleiner als M

F_a= Zahl der Datenpunkte in Sektoren mit Beobachtungshäufigkeit größer M

F_b= Zahl der Datenpunkte in Sektoren mit Beobachtungshäufigkeit kleiner M

Das Gehege im Zoologischen Garten Magdeburg wurde in 67 Sektoren eingeteilt, während die Anlage des Tierparks Nordhorn in 15 Sektoren unterteilt wurde. Die große Differenz zwischen der Sektorenanzahl im Zoologischen Garten Magdeburg und dem Tierpark Nordhorn war dem unterschiedlichen Gehegeaufbau und der Übersichtlichkeit des Geheges im Tierpark Nordhorn geschuldet. Plowman (2003) korrigierte die Formel, damit sie auch auf ungleichgroße Beobachtungssektoren angewandt werden kann.

Formel 2. Spread of Participation Index nach Plowman (2003).

$$SPI = \frac{\sum |f_o - f_e|}{2 * (N - f_{e\ min})}$$

N = die Gesamtzahl der Beobachtungen in allen Zonen

f_o = beobachtete Häufigkeit von Beobachtungen in einer Zone

f_e = erwartete Häufigkeit von Beobachtungen in einer Zone, basierend auf der Zonengröße unter der Annahme einer gleichmäßigen Nutzung des gesamten Geheges

$f_{e\ min}$ = erwartete Häufigkeit von Beobachtungen in der kleinsten Zone

Da das Raster der beiden Zoos unterschiedlich große Sektoren aufweist, wurde der SPI nach Plowman (2003) berechnet. Für die Individuen des Zoologischen Gartens Magdeburg wurde ein SPI von 0,5 berechnet, für die Weißrüssel-Nasenhörnchen des Tierparks Nordhorn ein SPI von 0,67. Diese Werte deuten an, dass die Weißrüssel-Nasenhörnchen immer nur bestimmte Bereiche im Gehege nutzen. Dies wird auch bereits durch die Heatmaps verdeutlicht. Der Beobachtungspunkt wurde dementsprechend so gewählt, dass die am häufigsten genutzten Gehegeabschnitte gut einsehbar waren.

5.4.2 Videoanleitung

Im Anschluss an die Vorbeobachtungen folgte die quantitative Erfassung des Verhaltens mittels Videoaufnahme. Eine Anleitung zur standardisierten Videoaufnahme war vorhanden und wurde für alle Videoaufnahmen genutzt.

Für die Erstellung einer Videoanleitung erfolgte eine Orientierung an der Masterarbeit von B. Müller (2017). Um eine Nasenhörnchengruppe zu filmen, wurde zunächst der Beobachtungsort so gewählt, dass ein möglichst großer Bereich des Geheges berücksichtigt werden konnte. Es bietet sich an von einer erhöhten Fläche oder von außerhalb des Geheges aus zu filmen. Eine erhöhte Position außerhalb des Außengeheges wurde in Magdeburg gewählt, während in Nordhorn der Beobachtungsort vor dem Außengehege auf einer Besucherplattform lag.

Es wurden alle Tiere mit der Kamera betrachtet, die sich in dem berücksichtigten Gehegeabschnitt befanden. Haben zwei Tiere einen potenziellen Kontakt zueinander aufgenommen oder deutete sich eine Konfliktsituation zwischen zwei Weißrüssel-Nasenhörnchen an, wurde an die beiden Tiere herangezoomt. Der potenzielle Kontakt und der Kontakt werden, wie folgt, definiert.

Betritt ein Individuum den imaginären Umkreis eines anderen Individuums und befindet sich nicht mehr als drei Körperlängen von dem anderen Individuum entfernt, spricht man von einem potenziellen Kontakt. Um einem Kontakt handelt es sich wiederum, wenn ein Individuum den imaginären Umkreis eines anderen Individuums betritt und einen Abstand von nicht mehr als einer Körperlänge zu dem anderen Individuum aufweist.

Gleichzeitig stattfindende Interaktionen von anderen Gruppenmitgliedern wurden nicht berücksichtigt, selbst wenn sie konflikthaltig waren. Die Nahaufnahme wurde solange beibehalten, bis die Konfliktsituation beendet war. Es erfolgte eine Definition von zwei Arten des Konfliktes, die jeweils ähnlich endeten. Zum einen gab es den unversöhnten und zum anderen den versöhnten Konflikt.

Ein Konflikt galt als beendet und unversöhnt, wenn eine Minute keine Interaktion zwischen den Konfliktpartnern mehr auftrat sowie wenn eine Distanzvergrößerung von mehr als drei Körperlängen erfolgte und ohne, dass der verlassene Kontrahent die Verhaltensweise „chase“, „follow“, „hunt“ oder „stalk“ zeigte. Ein Konflikt galt als beendet und versöhnt, wenn innerhalb einer Minute nach dem Konflikt eine nicht-agonistische soziale Interaktion zwischen den Konfliktpartnern auftrat. Es konnte zwischenzeitig oder am Ende der Versöhnung eine Distanzvergrößerung von mehr als drei Körperlängen erfolgen.

Nach einem Konflikt wurden die Konfliktpartner somit mindestens eine weitere Minute gefilmt, um zu sehen, ob die berücksichtigten/fokussierten Individuen erneut miteinander interagierten, sei es durch soziopositives Verhalten zueinander oder erneutes sozinegatives Verhalten. Anschließend wurden mit der Kamera erneut alle verfügbaren Weißrüssel-Nasenbären berücksichtigt. Sobald eine weitere relevante Sequenz auftrat, wurde diese fokussiert. Für die Dokumentation von Konfliktsituationen wurden ausschließlich Interaktionspartner berücksichtigt, bei denen nicht-dokumentierte Konfliktsituationen innerhalb der letzten Minute ausgeschlossen werden konnten. Für nicht vollständig einsichtige Gehegeabschnitte galt daher, dass in diesem Zeitintervall stets mindestens einer der Interaktionspartner beobachtet werden konnte. Des Weiteren wurden die Beobachtungen nur bei trockenen Wetterbedingungen durchgeführt.

Die Weißrüssel-Nasenbären wurden solange beobachtet, wie es der Zustand des trächtigen adulten Weibchens bzw. der Weibchen zuließ. Ab einem gewissen Zeitraum mussten die Weibchen von der Gruppe getrennt werden und in einen extra Stall mit Wurfboxen untergebracht werden. Im Zoologischen Garten Magdeburg konnten insgesamt 26 Tage lang Daten erhoben werden, im Tierpark Nordhorn 25 Tage.

5.4.3 Ethogramm

Die Videos der Vorbeobachtungen sowie die Verhaltensaufzeichnungen der Vorbeobachtungen wurden verwendet, um ein Ethogramm für die Weißrüssel-Nasenbären zu erstellen und Verhaltensweisen zu definieren. Dafür wurden die Videos mit dem VLC Media Player abgespielt und zum Teil Bild für Bild nach „Focal Sampling“ analysiert. Bei dieser Methode wird sich auf das Verhalten eines Tieres fokussiert und dieses für einen vorher festgelegten Zeitraum notiert.

Außerdem wurden Informationen über Verhaltensweisen von *Nasua nasua* von Trudgian (1995) (T) sowie Verhaltensinformationen über *Nasua narica* aus Kaufmann (1962) (K) und Smith (1977) (Sm) mit in die Ethogrammerstellung einbezogen. Diese und weitere Erkenntnisse aus Goodmann et al. (2002) (G) sowie Feddersen-Petersen (2008) (FP) zu Hund und Wolf als Muster wurden zusätzlich genutzt. Des Weiteren erfolgte eine Einteilung der Verhaltensweisen in Event (E) und State (S). Bei dem Ereignis-Element, Event, handelt es sich um eine kurzandauernde Verhaltensweise, während letzteres kontinuierliches Verhalten oder Event-Sequenzen umfasst (Altmann, 1974, Naguib, 2006, S. 99). Die Abkürzungen hinter den Verhaltensweisen sowie hinter den Definitionen

stehen für die Autoren, die entweder die Verhaltensweise erwähnt haben oder die eine ähnliche Verhaltensdefinition entworfen haben. Viele Verhaltensweisen fanden bereits Erwähnung in der Literatur, während wieder andere Verhaltensweisen von der Autorin selbst (BrSc) beschrieben wurden. Einige Verhaltensweisen wurden von den Autoren nicht definiert und lediglich erwähnt. Das Ethogramm wurde englischsprachig gehalten, sowohl da ein Großteil der verwendeten Literatur in englischer Sprache verfasst war als auch um die Terminologien für den internationalen Gebrauch verständlich zu formulieren.

Folgend sind einige, für das Konfliktverhalten relevante, Verhaltensweisen aufgelistet. Das vollständige Ethogramm ist im Anhang einzusehen.

Avoid (S) (G)

To move away from an individual by removing the body parts that were facing towards it, thereby increasing the distance to another individual. Can be combined with a leave. **(BrSc)**

Backward approach (S) (BrSc)

Moving towards an individual with the hindquarters first. While doing so, either through the legs or by bending the head to the side (left or right), the other individual is looked at. **(BrSc)**

Bite (E) (G) (Sm) (T)

Closing teeth and jaw. It is an uninhibited bite that may cause wounds. **(G)**

Bob head (S) (K)

Moving the head up and down, nodding. **(K)**

Fend (E) (BrSc)

A coati grasps the forelimb of another coati with its front paw. The forelimb can touch the coati or the touch is stopped by the gripping. An attempt is made to pull or push the forelimb away from itself. **(BrSc)**

Flee (S) (BrSc)

It is a quick run away from a conspecific, an individual or a situation "to get away. Escaping is done (...) [in] a run, which distinguishes it from avoiding (Goodmann et al., 2002: 9)." **(G)**

Foreleg grab (E) (G)

A coati seizes an individual's "foreleg in its mouth (Goodmann et al., 2002: 11)." **(G)**

Head down (E) (K) (Sm)

It is composed of "a sitting or crouching posture", with the head and snout pointing to the ground, "and closing or partially closing the eyes (Smith, 1980: 34)." "The neck is never extended (Kaufmann, 1962: 122)." **(K) (Sm)**

Hindleg Grab (E) (BrSc)

A coati seizes an individual's hind leg with the mouth or with the forepaws, so that it might stumble. **(BrSc)**

Hit (E) (BrSc)

Using one or both forepaws to bat another individual. The hit does not go into the face, but the rest of the body is being hit (forepaws, chest, etcetera). If the coati hits another individual in the face, look up **slap** in the ethogram. **(BrSc) (Sm)**

Hit the ground (E) (BrSc)

A coati hits/strikes on the ground with one forepaw in front of another coati. **(BrSc)**

Hold individual 's head (S) (BrSc)

Use either one or both front paws to fix the head of the conspecific. **(BrSc)**

Hold up forepaw (E) (BrSc)

A coati lifts one forepaw into the air in front of another coati. The front paw twitches slightly. This posture is shown while sitting or standing. **(BrSc)**

Hug (S) (G)

“To clasp around the neck or shoulders using one or both front legs (Goodmann et al., 2002: 15).” **(G)**

Inhibited bite (E) (E) (G) (K) (Sm)

The teeth and jaw will be closed with low pressure, so that no injuries on the opposite one will occur. So, it is a bite without enough pressure to injure. **(G)**

Jump at (E) (BrSc)

Jump at a conspecific with the front legs. The hind legs can leave the ground while jumping.

Knock over (E) (BrSc)

A coati stands next to a conspecific, placing its front paws on it and pushing so that the other tumbles to the side and falls over. **(BrSc)**

Lean forward (S) (BrSc)

To reduce the distance between a conspecific and the body, while stretching it and bend the body towards a conspecific. **(BrSc)**

Lunge (E) (G) (K) (Sm)

A direct rapid movement towards another individual nearby which causes a reduction in distance. The front legs are in the air for a certain time and land near the other coati. **(G)**

Mount (S) (G) (K) (Sm) (T)

Standing on the hind legs and grasping another coati with the front legs and paws at waist and flank level from behind. The ventral surface of the grasping coati touches the dorsal side of the other coati. Especially “the chin and/or head of the mounting animal” is “pressed against the nape of the neck or head of [...]” the coati “being mounted (Smith, 1980: 156).” **(G) (Sm)**

Nose up slightly (S) (BrSc) (K) (Sm)

Nose is raised. The incisors are not visible. Can be shown “in a standing, sitting or crouched position (Smith, 1980: 154).” **(BrSc) (K) (Sm)**

Nose up strongly (S) (BrSc) (K) (Sm)

Nose is pulled up in an exaggerated form so that the incisors are visible. Can be shown “in a standing, sitting or crouched position (Smith, 1980: 154).” **(K) (Sm)**

Open mouth (E) (BrSc)

The facial expressions are tense. The mouth is slightly till wide open. The lower lip is pulled down, so that the canines are visible. Another individual is looked at. **(BrSc) (G)**

Open mouth slightly (E) (BrSc)

The facial expressions are tense. The mouth is slightly open. The lower lip is not pulled down. Another individual is looked at. **(BrSc)**

Prop up (S) (BrSc)

Lean on a coati with one or both front paws. This posture is shown in sitting or standing position. **(BrSc)**

Push away slightly (E) (BrSc)

Use one front paw to press another coati away, without moving the other away. The behaviour can be performed while walking, standing and sitting. **(BrSc)**

Push away strongly (E) (BrSc)

A coati stands next to a conspecific, leaning forward so that the other is shoved away, without actively moving by itself. Pushing away strongly is done with the body or with both front paws. **(BrSc)**

Put paw on nose (S) (BrSc)

While standing on three legs or lying down a free front paw is placed on the own nose. Head is lowered, eyes partially to slightly closed, ears laid back. **(BrSc)**

Retreat (E) (K) (Sm)

Move back a few steps rapidly, thereby increasing the distance to another individual. The body and head remain turned towards the conspecific. **(BrSc)**

Sit in crouched posture (S) (BrSc)

The front legs of the coati are in front of it; its back and the hind legs from the ankle to the paw lie on the ground. The back is curved. The coati stoops. **(BrSc)**

Squirm out (S) (BrSc)

Free itself by turning and snake-like movements. For example, a coati may grab body parts of another coati with its front legs or mouth that are pulled out or pulled back by turning movements. **(BrSc)**

Strike at head (E) (BrSc)

Batting at the conspecific's head with both forepaws. **(G)**

Turn away (E) (BrSc)

Parts of the body that were facing towards another coati will turn away from it. The distance between the animals is not increased. The coati does not move away from the other. **(BrSc)**

Turn the head away (E) (BrSc)

A coati rotates its head in a different direction than before. The rotation can be done on the x, y and z axes. This can be shown while lying, sitting or standing. Another coati may be in the potential contact zone but does not have to be. **(BrSc)**

5.5 Datenauswertung

Es wurden sowohl die Videodateien als auch deren Audiodateien ausgewertet. Da der Fokus der Arbeit nicht auf der Lautäußerung liegt, wurden nur einige und nicht alle Laute ausgewertet.

5.5.1 Auswertung der Audiodateien

Da die Terminologie innerhalb der bioakustischen Literatur uneinheitlich verwendet wird und einige der hier gezeigten Laute noch nicht beschrieben wurden, definiere ich für die vorliegende Arbeit die Begriffe zur Beschreibung der Vokalisationen. Für die Definition wurde sich an der Literatur zur Vokalisation bei Weißrüssel-Nasenbären orientiert. Da die Literatur englischsprachig ist, wurden auch englischsprachige Begriffe verwendet. Für

Vokalisationen, die bereits in der Literatur beschrieben sind, werden die in Giampaoli (2017) und Gasco et al. (2018) verwendeten Bezeichnungen genutzt (kursiv, beispielsweise *Chirp* oder *Grunt*). Von der Autorin gewählte Bezeichnungen sind nicht kursiv gedruckt.

Des Weiteren wird der Begriff „Laut“ verwendet. Ein Laut unterscheidet sich spektrotemporal von anderen Lauten. Ein Laut kann aus mehreren Elementen bestehen, auch komplexer Laut, oder aus nur einem Element. Im letzteren Fall ist die Bezeichnung dieses Elements mit der des Lauts identisch. Laute kommen entweder einzeln oder gruppiert vor, letzteres bezeichne ich als Sequenz. Für diese müssen mindestens 3 Einzeltöne vorhanden sein. Die Elemente innerhalb einer Sequenz sind sich zeitlich näher und kommen in einem regelmäßigen Abstand vor. Die Laute werden jeweils Verhaltensunterzuständen zugeordnet. Der Begriff Vokalisation wird synonym zu dem Begriff Laut verwendet.

Für die Datenerhebung wurden keine speziellen Mikrophone verwendet, nur die Kameras (siehe 5.3). Im Vorfeld wurden die Videodateien angehört, um Laute zu erkennen. Die Audiodateien wurden direkt aus den Videodateien entnommen und via VLC Media Player (Version 3.0.11) in das WAV-Audioformat konvertiert. Diese Dateien konnten daraufhin in das Programm Praat (Boersma & Weenink, 2020) geladen werden. Mittels dieses Programmes wurde die akustische Analyse durchgeführt.

Dafür wurden die Audiodateien als Spektrogramm dargestellt und Vokalisationen auf dieser Grundlage analysiert. Dunkler gefärbte Bereiche im Spektrogramm bedeuten, dass in dieser spectrotemporalen Region mehr akustische Energie vorhanden ist. Es wurde eine optische Beschreibung, die Analyse der Grundfrequenz F_0 sowie die Bestimmung der absoluten Häufigkeit und Dauer eines Einzeltones sowie/bzw. einer Sequenz vorgenommen.

Bei der Betrachtung und Erstellung der Spektrogramme wurde der Frequenzbereich von 0 bis 22 kHz festgelegt. Je nachdem wie stark das Rauschen im Hintergrund war und wie deutlich die Laute/Vokalisationen aufgenommen wurden, mussten bestimmte Einstellungen getroffen werden.

Zum einen musste die Fensterlänge (Window length) des Spektrogramms eingestellt werden. Die Fensterlänge bestimmt die Bandbreite der Spektralanalyse, d.h. die Breite der horizontalen Linie im Spektrogramm einer reinen Sinuswelle. Die Fensterlänge ist die Dauer des Analysefensters und ist eine Abwägung zwischen der Zeit und der Frequenz. Denn je kürzer ein Fenster gewählt wird, desto besser ist die zeitliche Auflösung (Abb. 15b). Je länger ein Fenster gewählt wird, desto besser ist die Frequenzauflösung (Abb. 15c). In dieser Arbeit wurde die Fensterlänge immer auf 0,005s eingestellt (Abb. 15a).

Zum anderen wurde der Dynamikbereich (Dynamic range, dB) eingestellt. Dies ist der Unterschied zwischen dem leisesten und lautesten Element eines Lautes. Alle Werte, die mehr als den Dynamikbereich unter dem Maximum liegen, werden weiß gezeichnet. Werte, die dazwischen liegen, haben entsprechende Grauschattierungen. Wenn also der höchste Peak im Spektrogramm eine Höhe von 30 dB/Hz hat und der Dynamikbereich 50 dB beträgt, dann werden Werte unterhalb von -20 dB/Hz weiß gezeichnet, und Werte zwischen -20 dB/Hz und 30 dB/Hz werden in verschiedenen Grautönen gezeichnet. Abbildung X visualisiert die verschiedenen Einstellungen des Dynamikbereiches. Wurde der Dynamikbereich auf 100 dB/Hz gestellt, zeigt sich mehr Rauschen (Abb.15c), als bei

einem niedrigeren Wert von 30 dB/Hz (Abb.15b). Die Einstellungen des Dynamikbereichs variierten in jedem Spektrogramm.

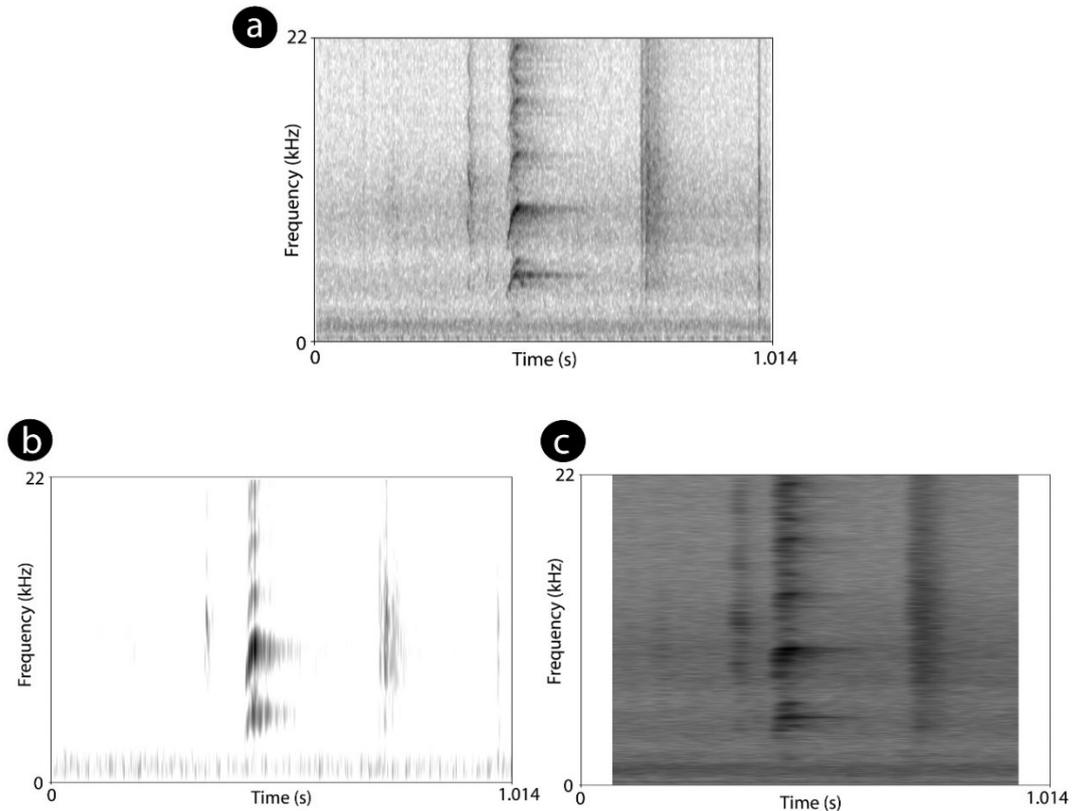


Abbildung 15. Visualisierung der Praat-Parameter Fensterlänge (s) und Dynamikbereich (dB). (a) Spektrogramm mit 0,005s und 70dB, (b) Spektrogramm mit 0,001 s und 30dB, (c) Spektrogramm mit 0,07s und 100dB.

Es gilt ein Gleichgewicht beider Achsen (Frequenz und Zeit) zu finden, um den Laut am besten darzustellen (Abb.15a). Um die Grundtonfrequenz (F_0) eines Lautes abzulesen, wurde die Funktion des Pitch Trackings angewandt (via „show pitch“).

Im Vorfeld wurden fünf optische Beschreibungen für das Auftreten eines Lautes im Spektrogramm festgelegt und definiert. Aus diesen wurde eine passende Beschreibung für jeden Laut gewählt.

Ein Laut ist tonal, wenn sich die akustische Energie in bestimmten engen Frequenzbändern findet. Diese sind klar erkennbar und setzen sich deutlich von dem Hintergrund ab (Sieber, 1984; Stöger et al., 2011).

Tonal überladen mit Rauschen („tonal overlaid with noise“) ist ein Laut mit erkennbaren engen Frequenzbändern, welche durch ein Rauschen überdeckt werden und sich somit nicht deutlich vom Hintergrund absetzen können (nach Stöger mdl. Mitteilung).

Ein chaotischer Laut („chaotic“) ist durch ein breitbandiges Frequenzspektrum mit akustischer Energie bei vielen verschiedenen Frequenzen gekennzeichnet (Herler & Stoeger, 2012). Es sind keine engen Frequenzbänder erkennbar.

Ein nicht lineares Phänomen („NLP“) kann durch subharmonische Schwingungen gekennzeichnet sein. Es können Grund- und Oberschwingungen vorliegen. Dazwischen kommen die subharmonischen Schwingungen zu liegen. Die Frequenzbänder setzen sich vom Hintergrund ab, wie bei einem tonalen Laut (Wilden et al., 1998; Fitch et al., 2002).

Des Weiteren wurde angegeben, ob ein Laut in einer Sequenz (sequence) oder einzeln (single) vorkommt. Es kann auch beides der Fall sein (both). Bei der Analyse musste darauf geachtet werden, dass der Nachhall nicht mit analysiert wird (Echo-Effekt, nach Wilden et al. 1998). Es konnte die minimale und maximale Frequenz von F_0 sowie der Mittelwert der Frequenz von F_0 berechnet und angegeben werden. Die automatisch nachgezeichnete Grundfrequenz konnte mit dem Cursor abgemessen und ihre Dauer bestimmt werden. Innerhalb einer Sequenz wurden die einzelnen Elemente analysiert und zudem die Gesamtdauer der Sequenz zwischen Beginn des ersten Elementes und Ende des letzten Elementes bestimmt.

Die Bezeichnung und Kategorisierung der Laute erfolgte durch visuelle Inspektion der Spektrogramme und nach dem Gehör (Autorin B.S.) sowie mittels Orientierung an Compton et al. (2001), Giampaoli (2017)) und Gasco et al. (2018). Im Nachhinein wurde bei den Spektrogrammen die Achsenbeschriftung mittels Adobe Illustrator® CS2 vergrößert sowie den verschiedenen Elementen der Sequenzen Nummern zugeordnet. Damit eine einheitliche, international verständliche Terminologie vorliegt, wurde diese in englischer Sprache verfasst, ebenso die Abbildungs- und Tabellenbeschriftungen.

5.5.2 Videoauswertung

Die Videodateien wurden mittels Solomon Coder (Peter, 2019) ausgewertet. Die daraus generierten Kodierblätter wurden für die weitere Analyse verwendet.

5.5.2.1 Allgemeiner Teil

Ein Konflikt findet zwischen mindestens zwei Individuen statt. Dabei können ein bzw. mehrere Tiere einen Konflikt beginnen und nehmen die Rolle des Konfliktsenders ein, während ein bzw. mehrere Tiere in den Konflikt verwickelt werden und somit Konfliktempfänger sind. Somit liegen mehr individuelle Konflikte, also alle Konflikte, in die ein Individuum verwickelt ist, vor als Gruppenkonflikte. Wenn es zu einem Konflikt zwischen mehr als zwei Tieren kommt, kann von einer Intervention oder Koalition gesprochen werden.

Eine Intervention ist das Einmischen eines oder mehrerer weiterer Individuen in einen Konflikt (Romero & Aureli, 2008). Dabei kann einer der ursprünglichen Kontrahenten von anderen Individuen unterstützt werden. Je nachdem, welches Individuum und wie viele während eines Konfliktes hinzukommen, kann der Konfliktverlauf zwischen verschiedenen Individuen variieren, genauso wie das Ende eines Konfliktes. Zum einen kann das dazukommende Individuum einen der beiden ursprünglichen Kontrahenten ablösen, zum anderen kann es ein Individuum unterstützen und die ursprünglichen Kontrahenten führen den Konflikt danach allein fort.

Eine Koalition liegt vor, wenn mehr als ein Individuum mit einem anderen Tier in einen Konflikt verwickelt ist (Romero & Aureli, 2008). Dabei muss der Konflikt von Beginn an zwischen den Individuen stattfinden und mindestens zwei Tiere müssen sich gegen ein anderes zusammenschließen haben. Kommt ein Individuum während eines Konflikts zwischen zwei anderen Individuen hinzu, wird, wie bereits erwähnt, von einer

Intervention gesprochen. Durch die Hinzunahme von acht Interventionen und einer Koalition ändert sich das Verhältnis der individuellen Konflikte. Im Folgenden wird für das bessere Verständnis eine Beispielrechnung durchgeführt.

M1 hat einen Konflikt mit W4. Im Laufe des Konfliktes kommt W3 dazu und unterstützt W4. Auf Gruppenebene liegt ein Konflikt vor. M1 hat zwei individuelle Konflikte, W4 und W3 haben jeweils einen Individualkonflikt. Somit besteht der eine Gruppenkonflikt aus vier individuellen Konflikten.

5.5.2.2 Hypothese 1,2,3,5

Für die Hypothesen 1 bis 3, Hypothese 5 sowie für das Versöhnungsverhalten des allgemeinen Teils wurde ein Manteltest durchgeführt. Dieser gehört zu den Permutationstests. Die Berechnungen werden mittels Monte-Carlo-Simulationen realisiert (Köhler et al., 2007). Der Manteltest testet die Ähnlichkeit zweier Matrizen, welche über die gleiche Anzahl an Zeilen und Spalten verfügen müssen. Während Matrix 1 unverändert bleibt, werden bei der zweiten Matrix die Zeilen und Spalten zufällig permutiert. Die Anzahl der Permutationen wurde in dieser Arbeit auf 1000 festgelegt. Zwischen der unveränderten ersten Matrix und der permutierten zweiten Matrix wird eine Korrelation berechnet. Nach einer gewissen Anzahl an Permutationen wird eine Häufigkeitsverteilung für den Korrelationswert ermittelt. Abschließend wird geprüft, ob und wie stark die Korrelationswerte der simulierten Matrizen, von denen der ursprünglichen Matrizen abweichen (Köhler et al., 2007, S.241).

Der Manteltest testet die Nullhypothese, dass keine Beziehung zwischen zwei vergleichenden Matrizen vorliegt (Köhler et al., 2007). Ist das Ergebnis des Manteltests also signifikant, liegt zwischen den beiden Matrizen ein Zusammenhang vor.

Die Berechnungen erfolgten in RStudio® (R Core Team, 2020) mittel des Erweiterungspakets „ade4“ (Chessel et al., 2004; Dray & Dufour, 2007; Dray et al., 2007; Bougeard & Dray, 2018; Thioulouse et al., 2018).

Im Vorfeld wurden die Daten der adulten Gruppe normiert. Wird beispielsweise das Verhalten von M1 gegenüber der vier Weibchen betrachtet, so wurden die Werte jeweils durch vier dividiert. Sowohl für das Paar als auch für die Gruppe lag je eine einzeilige Matrize vor, welche in das Programm RStudio® geladen wurden. Da für den Manteltest Matrizen mit gleich vielen Spalten und Zeilen vorliegen müssen, wurden aus den Daten zu den Hypothesen 1,2 und 5 Matrizen mittels der Funktion „dist“ gleichgroße Matrizen geniert. Dafür werden die Werte aus der einzeiligen Matrix für jede Zeile zufällig neu angeordnet und es entstehen so viele Zeilen, wie ursprünglich Spalten vorlagen. Diese wurden in ein Skript (siehe 13.3) eingespeist und der zweiseitige (two.sided) Manteltest ausgeführt (mantel.test).

5.5.2.3 Hypothese 3 und 8

Für die Hypothesen 3 und 8 wurde eine Sequenzanalyse mittels Markovketten durchgeführt, Markov-Ketten-Analyse genannt. Eine Sequenzanalyse testet die Annahme, dass die Abfolge von Verhaltensweisen in der Zeit nicht zufällig angeordnet ist. Es wird erwartet, dass bestimmte Verhaltenskopplungen häufiger auftreten als andere.

Zur Aufstellung von Markovketten wird die beobachtete Häufigkeit von Verhaltensübergängen gegen einen Erwartungswert gerechnet. Der Erwartungswert (E)

berechnet sich aus der Summe der absoluten Häufigkeit des Auftretens einer Verhaltenskopplung durch die Summe aller aufgetretenen Verhaltenskopplungen (Formel 3). Er wird für jede Verhaltenskopplung berechnet und gibt an, wie häufig diese Kombination auftreten müsste, damit alle Verhaltensweisen des Ethogramms mit gleicher Wahrscheinlichkeit aufeinander folgen würden (Gansloßer et al., 2020).

Formel 3. Erwartungswert für Markovketten

$$E = \frac{\text{Zeilensumme} \times \text{Spaltensumme}}{\text{Gesamtsumme}}$$

Markovketten können in unterschiedlichen Ordnungen vorkommen. In dieser Studie werden drei Ordnungen und somit drei Signifikanzniveaus festgelegt. Die Abhängigkeit einer Verhaltensweise von der unmittelbar vorhergehenden, wird von den Markovketten erster Ordnung (C_1) getestet, während die Markovketten zweiter (C_2) und dritter (C_3) Ordnung ebenso die Abhängigkeiten vom vorvorhergehenden sowie vorvorvorhergehenden Element testen.

Das niedrigste Signifikanzniveau, die Markovketten erster Ordnung (C_1), errechnet sich aus dem Verhältnis der beobachteten Häufigkeit einer Verhaltensweise (B) und dem Erwartungswert (E) (Formel 4).

Formel 4. Berechnung der C_1 -Werte. B – beobachtete Häufigkeit; E – Erwartungswert.

$$C_1 = \frac{B}{E}$$

Nimmt C_1 einen Wert größer als 1 an, wird von einer Kopplung der Verhaltensweisen gesprochen. Ist der C_1 -Wert hingegen kleiner 1, ist keine signifikante Verhaltenskopplung, sondern eher ein nicht gehäuft gemeinsames Auftreten gegeben.

Formel 5. Berechnung der C_2 -Werte. B – beobachtete Häufigkeit; E – Erwartungswert.

$$C_2 = \frac{B}{E + 2\sqrt{E}}$$

Für die Berechnung der weiteren Signifikanzniveaus wird die Wurzel des Erwartungswertes genommen (Formel 5 und Formel 6). Dies gilt als Maß für die Streuung des Wertes (Gansloßer et al., 2020). Ein Wert größer 1 weist auch bei dieser Berechnung auf eine signifikante Verhaltenskopplung hin.

Formel 6. Berechnung der C_3 -Werte. B – beobachtete Häufigkeit; E – Erwartungswert.

$$C_3 = \frac{B}{E + 10\sqrt{E}}$$

Die C_3 -Werte bilden das höchste Signifikanzniveau (Formel 6). Die Berechnungen erfolgten via Microsoft® Excel® (in Microsoft 365®).

Dargestellt werden die C_2 und C_3 -Werte der ermittelten Verhaltenskopplungen (alle >1) in Fließdiagrammen, welche mittels des Zeichenprogrammes Dia (Version 0.97.2) erstellt wurden. Diese werden wie folgt gelesen. Alle Verhaltenselemente, von denen ein Pfeil abgeht, werden von dem Männchen an das Weibchen gesendet. Alle Verhaltensweisen, auf die eine Pfeilspitze zeigt, sind die Reaktionen des Weibchens (Empfängerin), die auf das vorangegangene Verhalten des Männchens folgen. Eine Verhaltensweise kann aber sowohl von dem Sender als auch von dem Empfänger gezeigt werden. Zum besseren Verständnis folgt ein Beispiel aus den x-y Matrizen des adulten Paares. M2 ist der Sender, während W5 die Empfängerin ist. Dargestellt sind C_2 -Wert-Kopplungen, somit sind sie auf dem zweiten Niveau signifikant (siehe Abb. 16).



Abbildung 16. M2->W5 versöhnt Fließdiagramm C_2 -Werte (4), Abkürzungen siehe 13.2 Ethogramm.

Das Männchen weicht vor dem Weibchen zurück („retreat“, RE), daraufhin dreht sich das Weibchen von dem Männchen weg („turn away“, TA). Das Fließdiagramm zeigt aber ebenso, dass auf ein Wegdrehen des Männchens (TA) ein „look at“ (LOOK) des Weibchens folgt. Für die Fließdiagramme wurden den Verhaltensweisen Abkürzungen zugeteilt (siehe 13.2 Ethogramm). Für die dominanzrelevanten Verhaltensweisen wurden die submissiven Verhaltensweisen aus Hypothese 7 sowie die Dominanz signalisierenden Verhaltensweisen „hug“, „mount“ und „stand over“ verwendet. Diese wurden hinzugezogen, da Goodmann et al. (2002) „hug“ und „mount“ bei Wölfen in den dominanzrelevanten Zusammenhang stellte.

Die generierten x-y Matrizen der Markow-Ketten-Analyse wurden für Hypothese 3 in das Programm RStudio® eingesetzt. Die Tabellen enthielten die absolute Häufigkeit an aufgetretenen Verhaltensweisen. Ein zweiseitiger Manteltest wurde ausgeführt (siehe 5.5.2.2). Dafür durfte die Diagonale der Matrizen jedoch nicht auf Null gesetzt werden. Die Matrizen konnten leider nicht in den Anhang der Arbeit gegeben werden, da sie 91 Zeilen und Spalten enthalten und somit für eine DIN A4 Seite deutlich zu groß sind.

5.5.2.4 Hypothese 6

Um Hypothese 6 zu beantworten, wurde ein Randomisierungstest via des Statistikprogrammes StatKey (v. 2.1.1, via <https://www.lock5stat.com/StatKey/>, 23.04.21) durchgeführt. Es erfolgte eine einfaktorielle ANOVA mit 1000 generierten Daten.

Die Nullhypothese besagt, dass es keinen Unterschied in den Gruppen gibt. Also sind die Werte für Gruppe 1 und Gruppe 2 gleichverteilt und es liegt kein signifikanter Unterschied vor. Die adulte Gruppe ist hier Gruppe 1 und das adulte Paar Gruppe 2.

Bei einer ANOVA werden die Varianzen innerhalb einer Gruppe sowie zwischen den Gruppen berechnet. Diese wird dann jeweils durch die Anzahl der Freiheitsgrade dividiert. Zuerst wird die Varianz innerhalb jeder Gruppe errechnet. Anschließend werden diese Varianzen addiert und durch die Anzahl der Freiheitsgrade dividiert. Dies ergibt die mittlere Summe der Quadrate innerhalb der Gruppen (Mean Sum of Squares within (MSS_w), in der Tabelle X, auch dfd, degrees of freedom denominator). Zusätzlich ergibt die Varianz zwischen den Gruppenmittelwerten, geteilt durch die Anzahl der Freiheitsgrade, die mittlere Summe der Quadrate außerhalb der Gruppen (Mean Sum of Squares between

(MSS_b), in der Tabelle X, auch dfn, degrees of freedom numerator). Zuletzt wird der F-Wert ermittelt, welcher sich aus der Division von MSS_b und MSS_w ergibt. Für diesen gibt es einen kritischen Wert. Liegt der F-Wert unter diesem Wert, ist die Varianz zwischen den Gruppen niedrig und innerhalb der Gruppen hoch. Ein niedriger F-Wert spricht somit dafür, dass die Werte unabhängig von der Gruppenverteilung auftreten und somit die Nullhypothese angenommen werden muss.

Der p-Wert ließ sich aus dem F-Wert sowie aus MSS_w und MSS_b via einer Internetseite berechnen (<http://www.socscistatistics.com/pvalues/fdistribution.aspx>, 23.04.21).

Neben dem Vergleich der adulten Gruppe mit dem adulten Paar wurden zwei Paarkonstellationen genauer betrachtet. So erfolgte ein Vergleich des adulten Paares mit der Paarkonstellation M1-W1 aus der adulten Gruppe. Grund dafür sind die unterschiedlich voneinander abweichenden Konfliktdauern der Paare.

5.5.2.5 Hypothese 7

Die Hypothese 7 beschäftigt sich mit der Dominanz. Zur Berechnung der Dominanzbeziehungen wurden der Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969), der richtungsabhängige inkonsistente Index (Direction Inconsistency Index, DI) nach Noë et al. (1980), der richtungsabhängige Konsistenzindex (Directional Consistency Index, DCI) nach Rowell (1966) und Van Hooff & Wensing (1987) sowie der Landau Linearitätsindex (Landau, 1951, 1965; Wilson, 1975) berechnet. Der DCI und Landaus Linearitätsindex wurden zum Vergleich mit den Daten von De la O et al. (2019) berechnet. Die anderen beiden Parameter wurden zusätzlich hinzugezogen, da sie andere Werte miteinfließen lassen, wie beispielsweise gewonnene und verlorene Konflikte, welche ebenfalls von Interesse sind.

Für den Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) werden die gewonnenen Konflikte auf Individuenebene betrachtet. Die Anzahl der gewonnenen Auseinandersetzungen eines Individuums wird durch die Gesamtzahl der Auseinandersetzungen des Individuums geteilt (Formel 7 abgeändert durch Britta Schnappat). Werte zwischen 0 und 1 sind möglich. Je höher der Wert, desto ranghöher ist das Tier.

Formel 7. Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) abgeändert durch Britta Schnappat.

$$C\&G = \frac{\text{Anzahl gewonnener agonistischer Interaktionen des Individuums}}{\text{Gesamtzahl der agonistischen Interaktionen des Individuums}}$$

Der Direction Inconsistency Index (DI) nach Noë et al. (1980) (S. 95) bezieht sich auf die Anzahl von gezeigten Verhaltensweisen sowie deren Richtung, also zu welchem Individuum eine Verhaltensweise gezeigt wird. Die Anzahl des in die seltenere Richtung gezeigten Verhaltens wird durch die Gesamtsumme dieses gezeigten Verhaltens gerechnet (Formel 8).

Der DI benötigt somit festgelegte Verhaltensweisen, welche auf ihre Eignung als Dominanzparameter getestet werden. Eine asymmetrische Verteilung der Verhaltensweisen spricht für eine Dominanz. In der vorliegenden Arbeit wurden die

submissiven Verhaltensweisen „avoid“, „flee“, „head down“, „put paw on nose“, „retreat“ und „sit in crouched posture“ gewählt. Die submissiven Verhaltensweisen wurden von Smith (1977) und Goodmann et al. (2002) definiert. Smith (1977) stellt „head down“ und „sit in crouched posture“ und Goodmann et al. (2002) „avoid“ und „flee“ als submissiv vor. Die restlichen Verhaltensweisen wurden von der Autorin als submissive Verhaltensweisen definiert. Für die Berechnung wurden alle submissiven Verhaltensweisen zusammengerechnet.

Formel 8. Direction Inconsistency Index (DI) Noë et al. (1980) abgeändert durch Britta Schnappat.

$$DI = \frac{\text{Anzahl der in die seltenere Richtung gezeigten Verhaltensweisen}}{\text{Gesamtanzahl der gezeigten Verhaltensweisen}}$$

Nimmt der DI den Wert 0 an, steht dies für einen komplett einseitigen Austausch der Verhaltensweisen. Je niedriger der DI ist, desto aussagekräftiger sind die untersuchten Parameter für eine Rangordnung.

Für den Dominanz Consistency Index (DCI) nach Rowell (1966) und Van Hooff & Wensing (1987) wurden, ebenso wie beim DI, dominanzrelevante Verhaltensweisen für die Analyse verwendet, um sie auf ihre Eignung als Dominanzparameter zu testen (Formel 9). Eine asymmetrische Verteilung der Verhaltensweisen spricht auch hier für eine Dominanz. Der Unterschied zum DI liegt darin, dass bei der Berechnung des DCIs das Verhalten, welches in die seltenere Richtung gezeigt wird, von dem Verhalten, das in die häufigere Richtung gezeigt wird, zum einen abgezogen (Zähler) und zum anderen addiert (Nenner) wird. Die Ergebnisse werden dann dividiert.

Der DCI wurde anhand aller gezeigten submissiven Verhaltensweisen berechnet, die bereits für den DI notiert wurden. Der Index kann einen Wert von 0 bis 1 annehmen. Null steht für einen gleichmäßigen Austausch der Verhaltensweisen und 1 für einen unidirektionalen Austausch. Wird ein hoher Wert erreicht, können die Verhaltensweisen als aussagekräftig/signifikant bestätigt werden. In dieser Arbeit wurde der DCI für alle submissiven Verhaltensweisen zusammengefasst pro Tier berechnet.

Formel 9. Direction Consistency Index (DCI) nach nach Rowell (1966) und van Hooff & Wensing (1987). H=Anzahl der in die häufigere Richtung gezeigten Verhaltensweise, L=Anzahl der in die seltenere Richtung gezeigten Verhaltensweise.

$$DCI = \frac{H - L}{H + L}$$

Des Weiteren wurde Landaus Linearitätsindex für die adulte Gruppe ermittelt. Dieser berechnet, ob eine lineare Hierarchie/Rangfolge in einer Gruppe vorliegt (Landau, 1951, 1965; Wilson, 1975).

Werte zwischen 0 und 1 sind möglich. Ein niedriger Landau Index zeigt, dass eine schwache Linearität bzw. Richtungsstetigkeit vorliegt und ein hoher Landau Index spricht für eine starke Hierarchie.

Formel 10. Landaus Linearitätsindex. n= Anzahl der Gruppenmitglieder; v_a= Anzahl der Gruppenmitglieder über die das Individuum „a“ dominiert.

$$h = \frac{12}{n^3 - n} * \sum_{a=1} (v_a - \frac{n-1}{2})^2$$

Der Wert 0 bedeutet, dass jedes Tier eine gleiche Anzahl an Gruppenmitgliedern dominiert, während der Wert 1 für eine lineare Ordnung spricht (Wilson, 1975). Die Formel beinhaltet die Anzahl der Gruppenmitglieder (n) sowie die Anzahl an Gruppenmitgliedern, über die jedes Individuum dominiert (v_a, Formel 10). Für jedes Individuum wird der Term (v_a-((n-1)/2))² gerechnet und anschließend die Summe daraus gebildet.

Des Weiteren wurde ein Soziogramm aller gewonnenen Konflikte via des Zeichenprogrammes Dia (Version 0.97.2) erstellt. Die Berechnungen dieses Unterkapitels erfolgten via Microsoft® Excel® in Microsoft 365®. Alle Säulendiagramme in dieser Arbeit wurden via Microsoft® Excel® erstellt, die Box Plots mittels IBM SPSS® Statistics 20 (IBM Corp. Released 2011. IBM SPSS Statistics for Windows, Version 20.0. Armonk, NY: IBM Corp.). Die Skizzen, Zeichnungen und Fototafeln des Kapitels wurden via Adobe® Photoshop® CS2 (Version 9.0) sowie Adobe® Illustrator® CS2 (Version 12.0.0) erstellt.

6. Ergebnisse

6.1 Allgemeiner Teil

6.1.1 Konfliktsender/-empfänger

Insgesamt konnten 76 Gruppenkonflikte gefilmt und analysiert werden. Davon entfallen 65 Gruppenkonflikte auf die adulte Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären aus dem Tierpark Nordhorn und elf Gruppenkonflikte auf das adulte Paar aus dem Zoologischen Garten Magdeburg.

6.1.1.1 Adulte Gruppe

18 der 65 Gruppenkonflikte entfallen auf Konflikte, die ausschließlich zwischen Weibchen stattfinden. Die restlichen 47 ereignen sich zwischen dem Männchen (M1) und den Weibchen (W1 bis W4). Es liegen neun Interventionen und eine Koalition in der adulten Gruppe vor. Eine Intervention ist mit reiner Weibchenbeteiligung.

Die Weibchen haben untereinander 52 Individualekonflikte, davon werden 18 den Interventionen zugeteilt. W2 ist das einzige Weibchen, das keinen Konflikt empfängt, weder von dem Männchen noch von den anderen Weibchen. W1 empfängt hingegen die häufigsten Konflikte von anderen Weibchen (Abb. 17). In Betrachtung der Konflikte der Weibchen untereinander ist W2 am häufigsten Konfliktsenderin und am wenigsten Konflikte senden W1 und W4. Die Konflikte innerhalb der Weibchen werden nur für die Analyse der Dominanzbeziehungen (Fragestellung 7) verwendet.

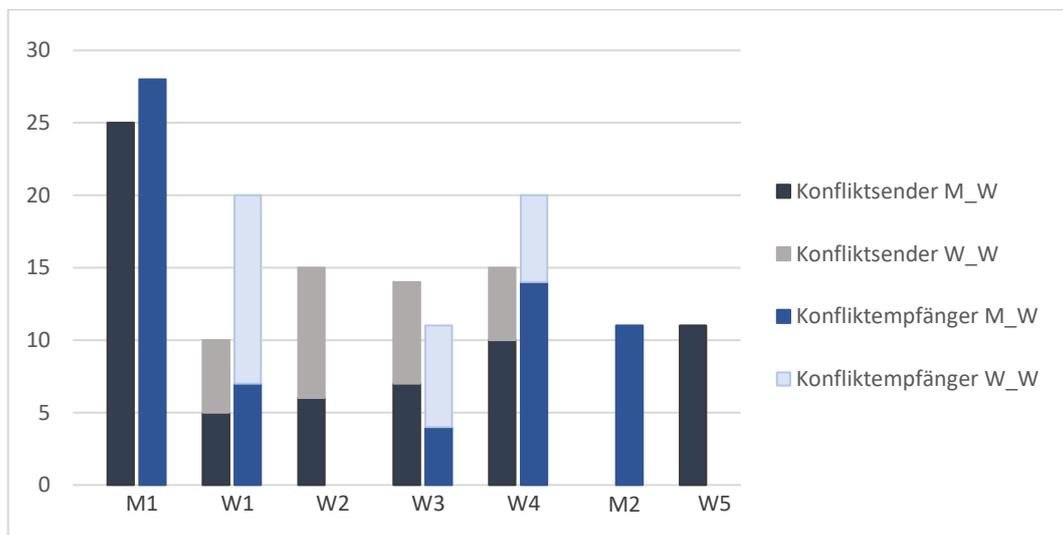


Abbildung 17. Absolute Häufigkeit der Konfliktsender- und Konfliktempfängerverteilung in der adulten Gruppe (M1 bis W4) sowie beim adulten Paar (M2 und W5). Neun Interventionen und eine Koalition integriert. N (Individuen) = 7; n (Observationen) = 180.

W1 und W4 sind hingegen am häufigsten die Empfängerinnen. W1 empfängt die häufigsten Konflikte von anderen Weibchen, während W4 die meisten Konflikte seitens M1 erhält (Abb. 17).

Werden die Konflikte, die zwischen dem Männchen und den Weibchen auftreten, betrachtet, so hat W4 die meisten Individualekonflikte (24) mit dem Männchen, von denen es 10 beginnt. W2 weist mit sechs die wenigsten Individualekonflikte mit M1 auf, von

denen es alle beginnt. W1 ist fünfmal Konfliktsenderin und hat insgesamt 12 Individualkonflikte mit dem Männchen. Elf individuelle Konflikte entfallen auf W3, von denen es bei sieben die Konfliktsenderin ist (Abb. 17).

Das Männchen (M1) ist mit 53 individualen Konflikten in die meisten Auseinandersetzungen verwickelt. Dazu zählen 25 Konflikte, die das Tier selbst beginnt (Abb. 17). Im Durchschnitt weist M1 11,75 Konflikte pro Individuum auf und beginnt durchschnittlich 6,25 Konflikte.

7.1.1.2 Adultes Paar

Von den elf Konflikten werden alle von dem Weibchen (W5) begonnen (Abb. 17). Eine Intervention fließt in die Daten ein. Dabei interveniert eines der Jungtiere bei einem Konflikt zwischen den Adulten. Das Männchen (M2) empfängt mit elf Konflikten mehr Konflikte als das Männchen in der adulten Gruppe (7).

6.1.2 Versöhnte und unversöhnte Konflikte

Ein Konflikt kann versöhnt oder unversöhnt sein. Dies hängt davon ab, ob nach einer Minute des Konfliktes Versöhnungsverhalten gezeigt wird.

6.1.2.1 Adulte Gruppe

Insgesamt werden in der adulten Gruppe 26 Konflikte versöhnt. Zwölf der versöhnten Konflikte entfallen auf Konflikte zwischen den Weibchen und 14 Konflikte werden zwischen Männchen und Weibchen versöhnt.

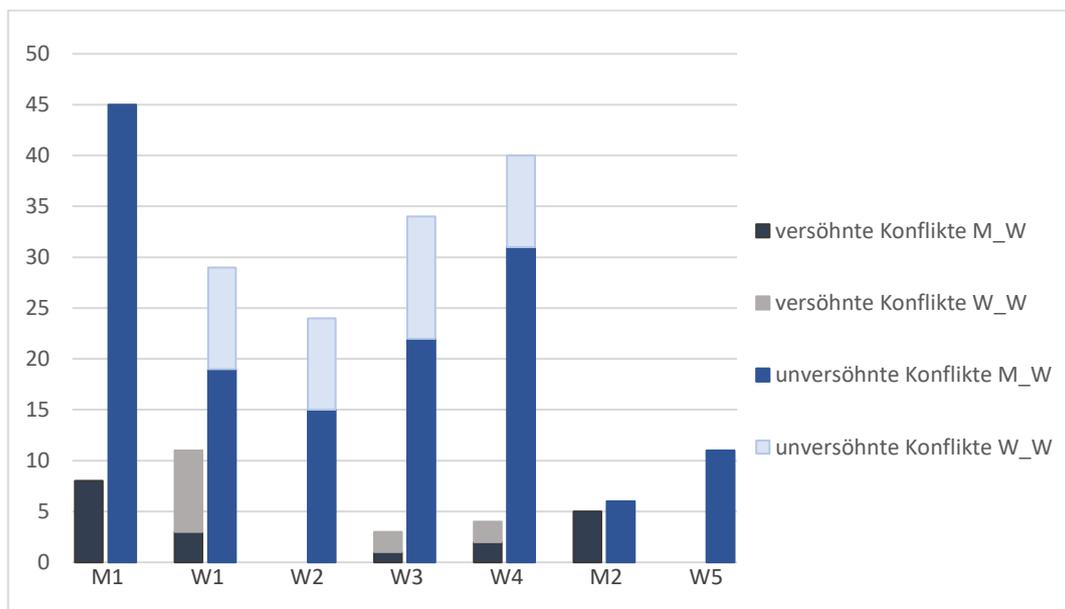


Abbildung 18. Absolute Häufigkeit der versöhnten und unversöhnten Konflikte in der adulten Gruppe (M1 bis W4) sowie beim adulten Paar (M2 und W5). Neun Interventionen und eine Koalition integriert. N (Individuen) = 7; n (Observationen) = 180.

Von den Weibchen versöhnt W1 am meisten Konflikte sowohl mit dem Männchen als auch mit den anderen Weibchen. W3 hat mit zwölf die meisten unversöhnten Konflikte

der Weibchen innerhalb der Weibchen-Konflikte. Konflikte mit dem Männchen werden von W3 einmal versöhnt und von W4 zweimal. W2 zeigt kein Versöhnungsverhalten (Abb. 18).

M1 zeigt mit acht Versöhnungen am meisten Versöhnungsverhalten (Abb. 18). Im Durchschnitt versöhnt M1 zwei Konflikte pro Weibchen und lässt 11,25 Konflikte unversöhnt.

6.1.2.2 Adultes Paar

Fünf der elf Konflikte des adulten Paares werden von dem Männchen versöhnt. Das Weibchen versöhnt keinen Konflikt (Abb. 18).

6.1.3 Versöhnungsverhalten

Es wird unterschieden zwischen Versöhnungsverhalten, das vom Sender gezeigt wird, sowie Versöhnungsverhalten, das vom Empfänger als Reaktion auf den Sender auftritt.

6.1.3.1 Versöhnungsverhalten Sender

In der adulten Gruppe zeigt das Männchen insgesamt 31 verschiedene Verhaltensweisen, mit denen es einen Konflikt als Sender versöhnt. Am häufigsten tritt das Versöhnungsverhaltensweisen „approach“ auf. Die zweit häufigsten Verhaltensweisen der Versöhnung sind „look at“, „follow“ und „physical contact“ (Abb. 19). Das Männchen zeigt am meisten Versöhnungsverhalten gegenüber dem Weibchen 2.

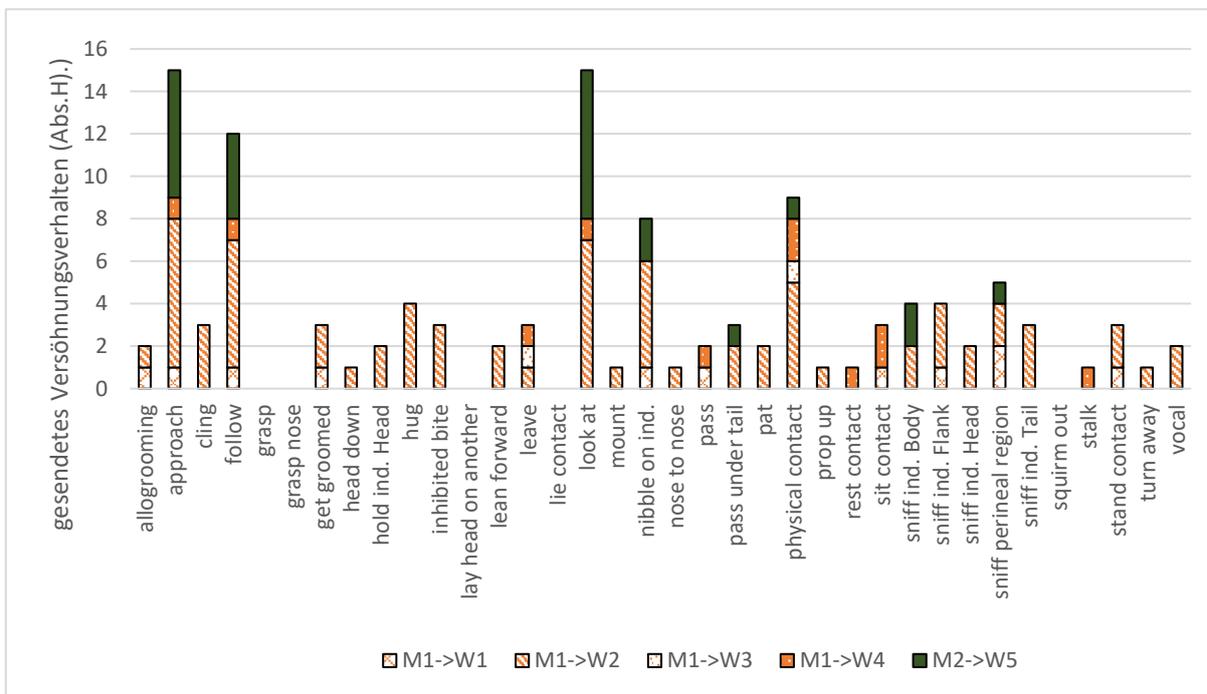


Abbildung 19. Versöhnungsverhalten gesendet von dem Männchen empfangen von dem Weibchen. $N(\text{Individuen})=7$; $N(\text{Observationen})=122$.

Bei dem adulten Paar sendet M2 an W5 Versöhnungsverhalten nach fünf Konflikten. Insgesamt treten acht verschiedene Verhaltensweisen auf. Am häufigsten zeigt es die Verhaltensweise „look at“, gefolgt von der Verhaltensweise „approach“.

Ergebnisse

Das gesendete Versöhnungsverhalten des Männchens der adulten Gruppe wird mit dem des Männchens des adulten Paares via Manteltest verglichen. Der p-Wert liegt bei 0.001. Ein höchst signifikanter Unterschied im gesendeten Versöhnungsverhalten liegt vor.

Die Weibchen der adulten Gruppe weisen insgesamt 26 verschiedene gesendete Versöhnungsverhaltensweisen auf. Am häufigsten tritt das Versöhnungsverhalten „look at“ auf. Die zweit häufigste Verhaltensweise der Versöhnung bei den Weibchen ist das „sniff individual’s body“ (Abb. 20). W1 und W4 senden am meisten Versöhnungsverhalten an M1.

W5 des adulten Paares sendet an M2 kein Versöhnungsverhalten.

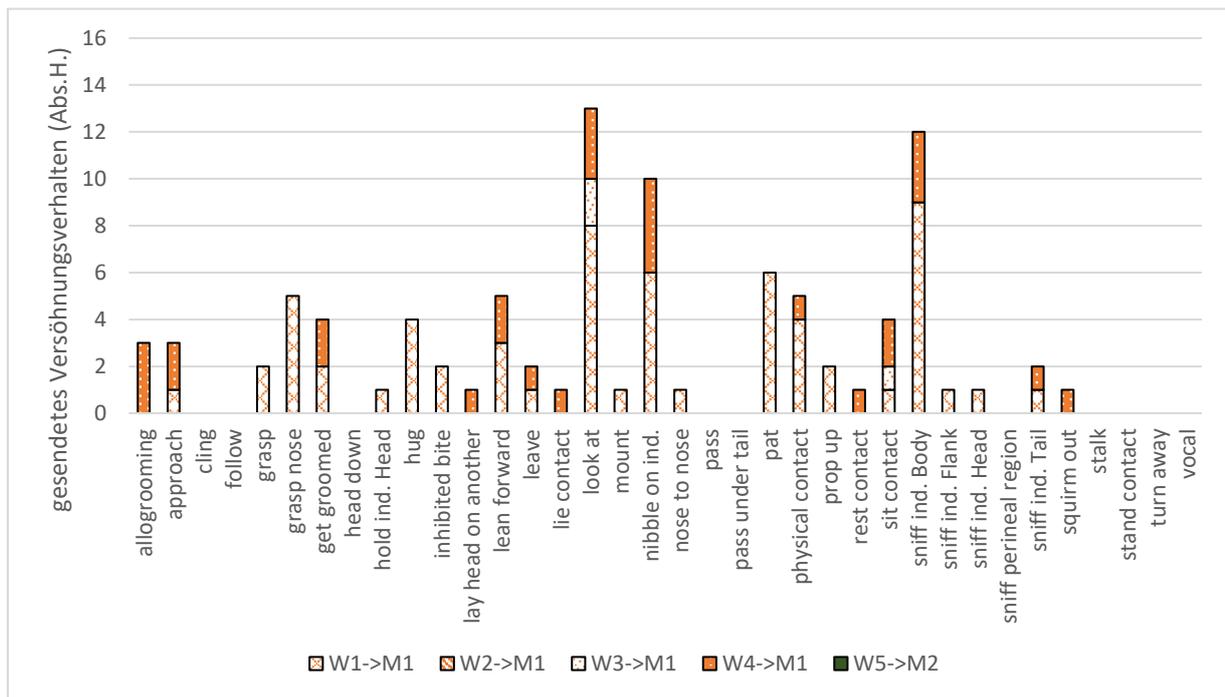


Abbildung 20. Versöhnungsverhalten gesendet von dem Weibchen empfangen von dem Männchen. $N(\text{Individuen})=7$; $N(\text{Observationen})=94$.

6.1.3.2 Versöhnungsverhalten Empfänger

Als Reaktion auf das gesendete Versöhnungsverhalten werden vergleichsweise weniger Verhaltensweisen gezeigt.

In der adulten Gruppe zeigt das Männchen insgesamt 15 verschiedene Verhaltensweisen, mit denen es einen Konflikt als Empfänger versöhnt. Am häufigsten treten die Versöhnungsverhaltensweisen „get groomed“ und „physical contact“ auf. Die zweit häufigsten Verhaltensweisen sind „look at“ und „head down“ (Abb. 21). Das Männchen reagiert am häufigsten versöhnend auf das Versöhnungsverhalten von W1 sowie am zweithäufigsten auf die Versöhnung W4 erhält. An W2 wird kein reaktives Versöhnungsverhalten gesendet.

Ergebnisse

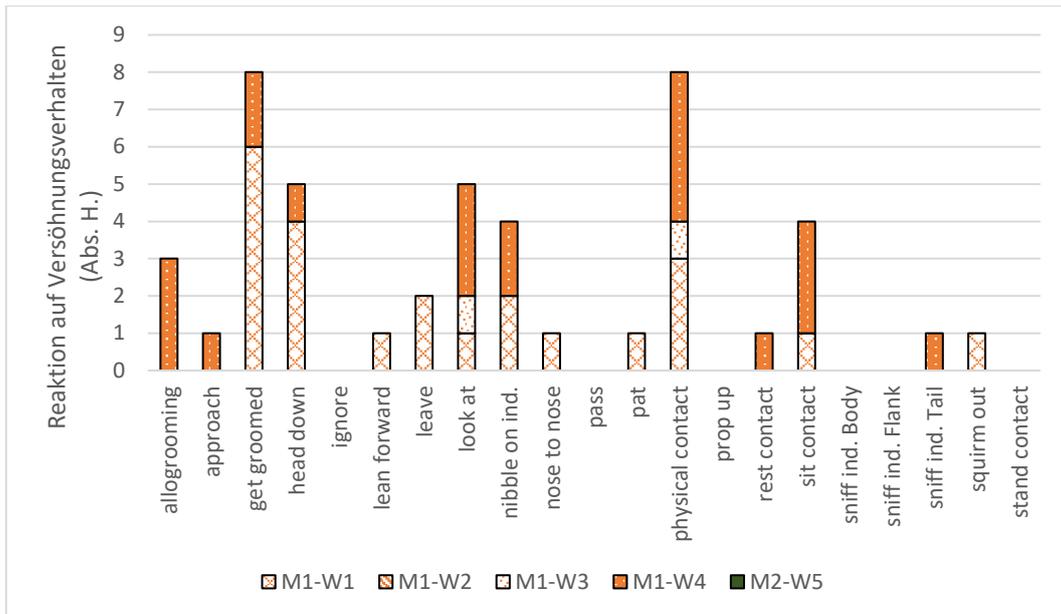


Abbildung 21. Verhaltensreaktion des Männchens auf das Versöhnungsverhalten des Weibchens. *N* (Individuen) = 7; *N* (Observationen) = 46.

In dem adulten Paar zeigt das Männchen kein Verhalten als Reaktion auf Versöhnungsverhalten, da das Weibchen keinen Konflikt als Senderin versöhnt.

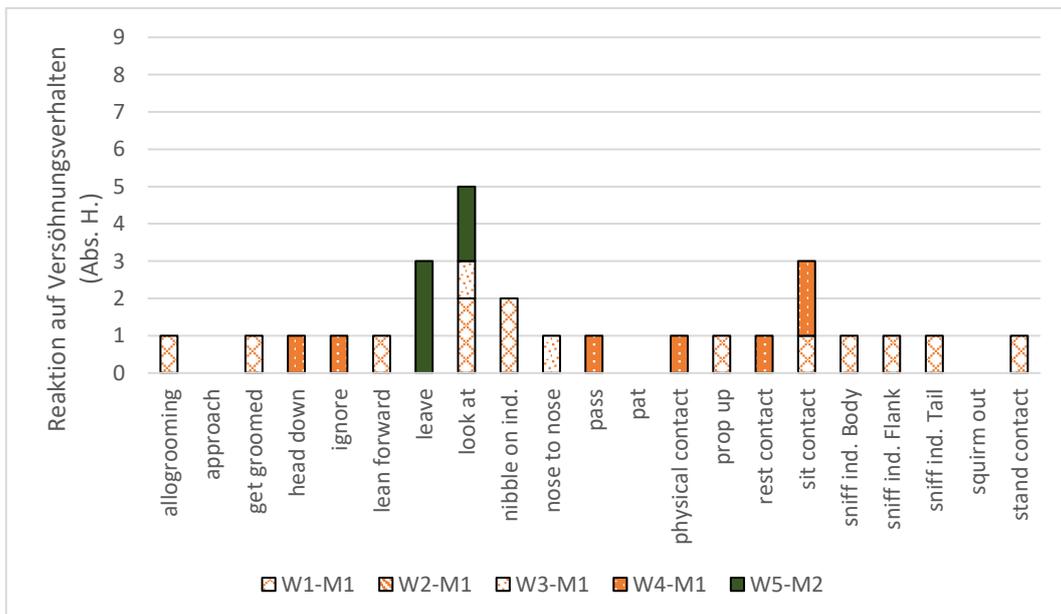


Abbildung 22. Verhaltensreaktion des Weibchens auf das Versöhnungsverhalten des Männchens. *N* (Individuen) = 7; *N* (Observationen) = 27.

Die Weibchen der adulten Gruppe zeigen insgesamt 17 verschiedene Verhaltensweisen als Reaktion auf Versöhnungsverhalten. Am häufigsten tritt das Verhalten „look at“ und „sit contact“ auf (Abb. 22). Das meiste Verhalten als Reaktion auf das Versöhnungsverhalten von M1 senden W1 mit 11 und W4 mit 6 Verhaltensweisen.

Das Weibchen des adulten Paares, W5, reagiert gegenüber M2 lediglich mit den Verhaltensweisen „leave“ und „look at“ auf das Versöhnungsverhalten (Abb. 22).

Zwischen den Reaktionen der Weibchen der adulten Gruppe und dem Weibchen des adulten Paares liegt nach Manteltest kein signifikanter Unterschied vor ($p=0,2$).

6.1.4 Konfliktverteilung adulte Gruppe

Bei Betrachtung der Konfliktverteilung zwischen Männchen und Weibchen in der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären fällt auf, dass die meisten Konflikte zwischen M1 und W4 und die wenigsten Konflikte zwischen M1 und W2 stattfinden (Abb. 23). Der Übersicht halber wird in Abb. 23a die Konfliktverteilung ohne die Konfliktinterventionen und die Koalition dargestellt, während sie in Abb. 23b berücksichtigt werden. Die Konfliktverteilung ändert sich unter Hinzunahme von Interventionen und Koalition nicht merklich.

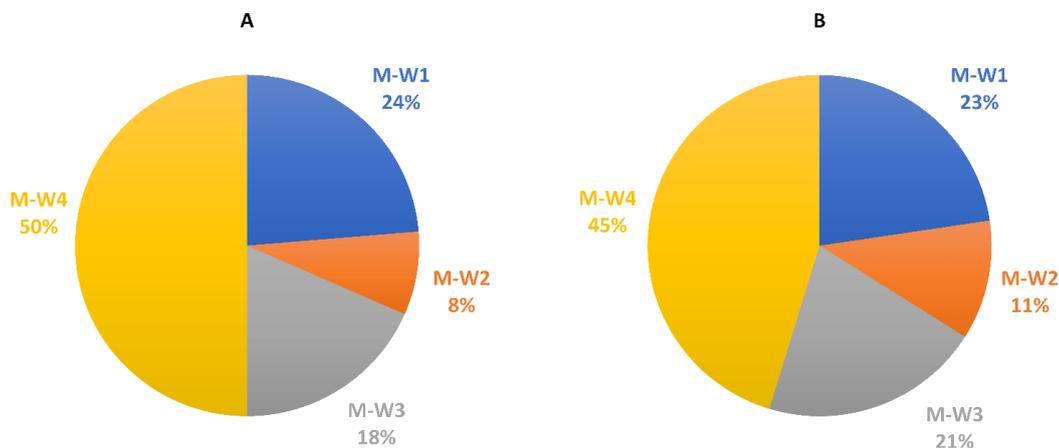


Abbildung 23. Konfliktverteilung zwischen dem Männchen und den Weibchen in der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären. N (Individuen)= 5. A - Acht Interventionen und eine Koalition sind nicht integriert, N (A)= 38; B - Acht Interventionen und eine Koalition sind integriert, N (B)=53.

6.1.5 Interventionen adulte Gruppe

In der adulten Gruppe sind acht Interventionen zwischen dem Männchen und den Weibchen aufgetreten. Einer Intervention geht ein Grundkonflikt zwischen zwei Kontrahenten voraus. Vier der acht Grundkonflikte finden zwischen dem Männchen und einem Weibchen statt, wobei W4 an drei Grundkonflikten beteiligt ist (Tab. 2). Die Intervention geht von W2 oder W3 aus. Viermal interveniert das Männchen einen Grundkonflikt. W1 und W4 beginnen keine Intervention und sind lediglich am Grundkonflikt beteiligt. Von den acht Konfliktinterventionen werden drei Grundkonflikte direkt durch die Intervention beendet. Drei Grundkonflikte werden zwischen den ursprünglichen Kontrahenten beendet und der Konflikt wird zwischen einem ursprünglichen Kontrahenten und dem Intervenierer fortgeführt. Zwei Grundkonflikte konnten durch eine Intervention nicht beendet werden und die ursprünglichen Kontrahenten führen den Konflikt fort.

Zudem wurde Versöhnungsverhalten nach vier der acht Interventionskonflikte gezeigt.

Tabelle 2. Übersicht über acht Interventionen aus der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären. Die Abkürzungen „unent.“ steht für unentschieden. In der Spalte Konfliktende durch Intervention bedeutet ein „ja“ = ein Konfliktende zwischen den ursprünglichen Kontrahenten liegt vor, ein „nein“ = der Konflikt wurde durch eine Intervention nicht beendet und „ja,nein“ = ein Konfliktende zwischen den ursprünglichen Kontrahenten liegt vor sowie ein fortlaufender Konflikt zwischen Intervenierer und einem ursprünglichen Kontrahenten.

Konflikt-sender	Konflikt-empfänger	Intervenierer 1	Intervenierer 2	Konflikt-gewinner	Konflikt-verlierer	Versöhnungs-sender	Versöhnungs-empfänger	Konflikt-ende durch Intervention
M	W4	W3	-	W3	M	-	-	ja
M	W4	W2	-	W2	M	-	-	ja
W2	M	W3	-	W2	M	M	W2	nein
W2	W4	M	-	Unent.	Unent.	-	-	ja, nein
W3	W1	M	-	W3+M	W1	-	-	ja, nein
W3	W1	M	-	W3+M	W1	W1	M, W3	ja
W3	W1	M	W2	W2	W1	W1	M, W2	ja, nein
W4	M	W3	W2	W2+W3	M+W4	M	W2	nein

6.2 Lautäußerung

Vokalisation bei Weißrüssel-Nasenbären erfolgt in unterschiedlichen Kontexten. Der Fokus liegt in der vorliegenden Arbeit auf Vokalisationen im Kontext von Konfliktverhalten.

Ich beobachtete Vokalisationen in 38 von 64 Konflikten (59%) in der Gruppe von Weißrüssel-Nasenbären. Zwischen dem beobachteten adulten Paar erfolgte in 5 von 11 Konflikten (45%) eine Vokalisation.

Um einen kleinen Einblick in das Lautrepertoire zu bekommen, werden im Folgenden verschiedene Vokalisationen vorgestellt, die zwei Verhaltenszuständen - aggressiver und entspannter Verhaltenszustand - der Weißrüssel-Nasenbären zugeordnet werden. Die Definitionen der Vokalisationen und Verhaltenszustände orientieren sich an Giampaoli (2017). Der aggressive Verhaltenszustand unterteilt sich in die Unterzustände Drohung, physischer Konflikt und Territorialismus, der entspannte Verhaltenszustand in die Unterzustände Ruhen und Fortbewegung.

6.2.1 Vokalisation während des aggressiven Verhaltenszustandes eines Individuums

Während des aggressiven Verhaltenszustandes können fünf verschiedene Laute definiert werden. Zwei liegen als Sequenz und drei als einfacher Laut vor.

Ergebnisse

Tabelle 3. Zusammenhang Vokalisation und aggressiver Verhaltenszustand eines Individuums. Von Giampaoli (2017) (*) und von Gasco et al. (2018) (°) definierte Vokalisationen sind gekennzeichnet.

State	Aggressive				
Behaviour	Open mouth, nose up, biting, hunting				
Sub-State	Threat		Physical conflict		Territorialism
Behaviour	Vocalisation towards an individual, without physical conflict		Physical conflict between two or more individuals		Vocalisation towards a zookeeper
Vocal Occurrence	Single		Single	Sequence	Sequence
Call	<i>Alarmed chirp*</i>	<i>Whistle</i> [°]	Short	Conflict sequence	<i>Grunt*</i>
N	3	11	-	7	6
Duration Sequence (ms)	7	23.2	-	1933.1	2045
Number of calls in sequence median	1	1	1	16	11.5
Elements	<i>Alarmed chirp*</i>	<i>Whistle</i> [°]	Short	Backslash, Dash, flat reversed u, Short, Short Backslash, Slash, <i>Squawk*</i> , <i>Trill*</i> , <i>Whistle</i> [°]	Swoosh

6.2.1.1 Vokalisation während des Unterzustandes Drohung - *Alarmed chirp* und *Whistle*

Während des Unterzustandes Drohen beobachtete ich zwei verschiedene Lautarten, *Alarmed chirp* und *Whistle*, welche zusammen hintereinander oder getrennt vorkommen können.

Alarmed chirp ist ein tonaler Laut (Abb. 24), gekennzeichnet durch eine fallende Grundfrequenz (f₀). Er weist Formanten auf. Von allen hier gemessenen Lauten ist der *Alarmed chirp* der kürzeste Laut (Tab. 4). Es wurden insgesamt drei Einzellaute analysiert.

Whistle ist ein kurzer, in der Frequenz ansteigender Laut. Er kann sowohl einzeln während einer Drohung als auch innerhalb einer Sequenz während eines physischen Konfliktes auftreten.

Ergebnisse

Tabelle 4. Werte aus der Lautanalyse zu den Vokalisationen *Alarmed chirp* und *Whistle*. Von Giampaoli (2017) (*) und von Gasco et al. (2018) (*) definierte Vokalisationen sind gekennzeichnet.

Call	Vocal description	Vocal Occurrence	Duration median (ms)	SD duration (ms)	F ₀ min mean (Hz)	SD F ₀ min (Hz)	F ₀ max mean (Hz)	SD F ₀ max (Hz)	N
<i>Alarmed chirp</i>	Tonal	Single	7	0.47	3973.6	119.8	4408.4	52.9	3
<i>Whistle</i>	Tonal/tonal overlaid with noise	Both	23	34.1	4191.1	248	4927.3	166.3	11

Außerdem kann der Laut *Whistle* tonal (Abb. 24) sowie „tonal overlaid with noise“ gezeigt werden (Tab.4). Formanten sind sichtbar. Es wurden elf Einzellaute analysiert (Tab. 4).

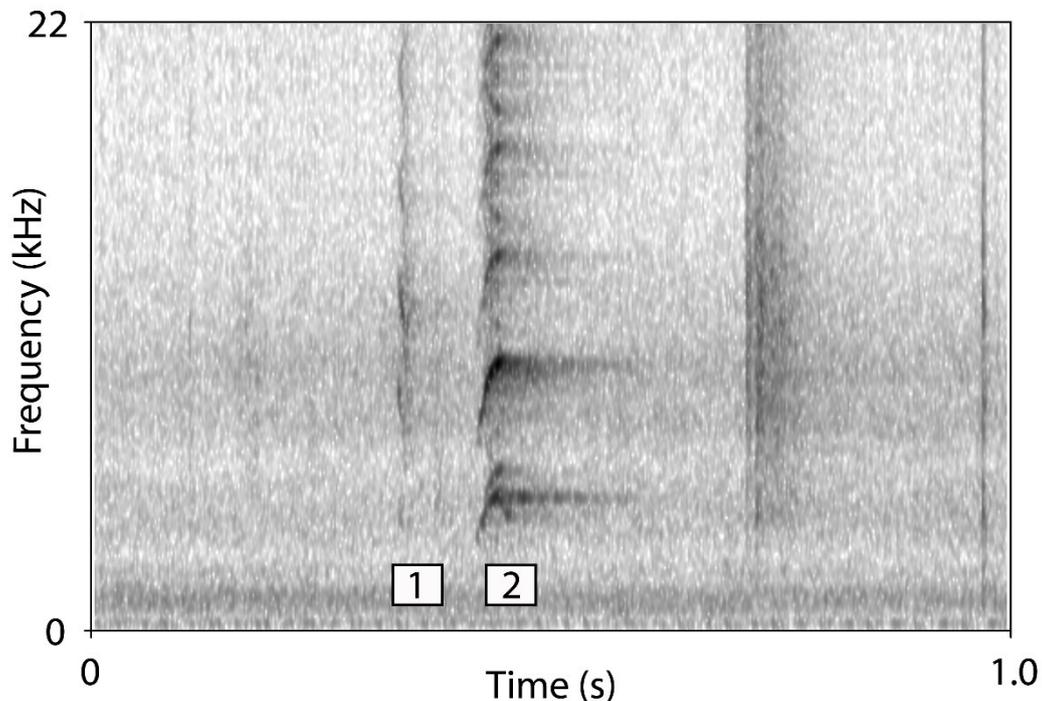


Abbildung 24. Spektrogramm *Alarmed chirp* und *Whistle*. 60 dB, 0,005s. 1 - *alarmed chirp*, 2 – *whistle*.

6.2.1.2 Vokalisation während des Unterzustandes physischer Konflikt – Conflict sequence

Während eines physischen Konfliktes kann die Vokalisation Conflict sequence auftreten. Die Sequenz variiert in ihrem Aufbau und der Länge und kann aus bis zu elf einfachen Lauten bzw. Elementen bestehen (Tab. 3). Einige weisen verschiedene Varianten auf, die in der Dauer und Grundfrequenz variieren. Zu den Lauten gehören unter anderem der von Giampaoli (2017) definierte *Squawk* und der *Trill*.

Jeder *Squawk* folgt einer invertierten parabolischen Frequenzkurve. Die Form der Frequenzkurve kann je nach Individuum und Position innerhalb der Sequenz variieren. Außerdem kann der Laut tonal, „tonal overlaid with noise“ oder als nicht lineares Phänomen (NLP) gezeigt werden (Tab.5).

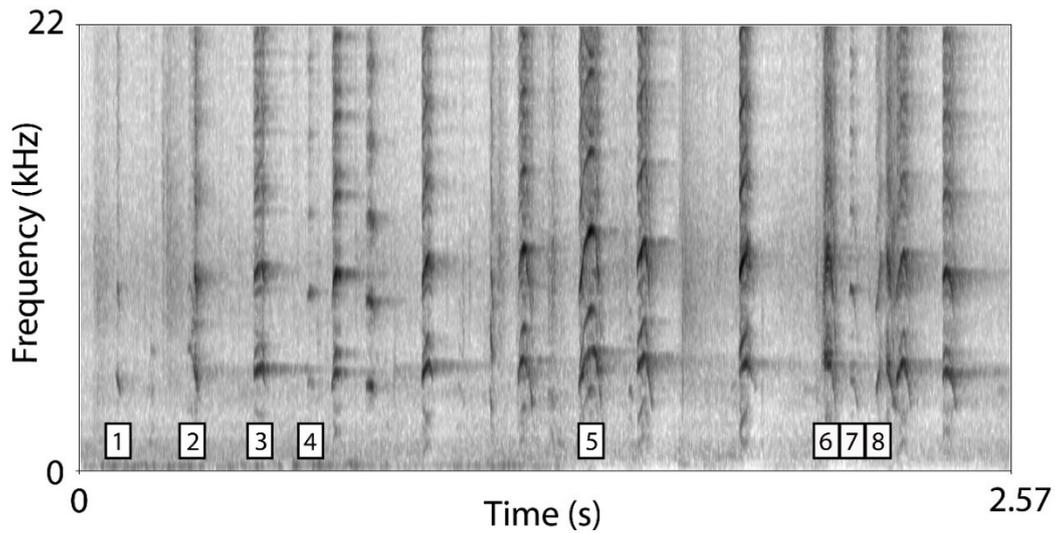


Abbildung 24. Spektrogramm Conflict sequence. 80 dB, 0,005s. 1 - short backslash; 2 - short backslash, 3 - squawk 4, 4 - short 1, 5 - squawk 3, 6 - squawk, 7 - flat reversed u 2, 8 - whistle.

Der *Trill* zeigt sich tonal sowie als nicht lineares Phänomen (NLP). Die Frequenz des Grundtones liegt im Bereich von 4300 bis 5800 Hz (Tab. 5), da die Grundfrequenz auf und ab geht. Von allen hier gemessenen Lauten ist der *Trill* der längste Laut (Tab. 5).

Tabelle 5. Werte aus der Lautanalyse zu der Vokalisation Conflict sequence. Die kursiv geschriebenen Laute wurden von Giampaoli (2017) und von Gasco et al. (2018) benannt.

Call	Vocal description	Vocal Occurrence	Duration median (ms)	SD duration (ms)	F ₀ min mean (Hz)	SD F ₀ min (Hz)	F ₀ max mean (Hz)	SD F ₀ max (Hz)	N
Backslash	Tonal	Sequence	26	6	5543.7	1265.3	6616.7	1134.8	3
Dash	Tonal/tonal overlaid with noise	Sequence	24.3	25	4836	221.6	5387.7	437.6	4
Flat reversed u	Tonal/tonal overlaid with noise	Sequence	25.4	14.2	4400	338.7	5135	441.7	15
Short	Tonal	Both	14	5	4084.8	418.9	4553.1	462.4	6
Short backslash	Tonal	Sequence	11.3	6.5	4076.9	496.1	4938.8	433.8	6
Slash	Tonal/tonal overlaid with noise	Sequence	30.7	6.5	3540.5	245	4628.2	229.9	6
<i>Squawk</i>	NLP/tonal/tonal overlaid with noise	Sequence	38.2	33.4	4591.1	701.4	5525.1	827.5	59
<i>Trill</i>	NLP/tonal	Sequence	303.4	102.5	4385.9	580.7	5806.5	479.3	6

Ebenso kann während der Conflict sequence der *Whistle* als Element vorkommen. Dieser Laut ist identisch zum in Abschnitt 7.2.1.1 beschriebenen *Whistle*. Die akustischen Parameter sind in Tabelle 4 zu finden.

Insgesamt sind sieben Sequenzen analysiert worden (Tab. 3). Eine Sequenz umfasste in der vorliegenden Studie sechs bis mindestens 22 Laute, im Median sind es 16 Laute pro Sequenz (Tab. 3). Weitere Einzellaute waren verrauscht und konnten nicht in die Datenanalyse aufgenommen werden.

6.2.1.3 Vokalisation während des Unterzustandes Territorialismus - *Grunt*

Grunt kann laut Giampaoli (2017) als territorialer Ruf gezeigt werden. In der vorliegenden Arbeit wurde die Vokalisation während des Ruhens protokolliert. Zu dieser Zeit hielten sich die Tierpfleger meist im Innengehege und den Außengattern zur Säuberung auf. Weiteres siehe unten.

6.2.2 Vokalisation während des entspannten Verhaltenszustandes eines Individuums

Während des entspannten Verhaltenszustandes können zwei verschiedene Laute definiert werden. Der *Grunt* liegt als Sequenz vor. Der *Chirp* ist ein komplexer Laut, bestehend aus den Elementen Dash 3 und Slash 2 (Tab. 6).

Tabelle 6. Zusammenhang Vokalisation und entspannter Verhaltenszustand eines Individuums. Von Giampaoli (2017) () und von Gasco et al. (2018) (°) definierte Vokalisationen sind gekennzeichnet.*

State	Relaxed	
Behaviour	forage, rest, selfgroom, sniff, wander	
Sub-State	Rest	Locomotion
Behaviour	Rest and selfgroom	Moving around, foraging and sniffing
Vocal Occurrence	Sequence	Single
Calls	<i>Grunt</i> *	<i>Chirp</i> °
N	6	6
Duration Sequence (ms)	2045	72.5
Number of calls in sequence median	11.5	2
Elements	Swoosh	Dash 3, Slash 2

6.2.2.1 Vokalisation während des Unterzustandes Ruhen – *Grunt*

Der *Grunt* wurde täglich zu derselben Tageszeit notiert. Immer nach der ersten Fütterung konnte beobachtet werden, wie das Individuum W2, manchmal ebenso W4, während des Ruhens in den Boxen vokalisierte. Zu diesem Zeitpunkt war der/die Tierpfleger/in im Innengehege der Tiere.

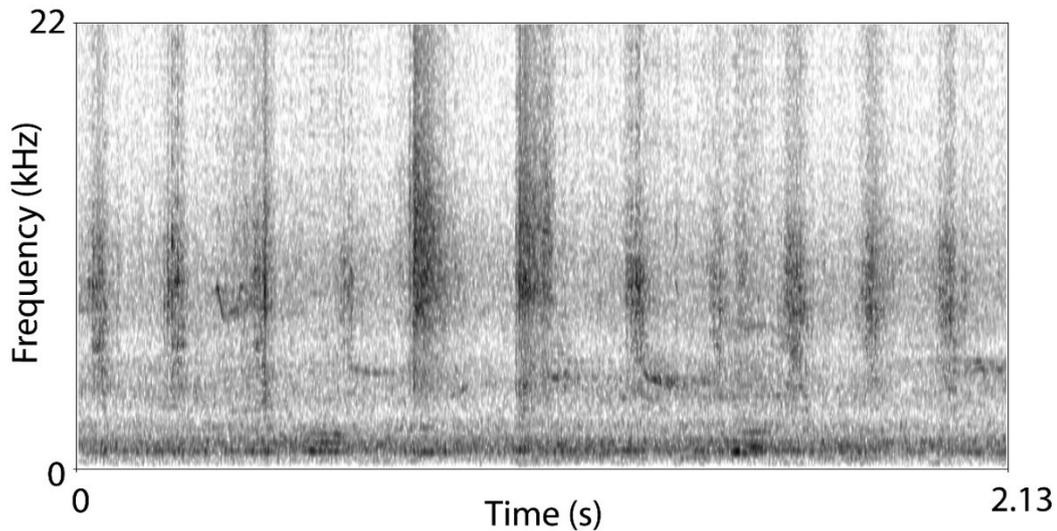


Abbildung 25. Spektrogramm *Grunt*. 35 dB, 0,005s.

Grunts wurden lediglich von den Individuen W2 und W4 im Tierpark Nordhorn gezeigt. Ein *Grunt* besteht aus mehreren Swoosh-Elementen. Diese sind von kurzer Dauer und wiederholen sich im Durchschnitt fünf Mal pro Sekunde im Abstand von im Mittelwert 0,1 Sekunden. Der Laut weist keine Formanten auf und ist chaotisch (Abb. 26). Nach subjektiver Einschätzung der Autorin scheint der Laut die Nasenhöhle mit einzubeziehen.

Tabelle 7. Werte aus der Lautanalyse der Vokalisation *Grunt*.

Call	Vocal description	Vocal Occurrence	Duration median (ms)	SD duration (ms)	F ₀ min mean (Hz)	SD F ₀ min (Hz)	F ₀ max mean (Hz)	SD F ₀ max (Hz)	N
Swoosh	Chaotic	Sequence	34	6.7	-	-	-	-	38

Eine *Grunt* Sequenz kann sieben bis 21 Swoosh Laute enthalten. Es wurden 38 Einzellaute vermessen (Tab. 7), die während sechs *Grunt*-Sequenzen auftraten. Weitere Einzellaute waren verrauscht und konnten nicht in die Datenanalyse aufgenommen werden.

6.2.2.2 Vokalisation während des Unterzustandes Fortbewegung - *Chirp*

Die Vokalisation *Chirp* ist ein kombinierter Laut, der sich aus zwei Elementen zusammensetzt, zum einen dem Slash 2 und zum anderen dem Dash 3. Es handelt sich

um eine hohe Vokalisation, die nur dann lautiert wurde, wenn sich das vokalisierende Individuum von einem Ort zum anderen bewegte.

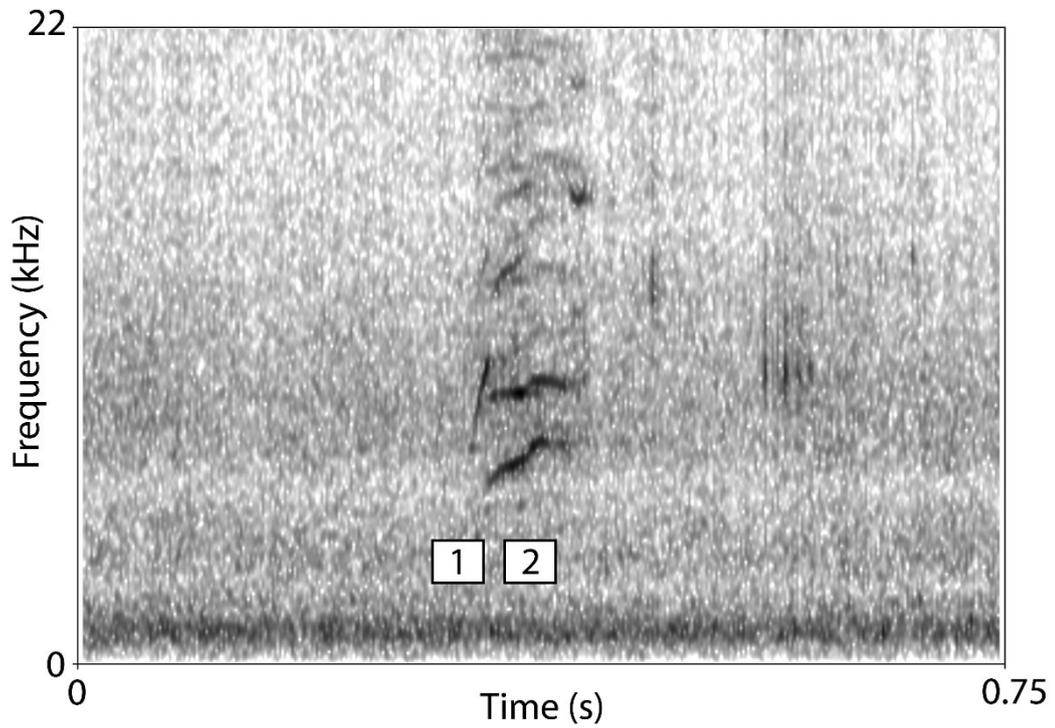


Abbildung 27. Spektrogramm Chirp. 35 dB, 0,005s. 1 – Slash 2, 2 - Dash 3.

Der *Chirp* hat von allen Lauten die höchste Grundtonfrequenz. Der Laut ist tonal (Abb. 27) und es wurden sechs Einzellaute analysiert (Tab. 8).

Tabelle 8. Werte aus der Lautanalyse der Vokalisation Chirp.

Call	Vocal description	Vocal Occurrence	Duration median (ms)	SD duration (ms)	F ₀ min mean (Hz)	SD F ₀ min (Hz)	F ₀ max mean (Hz)	SD F ₀ max (Hz)	N
Slash 2	Tonal/NL P	Sequence	20.5	9	8200	663.8	10521.9	570.6	6
Dash 3	Tonal/NL P	Sequence	37.9	15.6	6584.6	281.5	7483.4	250.7	6

6.3 Hypothesenbasierter Teil

Die Ergebnisse zu den aufgestellten Hypothesen werden im Folgenden vorgestellt. Dabei beinhalten die Fragestellungen 1 bis 4 einen Gruppenvergleich auf der Ebene des gesendeten Verhaltens vom Männchen zum Weibchen und vice versa. In Fragestellung 5 wird die Konfliktdauer der adulten Gruppe mit der des adulten Paares verglichen. Fragestellung 6 befasst sich mit der medianen Konfliktdauer. Die letzten beiden Fragestellungen beziehen sich auf die Thematik der Dominanzbeziehung, sowohl innerhalb der adulten Gruppe (Fragestellung 7) als auch in ausgewählten Paaren aus der adulten Gruppe versus dem adulten Paar (Fragestellung 8).

6.3.1 Fragestellung 1

Ein Konflikt kann mittels verschiedener Verhaltensweisen initiiert werden. Zu den konfliktinitiiierenden Verhaltensweisen zählen „approach“, „flee“, „follow“, „hug“, „ignore“, „inhibited bite“, „lean forward“, „leave“, „look at“, „mount“, „nibble on individual“, „no reaction“, „pass“, „scent rub at other individual“, „sniff ground“, „sniff individual“, „squirm out“, „stalk“ und „stand“. Fragestellung 1 befasst sich mit möglichen Unterschieden in konfliktinitiiierendem Verhalten zwischen Männchen und Weibchen in einer adulten Gruppe und in einem Paar.

Für Hypothesenpaar 1a wird die Konfliktinitiation vom Männchen zum Weibchen betrachtet. In der adulten Gruppe zeigt das Männchen (M1) insgesamt zwölf verschiedene Verhaltensweisen, mit denen es einen Konflikt initiiert. Am häufigsten wird die Verhaltensweise „approach“ gezeigt (achtmal), gefolgt von „look at“ und „hug“ (jeweils viermal) (Abb. 28). Die meisten konfliktinitiiierenden Verhaltensweisen sendet M1 an W4 (Absolute Häufigkeit von 11). In dem adulten Paar zeigt das Männchen (M2) insgesamt sechs verschiedene Verhaltensweisen für die Konfliktinitiationen. Am häufigsten wird auch hier die Verhaltensweise „approach“ (sechsmal) gezeigt (Abb. 28).

Mittels Manteltest wird geprüft, ob ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Verhalten der beiden Männchen vorliegt. Der p-Wert liegt bei 0.009. Die Konfliktinitiation vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einem adulten Paar ist signifikant gleich.

Hypothesenpaar 1b beinhaltet die Konfliktinitiation vom Weibchen zum Männchen. In der adulten Gruppe zeigen die Weibchen (W1-W4) insgesamt 13 verschiedene Verhaltensweisen, mit denen sie einen Konflikt mit dem Männchen initiieren. Die häufigste Verhaltensweise, die vor einem Konflikt gezeigt wird, ist „look at“ (fünfmal), wobei diese nur von W4 gezeigt wird. Die zweit häufigsten Verhaltensweisen der Weibchen sind „leave“, „pass“, „scent rub at other individual“, „sniff individual“ und „stand“ (jeweils zweimal) (Abb. 29). W4 initiiert am meisten Konflikte mit M1, W2 hingegen initiiert keinen Konflikt mit M1.

Ergebnisse

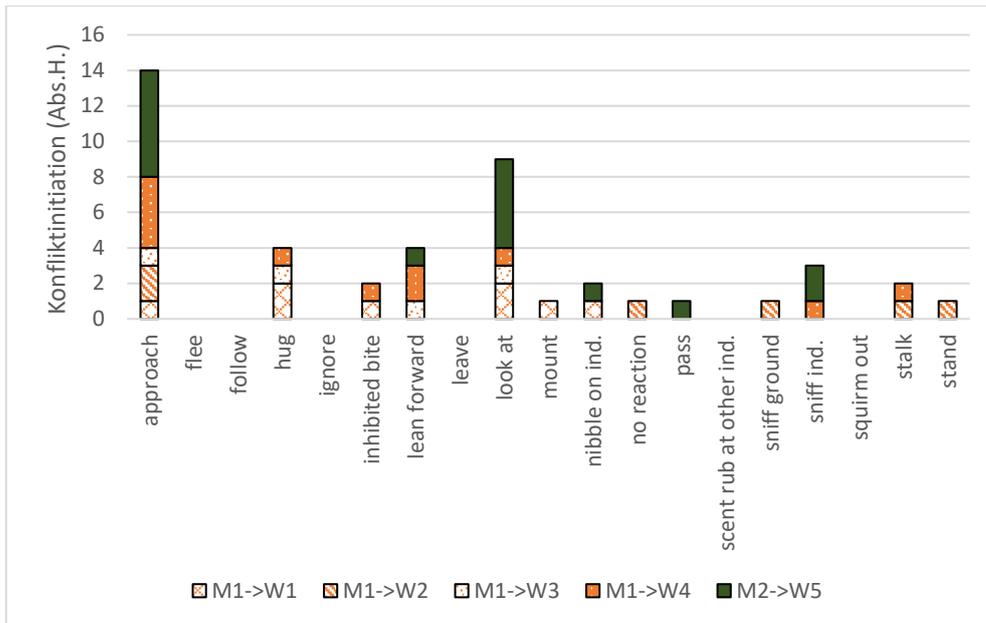


Abbildung 26. Konfliktinitiationen gesendet von dem Männchen empfangen von dem Weibchen. $N(\text{Individuen})=7$; $N(\text{Observationen})=45$.

In dem adulten Paar wird kein Konflikt von dem Weibchen (W5) initiiert (Abb. 29). Ein Manteltest für die Daten der Konfliktinitiation vom Weibchen zum Männchen (Hypothesenpaar 1b) kann nicht durchgeführt werden, da Weibchen 5 keine Konfliktinitiation zeigt. Die Matrix für die Konfliktinitiation von W5 zu M2 ist somit Null.

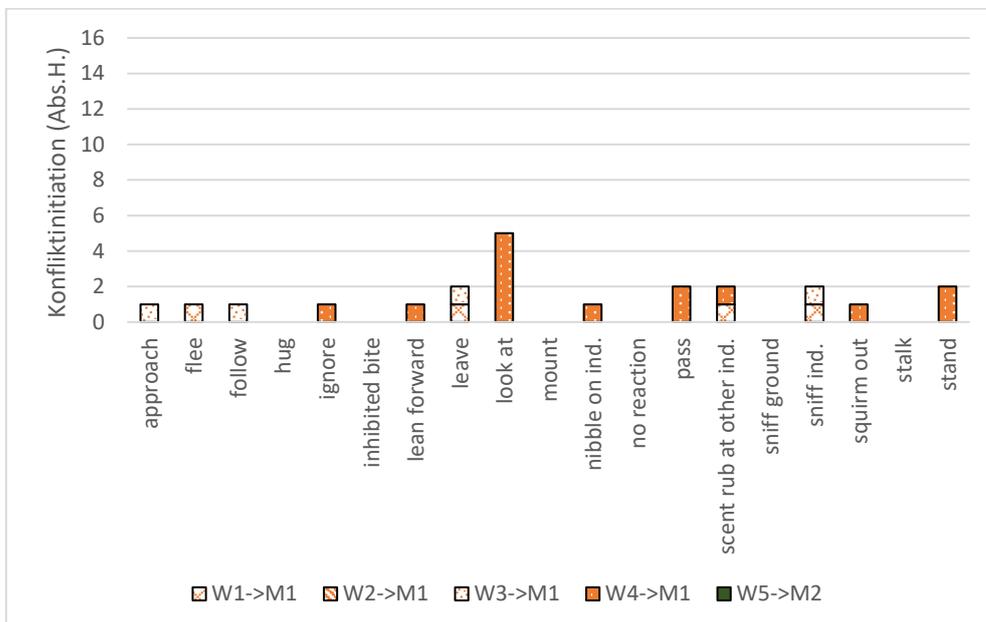


Abbildung 27. Konfliktinitiationen gesendet von dem Weibchen empfangen von dem Männchen. $N(\text{Individuen})=7$; $N(\text{Observationen})=22$.

6.3.2 Fragestellung 2

Um Fragestellung 2 zu beantworten, wird das Konfliktabbruchverhalten der Tiere in einer adulten Gruppe versus in einem adulten Paar betrachtet.

Ergebnisse

Hypothesenpaar 2a befasst sich mit dem Verhalten des Männchens zu einem Weibchen, welches zu einem Konfliktabbruch führt.

In der adulten Gruppe zeigt M1 insgesamt elf verschiedene Verhaltensweisen, mit denen es einen Konflikt abbricht. Am häufigsten bricht es einen Konflikt mit der Verhaltensweise „open mouth“ (sechsmal) ab, darauffolgt „open mouth slightly“ (viermal) (Abb. 30).

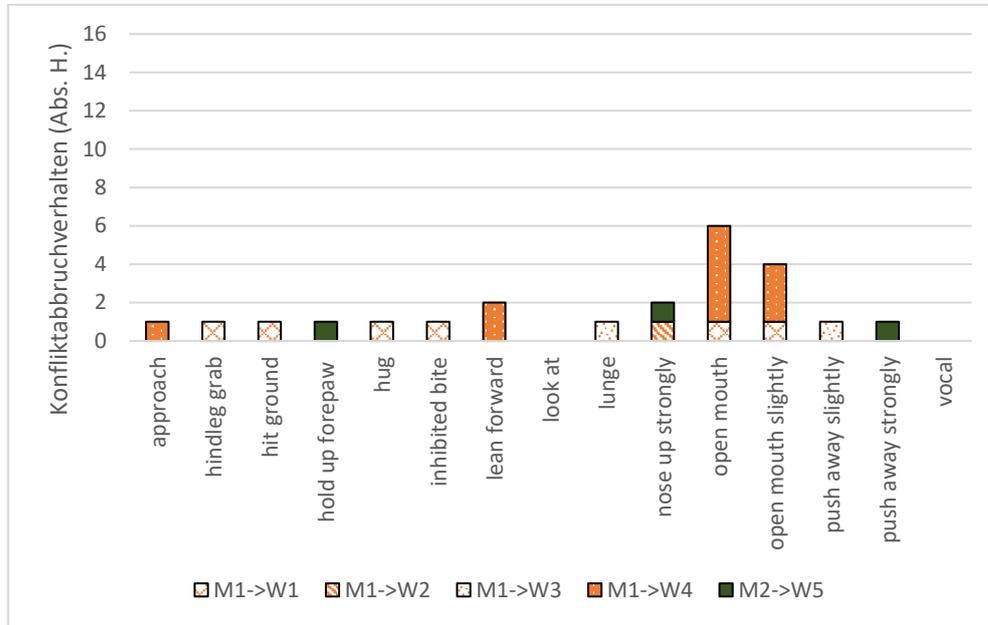


Abbildung 28. „Erfolgreiche“ Konfliktabbruchverhaltensweisen gesendet von dem Männchen empfangen von dem Weibchen. $N(\text{Individuen})=7$; $N(\text{Observationen})=23$.

Die häufigsten Konfliktabbrüche treten zwischen M1 und W4 auf (elfmal). In dem adulten Paar zeigt M2 drei Konfliktabbrüche, mit „hold up forepaw“, „nose up strongly“ und „push away strongly“ (Abb. 30).

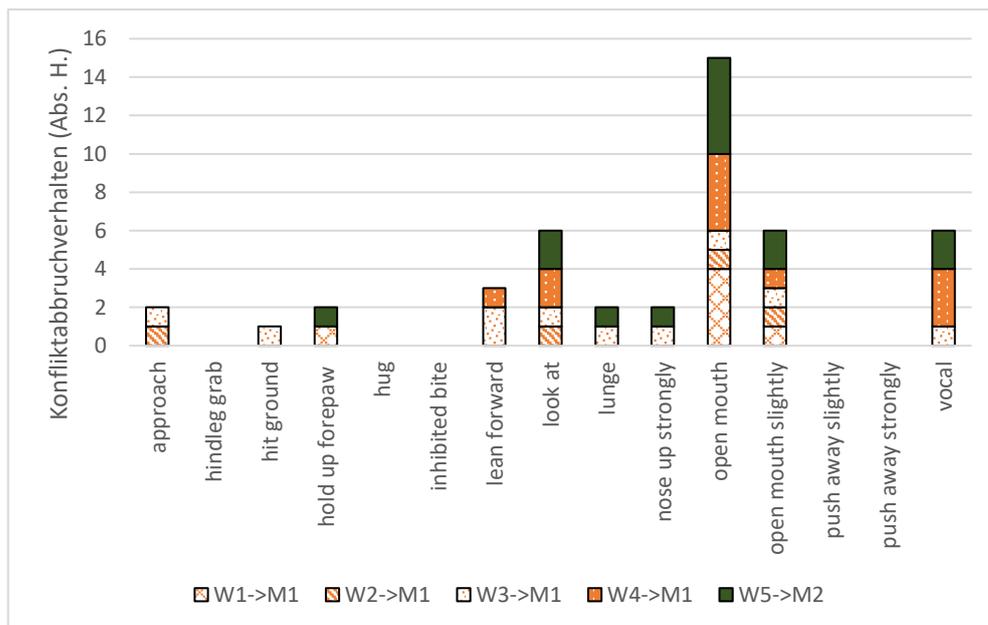


Abbildung 29. „Erfolgreiche“ Konfliktabbruchverhaltensweisen gesendet von dem Weibchen empfangen von dem Männchen. $N(\text{Individuen})=7$; $N(\text{Observationen})=45$.

Mit einem p-Wert von 0.96 kann die statistische Auswertung durch den Manteltest im Verhalten vom Männchen in der adulten Gruppe versus in dem adulten Paar keine Signifikanz verifizieren. Somit ist das Konfliktabbruchverhalten des Männchens in der Gruppe unähnlich zu dem Männchen in dem adulten Paar.

Für Hypothesenpaar 2b wird das Verhalten des Konfliktabbruchs des Weibchens gegenüber dem Männchen verglichen.

Die Weibchen (W1-W4) in der adulten Gruppe zeigen insgesamt zehn verschiedene Verhaltensweisen, mit denen sie einen Konflikt abbrechen. Die häufigsten Konfliktabbrüche entstehen durch die Verhaltensweise „open mouth“ (zehnmal). Am zweit häufigsten zeigen die Weibchen „look at“, „open mouth slightly“ sowie „vocal“ (jeweils viermal) (Abb. 31). Insgesamt bricht W4 die häufigsten (elfmal) und W2 die wenigsten (viermal) Konflikte mit M1 ab.

In dem adulten Paar zeigt W5 insgesamt sieben verschiedene Verhaltensweisen des Konfliktabbruchs. Am häufigsten tritt die Verhaltensweise „open mouth“ auf (fünfmal). Ähnlich wie bei den Weibchen der adulten Gruppe, folgen an zweiter Stelle die Verhaltensweisen „look at“, „open mouth slightly“ und „vocal“ (jeweils zweimal) (Abb. 31). Die statistische Analyse der Daten der Weibchen mit einem Manteltest ergibt einen p-Wert von 0.001. Somit liegt ein Zusammenhang zwischen dem Abbruchverhalten der Weibchen in einer Gruppe und einem Paar vor.

6.3.3 Fragestellung 3

Fragestellung 3 beschäftigt sich mit der Reaktion auf gesendete Abbruchsignale vom Männchen zum Weibchen (Hypothesenpaar 3a) und umgekehrt (Hypothesenpaar 3b). Dabei wird erneut ein Gruppenvergleich vorgenommen.

In den Ergebnissen zu der Fragestellung 2 werden bereits die Verhaltensweisen ermittelt, die zu einem Konfliktabbruch führen können. Auf diesen 15 Verhaltensweisen liegt in diesem Abschnitt der Fokus. Das Vorliegen signifikanter Verhaltenskopplungen dieser wird mittels der Markow-Ketten-Analyse untersucht. In Fließdiagrammen werden die C2-Werte sowie einmal eine C3-Wert Kopplung dargestellt. Die Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert.

Die folgenden Verhaltensweisen sind für die Analyse relevant „approach“ (APP), „hindleg grab“ (HLG), „hit ground“ (HIT-G), „hold up forepaw“ (HUF), „hug“ (HUG), „inhibited bite“ (IB), „lean forward“ (LF), „look at“ (LOOK), „lunge“ (L), „nose up strongly“ (NST), „open mouth“ (OM), „open mouth slightly“ (OMS), „push away slightly“ (PU-SL), „push away strongly“ (PU-ST) und „vocal“ (VOC).

Des Weiteren wird unterschieden in versöhnte und unversöhnte Konflikte.

Die x-y Matrizen werden im Anschluss mittels Manteltest statisch analysiert. Es wird das Verhalten vom Männchen zum Weibchen in der adulten Gruppe versus in dem adulten Paar miteinander verglichen sowie das Verhalten vom Weibchen zum Männchen.

6.3.3.1 Reaktion Weibchen auf Abbruchsignal Männchen

Zuerst wird die Reaktion der Weibchen auf die Abbruchsignale der Männchen betrachtet (Hypothesenpaar 3a).

In der adulten Gruppe, während unversöhnter Konflikte, liegen 50 Verhaltenskopplungen zwischen M1 und den Weibchen vor. Alle sind auf dem C2-Wert-Niveau signifikant. Eine Verhaltenskopplung ist zusätzlich auf dem C3-Wert Niveau signifikant („hug“-> „squirm out“).

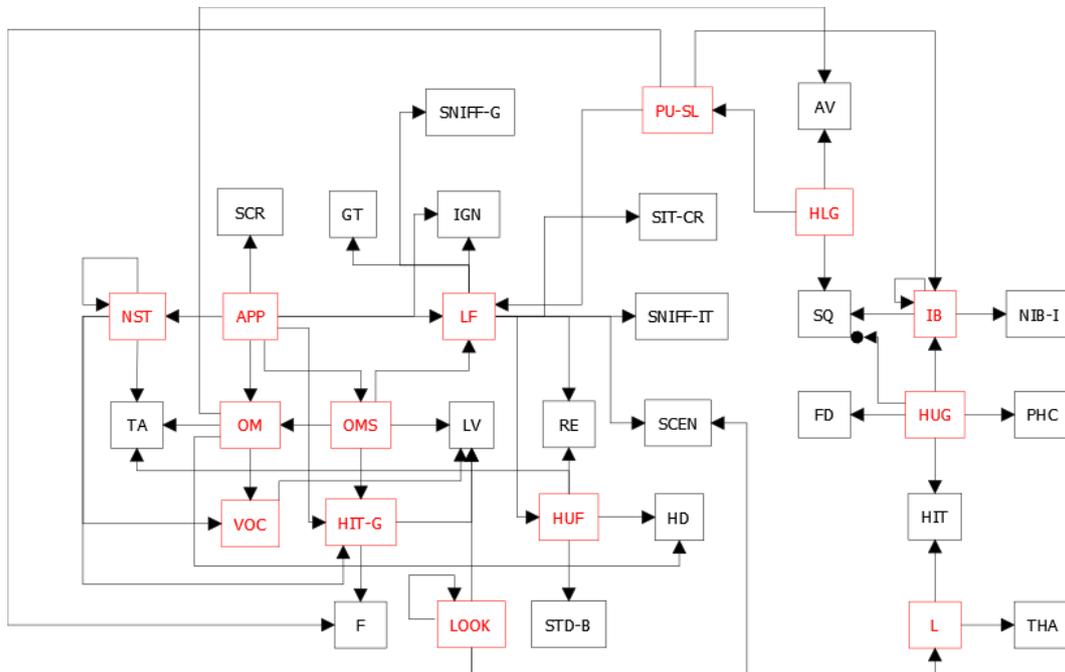


Abbildung 30. Fließdiagramm M1->W1-4 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. N (Anzahl der Übergänge) = 1129. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

14 Abbruchverhaltensweisen liegen vor. Davon werden alle seitens des Männchens gesendet und elf davon sind Reaktionen der Weibchen auf die Abbruchsignale des Männchens. Auf Abbruchverhaltensweisen können die Weibchen mit Abbruchverhaltensweisen, distanzvergrößernden („open mouth slightly“ -> „leave“), dominanzrelevanten („hold up forepaw“ -> „head down“), neutralen („lean forward“ -> „sniff ground“), soziopositiven („inhibited bite“ -> „nibble on individual“) und sozionegativen Verhaltensweisen („lunge“->“hit“) reagieren (Abb. 32).

M2 des adulten Paares weist während unversöhnter Konflikte mit W5 12 Verhaltenskopplungen auf. Neun verschiedene Abbruchsignale liegen vor. Dabei kann auf ein Abbruchsignal ein weiteres Abbruchsignal von W5 folgen, wie beispielsweise die Verhaltensweise „lunge“ die auf das „open mouth slightly“ von M1 folgt.

Auf eine Abbruchverhaltensweise kann aber auch mit der dominanzrelevanten Verhaltensweise „retreat“ oder neutralen Verhaltensweise „turn head away“ reagiert werden. Soziopositive Verhaltensweisen als Reaktion treten nicht signifikant auf (Abb. 33).

M2 weist im Vergleich zu M1 weniger Verhaltenskopplungen mit dem Weibchen auf. Es liegen vier übereinstimmende Verhaltenskopplungen zwischen den beiden Männchen zu den Weibchen vor. Die Männchen zeigen beispielsweise „hold up forepaw“ und die Weibchen reagieren mit „retreat“. Genauso verhält es sich mit den Verhaltenskopplungen: „approach“ -> „open mouth“, „lean forward“ -> „hold up forepaw“ und „look at“ -> „look at“.

Ergebnisse

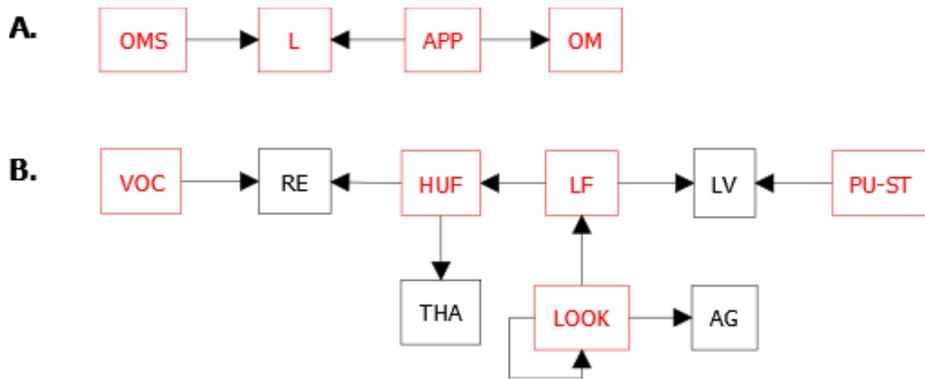


Abbildung 31. Fließdiagramm M2->W5 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2. N (Anzahl der Übergänge) =51 Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Die y-x Matrizen der Männchen werden miteinander via Manteltest statistisch verglichen. Der p-Wert liegt bei 0.001. Somit liegt zwischen den Verhaltenskopplungen vom Männchen zum Weibchen ein höchst signifikanter Zusammenhang zwischen Gruppe und adultem Paar vor. Das Verhalten vom Männchen zum Weibchen während unversöhnter Konflikte ist also in der Gruppe und im Paar ähnlich.

Neben den unversöhnten Konflikten werden auch die versöhnten Konflikte betrachtet.

M1 weist während versöhnter Konflikte 37 Verhaltenskopplungen und 15 verschiedene Abbruchsignale mit den Weibchen auf. Als Reaktion auf ein von M1 gesendetes Abbruchsignal kann von den Weibchen ein weiteres Abbruchsignal gezeigt werden („open mouth“ -> „inhibited bite“).

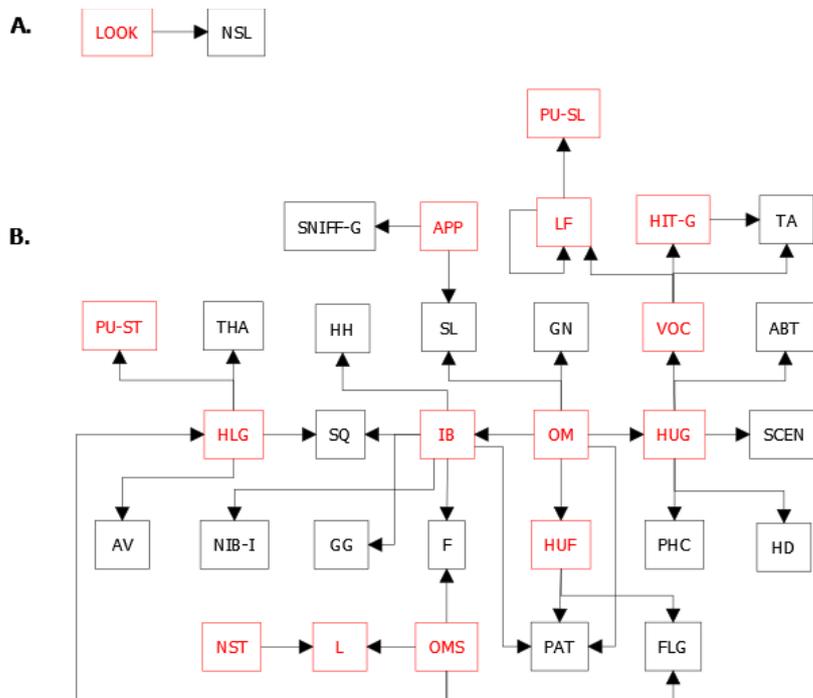


Abbildung 32. Fließdiagramm M1->W1-4 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2. N (Anzahl der Übergänge) = 292. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Zum anderen kann auf eine Abbruchverhaltensweise eine dominanzrelevante („hindleg grab“ -> „avoid“), neutrale („approach“ -> „sniff ground“), soziopositive Verhaltensweise („inhibited bite“ -> „nibble on another individual“) und sozionegative („approach“ -> „slap“) folgen (Abb. 34).

Es gibt Verhaltenskopplungen, die in beiden Konfliktarten vorkommen, so z.B. „hindleg grab“ -> „avoid“, „inhibited bite“ -> „squirm out“, „nibble individual“ sowie „hug“-> „physical contact“. „Push away strongly“ liegt während unversöhnter Konflikte nicht signifikant vor.

Ist W5 Empfängerin bei versöhnten Konflikten, treten nur vier signifikante Verhaltenskopplungen sowie vier verschiedene Abbruchverhaltensweisen auf.

W5 zeigt als Reaktion auf ein von M2 gesendetes Abbruchsignal ebenso ein Abbruchsignal. So folgt auf das „open mouth slightly“ von M2 das „inhibited bite“ von W5. Zum anderen kann W5 auf eine Abbruchverhaltensweise mit einer sozionegativen („open mouth slightly“ -> „slap“) oder neutralen Verhaltensweise („approach“ -> „no reaction“) reagieren (Abb. 35).

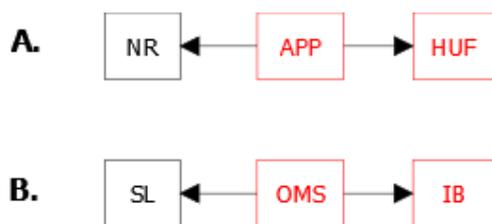


Abbildung 33. Fließdiagramm M2->W5 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2. N (Anzahl der Übergänge) = 32. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Im Vergleich zu unversöhnten Konflikten treten bei versöhnten Konflikten weniger Verhaltenskopplungen und weniger verschiedene Abbruchsignale auf. Es liegen keine gleichen Verhaltenskopplungen in versöhnten und unversöhnten Konflikten vor.

M2 weist im Vergleich zu M1 weniger Verhaltenskopplungen mit seinem Weibchen auf. Es liegen keine übereinstimmenden Verhaltenskopplungen zwischen den beiden Männchen vor.

Die y-x Matrizen der Männchen werden miteinander via Manteltest statistisch verglichen. Der p-Wert liegt bei 0.001. Somit liegt zwischen den Verhaltenskopplungen vom Männchen zum Weibchen sowohl während unversöhnter als auch während versöhnter Konflikte ein höchst signifikanter Zusammenhang zwischen der Gruppe und dem adulten Paar vor. Das Verhalten vom Männchen zum Weibchen während unversöhnter sowie versöhnter Konflikte ist also in der Gruppe und im Paar ähnlich.

6.3.3.2 Reaktion Männchen auf Abbruchsignal Weibchen

Für Hypothesenpaar 3b wird die Reaktion der Männchen auf die Abbruchsignale der Weibchen betrachtet. Die Weibchen der adulten Gruppe haben mit M1 während unversöhnter Konflikte 45 Verhaltenskopplungen. Es sind verschiedene Reaktionen auf

ein Abbruchsignal seitens des Männchens möglich. 15 verschiedene Abbruchverhaltensweisen liegen vor.

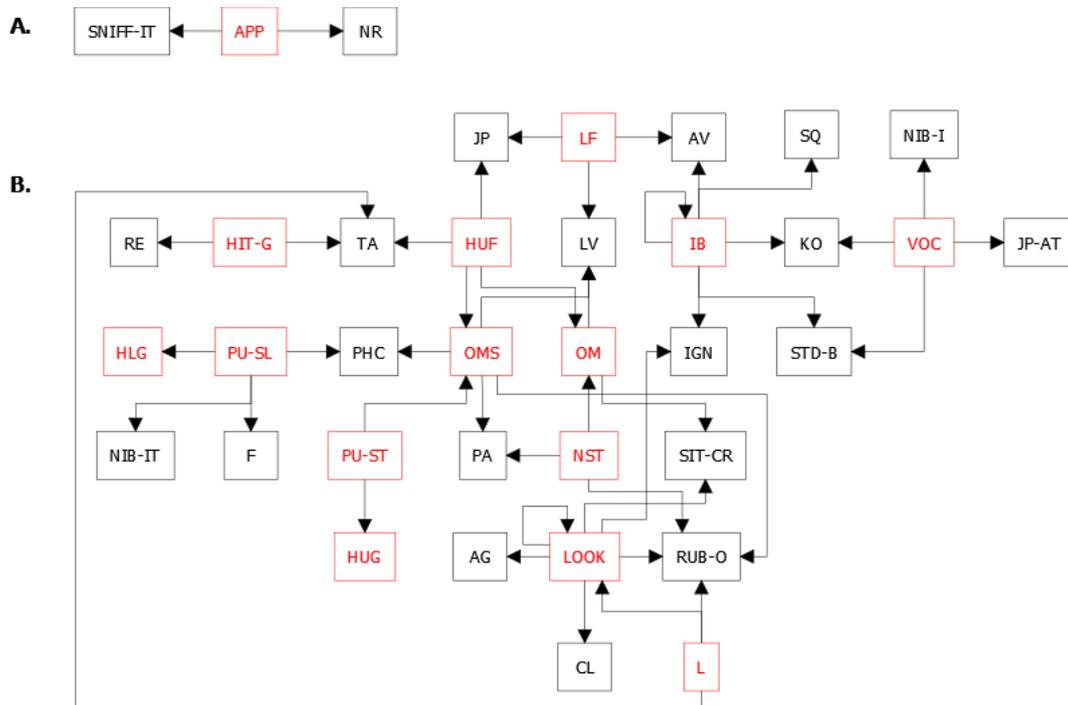


Abbildung 34. Fließdiagramm W1-4->M1 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2. N (Anzahl der Übergänge) = 1045. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

M1 kann auf ein Abbruchsignal mit einem Abbruchsignal („push away slightly“-> „hindleg grab“), mit einer soziopositiven Verhaltensweise („push away slightly“-> „physical contact“), sozinegativen Verhaltensweise („inhibited bite“-> „knock over“), submissiven Verhaltensweise („hit ground“-> „retreat“) oder neutralen Verhaltensweise („push away slightly“-> „nibble on itself“) reagieren (Abb. 36).

W5 des adulten Paares zeigt während signifikanter Verhaltenskopplungen mit M2 zehn verschiedene Abbruchverhaltensweisen. Zwölf Verhaltenskopplungen liegen vor.

M2 des adulten Paares reagiert auf Abbruchsignale des Weibchens mit Abbruchsignalen („open mouth slightly“ -> „push away strongly“; Abb. 37A), distanzvergrößernden („nose up strongly“ -> „leave“; Abb. 37B), dominanzrelevanten („lean forward“ -> „leave“; Abb. 37E), neutralen („lunge“->“no reaction“; Abb. 37C), soziopositiven Verhaltensweisen („look at“ -> „sniff individual’s body“; Abb. 37F) sowie sozinegativen Verhaltensweisen („approach“-> „slap“; Abb. 37D).

W5 weist im Vergleich zu W1-4 weniger Verhaltenskopplungen mit dem Männchen auf. Es liegen keine gleichen Verhaltenskopplungen vor. Die Verhaltensweisen der x-y Matrizen von W1-4 und W5 werden miteinander via Manteltest statistisch verglichen. Der p-Wert liegt bei 0.001. Somit liegt zwischen den Verhaltenskopplungen vom Weibchen zu dem Männchen zwischen der Gruppe und dem adulten Paar ein höchst signifikanter Zusammenhang vor. Das Verhalten vom Weibchen zum Männchen während unversöhnter Konflikte ist also in der Gruppe und im Paar ähnlich.

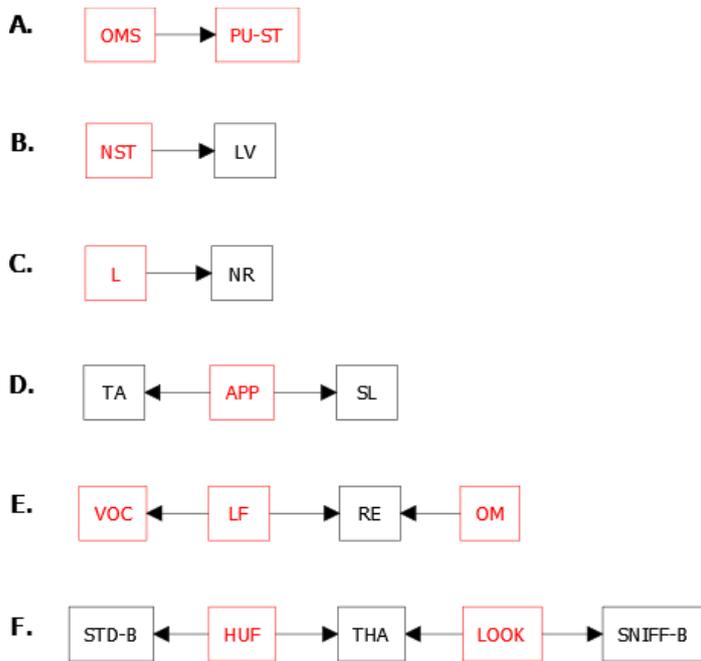


Abbildung 35. Fließdiagramm W5->M2 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2; C Verhaltenskopplung 3; D Verhaltenskopplung 4; E Verhaltenskopplung 5; F Verhaltenskopplung 6. N (Anzahl der Übergänge) = 62. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Neben den unversöhnten Konflikten werden auch die versöhnten Konflikte betrachtet.

Die Weibchen der adulten Gruppe haben mit dem Männchen während versöhnter Konflikte 27 Verhaltenskopplungen. 13 verschiedene Abbruchverhaltensweisen liegen vor.

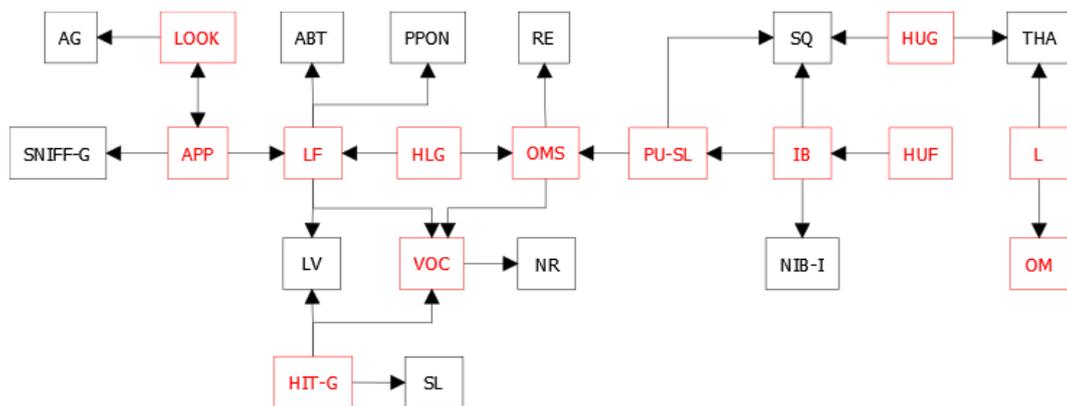


Abbildung 36. Fließdiagramm W1-4->M1 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. N (Anzahl der Übergänge) = 190. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Auf ein von den Weibchen gesendetes Abbruchsignal kann M1 zu einem mit einem Abbruchsignal reagieren („hindleg grab“ -> „open mouth slightly“). Zum anderen kann auf eine Abbruchverhaltensweise eine distanzvergrößernde („lean forward“-> „leave“), dominanzrelevante Verhaltensweise („lean forward“-> „put paw on nose“), neutrale („approach“-> „sniff ground“) oder soziopositive („inhibit bite“-> „nibble on individual“) folgen (Abb. 38).

Im Vergleich zu den unversöhnten Konflikten, bei denen das Männchen der Empfänger ist, treten hier übereinstimmende Verhaltenskopplungen auf, wie „look at“-> „avert gaze“, „lean forward“ -> „leave“, „inhibit bite“-> „squirm out“. Die während unversöhnter Konflikte auftretenden Abbruchsignale „nose up strongly“ und „push away strongly“ werden während versöhnter Konflikte nicht signifikant beobachtet.

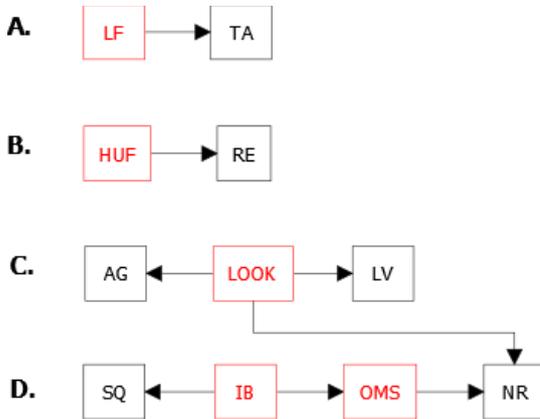


Abbildung 37. Fließdiagramm W5->M2 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte. Abbruchverhaltensweisen sind rot markiert. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2; C Verhaltenskopplung 3; D Verhaltenskopplung 4. N (Anzahl der Übergänge) = 32. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

W5 sendet an M2 während versöhnter Konflikte fünf verschiedene Abbruchsignale. Acht Verhaltenskopplungen liegen vor. Auf ein gesendetes Abbruchsignal kann als Reaktion ein Abbruchsignal („inhibited bite“ -> „open mouth slightly“; Abb.39 D), eine distanzvergrößernde („look at“ -> „leave“; Abb.39 C), dominanzrelevante („hold up forepaw“ -> „retreat“; Abb.39 B) und neutrale Verhaltensweise („open mouth slightly“ -> „no reaction“; Abb.39 D) folgen. M2 reagiert nicht mit soziopositiven Verhaltensweisen.

Im Vergleich zu unversöhnten Konflikten treten weniger Verhaltensweisen und Kopplungen auf. Es liegt keine gleiche Verhaltenskopplung vor.

W5 weist im Vergleich zu W1-4 weniger Verhaltenskopplungen mit dem Männchen auf. Es liegen gleichen Verhaltenskopplungen vor, wie „look at“-> „avert gaze“ und „inhibited bite“ -> „squirm out“.

Die Verhaltensweisen der x-y Matrizen von W1-4 und W5 werden miteinander via Manteltest statistisch verglichen. Der p-Wert beträgt 0.003. Somit liegt zwischen den Verhaltenskopplungen vom Weibchen zu dem Männchen zwischen der Gruppe und dem adulten Paar ein hoch signifikanter Zusammenhang vor. Das Verhalten vom Weibchen zum Männchen während versöhnter Konflikte ist in der Gruppe und im Paar ähnlich.

6.3.4 Fragestellung 4

Fragestellung 4 befasst sich mit der Häufigkeit des Versöhnungsverhaltens. Dabei geht Hypothesenpaar 4a davon aus, dass das Versöhnungsverhalten vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe häufiger auftreten könnte als in einem adulten Paar. In Hypothesenpaar 4b wird das Gleiche für das Verhalten vom Weibchen zum Männchen angenommen.

Ergebnisse

In der adulten Gruppe versöhnt sich das Männchen achtmal mit seinen Weibchen (Abb.40). Dabei versöhnt es sich mit W2 am häufigsten (viermal). Im Durchschnitt versöhnt sich das Männchen zweimal mit jedem Tier, bei Normierung der Werte. In dem adulten Paar zeigt das Männchen nach einem Konflikt fünfmal Versöhnungsverhalten.

Die statistische Analyse der Versöhnungshäufigkeit des Männchens zum Weibchen in einer Gruppe versus in einem Paar erfolgt mittels Manteltest. Der p-Wert beträgt 0,061 und zeigt einen Trend. Es liegt ein Unterschied im Versöhnungsverhalten vor.

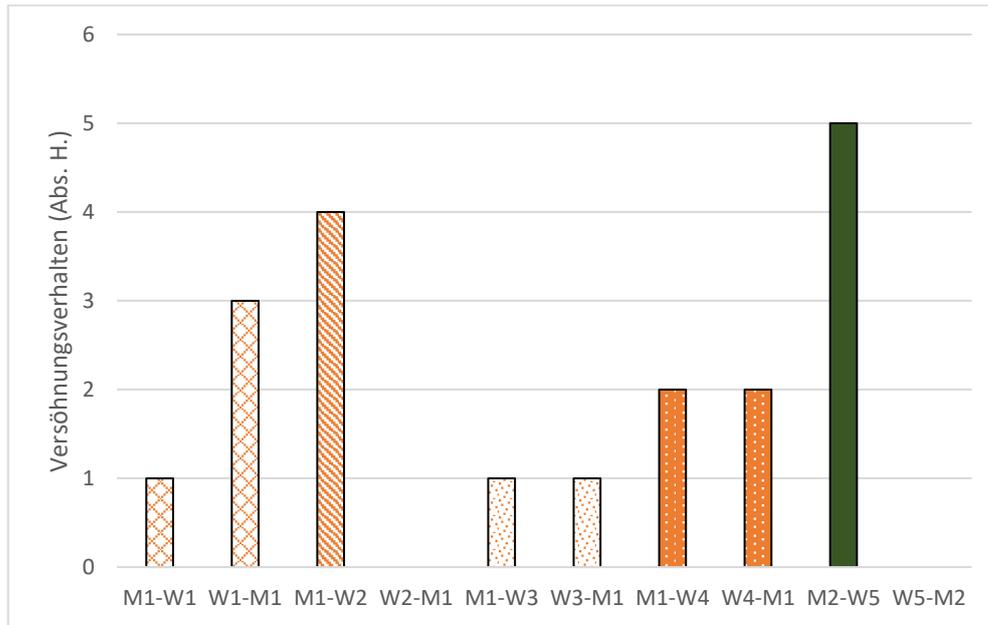


Abbildung 38. Absolute Häufigkeit des Versöhnungsverhaltens Männchen zum Weibchen und umgekehrt in adulter Gruppe und Paar. N (Individuen)=7, N (Observationen)=19.

In der adulten Gruppe zeigen alle Weibchen mindestens einmal Versöhnungsverhalten. W1 versöhnt sich am häufigsten mit M1 (dreimal) (Abb.40). W2 zeigt gegenüber M1 kein Versöhnungsverhalten. W5 des adulten Paares sendet kein Versöhnungsverhalten an M2.

Da die Matrix für die Versöhnung von W5 zu M2 Null ist, kann kein Manteltest für Hypothesenpaar 4b (Versöhnungshäufigkeit vom Weibchen zum Männchen in einer Gruppe versus in einem Paar) durchgeführt werden.

6.3.5 Fragestellung 5

Für Fragestellung 5 wird ermittelt, ob es einen Unterschied in der Häufigkeit des Auftretens von Konflikten pro Tier in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einem adulten Paar gibt.

Dafür wird die Anzahl der Konflikte pro Tag pro Tier in der adulten Gruppe versus in dem adulten Paar aufgetragen. Insgesamt wurden 18 Tage beobachtet. Nicht an allen Tagen sind Konflikte aufgetreten. Die Konflikte der adulten Gruppe wurden pro Tag summiert und durch fünf dividiert. Die mediane Konflikthäufigkeit beträgt bei der Gruppe 1,2, während sie bei dem adulten Paar bei 1 liegt (Abb.41).

Ergebnisse

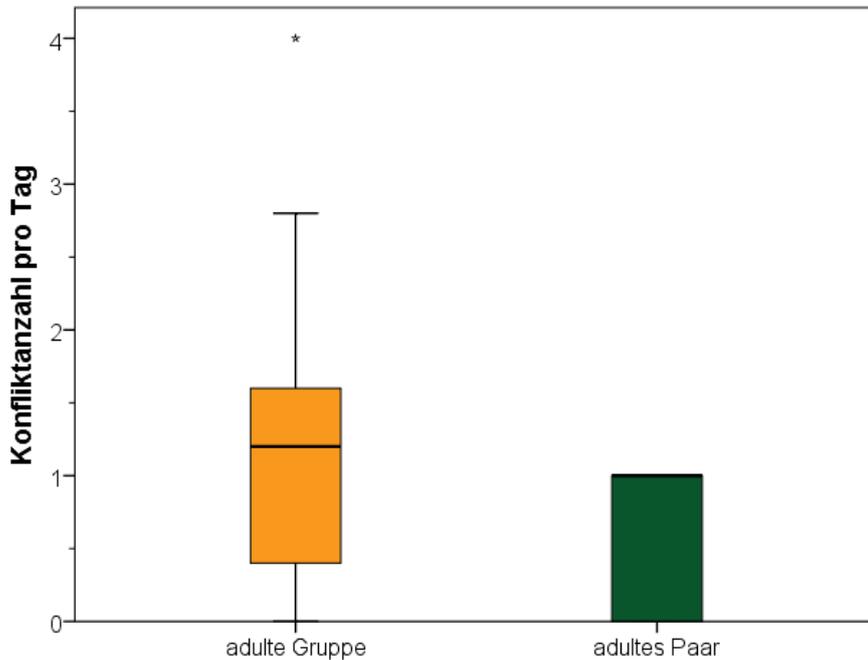


Abbildung 39. Konfliktanzahl pro Tag pro Tier. Inklusive Interventionen und Koalition. $N=7$; $N(\text{Observationen})=32,2$.

Die Konfliktanzahl pro Tier pro Tag in einer Gruppe versus in einem Paar wurde mittels Manteltest statistisch analysiert, wobei ein p-Wert von 0,95 vorliegt. Somit liegt ein Unterschied in der Konfliktanzahl vor.

6.3.6 Fragestellung 6

Fragestellung 6 befasst sich mit der medianen Konfliktdauer in der adulten Gruppe versus in dem adulten Paar. In Hypothese 6 gilt die Annahme, dass es einen Unterschied in der medianen Konfliktdauer in einer adulten Gruppe versus in einem adulten Paar geben kann.

Insgesamt wurde die Konfliktdauer von 53 Konflikten der adulten Gruppe mit 11 Konflikten des adulten Paares verglichen. Bei der adulten Gruppe sind die Interventionen und die Koalition inkludiert, dadurch kann eine Konfliktdauer auch doppelt vorkommen. Während der Interventionen liegen individuell unterschiedliche Konfliktdauern vor.

Die Paare der adulten Gruppe haben im Median jeweils eine längere Konfliktdauer als das adulte Paar (Abb. 42). W1 hat mit einem Median von 35,1 Sekunden die längsten Konflikte mit dem Männchen. W2 hingegen hat mit 11,9 Sekunden die mediane kürzeste Dauer. Das adulte Paar, M2 und W5, hat im Median eine Konfliktdauer von 6,02 Sekunden. Die Konfliktdauer von 53 Konflikten aus der adulten Gruppe wird zusammen mit der Konfliktdauer von jeweils 11 Konflikten des adulten Paares statistisch via Randomisierungstest analysiert (Tab. 9). Mit einem p-Wert von 0.094 ist keine Signifikanz feststellbar, jedoch ein Trend (Tab. 9).

Ergebnisse

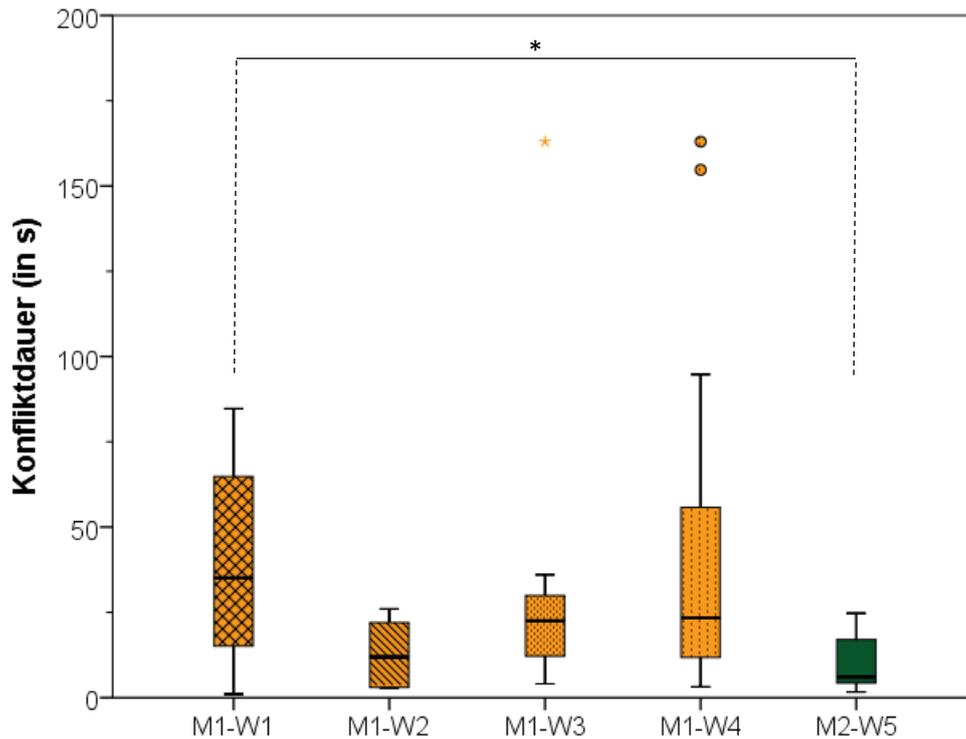


Abbildung 40. Konfliktdauer der Individuenkonstellationen mit Interventionen und Koalition. N (Individuen)=7, N(Observationen)=64. * $p=0.026$.

Auch wenn die Konfliktdauer aller Paare einzeln gewertet und mittels Randomisierungstest verglichen wird, so liegt keine Signifikanz vor.

Tabelle 9. Randomisierungstest der 2 Gruppen mit 1000 generierten Daten. Grau schattiert in der Spalte df sind die Freiheitsgrade. Hellgrau der Zähler, Dunkelgrau der Nenner.

	df	SS	MS	F	p
Groups	1	3888.9	3888.9	2.901	0.094
Error	62	83120.1	1340.6		
Total	63	87009.0			

Wird jedoch nur die Paarkonstellation M1 und W1 aus der adulten Gruppe mit der Paarkonstellation M2 und W5, dem adulten Paar, mittels Randomisierungstest verglichen, tritt ein signifikanter Unterschied in der Konfliktdauer ($p=0.026$) auf (Tab. 10).

Tabelle 10. Randomisierungstest von M1W1 und M2W5 mit 1000 generierten Daten. Grau schattiert sind die Freiheitsgrade. Hellgrau der Zähler, Dunkelgrau der Nenner.

	df	SS	MS	F	p
Groups	1	3143.8	3143.8	5.725	0.026
Error	21	11531.1	549.1		
Total	22	14674.8			

6.3.7 Fragestellung 7

Fragestellung 7 befasst sich mit den Dominanzbeziehungen in der adulten Gruppe. Es wird angenommen, dass es Rangunterschiede in der adulten Gruppe gibt, die sich in dominanzrelevanten Verhaltensweisen zeigen.

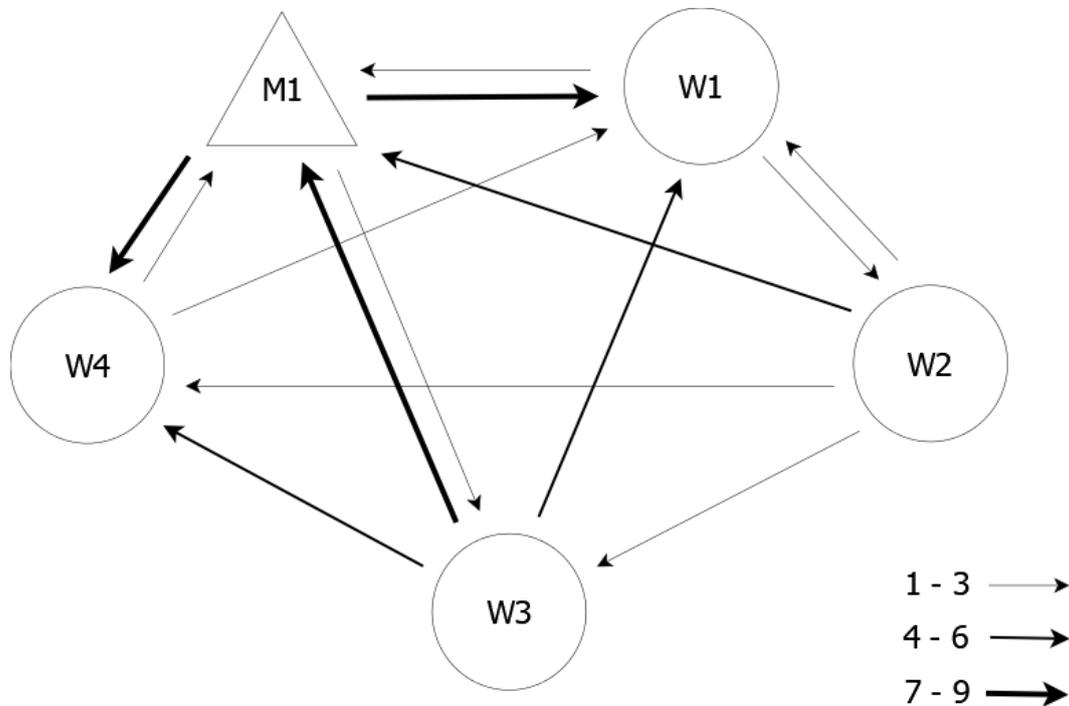


Abbildung 41. Gewonnene Konflikte der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären. Absolute Häufigkeit des gesamten Konfliktaufkommens. $N(\text{Individuen})=5$, $N(\text{Observationen})=65$.

In einem Soziogramm sind die gewonnenen Konflikte aufgetragen, die sich in der adulten Gruppe zwischen den Gruppenmitgliedern ereigneten (Abb. 43). Es werden alle 65 Konflikte berücksichtigt, die in der Gruppe auftraten, ebenso wie Interventionen und die Koalition. Es ist zu erkennen, dass das Männchen die meisten Konflikte gegenüber W1 und W4 gewinnt, W3 die meisten Konflikte gegen das Männchen. W2 hat wenige Konflikte und lediglich W1 gewinnt einen Konflikt gegen W2. 30 Individuale Konflikte sind unentschieden. W4 hat mit 12 unentschiedenen Konflikten die meisten, während W2 keinen unentschiedenen Konflikt aufweist. Acht von 18 unentschiedenen Gruppenkonflikten liegen zwischen M1 und W4 vor.

Tabelle 11. Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) für adulte Gruppe.

Individuum	Summe der Individualkonflikte	Gewonnene Konflikte	Dominanzindex nach Craig und Guhl (1969)
W2	10	9	0,9
W3	22	16	0,72727273
M1	45	18	0,4
W4	30	4	0,13333333
W1	23	2	0,08695652

Ergebnisse

Anhand der gewonnenen Konflikte kann der Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) berechnet werden. Es entsteht folgende Rangfolge von oben nach unten: W2, W3, M, W4, W1 (Tab. 11).

Der Direction Inconsistency Index (DI) nach Noë et al. (1980) wurde anhand aller gezeigten submissiven Verhaltensweisen berechnet.

Table 12. DI aller Individuen der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenhörnchen.

Individuum	DI
W2	0
W3	0
W4	0
M	0,07
W1	0,08

Für W2, W3 und W4 liegt ein DI mit dem Wert Null vor (Tab. 12). Dies ist damit zu begründen, dass bei den Tieren eine Richtung zu einem Individuum vorliegt, in die keine submissiven Verhaltensweisen gezeigt wurden. So hat beispielsweise W2 einmal W1 gegenüber submissives Verhalten gezeigt und sonst keinem Individuum.

Der Dominance Consistency Index (DCI) wurde ebenso anhand aller gezeigten submissiven Verhaltensweisen berechnet.

Table 13. DCI aller Individuen der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenhörnchen.

Individuum	DCI
W2	1
W3	1
W4	1
M1	0,78
W1	0,71

W2, W3 und W4 haben einen DCI von 1, während das Männchen einen DCI von 0,78 und W1 einen DCI von 0,71 aufweist (Tab. 13).

Zuletzt wird der Landau Linearitätsindex für die adulte Gruppe berechnet (Formel 11). In der adulten Gruppe beträgt der Landau Linearitätsindex (h) 1. Dieser ergibt sich wie folgt: M1 dominiert zwei Tiere, W1 keines, W2 dominiert vier, W3 dominiert drei und W4 dominiert eines.

In der adulten Gruppe beträgt der Landau Linearitätsindex (h) 1. Dieser ergibt sich wie folgt: M1 dominiert zwei Tiere, W1 keines, W2 dominiert vier, W3 dominiert drei und W4 dominiert eines.

Formel 11. Landau Index Berechnung adulte Gruppe.

$$h = \frac{12}{5^3 - 5} * \left(\left(2 - \frac{(5-1)}{2} \right)^2 + \left(0 - \frac{(5-1)}{2} \right)^2 + \left(4 - \frac{(5-1)}{2} \right)^2 + \left(3 - \frac{(5-1)}{2} \right)^2 + \left(1 - \frac{(5-1)}{2} \right)^2 \right)$$

$$h = \frac{12}{5^3 - 5} * (10)$$

6.3.8 Fragestellung 8

Es wird für Fragestellung 8 angenommen, dass das Weibchen dominant gegenüber dem Männchen ist. Dabei wird nicht zwischen der adulten Gruppe und dem adulten Paar unterschieden.

Innerhalb der adulten Gruppe werden lediglich die Weibchen betrachtet, welche mit M1 Nachwuchs gezeugt haben (W2 und W3). Die berechneten Dominanzindizes (siehe 6.3.7) der adulten Gruppe zeigen, dass die beiden Weibchen in der Rangfolge über M1 stehen. Für das adulte Paar kann kein Dominanzindex berechnet werden. Es erfolgt eine Betrachtung der Verhaltenskopplungen vom Männchen zum Weibchen und umgekehrt. Eine Markow-Ketten Analyse wird durchgeführt und die Ergebnisse in Fließdiagrammen dargestellt. Im Fokus stehen dominanzrelevante Verhaltensweisen und die Reaktionen darauf.

Zu den Verhaltensweisen, welche auf eine Dominanz gegenüber einem anderen Individuum hinweisen, zählen „hug“ (HUG), „mount“ (MT) und „stand over“ (STD-O), während die Verhaltensweisen „avoid“ (AV), „flee“ (FL), „head down“ (HD), „put paw on nose“ (PPON), „retreat“ (RE) und „sit in crouched posture“ (SIT-CR) zu den submissiven Verhaltensweisen gerechnet werden. Die erwähnten Verhaltensweisen sind in den Fließdiagrammen rot markiert.

Für die adulte Gruppe sowie für das adulte Paar können Verhaltenskopplungen lediglich auf dem Signifikanzniveau der C2-Werte ermittelt werden. Es liegen keine signifikanten Kopplungen auf dem C3-Niveau vor. Insgesamt wird zwischen versöhnten und unversöhnten Konflikten unterschieden.

6.3.8.1 Adulte Gruppe

Zunächst wird die Paarkonstellation von M1 und W2 betrachtet. Für die unversöhnten Konflikte kann für beide Richtungen kein Fließdiagramm erstellt werden, da keine Signifikanz auf dem C2-Niveau erreicht wird. Dies gilt ebenfalls für die versöhnten Konflikte mit W2 als Senderin.

Bei den Verhaltensweisen, welche das Männchen an das Weibchen während versöhnter Konflikte sendet, liegt eine signifikante Verhaltenskopplung vor. So folgt auf ein „retreat“ von M1 ein „leave“ von W2 (Abb. 44).



Abbildung 42. Fließdiagramm M1->W2 dominanzrelevante Verhaltenskopplung während versöhnter Konflikte, C2-Werte. Rot markiert ist die dominanzrelevante Verhaltensweise. N (Anzahl der Übergänge) = 1. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Somit liegt für die Paarkonstellation von M1 und W2 nur eine Verhaltenskopplung vor, in der M1 eine submissive Verhaltensweise an W2 sendet. Darauf folgt eine Distanzvergrößernde Verhaltensweise von W2.

Des Weiteren wird die Paarkonstellation von M1 und W3 analysiert. Die unversöhnten Konflikte ergeben für M1 als Sender der Verhaltensweise und W3 als Empfängerin 16 Verhaltenskopplungen. Davon entfallen drei auf dominante Verhaltenskopplungen von M1 zu W3, neun auf submissive Verhaltenskopplungen von M1 an W3 und vier auf submissive Verhaltenskopplungen von W3 zu M1 (Abb. 45).

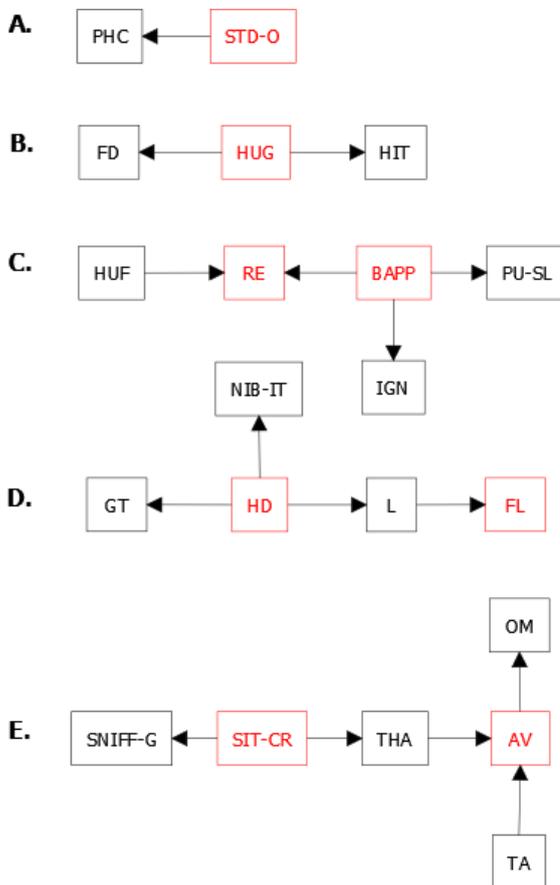


Abbildung 43. Fließdiagramm M1->W3 dominanzrelevante Verhaltenskopplung während unversöhnter Konflikte, C2-Werte. Rot markiert sind die dominanzrelevanten Verhaltensweisen. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2; C Verhaltenskopplung 3; D Verhaltenskopplung 4; E Verhaltenskopplung 5. N (Anzahl der Übergänge) = 31. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Es werden die submissiven Verhaltensweisen „avoid“ (AV), „backward approach“ (BAPP), „flee“ (FL), „head down“ (HD), „retreat“ (RE) und „sit in crouched posture“ (SIT-CR) sowie die Dominanz symbolisierenden Verhaltensweisen „hug“ (HUG) und „stand over“ (STD-O) gezeigt (Abb.45). Auf eine dominanzrelevante Verhaltensweise kann ein Abbruchsignal

(„lunge“), eine neutrale („nibble on itself“) oder sozionegative („hit“) Verhaltensweise folgen.

Wenn W3 die Senderin der Verhaltensweisen und M1 Empfänger ist, ergeben sich 14 Verhaltenskopplungen bei unversöhnten Konflikten.

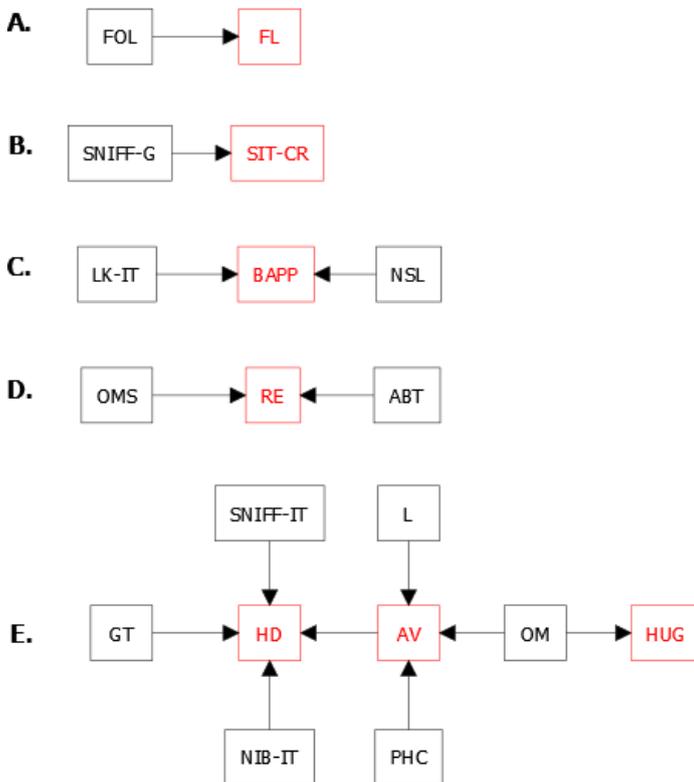


Abbildung 44. Fließdiagramm W3->M1 dominanzrelevante Verhaltenskopplungen während unversöhnter Konflikte, C2-Werte. Rot markiert sind die dominanzrelevanten Verhaltensweisen. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2; C Verhaltenskopplung 3; D Verhaltenskopplung 4; E Verhaltenskopplung 5. N (Anzahl der Übergänge) = 21. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

M1 zeigt W3 gegenüber 13 submissive Verhaltenskopplungen, wobei die submissiven Verhaltensweisen „avoid“ (AV), „backward approach“ (BAPP), „flee“ (FL), „head down“ (HD), „retreat“ (RE) und „sit in crouched posture“ (SIT-CR) auftreten. W3 zeigt wiederum keine submissiven Verhaltensweisen. Eine dominante Verhaltensweise tritt mit „hug“ bei M1 als Reaktion auf ein „open mouth“ von W3 auf (Abb. 46). Einer neutralen oder sozionegativen Verhaltensweise von W3 kann eine dominanzrelevante Verhaltensweise seitens M1 folgen.

Die versöhnten Konflikte ergeben andere Verhaltenskopplungen als die unversöhnten Konflikte zwischen M1 und W3. Des Weiteren liegen weniger Verhaltenskopplungen und weniger dominanzrelevante Verhaltensweisen bei versöhnten Konflikten vor.

Ist M1 Sender der Verhaltensweisen, treten sechs Verhaltenskopplungen mit submissiven Verhaltensweisen, wie „head down“ (HD), „put paw on nose“ (PPON) und „sit in crouched posture“ (SIT-CR), gegenüber W3 auf. W3 zeigt keine submissiven Verhaltensweisen. Auf dominanzrelevante Verhaltensweisen kann eine neutrale („sniff ground“) oder sozionegative („hit“) Verhaltensweise folgen (Abb. 47).

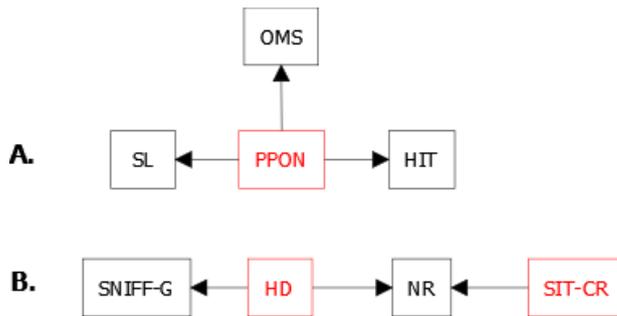


Abbildung 45. Fließdiagramm M1->W3 dominanzrelevante Verhaltenskopplung während versöhnter Konflikte, C2-Werte. Rot markiert sind die dominanzrelevanten Verhaltensweisen. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2. N (Anzahl der Übergänge) = 9. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Zwischen den zwei Konfliktarten lassen sich Unterschiede feststellen. PPON wurde in unversöhnten Konflikten gar nicht gezeigt. Des Weiteren folgen auf die Verhaltensweise „head down“ (HD), anders als bei unversöhnten Konflikten, hier „sniff ground“ (SNIFF-G) und „no reaction“ (NR). Bei unversöhnten Konflikten knüpfen zudem an HD die Verhaltensweisen „grasp tail“ (GT), „lunge“ (L) und „nibble on itself“ (NIB-IT) an.

Ist W3 Senderin und M1 Empfänger, reagiert M1 dreimal mit submissiven Verhaltensweisen auf das Verhalten von W3. W3 sendet „squirm out“ (SQ) und „no reaction“ (NR), während M1 mit „put paw on nose“ (PPON) sowie „sit in crouched posture“ (SIT-CR) reagiert (Abb. 48).



Abbildung 46. Fließdiagramm W3->M1 dominanzrelevante Verhaltenskopplungen während versöhnter Konflikte, C2-Werte. Rot markiert sind die dominanzrelevanten Verhaltensweisen. N (Anzahl der Übergänge) = 5. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Zwischen den zwei Konfliktarten lassen sich Unterschiede feststellen. PPON wurde in unversöhnten Konflikten gar nicht gezeigt. Die Verhaltensweise „sit in crouched posture“ (SIT-CR) wird in unversöhnten Konflikten zusammen mit „sniff ground“ (SNIFF-G) gezeigt, während bei versöhnten Konflikten „no reaction“ (NR) der Verhaltensweise vorsteht.

Zusammenfassend liegen zwischen M1 und W3 unterschiedliche Anteile an signifikanten Verhaltenskopplungen vor. M1 sendet an W3 32mal submissive Verhaltensweisen während W3 viermal submissives Verhalten sendet.

6.3.8.2 Adultes Paar

Zuletzt wird die Paarkonstellation M2 und W5, das adulte Paar aus dem Zoologischen Garten Magdeburg, betrachtet. Im Vergleich zur Paarkonstellation M1 und W3 liegen insgesamt weniger Verhaltenskopplungen vor.

Ist M2 Sender und W5 Empfängerin, zeigt M2 während eines unversöhnten Konfliktes „avoid“ (AV) als submissive Verhaltensweise woraufhin W5 mit „nose up strongly“ (NO-ST) reagiert. W5 zeigt viermal submissive Verhaltenskopplungen, es treten die Verhaltensweisen „head down“ (HD), „put paw on nose“ (PPON) und „retreat“ (RE) auf (Abb.49).

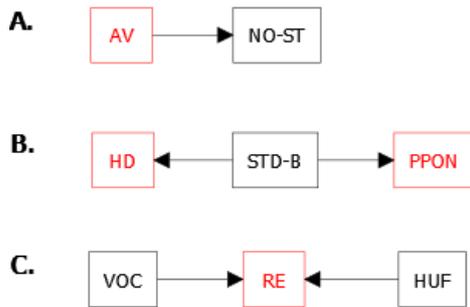


Abbildung 47. Fließdiagramm M2->W5 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei unversöhnten Konflikten, C2-Werte. Rot markiert sind die dominanzrelevanten Verhaltensweisen. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2; C Verhaltenskopplung 3. N (Anzahl der Übergänge) = 5. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Ist W5 Senderin und M2 Empfänger, sendet W5 dreimal submissive Verhaltensweisen und M2 zeigt zweimal eine submissive Reaktion auf W5 (Abb. 50). Drei der vier dominanzrelevanten Verhaltensweisen treten signifikant häufiger auf, wenn M1 Sender ist (HD, PPON, RE). Allerdings liegen andere Verhaltenskopplungen vor. Auf eine distanzverringende und sozionegative Verhaltensweise kann eine submissive Verhaltensweise von M2 gezeigt werden (Abb. 50).

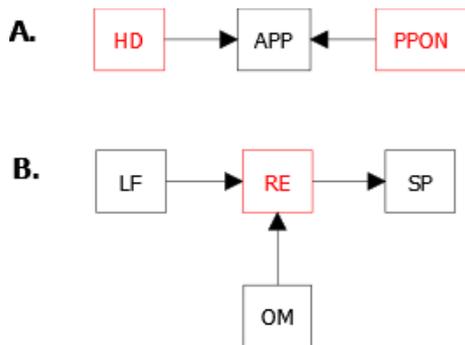


Abbildung 48. Fließdiagramm W5->M2 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei unversöhnten Konflikten, C2-Werte. Rot markiert sind die dominanzrelevanten Verhaltensweisen. A Verhaltenskopplung 1; B Verhaltenskopplung 2. N (Anzahl der Übergänge) = 11. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Während versöhnter Konflikte gibt es weniger Verhaltenskopplungen als während unversöhnter Konflikte. Nur eine Verhaltenskopplung mit der Verhaltensweise „retreat“ lässt sich für beide Sender-Konstellationen signifikant herausstellen.

M2 sendet bei versöhnten Konflikten „retreat“ an W5, welches darauf mit „turn away“ reagiert (Abb. 51).



Abbildung 49. Fließdiagramm M2->W5 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei versöhnten Konflikten, C2-Werte. Rot markiert ist die dominanzrelevante Verhaltensweise. N (Anzahl der Übergänge) = 1. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Umgekehrt sendet W5 während versöhnter Konflikte „hold up forepaw“ an M2, woraufhin dieses mit „retreat“ reagiert (Abb. 52).



Abbildung 50. Fließdiagramm W5->M2 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei versöhnten Konflikten, C2-Werte. Rot markiert ist die dominanzrelevante Verhaltensweise. N (Anzahl der Übergänge) = 1. Abkürzungen der Verhaltensweisen siehe 13.2 Ethogramm.

Zusammenfassend können für jede Paarkonstellation die submissiven Verhaltensweisen aufsummiert sowie Männchen und Weibchen gegenübergestellt werden. Bei dem adulten Paar zeigte M2 gegenüber W5 sechsmal submissives Verhalten und W5 gegenüber M2 ebenfalls sechsmal. Bei der adulten Gruppe zeigt M1 einmal submissives Verhalten gegenüber W2, W2 keinmal gegenüber M1, M1 32mal gegenüber W3 und W3 viermal gegenüber M1.

7. Diskussion

7.1 Methodendiskussion

Zuerst muss der Beobachtungsort in die Diskussion der Daten mit einbezogen werden, da es sich bei den beobachteten Tieren um Zootiere handelt. Die äußeren Umstände, wie laute Geräusche, Entfernen von Duftmarkierungen durch Käfigreinigung, eingeschränkte Bewegung und viele weitere Faktoren sind potenzielle Stressoren, die sich negativ auf das Verhalten und Wohlergehen der Tiere auswirken können (Morgan & Tromborg, 2007).

Die Aktivitäten waren in beiden Situationen sehr ähnlich verteilt: Die Fütterung nahm im Zoo weniger Zeit in Anspruch, die Ruhephasen waren in beiden Situationen fast gleich, das Aufmerksamkeitsverhalten war bei kleinen und mittleren Männchen signifikant unterschiedlich, die Bewegungsaktivitäten waren bei großen Männchen und Weibchen ähnlich, die Körperpflege fand nur bei den Weibchen im Zoo signifikant häufiger statt. Die Häufigkeit sozialer Interaktionen war bei großen Männchen und Weibchen im Zoo etwas höher. Agonistisches Verhalten trat bei Männchen im Zoo häufiger auf, mit Ausnahme von ritualisierten Kämpfen. Die Abfolge des agonistischen Verhaltens war im Zoo besser vorhersehbar. Es konnten keine Unterschiede in der Eskalationstendenz zu potenziell verletzenden Kämpfen festgestellt werden.

Hanson et al. (1976) beobachteten, dass Verhalten von Rhesusaffen beim Auftreten von lauten und unangenehmen Geräuschen. Dabei gab es die Möglichkeiten, das Erscheinen der Geräusche zu kontrollieren oder ihnen ausgesetzt zu sein. Die Tiere, welche die Kontrolle über das Auftreten lauter, unangenehmer Geräusche hatten, wiesen, niedrigere Cortisolwerte auf als die Rhesusaffen, denen die Möglichkeit verwehrt blieb. Das Entfernen von Duftmarken beispielsweise durch die Käfigreinigung kann die Aggression erhöhen, wie es bei Mäusen in Gruppenhaltung gezeigt wurde (Van Loo et al., 2001). Dass eine eingeschränkte Bewegung abnormales Verhalten fördern kann, beobachtete Levy (1944) bei Hühnern. Diese zeigten in Legekäfigen eine Abfolge von Drehkrämpfen des Kopfes, die häufiger und intensiver waren als die Bewegungen von Hühnern in Ställen oder in Freilandhaltung. Levy (1944) bezeichnete dies auch als Bewegungsfrustration. Dennoch vermuten Morgan & Tromborg (2007), dass nicht die Quantität des dem Tier zur Verfügung stehenden Raumes wichtig ist, sondern seine Qualität. Letzteres bezieht sich auf die Verhaltensmöglichkeiten, die ein Gehege bzw. Käfig einem Tier bieten kann. Allerdings gibt es auch Studien, die insbesondere das Verhalten von Tieren im Zoo und in freier Wildbahn verglichen und keine großen Unterschiede gefunden haben. Höhn et al. (2000) untersuchten im direkten Vergleich das Verhalten von Grauen Riesenkängurus (*Macropus giganteus*) im Zoo sowie in freier Wildbahn. So nahm die Fütterung im Zoo weniger Zeit in Anspruch als in freier Wildbahn, die Ruhephasen sowie die Bewegungsaktivitäten waren ähnlich. Im Zoo kam es jedoch zu vermehrtem agonistischem Verhalten der Männchen, mit Ausnahme von ritualisierten Kämpfen. Zudem konnten wohl keine Unterschiede in der Eskalationstendenz zu potenziell verletzenden Kämpfen festgestellt werden (Höhn et al., 2000).

Die Nähe zu dem Menschen kann das Verhalten der Tiere ebenso beeinflussen. Sperscoski et al. (2012) wiesen bei Mähnenwölfen in freier Wildbahn einen anthropogenen Einfluss, der zu einer Erhöhung des Nebennierenrindensteroids führte, nach. Vor allem Besucher können das Verhalten der Tiere beeinflussen, auch Besuchereffekt genannt (Hosey, 2000). Rotwölfe reagieren beispielsweise auf eine steigende Besucherzahl mit erhöhter Aggression oder anderen unerwünschten Verhaltensweisen (Morgan & Tromborg, 2007;

Shotkoski, 2016). Allerdings muss der Kontakt zu einem Zoobesucher für ein Zootier nicht nur negativ korreliert sein (Sherwen & Hemsworth, 2019). Es gibt ebenso neutrale Interaktionen wie beispielsweise bei Feliden (Margulis et al., 2003) oder Erdmännchen (Sherwen et al., 2014), bei denen keine Verhaltensbeeinflussung durch den Besucher dokumentiert wurde. Des Weiteren wurden ebenso positive Interaktionen mit Besuchern beschrieben, wie beispielsweise bei Orang-Utans. Diese positionierten sich lieber vor einer Scheibe, die Besuchern zugewandt war, als vor einer abgedeckten Scheibe ohne Sicht auf Besucher (Bloomfield et al., 2015). Während der Vorbeobachtungen sowie während der Datenaufnahme konnte beobachtet werden, dass das Verhalten der Weißrüssel-Nasenhären von den Besuchern beeinflusst wurde. Die Tiere zeigten in beiden Zoos die „upright posture“ gegenüber Besuchern mit einer möglichen Futterquelle. Im Tierpark Nordhorn dürfen die Besucher einen Großteil der Tiere mit Pellets füttern. Auch bei den Weißrüssel-Nasenhären wurde von den Besuchern während der Datenaufnahme etwas in das Gehege gegeben. Allerdings geschah dies im Gehegeabschnitt (4D), welcher nicht gut einsehbar war. Aus den beiden oben genannten Gründen wurde das Verhalten der Tiere in diesem Bereich aus der Datenauswertung herausgenommen. Während des Aufenthalts in den anderen Gehegebereichen wurden die Tiere wohl nicht stark von den Besuchern beeinflusst. Im Zoologischen Garten Magdeburg gab es ebenso Gehegeabschnitte (4I-4J,5I-5J), in denen bei Führungen die Tiere zusätzlich mit Pellets gefüttert wurden. Auf die Fütterung der Tiere wurde während der Datenaufnahme verzichtet. Trotz dessen zeigten die Tiere gelegentlich die „upright posture“, wenn eine Führungsgruppe sich dem Gehege näherte. Des Weiteren führte die Fütterung durch den/die Tierpfleger/innen zu Verhaltensänderungen. Während des Aufenthalts eines Tierpflegers im Außengehege zum Zeitpunkt der Fütterung, waren die Weißrüssel-Nasenhären aufgeregter als in Abwesenheit dessen. Im Tierpark Nordhorn zeigten die Weißrüssel-Nasenhären zusätzlich aufgeregtes Verhalten, wenn sich ein/e Tierpfleger/in im Innengehege oder im Vorgatterbereich aufhielt.

Ebenfalls Auswirkungen auf das Verhalten der Tiere kann die Anwesenheit eines Beobachters haben, auch Beobachtereffekt genannt (Naguib, 2006). Die Vorbeobachtungen dienten als Gewöhnung an die Anwesenheit der Beobachterin. Um mögliche Fehlerquellen bereits im Vorfeld zu erkennen und beheben zu können, wurde besagte Vorbeobachtungszeit eingerichtet. In dieser Zeit wurde die Findung des übersichtlichsten Beobachtungsstandortes mit Hilfe einer Heatmap-Erstellung ermittelt. Es wurde versucht, einen Überblick über die Hauptaufenthaltsorte der Tiere im Gehege zu gewinnen, damit sich die Tiere möglichst wenig außerhalb des Sichtfeldes aufhielten. Damit die Beobachtungen während der Aktivitätszeiten der Tiere stattfanden, wurde ein Aktogramm für jedes Tier erstellt. Dies gewährleistete eine möglichst optimale Zeitausnutzung, um die höchste Datenausbeute zu erhalten. Während der Vorbeobachtungen wurde zudem versucht, die Vokalisation mit einem Diktiergerät (H1 Handy Recorder Vers. 2.0 Zoom) zu erfassen. Die gleichzeitige Nutzung von Videokamera und Diktiergerät erwies sich als schwierig. Aufgrund dessen wurde sich dafür entschieden, nur zu filmen, da über die Videokamera simultan Geräusche aufgezeichnet werden konnten. Zudem wurde so die Wahrscheinlichkeit erhöht eine genauere Zuordnung von Laut und zugehörigem Individuum zu ermöglichen.

Die Videoaufnahme bietet die Möglichkeit einer sehr detaillierten Verhaltensbeobachtung. Eine Videoanleitung konnte eine einheitliche Datenaufnahme in beiden Zoos gewährleisten. Für das Filmen einer Gruppe wurde ein hohes Maß an Konzentration gefordert. Während der Aufnahme mussten alle Tiere im Auge behalten werden, da nach einem Konflikt kein Paar gefilmt werden durfte, das bereits einen

Konflikt begonnen hatte. Außerdem musste auf sehr große Entfernungen, insbesondere im Zoologischen Garten Magdeburg, gefilmt werden. Das technische Equipment konnte allerdings in der Nahaufnahme gute Ergebnisse bezüglich der Auflösung erzielen. Jedoch war die Mimik der Tiere zum Teil schwierig zu erkennen, da der gesamte Körper inklusive Schwanzbewegungen eingefangen werden musste. Zudem bestand die Schwierigkeit darin, die Tiere über zwei Ebenen zu filmen. Ein Konflikt konnte zum Beispiel auf dem Boden beginnen und anschließend auf einem Baum fortgesetzt werden. Dabei konnte sich ein Kontrahent noch auf dem Boden aufhalten, während der andere bereits einen Baum emporgeklettert war. Die Muskeln von kleineren Tieren sind schneller und gewährleisten so eine schnellere Ausführung von Bewegungen (Hill, 1950). Daher führen Weißrüssel-Nasenbären aufgrund ihrer geringen Körpergröße jegliche Bewegungen schneller aus, als es beispielsweise die verhältnismäßig größeren Wölfe tun. Da für die Analyse eines Konfliktes allerdings immer beide Kontrahenten im Video zu sehen sein mussten, konnte schnell ein Teil des Konfliktes durch die zu langsame Kameraführung fehlen. Unvollständige Videosequenzen konnten in der Analyse nicht berücksichtigt werden. Daher wurden insgesamt mehr Konflikte dokumentiert als ausgewertet. Konflikte, die während der Fütterung entstanden, weisen eine andere Motivation auf, weshalb diese nicht in die Datenauswertung eingingen. Zudem hielt sich im Tierpark Nordhorn während der kommentierten Fütterung ein/e Tierpfleger/in im Gehege auf, was das Verhalten der Tiere beeinflusste.

Des Weiteren muss die Auswertung der Daten diskutiert werden. Bezüglich der Analyse der Lautäußerungen ergaben sich einige Schwierigkeiten. Zum Teil war es problematisch die Laute einem Individuum fest zuzuordnen, weil die Tiere gleichzeitig vokalisiert. Da nur ausgewählte Laute ausgewertet wurden, wurde bei Unsicherheiten keine Auswertung vorgenommen. Während eines Konfliktes war es zudem, trotz der Videoaufnahme, nicht leicht zu bestimmen, von welchem Tier die Laute ausgingen. Für folgende Studien könnte ein anderes Mikrofon genutzt werden. Jedoch würde ein in das Gehege gehaltenes Mikrofon ungewünschte Verhaltensweisen bei den Tieren hervorrufen, da Weißrüssel-Nasenbären aufgrund ihrer Neugier schnell abgelenkt sind. Es könnte jedoch ein Richtmikrofon verwendet werden. Dieses nimmt primär den frontal eintreffenden Schall auf, während Schall aus anderen Richtungen gedämpft wird. Dadurch kann auch auf eine gewisse Distanz zu der Schallquelle, hier das vokalisierende Tier, ein Laut aufgezeichnet werden.

Die Videoauswertung wurde ebenso durch einige Faktoren erschwert. Trotz Festlegung eines geeigneten Beobachtungsstandortes konnte die Sicht auf einen Konflikt durch andere Gruppenmitglieder verdeckt werden, vor allem während Gruppenkonflikten mit mehr als zwei Individuen. Des Weiteren kann durch die Voreingenommenheit des Beobachters eine unbewusste Einflussnahme stattfinden, auch „observer bias“ genannt (Naguib, 2006, S.40), was die Daten verfälscht. So könnte beispielsweise eine nicht eindeutig zuzuordnende Verhaltensweise in eine Kategorie sortiert werden, die die Beobachterin erwarten würde. Die Ergebnisse reflektieren dann die Erwartungshaltung der Beobachterin. Um diesem zu entgehen, wurde vor der Datenaufnahme in den Vorbeobachtungen und mittels Hinzunahme von Literatur ein Ethogramm erstellt. Naguib (2006) betont, dass eine klare Definition einzelner Verhaltensweisen und -kategorien nötig ist, um diese möglichst frei von der eigenen Erwartung notieren zu können.

Um keine Voreingenommenheit durch Tiernamen zu bekommen, auch im Zuge des Anthropomorphismus beschrieben (Karlsson, 2012), wurden in der Arbeit und während der Beobachtungen ohne die Tiernamen der Nordhorner Gruppe gearbeitet. Die

Weißrüssel-Nasenbären des Zoologischen Garten Magdeburgs hatten von vornherein keine Namen.

Insgesamt konnten wenige Konflikte im adulten Paar und in der adulten Gruppe verzeichnet werden. Durch diese geringe Datenlage und vor allem weil pro Tag im Durchschnitt lediglich ein Konflikt auftrat, wurde auf die Verwendung des Medians wegen fehlender Aussagekraft verzichtet. Um einen Überblick über die Datenlage zu geben, wurde mit der absoluten Häufigkeit gearbeitet.

Der Randomisierungstest wurde verwendet, um die Konfliktdauer in der adulten Gruppe mit der im adulten Paar zu vergleichen. Dabei wird mit Intervalldaten gerechnet. Der Test vergleicht alle Daten und nimmt keine Erwartungsverteilungen vor. Der Vorteil des Randomisierungstests ist, dass die Individuenanzahl nicht gleich sein muss, weshalb ein Vergleich zwischen einem Paar mit zwei und einer Gruppe mit fünf Individuen mittels dieses Tests möglich war.

Um Verhaltensabfolgen zu ermitteln, erfolgte eine Sequenzanalyse via Markow-Ketten. Eine programmierte automatisierte Auswertung war durch die Art der Datengenerierung aus dem Programm Solomon Coder (Peter, 2019) nicht möglich. Eine händische Auswertung musste erfolgen, diese war sehr fehleranfällig. Außerdem konnten bei der Markow-Ketten-Analyse nur wenige, bis keine Signifikanzen auf dem dritten Signifikanzniveau ermitteln werden. Für eine ausgedehnte erneute Analyse ist daher eine größere Stichprobe für jegliche Paarkonstellationen nötig.

7.2 Ergebnisdiskussion

Die Voraussetzungen für ein komplexes Gruppenleben bei Nasenbären sind gegeben. Es stellte sich die Frage, ob Weißrüssel-Nasenbären nun ein ähnliches Konfliktmanagement wie die Caniden entwickelt haben. Außerdem wird der Fokus auf das Verhalten der Weißrüssel-Nasenbären unter dem Einfluss der Gruppenzusammensetzung gelegt.

Da die Dominanzbeziehungen in den folgenden Diskussionsteilen immer wieder herangezogen werden, wird zuallererst Hypothese 7 (Dominanz in der Gruppe) diskutiert. Danach folgen die weiteren Teile in chronologischer Reihenfolge.

7.2.0 Hypothese 7 Dominanz in Gruppe

In der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären haben mehrere Dominanzparameter gezeigt, dass eine lineare Rangordnung vorliegt. Allerdings soll laut Appleby (1983) eine Rangordnung erst ab mehr als 5 Individuen aussagekräftig berechnet werden können. Vorher kann von einer Pseudolinearität ausgegangen werden. Bis jetzt haben diverse andere Autoren keine Rangordnung bei Weißrüssel-Nasenbären weder im Zoo noch in freier Wildbahn entdecken können (Kaufmann, 1962; Smith, 1977; Gompper, 1995; Gompper et al., 1997). Vor allem im Zoo liege laut Smith (1977) keine Notwendigkeit für Konkurrenz um Futter vor, weshalb eine enge und starre Gruppenstruktur, gewahrt durch eine strenge Dominanzhierarchie, nicht erforderlich sei (Smith, 1977). Lediglich eine Dominanzstruktur unter adulten Männchen in freier Wildbahn wird von Smith (1977) vermutet.

Allerdings gibt Smith (1977) ebenso an, dass es von Vorteil für die Sozialorganisation von Weißrüssel-Nasenbären wäre, wenn ein Kontrolltier anwesend sei. Nach diesem könnten

sich die restlichen Gruppenmitglieder richten und Konflikte könnten schneller beendet werden. Außerdem wäre auch die Verteidigung gegen territoriale Feinde in freier Wildbahn effektiver (Smith, 1977).

Dass trotz allem Gegensatz eine lineare Rangordnung analysiert wurde, könnte dem Zeitraum der Beobachtung geschuldet gewesen sein. Denn drei Weibchen waren während der Beobachtungen trächtig. De la O et al. (2019) stellten fest, dass während der Trächtigkeits- und Nistperiode die linearsten und asymmetrischsten Dominanzverhältnisse auftraten. Die Autoren beobachteten in dieser Zeit eine leichte Zunahme an Konflikthäufigkeiten, aber nicht der Konfliktschwere. Es wurde vermutet, dass der Wettbewerb unter den Weibchen durch die energetischen Anforderungen, die eine Schwangerschaft mit sich bringt, intensiviert wurde. Ähnliches wurde von Kutsukake & Clutton-Brock (2006) bei Erdmännchen beobachtet. Sie dokumentierten einen Anstieg der Aggression des trächtigen dominanten Weibchens gegenüber 2-jährigen Subadulten wenige Tage vor dem Wurftermin.

Somit könnte in der Paarungszeit die Rangfolge der Weibchen besonders offensichtlich zu beobachten sein. Es wird vermutet, dass das Männchen, das eine Gruppe nur in der Paarungszeit begleitet, sich in die Rangfolge einreihet. Dabei könnte es mindestens die Rangpositionen unterhalb der züchtenden Weibchen einnehmen. Dies ist in der hier ermittelten Rangfolge zu sehen.

Obwohl keine eindeutigen Beobachtungen vorliegen, schlagen De la O et al. (2019) für die Weißrüssel-Nasenbären den „resident-nepotistic-tolerant“ Dominanzstil nach Sterck et al. (1997) vor. Die Anzeichen für diesen Stil sind weibliche Philopatrie, hohes Konkurrenzverhalten innerhalb und zwischen Gruppen, Koalitionsbildung und lockere Dominanzbeziehungen (Sterck et al., 1997). De la O et al. (2019) beobachteten alle diese Anzeichen bei den Weißrüssel-Nasenbären. So vermuteten sie einen geringen Despotismus, da die Dominanzbeziehungen bei ihnen mäßig linear und steil waren. Um despotische Dominanzbeziehungen handelt es sich, wenn asymmetrische agonistische Interaktionen vorliegen sowie vermehrt schwere Aggressionen und weniger Versöhnungsverhalten gezeigt werden (Thierry, 1990; Matsumura, 1999; Thierry, 2000).

Außerdem erfassten De la O et al. (2019) „female philopatry, mild aggressive patterns, coalition formation [and] potential kin effects on individual rank (De la O. et al., 2019, S.950).“ Dass die Verwandtschaft Auswirkungen auf den individuellen Rang eines Individuums hat, konnte bei W3 beobachtet werden. Sie ist die Tochter von W2 und stand nach der Analyse im Rang unter ihr, also ebenso über W4 und W1. Es wird vermutet, dass sich die Unterstützung durch Verwandte, hier also W2 und M1, auf den sozialen Rang von W3 auswirken haben könnte. Auch De la O et al. (2019) nahmen an, dass die Verfügbarkeit potenzieller Verbündeter in der Gruppe, vorzugsweise Verwandte, eine Verbesserung des sozialen Ranges hervorrufen kann. Des Weiteren ließen sich ebenso Koalitionen bei den Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn beobachten (siehe Interventionen). Aufgrund dessen wird von einem lockeren Nepotismus, Vetternwirtschaft, ausgegangen. Da außerdem schwere Aggressionen bei den Weißrüssel-Nasenbären fehlen, kann eine gewisse Toleranz vorliegen. Tolerante Gesellschaften zeichnen sich durch geringe Aggressionen und beziehungsfördernde Verhaltensweisen, wie beispielsweise Versöhnungsverhalten aus (Thierry, 1990; Matsumura, 1999). Genaueres zu letzterem folgt.

Selbst bei Wickelbären (*Potos flavus*) scheinen sich Dominanzverhältnisse zu zeigen (Kays & Gittleman, 2001). Diese Tierart ist mit dem Weißrüssel-Nasenbären enger verwandt und bei weitem nicht so sozial wie diese, da Wickelbären allein oder in kleinen polyandrischen Familiengruppen leben (Ford & Hoffmann, 1988; Kays & Gittleman, 2001). Somit könnten Dominanzbeziehungen, die zu einer Rangfolge führen können, bei Weißrüssel-Nasenbären durchaus auftreten.

Insgesamt wird in dieser Arbeit von einem eher despotischen Dominanzstil der Weißrüssel-Nasenbären ausgegangen. Die lineare Rangfolge sowie die Asymmetrie in den gewonnenen Konflikten deuten darauf hin. Verwandtschaftsbeziehungen, wenige Versöhnung und starke Hierarchien können Anzeichen für den despotischen Dominanzstil sein (Thierry, 1990; Sterck et al., 1997; Matsumura, 1999; Thierry, 2000). Dafür spricht auch die Anmerkung von Thierry (2000), dass in despotischen Systemen bei Makakenarten weniger Versöhnung gezeigt wird. Zwar muss bedacht werden, dass es sich um eine Pseudolinearität aufgrund zu kleiner Gruppengröße handeln kann (Appleby, 1983). Allerdings sprechen auch die folgenden Ergebnisse sowie die vermuteten Verwandtschaftsverhältnisse dafür, dass Dominanzbeziehungen vorliegen können.

7.2.1 Allgemeiner Ergebnisdiskussionsteil

Neben den Hypothesen wurden auch allgemeine Ergebnisse zu dem Konfliktmanagement der Weißrüssel-Nasenbären vorgestellt. Diese werden im Folgenden diskutiert.

7.2.1.1 Konfliktsender/-empfänger und Konfliktverteilung

Innerhalb der adulten Gruppe gab es vier Paarkonstellationen, wobei eine Konstellation (M1 und W4) die häufigsten Konflikte aufwies. W4 begann die meisten Konflikte mit dem Männchen (M1), empfing aber auch wiederum die meisten Konflikte seitens M1. Das Paar hatte von allen Individuen den prozentual höchsten Anteil an agonistischen Interaktionen mit 45% bis 50 %, wie sich bei der Konfliktverteilung zeigte. In freier Wildbahn leben die weiblichen Weißrüssel-Nasenbären in Gruppen mit anderen Weibchen und dem Nachwuchs. Die Männchen begleiten diese Clans vorwiegend während der Paarungszeit. Die Weibchen bringen den Männchen Aggressionen entgegen, insbesondere außerhalb der Paarungszeit, damit sie die Gruppe wieder verlassen (Kaufmann, 1962). Die Aggressionen der Weibchen gegenüber den Männchen dienen dem Schutz der Jungtiere. Russell (1981) beobachtete bei freilebenden Südamerikanischen Nasenbären mehrere Kindstötungen seitens männlicher Weißrüssel-Nasenbären außerhalb der Paarungszeit. Er vermutet, dass der Gruppenausschluss der männlichen Weißrüssel-Nasenbären dem Schutz der Jungtiere diene, welcher ein wichtiger Selektionsfaktor war. Die Beobachtungen dieser Arbeit erfolgten nach der Paarungszeit. W2 und W3 waren bereits trächtig. Es wird vermutet, dass die Aggression von W4 dem geschuldet sein könnte, dass M1 die Gruppe nach der Paarungszeit nicht verlassen hat. Im Tierpark Nordhorn ist dies für das Männchen aktiv nicht möglich. Die Aggression von M1 gegen W4 könnte eine Gegenreaktion auf das Verhalten von W4 sein. Allerdings war W4 das einzige Weibchen, das dem Männchen eine derart hohe Aggressionsrate entgegenbrachte. W4 und M1 waren kein züchtendes Paar.

Innerhalb der Konflikte zwischen den Weibchen empfing W1 die meisten agonistischen Interaktionen seitens der anderen Weibchen. Dass adulte weibliche Weißrüssel-Nasenbären mehr Aggressionen gegen nicht verwandte Weibchen richten, konnte bereits von Gompper et al. (1997) beobachtet werden. Somit wird vermutet, dass W1 nicht mit

den anderen Weibchen der adulten Gruppe verwandt ist und aufgrund dessen die Empfängerin der meisten agonistischen Interaktionen der anderen Weibchen ist. W1 und M1 wiesen die zweithäufigsten Konflikte in der Konfliktverteilung auf. Die erhöhte Aggression gegen W1 seitens der Weibchen sowie des Männchens könnte damit in Verbindung stehen, dass W1 nach der eigens ermittelten Rangfolge das rangniederste Tier war. Preuschoft & Van Schaik (2000) merkten an, dass in toleranten Gesellschaften die submissiven Individuen zögerten sich zu unterwerfen, sodass die dominanten Tiere gezwungen waren, die Unterwerfung durch Drohsignale zu erwirken. Allerdings wird nicht vermutet, dass bei Weißrüssel-Nasenbären eine tolerante Gesellschaft vorliegt, weil ein Großteil der Ergebnisse für den despotischen Dominanzstil spricht. Aus eigenen Beobachtungen lässt sich ergänzen, dass sich W1 häufig entfernt von der Gruppe aufhielt und selten mit den anderen Gruppenmitgliedern an demselben Ort ruhte. Das Tier vermied also den Kontakt zur Gruppe. Es kann vermutet werden, dass aufgrund der häufigen Abwesenheit von W1 weniger Konflikte vorliegen als zwischen W4 und M1. Gestützt wird diese Vermutung durch Verhaltensbeobachtungen bei Erdmännchen. Kutsukake & Clutton-Brock (2008) fanden heraus, dass die Vermeidung die einzige Verhaltensoption für den Konfliktverlierer ist, eine erneute Aggression nach einem Konflikt zu verringern.

W2 sendet die meisten Weibchenkonflikte und empfängt als einziges Gruppenmitglied keine Konflikte. Dies könnte darauf schließen lassen, dass W2 nach der ermittelten Rangfolge das ranghöchste Tier der Gruppe ist. Eine Erklärung für dieses Verhalten, die Aufrechterhaltung von Dominanzhierarchien, könnte die Unterdrückungshypothese liefern (Forkman & Haskell, 2004). Die Hypothese besagt, dass die Dominanzhierarchie auf dem Ergebnis des ersten Kampfes zwischen den Individuen beruht. Dabei greift das dominante Individuum das subdominante Tier kontinuierlich an, „to condition them to lose in future encounters (Forkman & Haskell, 2004, S.737).“ Das dominante Tier sollte alle oder fast alle Aggressionen auslösen (Forkman & Haskell, 2004). Bereits bei Haushühnern konnte die Unterdrückungshypothese für die Aufrechterhaltung von Dominanzhierarchien beobachtet werden (Forkman & Haskell, 2004). Chase (1980) beobachtete, dass bei Haushühnern die Dominanzbeziehungen zu Beginn festgelegt wurden und daraufhin die Aggression von den untergeordneten Individuen sowohl gegenüber dominanten Gruppenmitgliedern als auch gegenüber Subdominanten sank. Die Strategie der Untergeordneten bestand also darin, sich fast vollständig von allen nachfolgenden aggressiven Aktivitäten zurückzuziehen. Das Haushuhn, welches hingegen die erste Dominanzbegegnung gewann, war anschließend aggressiv gegenüber den zusehenden Gruppenmitgliedern (bystander) und gewann darauffolgende Dominanzkämpfe gegen diese. Somit wird vermutet, dass W2 das ranghöchste Tier der adulten Gruppe ist und aufgrund dessen keine Konflikte anderer empfängt.

M1 und W2 haben im Gruppenvergleich mit 8% bis 11% die wenigsten Konflikte miteinander. Es wird vermutet, dass dies daran liegen könnte, dass es sich hierbei um das erste züchtende Paar handelt. Außerdem ist W2 nach ermittelter Rangfolge das ranghöchste Tier. M1 paarte sich ebenso mit W3, allerdings ist W3 die Tochter von W2 und M1. Somit wären W3 und M1 das zweite züchtende Paar. Dieses hatte die zweitniedrigste Konflikthäufigkeit. Bei dem adulten Paar gab es nur ein züchtendes Weibchen. Jedoch decken sich die Ergebnisse, dass W5 keinen Konflikt seitens M2 empfing und alle Konflikte begann, mit denen von W2. Die Beobachtungen von W2 könnten sich wieder mit der Unterdrückungshypothese (Forkman & Haskell, 2004) erklären lassen. Es wird vermutet, dass das trächtige Weibchen nach der Paarungszeit zu dem Männchen weniger häufig den Kontakt sucht. Es meidet das Männchen und dadurch könnten keine bis nur

weniger Konflikte ausgelöst werde. Dies erklärt zumindest die fehlenden Konflikte seitens der Männchen mit dem ersten züchtenden Weibchen. Allerdings empfängt W3 seitens M1 Konflikte, was die Vermutung nicht stützt.

Jedoch könnte dies mit dem Reproduktionswert der Weibchen zusammenhängen (Fisher, 1930; Grafen, 2006). Einerseits ist W3 deutlich jünger als W2 und W5 und könnte über weniger Erfahrungen verfügen. Diese Eigenschaften könnten für das Männchen relevant sein, sodass es ein erfahreneres Weibchen eher akzeptiert. Für M1 könnte es primär um den Wert für den kommenden Nachwuchs gehen. Allerdings kann andererseits argumentiert werden, dass W2 das ältere Weibchen ist und auf lange Sicht gesehen weniger Jungtiere produzieren kann als W3. Dadurch hätte auch erwartet werden können, dass weniger Konflikte zwischen W3 und M1 vorlagen.

Dass W3 gegenüber M1 Aggressionen zeigt, könnte mit dem „resource holding power“ (RHP) zusammenhängen. Dieses zeigt den Grad der Kampffähigkeit eines Kontrahenten an (Parker, 1974). Durch das Aussenden von Drohsignalen am Anfang eines Konfliktes, kann der Kontrahent Informationen über die Kampfkraft seines Gegenübers ermitteln. Die Aussagekraft dieser Signale steigt mit deren Intensität (I. Müller, 2017). W3 könnte die Qualität von M1 kontrollieren wollen, eine Ressource zu halten beziehungsweise zu verteidigen.

Es wurde erwartet, dass in dem adulten Paar weniger Konflikte seitens des Weibchens ausgesendet werden würden. Begründet wurde dies mit dem Appetenzstreben des Weibchens nach einer Gruppe und dem so friedlicheren Verhalten gegenüber dem Männchen. Dies konnte nicht beobachtet werden. Das Weibchen war Konfliktsenderin in allen auftretenden Konflikten. Das Männchen initiierte alle Konflikte durch kontakt suchende Verhaltensweisen wie „approach“, „lean forward“, „look at“, „nibble on individual“, „pass“ und „sniff individual's body“. Allerdings begann das Männchen kein sozionaegatives Verhalten gegenüber dem Weibchen.

7.2.1.2 Un-/versöhnte Konflikte und Versöhnungsverhalten

In der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären traten Konflikte zwischen den Weibchen sowie zwischen Weibchen und Männchen auf. 40% all dieser Konflikte wurden versöhnt. Ähnliche Ergebnisse ließen sich bei entfernt verwandten Caniden beobachten. Fengler (2009) dokumentierte bei den in Familienverbänden lebenden Iberischen Wölfen eine Versöhnungsrate von 40%. Bei in Rudeln lebenden Afrikanischen Wildhunden lag sie bei 44% (Mehrabani et al., 2015). Die Versöhnungsrate kann durch den Grad der Sozialisierung, das Kooperationsniveau sowie die Art der Dominanz beeinflusst werden (Aureli et al., 2002; Cordoni & Palagi, 2008). Bei den Weißrüssel-Nasenbären zeigte sich, dass W1 die meisten Konflikte mit dem Männchen versöhnte. Am zweithäufigsten war die Versöhnung von W4 mit M1. Außerdem versöhnte W1 auch die meisten Konflikte zu den anderen Weibchen. Laut den Beobachtungen von Baan et al. (2014) an freilebenden Wölfen, sollen die untergeordneten Individuen häufiger einen Konflikt versöhnen als dominante Tiere. Diese Ergebnisse stützen die Vermutung, dass W1 und W4 rangniedere Individuen sind und aufgrund dessen die meisten Konflikte versöhnen.

Im Folgenden wird das Versöhnungsverhalten mit dem anderer Tierarten in Beziehung gesetzt. Ein guter Vergleich lässt sich mit den Ringelschwanzlemuren (*Lemur catta*) ziehen, da sie eine ähnliche Sozialstruktur und Lebensweise (auf zwei räumlichen Ebenen lebend) wie Weißrüssel-Nasenbären aufweisen. Allerdings sind sie aufgrund ihrer

Zugehörigkeit zu den Primaten nicht näher mit den Weißrüssel-Nasenbären verwandt. Ringelschwanzlemuren leben ebenfalls in Gruppen mit 10 bis 20 Tieren, sind tagaktiv und bewegen sich am Boden sowie in Bäumen fort (Wilson & Hanlon, 2010). Außerdem führen die Weibchen die Gruppen an (Kappeler, 1990). Palagi et al. (2005) fanden bei einer in Gefangenschaft lebenden Gruppe von Ringelschwanzlemuren (*Lemur catta*) heraus, dass eine Asymmetrie in der Initiation von Versöhnungen nach Konflikten vorliegt. Die Konfliktsender initiierten häufiger die ersten affiliativen Kontakte nach Konflikten als die Konfliktempfänger. Die Autoren vermuteten, dass in einer despotischen Gesellschaft, wie der von Ringelschwanzlemuren (Pereira & Kappeler, 1997), vorwiegend die Konfliktsender Versöhnungen nach Konflikten initiieren, weil sie als Konfliktverlierer aufgrund ihres untergeordneten Ranges mehr Angst erleben. Bei den Weißrüssel-Nasenbären begann W1 am wenigsten häufig einen Konflikt, versöhnte aber die meisten Konflikte. Ebenso begann W2 mit am häufigsten einen Konflikt, versöhnte aber keinen. Die Ergebnisse der Weißrüssel-Nasenbären decken sich somit nicht mit den Beobachtungen bei den Ringelschwanzlemuren. Lediglich die Asymmetrie in der Versöhnungsinitiation wurde ebenso bei Weißrüssel-Nasenbären in meiner Arbeit dokumentiert.

Näher verwandt mit den Weißrüssel-Nasenbären als die Ringelschwanzlemuren (*Lemur catta*), sind die Caniden. Der bekannteste Vertreter dieser Familie ist der Wolf. Wölfe leben im Rudel und weisen Dominanzbeziehungen auf (Mech, 1999). Cordoni & Palagi (2008) stellten bereits fest, dass neben den Primaten (Schimpansen: de Waal and van Roosmalen, 1979, *Macaca fascicularis*: Aureli & van Schaik, 1991) auch Wölfe Konfliktbewältigungsmechanismen entwickelt haben, insbesondere Versöhnungsverhalten. Bei der Unterart des Wolfes, dem Arktischen Wolf, beobachteten Mehrabani et al. (2015), dass die Rangfolgenstellung abhängig von der Anzahl versöhnter Konflikte war. Je höher ein Rüde in der Rangfolge stand, desto häufiger waren seine Konflikte versöhnt. Bei den Weibchen lag hingegen keine Korrelation zwischen Rang und Versöhnungsrate vor (Mehrabani et al., 2015). Vehrencamp (1983) argumentierte, dass Dominanzbeziehungen gelockert werden können, wenn die Kooperation der Untergebenen für die Dominanten unabdingbar ist (Cordoni & Palagi, 2008). Bei Wölfen halten sowohl die Allianzen als auch der starke Zusammenhalt zwischen Leittier und Untergeordneten das Rudel zusammen und tragen zu einer Verbesserung der Kooperation zwischen den Gruppenmitgliedern bei (Fox, 1980; Cordoni & Palagi, 2008). Für die adulte Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären konnte eine Rangfolge ermittelt werden. Diese ist jedoch nach Appleby (1983) pseudolinear. Die Ergebnisse decken sich jedoch mit der Annahme von Baan et al. (2014), da die unterlegenen Weibchen, W1 und W4, mehr Konflikte versöhnten als die dominanteren Tiere, insbesondere W2. Dies lässt darauf schließen, dass die Versöhnung rangabhängig sein könnte. Allerdings wurde insgesamt sehr wenig Versöhnungsverhalten bei den Weißrüssel-Nasenbären dokumentiert und nur wenige Konflikte wurden versöhnt.

Nicht bei allen Tierarten ist die Versöhnung rangabhängig. Cordoni & Palagi (2008) fanden bei in Gefangenschaft gehaltenen Grauwölfen keine Asymmetrie in Bezug auf die Initiierung von Versöhnung, was darauf hindeuten könnte, dass sowohl Konfliktsender als auch Empfänger Vorteile aus der Wiederherstellung der beschädigten Beziehung ziehen können. Baan et al. (2014) beobachteten bei freilebenden Wölfen hingegen, dass die Versöhnung hauptsächlich von den Opfern initiiert und an die Konfliktsender gerichtet wurde. Im Vergleich der beiden Wolfstudien zeigte sich ein Unterschied zwischen dem Verhalten freilebender und in Gefangenschaft gehaltener Wölfe. Tüpfelhyänen stehen phylogenetisch/verwandtschaftlich weiter entfernt von den Weißrüssel-Nasenbären, sind

aber mit ihrer Fission-fusion-Gesellschaft (Smith et al., 2008) eine gute Vergleichsart. Wahaj et al. (2001) dokumentierten bei Tüpfelhyänen, dass sich trotz Sozialstruktur der Sender und Empfänger eines Konfliktes unabhängig von der Rangdistanz versöhnten. Lediglich die Verlierer eines Konfliktes wiesen höhere Versöhnungsraten auf als die Gewinner.

Bei dem adulten Paar der Weißrüssel-Nasenhären konnte keine Rangfolge ermittelt werden. Keiner der elf Konflikte wurde seitens des Weibchens des adulten Paares versöhnt. Das dokumentierte Versöhnungsverhalten wurde lediglich von dem Männchen gezeigt. Cords (1988) argumentierte, dass eine Versöhnung dazu dienen könnte, die Absichten eines Gegners zu ermitteln. Solche Informationen wären wohl für die Opfer eines Konfliktes nützlicher (Cords, 1988), da sie unsicher über die erneute Fortsetzung eines Konfliktes sind (Wahaj et al., 2001; Cordoni & Palagi, 2008). Dies könnte eine Erklärung für das Versöhnungsverhalten des männlichen Weißrüssel-Nasenhären des adulten Paares sein.

Bendix (2017) konnte bei in Gefangenschaft gehaltenen Mähnenwölfen dokumentieren, dass das Weibchen deutlich weniger Versöhnungsverhalten sendete und als Reaktion auf eine Versöhnung seitens des Männchens wohl auch nur zu 15% soziopositives Verhalten zeigte. Dies ähnelt dem Verhalten von W5 in dieser Arbeit, denn es ließen sich lediglich die Verhaltensweisen „look at“ und „leave“ als Reaktion des Weibchens auf das Versöhnungsverhalten des Männchens dokumentieren. Allerdings leben Mähnenwölfe überwiegend solitär und weisen kein komplexes Sozialsystem auf. Somit haben sie mit den Weißrüssel-Nasenhären nicht viel gemeinsam.

Welche Verhaltensweisen die Versöhnung umfasst, wurde bereits bei einigen Caniden, insbesondere bei diversen Wolfsunterarten detaillierter dokumentiert. Aber auch bei Primaten wurde die Versöhnung untersucht. Die Übereinstimmungen werden im Folgenden vorgestellt.

Bei Wölfen (*Canis lupus*) wurden von Mehrabani et al. (2015) freundliche Gesten nach einem Konflikt untersucht. Es traten die Verhaltensweisen schnüffeln (=„sniff ind. body“, flank, head, tail, perineal region), stöhnen, lecken, begrüßen (=„inhibited bite“), aneinander liegen/reiben (=„lie contact“), die Spielaufforderung, präsentieren und nicht-aggressive Annäherung (=„approach“) auf. Lediglich 7% der Konflikte wurden versöhnt, was aber wohl der Gruppenzusammensetzung geschuldet war (Mehrabani et al., 2015). Bei den Weißrüssel-Nasenhären zeigten sich ähnliche Versöhnungsverhaltensweisen, wie „approach“ und „lie contact“ und das Schnüffeln an diversen Körperstellen. Laut Smith (1977) soll es sich bei der Verhaltensweise „inhibited bite“ bei Weißrüssel-Nasenhären auch um eine Begrüßung handeln können. Somit liegen mehrere Übereinstimmungen im Versöhnungsverhalten der Wölfe und der Weißrüssel-Nasenhären vor.

Cordoni & Palagi (2008) beobachteten bei in Gefangenschaft gehaltenen Grauwölfen (*Canis lupus*) in der Toskana die Versöhnungsverhaltensweisen „body contact“ (= „physical contact“), „inspecting“ (= „sniff perineal region“), „play“, „social lick“ und „social sniff“ (= „sniff ind. body“, flank, head, tail). Bis auf die Verhaltensweisen „play“ und „lick“ konnte das Verhalten ebenso bei Weißrüssel-Nasenhären beobachtet werden.

Fengler (2009) dokumentierte bei Iberischen Wölfen (*Canis lupus signatus*) das Versöhnungsverhalten: Körperkontakt (= „physical contact“), Beschnuppeln und Belecken des Anal- und Genitalbereichs (= „sniff individuals perineal region“), soziales

Beschnuppern und Belecken (außerhalb des Anal- und Genitalbereichs) (= „sniff individuals body“, flank, head, tail), Spielen und Chorheulen. Bei Weißrüssel-Nasenbären konnten übereinstimmende Verhaltensweisen beobachtet werden, wie „physical contact“, „sniff individuals perineal region“ sowie das Schnüffeln an diversen Körperregionen („sniff individuals body“, „sniff individuals flank“, „sniff individuals head“ und „sniff individuals tail“).

Timberwölfe (*Canis lupus lycaon*) sollen vor allem low posture, also submissive Verhaltensweisen in der Versöhnung zeigen (Mehrabani et al., 2015). Weißrüssel-Nasenbären zeigten auch die Verhaltensweise „head down“, die nach Smith (1977) eine submissive Verhaltensweise darstellt.

Mehrabani et al. (2015) dokumentierten das Versöhnungsverhalten von Arktischen Wölfen (*Canis lupus arctos*). Es wurden die Verhaltensweisen auflegen des Kopfes (= „lay head on another individual“), annähern (= „approach“), schnüffeln (= „sniff ind. body“, flank, head, perineal region, tail), einen Artgenossen mit der Schnauze anstupfen, sich unter dem Kinn eines Artgenossen reiben, nebeneinander laufen/gehen, gemeinsames Ruhen (= „lie contact“), pflegen, in Körperkontakt mit einem Artgenossen sitzen/steht (= „sit contact“, „stand contact“) und das Lecken der Schnauze eines Artgenossen beobachtet. Mit dem notierten Versöhnungsverhalten der Weißrüssel-Nasenbären stimmen einige Verhaltensweisen überein, wie „lay head on another individual“, „approach“, „lie contact“, „sit contact“, „stand contact“ und das Schnüffeln an diversen Körperstellen.

Insgesamt konnten sich einige Überschneidungen beim Versöhnungsverhalten der Weißrüssel-Nasenbären und den Wolfsunterarten zeigen. Zwar stehen die Caniden den Weißrüssel-Nasenbären verwandtschaftlich näher, doch hat *Nasua narica* mit den Primaten mehr Gemeinsamkeiten in der Sozialstruktur sowie in der Lebensraumnutzung (zwei räumliche Ebenen) als mit den Caniden. Aus diesem Grund ist ein Vergleich mit den Primaten ebenso lohnend.

Bei diversen Primaten zeigte sich, dass die Körperpflege bei der Regulierung von Aggressionen mitwirkt (Weißhandgibbon: Ellefson, 1968, Stummelschwanzmakaken: Blurton Jones & Trollope, 1968, Paviane: Seyfarth, 1976, Plumploris: Ehrlich & Musicant, 1977). „The functions of these contacts are commonly described as "reassurance," "appeasement," or "arousal reduction" (De Waal, 1986c, S.461).“ Auch bei Weißrüssel-Nasenbären zeigt sich die Verhaltensweise des „nibble at another individual“. Leider liegt keine detailliertere Übersicht über das gesamte Repertoire an Versöhnungsverhalten bei Primaten vor. Die bisherigen Arbeiten beschränken sich lediglich auf das gegenseitige Putzen. Aufgrund dessen zeigen sich bezüglich des Versöhnungsverhaltens der Weißrüssel-Nasenbären insgesamt mehr Übereinstimmungen mit dem der Wildcaniden. Es wird vermutet, dass dies an der näheren Verwandtschaft und dem übereinstimmenden Sozialverhalten liegt.

7.2.1.3 Interventionen

Koalitionen und Interventionen wurden bereits sowohl bei *Nasua narica* (Kaufmann, 1962, Gompper et al., 1997, De la O et al., 2019) als auch bei *Nasua nasua* (Hirsch, 2007; Romero & Aureli, 2008) beschrieben. Für diese Arbeit wurden die Begriffe, wie folgt, definiert. Findet ein Konflikt zwischen mehr als zwei Individuen statt und wird einer der beiden Kontrahenten von Beginn an unterstützt, handelt es sich um eine Koalition. Wird

ein Kontrahent im Laufe des Konfliktes von einem oder mehreren weiteren Individuen unterstützt, liegt eine Intervention vor. Diese Begriffsklärung ist essenziell, da nicht alle Autoren zwischen diesen beiden Interaktionsbegriffen klar unterschieden haben. Zuerst werden die Begriffe von Autoren zu den Weißrüssel-Nasenhären geklärt. Kaufmann (1962) beobachtete bei den Weißnasen-Nasenhären auf der Barro Colorado Insel während agonistischer Konflikte eine Unterstützung durch ein drittes Individuum. Dabei unterscheidet er nicht zwischen Intervention und Koalition. De la O et al. (2019) hat den Begriff der Koalition, wie folgt, definiert: „Two or more animals joining forces to attack/defend another individual. Individuals forming a coalition could either initiate the attack/defence simultaneously, or the supporter(s) could “join in” after a few seconds (De la O et al., 2019, S.963).“ Somit kann die bei De la O et al. (2019) beschriebene Koalition einer Intervention in dieser vorliegenden Arbeit entsprechen. Lediglich die Definition der Koalition von Gompper et al. (1997) stimmt mit der in dieser Arbeit überein. Gompper et al. (1997) definierten die Koalition „as a single, short, cooperative event such as two individuals jointly attacking a third individual (Gompper et al., 1997, S.785).“ Bei den Südamerikanischen Nasenhären beobachtete Hirsch (2007) die Koalition, Romero & Aureli (2008) konnten zudem die Intervention beobachten und definieren. Die Definitionen beider Arbeiten stimmen mit den vorliegenden Definitionen überein. Diese Begriffserklärungen sind wichtig, um die früheren Ergebnisse der Autoren mit den Ergebnissen dieser Arbeit vergleichen zu können.

Von den 65 Gruppenkonflikten lag bei acht Konflikten eine Intervention vor. Zudem wurde eine Koalition beobachtet. Nach De la O et al. (2019) würden in dieser Arbeit etwa 14% der Konflikte als Koalition gelten. De la O et al. (2019) berichteten bei ihren Untersuchungen, dass Koalitionen nur 10% aller Konflikte ausmachten. In freier Wildbahn sind hingegen 68% der Konflikte Koalitionen (Gompper et al., 1997). Hirsch (2007) dokumentierte bei freilebenden *Nasua nasua* 6,8 %. Romero & Aureli (2008) beobachteten 284 Konflikte bei in Gefangenschaft lebenden Südamerikanischen Nasenhären. Davon lagen zu 30,6% Interventionen und zu 25% Koalitionen vor. Somit scheint ein Unterschied im Auftreten der Koalitionen vorzuliegen, je nachdem ob die Tiere in Gefangenschaft oder freier Wildbahn leben. Die Ergebnisse dieser Arbeit decken sich am ehesten mit den Beobachtungen von De la O et al. (2019). Es lassen sich also wenig Koalitionen und Interventionen beobachten. Das könnte bedeuten, dass die Koalitionsbildung und die Interventionen für die Weißrüssel-Nasenhären in der freien Wildbahn essenzieller sind als in Gefangenschaft.

Es ist wichtig zu sehen, welches Tier eine Intervention initiiert. W1 und W4 intervenierten keinen Konflikt. Sie waren lediglich in die anfänglichen Konflikte verwickelt. Dies könnte zu ihrer ermittelten Rangstellung in der adulten Gruppe passen. De la O et al. (2019) notierten, dass nur ranghöhere Individuen bei einem Konflikt eine Koalition eingingen. „The more an individual participated in coalitions the more dominant it was (De la O et al., 2019, S.943).“ Eine Intervention hat hohe Kosten, die ein Individuum tragen muss (Broom et al., 2009). Bei Berggorillas wurde beobachtet, dass submissive Männchen, die weibliche Kämpfe intervenierten, Angriffe durch ranghöhere Männchen riskierten (Watts, 1997). Da W1 und W4 in der hier ermittelten Rangfolge an den untersten Positionen stehen würden, könnte dies erklären, warum die beiden Weibchen keinen Konflikt intervenierten. Alle Interventionen werden von einem der übrigen drei Individuen ausgeführt. Gompper et al. (1997) beobachtete, dass die Individuen, die einem Gruppenmitglied relativ nah standen, auch mehr Unterstützung bei Konflikten durch Koalitionsbildung erhielten. Auch wenn es sich hier um Interventionen handelte, war zu beobachten, dass sich Mutter und Tochter gegenseitig unterstützten (W2 + W3) sowie das

Männchen seine sexuellen Partnerinnen. Die Weibchen unterstützen sich gegenseitig, während das Männchen keine Unterstützung erfuhr. W1 wurde allerdings von niemandem unterstützt, wohingegen W4 sowohl von W2 als auch von W3 unterstützt wurde. Gompper et al. (1997) beobachtete ebenso, dass adulte Weibchen nicht verwandten Weibchen mehr Aggression entgegenbrachten. Dies scheint bei W1 hier der Fall zu sein. De la O. et al. (2019) vermuteten, dass sich die Unterstützung bei agonistischen Interaktionen, also die Verfügbarkeit von potenziellen Verbündeten, auf den sozialen Rang auswirken könnte. Wenn sich verwandte Individuen gegenseitig unterstützen, würde dies den sozialen Rang verbessern. Somit würde die Verwandtschaft einen Fitnessvorteil bieten (Hamilton, 1963). Watts (1997) beobachtete bei freilebenden Berggorillas, dass Weibchen, die verwandte in der Gruppe hatten, mehr Unterstützung erhielten, insbesondere in schweren Konflikten (16,7%) als Weibchen ohne Verwandte (1,3%). Koalitionen zwischen Nicht-Verwandten waren dagegen ungewöhnlich. Außerdem intervenierten die Männchen häufig in Konflikte zwischen Weibchen, besonders bei schweren. Diese Beispiele lassen darauf schließen, dass das Weißrüssel-Nasenbärenweibchen, W4, mit W2 verwandt sein könnte. Allerdings müssen Koalitionspartner nicht zwingend miteinander verwandt sein, wie beispielsweise Studien an Löwen zeigten. 42 % der Individuen in Koalitionen männlicher Löwen sind nicht miteinander verwandt (Packer & Pusey, 1982; Packer et al., 1991). Auch bei Przewalski-Pferden konnten keine Interventionen zum Schutz von Verwandten beobachtet werden (Krueger et al., 2015). Allerdings wurde vermutet, dass dies daran liegen könnte, dass die Fähigkeit einer Unterscheidung zwischen unbekanntem Verwandten und Nicht-Verwandten bei Przewalski-Pferden nicht nachgewiesen wurde. Außerdem kommen in der freien Wildbahn wohl keine Familienherden vor, da die Mehrheit der Nachkommen die Geburtsgruppe vor der Reife verlassen (Harcourt & de Waal, 1992; Krueger et al., 2015). Bei in Gefangenschaft gehaltenen Wölfen ließ sich ebenso Interventionsverhalten beobachten. Ruud et al. (1993) dokumentierten agonistische, affiliative und sexuell-motivierte Interventionen. Allerdings traten alle Arten der Intervention während der Paarungszeit am häufigsten auf. Vor allem die dominanten Männchen intervenierten am häufigsten während dieser Zeit. Fähen führten seltener Interventionen gegen männlich-weibliche sexuelle Interaktionen durch. Allerdings zeigte sich bei Wölfen, dass Rudel auch nicht verwandte Individuen, die sich nicht fortpflanzen, enthielten (Lehman et al., 1992). Wolfsrudel müssen also nicht notwendigerweise aus Familieneinheiten bestehen, obwohl sie von verwandten Individuen dominiert werden. Somit können bei Wölfen auch Unterstützungen von Nicht-Verwandten auftreten. Daher könnten die Individuen W2 und W4 auch nicht verwandt sein. Leider sind die verwandtschaftlichen Beziehungen der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn nicht geklärt (bis auf W3). Allerdings lassen die Ergebnisse der Unterstützung bei Konflikten sowie die Versöhnungsraten eine Verwandtschaft zwischen W4 und W2 und keine Verwandtschaft zwischen W1 und den restlichen Weibchen vermuten. Diese Vermutungen werden zusätzlich unterstützt von der Annahme unterstützt, dass ein hoher Verwandtschaftsgrad innerhalb einer Gruppe (Gompper et al., 1997; Hirsch, 2007) die Intensität der Aggression begrenzen sollte (De la O et al., 2019). Denn insgesamt sind auch wenige Konflikte in der adulten Gruppe aufgetreten.

Interventionen können der Konfliktbeendigung dienen. Dies wurde hier nur dreimal zwischen allen Individuen erreicht. Dreimal beendete eine Intervention den Konflikt zwischen den ursprünglichen Kontrahenten. Dass eine Intervention einen Konflikt beendet, konnte von Watts (1997) bei Berggorillas dokumentiert werden. Die Interventionen der Männchen bei Konflikten der Weibchen sorgten dafür, dass die Aggression stoppte (Watts 1997). Da ein Großteil der Interventionen einen Konflikt

zumindest zwischen den ursprünglichen Kontrahenten beendet, könnte die Einmischung eines dritten Individuums wichtig für die Konfliktregelung zu sein. Allerdings treten insgesamt wenig Interventionen, im Vergleich zu den Beobachtungen von Gompper et al. (1997) (68%), auf, sodass die Einmischung eines dritten Individuums selten von Nutzen zu sein scheint. Da insgesamt auch wenig Konflikte zwischen den Tieren auftreten, könnte es andere Konfliktregelungen geben.

Es konnten auch unparteiische oder friedliche Interventionen bei anderen Tierarten dokumentiert werden. Ersteres wurde bei freilebenden Schimpansen beobachtet (De Waal, 1984; Das, 2000). Für den Intervenierenden sollten dabei keine Gegnerpräferenz vorliegen (Boehm, 1994; Das, 2000). Allerdings können sich dies am ehesten die ranghöchsten Individuen erlauben, weil für ihre unilateralen und bilateralen Interventionen laut Das (2000) die Kosten vernachlässigbar sind. Denn wenn die Intervenierenden Parteilichkeit vermeiden wollen, müssen sie für unparteiische Interventionen wenig Rücksicht auf verwandtschaftliche Bindungen nehmen (Das, 2000). Zweites wurde von Petit & Thierry (1994) bei einer halbfreilaufenden Gruppe von Tonkean-Makaken (*Macaca tonkeana*) dokumentiert. Bei dieser Tierart intervenierten Männchen tendenziell häufiger als Weibchen, insbesondere mit friedlichen Interventionen. Der Intervenierende war bei friedlichen Interventionen meist dominant über beide Parteien und es wurden Verhaltensweisen wie Umklammern, Aufsteigen und soziales Spiel gezeigt. Auf friedliche Interventionen folgte häufig eine körpernahe Interaktion, wie beispielsweise das Putzen zwischen dem Zielindividuum und dem Intervenierenden (Petit & Thierry, 1994). Diese beiden Arten der Intervention konnten hier, bei Weißrüssel-Nasenbären, nicht beobachtet werden. Des Weiteren wurden drei der neun Interventionskonflikte von mehr als einem Tier interveniert. Dies überschneidet sich mit Beobachtungen von Watts (1997) an Berggorillas, bei denen auch mehrere Intervenierer an einem Konflikt beteiligt waren. Von Rohr et al. (2012) vermuteten bei Schimpansen, dass die Persönlichkeit der Tiere ausschlaggebend dafür sein kann, ob sie in die Aktivitäten der Gruppenmitglieder eingreifen oder nicht. Da in dieser Arbeit die Persönlichkeit der Tiere nicht getestet wurde, kann dazu ebenso keine Aussage gemacht werden.

7.2.1.4 Kommunikation/Lautäußerung

Während der Beobachtungen zeigte sich, dass die Weißrüssel-Nasenbären nicht nur mit visuellen, sondern insbesondere mit akustischen Signalen kommunizierten. Bereits Gompper (1995) dokumentierte, dass Weißrüssel-Nasenbären ein großes Lautpotential hatten. In dieser Arbeit wurden für die Weißrüssel-Nasenbären sieben Vokalisationen und 27 Laute analysiert. Im Vergleich mit anderen Arbeiten wurden sehr wenig Vokalisationen beschrieben. Allerdings lag der Fokus dieser Arbeit nicht auf der Ermittlung aller Vokalisationen von in Gefangenschaft gehaltenen Weißrüssel-Nasenbären. Gasco et al. (2018) notierten für *Nasua nasua* 15 verschiedene Ruftypen während diverse Autoren für *Nasua narica* insgesamt etwa 14 dokumentierten (Kaufmann, 1962, Gilbert, 1973 Smith, 1977, Compton, 1998, Maurello et al., 2000, Compton et al., 2001, Giampaoli, 2017). Somit ist das Lautrepertoire des Nasenbären das bisher größte und vielfältigste unter den Procyoniden (Gasco et al., 2018). Für den Waschenbären wurden bis jetzt 13 (Sieber, 1984), für *Bassariscus astutus* (Toweill & Toweill, 1978; Willey & Richards, 1981) sowie den Wickelbären (*Potos flavus*) acht (Ford & Hoffmann, 1988) und für *Bassariscus sumichrasti* sieben Vokalisationen (Poglayen-Neuwall, 1973) festgelegt (Gasco et al., 2018).

Gasco et al. (2018) vermuteten einen Zusammenhang zwischen der Sozialität von *Nasua nasua* und dessen Rufrepertoiregröße. Jedoch weist der Waschbär eine vergleichbare Variation mit 13 verschiedenen Lauten auf, während diese Tierart überwiegend solitär lebt (Sieber, 1984). Gasco et al. (2018) kritisierten, dass keine Studien zu einer möglichen Korrelation der durchschnittlichen Gruppengröße mit der Größe des vokalen Repertoires vorlägen. Dabei haben viele Studien in anderen Kontexten gezeigt, dass die Komplexität des Lautrepertoires mit der Komplexität der Sozialstruktur übereinstimmen kann (Gasco et al., 2018; Primaten: Gustison et al., 2012, Hörnchen (Sciuridae): Pollard & Blumstein, 2012). Da diese Arbeit keinen Überblick bietet und sich sicherlich weitere Vokalisationen in anderen Verhaltenskontexten, wie beispielsweise der Fütterung, dokumentieren lassen, kann vermutet werden, dass das Lautrepertoire der Weißrüssel-Nasenbären der Sozialität geschuldet ist. Weitere Studien diesbezüglich wären essenziell. Einige Vermutungen können allerdings trotz der geringen Datenlage formuliert und im Folgenden erläutert werden.

Nach Gompper (1995) vokalisiert die weiblichen Gruppenmitglieder wohl mehr als solitäre Männchen. Dies wurde in dieser Arbeit ebenso dokumentiert. Die Weibchen gaben während eines Konfliktes meist kreischende Laute von sich, während das Männchen seltener vokalisiert und zum Teil leise und Froschähnliche Laute ausstieß. Es wird ein Zusammenhang mit der Lebensweise der beiden Geschlechter vermutet. Die Weibchen könnten in Gruppen deutlich mehr Kommunikationssignale benötigen als die solitär lebenden Männchen. Allerdings wäre erwartet worden, dass die Rufe der Männchen lauter und prägnanter sind, da eine Vokalisation Informationen wie die Körpergröße, das Körpergewicht, den aktuellen Zustand, den sozialen Status und den hormonellen Zustand des Lautgebers übermittelt (Koren & Geffen, 2009; Taylor & Reby, 2010). Diese Informationen wären für die Weibchen in einer Gruppe während der Paarungszeit relevant. Da die Beobachtungen jedoch nach der Paarungszeit stattfanden, könnte vermutet werden, dass die Männchen ihre Vokalisation je nach Fortpflanzungsphase anpassen.

Außerdem kann nach Mortons Motivations-Struktur-Regel (Morton, 1977) argumentiert werden, dass aggressive und dominante Tiere, wie W2 und W3, versuchen sowohl optisch als auch akustisch eine größere Körpergröße zu vermitteln (Taylor & Reby, 2010). Unterwürfige Tiere, wie M1 oder auch W1, versuchen eine kleine Körpergröße zu erzeugen (Morton, 1977; Taylor & Reby, 2010). Dies dient dem Zweck, dass größere Individuen bei agonistischen Begegnungen gegenüber kleineren Individuen im Vorteil sind (Clutton-Brock & Albon, 1979; Taylor & Reby, 2010).

Des Weiteren wurde die Vokalisation während unterschiedlicher Verhaltenszustände dokumentiert. Auf der einen Seite konnten während eines Konfliktes aggressiv motivierte Vokalisationen auftreten. Bereits andere Autoren haben diverse Vokalisationen in diesem Zustand notiert. Allerdings besteht die Schwierigkeit in der unterschiedlichen Bezeichnung sowie der fehlenden spektrografischen Auswertungen bei einigen älteren Arbeiten, sodass ein Vergleich erschwert wird. So beschreibt Smith (1977) in alarmierenden Situationen die Lautäußerungen als *Alarm grunting*, während Kaufmann (1962) die Begriffe *Grunt* und *Barking* nutzt. Giampaoli (2017) hingegen bezeichnet in alarmierenden Situationen die Vokalisation als *Alarmed chirp* und stellt den *Grunt* in den territorialen Zusammenhang. Da mehr Übereinstimmungen mit der Arbeit von Giampaoli (2017) vorliegen, wurde dessen Bezeichnungen sowie Verhaltenskontexte gewählt.

Im aggressiven Kontext wurden die Vokalisationen *Alarmed chirp* (Giampaoli, 2017), *Grunt* (Giampaoli, 2017), *Short*, *Whistle* (Gasco et al., 2018) sowie die Conflict sequence dokumentiert. Der *Alarmed chirp* wurde insgesamt dreimal notiert. Er trat immer zu Beginn eines Konfliktes auf. Die Vokalisation wurde ebenso von Giampaoli (2017) dokumentiert. Allerdings beobachtete dieser den Ton lediglich einmal. In der optischen Erscheinung im Spektrogramm ähneln sich die Laute. Es wird vermutet, dass dieser Ton in einem Konflikt als Warnruf fungiert, um einen Konflikt zu verhindern. Da nur eine kleine Anzahl der Laute exemplarisch ausgewertet wurde, müsste die Vermutung mittels weiterer Untersuchungen überprüft werden.

Des Weiteren wurde der *Grunt* dokumentiert. Giampaoli (2017) beobachtete diesen Laut nur bei Männchen und notierte eine leichte individuelle Variation in Dauer und Frequenzbereich des Lautes. In dieser Arbeit wurde der Laut nur bei zwei Weibchen dokumentiert, W2 und W4. Oft begann W4 diesen Laut und daraufhin kam W2 dazu. Der Laut wurde an jedem Tag immer zu derselben Zeit abgegeben. Da zu dieser Zeit die Tierpfleger/innen im Innegehege waren, wurde ein territorialer Zusammenhang vermutet. Bei Waschbären konnte von Sieber (1984) ebenso ein *Grunt* dokumentiert werden. Dieser wurde nur seitens der Weibchen während der Paarungs- und Elternzeit beobachtet. Zudem wurde der Laut an den Beobachter gerichtet und wohl nie gegen einen Artgenossen (Sieber, 1984). Diese Beobachtungen bei Waschbären unterstützen die Vermutungen, dass der *Grunt* der Weißrüssel-Nasenbären gegen den/die Tierpfleger/in gerichtet wurde.

Außerdem wurde nach eigener Definition der tonale Laut *Short* dokumentiert. Er trat entweder allein oder während einer Conflict sequence auf. Der Laut hatte eine Dauer von 14ms und eine mediane Minimalfrequenz zwischen 4000 und 5000Hz sowie eine mediane Maximalfrequenz von 4400 bis 5300Hz. Die Lauteigenschaften änderten sich nicht, egal ob er alleine oder in einer Sequenz mit anderen Lauten vorkam. Die Vokalisation wurde nur während aggressiv motivierter Interaktionen dokumentiert. Im Vergleich zu den anderen in dieser Arbeit dokumentierten Lauten, war *Short* der zweit kürzeste nach dem *Short backlash*. Die Namensgebung der Laute erfolgte nach deren Erscheinungsbild im Spektrogramm. Da *Short* in keiner anderen Arbeit beschrieben wurde und auch die Lauteigenschaften mit keiner anderen bereits beschriebenen Vokalisation vergleichbar waren, wird er in dieser Arbeit das erste Mal für die Weißrüssel-Nasenbären beschrieben.

Der *Whistle* trat ebenso während eines Konfliktes auf und wurde insgesamt fünfmal dokumentiert. Der Laut wurde von adulten Tieren ausgestoßen. Gasco et al. (2018) notierten diese Vokalisation ebenso bei *Nasua nasua*, jedoch nur bei den Jungtieren. Die Vokalisation *Whistle* konnte ebenso bei Waschbären dokumentiert werden (Sieber, 1984). Der Laut wurde zwar in verschiedenen Zusammenhängen verwendet, aber es lag wohl immer die gleiche Motivation vor. So soll es sich bei dem *Whistle* im Wesentlichen um einen alarmierenden Laut handeln, der unter leichtem Stress abgegeben und durch neue oder ungewöhnliche Reize und Situationen hervorgerufen wurde (Sieber, 1984). Sieber (1984) beobachtete diese Vokalisation auch im Zusammenhang mit agonistischen Interaktionen. Dies unterstützt die Einordnung des *Whistle* in die aggressiv motivierten Verhaltenszustände in dieser Arbeit. Gasco et al. (2018) notierte bei *Nasua nasua* häufiger den *U-shaped whistle*. Dieser machte 28,41% aller Laute aus und kam beispielsweise in Situationen der physischen Trennung, während der Nahrungssuche sowie Spielkämpfen vor. Trotz des teils unterschiedlichen Kontextes wird vermutet, dass es sich bei dem *U-shaped whistle* um den in dieser Arbeit beobachteten Laut *Squawk* der Weißrüssel-Nasenbären handelt (Gasco et al., 2018, S.6-7). Dieser trat in der Conflict sequence auf.

Insbesondere die Töne der Conflict sequence weisen verschiedene optische Beschreibungen auf. Es wurde tonal, tonal overlaid with noise, sowie das nicht lineare Phänomen (NLP) dokumentiert. Die Töne waren sehr „rau“ und niederfrequentiert. Dies stimmt mit Mortons Beschreibung von aggressiv motivierten Lauten überein, die rau, nicht-tonal und niederfrequent sein sollen (Morton, 1977). Compton (1998) zeigte dies bereits am *Squawk* von in Gefangenschaft lebenden Weißrüssel-Nasenbären.

Innerhalb der Conflict sequence wurden 23 verschiedene Laute ermittelt, darunter der von Compton (1998) und Giampaoli (2017) definierte *Squawk* sowie der *Trill*. Es besteht die Möglichkeit, dass einige der analysierten Laute ebenfalls zu dem *Trill* zählen. Laut Gasco et al. (2018) soll es sich bei einer schnellen Wiederholung des *U-shaped whistles* ohne Intervall dazwischen um einen *Trill* handeln. Sie beobachteten diesen Laut bei Südamerikanischen Nasenbären innerhalb aggressiver Interaktionen, beispielsweise wenn Männchen, die um ein Weibchen konkurrieren, sich gegenseitig über kurze Strecken jagen und sich auf dem Boden wälzen. Nach Giampaoli (2017) soll vor allem die Dauer des *Trill* individuenabhängig sein. Wird diese Information während einer Bedrohung übermittelt, kann ein Angreifer die Notwendigkeit eines physischen Konfliktes prüfen, wodurch es zu einer Verringerung des potenziellen Energieaufwand beider Individuen kommt (Giampaoli, 2017). Darüber hinaus kann die Lautäußerung von Weißrüssel-Nasenbären laut Giampaoli (2017) je nach Population geografisch variieren. Es wird vermutet, dass individuenabhängige Laute vorliegen können. Da insgesamt wenige Konflikte bei den Weißrüssel-Nasenbären beobachtet wurden, könnte die akustische Kommunikation einen Einfluss darauf nehmen. Allerdings bedarf dies einer detaillierteren Untersuchung.

Einige Laute des aggressiven Verhaltenszustandes wurden optisch als nicht lineares Phänomen (NLP) beschrieben. Dazu gehören subharmonische Schwingungen oder deterministisches Chaos (Fitch et al., 2002). Subharmonische Schwingungen entstehen, indem beispielsweise eine Stimmlippe stärker angespannt ist als die andere. Eine Stimmlippe könnte in der Zeit, die die andere für eine Periode benötigt, zwei Perioden durchlaufen. Im Spektrum treten zwischen den harmonischen Schwingungen zusätzliche Unterschwingungen auf, welche dann als Subharmonische bezeichnet werden (Fitch et al., 2002). Ebenso zu dem NLP zählt das deterministische Chaos. Dies ist gekennzeichnet durch aperiodische Schwingungen, die sich durch ein breitbandiges Spektrum auszeichnen, das Energie bei vielen verschiedenen Frequenzen enthält (Fitch et al., 2002). Während die Erzeugung dieser komplexen Vokalisationen bekannt ist, gibt es für die Funktion mehrere Hypothesen. Zum einen könnte das NLP als ehrliches Signal fungieren, indem es Informationen über die Symmetrie des Stimmapparats und damit über die Qualität eines potenziellen Partners überträgt (Riede et al., 2007; Townsend & Manser, 2011). So untersuchten Riede et al. (2007) die Steigerungsrufe („climax calls“, S.1762) bei Schimpansen und vermuteten, dass die Produktion von NLPs kostspielig sein könnte und unter anderem den Rang eines Individuums übermitteln könnte. Zum anderen könnte das NLP die Unterscheidung von Individuen erleichtern, wie Volodina et al. (2006) bei Rothunden zeigten, oder Hinweise auf die Bewegungsrichtung des Rufers geben, wie es bei Schwertwalen beobachtet wurde (Miller, 2002; Townsend & Manser, 2011). Außerdem könnte das NLP Raubtiere verwirren, indem es die Grundfrequenz eines größeren Tieres während der normalen Phonation nachahmt (Fitch et al., 2002; Townsend & Manser, 2011). Herler & Stoeger (2012) fanden bei den Kälbern Asiatischer Elefanten heraus, dass das NLP unter anderem die Funktion hat, dass der potenzielle Empfänger, in diesem Fall die Mutter, den Rufer nicht ignoriert. Diese Ergebnisse unterstützen die Unversehrbarkeitshypothese, welche besagt, dass die Nichtlinearitäten die Rufe

unvorhersehbarer machen, was die Verhaltensreaktionen verstärkt und letztlich die Wahrscheinlichkeit einer Gewöhnung an diese Ruftypen verringert (Fitch et al., 2002; Blumstein & Récapet, 2009). Besonders deutlich wird diese Funktion bei Playback-Experimenten an Erdmännchen (Townsend & Manser, 2011). Die Alarmrufe von Erdmännchen zeichnen sich durch nichtlineare subharmonische Schwingungen aus. Wurden den Tieren nichtlineare Alarmrufe vorgespielt, zeigten sie eine verstärkte Verhaltensfluchtreaktion und suchten weniger nach Nahrung. Allerdings besteht die Gefahr, sich an Alarmrufe zu gewöhnen (Schibler & Manser, 2007; Townsend & Manser, 2011) und keinen Schutz vor Prädatoren zu suchen. Aufgrund der nachteiligen Auswirkungen, die eine solche Gewöhnung auf das Überleben haben könnte, haben Erdmännchen möglicherweise das NLP als einen entgegenwirkenden Mechanismus entwickelt (Townsend & Manser, 2011). Bei Weißrüssel-Nasenbären könnte vermutet werden, dass das NLP ebenso der individuellen Unterscheidbarkeit dient. Da der *Trill* laut Giampaoli (2017) individualspezifisch ist und er in dieser Arbeit unter anderem als NLP beschrieben wurde. Auch Gasco et al. (2018) dokumentierten bei *Nasua nasua* das Aufkommen von NLPs in Stresssituationen und vermuteten als Funktion eine Vermittlung der Identität. Allerdings kann über die weitere Funktion der NLPs bei Nasenbären nur spekuliert werden.

Auf der anderen Seite konnten auch während des entspannten Motivationszustandes Vokalisationen seitens der Weißrüssel-Nasenbären verzeichnet werden. Im entspannten Kontext wurden die Vokalisationen *Grunt* und *Chirp* ermittelt. Ersterer wurde bereits von mehreren Autoren dokumentiert (Kaufmann, 1962; Gilbert, 1973; Smith, 1977; Compton, 1998; Giampaoli, 2017). Die Vokalisation wurde in verschiedenen Verhaltenskontexten beschrieben. Von Compton (1998) wurde er bei in Gefangenschaft gehaltenen Weißrüssel-Nasenbären im entspannten Zustand beobachtet. Auch in dieser Arbeit ruhten die Tiere beim Ausstoßen dieses Lautes. Da allerdings ein Tierpfleger zu den Zeitpunkten der Lautäußerung anwesend war, wird ein territorialer Zusammenhang vermutet. Dies entspricht der Einteilung von Giampaoli (2017). Der *Chirp* weist hingegen von allen dokumentierten Lauten sowohl die höchste mediane Minimalfrequenz als auch die höchste mediane Maximalfrequenz auf. Die Vokalisation ist tonal und wird als dünne Linie in einem Spektrogramm dargestellt. Die Beschreibungen der Vokalisation stimmen mit denen von Giampaoli (2017) überein. Zudem kann von einer freundlichen Motivation ausgegangen werden, da dies nach Morton (1977) durch tonale und hochfrequente Laute ausgedrückt wird. Außerdem wurde der *Chirp* als komplexer Laut beschrieben, da er sich aus mehreren Komponenten zusammensetzt. Auch bei *Nasua nasua* wurde der *Chirp* dokumentiert. Nach Gasco et al. (2018) wurde dieser Laut während der alleinigen Fortbewegung sowie der in Gruppen emittiert und trat am zweithäufigsten mit fast 27% auf. Der *Chirp* gilt als Kontaktruf der Südamerikanischen Nasenbären, genauso wie bei *Nasua narica* (Maurello et al., 2000). Bereits Trudgian (1995) vermutete, dass die Vokalisation bei *Nasua nasua* Identifikationsinformationen tragen könnte. Allerdings müsste dies mittels Playback-Experimenten nachgewiesen werden, um zu sehen, ob die Tiere auf bestimmte Laute eine Verhaltensreaktion zeigen (Trudgian, 1995). Cheney & Seyfarth (1980) wandten diese Methode auf die Mutter-Kind-Erkennung bei Grünen Meerkatzen an. Sie zeigten, dass Mütter zwischen ihrem eigenen Nachwuchs sowie nicht verwandten Jungtieren unterscheiden konnten. Allerdings konnte Compton (1998) diese These mittels Playback-Experimenten bei *Nasua narica* nicht bekräftigen. Es wird jedoch von den Autoren angemerkt, dass die Tiere mehrere Signalkanäle, also ebenso optische oder olfaktorische Kommunikation verwenden und sie aufgrund dessen keine Reaktion auf akustische Signale zeigten. Des Weiteren kritisierte Compton (1998) die eigenen Ergebnisse und vermutet, dass es wohl ebenso mit der verwendeten Ausrüstung

zusammenhängen könnte. Giampaoli (2017) hat hingegen eine individuumsspezifische Lautäußerung bei Weißrüssel-Nasentieren dokumentieren können. So besaß jedes Individuum seine eigene Stimme. Es gab spezifische Audiomerkmale, die unabhängig vom Verhaltenszustand lediglich einem Nasentier eigen waren. So variierte bei dem *Chirp* der Frequenzunterschied zwischen der ersten und zweiten Harmonischen und der *Grunt* wies je nach Individuum eine unterschiedliche Dauer und einen unterschiedlichen Frequenzbereich auf (Giampaoli, 2017). Die interindividuelle Variation dient der Unterscheidung der Individuen in einer Gruppe. Da in dieser Arbeit keine ausführliche Analyse der Vokalisation erfolgte, kann über die Individualisierung von Lauten bei den Weißrüssel-Nasentieren keine Aussage getroffen werden. Ein Kontaktruf wäre für das Erkennen von fremden Nasentieren in freier Wildbahn jedoch von Vorteil, wenn die Beobachtungen von Russell (1981) bedacht werden, dass männliche Nasentiere die Jungtiere fressen. Zudem unterstütze laut Giampaoli (2017) die Fähigkeit, Individuen akustisch zu unterscheiden, die komplexe Sozialstruktur der Weißrüssel-Nasentiere und ermögliche die Erhaltung von Energie bei aggressiven Interaktionen. Auch Gasco et al. (2018) merkte bei Südamerikanischen Nasentieren an, dass die hohe Lautaktivität während sozialer Interaktionen die sozialen Funktionen der Vokalisationen unterstützt. Ausschließen lassen sich diese Vermutungen nicht.

Des Weiteren schlugen Wiley & Richards (1978) vor, dass sich niedrige Frequenzen am besten in den Wäldern ausbreiten, während mittlere Frequenzen in fast allen Lebensräumen mit minimaler Dämpfung verbreitet und hohe Frequenzen am besten in offenen Lebensräumen genutzt werden. Dies lässt sich auf die Lautäußerungen bei Weißrüssel-Nasentieren anwenden. So hat beispielsweise der *Grunt* eine tiefere Sequenz, welche sich über weitere Entfernungen ausbreiten könnte und was somit den territorialen Zusammenhang bekräftigt. Der *Chirp* weist hingegen eine relativ hohe Frequenz auf. In dichter Vegetation können die akustischen Signal nur über kurze Strecken abgegeben werden, da eine Abschwächung oder Verzerrung erfolgen kann (Hauser, 1996). Solche Frequenzen wären somit ideal für einen Kontaktruf räumlich naher Artgenossen. Außerdem ist dieser Laut von kurzer Dauer, somit wüsste ein Gruppenmitglied, dass ein anderer Nasentier in unmittelbarer Nähe ist. Allerdings würde es für die Identifizierung des genauen Standortes eines Individuums durch ein Raubtier nicht ausreichen (Maurello et al., 2000). Eine weitere Untersuchung der Vokalisation in Zusammenhang mit dem Sozial- und insbesondere dem Konfliktverhalten, wird vorgeschlagen. So könnte die akustische Kommunikation als Beschwichtigungs- oder Abbruchsignal vor Beginn oder während eines Konfliktes fungieren. Die Ergebnisse bezüglich des *Trill* lassen eine Funktion als Abbruchsignal vermuten, da die Verhaltensweise „vocal“ auch im Zuge der Abbruchsignale notiert wurde.

7.2.2 Hypothesenbasierender Ergebnisdiskussionsteil

7.2.2.1 Hypothesenpaar 1a+b Konfliktinitiation

Für das Hypothesenpaar 1a wird die Konfliktinitiation vom Männchen zum Weibchen in der adulten Gruppe im Vergleich zum adulten Paar betrachtet. Es stellte sich heraus, dass die Konfliktinitiation vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einem adulten Paar signifikant gleich ist. Somit liegt kein Unterschied in der Konfliktinitiation vor. Die Nullhypothese, dass es keinen Unterschied zwischen den konfliktinitiiierenden Verhaltensweisen vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar gibt, muss angenommen werden. Die Konfliktinitiation des Männchens könnte unabhängig von der Gruppenzusammensetzung sein, weil männliche

Weißrüssel-Nasenbären in freier Wildbahn überwiegend solitär leben und nur während der Paarungszeit einen Clan begleiten (Kaufmann, 1962). In manchen Fällen können die Männchen eine Gruppe aber auch außerhalb der Ranzzeit begleiten (Gompper & Krinsley, 1992). Somit können die Männchen ihr Verhalten je nach Anzahl der Weibchen variabel anpassen. Während Weibchen es hingegen aus der freien Wildbahn nicht gewohnt sind, nicht in einer Gruppe unterwegs zu sein.

Das Hypothesenpaar 1b beinhaltet die Konfliktinitiation vom Weibchen zum Männchen in der adulten Gruppe im Vergleich zum adulten Paar. Das Weibchen in dem adulten Paar initiiert keinen Konflikt. Somit liegt ein Unterschied in der Gruppenzusammensetzung vor, der nicht signifikant getestet werden konnte. Es könnte die Alternativhypothese bestätigen, dass es einen Unterschied zwischen den konfliktinitiiierenden Verhaltensweisen vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar gibt. W5 initiierte keinen Konflikt mit M2, während die Weibchen der adulten Gruppe Konfliktinitiationen zeigten. Diese Ergebnisse decken sich mit den Erwartungen, dass ein Weibchen in einem adulten Paar danach strebt eine Gruppe mit dem Männchen bilden zu wollen, auch Appetenz genannt. Durch den vermehrten Kontakt mit dem Männchen vermindert das Weibchen den Nachteil, den es als solitär lebendes Tier hätte. Dies entspricht dem Konzept der Bedarfsdeckung und Schadensvermeidung nach Tschanz (1985). Aufgrund dieser zwei Aspekte, könnte das Weibchen keinen Konflikt mit dem Männchen initiiert haben.

Wie erwartet, liegt in der adulten Gruppe eine höhere Variation in der Konfliktinitiation vor als bei dem adulten Paar. Dies kann der höheren Individualität geschuldet sein oder auch an den Dominanzbeziehungen liegen. Je nachdem wie die Beziehung zwischen zwei Individuen ist, kann ein Konflikt anders initiiert werden.

Fengler (2009) beobachtete bei Iberischen Wölfen, dass sich ein Abbruchsignal bereits lediglich durch eine Annäherung („approach“) ereignete. Eine beginnende Distanzunterschreitung, innerhalb des Radius eines potentiellen Kontaktes, reichte also aus. Bei den weiblichen Weißrüssel-Nasenbären ließ sich ähnliches beobachten. Die häufigsten Konfliktinitiation seitens der Männchen war „approach“, aber auch auf Verhaltensweisen wie „lean forward“ oder „stalk“ wurde seitens der Weibchen reagiert. Laut B. Müller (2017) lässt dies auf eine fehlende Toleranz schließen, da bei Haushunden ein Konflikt meist erst bei direktem Kontakt ausgelöst wurde. Bei den Männchen reagierte M1 auf distanzunterschreitende Verhaltensweisen lediglich zweimal, viel häufiger jedoch auf distanzwahrende Verhaltensweisen (neunmal) und viermal auf distanzfördernde Verhaltensweisen, wie „leave“. Somit wird vermutet, dass die männlichen Weißrüssel-Nasenbären intoleranter sind als die Weibchen. Da W5 jedoch keinen Konflikt mit M2 initiiert, liegt kein Vergleich für das adulte Paar vor.

B. Müller (2017) untersuchte das Konfliktverhalten beim Haushund (*Canis lupus familiaris*). Sie definierte die konfliktauslösende Verhaltensweise als ein Element, „welches der Empfänger unmittelbar vor Erhalt des ersten Abbruchsignals zeigte (B. Müller, 2017, S.30)“. Sie dokumentierte diesbezüglich am häufigsten die Verhaltensweisen beriechen (zu 23%), aufreiten (zu 20%) und zum Spiel auffordern (zu 15%). Die direkte Annäherung zeigte sich ebenso (relative Häufigkeit von 13%). Insgesamt wurden von B. Müller (2017) die konfliktauslösenden Verhaltensweisen anstupsen, aufreiten (= „mount“), beriechen des Interaktionspartners, berühren, Lefzen lecken (des anderen), spielen, zum Spiel auffordern, beknabbern (= „nibble on individual“), nähern (= „approach“), nahe des Interaktionspartners bewegen, verfolgen (= „follow“) und

beobachten eines Interaktionspartners (= „look at“) für Haushunde dokumentiert. Sechs der zwölf Verhaltensweisen, also lediglich die Hälfte, zeigten sich ebenso bei den Weißrüssel-Nasenhären. Jedoch ist der Haushund durch seine Domestikation nicht die beste Vergleichsart.

Zuletzt lässt sich die Konfliktinitiation der Weißrüssel-Nasenhären mit der der überwiegend solitärlebenden Mähnenwölfe (*Chrysocyon brachyurus*) vergleichen. Diese zeigten insgesamt sieben konfliktauslösende Verhaltensweisen, und zwar „Analbereich riechen, ansehen, flüchten, Gegenstand tragen, herumwirbeln, nähern-direkt und Ohren seitlich (Bendix, 2017, S.31).“ Am häufigsten trat die Verhaltensweise ansehen (hier „look at“) auf, welche die Fähe häufiger zeigte als der Rüde. Die Variation an Verhaltensweisen war bei der Fähe größer als bei dem Männchen, da bei ihr sieben Verhaltensweisen beobachtet wurden und vom Männchen lediglich drei. Bei den männlichen und weiblichen Weißrüssel-Nasenhären der adulten Gruppe lag ein geringer Unterschied vor. Die Weibchen zeigten 13 verschiedene Verhaltensweisen, während das Männchen zwölf verschiedene aufwies. Das Weibchen des adulten Paares initiierte wiederum keinen Konflikt und nur das Männchen zeigte konfliktinitiiierende Verhaltensweisen. Die Weißrüssel-Nasenhären und die Mähnenwölfe haben die konfliktinitiiierenden Verhaltensweisen ansehen („look at“), flüchten („flee“) und nähern-direkt („approach“) gemein. Der Mähnenwolf ist eine bessere Vergleichsart als der Haushund. Denn der Mähnenwolf gilt als genetisch ursprünglicher, da der letzte gemeinsame Vorfahre des Hundes und des Mähnenwolfes etwa vor 40 Millionen Jahren lebte (Gansloßer & Sillero-Zubiri, 2006; Agnarsson et al., 2010). Seitdem hat sich die Linie des Hundes in mehrere Arten aufgespalten, während es bei der Linie des Mähnenwolfes nur zwei Aufspaltungen gab (Agnarsson et al., 2010). Die Gemeinsamkeiten in den Verhaltensweisen der Konfliktinitiation zwischen dem Mähnenwolf und den Weißrüssel-Nasenhären könnte dem verwandtschaftlichen Verhältnis geschuldet sein.

Es zeigten sich zwischen der Konfliktinitiation von Wildcaniden (Iberischer Wolf und Mähnenwolf) und Weißrüssel-Nasenhären deutliche Parallelen. Dies lässt auf ein ähnliches Verhalten lediglich aufgrund der verwandtschaftlichen Verhältnisse schließen, da der Mähnenwolf, der Iberische Wolf und der Weißrüssel-Nasenhär keinen gemeinsamen Lebensraum oder ähnliche Sozialstruktur aufweisen. Allerdings darf nicht vergessen werden, dass es sich bei den Ergebnissen der Weißrüssel-Nasenhären um eine kleine Datenausbeute handelt, für die kein Median berechnet wurde. Es liegen lediglich absolute Häufigkeiten vor. Weitere Datenerhebungen mit größerer Stichprobengröße wären sinnvoll.

7.2.2.2 Hypothesenpaar 2a+b Konfliktabbruch

Hypothesenpaar 2a befasst sich mit dem Abbruchverhalten des Männchens gegenüber einem Weibchen, verglichen in der adulten Gruppe mit dem adulten Paar. Das Männchen in der adulten Gruppe zeigt ein breites Spektrum an Abbruchverhaltensweisen. Es liegt kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Abbruchverhalten in der adulten Gruppe und dem Paar vor. Somit ist das Konfliktabbruchverhalten des Männchens in der Gruppe unähnlich zu dem des Männchens in dem adulten Paar. Die Nullhypothese, dass es keinen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die einen Konflikt abbrechen, vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar gibt, kann abgelehnt und die Alternativhypothese, dass ein Unterschied vorliegt, bekräftigt werden. Somit sind die Abbruchsignale der Männchen abhängig von der Gruppenzusammensetzung. Da in einer Gruppe das Männchen zu verschiedenen

Weibchen Abbruchsignale sendet, wird vermutet, dass die Abbruchsignale der Weißrüssel-Nasenbären von dem Empfänger abhängig sind. Zudem leben die männlichen Weißrüssel-Nasenbären in der freien Wildbahn überwiegend solitär (Kaufmann, 1962), sodass vermutet werden kann, dass sich die Abbruchsignale der Männchen an jedes Clanmitglied individuell anpassen.

Für Hypothesenpaar 2b wird das Konfliktabbruchverhalten des Weibchens gegenüber dem Männchen in der adulten Gruppe im Vergleich zum adulten Paar verglichen. Die Weibchen in der adulten Gruppe zeigen ein ähnliches Spektrum an Abbruchverhaltensweisen wie das Weibchen im adulten Paar. Es liegt ein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Abbruchverhalten der Weibchen in einer Gruppe und einem Paar vor. Die Nullhypothese, es gibt keinen Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die einen Konflikt abbrechen, vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar, muss angenommen werden. Die Weibchen der adulten Gruppe senden ihre Signale lediglich an einen männlichen Empfänger und nutzen die gleichen Signale, wie das Weibchen des adulten Paares. Es könnte vermutet werden, dass es für Weibchen spezifische Abbruchsignale gibt und sie aufgrund dessen unabhängig von der Gruppenzusammensetzung sind.

Bereits bei diversen Canidenarten fand eine Untersuchung der Abbruchsignale statt. I. Müller (2017) konnte bei Rudellebenden Rothunden die Abbruchsignale knurren, schnappen, Lefzen ziehen, bedrohend vorspringen, fixieren, weggehen („leave“), nähern („approach“), angespannt stehen, angespannt liegen, Pfotenstoß, Schnauzenstoß, beobachten. Am häufigsten kam das Knurren sowie darauffolgend das Lefzen ziehen vor. Mit den Ergebnissen zu den Weißrüssel-Nasenbären überschneiden sich die Verhaltensweisen „approach“ und „leave“. Allerdings definiert I. Müller (2017) das Weggehen, Ausweichen, Zurückweichen und Flüchten als Beschwichtigungssignal. Beschwichtigungssignale wurden in dieser Arbeit nicht näher untersucht. Bei solitärlebenden Mähnenwölfen dokumentierte Bendix (2017) Maul aufsperrern, direktes Annähern, weggehen, anspringen, ausweichen, flüchten und knurrfauchen als Abbruchverhaltensweisen. Die ersten drei Verhaltensweisen lassen sich auch bei den Weißrüssel-Nasenbären beobachten. Die Annäherung wurde jedoch nur vom männlichen Mähnenwolf gesendet. Bei Weißrüssel-Nasenbären zeigten es beide Geschlechter und es kam zudem sehr selten vor. Bei den Iberischen Wölfen (Fengler, 2009) sowie bei Haushunden (Feddersen-Petersen 2008) wurde als häufigstes Drohsignal das Fixieren beschrieben. B. Müller (2017) vermutete, dass das Fixieren als intensitätsschwaches Abbruchsignal ausreicht, weil sich die Individuen in einem Rudel bereits kennen. Für die Weißrüssel-Nasenbären wurde diese Verhaltensweise nicht definiert. Es ähnelt allerdings dem „look at“, was lediglich von den Weibchen gezeigt wurde, aber bei ihnen am zweit häufigsten auftrat.

B. Müller (2017) legte zwei Kategorien für Abbruchsignale beim Haushund fest. Bei diesen handelt es sich um das Drohverhalten ohne Distanzunterschreitung sowie die Drohsignale mit Distanzunterschreitung und möglicher physischer Attacke. Diese Einteilung wurde bei Weißrüssel-Nasenbären nicht gewählt, da die Stichprobenmenge zu gering ist und eine Einteilung die Aussagekraft weiter schmälern würde. Für folgende Studien wäre eine Kategorisierung von Abbruchsignalen allerdings wünschenswert.

Außerdem dokumentierte B. Müller (2017) bei Haushunden andere Abbruchsignale, als sie bei Weißrüssel-Nasenbären auftreten. Mit der größten Häufigkeit trat das Drohbellen auf. Außerdem beobachtete sie das Anspringen, Fixieren, Lefzen ziehen, Knurren,

Schnappen, den festen Schnauzenbiss sowie bedrohendes Verfolgen. Trotz anderer Bezeichnung der Abbruchsignale, könnten die Verhaltensweisen „open mouth“ oder „nose up“ mit der Verhaltensweise Leftzen ziehen gleichgesetzt werden. Das Fixieren könnte zudem dem „look at“ ähneln und das Anspringen dem „lunge“. B. Müller (2017) dokumentierte häufiger (62%) distanzwahrende Abbruchsignale, was sich bei den Weißrüssel-Nasenhären ebenfalls feststellen lässt. Die Weibchen zeigten 38mal distanzwahrende (fünfmal häufiger) und siebenmal distanzunterschreitende Verhaltensweisen und bei den Männchen traten 14mal distanzwahrende (doppelt so häufig) und neunmal distanzunterschreitende Verhaltensweisen auf. Fischer (2007) beobachtete Abbruchsignale bei einem freilebenden Hunderudel im Parco Naturale Migliarino San Rossore Massaciucoli, Italien. Auch sie ermittelte andere Abbruchsignale als sie bei den Weißrüssel-Nasenhären beobachtet wurden. Fischer (2007) notierte die Abbruchsignale Leftzen zeigen, knurren, fixieren, den Nasenrücken runzeln, drohbellen, gezieltes Anspringen, verfolgen und wegschnappen. Die Abbruchsignale der Weißrüssel-Nasenhären weisen also eher nur Übereinstimmungen mit Wildcaniden als mit den Haushunden auf. Diese Schlussfolgerung zeigte sich bereits bei der Konfliktinitiation. Innerhalb der Wildcaniden liegen die meisten Gemeinsamkeiten bezüglich der Abbruchsignale mit dem Mähnenwolf sowie dem Rothund vor. Es wird vermutet, dass der phylogenetische Aspekt für die Übereinstimmungen verantwortlich ist.

7.2.2.3 Hypothesenpaar 3a+b Reaktion auf Abbruch

Das Ziel von Abbruchsignalen ist es, Konflikte zu beenden. So konnte Fengler (2009) bei in Gefangenschaft gehaltenen Iberischen Wölfen beobachten, dass auf Abbruchsignale keine signifikante Intensitätssteigerung bzw. Eskalation folgte. Bei der Beobachtung von verwilderten Haushunden dokumentierte Fischer (2007) als Folge von Abbruchsignalen eine Verhaltensänderung. Die Ergebnisse dieser beiden Studien deuten darauf hin, dass Abbruchverhaltensweisen die Beziehung der Tiere nicht belasteten und sie der Konfliktvermeidung dienen. Es stellt sich die Frage, ob Abbruchsignale bei den Weißrüssel-Nasenhären ähnliche Funktionen haben.

Hypothesenpaar 3a befasst sich mit der Reaktion des Männchens auf die Abbruchsignale des Weibchens. Bezüglich der Analyse der Markowketten zeigte sich, dass keine gleichen Verhaltenskopplungen in versöhnten und unversöhnten Konflikten vorliegen. Aber das Verhalten vom Männchen zum Weibchen war während unversöhnter sowie versöhnter Konflikte in der Gruppe und im Paar in der Sequenzanalyse ähnlich. Somit ist die Reaktion des Männchens auf Abbruchverhaltensweisen des Weibchens unabhängig von der Gruppenzusammensetzung. Aufgrund dieser Ergebnisse wird die Nullhypothese, dass kein Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf Abbruchsignale zeigen, vom Männchen zum Weibchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar vorliegt, angenommen. Die Reaktion des Weibchens auf die Abbruchsignale des Männchens wurde in Hypothesenpaar 3b betrachtet. Bezüglich der Verhaltenskopplungen vom Weibchen zu dem Männchen zwischen der Gruppe und dem adulten Paar besteht während versöhnter und unversöhnter Konflikte ein signifikanter Zusammenhang. Somit liegt auch hier keine Verhaltensabhängigkeit von der Gruppenzusammensetzung vor. Die Nullhypothese, dass kein Unterschied zwischen den Verhaltensweisen, die eine Reaktion auf Abbruchsignale zeigen, vom Weibchen zum Männchen in einer adulten Gruppe versus in einem Paar vorliegt, wird daher angenommen.

Es muss nicht verwundern, dass kein Unterschied in der Reaktion auf Abbruchsignale in der Gruppenzusammensetzung gefunden wurde. Laut Hinde (1981) wird eine soziale Interaktion zwar so definiert, dass das Verhalten eines Individuums von einem anderen beeinflusst werden kann, allerdings sind die Bestandteile und die Abfolge der Elemente oft konstant. Kummer (1978) fand heraus, dass die Elemente einer Interaktion von der phylogenetischen Position einer Art abhängig sind (Gansloßer et al., 2020). Somit kann die gleiche Art auch auf gleiche Weise auf Abbruchsignale reagieren, also gleiche Verhaltenssequenzen aufweisen, wie es bei den Weißrüssel-Nasenhären der Fall war. Es könnte bei Weißrüssel-Nasenhären ein genetisch vorgeschriebenes Programm für die Reaktion auf Abbruchsignale geben, wie beispielsweise das Komfort-Grooming bei Ratten, das unter spontanen oder stressarmen Bedingungen eine festgelegte cephalocaudale Reihenfolge aufweist (Spruijt et al., 1992). Allerdings sind weitere Untersuchungen und eine größere Datenmenge nötig, um diese Vermutung zu unterstützen.

Es konnten diverse Verhaltensweisen als Reaktionen auf die Abbruchsignale bei Weißrüssel-Nasenhären dokumentiert werden. Auf ein Abbruchsignal konnte mit einem erneuten Abbruchsignal oder mit distanzvergrößernder, dominanzrelevanter, neutraler, soziopositiver oder sozionegativer Verhaltensweise reagiert werden. Die als Reaktion auf die Abbruchsignale aufgetretenen Verhaltensweisen lassen sich mit denen anderer Tierarten vergleichen. Bendix (2017) untersuchte bei den solitärlebenden Mähnenwölfen unter anderem die Reaktion auf Abbruchsignale. Es zeigte sich, dass der Rüde auf distanzwahrende Abbruchsignale auch mit distanzunterschreitenden Abbruchsignalen oder direktem Kontakt reagieren konnte. Bei den Weißrüssel-Nasenhären ließ sich ein umgekehrter Trend zwischen den Geschlechtern beobachten. Die Weibchen zeigten deutlich mehr (acht) Verhaltenskopplungen, bei denen auf eine distanzwahrende Abbruchverhaltensweise des Männchens eine distanzunterschreitende des Weibchens folgte, während bei den Männchen nur zwei Verhaltenskopplungen auftraten. M1 reagierte bei versöhnten Konflikten auf ein „look at“ der Weibchen mit einem „approach“ und M2 auf ein „open mouth slightly“ von W5 mit einem „push away strongly“. Bei den Weibchen zeigte sich beispielsweise die Verhaltenskopplung, dass sowohl W5 als auch die Weibchen der adulten Gruppe auf ein „open mouth slightly“ des Männchens mit einem „lunge“ reagierten. Im Vergleich dazu wurden bei rudellebenden Rothunden keine distanzunterschreitenden Abbruchsignale als Folge von distanzwahrenden Abbruchsignalen dokumentiert (I. Müller, 2017). Des Weiteren beobachtete Bendix (2017) bei dem männlichen Mähnenwolf die Verhaltenskopplung, dass das Männchen das Maul öffnete und daraufhin das Weibchen ebenso mit Maul aufsperrern reagierte. Ähnliches konnte sich bei den Weißrüssel-Nasenhären dokumentieren lassen. Das Männchen zeigte „open mouth slightly“ und die Weibchen reagierten mit „open mouth“ bei unversöhnten Konflikten. Somit lassen sich insgesamt einige Parallelen zwischen Mähnenwölfen und Weißrüssel-Nasenhären finden. Die Übereinstimmungen könnten auch zufällig sein. Da Mähnenwölfe allerdings zu den ursprünglichen Caniden zählen, sind sie im Vergleich zum Wolf enger mit den Weißrüssel-Nasenhären verwandt (Gansloßer & Sillero-Zubiri, 2006; Agnarsson et al., 2010). Jedoch teilen die beiden Tierarten keine anderen Gemeinsamkeiten, da der Lebensraum und das Sozialleben unterschiedlich sind.

Nicht viele Autoren beschäftigten sich mit der Reaktion auf Abbruchsignale. Neben Bendix (2017) und I. Müller (2017) beobachtete B. Müller (2017) beim Haushund verschiedene Verhaltenskategorien als Reaktion auf Abbruchsignale. Sie unterschied zwischen dem Ignorieren, der Distanzierung und keine Distanzierung. Es stellte sich heraus, dass die Reaktion auf ein Abbruchsignal von der Körpergröße der Tiere abhängig war. Große

Hunderassen zeigten als Reaktion auf Abbruchsignale eher Ignorieren als kleinere Rassen. Auch bei den Weißrüssel-Nasenbären konnte das Ignorieren als Reaktion auf Abbruchsignale beobachtet werden. Diese Reaktion wurde nur bei den unversöhnten Konflikten gezeigt. Bei M1 folgte es auf „lean forward“ und bei den Weibchen der adulten Gruppe auf „inhibited bite“ und „look at“. Bei Rothunden hingegen konnte das Ignorieren lediglich als Folge von der Verhaltensweise „verfolgen“ beobachtet werden und es diente als Beschwichtigungssignal (I. Müller, 2017). Somit lassen sich erneut wenig Parallelen zwischen dem Verhalten von Haushunden und Weißrüssel-Nasenbären finden.

Zusätzlich konnte beobachtet werden, dass W1 auf Abbruchsignale mit der Verhaltensweise „flee“ reagierte. Innerhalb der agonistischen Verhaltensweisen wird diese Verhaltensweise laut B. Müller (2017) lediglich vom unterlegenen Tier gezeigt. Dadurch kann das Tier sich selbst schützen und eine Distanzierung bzw. Meidung herbeiführen. Dies stützt die Vermutungen, dass W1 zu den rangniederen Individuen der adulten Gruppe gehört.

Während der Konflikte, die im Nachhinein versöhnt wurden, wurden insgesamt auch weniger Reaktionen auf Abbruchsignale dokumentiert. Die Reaktion auf ein Abbruchsignal könnte daher ausschlaggebend sein, ob ein Konflikt im Nachhinein versöhnt wird. Welche Eigenschaften diese Reaktion jedoch aufweisen muss, müsste mittels weiterer Studien geprüft werden.

7.2.2.4 Hypothesenpaar 4a+b Versöhnungsverhalten

Versöhnungsverhalten senkt den Stresspegel und kann als Mittel des Gruppenerhalts und der Konfliktvermeidung dienen. Außerdem kann es für eine individuelle Stressbewältigung sorgen (Blankenburg & Klatt, 2015). Insgesamt wurde sehr wenig Versöhnungsverhalten bei den Weißrüssel-Nasenbären verzeichnet. Von 58 Konflikten zwischen Männchen und Weibchen wurden lediglich 19 versöhnt (etwa 33%). Das adulte Paar hatte eine Versöhnungsrate von etwa 45% und die adulte Gruppe von lediglich etwa 30%. Solch niedrige Versöhnungsraten sind bei sozialen Arten selten bekannt. Jedoch zeigten Studien an gruppenlebenden Rotbauchtamarinen (*Saguinus labiatus*) ebenso einen Mangel an Versöhnung (Schaffner & Caine, 2000). Schaffner & Caine (2000) schlugen vor, dass Versöhnungsverhalten durch die starken toleranten und kooperativen Beziehungen überflüssig sein könnte (Cordoni & Palagi, 2008). Daher würden die „alltäglichen“ Aggressionen die Beziehungen zwischen Gegnern derselben Familiengruppe nicht beeinflussen (Schaffner & Caine, 2000; Cordoni & Palagi, 2008). Dies könnte bei den Weißrüssel-Nasenbären ebenso vermutet werden. Allerdings besteht auch die Möglichkeit, dass das notierte affiliative Verhalten nach einem Konflikt kein Versöhnungsverhalten ist. Denn es kann trotz sozialer Strukturen kein Versöhnungsverhalten auftreten, wie die Ringelschwanzlemuren (*Lemur catta*) zeigen. Diese haben eine klare Dominanzhierarchie und eine gruppeninterne Verwandtschaftsstruktur, wiesen aber in der Phase nach einem Konflikt zu einer erhöhten Wahrscheinlichkeit einen erneuten Konflikt mit dem ehemaligen Gegner auf, aber nicht mit anderen Gruppenmitgliedern (Kappeler, 1993). Dies zeigt laut Kappeler (1993), „that the occurrence of reconciliation is not limited to species with formalized dominance relations (Kappeler, 1993, S.901).“ Für die Weißrüssel-Nasenbären müssten weitere Beobachtungen aller Interaktionen, sowohl sozionegativer als auch soziopositiver, erfolgen, um zu schauen, ob das Verhalten nach einem Konflikt sich signifikant vom restlichen Verhalten unterscheidet.

Es wurde zumindest für die Weißrüssel-Nasenbären innerhalb der Gruppe erwartet, dass vermehrtes Versöhnungsverhalten vorliegt. Denn die Beobachtungen von De Waal & van Roosmalen (1979) bei Schimpansen zeigten, dass bei größerer Tierdichte mehr Versöhnung auftrat. Außerdem wären durch die Dominanzbeziehungen mit mehr Individuen mehr Versöhnung und Beschwichtigung nötig, um die Kosten, die ein Konflikt mit sich bringt, zu vermeiden. Doch bemerkte bereits Thierry (2000), dass die mehr despotischen (siehe 4.3 & 7.2.0) und weniger kooperativen Makakenarten wie die Rhesusaffen ein geringeres Maß an versöhnlichen Kontakten zeigten. Bei den Weißrüssel-Nasenbären zeigte sich, dass sich das Männchen des adulten Paares im Durchschnitt häufiger versöhnte als das Männchen in der adulten Gruppe. Daher könnten nach den Beobachtungen von Thierry (2000) Weißrüssel-Nasenbären eher despotisch organisiert sein und aufgrund dessen zeigt sich weniger Versöhnungsverhalten in der Gruppe. Außerdem soll laut White (2001) mit der Anzahl der Tiere die soziale Komplexität steigen, was einen signifikanten Einfluss auf aggressives Verhalten haben kann. Somit würde weniger Versöhnungsverhalten und mehr Konflikte auftreten. Versöhnung sei nach Kappeler & van Schaik (1992) „also not a prerequisite for life in permanent social groups (Kappeler & van Schaik, 1992, S.51).“

Die valuable-relationship-Hypothese besagt, dass Individuen, die auf die Zusammenarbeit mit Artgenossen angewiesen sind, soziale Mechanismen, wie das Versöhnungsverhalten entwickelt haben (Kappeler & van Schaik, 1992; Watts, 2006; Colmenares & Silveira, 2008; Cordoni & Palagi, 2008). Bei Weißrüssel-Nasenbären treten sowohl in freier Wildbahn als auch in Gefangenschaft wenig Konflikte auf (Smith, 1977; De la O et al., 2019), sodass eine konfliktarme Situation vorliegt, welcher gewisse Mechanismen vorangegangen sein müssen. Des Weiteren soll sich nach der valuable-relationship-Hypothese der Beziehungswert für zwei Individuen untereinander unterscheiden, sodass die Versöhnungstendenz beeinflusst wird. Die Versöhnungsrate soll mit dem Wert der Beziehung ansteigen (Colmenares & Silveira, 2008; I. Müller, 2017). Beziehungen sind auch in anderen Kontexten als Ressourcen relevant. Sie können vor allem für den Austausch von sozialen Interaktionen nützlich sein. Hemelrijk (1994) zeigte dazu bei Langschwanzmakaken (*Macaca fascicularis*), dass nach einer Putzaktion eher eine Unterstützung des geputzten Individuums zu erwarten war als ohne die vorherige Interaktion. Für Zootiere sind Beziehungen essenziell. Es bleibt unklar, warum die Weißrüssel-Nasenbären sehr wenig Versöhnungsverhalten zeigten, wenn dieses doch beziehungsfördernd wirken kann.

In der adulten Gruppe versöhnte sich M1 am häufigsten mit W2, während sich W2 nicht mit dem Männchen versöhnte. Auch in dem adulten Paar zeigte W5 gegenüber M2 kein Versöhnungsverhalten. Von den Weibchen der adulten Gruppe versöhnte sich W1 am häufigsten mit M1. Baan et al. (2014) beobachteten bei Wölfen, dass die untergeordneten Individuen häufiger einen Konflikt versöhnen als dominante Tiere. Aufgrund dessen wird vermutet, dass W1, wie die ermittelte Rangfolge ebenfalls zeigte, rangnieder ist. Im Umkehrschluss müsste W2 aufgrund des fehlenden Versöhnungsverhaltens das ranghöchste Tier sein. W5 zeigte ebenso kein Versöhnungsverhalten. Es könnte vermutet werden, dass W5 gegenüber M2 dominant ist und M2 aufgrund dessen als einziges Versöhnungsverhalten zeigt. Eine Rangfolge konnte bei dem adulten Paar jedoch nicht ermittelt werden.

Werden diese Ergebnisse mit den solitär lebenden Mähnenwölfen verglichen, finden sich jedoch Parallelen. Bendix (2017) konnte bei in Gefangenschaft gehaltenen Mähnenwölfen dokumentieren, dass das Männchen für 70% der Versöhnungsinitationen verantwortlich

ist. Das Weibchen sendete somit deutlich weniger Versöhnungsverhalten. Dies ähnelt dem Verhalten von W2 und W5 in dieser Arbeit, die beide jeweils keine Versöhnung mit dem Männchen initiierten. Bei Afrikanischen Wildhunden hingegen waren eher die Weibchen zu einer Versöhnung bereit als die Männchen (Mehrabani et al., 2015). Dies trifft wiederum auf das Verhalten von W1 und W4 zu. Somit wird vermutet, dass die Versöhnung bei Weißrüssel-Nasenbären rangabhängig sein kann.

De Waal & Yoshihara (1983) beobachteten bei Rhesusaffen, dass die Stärke der Bindung zwischen Individuen die Versöhnungstendenz beeinflusste. Vor allem bei matrilinearen Verwandten konnten erhöhte Versöhnungstendenzen dokumentiert werden (De Waal & Yoshihara, 1983). Dass insgesamt wenig Versöhnungsverhalten bei den Weißrüssel-Nasenbären gezeigt wurde, könnte darauf hindeuten, dass keine Verwandtschaft zwischen den Weibchen W1, W2 und W4 sowie dem Männchen vorliegt. Allerdings konnte bei Tüpfelhyänen beobachtet werden, dass die Versöhnungstendenz bei Interaktionen mit Nicht-Verwandten höher war als bei Verwandten (Wahaj et al., 2001). Die Verwandtschaftsverhältnisse der adulten Gruppe aus dem Tierpark Nordhorn sind nicht geklärt. Es wird jedoch vermutet, dass W2 und W4 aufgrund der Unterstützung während der Konflikte (siehe Interventionen) in einem verwandtschaftlichen Verhältnis zueinanderstehen könnten. Anhand des Versöhnungsverhaltens lässt sich darüber keine Aussage treffen. Dafür müssten weitere Beobachtungen mit dem Fokus auf den Weibchen-Weibchen-Kontakten durchgeführt werden.

Eine weitere Überlegung wäre, dass Tiere ein gewisses Minimum an kognitiven Fähigkeiten benötigen, um Versöhnungsverhalten zu zeigen (Gallup, 1982). Diese Überlegung ist angelehnt an die Hypothese des sozialen Gehirns. Es wurde bereits erwähnt, dass diese bei Caniden sowie Nasenbären bekräftigt wurde. Allerdings haben Weißrüssel-Nasenbären einen vergrößerten frontalen Kortex (Arsznov, 2012; Arsznov & Sakai, 2013) und zeigen in dieser Arbeit trotz dessen wenig Versöhnungsverhalten. Kappeler & van Schaik (1992) stellten fest, dass das Auftreten von Versöhnung trotz unterschiedlicher relativer Gehirngrößen möglich ist. Denn bei Rotstirnlemuren (*Eulemur fulvus rufus*) ließ sich Versöhnung nachweisen, während bei Ringelschwanzlemuren (*Lemur catta*) Belege dafür fehlen (Kappeler, 1993). Beide Arten leben in Gruppen, sind kleinhirnig (Armstrong, 1985) und weisen im Vergleich zu Menschenaffen eine begrenzte soziale Komplexität auf (Kappeler & van Schaik, 1992; Pereira, 1993). Allerdings gehen Kappeler & van Schaik (1992) in diesem Zuge nicht auf die Größe des präfrontalen Kortex ein. Dessen Größenunterschiede sind ausschlaggebender als die der relativen Gehirngröße. Nach der Hypothese des sozialen Gehirns müssten Weißrüssel-Nasenbären über ein komplexeres Sozialsystem verfügen. Es wird also vermutet, dass die Tiere andere Mechanismen zum Konfliktmanagement entwickelt haben.

7.2.2.5 Hypothese 5 Konflikthäufigkeit

Die Konflikthäufigkeit der Weißrüssel-Nasenbären unterscheidet sich in der adulten Gruppe und dem adulten Paar. Es ließ sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Gruppe und dem Paar feststellen. In der adulten Gruppe traten mehr Konflikte auf als in dem adulten Paar. Somit kann die Nullhypothese abgelehnt und die Alternativhypothese, dass es einen Unterschied in der Häufigkeit des Auftretens von Konflikten pro Tier in einer adulten Gruppe im Vergleich zu einer Familie gibt, bekräftigt werden. Dies widerspricht den Untersuchungen von Aureli & De Waal (2000), die annehmen, dass bei größerer Tierdichte weniger Konflikte auftreten. Auch De la O et al. (2019) proklamieren, dass die Konflikthäufigkeit in einer Gruppe sowohl zur Minimierung der Aggression also auch zur

Nutzung der Vorteile des Gruppenlebens reduziert werden muss. Smith (1977) dokumentierte bei in Gefangenschaft gehaltenen Weißrüssel-Nasenbären ebenso eine geringere Häufigkeit agonistischer Interaktionen im Vergleich zu anderen Bereichen des Sozialverhaltens.

Die Ergebnisse der Weißrüssel-Nasenbären decken sich jedoch mit White (2001), der annimmt, dass mit der Anzahl der Tiere die soziale Komplexität steigt. Dies kann einen signifikanten Einfluss auf das aggressive Verhalten haben und somit könnten mehr Konflikte in einer Gruppe vorliegen (White, 2001). Die Weißrüssel-Nasenbären zeigten in einer Gruppe mehr Konflikte als in einem adulten Paar. Es scheint also mit der Anzahl an Tieren bei Weißrüssel-Nasenbären auch die Konflikthäufigkeit zu steigen. Es muss an dieser Stelle ergänzt werden, dass durch die Unvollständigkeit der Konflikte in den Videos einige agonistischen Interaktionen der adulten Gruppe nicht in die Datenauswertung genommen werden konnten. Somit würden eigentlich mehr Konflikte vorliegen, was den Median verschieben könnte, da die Gruppe bereits eine große Streuung in der Konflikthäufigkeit pro Tag pro Tier zeigte. Allerdings wurden hier nur die vollständig aufgezeichneten Konflikte betrachtet.

Vergleicht man die gesamte Konflikthäufigkeit jedoch mit der von anderen Tierarten, beispielsweise den Schimpansen, ist sie vergleichsweise gering. De Waal (1986c) notierte bei Schimpansen 1337 Konflikte. Die durchschnittliche Häufigkeit von agonistischen Interaktionen war bei Konflikten zwischen zwei Männchen signifikant höher als bei Konflikten innerhalb der Weibchen. Die Häufigkeit der agonistischen Konflikte zwischen Männchen und Weibchen lag zwischen den beiden gleichgeschlechtlichen Konflikttypen. Bei ihnen traten alle zehn Stunden zwischen 5 und 10 Konflikte auf (De Waal, 1986c). Im Vergleich zu den Weißrüssel-Nasenbären, die pro Tier pro Tag eine mediane Konflikthäufigkeit von 1 hatten, traten bei Schimpansen deutlich mehr Konflikte auf. Es könnte vermutet werden, dass Weißrüssel-Nasenbären eine gewisse Toleranz aufweisen. Diese bedingt beziehungsfördernde Verhaltensweisen, wie gegenseitige Körperpflege oder Versöhnungsverhalten (Thierry, 1990; Matsumura, 1999) sowie weniger Konflikte. Da jedoch nur bei 40% der Konflikte Versöhnungsverhalten seitens *Nasua narica* notiert wurde, stellt sich die Frage, ob dieses für eine tolerante Gesellschaft ausreicht, zumal die Rangordnung eher für einen despotischen Dominanzstil spricht. Aber vielleicht liegen andere beziehungsfördernde Verhaltensweisen vor. Smith (1977) stellte fest, dass das Sozialverhalten von in Gefangenschaft gehaltenen Weißrüssel-Nasenbären im Sommer stark vertreten war und in den anderen Jahreszeiten eine geringere Häufigkeit aufwies. Dies hing jedoch mit der Geburt der Jungtiere zusammen. Im Winter konnten häufiger „gentle contact behaviors“ beobachtet werden (Smith, 1977, S.149). Die Beobachtungen dieser Arbeit erfolgten im Frühling. Weitere Studien zu dem Sozialverhalten und möglichem Beschwichtigungsverhalten der Tiere wären wichtig.

Nasenbären können in Banden mit verschiedenen Untergruppen organisiert sein. Romero & Aureli (2007) beobachteten bei in Gefangenschaft gehaltenen Südamerikanischen Nasenbären, dass die Tiere eine höhere Konflikthäufigkeit aufwiesen, die nicht in derselben Untergruppe vorkamen. Somit ist die Konflikthäufigkeit zwischen verschiedenen Untergruppen höher. Hier wurden keine Untergruppen in der adulten Gruppe gebildet. Die Beobachtungen von Romero & Aureli (2007) decken sich aber insgesamt mit den Ergebnissen, dass innerhalb einer Gruppe weniger Konflikte auftreten. Somit scheint eine geringe Konflikthäufigkeit generell in Nasenbären vorzukommen.

7.2.2.6 Hypothese 6 Konfliktdauer

Es ließ sich kein signifikanter Unterschied in der Konfliktdauer in der adulten Gruppe versus dem adulten Paar feststellen. Obwohl die mediane Konfliktdauer zwischen adultem Paar (6,02 Sekunden) und adulter Gruppe (24,45 Sekunden) unterschiedlich lang war, so zeigten die Analysen jedoch keinen signifikanten Unterschied, was darauf hindeutet, dass die Dauer der Konflikte eher zufällig war. Somit muss die Nullhypothese, dass es keinen Unterschied in der Konfliktdauer gibt, angenommen werden. Dieses Ergebnis stimmt mit den Untersuchungen von Kaufmann (1962) an freilebenden sowie mit Smiths (1977) Beobachtungen an in Gefangenschaft lebenden Weißrüssel-Nasenbären überein. Beide beobachteten, dass die Konflikte nur wenige Sekunden andauerten. Dies könnte dazu beitragen die Aggressionskosten zu reduzieren sowie die Vorteile des Gruppenlebens zu nutzen (De la O et al., 2019).

Bei anderen Tierarten wie den Caniden, wurde ebenfalls die Konfliktdauer gemessen. So betrug die durchschnittliche Konfliktdauer bei Rothunden 26,4 Sekunden und im Median 16,5 Sekunden. Dazu zählten ebenso Konflikte, die sich zwischen adulten sowie subadulten ereigneten (I. Müller, 2017). Im Vergleich zu den Weißrüssel-Nasenbären ist die Konfliktdauer der Rothunde also ebenfalls kurzgehalten. I. Müller (2017) argumentierte, dass ein etabliertes Konfliktmanagement sowie eine etablierte Rangfolge zu einer geringen Konfliktdauer führen können. Außerdem hänge die Länge eines Konfliktes von der Häufigkeit und Dauer der Konfliktsignale ab. Weißrüssel-Nasenbären können, als kleinere Tiere, schnellere Bewegungen in kürzerer Zeit durchführen (Hill, 1950) und könnten daher mehr Konfliktsignale senden als die größeren Rothunde. Des Weiteren hängt die Länge eines Konfliktes von der Ähnlichkeit der Kontrahenten ab. Wenn bereits zu Konfliktbeginn feststeht, wer den Konflikt voraussichtlich gewinnen wird, könnten Konflikte kürzer andauern (I. Müller, 2017). In diesem Fall würde eine Asymmetrie im „resource holding power“ vorliegen (Parker, 1974). Dieses beschreibt die körperliche Kondition eines Tieres. Nach dieser ist ein Individuum in der Lage eine Ressource verteidigen zu können oder eben nicht. Ebenso darüber entscheiden kann die Ressource sowie deren individueller Wert für das jeweilige Tier (Smith & Parker, 1976; I. Müller, 2017). Sind die Kontrahenten jedoch einander ebenbürtig, kann dies zu längeren agonistischen Interaktionen führen (I. Müller, 2017). Da die Rothunde und die Weißrüssel-Nasenbären neben ihrer annähernden Verwandtschaft auch ein komplexeres Sozialgefüge gemein haben, könnten diese Aspekte die Übereinstimmung in der Konfliktdauer erklären.

Bei dem Baumhopf (*Phoeniculus purpureus*) konnte nachgewiesen werden, dass die Konfliktdauer positiv mit der Dauer der sozialen Gefiederpflege korreliert war (Radford, 2008). Die Tiere, die am stärksten in gruppeninterne Konflikte verwickelt waren, hatten die höchste Rate an der sozialen Gefiederpflege. Allerdings fand dieses Verhalten nicht zwischen Rivalen, sondern mit anderen Gruppenmitgliedern statt. Die Autoren vermuteten, dass die soziale Gefiederpflege der Stressreduktion dienen könnte (Radford, 2008). Der Stress wird durch Glukokortikoidhormone vermittelt und durch Konflikte ausgelöst (Von Holst, 1998). Aber ob bei den Weißrüssel-Nasenbären Konflikte, nach denen im Nachhinein affiliative Verhaltensweisen mit Gruppenmitgliedern gezeigt wurden, kürzer andauern wurde nicht getestet. In folgenden Studien könnte auf diese Kopplung ein Augenmerk gelegt werden.

Es wurde erwartet, dass die Konflikte der adulten Gruppe länger andauern als die Konflikte des adulten Paares. In einer Gruppe gibt es die Möglichkeit von Koalitionen und

Interventionen. Je mehr Tiere an einem Konflikt beteiligt sind, desto länger müsste ein Konflikt andauern. Lee et al. (2017) berechneten anhand von Konflikten bei in Gefangenschaft gehaltenen Südlichen Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) einen linearen Anstieg der mittleren Konfliktdauer mit der Größe des Kampfes. Denn jede aggressive Interaktion verlängert den Konflikt im Durchschnitt um eine konstante Dauer. Die Konfliktdauer verläuft proportional zur Anzahl der Paare von Individuen in einem Kampf. Eine Konfliktlösung dauert also eine gewisse Zeit an, bis jedes erregte Individuum inaktiv wird (Lee et al., 2017).

Im Median war ein Unterschied in der Konfliktdauer der Weißrüssel-Nasenbären im Paar versus Gruppe zu erkennen. Allerdings ist dieser nicht signifikant. Auch De la O et al. (2019) beobachteten, dass Koalitionskonflikte bei Weißrüssel-Nasenbären nur wenige Sekunden andauerten. Somit bestätigen sie die Ergebnisse dieser Studie. Laut De Waal & van Roosmalen (1979) sowie De Waal (2000) sollen in einer Gruppe mehr beschwichtigende und versöhnliche Signale gezeigt werden. Sind diese wirkungsvoll, könnten Konflikte kürzer andauern. Dies könnte erklären, warum die Konflikte der adulten Gruppe ebenfalls kurz andauerten und nicht signifikant unterschiedlich waren. Da jedoch kein ausgiebiges Versöhnungsverhalten beobachtet werden konnte, sollte in weiteren Studien das Beschwichtigungsverhalten der Weißrüssel-Nasenbären genauer untersucht werden. Vielleicht sorgt dieses für die Kürze der Konflikte. In der vorliegenden Arbeit konnte keine Begründung für die Dauer der Konflikte gefunden werden, da nur 40% der Konflikte versöhnt wurden und die Rangfolge nicht signifikant bestätigt werden konnte. Versöhnungsverhalten und eine Rangfolge wären Gründe für kürzer andauernde Konflikte gewesen.

Innerhalb der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären variierte die mediane Konfliktdauer zwischen den Paaren. Die größte Variation in der Konfliktdauer lag innerhalb der Paare W1 und M1 sowie W4 und M1 vor. Die beiden Weibchen waren nach der ermittelten Rangfolge dem Männchen gegenüber rangnieder. Vielleicht war die Rangfolge innerhalb der drei Individuen noch flexibel und es fanden Konflikte um die Platzierung in der Rangfolge statt. Das Paar W2 und M1 hatte die kürzeste Konfliktdauer. Mehrere Faktoren könnten diese Dauer bedingen. W2 ist das ranghöchste Weibchen, ist lediglich Konfliktsenderin und erhält Versöhnungsverhalten seitens des Männchens. Es könnte vermutet werden, dass das Männchen wenig agonistische Verhaltensweisen zu einem Konflikt beisteuert, sodass die Konflikte nur kurz andauern.

Die Konfliktdauer von W5 und M2, dem adulten Paar, sowie die von W2 und M1 aus der adulten Gruppe waren sich am ähnlichsten. Beide Weibchen sind die alleinigen Konfliktsender. Es zeigten sich auch bereits bei dem Versöhnungsverhalten sowie bei der Konflikthäufigkeit Übereinstimmungen zwischen den beiden Paarkonstellationen. Es könnte vermutet werden, dass zwischen den jeweiligen Individuen eine etablierte Beziehung vorlag und zum Beispiel wegen dieser wertvollen Beziehung weniger Konfliktverhalten gezeigt wurde. So könnte deren Beziehung nach Kummer (1978) den gegenseitigen Erfolg begünstigen, indem sie beispielsweise Verbündete in einem Kampf sind.

7.2.2.7 Hypothese 8 Weibchen dominanter Männchen

Für Fragestellung 7 wurde in der adulten Gruppe bereits eine Rangfolge ermittelt. Nach dieser waren W2 und W3 dem Männchen gegenüber dominant. Allerdings liegt nach Appleby (1983) eine Pseudolinearität vor, sodass die Rangfolge nicht statistisch berechnet

werden konnte. Somit musste zur Klärung von Fragestellung 8 mittels Verhaltenskopplungen gearbeitet werden. Es wurden submissive Verhaltensweisen und deren vorangegangenen bzw. die darauffolgenden Verhaltensweisen betrachtet, um zu überprüfen, ob die Weibchen dem Männchen gegenüber dominant waren. Die Verhaltenskopplungen bei dem adulten Paar waren ausgeglichen. Beide Tiere zeigten einander sechsmal eine submissive Verhaltensweise, sodass keine Aussage über die Dominanzbeziehung bei dem adulten Paar getroffen werden konnte. Bei der Paarkonstellation W2 und M1 zeigt sich eine kleine Asymmetrie, sodass W2 M1 gegenüber dominant zu sein scheint. Ebenso verhält es sich bei W3 und M1. Hier lag eine starke Asymmetrie in der Kopplung submissiver Verhaltensweisen vor, sodass W3 M1 gegenüber dominant ist. Somit kann für zwei Paare die Alternativhypothese, dass das Weibchen gegenüber dem Männchen dominant ist, bekräftigt werden. Da W5 und W2 in anderen Kategorien ebenso viele Übereinstimmungen zeigten, wird vermutet, dass W5 gegenüber M2 trotz der ausgeglichenen Sendung submissiver Verhaltensweisen dominant sein kann.

Die Ergebnisse dieser Arbeit werden von De la O et al. (2019) bekräftigt. Diese haben bereits beobachtet, dass die weiblichen Weißrüssel-Nasenbären den Männchen gegenüber dominant sein können. Bei der Schwestergruppe *Nasua nasua* hingegen sollen laut Hirsch (2007) die Männchen im Durchschnitt in den höchsten Positionen der Rangordnung zu finden sein. Unter ihnen stehen die juvenilen Männchen, gefolgt von den juvenilen Weibchen, adulten Weibchen und zuletzt den Subadulten. Diese Ergebnisse widersprechen den Beobachtungen von Russel (1981), der eine Unterwürfigkeit der Männchen in der Paarungszeit dokumentierte. Auch Kaufmann (1962) dokumentierte in der freien Wildbahn, dass männliche Weißrüssel-Nasenbären in der Paarungszeit, wenn sie einen Clan begleiteten, unterwürfiges Verhalten gegenüber den Weibchen zeigten und anfangen sie zu putzen. Außerhalb der Paarungszeit und zum Teil nach ersten Kopulationen werden die männlichen Weißrüssel-Nasenbären überwiegend mittels Aggressionen von der Gruppe ferngehalten (Kaufmann, 1962). Gleiches Verhalten zeigte sich bei den Südamerikanischen Nasenbären (Russel, 1981). Somit wird vermutet, dass sich die Männchen mittels der Unterordnung in der Paarungszeit in die Gruppe integrieren und mindestens die Rangpositionen unterhalb der züchtenden Weibchen einnehmen, wenn nicht sogar ganz unten in der Rangordnung stehen. Dieses Verhalten könnte sich nach meinen Ergebnissen im Zoo ebenso zeigen, sowohl in einem adulten Paar als auch in einer adulten Gruppe. Da die Beobachtungen unmittelbar nach der Paarungszeit erfolgten und da das Männchen dauerhaft mit den Weibchen zusammengehalten wird, könnte sich in Gefangenschaft eine Rangfolge bei den Weißrüssel-Nasenbären etablieren.

Zuletzt werden die gezeigten submissiven Verhaltensweisen der Weißrüssel-Nasenbären mit den Rothunden verglichen. Diese leben in Rudeln und sind phylogenetisch näher mit dem Nasenbären verwandt als der Wolf. Denn Rothunde haben sich phylogenetisch etwa 1-2 Millionen Jahre vor der Aufspaltung in Mähnenwolf und Wolf, von deren gemeinsamen Vorfahren abgespalten (Gansloßer & Sillero-Zubiri, 2006; Agnarsson et al., 2010). Rothunde zeigten die Verhaltensweisen ausweichen (= „retreat“), flüchten (= „flee“), gekrümmte Körperhaltung (= „sit in crouched posture“), zurückweichen (= „avoid“) (I. Müller, 2017). Dass sich hier erneut Übereinstimmungen mit den Rothunden finden lassen (vier von sechs submissiven Verhaltensweisen) verwundert nicht. Somit könnten die Übereinstimmungen der phylogenetischen Verwandtschaft sowie der ähnlichen Sozialstruktur geschuldet sein.

8. Fazit

Es wurde erwartet, dass Weißrüssel-Nasenhären aufgrund ihrer Geselligkeit ein Konfliktmanagement entwickelt haben, ähnlich wie es bei Wölfen oder Affen (wie den Schimpansen oder Rhesusaffen) vorliegt. Denn aufgrund ihres vergrößerten frontalen Cortex könnten Weißrüssel-Nasenhären potenziell in der Lage sein, Mechanismen zur Konfliktbewältigung zu entwickeln (Hypothese des sozialen Gehirns).

Es konnten konfliktinitiierende Verhaltensweisen, Abbruchsignale und Versöhnungsverhalten dokumentiert werden. Wobei auf letzteres in folgenden Studien ein Fokus gelegt werden muss, da es seltener auftritt und kein Vergleich zu soziopositiven Interaktionen vorliegt.

Des Weiteren wurde geprüft, ob die Gruppenstruktur einen Einfluss auf das Konfliktmanagement sowie das Auftreten von Konflikten haben könnte. Die Ergebnisse zeigten keine ausschlaggebenden Gruppenunterschiede und insgesamt sehr wenig auftretende Konflikte bei den Weißrüssel-Nasenhären. Das Halten von Gruppen ist essenziell für die Sozialisation insbesondere von Jungtieren. Das Konfliktmanagement in einer Gruppe muss eingeübt werden. Somit ist insbesondere für den Nachwuchs eine Gruppenhaltung zum Erlernen eines Konfliktmanagements wichtig. Es wäre interessant zu untersuchen, ob und welche Effekte verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb einer Gruppe auf das Sozialverhalten der Gruppe haben. Weitere Studien wären somit essenziell, um eine endgültige Aussage zu der Haltung von Weißrüssel-Nasenhären in Zoos zu treffen.

Auch eine Dominanzrangfolge konnte in der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenhären nicht klar nachgewiesen und nur aufgrund einiger Verhaltensweisen vermutet werden, wobei entgegen der Arbeit von De la O et al. (2019) der despotische Dominanzstil vermutet wird.

Die Verhaltensweisen des Konfliktmanagements wurden mit denen näher verwandter Caniden-Arten, wie dem Rothund oder dem Mähnenwolf, verglichen. Dabei stellte sich heraus, dass sich nur wenig Übereinstimmungen finden lassen konnten. Die drei Tierarten (Mähnenwolf, Rothund und Weißrüssel-Nasenhär) bewohnen zudem nicht die gleiche Art an Lebensraum, wobei der Weißrüssel-Nasenhär mit den Rothunden eine ähnlich komplexe Sozialstruktur teilt. Somit wurde vermutet, dass die wenigen Übereinstimmungen aufgrund phylogenetischer Einflüsse, insbesondere beim Mähnenwolf, vorliegen. Vermehrte Gemeinsamkeiten stellten sich zwischen Ringelschwanzlemuren und Weißrüssel-Nasenhären heraus. Die beiden Arten teilen nicht nur die gleiche Art des Lebensraums mit zwei räumlichen Ebenen. Die Ringelschwanzlemuren sollen in despotisch organisierten Gruppen mit 10 bis 20 Tieren leben und kein Versöhnungsverhalten zeigen. Ähnliches zeigte sich in dieser Studie bei den Weißrüssel-Nasenhären. Allerdings sind die beiden Arten nicht näher miteinander verwandt.

Da das Verhalten der Weißrüssel-Nasenhären oft mit der Schwesterart gleichgesetzt wird und insbesondere Tierpfleger beobachteten, dass sich die beiden Tierarten aufgrund unterschiedlicher Nahrungspräferenzen und vermehrt auftretender Aggression (bei *Nasua nasua*) unterschiedlich halten lassen, müssen weitere Studien an der Tierart erfolgen. Außerdem müsste der Fokus bei weiteren Studien sowohl auf möglichen Beschwichtigungssignalen als auch auf weiteren soziopositiven/affiliativen Interaktionen

außerhalb der Post-Konflikt-Phase gesetzt werden, um herauszufinden, warum wenig Konflikte bei den Weißrüssel-Nasenbären auftraten. Außerdem könnte die akustische Kommunikation der Tiere in weiteren Studien näher herangezogen werden, um zu untersuchen, ob Vokalisationen wie der *Trill* Einfluss auf das Konfliktmanagement nehmen.

9. Literaturverzeichnis

- Agnarsson, I., Kuntner, M., & May-Collado, L. J. (2010). Dogs, cats, and kin: A molecular species-level phylogeny of Carnivora. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *54*(3), 726-745
- Albuquerque, N., Guo, K., Wilkinson, A., Savalli, C., Otta, E., & Mills, D. (2016). Dogs recognize dog and human emotions. *Biology letters*, *12*(1), 20150883
- Alexander, R. D. (1974). The Evolution of Social Behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *5*(1), 325-383
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, *49*(3-4), 227-266
- Andelt, W. F. (1985). Behavioral Ecology of Coyotes in South Texas. *Wildlife Monographs*(94), 3-45
- Andrew, R. J. (1963). The Origin and Evolution of the Calls and Facial Expressions of the Primates. *Behaviour*, *20*(1/2), 1-109
- Appleby, M. C. (1983). The probability of linearity in hierarchies. *Animal Behaviour*, *31*(2), 600-608
- Armstrong, E. (1985). Relative brain size in monkeys and prosimians. *American Journal of Physical Anthropology*, *66*(3), 263-273
- Arsznov, B. M. (2012). *Form, Fit, and Function: Behavioral Specializations and Brain Variations in Selected Carnivore Species*. (Doctor of Philosophy). Michigan State University,
- Arsznov, B. M., & Sakai, S. T. (2013). The Procyonid Social Club: Comparison of Brain Volumes in the Coati (Nasua nasua, N. narica), Kinkajou (Potos flavus), and Raccoon (Procyon lotor). *Brain, Behavior and Evolution*, *82*(2), 129-145
- Aureli, F., Cords, M., & Van Schaik, C. P. (2002). Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal Behaviour*, *64*(3), 325-343
- Aureli, F., & De Waal, F. B. M. (2000). *Natural conflict resolution*. Berkeley, Los Angeles, London: Univ of California Press.
- Aureli, F., & Van Schaik, C. P. (1991). Post-conflict Behaviour in Long-tailed Macaques (Macaca fascicularis). *Ethology*, *89*(2), 101-114
- Baan, C., Bergmüller, R., Smith, D. W., & Molnar, B. (2014). Conflict management in free-ranging wolves, Canis lupus. *Animal Behaviour*, *90*, 327-334
- Bekoff, M. (2006). Der Kojote oder Präriewolf. In U. Gansloßer & C. Sillero-Zubiri (Eds.), *Wilde Hunde* (pp. 289-300): Filander Verlag.
- Bendix, J. (2017). *Soziale Kommunikation und Konfliktverhalten in Bezug auf Abbruchsignale zur Eskalationsvermeidung bei Chrysocyon brachyurus im Zoo Leipzig*. (Bachelorarbeit). Friedrich-Schiller-Universität Jena,
- Bernstein, I. S. (1981). Dominance: The baby and the bathwater. *Behavioral and Brain Sciences*, *4*(3), 419-429
- Bininda-Emonds, O. R., Gittleman, J. L., & Purvis, A. (1999). Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol Rev Camb Philos Soc*, *74*(2), 143-175
- Blankenburg, M., & Klatt, M. (2015). Beschwichtigungssignale. In U. Gansloßer (Ed.), *Kommunikation und Konfliktmanagement - Ergebnisse aus 10 Jahren Verhaltensstudien* (3 ed., pp. 35-50): Filander Verlag.
- Bloch, G. (2004). *Der Wolf im Hundepelz: Hundeerziehung aus unterschiedlichen Perspektiven*: Kosmos.
- Bloomfield, R. C., Gillespie, G. R., Kerswell, K. J., Butler, K. L., & Hemsworth, P. H. (2015). Effect of partial covering of the visitor viewing area window on positioning and orientation of zoo orangutans: A preference test. *Zoo Biology*, *34*(3), 223-229

- Blumstein, D. T., & Armitage, K. B. (1997). Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. *Animal Behaviour*, 53(1), 143-171
- Blumstein, D. T., & Récapet, C. (2009). The Sound of Arousal: The Addition of Novel Non-linearities Increases Responsiveness in Marmot Alarm Calls. *Ethology*, 115(11), 1074-1081
- Blurton Jones, N. G., & Trollope, J. (1968). Social behaviour of stump-tailed macaques in captivity. *Primates*, 9(4), 365-393
- Boehm, C. (1994). Pacifying Interventions at Arnhem Zoo. In R. W. Wingham, W. C. McGrew, F. B. M. De Waal, & P. G. Heltne (Eds.), *Chimpanzee cultures* (pp. 210-226): Harvard University Press.
- Boersma, P., & Weenink, D. (2020). Praat: doing phonetics by computer (Version Version 6.1.09). Retrieved from <http://www.praat.org>
- Booth-Binczik, S. D. (2001). *Ecology of coati social behavior in Tikal National Park, Guatemala*. (PhD Dissertation). University of Florida,
- Bougeard, S., & Dray, S. (2018). Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package. *Journal of Statistical Software*, 86(1), 1-17
- Broom, M., Koenig, A., & Borries, C. (2009). Variation in dominance hierarchies among group-living animals: modeling stability and the likelihood of coalitions. *Behavioral Ecology*, 20(4), 844-855
- Chapais, B., Savard, L., & Gauthier, C. (2001). Kin selection and the distribution of altruism in relation to degree of kinship in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49(6), 493-502
- Charlton, B. D., Zhihe, Z., & Snyder, R. J. (2009). The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size. *Animal Behaviour*, 78(4), 893-898
- Chase, I. D. (1980). Social Process and Hierarchy Formation in Small Groups: A Comparative Perspective. *American Sociological Review*, 45(6), 905-924
- Cheney, D. L., & Seyfarth, R. M. (1994). *Wie Affen die Welt sehen - das Denken einer anderen Art* (E. Vogel & A. Paul, Trans.). München Wien: Carl Hanser Verlag.
- Chessel, D., Dufour, A., & Thioulouse, J. (2004). The ade4 Package - I: One-Table Methods. *R News*, 4(1), 5-10
- Clutton-Brock, T. H., & Albon, S. D. (1979). The Roaring of Red Deer and the Evolution of Honest Advertisement. *Behaviour*, 69(3-4), 145-170
- Clutton-Brock, T. H., Brotherton, P. N. M., O'Riain, M. J., Griffin, A. S., Gaynor, D., Sharpe, L., Kansky, R., Manser, M. B., & McIlrath, G. M. (2000). Individual contributions to babysitting in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1440), 301-305
- Clutton-Brock, T. H., Gaynor, D., McIlrath, G. M., Maccoll, A. D. C., Kansky, R., Chadwick, P., Manser, M., Skinner, J. D., & Brotherton, P. N. M. (1999). Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*. *Journal of Animal Ecology*, 68(4), 672-683
- Colmenares, F., & Silveira, F. (2008). Post-Conflict Non-Aggressive Behaviours may be neither Friendly nor Conciliatory: Conflict Management of Male *Hamadryas Baboons*. *Ethology*, 114(11), 1101-1112
- Compton, L. A. (1998). *Acoustical structure of three primary call types of captive white-nosed coatids, *Nasua narica**. (Master of Arts). University of Northern Colorado., Greeley, Colorado.
- Compton, L. A., Clarke, J. A., Seidensticker, J., & Ingrisano, D. R. (2001). Acoustic Characteristics of White-Nosed Coati Vocalizations: A Test of Motivation-Structural Rules. *Journal of Mammalogy*, 82(4), 1054-1058
- Cordoni, G., & Palagi, E. (2008). Reconciliation in Wolves (*Canis lupus*): New Evidence for a Comparative Perspective. *Ethology*, 114(3), 298-308

- Cords, M. (1988). Resolution of aggressive conflicts by immature long-tailed macaques *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 36(4), 1124-1135
- Cords, M., & Aureli, F. (2000). Reconciliation and Relationship Qualities. In F. Aureli & F. B. M. De Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp. 177-198). Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press.
- Côté, I. M., & Poulin, R. (1995). Parasitism and group size in social animals: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 6(2), 159-165
- Craig, J. V., & Guhl, A. M. (1969). Territorial Behavior and Social Interactions of Pullets Kept in Large Flocks^{1,2}. *Poultry Science*, 48(5), 1622-1628
- Creel, S. (2001). Social dominance and stress hormones. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(9), 491-497
- Creel, S. (2005). Dominance, Aggression, and Glucocorticoid Levels in Social Carnivores. *Journal of Mammalogy*, 86(2), 255-264
- Creel, S., & Creel, N. M. (1995). Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour*, 50(5), 1325-1339
- Das, M. (2000). Conflict Management via Third Parties: Post-Conflict Affiliation of the Aggressor. In F. Aureli & F. B. M. De Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp. 263-280). Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press.
- De la O, C., Fürtbauer, I., King, A. J., & Valenzuela-Galván, D. (2019). A resident-nepotistic-tolerant dominance style in wild white-nosed coatis (*Nasua narica*)? *Behaviour*, 156(9), 927-968
- De Luca, D. W., & Ginsberg, J. R. (2001). Dominance, reproduction and survival in banded mongooses: towards an egalitarian social system? *Animal Behaviour*, 61(1), 17-30
- de Waal, F. B. M. (1977). The Organization of Agonistic Relations within two Captive Groups of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 44(3), 225-282
- De Waal, F. B. M. (1984). Sex differences in the formation of coalitions among chimpanzees. *Ethology and Sociobiology*, 5(4), 239-255
- De Waal, F. B. M. (1986a). Class structure in a rhesus monkey group: the interplay between dominance and tolerance. *Animal Behaviour*, 34(4), 1033-1040
- De Waal, F. B. M. (1986b). Deception in the natural communication of chimpanzees. In *Deception: Perspectives on Human and Nonhuman Deceit* (Vol. Thompson, N. S., pp. pp. 221–244). Albany: State University of New York Press: Mitchell, R. W.
- De Waal, F. B. M. (1986c). The Integration of Dominance and Social Bonding in Primates. *The Quarterly Review of Biology*, 61(4), 459-479
- De Waal, F. B. M. (2000). The First Kiss: Foundations of Conflict Resolution Research in Animals. In F. Aureli & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp. 15-33). Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press.
- De Waal, F. B. M., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 5(1), 55-66
- De Waal, F. B. M., & Yoshihara, D. (1983). Reconciliation and Redirected Affection in Rhesus Monkeys. *Behaviour*, 85(3/4), 224-241
- Di Blanco, Y., & Hirsch, B. T. (2006). Determinants of vigilance behavior in the ring-tailed coati (*Nasua nasua*): the importance of within-group spatial position. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 173-182
- Dickens, M. (1955). A statistical formula to quantify the "spread-of-participation" in group discussion. *Speech Monographs*, 22(1), 28-30
- Dollinger, P. (2019). Weißrüsselbär. *Zootier-Lexikon* Retrieved from https://www.zootier-lexikon.org/index.php?option=com_k2&view=item&id=4140:weissruessel-nasenbaer-nasua-narica&Itemid=242

- Doolan, S. P., & Macdonald, D. W. (1997a). Breeding and juvenile survival among slender-tailed meerkats (*Suricata suricatta*) in the south-western Kalahari: ecological and social influences. *Journal of Zoology*, 242(2), 309-327
- Doolan, S. P., & Macdonald, D. W. (1997b). Band Structure and Failures of Reproductive Suppression in a Cooperatively Breeding Carnivore, the Slender-Tailed Meerkat (*Suricata Suricatta*). *Behaviour*, 134(11-12), 827-848
- Dopfer, M. (2015). Dominanz, Aggression und soziale Beziehungen. In U. Gansloßer (Ed.), *Kommunikation und Konfliktmanagement - Ergebnisse aus 10 Jahren Verhaltensstudien* (pp. 181-208): Filander Verlag.
- Dray, S., & Dufour, A. (2007). The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22(4), 1-20
- Dray, S., Dufour, A. B., & Chessel, D. (2007). The ade4 package-II: Two-table and K-table methods. *R News*, 7(2), 47-52
- Drent, R., & Swierstra, P. (1977). Goose flocks and food finding: field experiments with Barnacle Geese in winter. 28(28), 6
- Drews, C. (1993). The Concept and Definition of Dominance in Animal Behaviour. *Behaviour*, 125(3-4), 283-313
- Dunbar, R. I. M. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews*, 6(5), 178-190
- East, M. L., Hofer, H., & Wickler, W. (1993). The erect 'penis' is a flag of submission in a female-dominated society: greetings in Serengeti spotted hyenas. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 33(6), 355-370
- Ehrlich, A., & Musicant, A. (1977). Social and Individual Behaviors in Captive Slow Lorises. *Behaviour*, 60(3/4), 195-220
- Elgar, M. A. (1989). Predator vigilance and group size in mammals and birds: a critical review of the empirical evidence. *Biological Reviews*, 64(1), 13-33
- Ellefson, J. O. (1968). Territorial behavior in the common white-handed gibbon, (*Hylobates lar*). In P. Jay (Ed.), *Primates: Studies in Adaptation and Variability*, (pp. p. 180-199.). New York.: Holt.
- Ellis, L. (1995). Dominance and reproductive success among nonhuman animals: A cross-species comparison. *Ethology and Sociobiology*, 16(4), 257-333
- Feddersen-Petersen, D. U. (2008). *Ausdrucksverhalten beim Hund*. Deutschland: Kosmos Verlag.
- Fengler, M. (2009). *Konfliktmanagement bei sozialen Caniden: Abbruchsignale und Versöhnung - Bedeutung gruppenspezifischer Prozesse für Artenschutzmaßnahmen*. Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität, Bonn.
- Finarelli, J. A. (2008). Testing hypotheses of the evolution of encephalization in the Canidae (Carnivora, Mammalia). *Paleobiology*, 34(1), 35-45
- Fischer, S. (2007). *Abbruchsignale der Hunde - Untersuchung ausgewählter Signale in einer freilebenden Hundegruppe*. (Diplomarbeit). Maximilians-Universität Würzburg.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*: Oxford University Press.
- Fitch, W. T. (1997). Vocal tract length and formant frequency dispersion correlate with body size in rhesus macaques. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 102(2), 1213-1222
- Fitch, W. T. (2000a). The Phonetic Potential of Nonhuman Vocal Tracts: Comparative Cineradiographic Observations of Vocalizing Animals. *Phonetica*, 57(2-4), 205-218
- Fitch, W. T. (2000b). Skull dimensions in relation to body size in nonhuman mammals: the causal bases for acoustic allometry. *Zoology*, 103, 40-58
- Fitch, W. T., Neubauer, J., & Herzog, H. (2002). Calls out of chaos: the adaptive significance of nonlinear phenomena in mammalian vocal production. *Animal Behaviour*, 63(3), 407-418

- Ford, L. S., & Hoffmann, R. S. (1988). *Potos flavus*. *Mammalian species*(321), 1-9
- Forkman, B., & Haskell, M. J. (2004). The Maintenance of Stable Dominance Hierarchies and the Pattern of Aggression: Support for the Suppression Hypothesis. *Ethology*, 110(9), 737-744
- Foster, S. A. (1985). Group foraging by a coral reef fish: a mechanism for gaining access to defended resources. *Animal Behaviour*, 33(3), 782-792
- Foster, W. A., & Treherne, J. E. (1981). Evidence for the dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature*, 293(5832), 466-467
- Fox, M. V. (1980). *The Soul of the Wolf*. Boston: Little, Brown and Company.
- Francis, R. C. (1988). On the Relationship between Aggression and Social Dominance. *Ethology*, 78(3), 223-237
- Frank, L. G. (1983). *Reproduction and intra-sexual dominance in the spotted hyena (crocuta crocuta)*. (PhD). University of California Berkeley.
- Frank, L. G. (1986a). Social organization of the spotted hyaena (*Crocuta crocuta*). I. Demography. *Animal Behaviour*, 34(5), 1500-1509
- Frank, L. G. (1986b). Social organization of the spotted hyaena *Crocuta crocuta*. II. Dominance and reproduction. *Animal Behaviour*, 34(5), 1510-1527
- Freeland, W. J. (1976). Pathogens and the Evolution of Primate Sociality. *Biotropica*, 8(1), 12-24
- Fulton, T. L., & Strobeck, C. (2007). Novel phylogeny of the raccoon family (Procyonidae: Carnivora) based on nuclear and mitochondrial DNA evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 1171-1177
- Gallup, G. G., Jr. (1982). Self-awareness and the emergence of mind in primates. *American Journal of Primatology*, 2(3), 237-248
- Ganslößer, U. (2015). *Kommunikation und Konfliktmanagement - Ergebnisse aus 10 Jahren Verhaltensstudien*: Filander Verlag.
- Ganslößer, U., & Kitchenham, K. (2015). *Beziehung - Erziehung - Bindung - Wie Hunde sich an unserer Seite entfalten*: Franckh-Kosmos Verlag
- Ganslößer, U., Knezevic, K., & Kolkmeier, C. (2020). *Säugetierverhalten* (2. erweiterte Auflage ed.): Filander Verlag.
- Ganslößer, U., & Sillero-Zubiri, C. (2006). *Wilde Hunde*: Filander Verlag.
- Gasco, A., Ferro, H. F., & Monticelli, P. F. (2018). The communicative life of a social carnivore: acoustic repertoire of the ring-tailed coati (*Nasua nasua*). *Bioacoustics*, 1-29
- Giampaoli, J. (2017). Vocalizations and Associated Behaviors of the White-Nosed Coati, *Nasua narica*.
- Gilbert, B. (1973). *Chulo: a year among the coatimundis*: University of Arizona Press.
- Gompper, M. E. (1995). *Nasua narica*. *Mammalian species*(487), 1-10
- Gompper, M. E. (1996). Sociality and asociality in white-nosed coatis (*Nasua narica*): foraging costs and benefits. *Behavioral Ecology*, 7(3), 254-263
- Gompper, M. E., & Decker, D. M. (1998). *Nasua nasua*. *Mammalian species*(580), 1-9
- Gompper, M. E., Gittleman, J. L., & Wayne, R. K. (1997). Genetic relatedness, coalitions and social behaviour of white-nosed coatis, *Nasua narica*. *Animal Behaviour*, 53(4), 781-797
- Gompper, M. E., & Krinsley, J. S. (1992). Variation in Social Behavior of Adult Male Coatis (*Nasua narica*) in Panama. *Biotropica*, 24(2), 216-219
- Goodmann, P., Kilnhammer, E., & Willard, J. (2002). Wolf Ethogram (Ethology Series No. 3). In B. G. Eckhard H. Hess Institute of Ethology, IN (Ed.).
- Grafe, T. U., Preininger, D., Sztatecsny, M., Kasah, R., Dehling, J. M., Proksch, S., & Hödl, W. (2012). Multimodal Communication in a Noisy Environment: A Case Study of the Bornean Rock Frog *Staurois parvus*. *PLoS one*, 7(5), e37965
- Grafen, A. (2006). A theory of Fisher's reproductive value. *Journal of Mathematical Biology*, 53(1), 15-60

- Guhl, A. M. (1956). THE SOCIAL ORDER OF CHICKENS. *Scientific American*, 194(2), 42-47
- Gustison, M. L., le Roux, A., & Bergman, T. J. (2012). Derived vocalizations of geladas (*Theropithecus gelada*) and the evolution of vocal complexity in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 367(1597), 1847-1859
- Hamilton, W. D. (1963). The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist*, 97(896), 354-356
- Hand, J. L. (1986). Resolution of Social Conflicts: Dominance, Egalitarianism, Spheres of Dominance, and Game Theory. *The Quarterly Review of Biology*, 61(2), 201-220
- Hanson, J. D., Larson, M. E., & Snowdon, C. T. (1976). The effects of control over high intensity noise on plasma cortisol levels in rhesus monkeys. *Behavioral Biology*, 16(3), 333-340
- Harcourt, A. H., & de Waal, F. B. M. (1992). *Coalitions and Alliances in Humans and Other Animals*. Oxford: Oxford University Press,.
- Harrington, F. H., & Mech, L. D. (1978). Wolf Vocalization. In R. L. Hall & H. S. Sharp (Eds.), *Wolf and Man* (pp. 109-132): Academic Press.
- Hass, C. C., & Valenzuela, D. (2002). Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51(6), 570-578
- Hauser, M. D. (1996). *The evolution of communication*. Cambridge, MA, US: The MIT Press.
- Hemelrijk, C. K. (1994). Support for being groomed in long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Animal Behaviour*, 48(2), 479-481
- Hentschel, E., & Wagner, G. (1984). *Zoologisches Wörterbuch* (2. Auflage ed.). Jena: Gustav Fischer Verlag.
- Herler, A., & Stoeger, A. S. (2012). Vocalizations and associated behaviour of Asian elephant (*Elephas maximus*) calves. *Behaviour*, 149(6), 575-599
- Hill, A. V. (1950). The dimensions of animals and their muscular dynamics. *Science Progress (1933-)*, 38(150), 209-230
- Hinde, R. A. (1976). Interactions, Relationships and Social Structure. *Man*, 11(1), 1-17
- Hinde, R. A. (1981). *Social Relationships*: McFarland, D.
- Hirsch, B. T. (2007). Spoiled Brats: Is Extreme Juvenile Agonism in Ring-Tailed Coatis (*Nasua nasua*) Dominance or Tolerated Aggression? *Ethology*, 113(5), 446-456
- Hodge, S. J., Thornton, A., Flower, T. P., & Clutton-Brock, T. H. (2009). Food limitation increases aggression in juvenile meerkats. *Behavioral Ecology*, 20(5), 930-935
- Höhn, M., Kronschnabl, M., & Ganslößer, U. (2000). Similarities and differences in activities and agonistic behavior of male Eastern grey kangaroos (*Macropus giganteus*) in captivity and the wild. *Zoo Biology*, 19(6), 529-539
- Holekamp, K. E., & Sawdy, M. A. (2019). The evolution of matrilineal social systems in fissioned carnivores. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 374(1780), 20180065
- Hopkins, W. D., Tagliabue, J. P., & Leavens, D. A. (2011). Do chimpanzees have voluntary control of their facial expressions and vocalizations? In A. Vilain, J.-L. Schwartz, C. Abry, & J. Vauclair (Eds.), *Primate communication and human language: Vocalisation, gestures, imitation and deixis in humans and non-humans*. (pp. 71-88). Amsterdam, Netherlands: John Benjamins Publishing Company.
- Hosey, G. R. (2000). Zoo Animals and Their Human Audiences: What is the Visitor Effect? *Animal Welfare*, 9(4), 343-357
- Hsieh, S., & Plotnick, R. E. (2020). The representation of animal behaviour in the fossil record. *Animal Behaviour*, 169, 65-80
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing points in ethology* (Vol. 37, pp. 303-317). Cambridge: Cambridge University Press.

- Ingles, L. G. (1957). Observations on Behavior of the Coatimundi. *Journal of Mammalogy*, 38(2), 263-264
- Ioannou, C. C., Tosh, C. R., Neville, L., & Krause, J. (2007). The confusion effect—from neural networks to reduced predation risk. *Behavioral Ecology*, 19(1), 126-130
- Jolly, A. (1966). Lemur Social Behavior and Primate Intelligence. *Science*, 153(3735), 501
- Kappeler, P. M. (1990). Female Dominance in Lemur catta: More than Just Female Feeding Priority? *Folia Primatologica*, 55(2), 92-95
- Kappeler, P. M. (1993). Reconciliation and post-conflict behaviour in ringtailed lemurs, Lemur catta and redfronted lemurs, Eulemur fulvus rufus. *Animal Behaviour*, 45(5), 901-915
- Kappeler, P. M. (2017). *Verhaltensbiologie* (4. Auflage ed.). Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum.
- Kappeler, P. M., & van Schaik, C. P. (1992). Methodological and Evolutionary Aspects of Reconciliation among Primates. *Ethology*, 92(1), 51-69
- Karlsson, F. (2012). Critical Anthropomorphism and Animal Ethics. *Journal of Agricultural and Environmental Ethics*, 25(5), 707-720
- Kaufmann, J. H. (1962). Ecology and social behavior of the coati, *Nasua nasua*, on Barro Colorado Island, Panama. *University of California Publications in Zoology*, 60(3), 95-222
- Kaufmann, J. H. (1982). Raccoons and allies. In J. A. Chapman & G. A. Feldhamer (Eds.), *Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Economics* (pp. pp. 567–585.). Baltimore MD.: Johns Hopkins University Press.
- Kays, R. W., & Gittleman, J. L. (2001). The social organization of the kinkajou *Potos flavus* (Procyonidae). *Journal of Zoology*, 253(4), 491-504
- Kehr, S., & Fischer, S. (2015). Der Einsatz von Abbruchsignalen oder "Darf ich meinem Hund aktiv Grenzen setzen?". In U. Gansloßer (Ed.), *Kommunikation und Konfliktmanagement - Ergebnisse aus 10 Jahren Verhaltensstudien* (pp. 51-74): Filander Verlag.
- Kenward, R. E. (1978). Hawks and Doves: Factors Affecting Success and Selection in Goshawk Attacks on Wood pigeons. *Journal of Animal Ecology*, 47(2), 449-460
- Kerth, G., & Reckardt, K. (2003). Information transfer about roosts in female Bechstein's bats: an experimental field study. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1514), 511-515
- Koepfli, K.-P., Gompper, M. E., Eizirik, E., Ho, C.-C., Linden, L., Maldonado, J. E., & Wayne, R. K. (2007). Phylogeny of the Procyonidae (Mammalia: Carnivora): Molecules, morphology and the Great American Interchange. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 1076-1095
- Köhler, W., Schachtel, G., & Voleske, P. (2007). *Biostatistik - Eine Einführung für Biologen und Agrarwissenschaftler* (4., aktualisierte und erweiterte Auflage ed.). Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Koren, L., & Geffen, E. (2009). Complex call in male rock hyrax (*Procavia capensis*): a multi-information distributing channel. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63(4), 581-590
- Krueger, K., Schneider, G., Flauger, B., & Heinze, J. (2015). Context-dependent third-party intervention in agonistic encounters of male Przewalski horses. *Behavioural Processes*, 121, 54-62
- Kruuk, H. (1972). *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago: University of Chicago Press.
- Kummer, H. (1978). On the value of social relationships to nonhuman primates: A heuristic scheme. *Social Science Information*, 17(4-5), 687-705
- Kutsukake, N., & Clutton-Brock, T. H. (2006). Aggression and submission reflect reproductive conflict between females in cooperatively breeding meerkats *Suricata suricatta*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59(4), 541-548

- Kutsukake, N., & Clutton-Brock, T. H. (2008). Do meerkats engage in conflict management following aggression? Reconciliation, submission and avoidance. *Animal Behaviour*, *75*(4), 1441-1453
- Landau, H. G. (1951). On dominance relations and the structure of animal societies: II. Some effects of possible social factors. *The bulletin of mathematical biophysics*, *13*(4), 245-262
- Landau, H. G. (1965). Development of structure in a society with a dominance relation when new members are added successively. *The bulletin of mathematical biophysics*, *27*(1), 151-160
- Lee, E. D., Daniels, B. C., Krakauer, D. C., & Flack, J. C. (2017). Collective memory in primate conflict implied by temporal scaling collapse. *Journal of The Royal Society Interface*, *14*(134), 20170223
- Lehman, N., Clarkson, P., Mech, L. D., Meier, T. J., & Wayne, R. K. (1992). A study of the genetic relationships within and among wolf packs using DNA fingerprinting and mitochondrial DNA. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *30*(2), 83-94
- Levy, D. M. (1944). On the problem of movement restraint: Tics, stereotyped movements, hyperactivity. *American Journal of Orthopsychiatry*, *14*(4), 644-671
- Lingle, S. (2001). Anti-Predator Strategies and Grouping Patterns in White-Tailed Deer and Mule Deer. *Ethology*, *107*(4), 295-314
- Margulis, S. W., Hoyos, C., & Anderson, M. (2003). Effect of felid activity on zoo visitor interest. *Zoo Biology: Published in affiliation with the American Zoo and Aquarium Association*, *22*(6), 587-599
- Martin, P., & Bateson, P. (1993). *Measuring Behaviour: An Introductory Guide* (2 ed.). Cambridge: Cambridge University Press.
- Matsumura, S. (1999). The evolution of "egalitarian" and "despotic" social systems among macaques. *Primates*, *40*(1), 23-31
- Maurello, M. A., Clarke, J. A., & Ackley, R. S. (2000). Signature Characteristics in Contact Calls of the White-Nosed Coati. *Journal of Mammalogy*, *81*(2), 415-421
- McCowan, B., Anderson, K., Heagarty, A., & Cameron, A. (2008). Utility of social network analysis for primate behavioral management and well-being. *Applied Animal Behaviour Science*, *109*(2), 396-405
- McGregor, P. K. (1993). Signalling in territorial systems: a context for individual identification, ranging and eavesdropping. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, *340*(1292), 237-244
- McGregor, P. K. (2005). *Animal Communication Networks*. UK: Cambridge University Press.
- McKenna, J. J. (1978). Biosocial functions of grooming behavior among the common Indian langur monkey (*Presbytis entellus*). *American Journal of Physical Anthropology*, *48*(4), 503-509
- Mech, L. D. (1999). Alpha status, dominance, and division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology*, *77*(8), 1196-1203
- Mehrabani, G., Fengler, M., Gase, H., & Schreiber, A. (2015). Versöhnungsverhalten. In U. Gansloßer (Ed.), *Kommunikation und Konfliktmanagement - Ergebnisse aus 10 Jahren Verhaltensstudien* (3 ed., pp. 75-86): Filander Verlag.
- Miller, P. J. (2002). Mixed-directionality of killer whale stereotyped calls: a direction of movement cue? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *52*(3), 262-270
- Mills, M. G. L. (1983). Behavioural mechanisms in territory and group maintenance of the brown hyaena, *Hyaena brunnea*, in the southern Kalahari. *Animal Behaviour*, *31*(2), 503-510
- Morgan, K. N., & Tromborg, C. T. (2007). Sources of stress in captivity. *Applied Animal Behaviour Science*, *102*(3), 262-302
- Morton, E. S. (1975). Ecological Sources of Selection on Avian Sounds. *The American Naturalist*, *109*(965), 17-34

- Morton, E. S. (1977). On the Occurrence and Significance of Motivation-Structural Rules in Some Bird and Mammal Sounds. *The American Naturalist*, 111(981), 855-869
- Müller, B. (2017). *Elemente des Konfliktmanagements unter Berücksichtigung phylogenetischer und morphologischer Einflüsse bei Canis lupus forma familiaris*. (Masterarbeit). Justus-Liebig-Universität Gießen.
- Müller, I. (2017). *Konfliktmanagement bei Caniden - Vergleich der Kommunikationssignale in Konfliktsituationen bei Wildhunden in Gefangenschaft (Rothunde - Cuon alpinus) und Haushunden (Chihuahuas)*. (Masterarbeit). Freie Universität Berlin, Berlin.
- Murie, A. (1944). *The wolves of mount McKinley* (Vol. Fauna Series). United States: US Government Printing Office.
- Naguib, M. (2006). *Methoden der Verhaltensbiologie*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Nehring, S., & Skowronek, S. (2017). *Die invasiven gebietsfremden Arten der Unionsliste der Verordnung (EU) Nr.1143/2014 - Erste Fortschreibung 2017*. Bonn, Bad Godesberg: BfN-Skripten 471
- Noë, R., de Waal, F. B. M., & van Hooff, J. A. R. A. M. (1980). Types of Dominance in a Chimpanzee Colony. *Folia Primatologica*, 34(1-2), 90-110
- Nyakatura, K., & Bininda-Emonds, O. R. P. (2012). Updating the evolutionary history of Carnivora (Mammalia): a new species-level supertree complete with divergence time estimates. *BMC Biology*, 10(1), 12
- Ohala, J. J. (1984). An Ethological Perspective on Common Cross-Language Utilization of F₀ of Voice. *Phonetica*, 41(1), 1-16
- Ord, T. J., Peters, R. A., Clucas, B., & Stamps, J. A. (2007). Lizards speed up visual displays in noisy motion habitats. *Proceedings. Biological sciences*, 274(1613), 1057-1062
- Packer, C., Gilbert, D. A., Pusey, A. E., & O'Brien, S. J. (1991). A molecular genetic analysis of kinship and cooperation in African lions. *Nature*, 351(6327), 562-565
- Packer, C., & Pusey, A. E. (1982). Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin selection or game theory? *Nature*, 296(5859), 740-742
- Packer, C., Scheel, D., & Pusey, A. E. (1990). Why Lions Form Groups: Food is Not Enough. *The American Naturalist*, 136(1), 1-19
- Pal, S. K. (2015). Factors influencing intergroup agonistic behaviour in free-ranging domestic dogs (Canis familiaris). *acta ethologica*, 18(2), 209-220
- Palagi, E., & Cordoni, G. (2009). Postconflict third-party affiliation in Canis lupus: do wolves share similarities with the great apes? *Animal Behaviour*, 78(4), 979-986
- Palagi, E., Paoli, T., & Tarli, S. B. (2005). Aggression and Reconciliation in Two Captive Groups of Lemur catta. *International Journal of Primatology*, 26(2), 279-294
- Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1), 223-243
- Parrish, J. K., & Edelman-Keshet, L. (1999). Complexity, pattern, and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 284(5411), 99-101
- Pereira, M., E. (1993). Agonistic interaction, dominance relation, and ontogenetic trajectories in ringtailed lemurs. In M. E. Pereira & A. Fairbankls (Eds.), *Juvenile primates: life history, development, and behavior*. (pp. 285-305). New York: Oxford University Press.
- Pereira, M. E., & Kappeler, P. M. (1997). Divergent Systems of Agonistic Behaviour in Lemurid Primates. *Behaviour*, 134(3-4), 225-274
- Peter, A. (2019). Solomon Coder (Version Version beta 19.08.02). Retrieved from <https://solomon.andraspeter.com/>
- Peters, G. (1978). *Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden (Mammalia, Felidae)*. München: Zoologische Staatssammlung München.

- Peters, G., & Wozencraft, W. C. (1989). Acoustic communication by fissioned carnivores In J. Gittleman (Ed.), *Carnivore behaviour, ecology and evolution* (pp. 14–54). Ithaca, New York: Cornell University Press
- Petit, O., & Thierry, B. (1994). Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaques. *Animal Behaviour*, *48*(6), 1427-1436
- Pfeffer, P. (1967). Le mouflon de Corse (*Ovis ammon musimon*): position systematique, ecologie et ethologie comparees *Mammalia*, *31* (Suppl.).
- Plowman, A. B. (2003). A note on a modification of the spread of participation index allowing for unequal zones. *Applied Animal Behaviour Science*, *83*(4), 331-336
- Poglayen-Neuwall, I. (1973). Preliminary notes on maintenance and behaviour of the Central American cacomistle *Bassariscus sumichrasti* at Louisville Zoo. *International Zoo Yearbook*, *13*(1), 207-211
- Pollard, K. A., & Blumstein, D. T. (2011). Social Group Size Predicts the Evolution of Individuality. *Current Biology*, *21*(5), 413-417
- Pollard, K. A., & Blumstein, D. T. (2012). Evolving communicative complexity: insights from rodents and beyond. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *367*(1597), 1869-1878
- Preuschoft, S., & Van Schaik, C. P. (2000). Dominance and Communication - Conflict Management in Various Social Settings. In F. Aureli & F. B. M. De Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp. pp. 77-105). Berkeley, Los Angeles, London: University of California Press.
- R Core Team. (2020). R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <https://www.R-project.org/>
- Radford, A. N. (2008). Duration and outcome of intergroup conflict influences intragroup affiliative behaviour. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1653), 2787-2791
- Radinsky, L. (1973). Evolution of the Canid Brain. *Brain, Behavior and Evolution*, *7*(3), 169-185
- Rasa, O. A. E. (1977). The Ethology and Sociology of the Dwarf Mongoose (*Helogale undulata rufula*). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, *43*(4), 337-406
- Riede, T., Arcadi, A. C., & Owren, M. J. (2007). Nonlinear acoustics in the pant hoots of common chimpanzees (*Pan troglodytes*): Vocalizing at the edge. *The Journal of the Acoustical Society of America*, *121*(3), 1758-1767
- Riede, T., & Fitch, T. (1999). Vocal tract length and acoustics of vocalization in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Journal of Experimental Biology*, *202*(20), 2859-2867
- Romero, T., & Aureli, F. (2007). Spatial association and social behaviour in zoo-living female ring-tailed coatis (*Nasua nasua*). *Behaviour*, *144*(2), 179-193
- Romero, T., & Aureli, F. (2008). Reciprocity of support in coatis (*Nasua nasua*). *Journal of Comparative Psychology*, *122*(1), 12-25
- Rowell, T. E. (1966). Hierarchy in the organization of a captive baboon group. *Animal Behaviour*, *14*(4), 430-443
- Russell, J. K. (1982). Timing of reproduction by coatis (*Nasua narica*) in relation to fluctuations in food resources. . In J. Leigh, E. G. , A. S. Rand, & D. M. Windsor (Eds.), *The ecology of a tropical forest* (pp. 413-431). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
- Russell, J. K. (1981). Exclusion of Adult Male Coatis from Social Groups: Protection from Predation. *Journal of Mammalogy*, *62*(1), 206-208
- Ruud, D., Jan Van, H., Han De, V., & Joep, W. (1993). Male and Female Mating Competition in Wolves: Female Suppression vs. Male Intervention. *Behaviour*, *127*(1/2), 141-174

- Sakai, S. T., & Arsznov, B. M. (2020). Chapter 19 - Carnivoran Brains: Effects of Sociality on Inter- and Intraspecific Comparisons of Regional Brain Volumes. In J. H. Kaas (Ed.), *Evolutionary Neuroscience (Second Edition)* (pp. 463-479). London: Academic Press.
- Sakai, S. T., Arsznov, B. M., Hristova, A. E., Yoon, E. J., & Lundrigan, B. L. (2016). Big Cat Coalitions: A Comparative Analysis of Regional Brain Volumes in Felidae. *Frontiers in Neuroanatomy, 10*(99)
- Sakai, S. T., Arsznov, B. M., Lundrigan, B. L., & Holekamp, K. E. (2011). Brain Size and Social Complexity: A Computed Tomography Study in Hyaenidae. *Brain, Behavior and Evolution, 77*(2), 91-104
- Sakai, S. T., Whitt, B., Arsznov, B. M., & Lundrigan, B. L. (2018). Endocranial Development in the Coyote (*Canis latrans*) and Gray Wolf (*Canis lupus*): A Computed Tomographic Study. *Brain, Behavior and Evolution, 91*(2), 65-81
- Schaffner, C. M., & Caine, N. G. (2000). Peacefulness of cooperatively breeding primates. In F. Aureli & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural Conflict Resolution* (pp. pp. 155—169.). Berkeley: Univ. of California Press.
- Schaller, G. B. (1972). *The Serengeti lion: a study of predator-prey relations*. Chicago and London: University of Chicago Press.
- Schibler, F., & Manser, M. B. (2007). The irrelevance of individual discrimination in meerkat alarm calls. *Animal Behaviour, 74*(5), 1259-1268
- Schjelderup-Ebbe, T. (1922). Beiträge zur Sozialpsychologie des Haushuhns. *Zeitschrift für Psychologie und Physiologie der Sinnesorgane. Abt. 1. Zeitschrift für Psychologie, 88*, 225-252
- Schreiber, A. (2009). *Konfliktmanagement beim Afrikanischen Wildhund (Lycaon pictus) im Basler Zoo*. (Diplomarbeit). Göttingen.
- Seyfarth, R. M. (1976). Social relationships among adult female baboons. *Animal Behaviour, 24*(4), 917-938
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour, 28*(4), 1070-1094
- Sherwen, S. L., & Hemsworth, P. H. (2019). The Visitor Effect on Zoo Animals: Implications and Opportunities for Zoo Animal Welfare. *Animals, 9*(6), 366
- Sherwen, S. L., Magrath, M. J. L., Butler, K. L., Phillips, C. J. C., & Hemsworth, P. H. (2014). A multi-enclosure study investigating the behavioural response of meerkats to zoo visitors. *Applied Animal Behaviour Science, 156*, 70-77
- Shotkoski, K. S. (2016). *Effects of Visitors and Enrichments on Behavior of Captive Red Wolves (Canis rufus) at the Great Plains Zoo, Sioux Falls, South Dakota*. (Master of Science). South Dakota State University,
- Sieber, O. J. (1984). Vocal Communication in Raccoons (*Procyon Lotor*). *Behaviour, 90*(1-3), 80-113
- Sieber, O. J. (1986). Acoustic Recognition Between Mother and Cubs in Raccoons (*Procyon Lotor*). *Behaviour, 96*(1-2), 130-162
- Smith, H. J. (1977). Behavior of the coati (*Nasua narica*) in captivity. *Carnivore, 3*, 88-136
- Smith, J. E., Estrada, J. R., Richards, H. R., Dawes, S. E., Mitsos, K., & Holekamp, K. E. (2015). Collective movements, leadership and consensus costs at reunions in spotted hyaenas. *Animal Behaviour, 105*, 187-200
- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour, 76*(3), 619-636
- Smith, J. M., & Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour, 24*(1), 159-175
- Snowdon, C. T., & Cleveland, J. (1980). Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. *Animal Behaviour, 28*(3), 717-727

- Sonerud, G. A., Smedshaug, C. A., & Bråthen, Ø. (2001). Ignorant hooded crows follow knowledgeable roost-mates to food: support for the information centre hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1469), 827-831
- Spercowski, K. M., Morais, R. N., Morato, R. G., de Paula, R. C., Azevedo, F. C., May-Júnior, J. A., Santos, J. P., Reghelin, A. L., Wildt, D. E., & Songsasen, N. (2012). Adrenal activity in maned wolves is higher on farmlands and park boundaries than within protected areas. *General and Comparative Endocrinology*, 179(2), 232-240
- Spruijt, B. M., van Hooff, J. A., & Gispen, W. H. (1992). Ethology and neurobiology of grooming behavior. *Physiological Reviews*, 72(3), 825-852
- Sterck, E. H. M., 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
- Stoeger, A. S., Charlton, B. D., Kratochvil, H., & Fitch, W. T. (2011). Vocal cues indicate level of arousal in infant African elephant roars. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 130(3), 1700-1710
- Szymanski, J. S. (1918). Die Verteilung von Ruhe- und Aktivitätsperioden bei einigen Tierarten. *Pflüger's Archiv für die gesamte Physiologie des Menschen und der Tiere*, 172(1), 430-448
- Taylor, A. M., & Reby, D. (2010). The contribution of source-filter theory to mammal vocal communication research. *Journal of Zoology*, 280(3), 221-236
- Theberge, J., & Falls, J. B. (1967). Howling as a Means of Communication in Timber Wolves. *American Zoologist*, 7(2), 331-338
- Thierry, B. (1990). Feedback loop between kinship and dominance: the macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, 145(4), 511-522
- Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. In F. Aureli & F. B. M. de Waal (Eds.), *Natural conflict resolution* (pp. p. 106-128.). Berkeley, CA, : University of California Press
- Thierry, B., Anderson, J. R., Demaria, C., Desportes, C., & Petit, O. (1994). Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi macaques. In J. J. Roeder, B. Thierry, J. R. Anderson, & N. Herrenschmidt (Eds.), *Current Primatology* (Vol. Vol. 2: Social Development, Learning and Behaviour, pp. pp. 103-117). Strasbourg: Université Louis Pasteur.
- Thioulouse, J., Dray, S., Dufour, A., Siberchicot, A., Jombart, T., & Pavoine, S. (2018). *Multivariate Analysis of Ecological Data with ade4*. New York: Springer.
- Thulborn, R. A., & Wade, M. (1979). Dinosaur stampede in the Cretaceous of Queensland. *Lethaia*, 12(3), 275-279
- Tomasello, M. (2014). The ultra-social animal. *European journal of social psychology*, 44(3), 187-194
- Tooze, Z. J., Harrington, F. H., & Fentress, J. C. (1990). Individually distinct vocalizations in timber wolves, *Canis lupus*. *Animal Behaviour*, 40(4), 723-730
- Toweill, D. E., & Toweill, D. B. (1978). Growth and development of captive ringtails (*Bassariscus astutus flavus*). *Carnivore I*, 46-53
- Townsend, S. W., & Manser, M. B. (2011). The function of nonlinear phenomena in meerkat alarm calls. *Biology letters*, 7(1), 47-49
- Trudgian, M. A. (1995). *A study of captive brown-nosed coatis, Nasua nasua: an ethogram and contact call analysis*. (PhD thesis). University of Northern Colorado,
- Tschanz, B. (1985). Ethologie und Tierschutz. In D. W. Fölsch & A. Nabholz (Eds.), *Intensivhaltung von Nutztieren aus ethischer, ethologischer und rechtlicher Sicht* (2., überarb. Aufl.. ed., pp. 41-48). Basel: Birkhäuser Verlag.
- Van Hooff, J. A. R. A. M., & Wensing, J. A. B. (1987). Dominance and its behavioral measures in a captive wolf pack. In H. Frank (Ed.), *Man and wolf: Advances*,

- issues, and problems in captive wolf research.* (pp. 219-252): Dr W Junk Publishers.
- Van Loo, P. L. P., Mol, J. A., Koolhaas, J. M., Van Zutphen, B. F. M., & Baumans, V. (2001). Modulation of aggression in male mice: influence of group size and cage size. *Physiology & Behavior*, *72*(5), 675-683
- Vehrencamp, S. L. (1983). A model for the evolution of despotic versus egalitarian societies. *Animal Behaviour*, *31*(3), 667-682
- Voland, E. (2013). *Soziobiologie: Die Evolution von Kooperation und Konkurrenz*: Springer-Verlag.
- Volodina, E. V., Volodin, I. A., Isaeva, I. V., & Unck, C. (2006). Biphonation May Function to Enhance Individual Recognition in the Dhole, *Cuon alpinus*. *Ethology*, *112*(8), 815-825
- Von Holst, D. (1998). The concept of stress and its relevance for animal behavior. In *Advances in the study of behavior* (Vol. 27, pp. 1-131). San Diego, CA, US: Academic Press.
- Von Rohr, C. R., Koski, S. E., Burkart, J. M., Caws, C., Fraser, O. N., Ziltener, A., & van Schaik, C. P. (2012). Impartial Third-Party Interventions in Captive Chimpanzees: A Reflection of Community Concern. *PLoS one*, *7*(3), e32494
- Wagner, A. P., Frank, L. G., & Creel, S. (2008). Spatial grouping in behaviourally solitary striped hyaenas, *Hyaena hyaena*. *Animal Behaviour*, *75*(3), 1131-1142
- Wahaj, S. A., Guse, K. R., & Holekamp, K. E. (2001). Reconciliation in the Spotted Hyena (*Crocuta crocuta*). *Ethology*, *107*(12), 1057-1074
- Wallmo, O. C., & Gallizioli, S. (1954). Status of the Coati in Arizona. *Journal of Mammalogy*, *35*(1), 48-54
- Ward, A., & Webster, M. (2016). The Evolution of Group Living. In *Sociality: The Behaviour of Group-Living Animals* (pp. 191-216). Cham: Springer International Publishing.
- Watts, D. P. (1997). Agonistic Interventions in Wild Mountain Gorilla Groups. *Behaviour*, *134*(1-2), 23-57
- Watts, D. P. (2006). Conflict Resolution in Chimpanzees and the Valuable-relationships Hypothesis. *International Journal of Primatology*, *27*(5), 1337-1364
- Wemmer, C. M. (1977). Comparative ethology of the large-spotted genet (*Genetta tigrina*) and some related viverrids. *Smithsonian contributions to zoology*, *239*
- West, S. A., Murray, M. G., Machado, C. A., Griffin, A. S., & Herre, E. A. (2001). Testing Hamilton's rule with competition between relatives. *Nature*, *409*(6819), 510-513
- West, S. A., Pen, I., & Griffin, A. S. (2002). Cooperation and competition between relatives. *Science*, *296*(5565), 72-75
- White, A. B. (2001). *Wild and captive wolf (Canis lupus) aggression in relation to pack size and territory availability*.
- Whitney, L. F., & Underwood, A. B. (1952). *The Raccoon*. Orange, CT.: Practical Science Publishers Co.
- Wilden, I., Herzel, H., Peters, G., & Tembrock, G. (1998). SUBHARMONICS, BIPHONATION, AND DETERMINISTIC CHAOS IN MAMMAL VOCALIZATION. *Bioacoustics*, *9*(3), 171-196
- Wiley, R. H., & Richards, D. G. (1978). Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: Implications for the evolution of animal vocalizations. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *3*(1), 69-94
- Willey, R. B., & Richards, R. E. (1981). Vocalizations of the Ringtail (*Bassariscus astutus*). *The Southwestern Naturalist*, *26*(1), 23-30
- Wilson, D. E., & Hanlon, E. (2010). Lemur catta (primates: Lemuridae). *Mammalian species*, *42*(854), 58-74
- Wilson, E. O. (1975). *Sociobiology. The new synthesis*. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press.

- Wirtz, M. A. (2019). *Dorsch - Lexikon der Psychologie* (Vol. 19., überarbeitete Auflage). Bern: Hogrefe AG.
- Wosegien, A., & Lamprecht, J. (1989). Nodding: an Appeasement Behaviour of Pigeons (Columba Livia). *Behaviour*, 108(1-2), 44-55
- Wyman, M. T., Mooring, M. S., McCowan, B., Penedo, M. C. T., & Hart, L. A. (2008). Amplitude of bison bellows reflects male quality, physical condition and motivation. *Animal Behaviour*, 76(5), 1625-1639
- Yin, S. (2002). A new perspective on barking in dogs (Canis familiaris.). *Journal of Comparative Psychology*, 116(2), 189-193
- Yin, S., & McCowan, B. (2004). Barking in domestic dogs: context specificity and individual identification. *Animal Behaviour*, 68(2), 343-355

10. Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1. Adultes Paar der Weißrüssel-Nasenbären aus dem Zoologischen Garten Magdeburg. (a) Männchen und (b) Weibchen.	22
Abbildung 2. Skizzierter Gehegeplan der Außenanlage der Weißrüssel-Nasenbären im Zoologischen Garten Magdeburg.....	23
Abbildung 3. Außengehege der Weißrüssel-Nasenbären im Zoologischen Garten Magdeburg.....	24
Abbildung 4. Adultes Männchen der Weißrüssel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten.....	25
Abbildung 5. Adultes Weibchen 1 der Weißrüssel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten.....	25
Abbildung 6. Adultes Weibchen 2 der Weißrüssel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten.....	26
Abbildung 7. Adultes Weibchen 3 der Weißrüssel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn aus verschiedenen Ansichten.	26
Abbildung 8 Adultes Weibchen 4 der Weißrüssel-Nasenbären des Tierparks Nordhorn in verschiedenen Ansichten.....	27
Abbildung 9. Skizzierter Gehegeplan der Außenanlage der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn.	27
Abbildung 10. Fototafel des Außengeheges der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn.....	28
Abbildung 11. Aktogramm der Weißrüssel-Nasenbären aus dem Zoologischen Garten Magdeburg.....	31
Abbildung 12. Aktogramm der Weißrüssel-Nasenbären aus dem Tierpark Nordhorn....	31
Abbildung 13. Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenbären im Zoologischen Garten Magdeburg.....	32
Abbildung 14. Heatmap der Gehegenutzung der Weißrüssel-Nasenbären im Tierpark Nordhorn.....	33
Abbildung 15. Visualisierung der Praat-Parameter Fensterlänge (s) und Dynamikbereich (dB).....	41
Abbildung 16. M2->W5 versöhnt Fließdiagramm C2-Werte.....	45
Abbildung 17. Absolute Häufigkeit der Konfliktsender- und Konfliktempfängerverteilung in der adulten Gruppe (M1 bis W4) sowie beim adulten Paar (M2 und W5).....	49
Abbildung 18. Absolute Häufigkeit der versöhnten und unversöhnten Konflikte in der adulten Gruppe (M1 bis W4) sowie beim adulten Paar (M2 und W5).	50
Abbildung 19. Versöhnungsverhalten gesendet von dem Männchen empfangen von dem Weibchen.	51
Abbildung 20. Versöhnungsverhalten gesendet von dem Weibchen empfangen von dem Männchen.	52
Abbildung 21. Verhaltensreaktion des Männchens auf das Versöhnungsverhalten des Weibchens.....	53
Abbildung 22. Verhaltensreaktion des Weibchens auf das Versöhnungsverhalten des Männchens.....	53
Abbildung 23. Konfliktverteilung zwischen dem Männchen und den Weibchen in der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären.....	54
Abbildung 24. Spektrogramm Conflict sequence.....	58
Abbildung 25. Spektrogramm Grunt.	60

Abbildung 26. Konfliktinitiationen gesendet von dem Männchen empfangen von dem Weibchen.	63
Abbildung 27. Konfliktinitiationen gesendet von dem Weibchen empfangen von dem Männchen.	63
Abbildung 28. „Erfolgreiche“ Konfliktabbruchverhaltensweisen gesendet von dem Männchen empfangen von dem Weibchen.....	64
Abbildung 29. „Erfolgreiche“ Konfliktabbruchverhaltensweisen gesendet von dem Weibchen empfangen von dem Männchen.....	64
Abbildung 30. Fließdiagramm M1->W1-4 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte.	66
Abbildung 31. Fließdiagramm M2->W5 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte.....	67
Abbildung 32. Fließdiagramm M1->W1-4 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte.....	67
Abbildung 33. Fließdiagramm M2->W5 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte.....	68
Abbildung 34. Fließdiagramm W1-4->M1 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte.....	69
Abbildung 35. Fließdiagramm W5->M2 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während unversöhnter Konflikte.....	70
Abbildung 36. Fließdiagramm W1-4->M1 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte.....	70
Abbildung 37. Fließdiagramm W5->M2 Verhaltenskopplungen der Abbruchsignale während versöhnter Konflikte.....	71
Abbildung 38. Absolute Häufigkeit des Versöhnungsverhaltens Männchen zum Weibchen und umgekehrt in adulter Gruppe und Paar.	72
Abbildung 39. Konfliktdauer pro Tag pro Tier. Inklusive Interventionen und Koalition.	73
Abbildung 40. Konfliktdauer der Individuenkonstellationen mit Interventionen und Koalition.	74
Abbildung 41. Gewonnene Konflikte der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenhörnchen. Absolute Häufigkeit des gesamten Konfliktaufkommens.....	75
Abbildung 42. Fließdiagramm M1->W2 dominanzrelevante Verhaltenskopplung während versöhnter Konflikte, C2-Werte.....	78
Abbildung 43. Fließdiagramm M1->W3 dominanzrelevante Verhaltenskopplung während unversöhnter Konflikte, C2-Werte.	78
Abbildung 44. Fließdiagramm W3->M1 dominanzrelevante Verhaltenskopplungen während unversöhnter Konflikte, C2-Werte.	79
Abbildung 45. Fließdiagramm M1->W3 dominanzrelevante Verhaltenskopplung während versöhnter Konflikte, C2-Werte.....	80
Abbildung 46. Fließdiagramm W3->M1 dominanzrelevante Verhaltenskopplungen während versöhnter Konflikte, C2-Werte.....	80
Abbildung 47. Fließdiagramm M2->W5 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei unversöhnten Konflikten, C2-Werte.....	81
Abbildung 48. Fließdiagramm W5->M2 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei unversöhnten Konflikten, C2-Werte.....	81
Abbildung 49. Fließdiagramm M2->W5 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei versöhnten Konflikten, C2-Werte.	81
Abbildung 50. Fließdiagramm W5->M2 dominanzrelevante Verhaltenskopplung bei versöhnten Konflikten, C2-Werte.....	82

11. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1. Verhaltensweisen der Aktivitäts- und Ruhezeiten.....	30
Tabelle 2. Übersicht über acht Interventionen aus der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären.....	55
Tabelle 3. Zusammenhang Vokalisation und aggressiver Verhaltenszustand eines Individuums.....	56
Tabelle 4. Werte aus der Lautanalyse zu den Vokalisationen Alarmed chirp und Whistle..	57
Tabelle 5. Werte aus der Lautanalyse zu der Vokalisation Conflict sequence.	58
Tabelle 6. Zusammenhang Vokalisation und entspannter Verhaltenszustand eines Individuums.....	59
Tabelle 7. Werte aus der Lautanalyse der Vokalisation Grunt.	60
Tabelle 8. Werte aus der Lautanalyse der Vokalisation Chirp.....	61
Tabelle 9. Randomisierungstest der 2 Gruppen mit 1000 generierten Daten..	74
Tabelle 10. Randomisierungstest von M1W1 und M2W5 mit 1000 generierten Daten..	74
Tabelle 11. Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) für adulte Gruppe.	75
Tabelle 12. DI aller Individuen der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären.	76
Tabelle 13. DCI aller Individuen der adulten Gruppe der Weißrüssel-Nasenbären.	76

12. Formelverzeichnis

Formel 1. Spread of Participation Index.	33
Formel 2. Spread of Participation Index nach Plowman (2003).	34
Formel 3. Erwartungswert für Markovketten.....	44
Formel 4. Berechnung der C1-Werte.....	44
Formel 5. Berechnung der C2-Werte.....	44
Formel 6. Berechnung der C3-Werte.....	44
Formel 7. Dominanzindex nach Craig & Guhl (1969) abgeändert durch Britta Schnappat.	46
Formel 8. Direction Inconsistency Index (DI) Noë et al. (1980) abgeändert durch Britta Schnappat.....	47
Formel 9. Direction Consistency Index (DCI) nach nach Rowell (1966) und van Hooff & Wensing (1987).	47
Formel 10. Landaus Linearitätsindex.....	48
Formel 11. Landau Index Berechnung adulte Gruppe.....	77

13. Anhang

13.1 Abstract

The social brain hypothesis claims that a complex social system requires enhanced neural processing and could already be applied in canids. As social caniformia, coatis, compared to other procyonids, showed an enlarged prefrontal cortex. Thus, a complex social system requiring conflict management is assumed. Conflict management strategies in coatis were expected to differ according to group structure.

Agonistic interactions in white-nosed coatis, kept as a group of five and as a pair, were filmed in two zoos (3h 46min footage). Group dominance relationships, conflict duration, conflict frequency, conflict initiations, cut-off signals and reconciliation behaviour were studied. The Mantel test and the randomisation test were applied.

Results showed generally infrequent conflicts that were short in median duration. The frequency of conflicts was slightly higher in a group than in a pair. Conflict initiation by males ($p=0.009$) and cut-off signals by females ($p=0.001$) were significant in group and pair. Responses to cut-off signals were significantly similar in reconciled ($p=0.001$) and unreconciled conflicts ($p(M)=0.001$, $p(W)=0.003$) depending on group structure. Overall, little reconciliation behaviour could be observed. The dominance relationships of the group were calculated as linear, the conflict distribution, reconciliation senders and little cooperative behaviour indicate a despotic dominance style. Conflict-relevant behaviours were compared with canid species, showing more similarities with dhole and maned wolves than with wolf species.

Overall, little conflict management was found and few behavioural differences based on group structure. Follow-up studies should focus on appeasement signals, reconciliation and vocalisations during social interactions, as an important conflict-regulating function is suspected.

13.2 Ethogramm

Explanation of abbreviations: Britta Schnappat (BrSc), Feddersen-Petersen (2008) (FP), Goodmann et al. (2002) (G), Kaufmann (1962) (K), Smith (1977) (Sm), Trudgian (1995) (T), Event (E) and State (S).

Abrupt turn over (E) (BrSc)

While walking or running the individual stops and turns around quickly. The head and one side of the front body turn in one direction (right or left). The individual lifts a foreleg respective to the direction of the rotation. The individual looks in the direction of the distraction or the other individual. **(BrSc)**

Allogroom between 2 individuals (S) (T)

Two coatis sit quietly with their heads on each other's tails and nibble quickly at each other's back. While grooming both move forward along the other's body from front to back (anteriorly). Occasionally coatis move back to front. The action sometimes ends with grooming each other's heads, each occasionally using the front paws to hold the other's head. Allogrooming also occurs when one coati grooms itself and another coati joins it, initially sniffing at and then grooming parts of the other's body (not necessarily only the back). **(K) (Sm) (T)**

Allogroom between >2 individuals (S) (T)

More than two individuals groom each other (grooming includes "sniffing, licking, or grasping the fur or skin with the teeth and" nibbling (Smith, 1980: 24)). **(K) (Sm) (T)**

Approach (S) (FP) (G)

Coati moves towards another animal in a direct path, while walking, running or climbing. As a result, the distance between the animals reduces. The combination with other behaviours reveals the context for the approach. **(G)**

Avert gaze (S) (G)

Breaks eye contact with another individual with or without turning the head. If the head turns, the head is held a bit down. **(G)**

Avoid (S) (FP) (G)

A coati moves away from an individual by turning all body parts that were facing towards the individual away. This action increases the distance between the two individuals. Can be combined with a **leave**. **(BrSc)**

Backward approach (S) (BrSc)

Leading with its hindquarters, a coati moves towards an individual. The approaching coati looks at the other individual, either through its own legs or by bending the head to the side (left or right). **(BrSc)**

Balance (S) (BrSc)

A coati walks on a branch of a tree, using micro-adjustments to its step and weight distribution to keep steady. **(BrSc)**

Balance on tapir (S) (BrSc)

A coati walks along the body of a tapir, using micro-adjustments to its step and weight distribution to keep steady. **(BrSc)**

Bite (E) (G) (Sm) (T)

Closing teeth and jaw. It is an uninhibited bite that may cause wounds. **(G)**

Bob head (S) (K)

Moving the head up and down, nodding. **(K)**

Bow-Stretch (S) (G)

As it leaves a relaxed position, the coati combines bending and stretching of the forelegs. The toes of the front-paws may be spread apart in the stretch. The coati's elbows normally generally hover, but do not touch the ground. The movement's pace is slow. **(G) (BrSc)**

Bridge (E) (G) (T)

The coati stretches its body across the gap between two elevated locations to move from one location to the other. The front body leans forward so that one of the front legs (followed by the other) touches the other elevation. The weight shifts to the front legs and the hind legs join the rest of the rest of the body on the other elevation. **(BrSc) (G) (T)**

Carry Object (S) (G)

"Holding something in the mouth while standing or moving" around (Goodmann et al., 2002: 5). **(G)**

Catch (E) (BrSc)

Make short, quick paces to grab fleeing animals with the front paws. **(BrSc)**

Chase (each other) (S) (G) (K) (Sm)

Running after another fleeing coati. The chaser's and chased's roles may change during a session. This can be caused by an abrupt change in directional movement of one of the animals. The chase may go in circles around trees, bushes or large stones. **(G) (Sm)**

Circular eyes (S) (BrSc)

The eyes are big and round. Also called "button eyes". **(BrSc)**

Climb down (S) (BrSc) (G) (K) (T)

"To move (...) [away from] a higher elevation (Goodmann et al., 2002: 6)." To climb a coati embraces the tree trunk, initially with only its forelegs and then also with its hind legs. The individual moves its hindlegs towards its forelegs as it climbs down a tree, head first. The fore and hindlegs move synchronously. **(BrSc) (G) (K)**

Climb up (S) (BrSc) (G) (K) (T)

“To move to a higher elevation (Goodmann et al., 2002: 6).” To climb a coati embraces the tree trunk, initially with only its forelegs. It then jumps a bit and embraces the trunk with its hind legs as well. The coati moves its hindlegs towards its forelegs as it climbs up a tree. The fore and hindlegs are moved synchronously. **(BrSc) (G) (K)**

Cling to a conspecific (S) (BrSc) (FP)

An animal seeks close physical contact to another animal. The coati pushes and rubs its body along the contact partner e.g. while **passing** it. **(BrSc)**

Copulate (S) (Sm)

One coati mounts another and thrusts its pelvis. There may be pauses of varying duration. The lower coati stands in the quadruped posture and deflects the tail to the side. The riding coati bites restrainedly into the neck of the lower coati or “presse[s] the side of (...) [its] face into the back, side of neck or the side of the face of” the lower coati (Smith, 1980: 29). **(Sm)**

Curl rest (S) (G)

The coati lies down by folding the legs closely to the body. It strongly bends it back and curves its tail around the body. The tail often lies along the paws or under the head. Usually one paw is on the nose. **(G)**

Defecate (E) (G) (K) (Sm) (T)

Sitting in a crouching position, the coati raises its tail and excretes faeces. **(G)**

Dig (S) (G) (K) (Sm)

“Break up and move the ground” while making scratching motions with one or both forepaws (Goodmann et al., 2002: 8). The ground is removed more than 5cm deep. “Back feet planted firmly on ground (Smith, 1980: 155).” **(G) (Sm)**

Drink (S) (G) (T)

“To ingest water. Done by lapping, not by sucking (Goodmann et al., 2002: 8).” **(G)**

Ears back (S) (G)

The back surface of the ear nearly touches the head. **(G)**

Ears pricked (S) (G)

“Ears erect and turned forward (Goodmann et al., 2002: 8).” **(G)**

Ears turned sideways (S) (BrSc)

Ears erect and turned slightly sideways. The ears do not touch the head. **(G)**

Eat (S) (G) (K) (Sm) (T)

Food ingestion with the muzzle. The coati rotates large insects and vertebrates with the front paws until the head is directed upwards. The head is generally eaten first. “Then the bites progress posteriorly (Kaufmann, 1962: 189).” While eating this way the head is held in a sloping position. The premolars chew up the

food. The Coati sometimes licks the contents of the insect out by “split[ing] open [the abdomen of the insect] with the forepaws and teeth (Kaufmann, 1962: 189).”

The coati uses its muzzle to pick up pieces too small to be held with the front paws. The head tilts back slightly. Mastication occurs via the premolars.

An individual may also use its tongue to pick up insects. The neck is extended, and the snout moves towards the ground. The mouth opens and the tongue extends to pick the insect up. Insects are then eaten whole. The claws of the front paw may skewer pieces of fruit. The coati then draws the fruit to its mouth. While eating, the coati holds its tail in a hooked position and either is raised in the air or runs parallel to the ground. **(G) (K)**

Elliptic eyes (S) (BrSc)

The eyes narrow to a horizontal ellipse. **(BrSc)**

Eyes closed (S) (BrSc)

The eyes shut. **(BrSc)**

Eyes to slits (S) (BrSc)

The eyes narrow to horizontal slits. **(BrSc)**

Fall down (E) (BrSc)

The coati loses its balance and tilts to one side. The ventral side of the paws may lose contact with the ground. After falling down, the coati lies on the side to which it fell. **(BrSc)**

Fend (E) (BrSc)

A coati grasps the forelimb of another coati with its front paw. The forelimb can touch the coati or the touch is stopped by the gripping. The coati attempts to pull or push the forelimb away from itself. **(BrSc) or the grip will alternatively be capt**

Für Plakate und Veröffentlichung eher fend off oder defend!

Flee (S) (BrSc)

It is a quick run away from a conspecific, an individual or a situation “to get away. Escaping is done (...) [in] a run, which distinguishes it from avoiding (Goodmann et al., 2002: 9).” **(G)**

Flehmen (BrSc)

The front lips pull back slightly above and below the gums. The mouth opens slightly, and air is drawn in. The head is raised slightly. The facial expressions may relax and the eyes circular. The tongue may also draw back and forth over the palate. The behaviour is not shown in an aggressive context. **(BrSc)**

Follow (S) (FP) (G)

To walk “behind another individual, orienting to it and changing direction as needed to remain behind it (Goodmann et al., 2002: 10).” The two coatis maintain a constant distance. **(G)**

Forage (S) (K) (Sm)

A coati stands on three legs and scratches at the ground, under stones or logs with one front paw. It then moves its nose over the scratched ground, presses the nose to the ground and inhales. It may manipulate objects like rotten logs, turn over rocks, logs and trunks and rip sticks “apart with the front claws (Kaufmann, 1962: 185).” While foraging a coati holds its **tail up and hooked** or straight parallel to the ground. After or while foraging, **eating** is often displayed. **(K)**

Foreleg grab (E) (G)

A coati seizes an individual’s “foreleg in its mouth (Goodmann et al., 2002: 11).” **(G)**

Freeze (E) (BrSc)

Abrupt stop of any movement, eyes wide open, **ears pricked** up, the nose moves in circles. **(BrSc) (K)**

Get groomed (S) (BrSc)

A coati lies, stands or sits and is groomed by another individual. The individual may groom itself and be joined by a second individual. **(BrSc)**

Grasp (E) (Sm)

While another individual is **standing**, **sitting** or lying, the coati gently grasps the body of the conspecific with its forelegs. **(Sm)**

Grasp nose (E) (BrSc)

Grabs the nose of another individual with one front paw either rapidly or slowly. **(BrSc)**

Grasp tail (E) (BrSc)

A coati grabs its tail with one front paw. The front body can be slightly bent forward; the animal may stand on its hind legs. **(BrSc)**

Grin (E) (G)

“The lips are drawn back” and they are open. But they are not pulled up. “The corners of the mouth [can] (...) turn up” or down depending on the context (Goodmann et al., 2002: 12). **(G)**

Hackles (S) (FP) (G)

The hairs on the back along the spine rise. Also called piloerection. The fur can be raised partially, so that e.g. only the fur on the tail is piloerected. The fur may be raised in several areas at once. **(G)**

H1 = Hair is bristled in the neck and shoulder area.

H2 = Hair is bristled in the back area.
H3 = Hair is bristled on the trunk/rear.
H4 = Hair is bristled on the tail. **(BrSc) (G)**

Hanging upside down (S) (BrSc)

Hanging head over heels from an object. The front paws grasp the object. Then the coati places the front and back paws one after the other; similar to a climbing movement. **(BrSc)**

Head down (E) (K) (Sm)

It is composed of “a **sitting** or crouching posture”, with the head and snout pointing to the ground, “and closing or partially closing the eyes (Smith, 1980: 34).” “The neck is never extended (Kaufmann, 1962: 122).” **(K) (Sm)**

Hide (S) (BrSc) (FP)

Remains stationary in a confined space that can only be accessed from one side. Other coatis' view of the hiding spot is partially or completely inhibited. **(BrSc) (FP)**

Hindleg Grab (E) (BrSc)

A coati seizes an individual's hind leg with the mouth or with the forepaws, so that it might stumble. **(BrSc)**

Hit (E) (BrSc)

Bats at another individual using one or both forepaws. The hit does not target the face, but rather the rest of the body such as forepaws, chest, etc. If the coati hits another individual in the face, look up **slap** in the ethogram. **(BrSc) (Sm)**

Hit the ground (E) (BrSc)

A coati hits/strikes the ground with one forepaw in front of another coati. **(BrSc)**

Hold individual 's head (S) (BrSc)

Uses either one or both front paws to grasp the head of the conspecific. **(BrSc)**

Hold up forepaw (E) (BrSc)

A coati lifts one forepaw into the air in front of another coati. The front paw twitches slightly. This posture is shown while **sitting** or **standing**. **(BrSc)**

Hug (S) (G)

“To clasp around the neck or shoulders using one or both front legs (Goodmann et al., 2002: 15).” **(G)**

Hug tapir (S) (BrSc)

“To clasp around the” tapir's back, “neck or shoulders using (...) both front legs (Goodmann et al., 2002: 15).” **(BrSc) (G)**

Hunt (S) (BrSc) (G)

“Running in pursuit of another individual (Goodmann et al., 2002: 5).” There is no role reversal. **(BrSc) (G)**

Ignore (S) (G)

A coati shows no reaction to an action performed by another coati. The action takes place in its field of vision. **(G)**

Inguinal presentation (S) (G)

In view of a conspecific, the dorsal body side touches the ground and all legs are stretched out. The coati lies with its back on the ground and presents its belly, rolling dorsally onto its side. **(G)**

Inhibited bite (E) (G) (K) (Sm)

The teeth and jaw close with little force. It is a gentle bite that will not injure. **(G)**

Jump (E) (G) (K) (Sm) (T)

Tail up, front legs are passed to hind legs, pushing up, so that the front and hind legs will “leap into the air” for a certain time (Goodmann et al., 2002: 17). Landing on the front legs. **(G)**

Jump at (E) (BrSc)

A coati leaps at a conspecific leading with its front legs in the air. The hind legs can leave the ground while jumping. **(BrSc)**

Jump branch (E) (BrSc)

A leap from one branch to another branch at either a lower or higher position. **(BrSc)**

Jump down (E) (BrSc)

A hop down from an elevation. **(BrSc)**

Jump on tapir (E) (BrSc)

Tail up, front legs pass to hind legs, pushing up, so that the front and hind legs will “leap into the air” for a certain time (Goodmann et al., 2002: 17). The coati lands on the tapir first on its front, then hind legs. **(BrSc) (G)**

Jump over another coati (E) (BrSc)

A coati takes a run-up to another coati, the hind legs pass the front legs. Then, the coati pushes off the ground. The front and hind legs “leap into the air” for a certain time (Goodmann et al., 2002: 17) while the coati leaps over the body of a conspecific. The other coati sits or lies down. The leaping coati lands on the front paws. **(BrSc) (G)**

Jump up (E) (BrSc) (K)

Coati jumps onto an elevation. The front legs leave the ground first. The hind legs push off against the ground. All legs are in the air. Then the front legs first touch down on the elevation, followed by the hind legs. **(BrSc)**

Knock over (E) (BrSc)

A coati stands next to a conspecific, placing its front paws on it and pushing so that the other tumbles to the side and falls over. **(BrSc)**

Lashing tail (E) (T)

A coati whips its tail forcefully from side to side. **(T)**

Lay the head on another coati (S) (BrSc)

A coati places its head on the body of another coati. **Physical contact** must take place. **(BrSc)**

Lean forward (S) (BrSc)

By stretching its body and shifting its weight forward the coati reduces its distance to a conspecific. **(BrSc)**

Leave (S) (G)

The coati moves away, walking or running. **(G)**

Lick an object (S) (BrSc) (G) (T)

“Pass the tongue over” something (Goodmann et al., 2002: 19). The coati’s tongue glides over e.g. the surface of an object. **(BrSc) (G)**

Lick another individual (S) (BrSc) (Sm) (T)

The coati’s tongue glides over parts of a conspecific’s body. **(BrSc) (Sm)**

Lick oneself (S) (BrSc)

The coati laps its tongue over parts of its own body. **(BrSc)**

Lie contact (S) (FP)

Coatis lie next to each other (touching) or stack up on top of each other. Contact lies can take place between two or more coatis. Other interactions such as **lay head** or **pat** may also be observed. **(BrSc) (Sm)**

Lie in 69 (S) (BrSc)

Two coatis lie belly-to-belly. The head of the first individual is on the genital area of the second coati and vice versa. Both coatis sniff the other’s genital area. **(BrSc)**

Lie on the back (S) (BrSc)

The dorsal body side touches the ground and some legs stretch out. Lying on the back is not performed in front of a conspecific but can be performed if a conspecific is nearby (<1 meter). **(BrSc) (G)**

Lie on tapir (S) (BrSc)

The ventral body side touches the back of a tapir. **(BrSc)**

Lie sideways (S) (BrSc)

One side of the body touches the ground and all legs stretch out. Coatis display lying sideways in front of a conspecific. **(BrSc) (G)**

Look at (S) (FP)

A coati watches an individual from a relaxed position or while lying, **sitting** or **walking**. The conspecific then changes its behaviour, e.g. direction of movement, rises or jumps up and reduces the distance to the animal that made initial eye contact. **(FP)**

Look around (S) (BrSc)

A glance around the enclosure from a relaxed position or while lying, **sitting** or **walking**. **(BrSc)**

Lunge (E) (G) (K) (Sm)

A coati moves directly and rapidly towards another nearby individual leading to a reduction in distance between the two conspecifics. The front legs are in the air for a certain time and land near the other coati. **(G)**

Mount (S) (G) (K) (Sm) (T)

A coati stands on its hind legs and grasps another coati from behind at waist and flank level using its front legs and paws. The ventral surface of the grasping coati touches the dorsal side of the other coati. Especially “the chin and/or head of the mounting animal” is “pressed against the nape of the neck or head of [...]” the coati “being mounted (Smith, 1980: 156).” **(G) (Sm)**

Muzzle Grab (E) (G)

Holding the snout of another coati. **(G)**

Muzzle in tapir's ear (S) (BrSc)

A coati puts its snout into a tapir's ear. **(BrSc)**

Nibble on an individual (S) (K) (Sm)

Using the “incisors as pincers” and “nipping the skin lightly in a very rapid series of (gentle) bites (Kaufmann, 1962: 116).” “usually in the region of the nape (...) or behind the ears. In certain instances, the animal executing this behaviour placed [its] forepaws around the flanks of the other animal while biting [it], and at other times performed this behaviour while **sitting** or **standing**” beside it (Smith, 1980: 23). **(K) (Sm)**

Nibble on itself (S) (BrSc)

A coati gnaws on different parts of its body, including the fur and claws. For example, it guides the front paw to its mouth and gnaws on the extended claws with its teeth. **(BrSc)**

Nibble on wood (S) (BrSc)

A coati uses its incisors to remove bark from a branch. **(BrSc)**

No Reaction (E) (BrSc)

A coati does not display an observable reaction, even when another individual comes within the interaction radius (defined as three coati body lengths). **(BrSc)**

Nose-to-nose contact (S) (BrSc)

One coati touches the other's nose with its own nose. It sniffs the nose of the other individual. An **approach** is always observed before this interaction. **(G)**
(Sm)

Nose up slightly (S) (BrSc) (K) (Sm)

Coati lifts nose in the air slightly. The incisors are not visible. Seen "in a **standing, sitting** or crouched position (Smith, 1980: 154)." **(BrSc) (K) (Sm)**

Nose up strongly (S) (BrSc) (K) (Sm)

Coati lifts nose in the air in an exaggerated manner so that incisors are visible. Seen "in a **standing, sitting** or crouched position (Smith, 1980: 154)." **(K) (Sm)**

Open mouth (E) (BrSc)

The facial expressions are tense as a coati looks at another individual. The mouth is slightly to wide open. The lower lip pulls down, so that the canines are visible. **(BrSc) (G)**

Open mouth slightly (E) (BrSc)

The facial expressions are tense as a coati looks at another individual. The mouth is slightly open, but the lower lip is not pulled down. **(BrSc)**

Out of sight (S) (BrSc)

The coati is outside the view of the observer or the camera. Trees, bushes and stones can obstruct the view. **(BrSc)**

Pant (S) (T)

Rapid inhalations. The jaw relaxes and the mouth opens slightly. Sometimes the tongue hangs out. Often shown in a quadrupedal stand. **(BrSc)**

Parallel Run (S) (BrSc)

Moves forward at a fast gallop side by side with another coati. The two coatis are touching during the interaction. Usually the coatis use the same gait. **(BrSc)**
(G)

Parallel Walk (S) (G)

Coati meanders forward side by side with another coati, moving its four legs one after the other (see **walk**). Coatis are in contact with one another during the interaction. Usually the coatis use the same gait. **(G)**

Pass (E) (BrSc)

Two coatis walk near or brush against each other while moving forward in opposite directions. Happens mainly on branches. **(BrSc)**

Pass under tail (E) (BrSc)

Walks under the tail of another coati. **(BrSc)**

Pat (E) (T)

Extends one paw to touch another individual. The coati places a front paw on another individual. **(G) (FP)**

Paw (S) (BrSc)

The front claws graze and scrape at the ground slightly moving the front paw back and forth over the ground in a repetitive motion. Scraping differs from digging in that only the topsoil is removed. **(BrSc) (G)**

Physical contact (S) (BrSc) (Sm)

Two or more coatis touch each other. Which parts of the body are in contact with each other can vary. But larger parts of the body like belly or back must touch each other (not just a front paw or head). The coatis can be in different positions. It is not necessary to show a rest. Behaviours like **lie contact**, **rest contact**, **sit contact** and **stand contact** are excluded. **(BrSc)**

Pick up food (E) (BrSc)

Uses the teeth or tongue to gather food into mouth, such as small arthropods. **(BrSc) (K)**

Piggy Back (S) (G)

A coati “ride[s] another (...) [individual] in the mounted position (Goodmann et al., 2002: 23)”; the ridden coati walks or runs. **(G)**

Play Face (S) (G)

The mouth is slightly to widely open and the face appears relaxed. The lower lip stretches down vertically. The **ears turn sideways**, and the coati looks at another individual. **(G)**

Prop up (S) (BrSc)

Using one or both front paws, the coati leans on another individual. This posture occurs in both a **sitting** and **standing** position. **(BrSc)**

Push away slightly (E) (BrSc)

The use of one front paw to press another coati away, without actually moving the other individual. The behaviour can occur while **walking**, **standing** and **sitting**. **(BrSc)**

Push away strongly (E) (BrSc)

A coati stands next to a conspecific, leans forward and shoves the other away. Pushing away strongly is done with the body or with both front paws. The pusher remains unmoved. **(BrSc)**

Put muzzle into mouth (E) (BrSc)

A coati places its muzzle in the open mouth of another coati. **(BrSc)**

Put paw on nose (S) (BrSc)

While standing on three legs or lying down the coati places a free front paw on its nose. The head is lowered, eyes are partially to slightly closed. Can be combined with **ears back. (BrSc)**

Relaxed tail (S) (BrSc)

The tail hangs down, generally in a slight U-shaped arch. The tip of the tail points upwards. Can be shown while walking or standing. Sometimes the tail drags on the ground while walking. The tail posture can also be observed while **sitting** and lying down. The tail may also hang down from an elevation. **(BrSc) (T)**

Rest (S) (G) (Sm) (T)

“A general, inclusive term for lying [or sitting] in a relaxed manner (Goodmann et al., 2002: 26).” While sitting, the upper body leans forward, the back bends and the head rests on the floor. The tail may hang down or lie between the hind legs facing forward. In the latter case the head can lie on the tail. **(BrSc) (G)**

Rest contact (S) (FP)

Two or more coatis rest together. Their bodies are in physical contact with one another. They are not necessarily in the same resting position, for example, one coati may be seated and other lying down. **(FP)**

Retreat (E) (K) (Sm)

The coati moves back a few steps rapidly, thereby increasing its distance to another individual. The body and head remain turned towards the conspecific. **(BrSc)**

Rub abdomen over mark set (E) (BrSc)

The ventral abdomen moves horizontally or vertically over an object that another coati previously covered with its genital area. **(BrSc)**

Rub abdomen over an object (E) (BrSc)

The legs spread slightly, and the genital area presses against an object with a slight forward and backward horizontal movement (on logs) or up and down vertical movement (on stems) of the pelvis. The hind legs alternately extend and flex. This can be done in a quadruped stand or on two legs. The front legs hold the body in a quadruped position. Alternatively, the individual stands on its hind legs, hugs the tree with its forepaws and spreads the hindlegs while performing the up and down rubbing motions. Only males were observed engaging in this behaviour. Kaufmann (1962) has previously described urine rubbing, but there is no evidence of glands on the ventral abdomen of the coati. A preputial gland in males was described by Shannon et al. (1995). **(BrSc)**

Rub abdomen over tail of another coati (E) (BrSc)

The legs spread slightly, and the genital area presses against the tail of another coati with a slight forward and backward horizontal movement of the pelvis. This is done in a quadruped stand with the front legs holding the body in a

quadruped position. According to Shannon et al. (1995) the preputial glands are used by the *Nasua nasua* males in the process. **(BrSc)**

Rub an object/food (S) (BrSc)

The front paws quickly alternate pressing on an object/food. Sometimes the object is rolling over a surface. Claws may be used. **(BrSc)**

Run (S) (G) (K) (Sm) (T)

Coati move forward rapidly at a fast gallop. The individual pushes off its hind legs while the front legs are in the air. The center of gravity moves forward. The front legs touch the ground at an offset position, while the hind legs are in the air. The hind legs land between the front legs, for a short time all legs are on the ground. The individual then leaps up again with the hind legs offset and the process starts all over again. The tail is held high and runs partly parallel to the ground. **(G)**

Scent rub at other individual (S) (BrSc) (T)

A coati sits down or stands close to another coati and puts its tail on the body of the other coati. Then it rubs its tail with its front paws with rapid movements all along its tail from top to bottom. It is also possible that first the front paws rub along the body and finally the tail of the other coati. The behaviour always involves two coatis. **(BrSc)**

Scent rub group (S) (BrSc) (T)

A coati sits down or stands close to another coati and puts its tail on the body of the other coati. Then it rubs its tail with its front paws with rapid movements along its tail from top to bottom. It is also possible that first the front paws rub along the body and finally the tail of the other coati. The behaviour always involves more than two coatis. **(BrSc)**

Scent rub object/food (S) (BrSc) (T)

A coati rubs a substance all over its tail by making fast buffing movements with its forepaws. **(BrSc) (K) (Sm)**

Scent rub on/at tapir (S) (BrSc)

While the coati sits on or is in physical contact with a tapir, it rubs a substance all over its own tail. The coati makes quick movements with its front paws. **(BrSc)**

Scratch (S) (G) (K) (Sm) (T)

Uses its claws to rake the skin and fur with fast up and down movements like rubbing. Coatis may scratch with one forepaw, both front paws in rapid alternating movements or one of the hind paws. Coatis use their front paws to scratch the face, the hind legs and the tail. The hind legs can only reach the anterior body, i.e. the face, the throat, the neck, the chest and the flanks. The scratching movements proceed distally. **(G) (K)**

Scratch Tapir (S) (BrSc)

Uses the claws of the forepaws to rake the skin of the tapir with fast down movements like rubbing. The coati uses one fore paw or both front paws in rapid alternating movements. **(BrSc)**

Shake (E) (G) (T)

The body vibrates strongly horizontally along the longitudinal axis. **(G) (T)**

Side rest (S) (G)

The coati lies down horizontally on one side, the body elongates, and the legs lie to one side. The front paws also occasionally lie under the upper body. The tail is relaxed and lies stretched out. **(G)**

Sit (S) (G) (Sm) (T)

The coati's "forelegs are straight or slanting in front of" it; "its rump, tail and hind legs from hock to paw are on the ground. Its back slopes down to the ground (Goodmann et al., 2002: 29)." **(G)**

Sit contact (S) (FP)

Two or more coatis sit next to each other so that their bodies touch one or more parts of the other's body. **(FP)**

Sit in crouched posture (S) (BrSc)

The coati's front legs extend forward while its back and the hind legs from the ankle to the paw lie on the ground. The back is curved. The coati stoops. **(BrSc)**

Sit on tapir (S) (BrSc)

The coati's "forelegs are straight or slanting in front of" it; "its rump, tail and hind legs from hock to paw are on the" body of a tapir. "It's back slopes down to the" tapir's body (Goodmann, 2002: 29). **(BrSc) (G)**

Slap (E) (BrSc) (T)

An open-hand blow hitting another individual in the face or on the nose with one forepaw. Can be combined with **ears back**. **(T)**

Slide down off the tapir's back (E) (BrSc)

To slip down from the back of a tapir with all fours. **(BrSc)**

Slow Gallop (S) (BrSc) (T)

A gait with a three-beat rhythm. Initially both hind leg and one of the front legs simultaneously pushes off the ground, and then the other front leg lands to briefly carry the entire weight of the animal. There is a small pause before the sequence is repeated. Whether the right or the left front leg carries the whole weight varies from individual to individual. **(BrSc)**

Sneeze (E) (G) (T)

An abrupt spontaneous exhalation of air through the nose. A quick inhalation often precedes a sneeze and facial grimaces while sneezing follow. **(G)**

Sniff at individual's body (S) (BrSc) (G)

The coati's nose twitches in a circular pattern, sniffing at one or more parts of another coati's body. This behavior is often accompanied by several inhalations and exhalations. **(BrSc) (G)**

Sniff at individual's flank (S) (BrSc) (G)

An individual sniffs at one of the conspecific's flanks. The nose twitches in a circular movement. Is accompanied by several inhalations. **(BrSc) (G)**

Sniff at individual's head (S) (BrSc) (G)

The coati's nose twitches in a circular pattern, sniffing at the head of the other individual. It inhales several times. **(BrSc) (G)**

Sniff at individual's inguinal region (S) (G)

A coati sniffs at the lower part of the ventral abdomen of another individual. Sometimes it sniffs the belly as well. **(G)**

Sniff at individual's perineal region (S) (K) (Sm) (T)

A coati sniffs the region between the anus and the genital organ of a conspecific. **(Sm)**

Sniff at individuals' tail (S) (BrSc) (G)

The coati's nose twitches in a circular pattern, sniffing at the conspecific's tail. Sniffs are accompanied by several inhalations and exhalations. The coati generally sniffs up and down along the tail. **(BrSc) (G)**

Sniff at oneself (S) (BrSc) (G)

Moves the nose closely along its own skin/fur while slowly and deeply inhaling through the nose. The nose moves circularly. **(BrSc) (G)**

Sniff ground (S) (G) (T)

Moves the nose closely across the ground (=surface on which the individual stands) while the coati slowly and deeply inhales through the nose. The nose moves circularly. There is little distance between the nose and the ground. The nose may also press against the ground while sniffing. **(G)**

Sniff object (S) (G)

Moves the nose closely across an object or food item while the coati slowly and deeply inhales through the nose. The nose moves circularly. There is little distance between the nose and the object. **(G)**

Spar (S) (K) (Sm)

While standing on the hind legs, the front legs are on each side of the head and slightly tilted forward. The mouth is open. This position is displayed opposite another coati, which may mirror the position. **(Sm)**

Sphinx rest (S) (G)

The coati lies on the ground with the abdomen and all legs are in contact with the ground in relaxed posture. The upper body is erect, and the head is held high. The front legs are extended in front and the hind legs lie on one side or under the body. The eyes can be open or closed. **(G)**

Spit out (E) (BrSc)

Coati ejects something from its mouth. The tongue rolls out several times. For example, coatis will spit out the peels of the fruit they eat. **(BrSc)**

Squirm out (S) (BrSc)

The coati attempts to free itself by twisting and turning in snake-like movements. For example, a coati may grab body parts of another coati with its front legs or mouth that are then pulled in the direction of the turning movements. **(BrSc)**

Stalk (S) (G)

A coati approaches another individual at about a coati's body length away. It then follows the individual around either directly next to or trailing behind it. The distance between the animals varies as does the approach and follow movement. The tail is not held upwards. **(BrSc)**

Stand (S) (BrSc) (Sm)

The coati has all four paws on the ground. The body is not in motion and the coati displays a relaxed or tense posture. Two or more coatis stand next to each so that their bodies touch one or more parts of the other's body. **(BrSc)**

Stand contact (S) (BrSc)

The coati has all four paws on the ground. The body is not in motion and a relaxed or tense posture is observed. **(BrSc)**

Stand bipedal (S) (BrSc)

The coati stands on its hindlegs, the forearms are bent and hang downwards close to the body. The body naturally leans slightly forward, unless the coati leans against an object. The mouth is open. The coati can push off and jump slightly from this position. **(BrSc)**

Stand on tapir (S) (BrSc)

The coati has all four paws on the tapir's body. The body is not in motion and the coati maintains either a relaxed or tense posture. **(BrSc)**

Stand over (S) (G)

The coati stands over a conspecific and the body extends over the longitudinal axis of the other. "Logitudinal orientation may be head to head or head to tail (Goodmann et al., 2002: 32)." **(G)**

Stand under tapir (S) (BrSc)

While a tapir stands over the coati, the coati has all four paws on the ground. The body is not in motion and either a relaxed or tense posture is displayed. **(BrSc)**

Stretch Aft (S) (BrSc) (G) (Sm)

The coati distends its hind legs. Sometimes a bow stretch and bending the hind legs can be observed during an aft stretch. **(G) (Sm)**

Strike at head (E) (BrSc)

The coati bats at the conspecific's head with both forepaws. **(G)**

Tail parallel and hooked (S) (T)

The tail runs "parallel to the ground (...) [with] a small hooked end (Trudgian, 1995: 25)." **(T)**

Tail straight and erected (S) (T)

The tail is held straight and upright. There is no arch in the tail. **(BrSc)**

Tail straight, erected and curved (S) (BrSc)

The tail is held straight and upright at the base. The middle length of the tail curves forward, so that the tip of the tail points towards the head. **(BrSc)**

Tail straight parallel to the ground (S) (T)

The tail runs horizontally over the ground. **(BrSc)**

Tail up and hooked (S) (T)

The tail is straight with a small hooked end. The hook is backwards with the tip of the tail facing away from the head. **(BrSc) (T)**

Turn away (E) (BrSc)

Parts of the body facing towards another coati turn away from it. The distance between the animals is not increased. The coati does not move away from the other. **(BrSc)**

Turn the head away (E) (BrSc)

A coati rotates its head to face a different direction. The rotation can be along the x, y and z axes. This can be shown while lying, **sitting** or **standing**. Another coati may be in the potential contact zone but does not have to be. **(BrSc)**

Turn over (S) (BrSc)

The hind legs stay in place while the front legs move in such a way that the direction of movement changes. **(BrSc)**

Upright posture (E) (BrSc)

The coati stands on the hind legs, the fore legs "dangling down or slightly out to the sides (Kaufmann, 1962: 113)." No other coati is involved. **(BrSc) (K)**

Urinate (S) (G) (K) (Sm) (T)

The coati sits in a crouching position and excreting urine, the tail is a bit raised. **(G)**

Walk (S) (G) (K) (Sm) (T)

The individual moves slowly by placing the four legs one after the other: first a front leg, then the diagonally opposite hind leg, then the other front leg and finally the other hind leg. **(G) (K)**

Wander (S) (G)

Rambling around, often sniffing at objects, with no obvious goal. **(G)**

Wrestle (S) (G) (K) (Sm) (T)

A coati grasps various parts of the body of a conspecific. They roll around in a small area, in dorsal position with the bodies in belly-to-belly contact. Wrestling involves a lot of rapidly changing physical contact. The conspecific may be shoved, gripped or grabbed. Both attempt to clutch or knock the other one down. **(G) (Sm)**

Yawn (E) (G) (K) (Sm) (T)

An individual opens its mouth wide while deeply inhaling. The eyes may be narrowed to slits or closed. "The tongue often protrudes and curls upward (Goodmann, 2002: 39)." **(G)**

13.3 R Skript

```

library(BiocManager)

library(ade4)

library(openxlsx)

m1 <- read.xlsx(xlsxFile = "Manteltest R Dateien zum Arbeiten/xx Matrizen M1 und M2
main versoehnt Vgl für Manteltest zur Probe.xlsx",sheet = 1,rowNames = T)

m2 <- read.xlsx(xlsxFile = "Manteltest R Dateien zum Arbeiten/xx Matrizen M1 und M2
main versoehnt Vgl für Manteltest zur Probe.xlsx",sheet = 2,rowNames = T)

perm.rowscols <- function(m1, n)
{
  s <- sample(1:n)

  m1[s, s]
}

## calculate the Mantel z-statistic for two square matrices m1 and m2

## old code:
## mant.zstat <- function(m1, m2) sum(lower.triang(m1 * m2))

## modified by EP following suggestion by Andrzej Galecki (2018-02-07)
mant.zstat <- function(m1, m2) {
  #diag(m1) <- diag(m2) <- 0 # in case the diagonals are not 0

  sum(m1 * m2)/2
}

mantel.test <- function(m1, m2, nperm = 999, graph = FALSE,
                        alternative = "two.sided", ...)
{
  alternative <- match.arg(alternative, c("two.sided", "less", "greater"))

  n <- nrow(m1)

  realz <- mant.zstat(m1, m2)

  nullstats <- replicate(nperm, mant.zstat(m1, perm.rowscols(m2, n)))

```

```
pval <- switch(alternative,
  "two.sided" = 2 * min(sum(nullstats >= realz), sum(nullstats <= realz)),
  "less" = sum(nullstats <= realz),
  "greater" = sum(nullstats >= realz))
pval <- (pval + 1) / (nperm + 1) # 'realz' is included in 'nullstats'
if (alternative == "two.sided" && pval > 1) pval <- 1
if (graph) {
  plot(density(nullstats), type = "l", ...)
  abline(v = realz)
}
list(z.stat = realz, p = pval, alternative = alternative)
}
mantel.test(m1,m2,graph = T,nperm=100
```