



Gibt es Anzeichen für
freundschaftsähnliche
Beziehungen bei Dohlen?

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades (Dr. rer. nat.)
an der
Fakultät für Biologie
der Universität Bielefeld
vorgelegt von

Anke Adrian
Bielefeld, Juni 2006

„Without emotion and what we call instinct to act as verae causae in the evolution of their organisms, the world of animal forms would be a system of pale shadows, moved by toy-like mechanism, compared with the exceedingly interesting and dreadfully earnest thing which it now is.“

(Ladd 1896)

INHALTSVERZEICHNIS

I	EINLEITUNG	6
I.a	Vorteile von Gruppenleben.....	6
I.b	Elemente von „Freundschaft“ zwischen Tieren.....	8
I.b.1	Dyadische Struktur.....	8
I.b.2	Positive Beziehung	9
I.b.3	Ausschluss von Sexualität	10
I.b.4	Individualisierte Beziehung	10
I.b.5	Freiwilligkeit.....	11
I.b.6	Reziprozität	12
I.b.7	Stabilität	12
I.c	Elemente von „Freundschaften“ zwischen Tieren.....	13
I.d	Eine psychologische Sicht von Freundschaft.....	13
I.e	Abgrenzung der verschiedenen Beziehungssysteme	15
I.e.1	Koalition und Allianz.....	15
I.e.2	„Market Effect“	16
I.e.3	Paarbindung und Elter-Kind Beziehungen.....	16
I.f	Fragestellung der Arbeit	17
II	MATERIAL UND METHODE (ALLGEMEIN)	20
II.a	Benutzte Software	20
II.b	Versuchstiere.....	20
II.b.1	Herkunft der Versuchstiere	20
II.b.2	Aufzucht der Versuchstiere.....	20
II.b.3	Haltung der Versuchstiere	21
II.b.3.1	Volieren	21
II.b.3.2	Futter.....	23
II.c	Beobachtung der Dohlen.....	24
II.d	Einführende Beobachtung	26
II.d.1	Einleitung	26
II.d.2	Material und Methode	26
II.d.2.1	Ethogramm der beobachteten Verhaltensweisen	26
II.d.3	Ergebnisse	28
II.d.3.1	Zeitliche Verteilung der einzelnen Verhaltensweisen	28
II.d.3.2	Häufigkeit der Verhaltensweisen.....	30
III	BEOBSACHTENDE UNTERSUCHUNGEN	32
III.a	Einleitung	32
III.b	Material und Methode (Beobachtende Untersuchungen)	32
III.b.1	Dyadische Struktur	32
III.b.2	Austausch sozional negativer Verhaltensweisen	33
III.b.3	Alterseffekte	34
III.b.4	Individualität.....	34
III.b.5	Freiwilligkeit	35
III.b.6	Stabilität	35
III.c	Ergebnisse (Beobachtende Untersuchungen)	36
III.c.1	Dyadische Struktur	36
III.c.1.1	Schlussfolgerungen.....	40
III.c.2	Sozional negative Verhaltensweisen in den Dyaden	40
III.c.2.1	Schlussfolgerungen.....	42
III.c.3	Alterseffekte bei der Wahl von Sozialpartnern	43
III.c.4	Individualisierte Beziehungen.....	44
III.c.5	Freiwilligkeit der Beziehungen.....	45

Inhaltsverzeichnis

III.c.6	Ergebnisse	45
III.d	Diskussion	49
III.d.1	Soziopositive und sozinegative Verhaltensweisen	49
III.d.2	Alterseffekte	50
III.d.3	Individualität	50
III.d.4	Freiwilligkeit	51
III.d.5	Stabilität	52
IV	MUTUALISTISCHE KOOPERATION	53
IV.a.1	Einleitung	53
IV.a.2	Material und Methode	54
IV.a.2.1	Kooperation	54
IV.a.2.2	Kontrollversuch	55
IV.a.3	Ergebnisse	56
IV.a.3.1	Kooperation	56
IV.a.3.2	Kontrollversuch	57
IV.a.4	Diskussion (Kooperation und Kontrollversuch)	57
V	REZIPROKE KOOPERATION	59
V.a	Einleitung	59
V.b	Material und Methode	59
V.c	Ergebnisse	60
V.d	Diskussion	62
VI	SOZIALE UNTERSTÜTZUNG	63
VI.a	Einleitung	63
VI.b	Material und Methode	63
VI.b.1	Versuchsansatz	63
VI.b.2	Versuchsdurchführung	64
VI.b.3	Radioimmunoessay	65
VI.b.3.1	Analyseprotokoll	65
VI.b.3.2	Auswertungsschritte	68
VI.c	Ergebnisse	68
VI.c.1.1	Habituation/Sensitivierung der Tiere an die Versuchsbedingung	69
VI.c.1.2	Das Geschlecht als Faktor	70
VI.c.1.3	Stress in den verschiedenen Versuchsbedingungen	72
VI.c.1.4	Weitere mögliche Einflussfaktoren	72
VI.d	Diskussion	73
VII	ABSCHLIEßENDE DISKUSSION	75
VIII	ZUSAMMENFASSUNG	81
IX	ANHANG	83
IX.a	Daten zur Bestimmung der Dyaden in den jeweiligen Volieren	83
IX.a.1	Berechnung der Dyadendaten	87
IX.b	Liste der Sozialpaare	88
IX.c	Daten zu den sozinegativen Interaktionen in den Dyaden	88
IX.d	Dominanzdaten	89
IX.e	Daten zur mutualistischen Kooperation	92
IX.f	Daten zur Sozialen Unterstützung	93
IX.g	Daten zur Stabilität	96

Inhaltsverzeichnis

X	DANKSAGUNG	100
XI	LITERATURVERZEICHNIS.....	102

I Einleitung

"It has often been assumed that animals were in the first place rendered social, and that they feel as a consequence uncomfortable when separated from each other, and comfortable whilst together; but it is a more probable view that these sensations were first developed, in order that those animals which would profit by living in society, should be induced to live together, in the same manner as the sense of hunger and the pleasure of eating were, no doubt, first acquired in order to induce animals to eat. [...] With those animals which were benefited by living in close association, the individuals which took the greatest pleasure in society would best escape various dangers, whilst those that cared least for their comrades, and lived solitary, would perish in greater numbers." (Darwin 1872)

I.a Vorteile von Gruppenleben

Nach Darwin ist die Evolution des Lebens in individualisierten Gruppen von einem proximalen Mechanismus begleitet, durch den die Anwesenheit von Artgenossen für das einzelne Individuum zu einem positiven Stimulus wird (Darwin 1871). Durch das Leben in der Gruppe ergeben sich für das einzelne Tier eine Reihe von Nachteilen (Barnard 2004), auf die in diesem Zusammenhang lediglich kurz verwiesen werden soll, und Vorteilen (Krause und Ruxton 2002). Einige dieser Vorteile haben in anonymen Gruppen, andere nur in individualisierten Gruppen einen Effekt, manche diese Effekte sind in anonymen und individualisierten Gruppen zu finden.

Es gibt viele Beispiele für die Vorteile des Lebens in anonymen Verbänden. Ein Vorteil ist die erhöhte Wachsamkeit, wie sich bei Tauben (*Columba palumbus*) zeigt (Kenward und Simpson 1978). Auch die die Wirksamkeit des Verdünnungseffektes ist ein Vorteil, beispielsweise bei Dickschnabellummen (*Uria lomvia*) (Daan und Tinbergen 1979). Weitere Nutzen sind die gemeinsame Verteidigung wie bei Lachmöwen (*Larus ridibundus*) (Kruuk 1964) und energetische Vorteile, wie thermoregulatorischer Nutzen („Huddling“) z.B. bei Rebhühnern (Putaala et al. 1995) oder Einsparungen von Energie wie z.B. durch „slipstreaming“ bei Fischen (Weihs 1973), wobei letzteres zur Diskussion steht (Partridge und Pitcher 1979). Um die Vorteile in einer anonymen Gruppe zu

Einleitung

nutzen, ist der Zusammenschluss mehrerer Tiere Vorbedingung. Die Identität des einzelnen Individuums ist hingegen unwichtig.

In einer individualisierten Gruppe erkennen sich die Tiere gegenseitig und interagieren wiederholt miteinander. In diesem Fall ist die Identität des einzelnen Individuums von Bedeutung. In individualisierten Gruppen gibt es zusätzliche Vorteile wie altruistisches oder reziprokes Helfen (Humphrey 1997; Wilkinson 1984) und soziale Unterstützung (Sachser et al. 1998). Zur Nutzung dieser Vorteile bei kooperativen oder kompetitiven Interaktionen benötigen die Tiere bestimmte kognitive Fähigkeiten (Sperber und Hirschfeld 1999). Eine der Leistungen der Tiere besteht darin, die anderen Tiere in der Gruppe individuell erkennen zu können und dieses Erkennen in die Interaktion mit den anderen Tieren einfließen zu lassen. Weiterhin müssen sich die Tiere vergangene Interaktionen mit einzelnen Individuen merken können, so dass diese vorhergehenden Interaktionen aktuelle Kontakte beeinflussen können. Eine dritte für das Gruppenleben benötigte Fähigkeit ist, die Interaktionen zwischen anderen Gruppenmitgliedern verfolgen und interpretieren zu können (Byrne und Whiten 1988; Humphrey 1976; Mason 1981). Tiere, die durch Erbringen der erläuterten Leistungen die Fähigkeit besitzen, sich gut in eine individualisierte Gruppe zu integrieren, erfahren dadurch einen Fitnessvorteil. Dies führt zu einer Selektion der entsprechenden Fähigkeiten (Mason 1981).

Verschiedene Tierarten sind an das Leben in individualisierten Gruppen angepasst, darunter Delfine, Orcas, Wölfe, Wildhunde, Pferde, Hyänen, Löwen, Elefanten und viele Vogelarten, wie z.B. Papageien und Rabenvögel (Emery 2005). Die Forschung über die Fähigkeiten zum Leben in individualisierten Gruppen bei Tieren erfolgte bisher hauptsächlich an Primaten, in letzter Zeit auch vereinzelt an Rabenvögeln (Bond et al. 2003; Paz-y-Mino et al. 2004).

Wenn die kognitiven, zum sozialen Leben benötigten Fähigkeiten generell bei Tieren, die in individualisierten Gruppen leben, zu finden sind, ist eine vergleichende Untersuchung dieser Tiere und ihrer Sozialsysteme möglich. Ein Vergleich des Aufbaus unterschiedlicher Sozialsysteme könnte Gemeinsamkeiten erkennen lassen, die sich auch auf die menschlichen Beziehungen übertragen lassen könnten. Einzelne Elemente könnten in tierischen Beziehungen aufgrund der anzunehmenden unkomplizierteren Ausprägung leichter verständlich,

isolierbar und interpretierbar sein. Durch diese Analyse könnte die Evolution der komplexen menschlichen Beziehungen besser verstanden werden.

I.b Elemente von „Freundschaft“ zwischen Tieren

Die Nutzung des Begriffs „Freundschaft“ ist bislang unüblich in der biologischen Literatur (Silk 2002). Freundschaft wird von vielen Autoren noch als ein ausschließlich menschliches Konzept angesehen (Serpell 1989), daher ist noch keine einheitliche Definition für Freundschaften zwischen Tieren gefunden worden. Lediglich eine vorläufige Auflistung von notwendigen Elementen zur Bestimmung von Freundschaft liegt vor (Silk 2002).

Um erforschen zu können, ob Tiere freundschaftsähnliche Beziehungen haben, sollte das Konzept der Freundschaft genau untersucht und dessen Elemente operationalisiert werden. Nur auf diese Weise kann ein Zugang zur Untersuchung dieser Beziehung bei Tieren geschaffen werden. Die einzelnen Elemente von Freundschaft sollten durch Beobachtungen und/oder Experimente prüfbar sein, um ihr Vorkommen bei den jeweiligen Tierarten zu untersuchen.

Im Folgenden werden Elemente einer freundschaftsähnlichen Beziehung bei Tieren herausgearbeitet, wie sie bisher in der Literatur zu Freundschaft bei Tieren verwendet werden. Die einzelnen Elemente sind (Adrian und Trillmich subm.): Eine dyadische Struktur, ein positiver Charakter der Beziehung, der Ausschluss von Sexualität, die Individualisierung der Beziehung, Freiwilligkeit, Reziprozität, und Stabilität. Sie werden im Einzelnen genauer erklärt.

I.b.1 Dyadische Struktur

Die kleinste soziale Einheit einer Gruppe bildet die Dyade (Hinde 1979). Netzwerke von Beziehungen zwischen Tieren, also Gruppen, setzen sich aus Verknüpfungen mehrerer dieser kleinsten Einheiten zusammen. Die Freundschaftsliteratur bezieht sich im Wesentlichen auf die Untersuchung von dyadischen, soziopositiven Beziehungen zwischen den involvierten Individuen. Ein Beispiel hierfür sind die Beobachtungen an Steppenpavianen (*Papio cynocephalus anubis*) (Smuts 1985), bei denen Bindungen zwischen Weibchen und Männchen als Freundschaften bezeichnet werden. Definitionen in weiteren Arbeiten beinhalten ebenso eine Forderung nach einer dyadischen Struktur: Bei Diademmeerkatzen (*Cercopithecus mitis*) werden Freunde als Dyaden von Individuen gekennzeichnet, bei denen bestimmte soziopositive Verhaltensweisen

wie z.B. nah zusammensitzen oder gegenseitige Fellpflege außergewöhnlich oft vorkommen (Cords 2002). Auch bei Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) wurden dyadische Strukturen als kleinste Einheit von „Freundschaften“ angesehen (Manson 1994). Diese Ergebnisse zeigen, dass im ersten Schritt zur Untersuchung von Sozialbeziehungen bei Dohlen die Analyse der Beobachtungsdaten in Hinblick auf das Vorhandensein dyadischer Strukturen nötig ist.

Um die Struktur der Beziehungen zwischen den Tieren zu ermitteln, muss der Austausch aller Verhaltensweisen zwischen den Gruppenmitgliedern aufgenommen werden. Die Präferenzen zwischen einzelnen Individuen im Hinblick auf den Austausch von soziopositiven und neutralen Verhaltensweisen wurden bestimmt. Treten in dieser Analyse gegenseitige Bevorzugungen zwischen zwei Individuen auf, die affiliative Verhaltensweisen austauschen, ist diese Beziehung als dyadisch anzusehen (Trillmich 1976). Da dies aber für verschiedene Arten von Beziehungen, wie zum Beispiel Reproduktionsbeziehungen oder Elter-Kind-Bindungen gilt, sind weitere Elemente zur Charakterisierung von freundschaftsähnlichen Beziehungen nötig.

I.b.2 Positive Beziehung

All jene Autoren, die Freundschaft untersuchen und in erster Linie mit Primaten arbeiten, sind sich darüber einig, dass diese Beziehung einen positiven Charakter hat (Chapais 1995; Cords 2002; Hemelrijk et al. 1999; Manson 1994). Auch in Arbeiten über Nicht-Primaten, die sich mit dem sozialen Miteinander von z.B. Hochlandrindern (*Bos primigenius taurus*) und Hochlandponies (*Equus przewalski f. caballus*) (Clutton-Brock et al. 1976) beschäftigen, werden soziopositive Verhaltensweisen als wichtiger Indikator für enge Beziehungen interpretiert.

Ein weiterer Hinweis für die positive Wahrnehmung von freundschaftsähnlichen Beziehungen wäre eine stressreduzierende Wirkung der Anwesenheit des Beziehungspartners, wie sie z.B. bei Reproduktionspartnern bei Meerschweinchen (*Cavia porcellus*) schon gefunden wurde (Sachser et al. 1998). Eine solche soziale Unterstützung ist ein Zeichen für eine enge, positive Bindung zum Partner. Bei Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) zeigt sich diese Bindung auch in Versöhnungsversuchen nach einer Auseinandersetzung. Durch die Versöhnung

wird die Wichtigkeit der Beziehung in dieser Situation deutlich (Aureli und Schaffner 2002).

I.b.3 Ausschluss von Sexualität

Es ist schwierig, eine freundschaftsähnliche Beziehung bei Tieren unterschiedlichen Geschlechtes zu untersuchen. Oft spielt bei Paarpartnern die Reproduktion eine Rolle. So ist bei Pavianen ein männlicher Freund für ein Weibchen in mehreren Weisen von Vorteil: Erstens verteidigt er sie gegen potentiell infantizidale Männchen und zweitens gegen die Belästigung durch dominante Weibchen. Außerdem führt die Bindung des Männchens an die Nachkommen des Weibchens zu späterer Betreuung derselben durch das Männchen (Palombit et al. 1997). Durch den Nutzen aus dieser Beziehung erzielt das Weibchen direkte Fitnessgewinne, so dass eher eine Situation entsteht, in der das Weibchen eine affiliative Beziehung gegen Schutz tauscht. Diese Art von Beziehung ist nicht prinzipiell als freundschaftsähnliche Beziehung zu verstehen, da die Tiere sich gegenseitig als Ressourcenquelle nutzen und damit das Individuum an sich austauschbar ist (weitere Erläuterung siehe I.b.4). Ein Beispiel für soziale Unterstützung ohne eine erhöhte Wahrscheinlichkeit einer Vaterschaft und ohne einen direkten Fitnessgewinn für die Weibchen ist bei Schimpansengruppen (*Pan troglodytes*) dokumentiert worden. (Hemelrijk et al. 1999).

Freundschaften ausschließlich innerhalb eines Geschlechtes zu betrachten (Cords 2002) ist eine Lösung der Problematik des Einflusses der Reproduktion. Als ein Element für eine freundschaftsähnliche Beziehung wird daher der Ausschluss von Sexualität angenommen.

I.b.4 Individualisierte Beziehung

Aus den oben genannten Schwierigkeiten (I.b.3) folgt ein weiteres Charakteristikum einer freundschaftsähnlichen Beziehung: Die Individualisierung der Beziehung. Die Interaktion zwischen den oben erwähnten Pavianen (Palombit et al. 1997; Smuts 1985) scheint rollenbestimmt zu sein. Die Männchen übernehmen eine Beschützerfunktion gegenüber den Weibchen. Die Weibchen tauschen affiliatives Verhalten und eine eventuelle spätere Reproduktionsmöglichkeit gegen diesen Schutz ein. In dieser Beziehung sind nicht die Individuen von Interesse, sondern nur die Rollen, die sie ausfüllen.

Es gibt viele solcher Rollenbeziehungen im Tierreich. Subdominante Erdmännchen zum Beispiel übernehmen verschiedene Funktionen wie die des Babysitters oder des Wächters in der Gruppe. Dieses Verhalten bringt den Tieren indirekte Fitness, wenn die Jungtiere der Gruppe ihre Verwandten sind. Eine weitere Möglichkeit ist ein direkter Fitnessgewinn durch einen Statuswechsel zum dominanten Tier, der mit der Chance zu eigener Reproduktion verbunden ist (Clutton-Brock et al. 2001; Clutton-Brock et al. 1999). Durch die Möglichkeit, dieses Verhalten als am Fitnessgewinn orientiert zu interpretieren, scheidet diese Rollenbeziehung als freundschaftsähnliche Beziehung aus.

Ein weiterer Einwand gegen die Interpretation von rollenbasierten Beziehungen als freundschaftsähnlichen Beziehungen ergibt sich aus dem Beispiel von Rhesusaffen (*Macaca mulatta*), bei denen subdominante Weibchen bei Annäherung an ein dominantes Tier eine erhöhte Herzfrequenz aufwiesen (Aureli et al. 1999). Dieser Umstand lässt auf erhöhte Erregung und Wachsamkeit schließen. Affiliative Verhaltensweisen gegenüber dem dominanten Tier könnten hier als Beschwichtigung zu verstehen sein, die den Umgang mit diesem weniger beunruhigend gestaltet.

Eine affiliative Beziehung zwischen zwei Inhabern von bestimmten Rollen kann nicht als freundschaftsähnliche Beziehung angesehen werden, da diese zwischen zwei Individuen auftreten muss, die innerhalb der freundschaftsähnlichen Beziehung als gleichwertig gelten (Silk 2002; Sprecher 1992). Im Weiterbestehen der Beziehung in verschiedenen sozialen Kontexten, die über die einzelnen Rollenfunktionen hinausgehen zeigt sich eine Individualisiertheit der Beziehung.

I.b.5 Freiwilligkeit

Eine Besonderheit einer freundschaftsähnlichen Beziehung ist die freiwillige Basis, auf der diese Beziehung eingegangen und erhalten wird. In einer Gruppe von Rhesusaffen (*Macaca mulatta*) zeigt sich die Freiwilligkeit der Beziehungen daran, dass 43 von 50 Individuen freundschaftsähnliche Beziehungen bildeten, teilweise mit mehreren Artgenossen, während 7 Individuen keine freundschaftsähnlichen Beziehungen aufbauten (Manson 1994). Das Eingehen enger Beziehungen scheint in dieser Gruppe üblich, aber nicht unerlässlich zu

Einleitung

sein. Dies ist ein Hinweis auf die Freiwilligkeit der Bildung einer freundschaftsähnlichen Beziehung.

Ein weiteres Indiz für diese Freiwilligkeit ist die Beobachtung von unterschiedlichen Qualitäten der Beziehungen zwischen den Tieren einer Gruppe (Cords 2002), was eine unterschiedliche Wahrscheinlichkeit für die Entwicklung einer engen Bindung zwischen den verschiedenen Individuen impliziert.

I.b.6 Reziprozität

Die Wechselseitigkeit der Beziehung und des Austausches von soziopositivem Verhalten ist ein elementares Charakteristikum von freundschaftsähnlichen Beziehungen (Cords 2002; Manson 1994). Bei manchen Tierarten scheint außerdem eine gute zeitliche Koordinierung der Reziprozität (z. B. von gegenseitiger Fellpflege) wichtig zu sein (Manson et al. 2004). Gegenseitiges Füttern und tolerierter Diebstahl von Futter ist ein Anzeichen für eine Bindung, besonders, wenn es zwischen nichtverwandten Tieren vorkommt, wie z.B. bei Dohlen (*Corvus monedula*) (de Kort et al. 2003), Saatkrähen (*Corvus frugilegus*) (Emery 2004) oder Vampirfledermäusen (*Desmodus rotundus*) (Wilkinson 1984).

Direkte Reziprozität spielt eine wichtige Rolle in freundschaftsähnlichen Beziehungen, wobei die genauen Mechanismen hinter dieser Strategie bisher weitgehend unerforscht sind (Silk 2003). Eine gegenseitige Bevorzugung zweier Individuen in einer reziproken Beziehung wird z.B. durch die Analyse reziproker Hilfeleistung – im Zusammenhang mit Futter, Pflege oder Unterstützung bei aggressiven Auseinandersetzungen – erkennbar.

I.b.7 Stabilität

Beziehungen nehmen einen bestimmten zeitlichen Raum ein, wobei frühere Interaktionen und erwartete zukünftige Interaktionen die aktuellen beeinflussen (Hinde 1979). Die Dauer der Beziehung kann an der erwarteten Lebensspanne eines Individuums festgemacht werden. Durch diese Skalierung werden die Unterschiede in der dem Individuum zur Verfügung stehenden Zeit relativiert. Die weiteren Schritte sind problematisch: Wie lange sollte eine Beziehung Bestand haben, um als stabil bewertet werden zu können? Sind 5% oder 10% der Lebensspanne ein zweckmäßiger Bezugsrahmen? Obwohl die Fragestellung der

zeitlichen Dauer als wichtiger Punkt angesehen wird (Silk 2002), beschäftigt sich keine der angeführten Arbeiten näher mit diesem Thema.

I.c Elemente von „Freundschaften“ zwischen Tieren

Eine Darstellung zum bisherigen Gebrauch des Begriffes „Freundschaft“ in der Biologie lässt einige wichtige Elemente dieses Konzeptes erkennen, in denen sich die meisten Autoren einig sind. Diese Elemente sind: Dyadische Struktur, Ausschluss von Sexualität, Freiwilligkeit, die Individualisierung sowie positive Natur der Beziehung, Reziprozität und Stabilität. Die Frage ist jedoch, ob diese für Tiere verwendeten Charakteristika sich in einer in der Psychologie schon existierenden Definition wiederfinden. Daher wird im Folgenden eine Freundschaftsdefinition aus der Psychologie herangezogen, um die in der Primatologie benutzten Elemente mit bei Menschen verwendeten Elementen zu vergleichen.

I.d Eine psychologische Sicht von Freundschaft

Eine psychologische Freundschaftsdefinition (Auhagen 1996) mit klar abgegrenzten Elementen erlaubt einen Abgleich mit den hier erarbeiteten Elementen der freundschaftsähnlichen Beziehung. Deshalb wird die Definition von Auhagen an dieser Stelle zum Vergleich benutzt. Andere Autoren benennen keine konkreten Elemente im Einzelnen und sind deshalb für den Vergleich wenig geeignet (Silk 2002). Die Universalität der Definition wird von Auhagen nicht unterstellt (Auhagen 1996), doch das Freundschaftskonzept der westlichen Kultur scheint als Startpunkt durchaus angemessen zu sein. Ihr Konzept umfasst die folgenden Elemente, die denen der freundschaftsähnlichen Beziehung ähneln: Sowohl die menschliche Freundschaft als auch die freundschaftsähnliche Beziehung zwischen Tieren beginnen mit einer dyadischen Struktur, die als kleinste Einheit einer Beziehung angesehen wird. Offene Sexualität wird hier im Gegensatz zu anderen Psychologen in einer Freundschaftsbeziehung ausgeschlossen (Auhagen 1996), so wie es der Fall für freundschaftsähnliche Beziehungen ist. Freundschaft wird als eine persönliche Beziehung zwischen zwei Individuen angesehen, die unabhängig von den sozialen Rollen der jeweiligen Individuen besteht. Auch freundschaftsähnliche Beziehungen enthalten die Individualisierung als wichtiges Element. Die Freiwilligkeit des Eingehens und des Aufrechterhaltens beider Beziehungsformen wird als essentiell angesehen, sowie

Einleitung

auch deren positiver Charakter für die involvierten Individuen. Die Gegenseitigkeit der Freundschaft wird betont (Auhagen 1996), ähnlich wird eine reziproke Beziehung innerhalb einer freundschaftsähnlichen Beziehung gefordert. Auch die Stabilität (oder auch zeitliche Ausdehnung) ist Element beider Definitionen. Der Wert, den Freunde im Bezug auf emotionale, soziale und geistige Bereiche darstellen, findet in der sozialen Unterstützung von Bindungspartnern der freundschaftsähnlichen Beziehung einen Gegenpart. Wenn es auch schwierig erscheint, geistige Werte für Tiere zu unterstellen, findet man einen Hinweis in der möglichen Stressreduktion (Sachser et al. 1998), die durch soziale Unterstützung erfolgt. Die Forderung nach einer informellen Beziehung in zwischenmenschlicher Freundschaft findet keine Entsprechung in der freundschaftsähnlichen Beziehung, da Formalia wie Verträge und staatliche Legalisierungen hier keine Anwendung finden.

Diese Elemente kommen teilweise in anderen kooperativen, soziopositiven Beziehungen vor. Deshalb wird im Folgenden eine Abgrenzung zwischen den verschiedenen Beziehungen zu einer freundschaftsähnlichen Beziehung dargestellt. Dadurch soll eine Vermischung der Konzepte vermieden werden.

Tabelle 1: Vergleich der Elemente von Freundschaft in der Biologie (Adrian et al. subm.) d Psychologie (Auhagen 1996)

Biologie	Psychologie
dyadisch	dyadisch
Ausschluss von Sexualität	Ausschluss von Sexualität
positiver Charakter	positiver Charakter
individualisiert	individualisiert
freiwillig	freiwillig
gegenseitig	gegenseitig
soziale Unterstützung	mentale und instrumentelle Hilfe
stabil	stabil
<i>Nicht anwendbar</i>	informell

I.e Abgrenzung der verschiedenen Beziehungssysteme

Um Klarheit über die Natur der verschiedenen Formen soziopositiver Beziehungen zu schaffen, werden im Folgenden die wichtigsten Arten dieser Beziehungen charakterisiert.

I.e.1 Koalition und Allianz

In der Primatenliteratur finden Begriffe wie „Koalition“ und „Allianz“ Anwendung für enge Beziehungen der beteiligten Tiere. Diese Beziehungen sind zielorientiert und werden gebildet und erhalten, um z.B. den aktuellen Rangplatz der beteiligten Individuen in der Hierarchie beizubehalten oder zu erhöhen. Hierzu kooperieren die Koalitionspartner in speziellen Situationen gegen andere Individuen miteinander, was die aktuelle und die langfristige Stellung der Tiere in der Hierarchie beeinflusst (Harcourt und de Waal 1992).

Koalitionen und Allianzen haben folgende Eigenschaften: Erstens sind die für die Individuen vorteilhaften Elemente beider Beziehungsarten direkt auf bestimmte Ergebnisse und auf konkurrenzorientierte Interaktionen bezogen. Zweitens ist der Grund, mit einem bestimmten Individuum eine Koalition einzugehen, nicht das Individuum an sich, sondern dessen Zugriff auf Ressourcen oder seine Fähigkeiten. Die Koalition bildet sich zwischen zwei Rolleninhabern, was in Kontrast zu einer freundschaftsähnlichen Beziehung steht, welche zwischen den Individuen entsteht (siehe I.b.4).

Koalitionen sind alle Arten von Kooperationen, die während aggressiver beziehungsweise konkurrenzbezogener Auseinandersetzungen sowohl innerhalb der sozialen Gruppe als auch zwischen verschiedenen sozialen Gruppen gebildet werden (Harcourt et al. 1992). Zu betonen ist hier die Kurzzeitigkeit der Beziehung, die lediglich für diese betreffende Auseinandersetzung besteht und nur so lange Bestand hat, bis das Ziel der Auseinandersetzung erreicht ist.

Eine Allianz hingegen wird als wiederholte Koalitionsbildung derselben Individuen angesehen (Harcourt et al. 1992). Damit ist die Allianz sowohl eine längerfristige Beziehung als auch individualisiert, da die Tiere ihren dauerhaften Allianzpartner als Individuum erkennen müssen (Harcourt et al. 1992). Die Zielorientiertheit der Beziehung bleibt jedoch bestehen, was einen deutlichen Kontrast zu der hier gegebenen Definition einer freundschaftsähnlichen Beziehung bildet.

I.e.2 „Market Effect“

Eine weitere kooperative Beziehung zwischen Individuen bewirkt der „market effect“. In dieser Art von Beziehung sind Ressourcen oder Fertigkeiten unterschiedlich zwischen den Individuen verteilt und eine Kooperation dient zur Erlangung der gewünschten Ressource. Hierbei ist der Besitzer der Ressource oder der Fertigkeit in einer Machtposition und kann seine Anforderungen erhöhen, indem er die ressourcenlosen Individuen gegeneinander ausspielt (Noe und Hammerstein 1994). Dabei kann er denjenigen bevorzugen, der den größten Gegenwert für die entsprechende Ressource bieten kann (Noe et al. 1991).

In dieser Art von Beziehung existieren die Individuen als Besitzer oder Nichtbesitzer bestimmter Ressourcen und nicht als Individuum an sich. Weiterhin führt der „market effect“ zu geschäftsähnlichen Beziehungen. Beide Charakterisierungen differenzieren eine Marktsituation von einer freundschaftsähnlichen Beziehung, die einerseits individualisiert ist (siehe I.b.4), und sich andererseits im Gegensatz zum „market effect“ als symmetrische Beziehung zwischen den Partnern darstellt (siehe I.b.6).

I.e.3 Paarbindung und Elter-Kind Beziehungen

Die Abgrenzung von Paarbindung und Elter-Kind-Beziehung ist ebenso von Bedeutung. Individuen innerhalb dieser Beziehungen haben enge, individualisierte Bindungen (Black 1996; Bowlby 1960; Gowaty und Mock 1985). In einer Paarbindung ist der Grund für die Kooperation zwischen den Partner die Erlangung eines Fortpflanzungserfolges, wie eng diese Bindung auch sein mag. Die Paarpartner dienen sich gegenseitig als Ressourcenquellen zur Fortpflanzung, womit eher eine Marktsituation beschrieben wird, keine freundschaftsähnliche Beziehung.

Auch die Elter-Kind Beziehung ist in ihrer grundlegenden Form nicht freundschaftsähnlich. Sie ist deutlich asymmetrisch, da beide Parteien einen unterschiedlichen Zugang zu Ressourcen haben und unterschiedliche Interessen verfolgen (Mock und Parker 1997; Trivers 1974). In matrilinearen Gruppen kann es durchaus eine gegenseitige Unterstützung von Mutter und Tochter geben, wobei diese Beziehungen auf Dauer stabil sein können (Combes und Altmann 2001). Es lässt sich zeigen, dass Elter-Kind-Beziehungen im Verlauf der Zeit Veränderungen durchlaufen (Hinde 1979), wobei aus diesen Verbindungen auch

freundschaftsähnliche Beziehungen entstehen können. Die anfängliche Elter-Kind Beziehung kann jedoch aufgrund ihrer Asymmetrie nicht als eine solche Beziehung angesehen werden.

I.f Fragestellung der Arbeit

Bislang gibt es noch wenige Arbeiten, die sich mit den einzelnen Elementen der Freundschaft bei Tieren beschäftigen. In den meisten Arbeiten werden Beobachtungsdaten aus Freilandbeobachtungen genutzt, um die Frage nach Freundschaften zwischen Tieren zu beantworten. Diese Beobachtungsdaten sind als Beginn der Analyse dieser Beziehungsform gut geeignet, jedoch kann es nützlich sein, einen Schritt weiter zu gehen und durch Experimente mit genauer Fragestellung die Elemente der Freundschaftsdefinition so isoliert wie möglich zu betrachten. Eine solche Untersuchung wird in der vorliegenden Arbeit vorgelegt.

Bei den Versuchstieren, anhand derer das Thema „Freundschaften“ bearbeitet wird, handelt es sich um Dohlen (*Corvus monedula*). Diese Tiere sind hoch sozial und intelligent (Emery 2004; Emery und Clayton 2003). Dadurch besitzen Dohlen die Voraussetzungen, um freundschaftsähnliche Beziehungen eingehen zu können (siehe I.a)

Die für eine Freundschaft bezeichnenden, oben genannten Kriterien (dyadische Struktur, Ausschluss von Sexualität, Freiwilligkeit, die Individualisierung sowie positive Natur der Beziehung, Reziprozität und Stabilität) werden in isolierten Fragestellungen mit Hilfe von Beobachtungen und Versuchen analysiert. In meiner Arbeit wurden neue Ansätze hinsichtlich Versuchen und Beobachtungsmöglichkeiten entwickelt, um einen Beitrag zur Aufklärung von freundschaftsähnlichen Beziehungen bei Tieren zu leisten. Es stellt sich in dieser Arbeit nicht die eine vollständige Antwort verlangende Frage: „Haben Dohlen Freundschaften?“, sondern sie konzentriert sich auf die Frage:

„Gibt es Anzeichen für freundschaftsähnliche Beziehungen bei Dohlen?“

Um diese Frage beantworten zu können, widmet sich diese Arbeit verschiedenen Einzelaspekten der Freundschaft. Die einzelnen Fragestellungen sind die Folgenden:

- Gibt es in Gruppen von je vier gleichgeschlechtlichen, unverwandten Dohlen einen Hinweis auf eine dyadische Struktur im Hinblick auf den Austausch positiver Verhaltensweisen?

Einleitung

- Wie ist der Austausch von negativen Verhaltensweisen in den einzelnen Gruppen und Dyaden aufgeteilt?
- Sind die dyadischen Beziehungen individualisiert?
- Beteiligen sich die Individuen freiwillig an den dyadischen Beziehungen?
- Wie lange ist eine solche dyadische Sozialbeziehung stabil?
- Kooperieren die Partner einer Dyade mehr miteinander als mit anderen Gruppenmitgliedern?
- Bietet die Anwesenheit des jeweiligen Sozialpartners dem Individuum soziale Unterstützung?

Die ersten fünf Fragen werden mit Hilfe von Beobachtungen der Tiere bearbeitet. Eine gegenseitige Präferenz der Tiere im Hinblick auf soziopositive Verhaltensweise weist auf eine dyadische Grundstruktur einer Sozialbeziehung hin. Ist ein geringerer Austausch sozionegativer Verhaltensweisen in den Dyaden vorhanden, die sich durch eine gegenseitige Präferenz in soziopositivem Verhalten auszeichnen, deutet dies auf eine insgesamt affiliative Beziehung hin. Ein Indikator für eine Individualisiertheit der Beziehung ist eine Unabhängigkeit der Dyaden vom jeweiligen Hierarchiestatus der beteiligten Individuen. Die Freiwilligkeit der Beziehungen kann vermutet werden, wenn nicht alle Tiere sich an Dyaden beteiligen. Wäre das Eingehen der Beziehung nicht freiwillig, müssten sich alle Tiere in dyadischen Beziehungen befinden. Die Dauer der Beziehungen wird durch wiederholte Beobachtungen zu verschiedenen Zeitpunkten genauer untersucht.

Zur Beantwortung der Frage nach der Kooperation werden ein mutualistischer und ein reziproker Kooperationsversuch durchgeführt. Es wird erwartet, dass die Partner einer dyadischen Beziehung mehr miteinander kooperieren als mit den anderen Tieren in der Gruppe. Die Hypothese, dass die Anwesenheit des Sozialpartners eine soziale Unterstützung darstellt und somit stressmindernd in einer neuen Umgebung wirken könnte, wird mittels eines Experimentes untersucht. Die Tiere werden dabei unter verschiedenen Versuchsbedingungen einer ihnen unbekanntem Umgebung ausgesetzt. In einer Bedingung ist der Sozialpartner anwesend. Die Erhöhung des Corticosterongehaltes im Blutplasma dient als Indikator für den Stress, den die

Einleitung

Tiere erleben. In der Anwesenheit des Partners sollte der Corticosterongehalt des Versuchstiers nicht so sehr ansteigen wie in den anderen Versuchsbedingungen.

II Material und Methode (Allgemein)

II.a Benutzte Software

In dieser Arbeit werden folgende Computerprogramme benutzt: Datenaufnahme: The Observer 5.0 (Noldus), Datenverarbeitung: Microsoft Office 2002 (Microsoft 2002), SPSS 12.0.1 (SPSS 2003).

II.b Versuchstiere

II.b.1 Herkunft der Versuchstiere

Die Versuchstiere stammen aus Wildentnahmen.

Die Tiere wurden im Jahr 2002 und 2003 von zwei Stellen entnommen, einer Kirche in Halle (Westfalen) und einem privaten Grundstück in Wadersloh in Westfalen. In allen Fällen verblieb mindestens ein Jungtier im Nest. Die Entnahme war von der Kreisverwaltung Gütersloh genehmigt.

II.b.2 Aufzucht der Versuchstiere

2002

Die in diesem Jahr aufgezogenen 15 Jungtiere verteilen sich auf 6 x 2 Geschwister und eine Dreiergruppe Geschwister. Die Dohlen wurden in Geschwistergruppen so lange handaufgezogen, bis sie selbständig Futter und Wasser aufnahmen. Danach verbrachten die Tiere Anfang Juli 2-4 Wochen (je nachdem, wie schnell sie begannen, selbständig Nahrung aufzunehmen) in Volieren im Außengelände der Universität Bielefeld in den Geschwistergruppen. Als alle Tiere mindestens 14 Tage im Freien verbracht hatten, wurden am 10.07.2002 neue Gruppen gebildet. Die Dohlen wurden in Gruppen aus gleichgeschlechtlichen, nicht verwandten Tieren zusammengesetzt. Das Geschlecht wurde mittels Blutanalyse von Elke Hippauf bestimmt (Qiagen™ DNeasy® Tissue Kit 250). Die Analysebedingungen entsprechen denen in der Arbeit von Wolf et al. (2005) (pers. Mitt. Hippauf).

Ende August 2002 trat bei der Hälfte der Tiere Schnupfen und Husten auf, so dass im September 2002 eine Behandlung mit Antibiotika nötig war. Daraufhin wurden die Volieren umgebaut, so dass die Tiere nun die Möglichkeit hatten, in geschützten Anbauten unterzukommen, in denen bei kühler Witterung (jeweils September bis Mai) Wärmelampen angebracht waren.

2003

Im Mai 2003 wurden an identischen Entnahmestellen des Vorjahres insgesamt 11 Tiere aus den Nestern genommen. Da alle Tiere in einem früheren Entwicklungsstadium in die Handaufzucht kamen als die Tiere des Vorjahres, nahmen sie die Fütterung von Menschenhand besser an.

Auch 2003 wurden die Jungdohlen während der Aufzucht in Geschwistergruppen belassen. Am 18.06.2003 wurden die Tiere in Außenvolieren verbracht, wo sie zunächst in den Geschwistergruppen verblieben.

Die Neuzusammenstellung der Gruppen geschah am 06.08.2003. Da am 12.06.2003 zwei Tiere vom Vorjahr durch nicht zu klärende Umstände gestorben waren, war es nicht mehr möglich, neue Gruppen sowohl getrennt nach Jahrgängen als auch nach Geschlecht zusammenzustellen. Daher bestanden die am 06.08.2003 neu gebildeten Gruppen aus Tieren von 2002 und Tieren von 2003. In den einzelnen Gruppen befanden sich weiterhin nur nicht verwandte, gleichgeschlechtliche Tiere.

II.b.3 Haltung der Versuchstiere

II.b.3.1 Volieren

Die Dohlen wurden in Volieren (siehe Abbildung 1) gehalten, die die Ausmaße 3,50 x 2,65 x 2,45m (Breite x Höhe x Tiefe) hatten. Jeweils vier dieser Volieren waren in einer zusammenhängenden Reihe angeordnet. Um Sichtkontakt zu vermeiden, wurden Plastikplanen (siehe Kennzeichnung 1) an den Zwischenwänden angebracht. In den Volieren, die zusätzlich ab 2003 besetzt wurden, diente Wellplastik als Sichtschutz. Die Tiere konnten sich über den gesamten Zeitraum der Untersuchungen hören.

Die Volieren hatten einen Betonboden. Es wurden regelmäßig neue Äste (Buche) in den Volieren eingesetzt. An zwei Stellen wurde das Futter gegeben, zum einen auf einem überdachten Brett (siehe Kennzeichnung 2), zum anderen auf einem Hocker (siehe Kennzeichnung 3). Eine Lampe (siehe Kennzeichnung 4), die in jeder Voliere neben dem Futterbrett angebracht war, spendete ganzjährig vom 7.00 Uhr bis 17.00 Uhr Licht.

Material und Methode (Allgemein)

Der Eingang (siehe Kennzeichnung 5) zu den abgetrennten Räumen, in denen im Winter Wärmelampen angebracht waren, befand sich direkt neben dem Futterbrett. Sofern keine Frostgefahr bestand, erhielten die Tiere 4-mal pro Woche anstatt einer Trinkschale eine Wanne (siehe Kennzeichnung 6) mit Wasser, in der sie baden konnten.

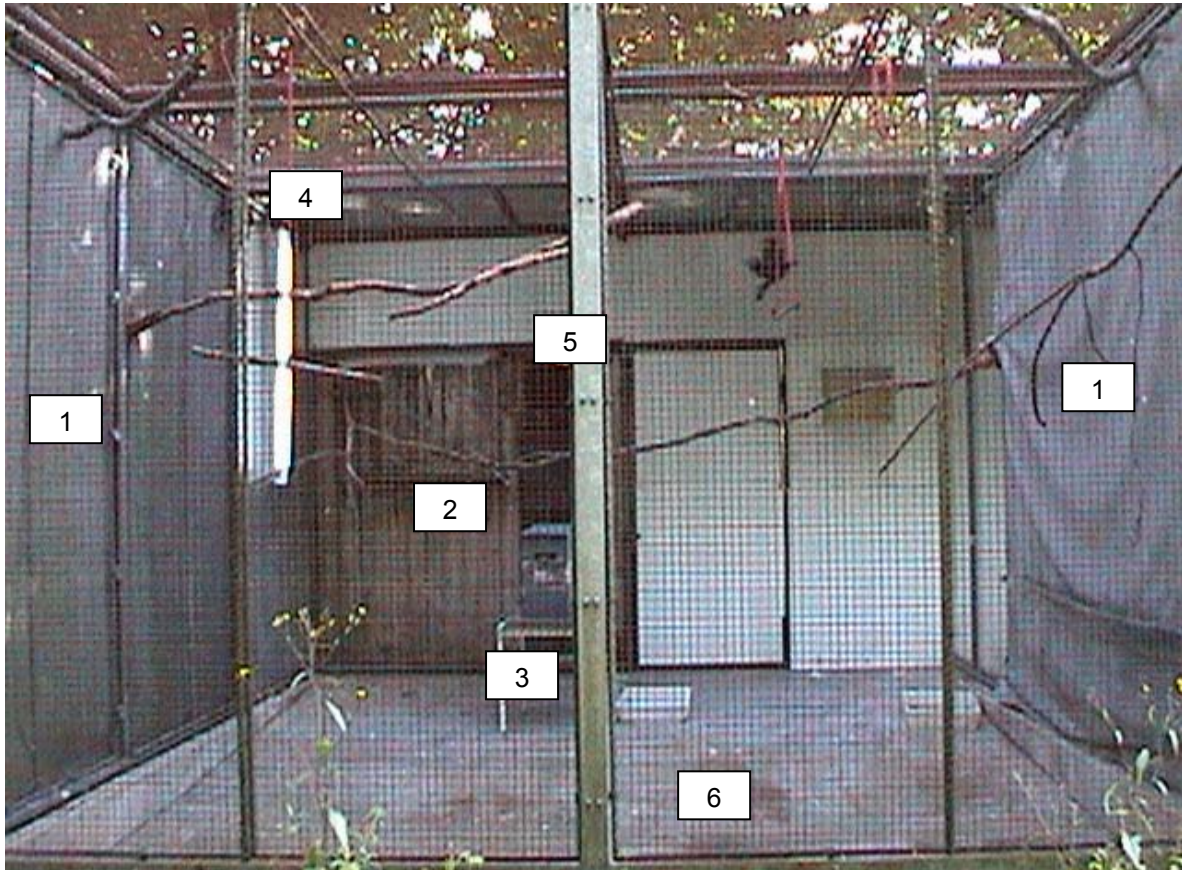


Abbildung 1: Voliere. Erläuterungen zu den Ziffern 1-6 siehe Text im Abschnitt II.b.3.1

Beim Besatz der Volieren wurde darauf geachtet, dass abwechselnd männliche und weibliche Gruppen in den nebeneinander angeordneten Volieren untergebracht waren, um Einflüsse durch eventuelle sexuelle Interessen an den Volierennachbarn für die einzelnen Gruppen vergleichbar zu halten.

Es standen zwei Reihen mit je 4 Volieren zur Verfügung, von denen in der Beobachtungsphase 2002/2003 nur eine Reihe genutzt wurde. Nach der zweiten Aufzuchtphase im Frühjahr 2003 wurden beide Reihen besetzt.

Material und Methode (Allgemein)

Tabelle 2: Aufteilung der Dohlen auf die Volieren (Im Beobachtungszeitraum 2002/2003), Erläuterung der Benennungen im Text

Volierennr.	509	511	513	515	517	518	519	520
Tierkennung	leer	leer	leer	leer	FW1 GW1 AW2 CW2	AM1 BM1 DM1	BW1 AW1 CW1 EW1	FM1 DM1 EM1 GM1

Tabelle 3: Aufteilung der Dohlen auf die Volieren (Im Beobachtungszeitraum 2003/2004) (Unterstrichene Individuen sind im Jahr 2003 neu hinzugekommen), Erläuterung der Benennungen im Text

Volierennr.	509	511	513	515	517	518	519	520
Tierkennung	leer	leer	<u>IW1</u> <u>HW2</u> AW2 EW1	DM1 CW1	<u>HW1</u> GW1 <u>JW2</u> CW2	AM1 FM1 <u>IM1</u> GM1	BW1 AW1 <u>KW1</u> <u>JW1</u>	<u>IM2</u> BM1 DM1 <u>HM1</u>

Erläuterung zur Benennung der Tiere:

Der erste Buchstabe einer Kennung bezeichnet die Geschwistergruppe, aus der das Tier stammt. Diese wurden dem Alphabet entsprechend in willkürlicher Reihenfolge benannt. Der zweite Buchstabe kennzeichnet das Geschlecht des jeweiligen Tieres (w = weiblich; m = männlich). Die Zahl hinter den Buchstaben soll eine Unterscheidung von Geschwistern desselben Geschlechtes ermöglichen.

Die Dohlen des Jahres 2002 erhielten als ersten Buchstaben A bis G, die Dohlen von 2003 die Buchstaben H bis K. Letztere sind in Tabelle 3, die die Aufteilung der Dohlen auf die Volieren ab dem 06.08.2003 darstellt, unterstrichen, um die Zusammensetzung der Tiere der verschiedenen Altersstufen zu verdeutlichen. Die Tiere verschiedenen Alters wurden zusammengehalten, da andernfalls keine untersuchbaren Gruppen zustande gekommen werden.

II.b.3.2 Futter

Den Tieren stand – soweit nicht anders für einen Versuch benötigt – Futter *ad libitum* zur Verfügung. Es wurde zwei verschiedene Arten von Futter bereitgestellt:

Material und Methode (Allgemein)

1. Trockenfutter, bestehend aus einer Mischung von Hühneraufzuchtfutter, Haferflocken, Beofutter und trockenem Katzenfutter.
2. Frischfutter, bestehend aus täglich wechselndem, frischem Obst und Gemüse. Dazu kamen zweimal pro Woche gekochtes Ei und je einmal pro Woche gekochter Fisch und Mehlwürmer. Zudem wurden 2-4-mal wöchentlich Nüsse und Sämereien (Erdnüsse, Sonnenblumenkerne, Leinsaat, getrocknete Erbsen und Mais) angeboten.

II.c Beobachtung der Dohlen

Es stellte sich heraus, dass die Dohlen, sobald sie in Gruppen in den Außenvoliere lebten, wieder scheu wurden. Bei Anblick eines Menschen (sei es in der Voliere oder davor) flogen sie hektisch umher, ihre Atmung ging schnell und schwer und sie setzten sich nicht auf Äste, sondern hängten sich an die Gitter der Volierenwände. Die Anwesenheit eines Beobachters wurde auch nach einem Monat täglicher Anwesenheit als Störfaktor wahrgenommen, so dass die Tiere kein ruhiges Verhalten zeigten, wenn der Beobachter anwesend war. Auch beim Füttern und Reinigen der Volieren trat dieses Verhalten auf.

Die Einführung einer Beobachtungshütte (Abbildung 2), in der ein Beobachter für die Tiere unsichtbar blieb und die Dohlen durch einen Einwegspiegel beobachten konnte, wurde daher notwendig. Der Abstand zwischen Hütte und Voliere betrug im Mittel 1,9m. Kurze Zeit nachdem die Tür der Box geschlossen wurde (ca. 1-3 Minuten), verhielten die Tiere sich ruhig. Daher wurden die Beobachtungen aus dieser Perspektive durchgeführt. Auch die Videoaufnahmen wurden aus den Hütten heraus gemacht, so dass die Tiere sich nicht an die Geräte gewöhnen mussten.

Aus einer Hütte konnten je zwei Volieren eingesehen werden, so dass insgesamt drei Beobachtungshütten benötigt wurden, um alle sechs Gruppen zu beobachten.



Abbildung 2: Beobachtungshütte vor den Volieren

II.d Einführende Beobachtung

II.d.1 Einleitung

Um eine Einschätzung der Sozialstruktur in den jeweiligen Dohlegruppen geben zu können, wurden einführende Beobachtungen vorgenommen. Diese fanden für die erste Beobachtungsphase von November 2002 bis Januar 2003 statt, für die zweite Beobachtungsphase von November 2003 bis Januar 2004.

Die Beobachtungsmethode in diesem Abschnitt der Untersuchung war eine kontinuierliche Fokustierbeobachtung mit dem Observer® (5.0 Basic) von Noldus. Jedes Tier wurde zehn mal für jeweils zehn Minuten beobachtet. Die aufgenommenen Verhaltensweisen sind im folgenden Ethogramm angegeben.

II.d.2 Material und Methode

II.d.2.1 Ethogramm der beobachteten Verhaltensweisen

<u>Verhalten</u>	<u>Beschreibung</u>
<u>1) Fressen</u>	Nahrungsaufnahme (gleichgültig an welchem Ort)
<u>2) Trinken</u>	Wasseraufnahme (gleichgültig an welchem Ort)
<u>3) Schlafen</u>	Schlafen (aufgeplustert mit geschlossenen Augen sitzen; eine „Dohlenbreite“ von dem anderen Tier entfernt)
<u>4) Sitzen</u>	sitzen (mit offenen Augen sitzen) allein oder neben einem Tier (eine „Dohlenbreite“ von dem anderen Tier entfernt)
<u>5) Zwischensitzen</u>	Das Fokustier sitzt zwischen zwei anderen Tieren (offene Augen; jeweils eine „Dohlenbreite“ von den anderen Tieren entfernt)
<u>6) Aktiv</u>	Aktivität (herumlaufen, hüpfen, sich putzen, am Gitter klettern, an Ästen klettern etc.; ohne ein mobiles Objekt zu manipulieren)
<u>7) Lokomotion zu</u>	Lokomotion auf ein anderes Tier zu (Eindringen in den Radius von einer „Dohlenbreite“ in die Nähe des anderen Tieres)

Material und Methode (Allgemein)

- 8) Lokomotion weg Lokomotion von einem anderen Tier weg (Entfernen von mehr als einer „Dohlenbreite“ von einem anderen Tier weg)
- 9) Objekt manipulieren Objekt manipulieren (andere Objekte als Futter, z.B. Blätter oder Zweige, tragen, verstecken, zerkleinern, werfen)
- 10) Schnäbeln Aneinanderreiben der Schnäbel zweier Individuen
- 11) Kraulen das Gefieder eines anderen Tieres mit dem Schnabel berühren
- 12) Gekrault werden ein anderes Tieres berührt mit dem Schnabel das Gefieder des Fokustieres
- 13) Trampeln Mit dem Fuß auf ein anderes Tier treten
- 14) Getrampelt werden Ein anderes Tier tritt mit dem Fuß auf das Fokustier
- 15) Hacken Ruckartige Schnabelbewegung mit Ziel auf ein anderes Tier, wobei das andere Tier mit dem Schnabel berührt wird
- 16) Gehackt werden Von einem anderen Tier gehackt werden (siehe „Hacken“)
- 17) Wegdrängeln Ein anderes Tier durch Wegschieben unter Körpereinsatz um mindestens eine Dohlenbreite von seinem Sitzplatz verdrängen
- 18) Weggedrängelt werden Ein Tier vertreibt das Fokustier durch Schieben von seinem Platz
- 19) Drohen Das Fokustier droht einem anderen Tier (das Fokustier ist auf ein anderes Tier ausgerichtet, der Schnabel ist leicht geöffnet, die Stirnfedern sind aufgestellt, zusätzlich können auch die Flügel leicht vom Körper weggestellt sein)
- 20) Bedroht werden Das Fokustier wird von einem anderen Tier bedroht (siehe „Drohen“)
- 21) Objekt klauen Einem anderen Tier ein Objekt (Futter, Blätter, Zweige etc.) mit dem Schnabel oder den Füßen wegnehmen

Material und Methode (Allgemein)

Die Verhaltensweisen 10, 11 und 12 werden als soziopositives Verhalten angesehen. Untersuchungen an Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) erbrachten Indizien für einen verlangsamten Herzschlag bei Individuen, die gekrault werden (Boccia et al. 1989). Das zeigt, dass die Tiere entspannt sind. Somit wirkt sich das Kraulen auf der physiologischen Ebene positiv aus. Bei Zwergmeerkatzen (*Miopithecus talapoin*) konnte gezeigt werden, dass Kraulen die Beta-Endorphin-Konzentration steigert und somit belohnend wirkt (Keverne et al. 1989). Das Schnäbeln wird in der vorliegenden Arbeit als dem Kraulen ähnlich angesehen und wird deshalb als affiliative Verhaltensweise interpretiert. Die Nähe zu einem anderen Tier ist eine Vorstufe dafür, dass die Tiere die oben genannten affiliativen Verhaltensweisen austauschen können und wird deshalb ebenso als Indikator für eine soziopositive Beziehung angesehen.

Die Verhaltensweisen 13 bis 21 werden als sozionegatives Verhalten zwischen Individuen interpretiert, da diese Verhaltensweisen aggressive Interaktionen darstellen.

II.d.3 Ergebnisse

II.d.3.1 Zeitliche Verteilung der einzelnen Verhaltensweisen

Vor der genaueren Untersuchung der Beziehungen der Dohlen, zu der die einzelnen Verhaltensweisen herangezogen werden, wurde eine Analyse der zeitlichen Verteilung der Verhaltensweisen durchgeführt. Dadurch lässt sich bestimmen, ob ein Verhalten oft auftritt oder eher selten ist, was einen Einfluss auf die Interpretation von Verhalten im Beziehungskontext hat.

Die mittlere Dauer der einzelnen Verhaltensweisen für je eine Beobachtungseinheit von 10 Minuten ist Abbildung 3 zu entnehmen.

Die sozionegativen Verhaltensweisen wurden in Abbildung 3 nicht aufgeführt, da diese als „events“, also nur das Auftreten des jeweiligen Verhaltens, gezählt wurden, nicht aber die Dauer dieser Verhaltensweisen.

Mittlere zeitliche Verteilung der Verhaltensweisen (sec pro 10 min Beobachtung)

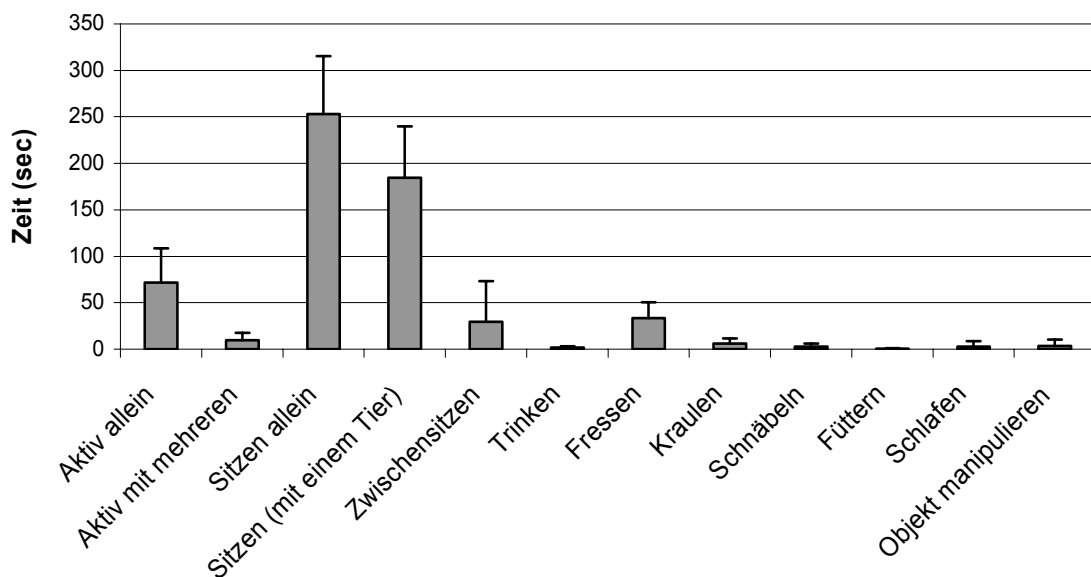


Abbildung 3: Mittlere Dauern der Verhaltensweisen während der Erstbeobachtungen (angegeben sind die Mittelwerte über alle Tiere bezogen auf eine Beobachtungseinheit von 10 Minuten)

Das „Sitzen allein“, „Sitzen mit einem anderen Tier“ und „Aktivität allein“ nehmen den größten Teil der Zeit ein. Andere Verhaltensweisen wie „Fressen“ sind von kürzerer Dauer, noch deutlicher wird dies bei den interaktiven Tätigkeiten „Kraulen“ und „Schnäbeln“.

In der folgenden Abbildung 4 wird die Häufigkeit der Verhaltensweisen dargestellt.

II.d.3.2 Häufigkeit der Verhaltensweisen

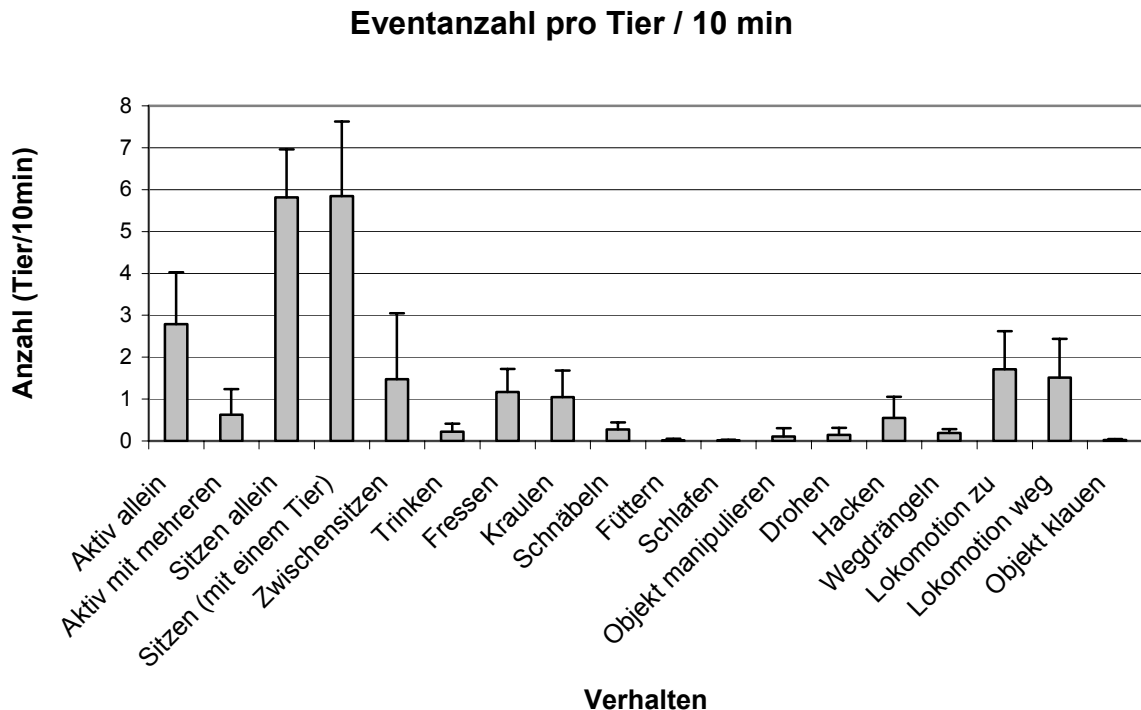


Abbildung 4: Mittlere Häufigkeit der Verhaltensweisen während der Erstbeobachtungen (angegeben sind die Mittelwerte pro Tiere bezogen auf eine Beobachtungseinheit von 10 Minuten)

Einige Verhaltensweisen weisen eine sehr kurze Dauer auf. Eine aussagefähige Dokumentation der zeitlichen Ausdehnung dieser Verhaltensweisen ist in diesen Fällen schwierig zu erzielen. Bei diesen Verhaltensweisen wurde lediglich die Auftretenshäufigkeit aufgenommen. Die mittlere Anzahl der Verhaltensweisen pro Beobachtungseinheit und Tier ist in Abbildung 4 graphisch dargestellt. Die häufigsten Kategorien sind hier, korrespondierend zu der Darbietung der zeitlichen Verteilung der Verhaltensweisen in Abbildung 3, „Sitzens allein“ oder „Sitzens mit einem Tier“ und „Aktivität“.

Die Dohlen verbringen die meiste Zeit mit „Sitzens allein“, „Sitzens mit einem anderen Tier“ und „Aktivität allein“. Die Aktivität wird hauptsächlich alleine ausgeführt, während beim Sitzen auch andere Tiere in der Nähe sein können. Daher wird für die Analyse der Sozialpartner das Sitzen als andauernde Verhaltensweise untersucht. Die soziopositiven Verhaltensweisen „Kraulen“ und „Schnäbeln“ haben eine sehr kurze Dauer, daher wird in den weiteren

Material und Methode (Allgemein)

Untersuchungen für diese beiden Verhaltensweisen hauptsächlich deren Anzahl als Maß verwendet.

III Beobachtende Untersuchungen

III.a Einleitung

Diese Arbeit unterteilt sich in mehrere Teile. Die beobachtenden Untersuchungen wurden in einem Kapitel (III Beobachtende Untersuchungen) zusammengefasst. Die Untersuchungen, in denen Versuche durchgeführt wurden (IV Mutualistische Kooperation, V Reziproke Kooperation, VI Soziale Unterstützung) sind als einzelne Kapitel aufgeführt.

Die beobachtenden Untersuchungen behandeln die folgenden Elemente: Dyadische Struktur, positive Beziehung, Alterseffekte, Individualität, Freiwilligkeit und die Stabilität der Beziehungen.

III.b Material und Methode (Beobachtende Untersuchungen)

III.b.1 Dyadische Struktur

Um die Beziehungsstrukturen innerhalb der jeweiligen Dohlengruppen zu bestimmen, wurden die Ergebnisse der einführenden Beobachtungen (siehe Kapitel II.d) auf Präferenzen des jeweiligen Fokustieres zu den anderen Tieren der Gruppe hinsichtlich der soziopositiven Verhaltensweisen „Sitzen“, „Kraulen“ und „Schnäbeln“ untersucht. Diese Verhaltensweisen wurden zur Analyse benutzt, da sie eine positive Beziehung andeuten und in einem zur Analyse ausreichenden Ausmaß von den Tieren gezeigt wurden (siehe Kapitel II.d). Hierbei zeigte sich in mehreren Fällen eine gegenseitige Bevorzugung einzelner Tiere bei den genannten Verhaltensweisen gegenüber den anderen Tieren in der Voliere. Liegt eine solche Bevorzugung zwischen zwei Tieren vor, bilden sie nach der hier gegebenen Definition im Hinblick auf die ausgetauschte Verhaltensweise eine Dyade.

Es wurden jeweils 10 Beobachtungen von je 10 min. für jedes Individuum aufgenommen, wobei die Fokustierbeobachtungsmethode benutzt wurde und alle oben genannten Verhaltensweisen (siehe Kapitel II.d.2) protokolliert wurden. Die Datenaufnahme und der erste Analyseschritt wurden wiederum mit Hilfe des Observers von Noldus vorgenommen.

Die statistische Auswertung dieser Beobachtungen erfolgte mit Hilfe des Programms „MatrixTester“ von Charlotte Hemelrijk, bei dem die Übereinstimmung

Beobachtende Untersuchungen

zweier Matrizen mittels eines R-Tests untersucht wird. Dazu werden innerhalb der Matrix Ränge gebildet, aus den Rängen Produkte der jeweils übereinstimmenden Zellen berechnet und diese Produkte addiert. Permutationen der Matrix wurden durchgeführt, um die Wahrscheinlichkeit, mit der genau die untersuchte Verteilung der Werte vorkommen konnte, zu bestimmen. Zur Analyse der in dieser Arbeit vorliegenden Daten wurden je 5000 Permutationen durchgeführt.

Um die Dyadizität einer Verhaltensweise innerhalb einer Gruppe zu untersuchen, wurden folgende Analyseschritte unternommen (Hemelrijk 1990): Die ursprüngliche Matrix der aufgenommenen Daten (siehe IX.a) wurde an der Diagonalen gespiegelt. Dadurch entstand eine zweite Matrix. Diese Matrix weist eine Umkehrung der Geber-Empfänger-Rollen bezüglich der untersuchten Verhaltensweisen auf. Diese beiden Matrizen wurden nun dem R-Test unterzogen, um die Übereinstimmung der Matrizen zu analysieren. Bei einer vollständigen Dyadizität ist davon auszugehen, dass die Partner einer Dyade sowohl beim Geben als auch beim Empfangen von soziopositiven Verhaltensweisen erhöhte Werte gegenüber den anderen Tieren in der Gruppe aufweisen. Dadurch sollten relativ gesehen die Geber- und die Empfängermatrix übereinstimmen. Eine vollständige Dyadizität sagt ebenso aus, dass die Gruppe aus sich präferierenden Tieren besteht, also dass alle Individuen Teil jeweils einer Dyade sind. Ergibt der R-Test kein signifikantes Ergebnis, kann es innerhalb der Gruppe immer noch einzelne Paare von Individuen geben, die sich gegenseitig im Hinblick auf soziopositive Verhaltensweisen bevorzugen. Bei einem nichtsignifikanten Ergebnis des R-Tests ist daher eine weitergehende Untersuchung der Daten vonnöten. Hierzu werden die Tiere einzeln im Hinblick auf das jeweilige Verhalten betrachtet und die Präferenzen der Tiere gegenüber den Gruppenmitgliedern untersucht.

Die Analysen wurden getrennt nach Jahren durchgeführt, weil im Jahr 2003 und 2004 zum Teil dieselben Tiere in die Untersuchung einfließen. Da die Tiere im Jahr 2004 umgesetzt wurden und eine völlig neue Aufteilung in Gruppen erfolgte, ist eine getrennte Prüfung der Struktur in den Volieren erforderlich.

III.b.2 Austausch sozinegativer Verhaltensweisen

Neben den affiliativen Verhaltensweisen charakterisiert auch der Austausch von sozinegativen Verhaltensweisen eine Beziehung. Daher werden die sozinegativen Interaktionen zwischen den Dohlen ebenso untersucht. Dabei

Beobachtende Untersuchungen

werden die Dyaden, die sich in der Beobachtungsphase 2004 gebildet haben, berücksichtigt.

Die in den einführenden Beobachtungen gewonnenen Daten im Hinblick auf die agonistischen Verhaltensweisen Trampeln, Hacken, Wegdrängeln und Drohen wurden daraufhin untersucht, ob sie innerhalb oder außerhalb der identifizierten Dyaden ausgetauscht wurden.

III.b.3 Alterseffekte

Obwohl Dohlen meist erst im dritten Lebensjahr zu brüten beginnen, sind sie im zweiten Lebensjahr geschlechtsreif (von Blotzheim 1993). Dieser Umstand könnte eine Schwierigkeit darstellen, wenn Dohlen unterschiedlichen Alters in einer Voliere zusammen leben. Die Tiere könnten durch das unterschiedliche Alter eine Beziehung eingehen, die eher einer Elter-Kind-Bindung ähnelt als einer Freundschaft. Zur Analyse des Alterseffektes bei den Dohlen wurden die Ergebnisse der Untersuchung zur Dyadizität (siehe Kapitel III) herangezogen. Das Alter der an den Dyaden beteiligten Individuen wurde bestimmt und in Tabelle 7 ausgewertet.

III.b.4 Individualität

Um die Problematik des Einflusses der Dominanz auf die Sozialbeziehungen zwischen den Dohlen in der vorliegenden Untersuchung über Beziehungen von Dohlen zu klären, wurden die Beobachtungsdaten auf Informationen hinsichtlich der Hierarchie in der jeweiligen Gruppe untersucht.

Die agonistischen Interaktionen „Hacken“, „Drohen“ und „Wegdrängeln“ wurden addiert und zur Berechnung der Ränge der Tiere innerhalb einer Voliere genutzt. Als „gewonnene“ Interaktion ist in dieser Arbeit definiert, wenn ein Tier ein anderes hackt, bedroht oder wegdrängt.

Die Berechnung der Rangdaten erfolgte auf die folgende Weise:

$$R_{\text{angwert}} = \frac{n(\text{Gewonnene Interaktionen})}{n(\text{Gesamte Interaktionen})}$$

Die Daten zur Analyse der Hierarchie wurden in den einführenden Beobachtungen gewonnen.

III.b.5 Freiwilligkeit

Um die Freiwilligkeit der Individuen, Freundschaften zu anderen Tieren aufzubauen und zu erhalten, zu untersuchen, wurden die Ergebnisse aus den einführenden Beobachtungen sowie den Stabilitätsbeobachtungen herangezogen. Diese wurden im Hinblick auf die Anzahl der Dohlen mit engen Beziehungen gegenüber der Anzahl von Dohlen, die nicht in solchen Beziehungen involviert waren, analysiert. Ihre Anzahl wird verglichen mit der Anzahl der Tiere, die nicht in Dyaden partizipieren. Da in den Jahren 2003 und 2004 dieselben Tiere in diese Auswertung eingingen, werden die Jahre getrennt betrachtet.

III.b.6 Stabilität

Die Beobachtungen zur Stabilität der Beziehungen waren anders gestaltet als die Einführungsbeobachtungen. Die Beobachtungsmethode zentrierte sich auf die für die Beziehung zwischen den Tieren wichtigen Verhaltensweisen. Diese waren: Sitzen neben einem oder zwei Tieren, (wobei diese jeweils beide als „Sitzen neben einem Tier“ gezählt wurden), Hacken, Drohen, Wegdrängeln, Lokomotion weg von und zu einem Individuum, Schnäbeln und Kraulen.

Da sich in den Erstbeobachtungen zeigte, dass die Zeit des Zusammensitzens und dessen Häufigkeit miteinander korrelieren, wurde bei den Stabilitätsbeobachtungen dazu übergegangen, nur das Auftreten von Verhalten zu zählen. Um dennoch eine zeitliche Komponente zu bewahren, wurde die Beobachtungszeit von 60 Minuten pro Voliere in 5 Minuten-Abschnitte unterteilt. Das Auftreten der genannten Verhaltensweisen in den jeweiligen Abschnitten wurde aufgenommen und zur Auswertung die Anzahl des Auftretens der Verhaltensweisen aller zwölf Abschnitte aufsummiert. Eine Stunde Beobachtung dieser Art wird im Folgenden als „Beobachtungseinheit“ bezeichnet.

Die Beobachtungen fanden jedes Mal sechs Wochen lang in Folge statt. Pro Woche wurde eine Beobachtungseinheit pro Voliere aufgenommen. Die Zeitpunkte der Beobachtungen variierten über den Tagesverlauf. In den im Folgenden angegebenen Kalenderwochen ist jeweils ein Beginn einer solchen Stabilitätsbeobachtung: a) 17/2004, b) 34/2004, c) 51/2004, d) 16/2005. Angegeben sind die Kalenderwoche und das Jahr der Beobachtung.

III.c Ergebnisse (Beobachtende Untersuchungen)

III.c.1 Dyadische Struktur

Die Untersuchungen zur dyadischen Struktur innerhalb der Volieren mit Hilfe des R-Tests ergaben für manche Volieren Hinweise eine vollkommen dyadische Struktur im Bezug auf eine oder mehrere der soziopositiven Verhaltensweisen. In Tabelle 4 werden diese Ergebnisse dargestellt. Ist ein signifikanter oder zwei tendenzielle Hinweise ($p < 0,05$ bzw. $p < 0,01$) auf eine vollkommene Dyadizität in einer Verhaltensweise gefunden, so gilt diese Gruppe Dohlen als komplett dyadisch. Diese Fälle sind in Tabelle 4 dargestellt. Die Volieren, in denen diese Aufteilung nicht gefunden werden konnte, werden in Tabelle 5 näher untersucht.

Tabelle 4: Daten zum Austausch der soziopositiven Daten in den Volieren. Es sind nur Volieren aufgelistet, in denen eine dyadische Aufteilung der Tiere (tendenziell in zwei Verhaltensweisen oder signifikant in einer Verhaltensweise) identifiziert werden konnten (siehe Tabelle 21 und Tabelle 22). Aufgrund der geringen Häufigkeit des Verhaltens „Schnäbeln“ wurde für dieses Verhalten keine Teststatistik berechnet.

Verhalten		517 (2003)	519 (2003)	517 (2004)	518 (2004)	519 (2004)
Sitzen (Anzahl)	Innerhalb der Dyaden	149	36	124	155	121
	Außerhalb der Dyaden	138	118	45	19	19
	p-Wert	-	0,08	0,08	0,04	0,04
Sitzen (Zeit [sec])	Innerhalb der Dyaden	5510	1521	5950	4403	4262
	Außerhalb der Dyaden	5947	4691	1657	440	170
	p-Wert	0,09	0,04 (linksseitig)	0,04	-	-
Krauln (Anzahl)	Innerhalb der Dyaden	16	13	17	42	11
	Außerhalb der Dyaden	17	5	0	0	0
	p-Wert	0,04	0,08	-	-	-
Krauln (Zeit [sec])	Innerhalb der Dyaden	44	85	95	117	100
	Außerhalb der Dyaden	102	57	0	0	0
	p-Wert	-	0,08	-	-	-
Schnäbeln (Anzahl)	Innerhalb der Dyaden	1	3	4	23	9
	Außerhalb der Dyaden	5	3	0	0	0

Die Analyse der Daten im Hinblick auf den dyadischen Austausch von soziopositiven Verhaltensweisen während der einführenden Beobachtungen in der

Beobachtende Untersuchungen

Beobachtungsphase 2003 erbrachte folgende Ergebnisse: In Voliere 517 zeigen die Dohlen eine dyadische Struktur im Hinblick auf den Austausch der Verhaltensweisen Sitzen und Kraulen (jeweils die Anzahl betreffend). Die Tiere schnäbeln mehr außerhalb als innerhalb dieser Dyaden. In Voliere 519 sind der Austausch von Kraulen sowohl von der Anzahl her als auch zeitlich dyadisch aufgebaut. Das Schnäbeln lässt keinen Rückschluss auf eine dyadische Struktur zu. Das Sitzen lässt anzahlmäßig Tendenz zu einer dyadischen Struktur erkennen. Die Zeit des Sitzens spricht signifikant gegen eine dyadische Verteilung im Sinne der anderen dyadischen Struktur in den sonstigen Verhaltensweisen. Da jedoch drei Verhaltensweisen Tendenzen für eine dyadische Struktur indizieren, werden diese als aussagekräftiger gewertet und eine dyadische Struktur wird postuliert.

In den einführenden Beobachtungen in der Beobachtungsphase 2004 kann man durch die Analyse der Daten zum Sitzen, Kraulen und Schnäbeln folgende Strukturen erkennen: Die Individuen in Voliere 517 verhalten sich bezüglich der Verhaltensweisen Sitzen (Anzahl und Zeit) und Schnäbeln dyadisch. Die Zeit für Sitzen und Kraulen verbringen die Tiere in Voliere 518 signifikant länger mit ihrem Partner und auch Schnäbeln findet nur innerhalb der Dyaden statt. Die Zeit des Zusammensitzens und das Schnäbeln zeigt in Voliere 519 eine dyadische Struktur. In Voliere 520 bevorzugen sich die Partner der beiden Dyaden sowohl in Anzahl als auch in der Dauer des Kraulens.

In der folgenden Abbildung wird zur Veranschaulichung das Verhältnis der ausgetauschten Verhaltensweisen (in Zeit [sec.] bzw. Anzahl) im Vergleich zu dem erwarteten Verhältnis dargestellt. Das erwartete Verhältnis stellt den Fall dar, dass Tiere die soziopositiven Verhaltensweisen gleichmäßig mit den anderen Gruppenmitgliedern austauschen. Auch in diesem Graph werden nur die als dyadisch identifizierten Volieren dargestellt.

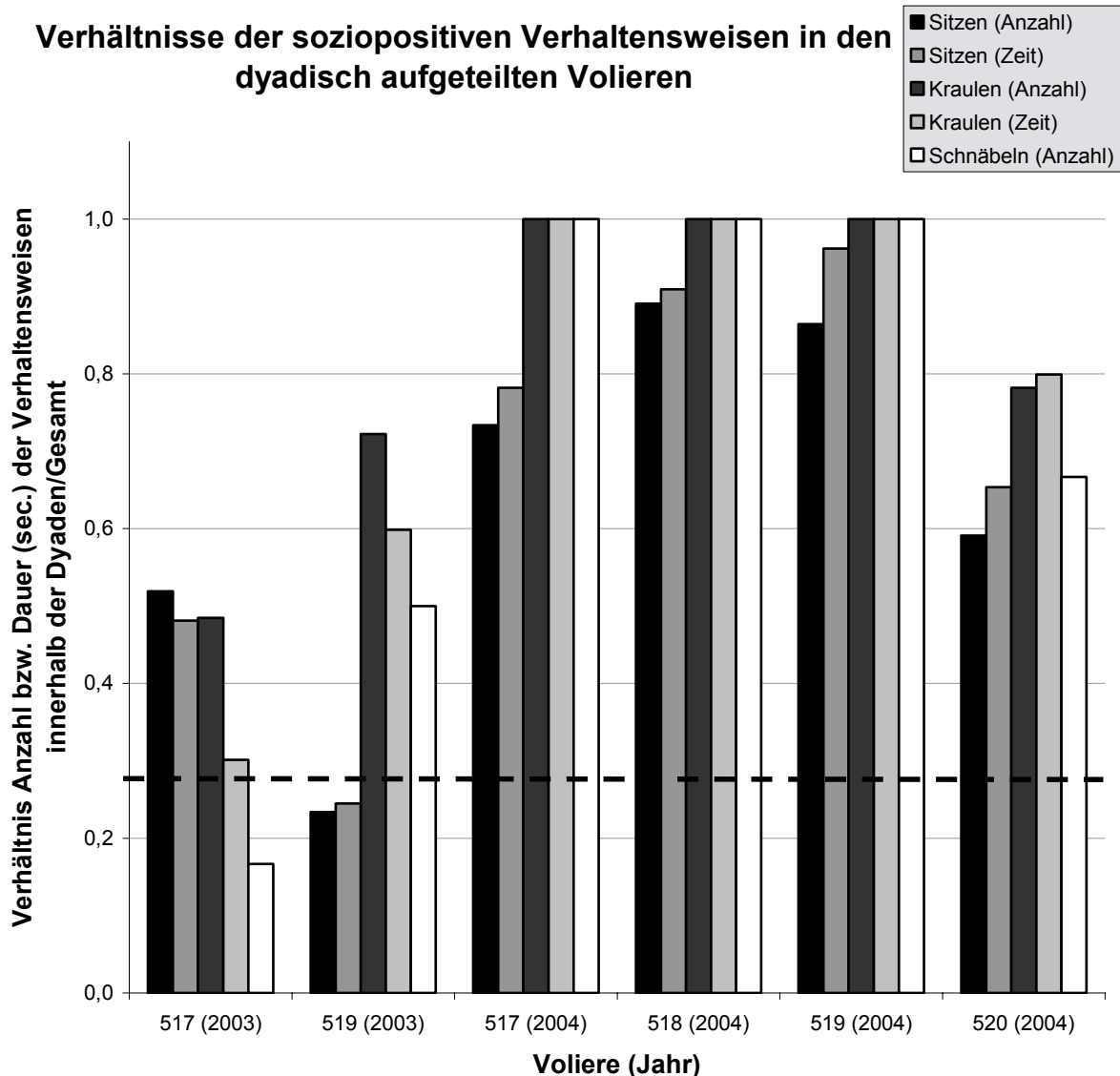


Abbildung 5: Daten zu den Verhältnissen der soziopositiven Verhaltensweisen in dyadisch aufgeteilten Volieren (Berechnung des Verhältnisses: (Anzahl bzw. Zeit der Verhaltensweisen innerhalb der Dyaden pro Anzahl bzw. Zeit der Verhaltensweisen insgesamt). Die gestrichelte Linie gibt die erwartete Verteilung der Verhaltensweisen an, wenn die Tiere die soziopositiven Verhaltensweisen gleichmäßig mit den anderen Gruppenmitgliedern austauschen. Das Jahr der Beobachtung ist in Klammern hinter den Volierennummern angegeben.

Im Jahr 2003 wurden die Verhaltensweise Sitzen und Kraulen in Bezug auf Zeit und Anzahl in Voliere 517 eher mit dem Dyadenpartner ausgetauscht als mit den anderen Tieren. Dies galt jedoch nicht für das Schnäbeln. In Voliere 519 tauschten die Dyadenpartner Kraulen und Schnäbeln im Verhältnis mehr miteinander aus als mit es bei einer Gleichverteilung zu erwarten gewesen wäre. Die Zeit und die Anzahl des Sitzens wurden in dieser Voliere eher weniger mit dem jeweiligen Dyadenpartner verbracht.

Beobachtende Untersuchungen

Für das Jahr 2004 gilt für alle Volieren, dass die soziopositiven Verhaltensweisen im Bezug auf Zeit und Anzahl im Verhältnis mehr mit dem jeweiligen Dyadenpartner ausgetauscht wurden.

Für die Volieren 520 im Beobachtungsjahr 2003 als auch 513 und 520 im Beobachtungsjahr 2004, konnte eine vollständige dyadische Aufteilung der Individuen nicht gefunden werden. Die Auswertung mit Hilfe des R-Tests untersucht lediglich die dyadische Struktur der gesamten Voliere. Es kann jedoch sein, dass zwei der Tiere eine Dyade bilden, die anderen beiden jedoch nicht. Der vorgestellte R-Test ist gegen eine solche Aufteilung der Tiere nicht sensibel. In den Volieren, in denen mit Hilfe des R-Tests keine dyadische Struktur identifiziert werden konnte, wird daher eine weitere Untersuchung der Daten durchgeführt. Bei dieser Analyse liegt das Augenmerk darauf, ob zwei Tiere mehr soziopositive Verhaltensweisen untereinander austauschen als mit einem der anderen Gruppenmitglieder.

Tabelle 5: Gegenseitiges Bevorzugen (absolut mehr Zeit/Ereignisse mit der jeweiligen Dohle beim Sitzen/Kraulen verbracht):

Voliere	Sitzen (Anzahl)	Sitzen (Zeit)	Kraulen (Anzahl)	Kraulen (Zeit)
2003: 520	EM1 - GM1	EM1 - GM1	FM1 - EM1	FM1 - EM1
2004: 513	-	-	IW1 - EW1	IW1 - EW1
2004:520	BM1 - DM1 IM2 - HM1	BM1 - DM1 IM2 - HM1	IM2 - HM1	IM2 - HM1

In der Beobachtungsphase 2003 bevorzugten sich in der Voliere 520 unterschiedliche Tiere beim Sitzen bzw. Kraulen. In dieser Voliere lässt sich mit den verwendeten Methoden keine Dyade identifizieren. In der Beobachtungsphase 2004 gibt es in dieser Voliere zwei Tieren, die sich gegenseitig beim Kraulen bevorzugen. Die Ergebnisse von Tabelle 5 verdeutlichen weiterhin, dass in Voliere 520 in der Beobachtungsphase des Jahres 2004 eine gegenseitige Bevorzugung zweier Dohlen beim Sitzen und Kraulen vorlag. Die anderen beiden Dohlen präferierten einander in dieser Voliere beim Sitzen.

Beobachtende Untersuchungen

III.c.1.1 Schlussfolgerungen

Mit Hilfe der Analysen zur dyadischen Struktur konnte die gegenseitige Bevorzugung der Gruppenmitglieder untereinander identifiziert werden. Die weiteren Untersuchungen zur Fragestellung der vorliegenden Arbeit „Gibt es Anzeichen für freundschaftsähnliche Beziehungen bei Dohlen?“ beruhen auf dieser ersten Einteilung der Gruppenmitglieder in Dyaden. Da diese Einteilung als Grundlage für die weiteren Erkenntnisse dient, muss sie aus einer deutlichen gegenseitigen Bevorzugung der Individuen hervorgehen. Die soziopositiven Verhaltensweisen Kraulen und Schnäbeln treten nicht oft genug auf, um die Einteilung zweier Tiere in eine Dyade allein mit einer dieser Verhaltensweise zu begründen. Zu einer Bestimmung einer Dyade wird daher folgendes Kriterium angelegt: Beide Tiere müssen sich im Hinblick auf das Beieinandersitzen und eine der anderen soziopositiven Verhaltensweisen (Kraulen und Schnäbeln) gegenseitig präferieren.

Anhand dieser Vorbedingung ergab sich aus den Untersuchungen zur dyadischen Struktur folgende Aufteilung der Tiere in Zweierbeziehungen: In der Beobachtungsphase 2003 waren in den Volieren 517 und 519 alle Tiere in einer Dyade involviert, in der Beobachtungsphase 2004 waren in den Volieren 517, 518 und 519 alle Tiere in Dyaden aufgeteilt, in Voliere 520 gab es eine Dyade.

Insgesamt befanden sich im Jahr 2003 acht von zwölf Tieren, also 75% der Tiere in einer Zweierbeziehung, im Jahr 2004 waren 14 von 20 Tieren, also 70% der Tiere in einer dyadischen Beziehung.

III.c.2 Sozionegative Verhaltensweisen in den Dyaden

Die Dohlen tauschen nicht nur soziopositive, sondern auch sozionegative Verhaltensweisen aus. Diese werden in diesem Abschnitt der Arbeit genauer beleuchtet. In diese Untersuchung fließen die im Beobachtungsjahr 2004 untersuchten Tiere ein.

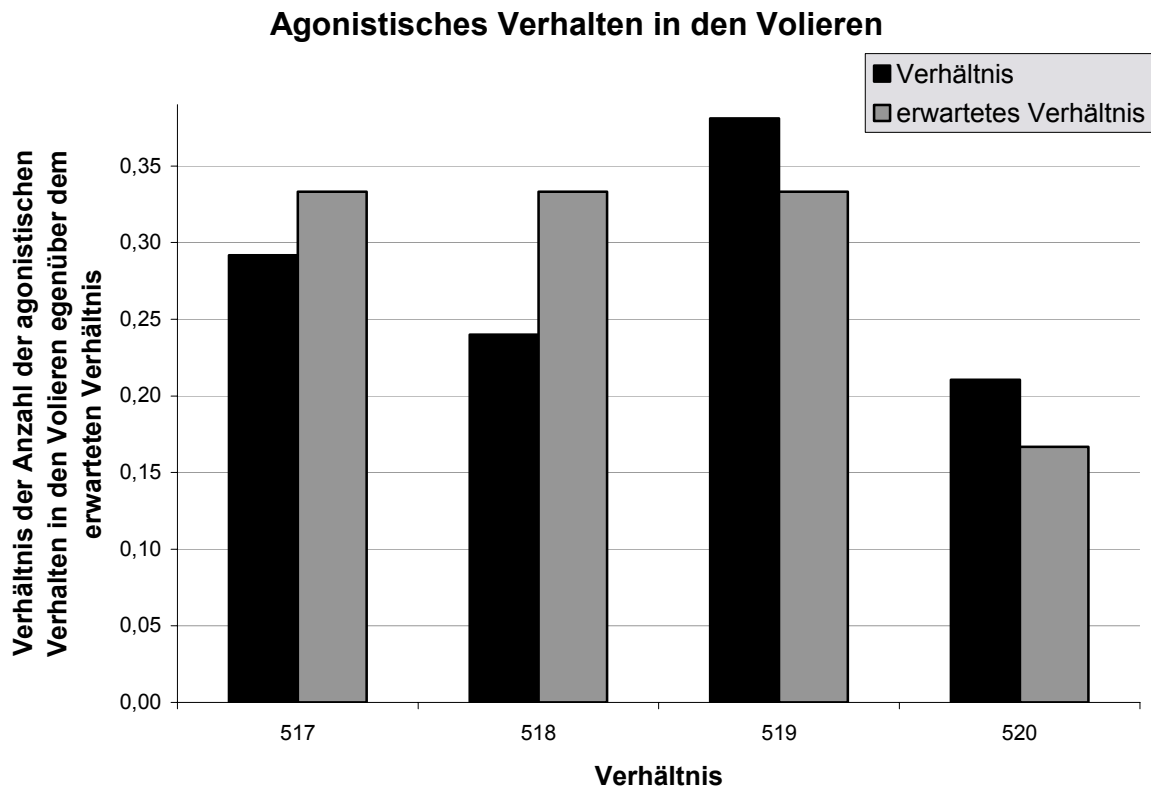


Abbildung 6: Verhältnis der ausgetauschten agonistischen Verhaltensweisen in den einzelnen Volieren (aufgetragen für die einzelnen Volieren)

In Abbildung 6 ist das Verhältnis der ausgetauschten agonistischen Verhaltensweisen in den verschiedenen Volieren dargestellt. In Voliere 517 und 518 ist etwas weniger als das erwartete Ausmaß von agonistischen Interaktionen innerhalb der Volieren zu finden, in Voliere 519 und 520 etwas mehr.

In Tabelle 6 ist ersichtlich, dass die Anzahl von agonistischen Verhalten insgesamt gering ist. In den Volieren 517, 518 und 519 werden ungefähr zwei, in Voliere 520 ungefähr drei agonistische Verhaltensweisen über den gesamten Beobachtungszeitraum von 400 Minuten pro Voliere ausgetauscht. Der Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest, in dem die beobachtete Verteilung gegen die erwartete Verteilung getestet wurde, ergibt keine signifikante Abweichung der beobachteten Werte vom erwarteten Wert. Es wird dementsprechend angenommen werden, dass sich die agonistischen Interaktionen zwischen den Dohlen gleichmäßig verteilen.

Beobachtende Untersuchungen

Tabelle 6: Verhältnis der agonistischen Interaktionen in den verschiedenen Volieren (Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest: innerhalb der Dyaden: $D=0,13$; $p>0,1$; außerhalb der Dyaden: $D=0,09$; $p>0,1$)

Voliere	Agonistik innerhalb der Dyaden (Beobachtet)	Agonistik außerhalb der Dyaden (Beobachtet)	Agonistik innerhalb der Dyaden (Erwartet)	Agonistik außerhalb der Dyaden (Erwartet)	Verhältnis	erwartetes Verhältnis
517	7	17	4	8	0,29	0,33
518	6	19	4	8	0,24	0,33
519	8	13	4	8	0,38	0,33
520	8	30	2	10	0,21	0,17

III.c.2.1 Schlussfolgerungen

Die agonistischen Interaktionen zwischen den Dohlen weisen kein Muster auf, das von einer Gleichverteilung der Interaktionen abweicht. Es gibt keine Bevorzugung, agonistische Verhaltensweisen gegenüber den Dyadenpartnern oder den anderen Mitgliedern der Gruppe zu zeigen. Dies lässt darauf schließen, dass die Häufigkeit und Dauer des Beieinandersitzens nicht zu einer erhöhten agonistischen Interaktion führt. Es gibt keine verringerte Agonistik innerhalb der Dyaden, Die Auswertung der sozinegativen Verhaltensweisen deutet insgesamt darauf hin, dass die Dyaden, die in denen die Tiere vermehrt soziopositive Interaktionen austauschen, wirklich positive Beziehungen sind.

Beobachtende Untersuchungen

III.c.3 Alterseffekte bei der Wahl von Sozialpartnern

Tabelle 7: Vergleich der gleich- und ungleich alten Beziehungspaare (In der ersten Zeile wird angegeben, wie viele Tiere in der entsprechenden Voliere aus dem Jahr 2002 bzw. aus dem Jahr 2003 stammen. Dabei wird zuerst die Anzahl der Tiere aus dem Jahr 2002, dann die Anzahl der Tiere aus dem Jahr 2003 angegeben. Die weiteren Zeilen geben an, wie viele Dyaden mit gleich alten Tieren bzw. mit ungleich alten Tieren vorhanden waren.)

	513	517	518	519	520
Altersverteilung der Tiere in den Volieren (2002:2003)	2:2	2:2	3:1	2:2	2:2
Gleich alte Tiere in einer Dyade	0	2	1	2	1
Ungleich alte Tiere in einer Dyade	0	0	1	0	0

Aus Tabelle 7 ist zu ersehen, dass im Jahr 2004, als die Tiere in gemischten Altersgruppen in den Volieren waren, sich mehr Tiere in gleich alten Dyaden als in ungleich alten Dyaden zusammen fanden (6:1). Bei einer zufälligen Verteilung, die nicht berücksichtigt, dass die Tiere nicht mehr zur Verfügung stehen, die sich schon in einer Dyade befinden, wäre eine Verteilung von drei Dyaden mit gleich alten Tieren zu fünf Dyaden mit ungleich alten Tieren zu erwarten.

III.c.4 Individualisierte Beziehungen

Tabelle 8: Zusammenfassung der Hierarchiedaten bezüglich der Dyaden. Angegeben ist die Anzahl der Dyaden mit aufeinander folgenden Plätzen in der Dominanzfolge bzw. mit einem Individuum Abstand in der Dominanzfolge.

	Dyaden mit Tieren mit aufeinander folgenden Rängen	Dyaden mit einem Rang zwischen den Sozialpartnern
2003	2	2
2004	5	2

In Tabelle 8 sind die Anzahl der Dyaden dargestellt, in denen die Dyadenpartner aufeinander folgende Ränge in der Hierarchie innehatten, oder in der ein Hierarchieplatz in der Dominanzfolge zwischen den Tieren von einem der anderen Gruppenmitglieder besetzt war. Die Daten hierzu berechnen sich wie in Kapitel III.b.4 beschrieben. Die Hierarchien der einzelnen Volieren sind in

Beobachtende Untersuchungen

Tabelle 34 und Tabelle 35 dargestellt. Im Jahr 2003 waren in beiden Fällen jeweils zwei Dyaden vertreten, im Jahr 2004 bestanden 5 Dyaden aus Tieren in aufeinander folgenden Rängen, in zwei Dyaden war ein Rangplatz zwischen den Partnern. Hierbei ist zu beachten, dass die Daten nicht unabhängig sind, da teilweise zwei Dyaden in einer Voliere vorhanden sind.

III.c.5 Freiwilligkeit der Beziehungen

Tabelle 9: Anzahl der Dyaden in den Volieren (nach Jahrgängen getrennt)

	Volieren mit 2 Dyaden	Volieren mit 1 Dyade	Volieren mit 0 Dyaden
2003	2	0	1
2004	3	1	1

Tabelle 9 ist zu entnehmen, dass nicht alle Tiere dyadische, positive Beziehungen eingehen. In beiden Untersuchungsansätzen gab es Volieren, in denen nur eine Dyade oder keine Dyade vorhanden war. Im Jahr 2003 gab es zwei Voliere, in der alle Tiere in Beziehungen involviert waren, erst im Jahr 2004 nach der Neuzusammensetzung waren in drei Volieren alle Tiere in Sozialbeziehungen eingebunden.

III.c.6 Ergebnisse

Um die Präferenz der Sozialpartner über die Zeit hinweg zu betrachten, werden die erhobenen Daten in folgender Weise analysiert: Die Anzahl der ausgetauschten soziopositiven Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ zwischen den Gruppenmitgliedern werden danach aufgeteilt, ob sie innerhalb der Dyaden ausgetauscht werden oder mit einem der anderen Gruppenmitglieder. Eine statistische Auswertung der Ergebnisse ist aufgrund der Art der Datenaufnahme nicht möglich.

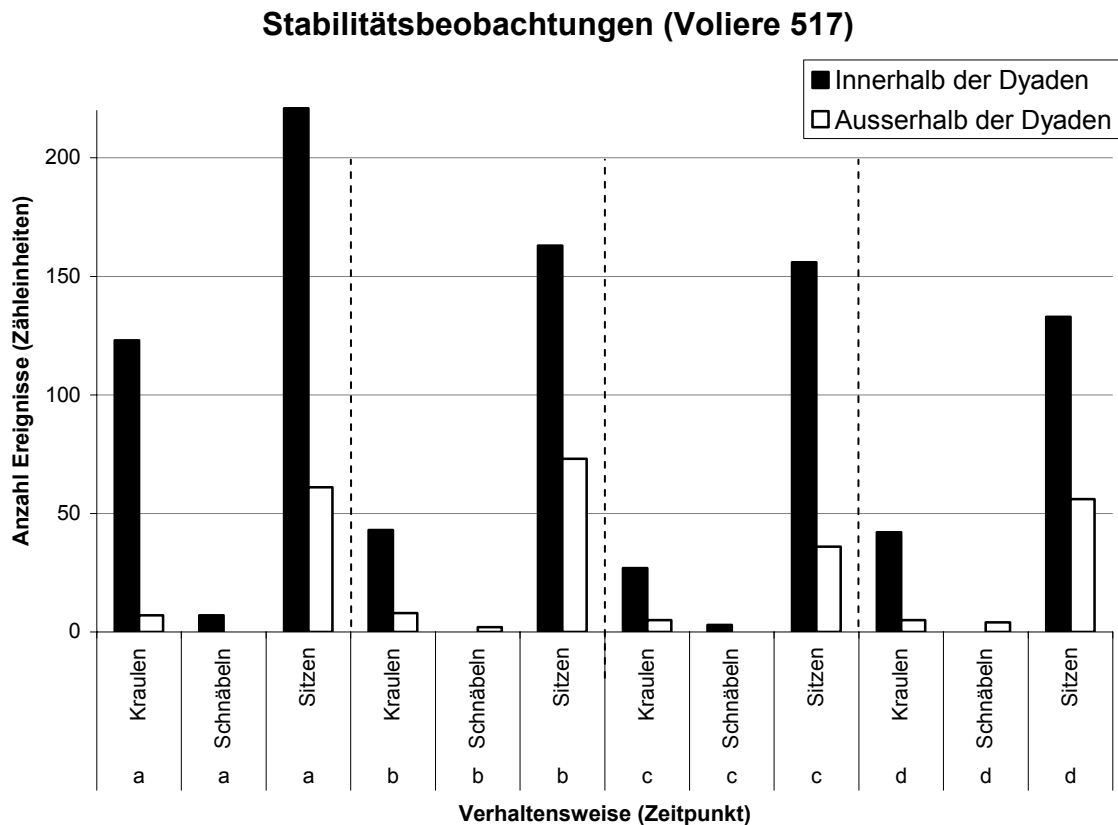


Abbildung 7: Ergebnisse der Stabilitätsbeobachtungen in Voliere 517. Die Anzahl der Ereignisse der jeweiligen Verhaltensweisen (Kraulen, Schnäbeln und Sitzen) sind getrennt nach dem Zeitpunkt des Beginns der Beobachtungen (a, b, c, d) für Interaktionen innerhalb und außerhalb der Dyaden aufgetragen.

Die Tiere der beiden Dyaden in Voliere 517 sitzen in jeder der Beobachtungsperioden bevorzugt beieinander. Auch beim Kraulen präferieren die Dyadenpartner einander gegenüber einem der anderen Tiere. Ebenso bevorzugen die Tiere einander beim Schnäbeln in der Beobachtungsperiode a und c, während diese Präferenz sich in den Beobachtungszeiten b und d nicht zeigt (siehe Abbildung 7).

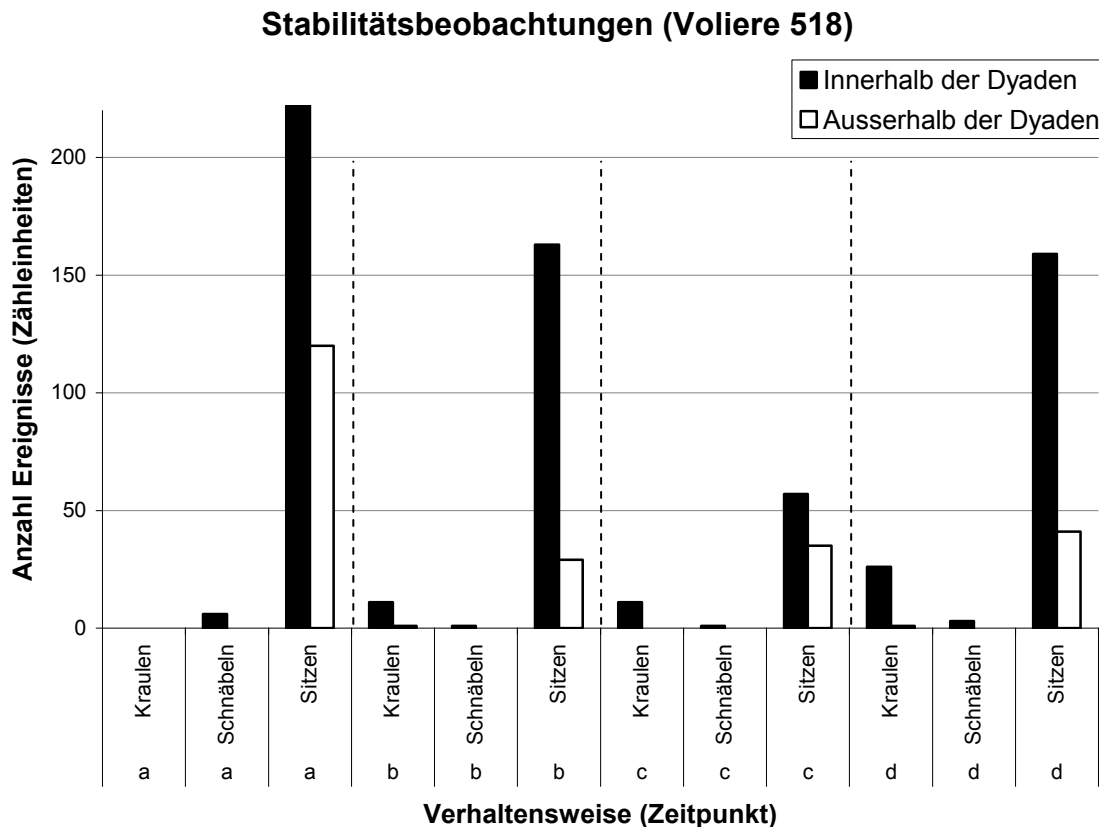


Abbildung 8: Ergebnisse der Stabilitätsbeobachtungen in Voliere 518. Die Anzahl der Ereignisse der jeweiligen Verhaltensweisen (Kraulen, Schnäbeln und Sitzen) sind getrennt nach dem Zeitpunkt des Beginns der Beobachtungen (a, b, c, d) für Interaktionen innerhalb und außerhalb der Dyaden aufgetragen.

Die Tiere in Voliere 518 bevorzugen ihre jeweiligen Dyadenpartner im Hinblick auf die Verhaltensweisen Sitzen, Schnäbeln und Kraulen – soweit diese letzte Verhaltensweise vorkam – in jeder der vier Beobachtungsperioden (siehe Abbildung 8).

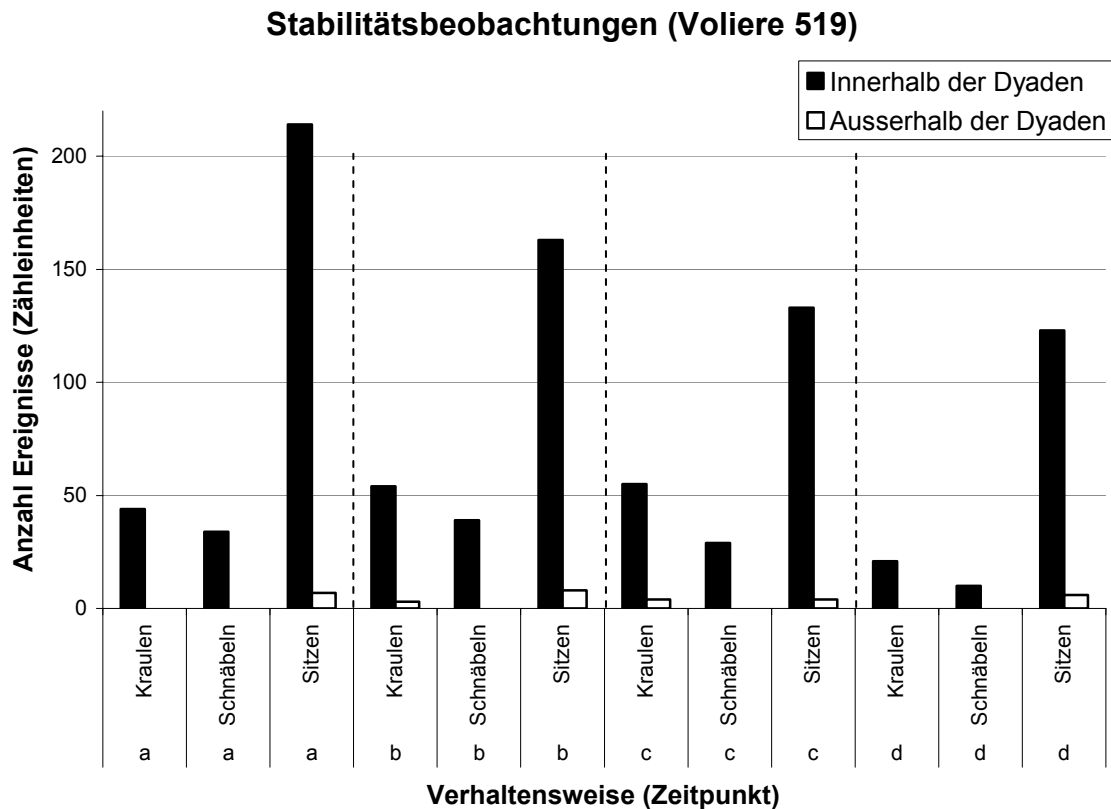


Abbildung 9: Ergebnisse der Stabilitätsbeobachtungen in Voliere 519. Die Anzahl der Ereignisse der jeweiligen Verhaltensweisen (Kraulen, Schnäbeln und Sitzen) sind getrennt nach dem Zeitpunkt des Beginns der Beobachtungen (a, b, c, d) für Interaktionen innerhalb und außerhalb der Dyaden aufgetragen.

In Voliere 519 zeigen die Tiere in jeder Beobachtungsperiode eine Präferenz für den jeweiligen Sozialpartner in den Verhaltensweisen Kraulen, Schnäbeln und Sitzen (siehe Abbildung 9).

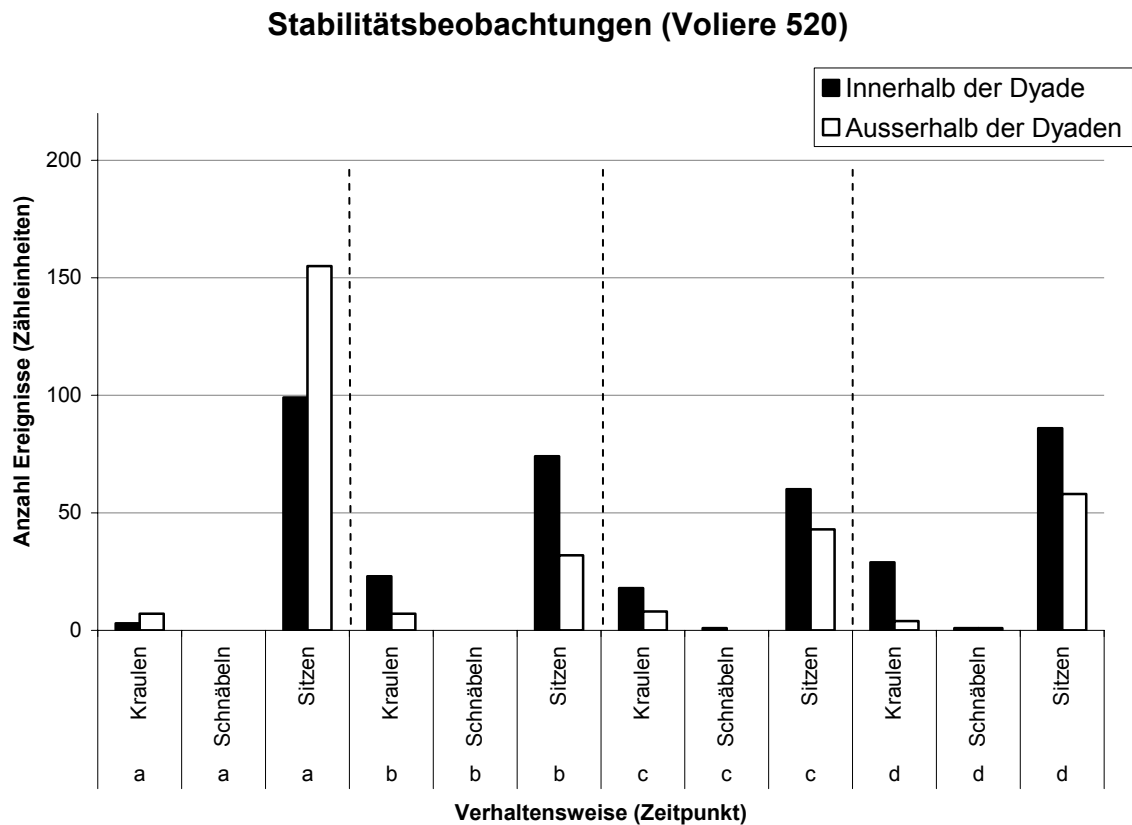


Abbildung 10: Ergebnisse der Stabilitätsbeobachtungen in Voliere 520. Die Anzahl der Ereignisse der jeweiligen Verhaltensweisen (Kraulen, Schnäbeln und Sitzen) sind getrennt nach dem Zeitpunkt des Beginns der Beobachtungen (a, b, c, d) für Interaktionen innerhalb und außerhalb der Dyaden aufgetragen.

In Voliere 520 zeigt sich ein weniger deutliches Bild der Stabilität der Dyade als dies in den anderen Volieren der Fall ist. In Beobachtungsperiode a bevorzugen sich die Sozialpartner in keiner der untersuchten Verhaltensweisen. In der zweiten, dritten und vierten Beobachtungsperiode zeigen die Tiere wieder einen vermehrten Austausch soziopositiver Verhaltensweise innerhalb der Dyade. Die einzige Ausnahme stellt hierbei das Schnäbeln in der vierten Beobachtungseinheit dar.

III.d Diskussion

III.d.1 Soziopositive und sozinegative Verhaltensweisen

Die Dohlen teilen sich in den vorhandenen Gruppen dyadisch im Hinblick auf soziopositives Verhalten auf und zeigen innerhalb dieser Dyaden keinen erhöhten Austausch von sozinegativem Verhalten. Diese Verteilung der

Beobachtende Untersuchungen

Sozialbeziehungen läuft konform mit der Forderung, dass die kleinste Einheit zur Untersuchung einer Beziehung die Zweierbeziehung sein sollte (Hinde 1979). Damit folgt die vorliegende Untersuchung dem Vorgehen bei der Untersuchung von Freundschaften bei Primaten (Cords 2002; Manson 1994), in denen als Grundlage für Freundschaften Dyaden gelten, in denen vermehrt affiliatives Verhalten ausgetauscht wird. Da die Dohlen in den jeweiligen Dyaden mehr miteinander Sitzen, Kraulen oder Schnäbeln, jedoch nicht vermehrt aggressive Verhaltensweisen austauschen, ist eine Grundlage für eine weitere Untersuchung dieser Dyaden als eventuelle Freundschaften gelegt.

III.d.2 Alterseffekte

Die Bevorzugung von gleich alten Bindungspartnern lässt sich durch das Alter beim ersten Kontakt der Tiere erklären. Die jüngeren Tiere waren erst drei Monate alt, also noch Jugendliche, während die älteren Tiere schon im fortpflanzungsfähigen Alter waren. Beim Menschen zeigt sich eine Ontogenese der Freundschaft (Selman 1984). Eventuell ist eine Ontogenese einer Bindung zwischen gleichgeschlechtlichen Dohlen ebenso vorhanden. Dies ließe darauf schließen, dass die jüngeren und die älteren Tiere eine Bindung unterschiedlich wahrnehmen und daher das Eingehen einer Bindung älterer Tiere mit jungen Tieren unwahrscheinlicher wird.

Ebenso sollte die Möglichkeit in Betracht gezogen werden, dass die jüngeren Tiere ältere Individuen als „Elterersatz“ ansehen könnten. Da die Tiere aus den Nestern genommen wurden, bevor sie flügge waren, fehlt den Dohlen die Zeit, in der sie von den Eltertieren geführt werden. Diese beträgt bei Dohlen etwa einen Monat (von Blotzheim 1993). Es ist möglich, dass die jüngeren Tiere beim Zusammenkommen mit den älteren Tieren diese als führende Individuen genutzt haben und somit keine gleichwertige Beziehung zwischen den Tieren zustande kommen konnte. Dennoch ändern sich Beziehungen mit der Zeit (Hinde 1997), daher gibt es Grund zu der Annahme, dass sich die Tiere, sobald alle erwachsen sind, in freundschaftsähnlichen Beziehungen zusammenfinden könnten.

III.d.3 Individualität

Ein wichtiges Element der Freundschaft ist die Individualität der partizipierenden Partner. In einigen Untersuchungen von Freundschaft bei Primaten war dieses Element nicht gegeben, weil die Hierarchie einen Einfluss auf

Beobachtende Untersuchungen

die untersuchten Beziehungen hatte (Manson 1994; Palombit et al. 2001). Um dieses Element bei Dohlen zu untersuchen, wurde der Dominanzstatus der jeweiligen Sozialpartner untersucht.

Obwohl die vorliegenden Daten nicht zu einer statistischen Auswertung des Zusammenhangs zwischen Hierarchieplatz der Individuen und einer dyadischen, soziopositiven Beziehung ausreichen, zeigt sich in Voliere 517, dass nicht immer in der Rangfolge benachbarte Tiere diese Beziehungen eingehen.

Zu einer weiteren Betrachtung müssten mehr Dyaden unter den gleichen Bedingungen untersucht werden. Da sich jedoch schon in dieser kleinen Stichprobe kein Hinweis auf einen Zusammenhang zwischen Rangplatz und Beziehung zeigt, kann vermutet werden, dass die Tiere sich nicht aufgrund von Dominanzbeziehungen, sondern aufgrund anderer Faktoren zu Dyaden zusammenschließen. Diese Tatsache lässt vermuten, dass die Sozialbeziehungen der Dohlen nicht auf der Rangordnung innerhalb der Volieren beruhen. Zumindest die Rolle innerhalb der Hierarchie würde dann keinen Einfluss auf die untersuchten Sozialbeziehungen haben. Um diese Vermutung weitergehend zu analysieren, wären Aussagen über die Stabilität der Beziehungen in anderen funktionalen Zusammenhängen erforderlich.

III.d.4 Freiwilligkeit

Nicht alle Dohlen sind in dyadischen, positiven Beziehungen involviert. Dies lässt auf die Tatsache schließen, dass das Eingehen dieser Beziehungen freiwillig geschieht. Es besteht die Möglichkeit, dass sich in einer Voliere keine Dyade bildet. Die Haltung der Dohlen führte also nicht zwangsweise zum Zusammenschluss der Tiere. In der Beobachtungsphase 2004 konnte in einer Voliere nur eine Dyade gefunden werden. Dies indiziert die Möglichkeit, dass Tiere sich nicht in einer Dyade zusammenzufinden müssen, auch wenn eine andere Dyade in der Voliere besteht.

Aus den Ergebnissen lässt sich daher ableiten, dass das Eingehen einer Sozialbeziehung auf freiwilliger Basis geschieht. Damit erfüllen die in dieser Arbeit untersuchten Sozialbeziehungen zwischen Dohlen das für eine Freundschaft erforderliche Element der Freiwilligkeit (Silk 2002).

III.d.5 Stabilität

Die Tiere in den Volieren 517, 518 und 519 weisen in mindestens zwei von drei ausgetauschten soziopositiven Verhaltensweisen eine über die gesamte beobachtete Zeit stabile Präferenz für ihren Sozialpartner auf. Die dyadischen Beziehungen in den Volieren 517 bis 519 blieben mindestens über 17 Monate erhalten. Dies entspricht ca. 10% der Lebenszeit einer Dohle, die auf etwa 12 Jahre geschätzt wird (von Blotzheim 1993). Dieses Ergebnis lässt darauf schließen, dass die Dyaden über die Zeit stabil sind und damit dem für eine freundschaftsähnliche Beziehung geforderten Element der Stabilität (Silk 2002) entsprechen.

Die Untersuchungen in Voliere 520 verdeutlichen einen weiteren Aspekt, der für die Stabilität einer Beziehung wichtig sein kann. Die Tiere waren in der Beobachtungsperiode a nicht nachweisbar Teil einer Dyade. In den weiteren Beobachtungen ist jedoch eine Präferenz der Tiere für ihren Sozialpartner im Sitzen und Kraulen zu erkennen. Die Tiere haben sich also erneut zu der ursprünglichen Dyade zusammengefunden. Eine Versöhnung von Tieren nach einer aggressiven Auseinandersetzung wird als Mitteilung der Wichtigkeit der Beziehung angesehen (Aureli et al. 2002). Auch die Dohlen haben sich nach einer Zeit der Nichtpräferenz wieder zu einer Dyade zusammengeschlossen. Dies stellt ein weiteres Indiz dafür dar, dass die Beziehung den beteiligten Individuen wichtig genug war, um sie wieder zu etablieren.

IV Mutualistische Kooperation

IV.a.1 Einleitung

Kooperation ist einer der Vorteile von Gruppenleben (Barnard 2004). Es gibt mehrere Arten von Kooperation. Eine davon ist die mutualistische Zusammenarbeit, bei der beide Kooperationspartner gleichzeitig für dieses Verhalten belohnt werden. Aufschlüsse über die Kooperation der Dohlen werden aus einem Versuch mit einer Futterkooperationsbox ermittelt, bei der zwei Dohlen nebeneinander auf einer Stange sitzen müssen, um Futter zu erhalten.

Diese Art des Versuchs könnte jedoch einen Zirkelschluss beinhalten. Die Grundlage für die Bestimmung der Sozialpartnerschaften war die gegenseitige Bevorzugung zweier Tiere bei den Verhaltensweisen sitzen, kraulen und schnäbeln. Da in dem Versuch zur mutualistischen Kooperation zwei Tiere nebeneinander sitzen, um das Futter zu erhalten, könnte dieses Sitzen für die Tiere nichts anderes sein, als das Nebeneinandersitzen an anderen Stellen in der Voliere auch.

Um diese Problematik aufzuklären, wurde anschließend an die eigentlichen Versuche ein Kontrollversuch durchgeführt, bei dem ein Tier allein an das Futter kommen kann. Fressen die Tiere hierbei häufiger allein, ist zu vermuten, dass das Zusammensitzen zum Erlangen des Futters eine andere Qualität aufweist, als das sonstige Sitzen.

IV.a.2 Material und Methode

IV.a.2.1 Kooperation

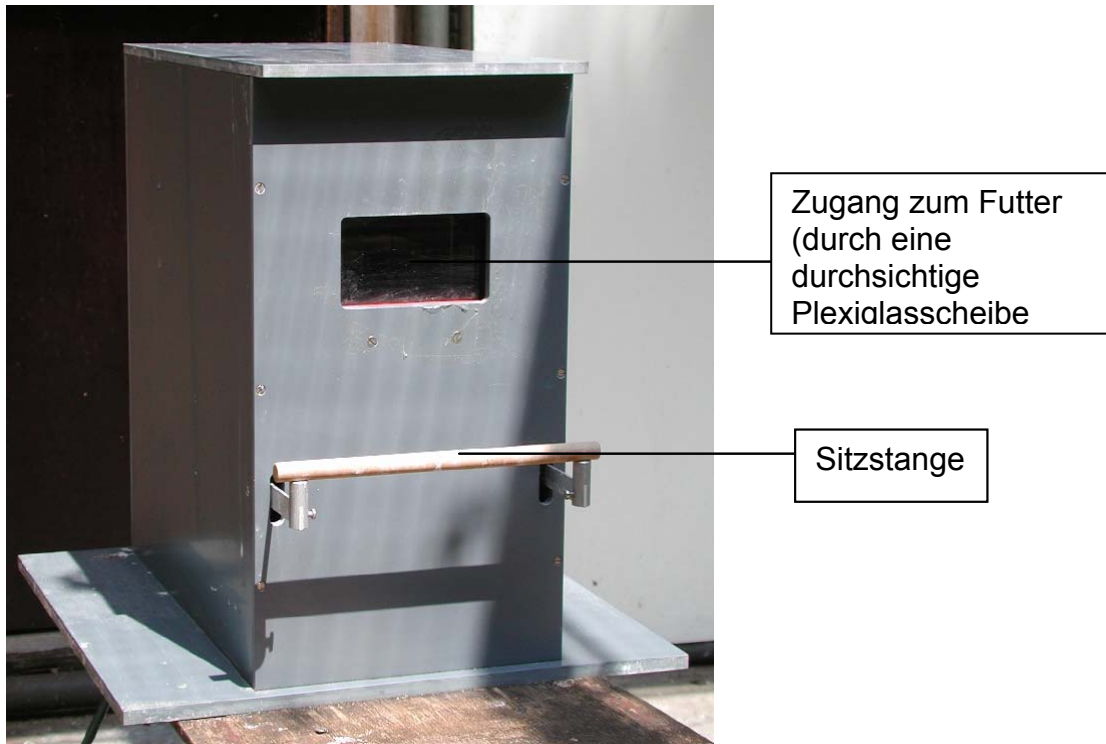


Abbildung 11: Futterkooperationsbox

In diesem Versuch mussten zwei Tiere kooperieren, um Futter zu erhalten, das in der oben abgebildeten Box hinter einer durchsichtigen Plexiglasscheibe lag. Diese war so lange geschlossen, bis sich ein Gewicht von mehr als 300g (eine Dohle in Bielefelder Haltungsbedingungen wiegt zwischen 180 und 250g) auf der Sitzstange befand. Mittels eines Hebelmechanismus wurde die Plexiglasplatte angehoben und die auf der Stange sitzenden Tiere konnten aus der Schale, die sich hinter der Scheibe befand, fressen.

Die Gewöhnung an die Futterkooperationsbox erfolgte in mehreren Schritten. Zuerst wurde die Box in die Voliere gestellt. Der Mechanismus wurde blockiert, so dass die Scheibe ständig offen und das Futter erreichbar war. Die Futterschalen, aus denen die Tiere sonst ihr Frischfutter bekamen, wurden auf die Box gestellt, da die Tiere das Frischfutter bevorzugten und so einen Anreiz hatten, sich der Box zu nähern. Der Gewöhnung an die Anwesenheit der Box und dem Fressen auf der Box folgte in allen Volieren die nähere Exploration der Box selbst, so dass das Futter auch aus der Box angenommen wurde. Sobald die Dohlen regelmäßig aus der Box fraßen, wurde der Mechanismus freigegeben, so dass die Dohlen für ihr

Mutualistische Kooperation

Futter kooperieren mussten. Sobald sie dies taten, wurde an zwei aufeinander folgenden Tagen am Vorabend sämtliches Futter aus der Voliere entfernt und am nächsten Tag Futter in die Box gegeben, woraus die Tiere ihre Nahrung beziehen mussten. Für jeweils vier Stunden wurde die Box gefilmt und das Futter nach zwei Stunden aufgefüllt. Anschließend (mit keiner bis zwei Stunden Verzögerung) wurde das normale Futter wieder in den Volieren aufgestellt. Gezählt wurde jeweils, wie oft ein Tier sich zu einem anderen dazusetzt, das schon auf der Stange der Kooperationsbox saß.

Dieser Versuch und der Kontrollversuch fanden nach der Neuzusammensetzung der Tiere statt, es liegen somit nur die Daten der Dyaden der Beobachtungsphase 2004 vor.

Die statistische Auswertung der Versuche erfolgte mit Hilfe des Binominaltests. Dabei wurden nur die Tiere berücksichtigt, die im Versuch kooperierten, bzw. in der Kontrolle zum Versuch an der Kooperationsbox Futter erlangt hatten. Die Tiere, die sich nicht zu einem anderen Tier setzten, um an Futter zu gelangen, wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt, da sich nicht die Frage stellt, ob die Dohlen kooperieren, sondern mit wem sie kooperieren. Da sich außer dem Sozialpartner zwei andere Tiere zu dem Dohle auf die Stange zum Fressen setzen können, liegt die Wahrscheinlichkeit für den Sozialpartner als kooperierendes Tier bei einem Drittel, also 33,33%. Dementsprechend wurde als Testanteil des Binominaltests bei der Analyse der Kooperationen jeweils 0,666 angenommen. Der Testanteil ist die Wahrscheinlichkeit, gegen die die erwartete relative Häufigkeit der einen (von zwei) Ausprägungen getestet wird.

Die Analyse, ob die Tiere eher alleine fressen als mit einem der anderen Tiere, wurde ebenfalls mit einem Binominaltest durchgeführt. Hier wurde der für den Binominaltest typische Testanteil von 0,5 beibehalten. Die Fragestellung lautete hier: Frisst ein Tier eher alleine oder mit einem anderen Tier? Hieraus ergeben sich zwei Möglichkeiten.

IV.a.2.2 Kontrollversuch

Im Kontrollversuch wird die Scheibe vor dem Futter derart arretiert, dass ein Tier allein fressen kann. Alles andere Futter wird am Abend vor dem Versuch aus der Voliere entfernt. Genau wie bei dem Kooperationsversuch wird vier Stunden gefilmt, wobei das Futter nach zwei Stunden aufgefüllt wird. Nach dem

Mutualistische Kooperation

Kontrollversuch werden die üblichen Futterspender mit Futter wieder in die Voliere gestellt (variabel nach 10 Minuten bis 2 Stunden nach Versuchsende).

IV.a.3 Ergebnisse

IV.a.3.1 Kooperation

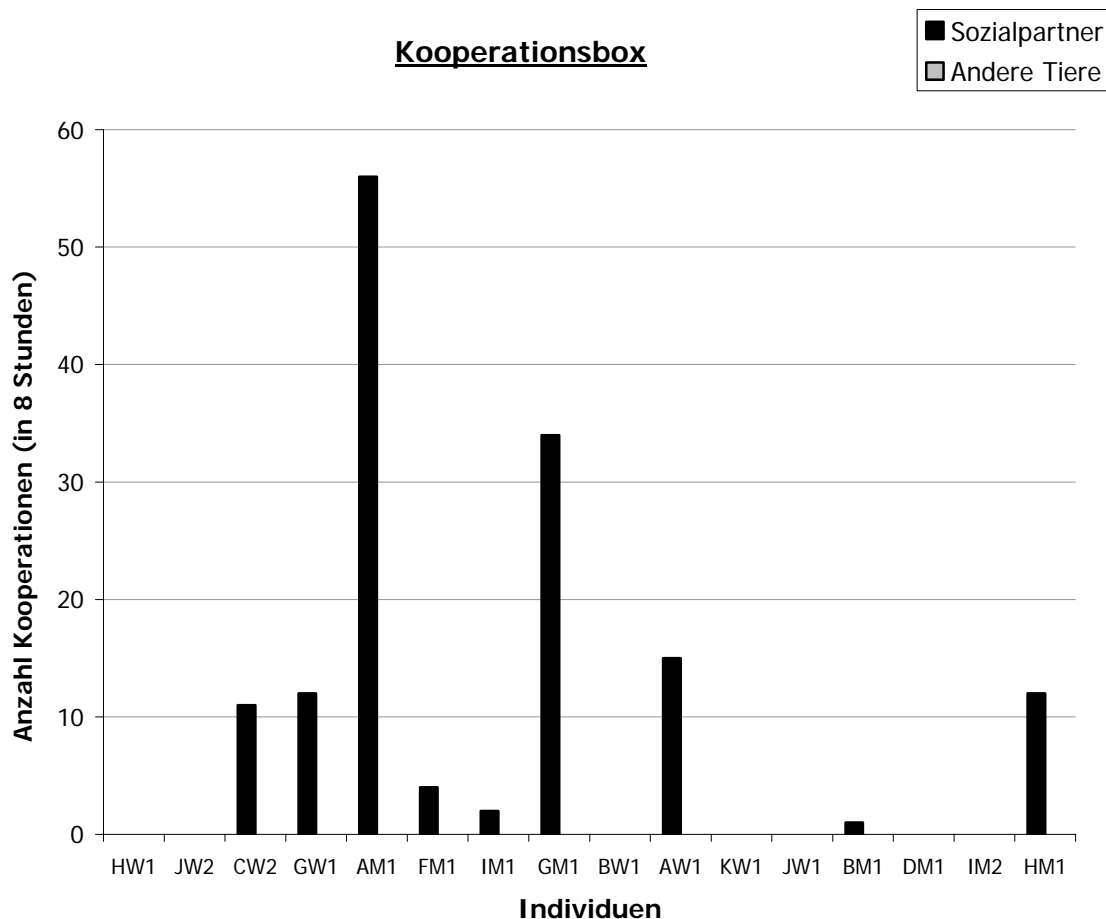


Abbildung 12: Ergebnisse des Kooperationsboxversuches. Sofern die Tiere kooperieren, bevorzugen sie den Sozialpartner (Binominaltest; $n=9$; $x=0$; Testanteil=0,666; $p<0,05$)

Die Ergebnisse des Kooperationsversuches verdeutlichen eine Bevorzugung des Sozialpartners gegenüber anderen Tieren in der Voliere (Abbildung 12). Keines der Tiere kooperiert mit einem anderen Tier als mit seinem Sozialpartner.

Mutualistische Kooperation

IV.a.3.2 Kontrollversuch

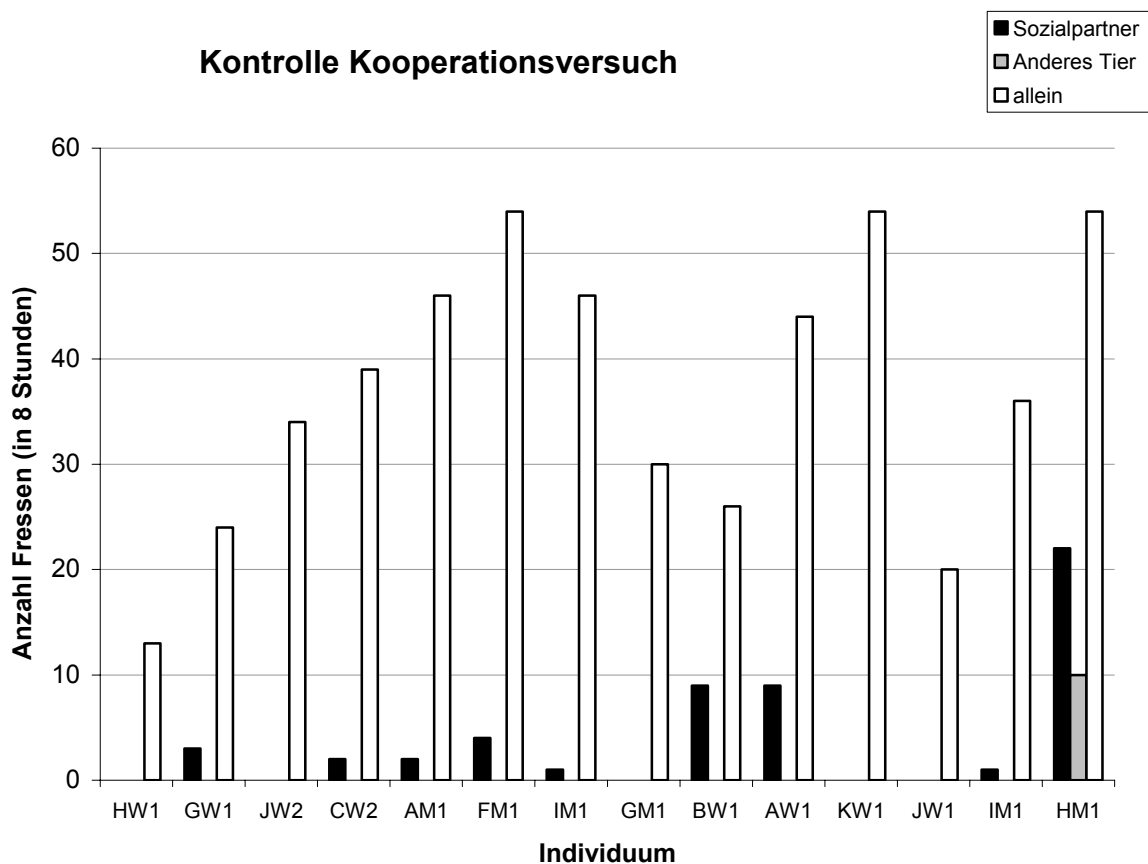


Abbildung 13: Ergebnisse der Kontrolle zum Kooperationsboxversuches. Die Tiere fressen häufiger allein als mit anderen Tieren zusammen (Binominaltest; $n=14$; $x=0$; Testanteil=0,5; $p<0,01$). Wird ausschließlich das kooperative Fressen analysiert, zeigt sich eine signifikante Präferenz der Tiere, mit ihrem Sozialpartner zu fressen (Binominaltest; $n=9$; $x=0$; Testanteil=0,666; $p<0,05$)

Während des Kontrollversuch zur mutualistischen Kooperation bevorzugten die Tiere es, allein zu fressen. Die Tiere zeigten auch hier beim zusammen Fressen eine signifikante Präferenz für ihren Sozialpartner (siehe Abbildung 13). Lediglich eines der Tiere kooperiert mit einem anderen Individuum als dem Sozialpartner. Da dieses Tier mehr als doppelt so oft mit dem Sozialpartner als zusammengenommen mit den anderen Tieren kooperiert, wird auch dieses Tier in der statistischen Auswertung als den Sozialpartner präferierend angenommen.

IV.a.4 Diskussion (Kooperation und Kontrollversuch)

Anhand des Versuchs zur mutualistischen Kooperation zum Futtererwerb lässt sich schließen, dass die Dohlen ihre Präferenz für den jeweiligen Sozialpartner beibehalten, wenn eine Kooperation mit einem anderen Tier

Mutualistische Kooperation

notwendig ist. Somit zeigt sich eine Stabilität der Beziehung über den für die Tiere „alltäglichen“ Kontext in der Situation in den Volieren. Diese Stabilität ist ein weiterer Indikator dafür, dass die Tiere individualisierte Beziehungen haben. Die Bevorzugung des Sozialpartners zeigt sich in verschiedenen funktionalen Zusammenhängen. Während der Kontrollversuche, in dem es den Tieren freigestellt war, ob sie allein fraßen oder mit einem anderen Tier zusammen, präferierten die Dohlen es, allein zu fressen. Analysiert man jedoch die in diesem Versuch vorhandenen Daten bezüglich des gemeinsamen Fressens, zeigen die Tiere auch hier eine deutliche Bevorzugung des Sozialpartners gegenüber den anderen Tieren in der Voliere.

Dieser Versuch deutet weiterhin erneut auf die Freiwilligkeit der Beziehung hin. Besonders der Kontrollversuch ist hierfür ein Indikator. Obwohl die Tiere hier nicht zusammen fressen mussten, sondern allein Nahrung bekommen konnten, fraßen viele Tiere zusammen mit ihrem Sozialpartner.

V Reziproke Kooperation

V.a Einleitung

Ein wichtiges Element einer soziopositiven, dyadischen Beziehung ist die Wechselseitigkeit dieser Partnerschaft (Cords 2002; Manson 1994). Dabei kann es sein, dass die zeitliche Koordination dieser Reziprozität wichtig ist. Im Beispiel der gegenseitigen Fellpflege von Weißgesicht-Kapuzineraffen (*Cebus capucinus*) ist diese zeitliche Koordination folgendermaßen beschrieben: Umso länger der Initiator der Fellpflege diese durchführt, umso eher beginnt der Empfänger seinerseits, das Fell des Initiator zu pflegen. Ebenso ist die Länge des Pflegeverhaltens der beteiligten Partner innerhalb einer zeitlich zusammenhängenden Einheit gegenseitiger Pflege positiv korreliert (Manson et al. 2004). Aber auch tolerierter Diebstahl (de Waal 2000) oder gegenseitiges Füttern (de Kort et al. 2003) ist ein Zeichen für eine Bindung zwischen den beteiligten Individuen. In der Untersuchung der Beziehungen zwischen Dohlen wurde im Versuch zur mutualistischen Futterkooperation (siehe Abschnitt IIV) die Kooperationsbereitschaft der Tiere analysiert, wenn beide Partner gleichzeitig mit Futter belohnt wurden. Im Experiment zur reziproken Kooperation wird die Bereitschaft zur Kooperation getestet, wenn die Tiere nicht gleichzeitig belohnt werden.

V.b Material und Methode

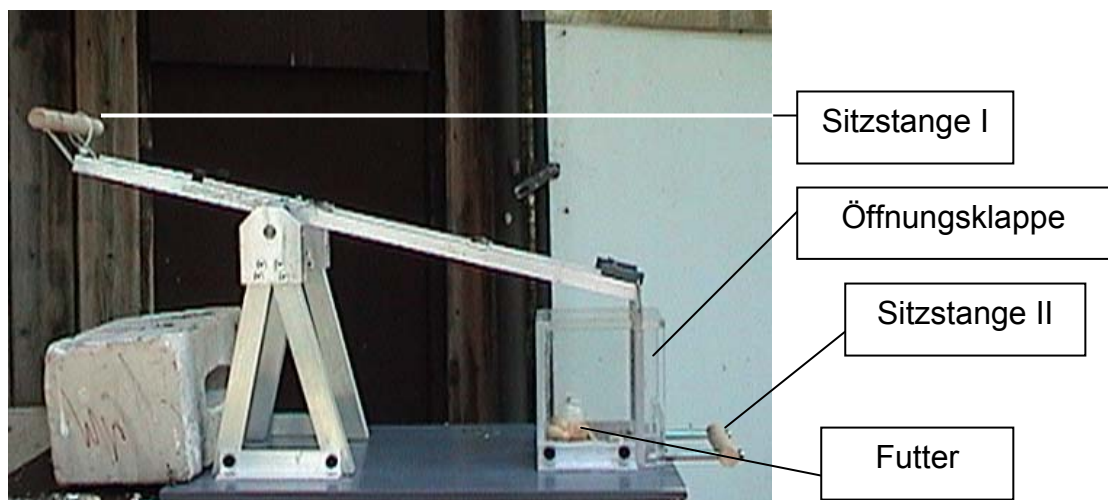


Abbildung 14: Kooperationswippe

Reziproke Kooperation

Mit Hilfe einer Kooperationswippe (siehe Abbildung 14) konnten die Dohlen durch Kooperation Futter erhalten. Wenn eines der Tiere sich auf die Sitzstange I setzte, öffnete sich die Klappe des durchsichtigen Futterbehälters. Ein anderes Tier konnte dann, wenn es auf Sitzstange II saß, fressen. Sobald das Tier von Sitzstange I aufflog, schloss sich der Futterbehälter und das Tier auf Sitzstange II konnte nicht mehr an das Futter gelangen.

Auch die Gewöhnung an die Kooperationswippe erfolgte in mehreren Schritten. Zuerst wurde die Klappe im offenen Zustand befestigt, so dass die Dohlen sich an die neue Futterquelle gewöhnen konnten. Auch an Sitzstange I wurde Futter befestigt, damit die Tiere diese Stange als Sitzgelegenheit anerkannten. Dann wurde an mehreren Tagen die Klappe immer weiter heruntergelassen, bis die Klappe des Futterbehälters verschlossen war. Auch in dieser Zeit wurde weiterhin Futter an Sitzstange I befestigt, damit die Tiere sich trotz deren Beweglichkeit auf die Stange setzten.

An dem Abend vor dem jeweiligen Versuchstag wurde sämtliches Futter aus der Voliere entfernt. Am Versuchstag wurde Futter in den Futterbehälter verbracht und zwei Stunden lang das Verhalten der Tiere beobachtet.

Hierbei wurde folgendes Verhalten beobachtet und den jeweiligen Tieren zugeordnet:

- Sitzen der Tiere auf den Stangen der Kooperationswippe
- Fressen
- Nahrung fallenlassen
- Nahrung vom Boden aufnehmen und fressen

Dieser Versuch fand nach der Neuzusammensetzung der Tiere statt, es liegen somit nur die Daten der Dyaden der Beobachtungsphase 2004 vor.

V.c Ergebnisse

In Voliere 513 und 517 lernten die Tiere trotz intensiven Trainings nicht die Funktionsweise der Kooperationswippe. Daher stehen lediglich Ergebnisse der anderen Volieren zur Verfügung.

Aus den Daten in Tabelle 10, Tabelle 11 und Tabelle 12 wird deutlich, dass die Tiere sich auch allein auf die Stange der Versuchsanordnung setzen. Es konnte kein aggressives Verhalten im Zusammenhang mit dem Hinfliegen und sich auf die Stange Setzen beobachtet werden.

Reziproke Kooperation

Tabelle 10: Ergebnisse der Kooperationswippennutzung in Voliere 518 (Dyaden sind farblich hervorgehoben)

		Nehmen				
		AM1	FM1	IM1	GM1	allein
Sitzen	AM1	-	0	0	0	15
	FM1	1	-	10	0	0
	IM1	1	1	-	17	55
	GM1	0	0	0	-	1

Die Tiere in Voliere 518 benutzen die Kooperationswippe, um sich Nahrung zu verschaffen. Dabei kooperieren jedoch nicht hauptsächlich die Sozialpartner miteinander (siehe Tabelle 10).

Tabelle 11: Ergebnisse der Kooperationswippennutzung in Voliere 519 (Dyaden sind farblich hervorgehoben)

		Nehmen				
		BW1	AW1	KW1	JW1	allein
Sitzen	BW1	-	0	1	0	30
	AW1	0	-	0	0	27
	KW1	0	0	-	0	0
	JW1	0	0	0	-	0

Aus den Daten in Tabelle 11 kann man erkennen, dass die Tiere die Kooperationswippe nicht nutzen, um Futter zu erhalten. Die Individuen BW1 und AW1 sitzen 30- bzw. 27-mal allein auf der Stange sitzen. Hierbei ist die Box offen, wodurch die anderen Tiere in der Voliere fressen könnten, was nicht der Fall ist.

Tabelle 12: Ergebnisse der Kooperationswippennutzung in Voliere 520 (Dyaden sind farblich hervorgehoben)

		Nehmen				
		IM2	BM1	DM1	HM1	allein
Sitzen	IM2	-	0	2	0	10
	BM1	4	-	3	0	9
	DM1	1	0	-	0	3
	HM1	2	0	0	-	3

Die Individuen in Voliere 520 kooperieren miteinander, um Futter aus der Wippe zu bekommen (siehe Tabelle 12). Dabei arbeiten jedoch nicht nur die Sozialpartner miteinander. Die Bedingungen für eine reziproke Kooperation sind nicht erfüllt.

V.d Diskussion

Die Ergebnisse der Versuche mit der Kooperationswippe lassen darauf schließen, dass die Dohlen in dieser Versuchsanordnung nicht reziprok kooperieren. Dieser Befund kann mehrere Gründe haben. Die Tiere in Voliere 513 und 517 haben nicht gelernt, die Kooperationswippe zu bedienen. Zwei Tiere in Voliere 519 setzten sich zwar auf die Stange, wodurch sich die Futterbox öffnete, jedoch nahm keines der anderen Tiere Futter aus der Box. Auch in den anderen Volieren kam dieses Verhalten vor. Diese Beobachtung legt die Vermutung nahe, dass die Tiere die Funktionsweise der Versuchsanordnung nicht verstanden haben. Diese Versuchsanordnung wurde schon zuvor benutzt (Tebbich et al. 1996), wobei die in dem Experiment untersuchten Keas (*Nestor notabilis*) die Funktionsweise der Apparatur augenscheinlich verstanden haben.

Ein weiterer Grund kann sein, dass die Tiere nicht reziprok kooperieren, wenn es um den Nahrungserwerb geht.

VI Soziale Unterstützung

VI.a Einleitung

Eine soziopositive Beziehung kann sich in verschiedenen Weisen für den Beobachter zeigen. Soziopositive Verhaltensweisen wie gegenseitiges Kraulen, Lausen, Putzen oder auch nah beieinander Sitzen oder Schlafen werden als starkes Indiz für eine solche Beziehung herangezogen (Clutton-Brock et al. 1976; Cords 2002). In Untersuchungen an Schweinsaffen (*Macaca nemestrina*) haben die Individuen einen verlangsamten Herzschlag, wenn sie gekrault werden (Boccia et al. 1989). Das zeigt, dass die Tiere entspannt sind. Somit wirkt sich das Kraulen auch auf der physiologischen Ebene positiv aus. Ein weiterer Ausdruck einer soziopositiven Beziehung ist die Unterstützung von Sozialpartnern in verschiedenen sozialen Kontexten, die für das Individuum Stress bedeuten (Sachser et al. 1998).

Die soziale Unterstützung von Sozialpartnern bei Dohlen ist Gegenstand der folgenden Untersuchung. Die Tiere werden einer ihnen unbekanntem Situation ausgesetzt, wobei sie in einer von vier Versuchsbedingungen zusammen mit ihrem Sozialpartner sind. Die Analyse der Differenz der Corticosterongehalte im Blut der Tiere vor und im Versuch gibt Auskunft, ob die Tiere in der Gegenwart ihres Partners einen weniger hohen Anstieg des Stresslevels haben, als ohne ihren Partner. Ist dies der Fall, gewähren sich die Tiere soziale Unterstützung. Die Hypothese in dieser Untersuchung ist die, dass in der Versuchsbedingung, in der die Dohlen in der Anwesenheit des Sozialpartners der unbekanntem Situation ausgesetzt sind, ein weniger hoher Anstieg des Corticosterongehaltes im Blut der Versuchstiere zu finden ist als in den anderen Versuchsbedingungen.

VI.b Material und Methode

VI.b.1 Versuchsansatz

Um das Ausmaß der sozialen Unterstützung zwischen den Beziehungspartnern zu bestimmen, wurden die Tiere einer ihnen unbekanntem Situation ausgesetzt. Diese war der Aufenthalt in einem den Dohlen unbekanntem, kleinen Käfig, der an einem Ort untergebracht war, den die Tiere noch nie

gesehen hatten. Der Versuchskäfig (83cm x 39cm x 27cm, die Vorderfront war mit einem Gitter versehen, alle anderen Seiten waren aus undurchsichtigem Plastik) wurde durch ein Gitter in zwei Hälften getrennt.



Abbildung 15: Versuchskäfig (ohne Mitteltrennung)

In dem Versuch wurde das Fokustier in die eine Hälfte des Käfigs gesetzt, die andere Hälfte enthielt das der Versuchssituation entsprechende Subjekt/Objekt (siehe Versuchsbedingungen).

Die vier Versuchsbedingungen waren die folgenden:

- a) Die Dohle war allein (die zweite Käfighälfte war leer).
- b) In der zweiten Käfighälfte war ein bekanntes Objekt, das auch in der Heimatvoliere der Tiere vorhanden war.
- c) In der zweiten Käfighälfte war der Sozialpartner der Dohle.
- d) In der zweiten Käfighälfte war eine dem Fokustier unbekannte Dohle.

Die Versuchsreihenfolge wurde per Zufall bestimmt, so dass Reihenfolge-Effekte vermieden wurden.

VI.b.2 Versuchsdurchführung

Um das Ausmaß des Stresses in der neuen Situation zu bestimmen, wurden für jeden Versuch von jedem Tier zwei Blutproben (30µl – 200µl) entnommen. Die erste Probe enthält Informationen über den Stresslevel des jeweiligen Tieres vor dem Versuch, also in der normalen Sozialsituation. Dazu wurde das Tier innerhalb

von drei Minuten, nachdem die Experimentatoren die Heimatvoliere des Versuchstieres betreten hatten, eingefangen und die Blutprobe entnommen. Diese Prozedur war in allen Versuchen erfolgreich in drei Minuten beendet.

Danach wurde das Fokustier in den Versuchskäfig verbracht, ebenso die dem jeweiligen Versuch entsprechende andere Dohle bzw. das Objekt. Die Versuche dauerten je drei Stunden. In dieser Zeit wurde der Versuchskäfig gefilmt, die erste halbe Stunde dieses Filmmaterials wurde ausgewertet (siehe Ergebnisse). Nach Ablauf von drei Stunden, in denen die Versuchsbedingungen aufrecht erhalten wurden, wurde dem Fokustier erneut Blut abgenommen, wobei darauf geachtet wurde, dass die Blutabnahme innerhalb von drei Minuten nach Betreten der Versuchsanlage abgeschlossen war. Direkt nach der Blutentnahme wurden alle im Versuch beteiligten Tiere in ihre jeweiligen Heimatvolieren zurückgebracht.

Das Blut wurde zentrifugiert (10 min, 13.000 Umdrehungen/min, Biofuge-Heraeus), danach bei -70°C eingefroren und bis zur weiteren Analyse mittels Radioimmunoessay bei dieser Temperatur belassen.

VI.b.3 Radioimmunoessay

VI.b.3.1 Analyseprotokoll

1.Tag

Im ersten Schritt dieser Hormonauswertung wurde das jeweils in der Probe vorhandene Plasma mit Phosphatpuffer (0,1M, pH 7, PBSG) auf 300 μl aufgefüllt. Neben den eigentlichen Proben wurden zur Überprüfung der Qualität der Messung zwei Leerproben, in denen sich je 300 μl Puffer befanden, und zwei Kontrollproben mit jeweils bekanntem Corticosterongehalt mitgeführt.

In einem zweiten Schritt wurden 10 μl recovery label (radioaktiv markiertes Corticosteron) zu den Proben gegeben. Diese Menge des recovery labels entspricht einer Menge von 13500 counts (Zähleinheit beim Auswerten der Proben im Counter, der die Radioaktivität in der Probe misst). Dieser Schritt diente zur Überprüfung der Rate, mit der das Corticosteron in den Proben später wieder identifiziert wurde. Raten um 50% Reidentifikation weisen auf eine schlechte Rate hin, ab 70% ist die Rate akzeptabel und eine weitere Auswertung ist möglich (pers. Mitteilung I. Schwabl). Weiterhin wurden drei Testproben, die ausschließlich

10µl recovery label (13500 counts) und 4ml Szintillatorflüssigkeit (Perkin Elmer Life and Analytical Sciences, Ultima Gold, europ. Pat.: 0-176-281) angesetzt. Diese wurden später als Referenzgröße zur Bestimmung der Reidentifikationsrate des markierten Hormons im Counter (Beckmann LS-6000 IC) eingesetzt. Diese Testproben blieben im Weiteren unbehandelt. Nun wurden die Proben für ca. 5 Stunden unter Kühlung inkubiert. Der letzte Schritt am ersten Tag bestand in der Zufügung von jeweils 4ml Dichlormethan, wonach für ca. 8 sec. mit Hilfe einer Vortex (Bender Hobein AG, Modell K-550-GE; Stufe 1) gemischt wurde. Die Proben wurden über Nacht gekühlt inkubiert.

2.Tag

Der zweite Tag beinhaltete die Extraktion des Hormons. Hierzu wurden die Proben zunächst zentrifugiert (Beckmann Modell J-6 Centrifuge; 3000 rpm, 15 min). Zum Dekantieren der organischen Phase, in der das Hormon gelöst ist, wurde jede Probe kurz in einem Gemisch aus Trockeneis und Spiritus gekühlt, wobei die Probe ständig gedreht wurde, so dass die wässrige Phase am Reagenzglas gefror. Die Flüssigkeit wurde mit Stickstoff abgedampft. Die zweite Extraktion erfolgte sofort anschließend, wobei dieses Mal jedoch 2 ml Dichlormethan benutzt wurden, wonach die Proben 10 min geschüttelt wurden. Ansonsten wurden die Arbeitsschritte der ersten Extraktion wiederholt. Die so gewonnene Proben inkubierten über Nacht, nachdem 300µl Puffer (s.o.) zugefügt und die Probe erneut kurz zentrifugiert wurde (Hettich Zentrifugen, Rotixa 50 RS; 1000 rpm, 2 min). Das Zentrifugieren diente dabei dazu, eventuell am Rand verbliebene Reste in die Probe zu bringen.

3.Tag

Zur Bestimmung der Reidentifikationsraten wurden von jeder Probe 80µl Flüssigkeit abgenommen. Nach einer Inkubationszeit von ca. 4 Stunden wurden diese in den Counter gegeben, wo die Anzahl der radioaktiven Corticosteronmoleküle bestimmt wird. Die hierbei ermittelten Reidentifikationsraten dienten zur Korrektur der später im Counter gezählten Menge des Hormons. Die Analyse der Proben wurde fortgesetzt, indem die Proben in je zwei Aliquots zu 100µl aufgeteilt wurden. Diese wurden später beide gezählt und es wurde ein Mittelwert aus beiden Datenpunkten ermittelt. Dieses Verfahren diente der

größeren Genauigkeit und zur Sicherheit, falls Messfehler im Gerät auftauchten. Zusätzlich zu den Proben wurden folgende Standardproben hergestellt:

- Referenzprobe: 100µl markiertes Hormon mit 15.000 counts und 200µl Puffer
- Nichtspezifische Bindung: 100µl markiertes Hormon mit 15.000 counts und 200µl Puffer, zu dieser Probe wurde am nächsten Tag Aktivkohle gegeben. Diese Probe diente zur Überprüfung der Bindungsfähigkeit der Kohle, die alles (weil nicht gebundenes) Hormon in dieser Probe binden sollte.
- Spezifische Bindung: 100µl markiertes Hormon mit 15.000 counts, 100µl Antikörperserum und 100µl Puffer. In dieser Probe wurde die Bindungsfähigkeit des Antikörpers überprüft, der vollständig in Bindung gehen sollte und somit das gesamte markierte Hormon bindet, so dass diese Probe 15.000 counts während der Zählung erreichen sollte.

Zusätzlich zu diesen Standardproben wurde eine doppelte Verdünnungsreihe erstellt, in der die folgenden Konzentrationen des markierten Hormons enthalten waren: 1000 pg, 500 pg, 250 pg, 125 pg, 62,50 pg, 31,25 pg, 15,625 pg, 7,80pg, 3,90 pg und 1,95 pg markiertes Hormon enthalten sind. Anhand dieser Proben wurde eine Standardkurve errechnet, die dazu diente, die Messwerte (counts) einer bestimmten Menge des Hormons zuzuordnen. Zu den je zwei Mal 100µl Probe wurde pro Probe 100µl markiertes Hormon und 100µl Antikörper gefügt. So inkubierten die Proben für weitere 19-20 Stunden.

4. Tag

Die Analyseschritte des vierten Tages fanden unter Kühlung statt (Kühlraum, 4°C). Zu der Referenzprobe wurden 500µl Puffer gefügt, zu allen anderen Proben 500µl Kohlelösung. Die Proben wurden für 14 min inkubiert, währenddessen die Aktivkohle wirkte, danach wurden die Proben zentrifugiert (Hettich Zentrifugen, Rotixa 50 RS; 4117 rpm, 10 min, 4°C). Der Überstand wurde dekantiert und die Proben in Szintillationsgefäße gegeben, 4 ml Szintillationsflüssigkeit (s.o.) wurde zugefügt, die Proben geschüttelt und zur Messung in den Counter (s.o.) gegeben. Die Messung fand bei Raumtemperatur statt. Jede Probe wurde 10 Minuten lang gemessen.

VI.b.3.2 Auswertungsschritte

Der erste Auswertungsschritt bezieht sich auf die Reidentifikationsraten. Zu deren Bestimmung wurde eine bestimmte Menge markiertes Hormon (10µl mit 1500 counts) zu den Proben, die jeweils eine Gesamtmenge von 300µl aufwiesen, gegeben. Von den so behandelten Proben wurden 80 µl abgenommen und mit 4ml Szintillationsflüssigkeit aufgefüllt, danach im Counter gezählt. Die Menge der counts der einzelnen Reidentifikation wurde mit 3,75 multipliziert (um auf eine Gesamtmenge von 300µl Flüssigkeit zurückzuschließen) und zu dem Mittelwert von drei Referenzproben, die genau 1500 counts beinhalteten, in Relation gesetzt. Dabei war eine Rate von 70% erstrebenswert (die Raten der Proben waren bis auf zwei Ausnahmen größer als 80%). Die erzielte Rate wurde als Modifikator benutzt, um auf theoretische 100% Reidentifikationsrate zu schließen.

Innerhalb der letztendlichen Analyse wurde in den Totalproben die absolute Menge des markierten Hormons bestimmt. Dadurch wurde die unspezifische Bindung überprüft. Diese zeigte, ob die Aktivkohle alles zugegebene Hormon gebunden hat, da in dieser Probe kein Antikörper war, der diese unspezifische Bindung hätte verhindern können. In der Probe für die spezifische Bindung wurde die maximale Bindung mit dem Antikörper bestimmt. Anhand der Standardkurve ließ sich errechnen, welche Menge des Hormons gemessen wurde, da für die Bestimmung der Standardkurve eine bekannte Menge Corticosteron zugegeben wurde.

Die so analysierte Menge wurde mit den Verlusten des Hormons bei der Analyse, die durch die Reidentifikationsrate aus dem ersten Auswertungsschritt bestimmt wurde, verrechnet. Des Weiteren wurde die Menge des eingesetzten Plasmas als beeinflussender Faktor für das Ergebnis herangezogen. Das Ergebnis aller Analyseschritte gab die Menge des Corticosterons in pg pro ml Plasma an. Diese Werte wurden zur weiteren Ergebnisdarstellung und Interpretation des Versuchs herangezogen.

VI.c Ergebnisse

Das Ausmaß der sozialen Unterstützung wird durch den Vergleich der Differenzen der Corticosterongehalte im Blutplasma der einzelnen Tiere in den verschiedenen Versuchsbedingungen untersucht. Die gewonnenen Daten in Bezug auf die Corticosteronkonzentration im Blutplasma der Tiere sind signifikant

Soziale Unterstützung

von einer Normalverteilung verschieden (Signifikanzkorrektur nach Liliefors: Vor dem Versuch $df=56$, $p=0,026$; nach dem Versuch: $df=56$; $p=0,02$; Differenz der Werte der Corticosteronkonzentration im Blutplasma $df=56$, $p=0,003$). Im Weiteren werden deshalb nichtparametrische Tests verwendet. Es konnte keine Transformation identifiziert werden, die zu der Möglichkeit einer parametrischen Auswertung der Daten geführt hätte.

VI.c.1.1 Habituation/Sensitivierung der Tiere an die Versuchsbedingung

Bevor diese Analyse erfolgen kann, sollte sichergestellt sein, ob eine Gewöhnung der Tiere an die Versuchsbedingung vorliegt. Sollten die Tiere mit fortschreitender Anzahl der schon erlebten Versuche weniger Stress im Experiment erleben, müsste dies in der Auswertung berücksichtigt werden.

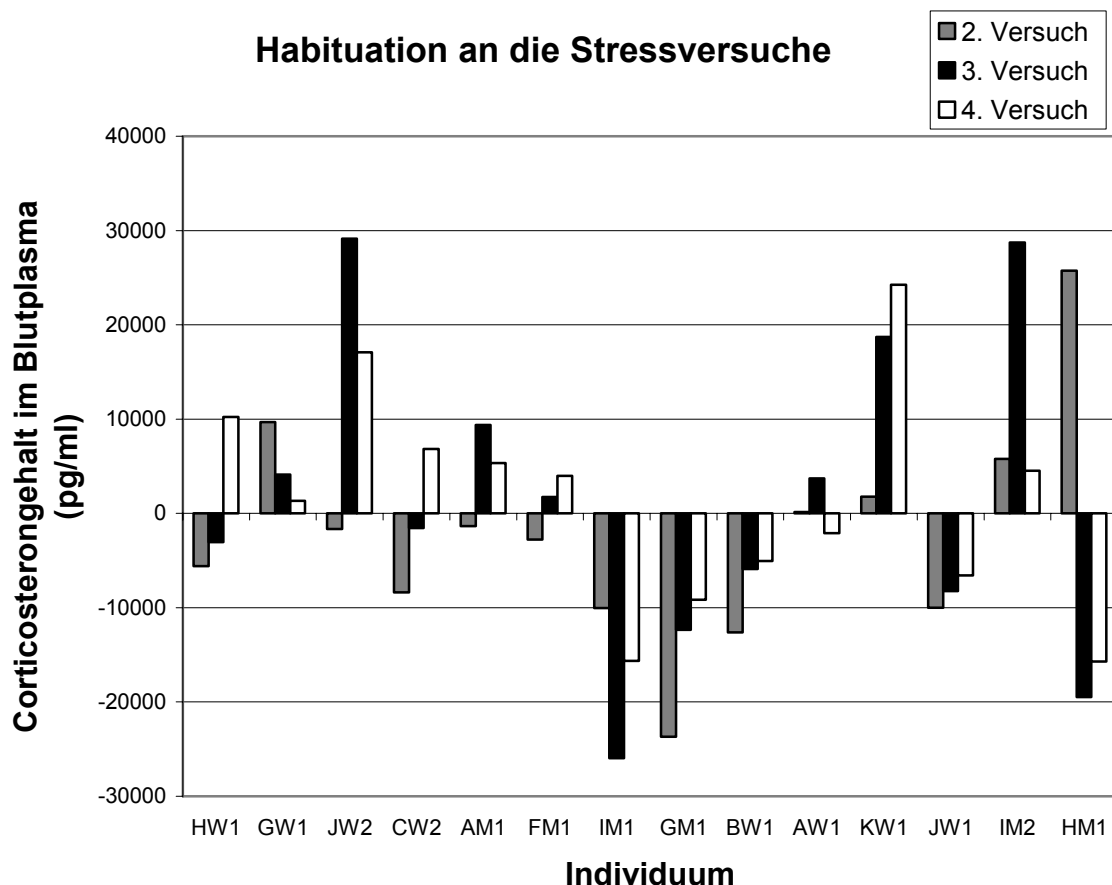


Abbildung 16: Corticosterongehalt (pg/ml Blutplasma) der Tiere nach dem Versuch, die Versuche sind in der Durchführungsreihenfolge nebeneinander abgebildet. Dabei dient der jeweilige Wert des ersten Versuchs als Vergleichswert.

In Abbildung 16 sind die Corticosterongehalte (pg/ml Blutplasma) der Tiere nach dem Versuch aufgetragen. Der Wert des ersten Versuches dient als Vergleichswert für die anderen Werte und wurde deshalb auf Null gesetzt.

Falls die Tiere an die Versuchssituation habituieren oder sensibilisieren, würde dies die Ergebnisse beeinflussen. Um diese Störgröße zu überprüfen, dient ein Wilcoxon-Test zur Überprüfung der Corticosterongehalte im Blutplasma der Versuchstiere jeweils nach dem ersten und nach dem letzten durchgeführten Versuch. Unterscheiden diese Werte sich nicht, liegt keine Gewöhnung an den Versuch vor. In dieser Auswertung ist es möglich, anstatt die Differenzen der Stresswerte der Tiere vor und nach dem Versuch, die absoluten Werte miteinander zu vergleichen, da hier ein Tier mit sich selbst verglichen wird.

Das Ergebnis des Tests ($Z=-0,408$; $p=0,683$) lässt die Schlussfolgerung zu, dass die Corticosterongehalte im Blutplasma der Versuchstiere sich vom ersten zum letzten Versuch nicht signifikant unterscheiden. Auch der Graph der Corticosteronwerte der Tiere nach den Versuchen, aufgetragen in der Reihenfolge, in der die Individuen die Versuche durchlaufen haben, lässt keine eindeutige Tendenz erkennen, nach der die Stresswerte mit Durchlaufen mehrerer Experimente absinken (siehe Abbildung 16). Ein Habituationseffekt scheint demnach nicht vorzuliegen.

VI.c.1.2 Das Geschlecht als Faktor

Ein Faktor, der Einfluss auf die Corticosteronkonzentration im Blut der Tiere haben kann, ist das Geschlecht der Tiere. Aus Abbildung 17 ist ersichtlich, dass sich die Konzentration des Stresshormons bei den Geschlechtern unterschiedlich veränderte.

Geschlechtsabhängige Variation der Differenz der Corticosterongehalte vor und nach dem Versuch

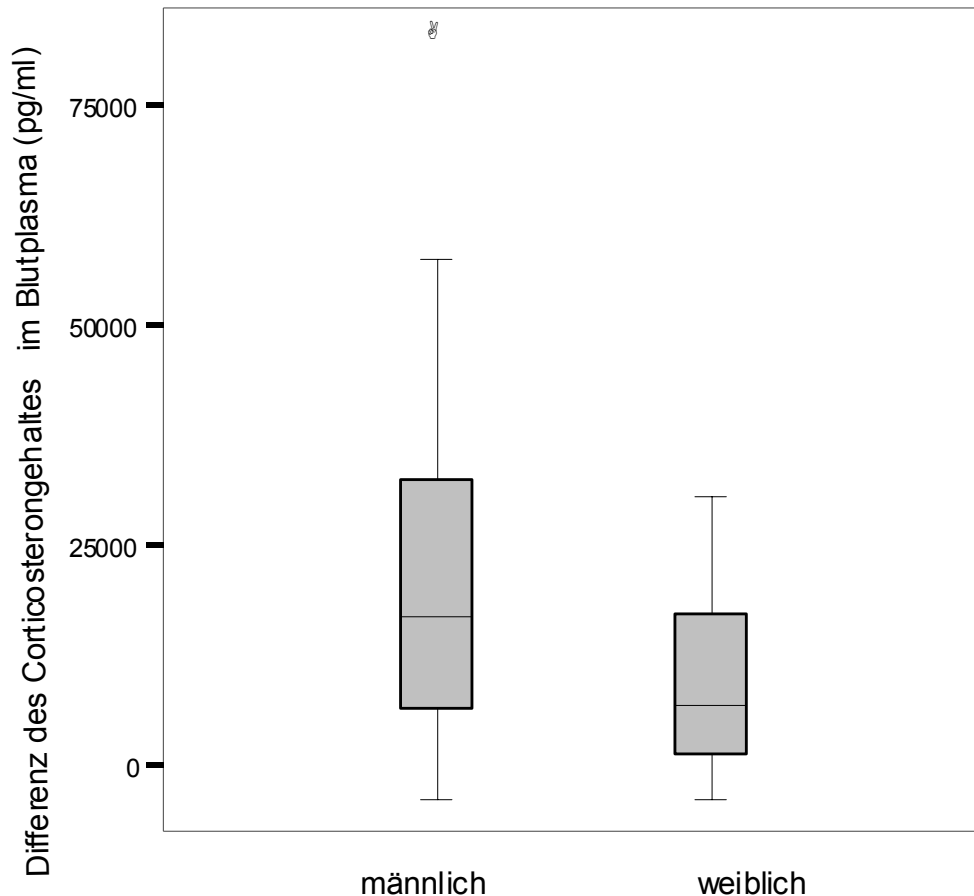


Abbildung 17: Geschlechtsabhängige Variation des Corticosterongehaltes (pg/ml Blutplasma) vor und nach dem Versuch (Mann-Whitney-U-Test $U=240$, $W=768$; $Z=-2,384$; $p=0,017$).

Dieses Ergebnis beinhaltet jedoch nicht den Einfluss, den die Versuchsbedingungen auf die Tiere haben. Eine weitere Untersuchung der Daten in dieser Hinsicht ergibt, dass sich die Versuchsbedingungen nicht auswirken, wenn die Daten der männlichen und weiblichen Tiere getrennt ausgewertet werden (Friedmann-Test: Männchen: $df=3$; $\chi^2=2,200$; $p=0,532$, Weibchen: $df=3$; $\chi^2=3,750$; $p=0,290$)

VI.c.1.3 Stress in den verschiedenen Versuchsbedingungen

Der Einfluss der Versuchsbedingungen auf die Veränderung im Corticosteron Gehalt im Blut der Dohlen ist nicht signifikant (Friedman-Test $df=3$; $\chi^2=3,514$; $p=0,319$).

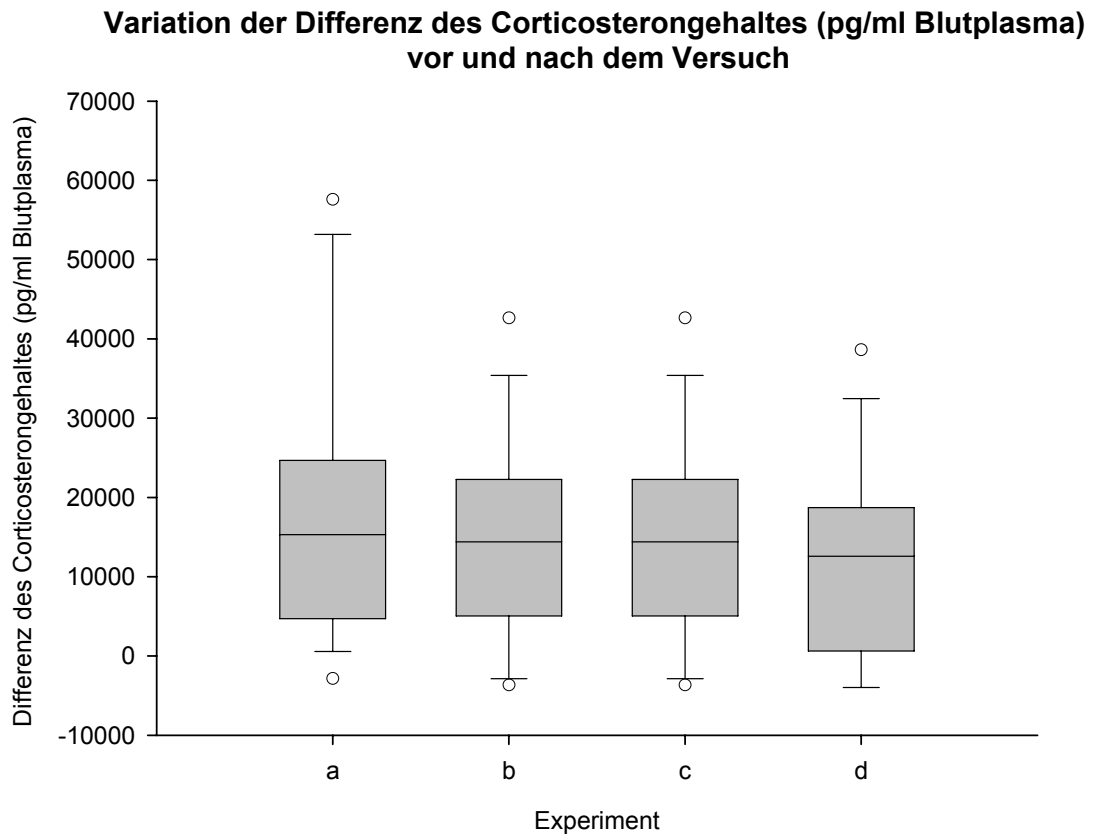


Abbildung 18: Variation der Differenz des Corticosterongehaltes (pg/ml Blutplasma) vor und nach dem Versuch. Friedman-Test $df=3$; $\chi^2=3,514$; $p=0,319$

Die Betrachtung von Abbildung 18 bestätigt optisch das Ergebnis des Tests. Die Mediane der Differenzen der Corticosteronkonzentrationen unterscheiden sich kaum. Die Versuchsbedingung hat also keinen nachweisbaren Einfluss auf den Stress der Tiere.

VI.c.1.4 Weitere mögliche Einflussfaktoren

Soziale Unterstützung

Eine Auffälligkeit bei der durchgeführten Untersuchung zur sozialen Unterstützung ist der Zusammenhang zwischen der Aktivität der Tiere innerhalb der ersten 30 Minuten im Versuchskäfig und der Differenz der Corticosterongehalte. Eine Korrelation (Spearman, $N=56$; $\rho=0,415$; $p=0,001$) zwischen den jeweiligen Datenwerten ist signifikant.

Zusammenhang zwischen der Aktivität und der Differenz des Corticosterongehaltes

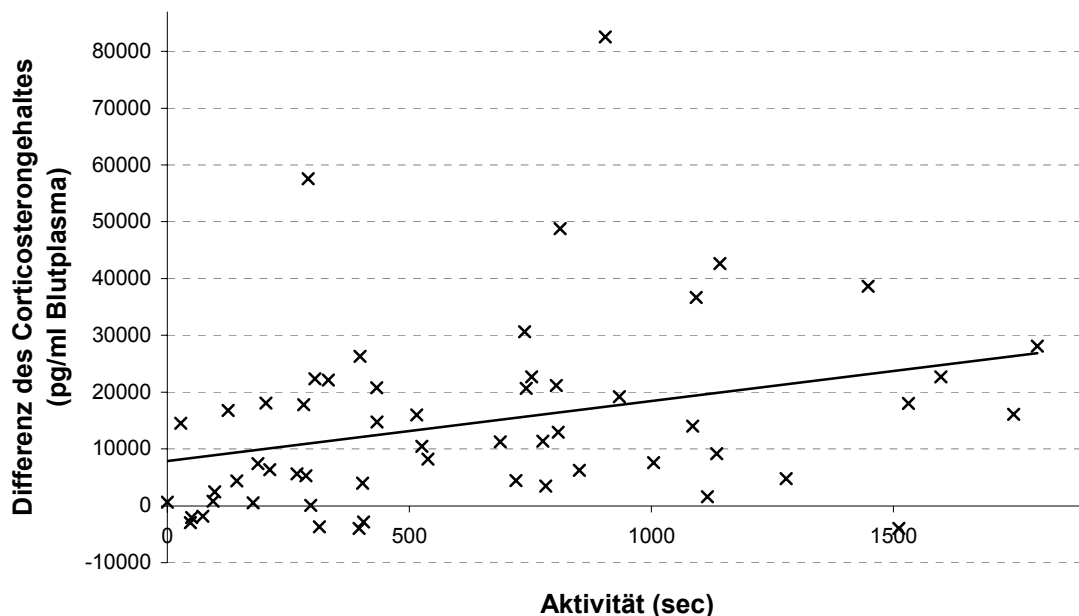


Abbildung 19: Zusammenhang zwischen der Aktivität der Versuchstiere innerhalb der ersten 30 Minuten im Versuchskäfig und der Differenz im Corticosterongehalt des Blutplasmas der Tiere (pg/ml)

In Abbildung 19 ist dieser Zusammenhang noch einmal graphisch dargestellt. Dabei wurde die Aktivität als unabhängige Variable angenommen.

VI.d Diskussion

Die Untersuchung der Dohlen im Hinblick auf soziale Unterstützung von Sozialpartnern in einer unbekanntem Situation erbringt ein negatives Ergebnis. Im Vergleich zu den anderen Versuchsbedingungen verringert die Anwesenheit des Sozialpartners den Corticosteronlevel im Blutplasma der Versuchstiere nicht. Für dieses Ergebnis gibt es mehrere Erklärungsmöglichkeiten.

Soziale Unterstützung

Eine Möglichkeit besteht darin, dass die Versuchsbedingungen nicht geeignet waren, um die soziale Unterstützung bei Dohlen zu messen. Es kann sein, dass sich die Anwesenheit des Sozialpartners in dieser besonderen Situation nicht stressmindernd auswirkt. Es besteht aber auch die Möglichkeit, dass die Anwesenheit des Sozialpartners bei Dohlen im Allgemeinen nicht stressmindernd ist.

Der Zusammenhang zwischen Aktivität und dem Corticosteronlevel kann in dieser Arbeit nicht ursächlich geklärt werden. Die Tiere könnten zum Stressbewältigung eine erhöhte Aktivität zeigen. Untersuchungen an Schildkröten zeigen zum Beispiel eine erhöhte Aktivität der Tiere nach der Gabe von Corticosteron (Cash und Holberton 1999).

VII Abschließende Diskussion

Die grundlegende Frage dieser Arbeit lautet: Gibt es Anzeichen für freundschaftsähnliche Beziehungen bei Dohlen?

Zur Beantwortung dieser Frage wurden Beobachtungen und Versuche durchgeführt, deren Schwerpunkt auf jeweils einem der in der Einleitung (Kapitel I.b bis I.d) herausgearbeiteten Elemente einer freundschaftsähnlichen Beziehung lag. Diese Elemente sind: Dyadische Struktur, Ausschluss von Sexualität, Freiwilligkeit, die Individualisierung sowie positive Natur der Beziehung, Reziprozität und Stabilität (siehe auch Silk 2002).

Der Ausschluss von Sexualität (Adrian et al. subm.) und dadurch von reproduktiven Beziehungen wurde bereits durch die Aufteilung der Dohlen auf ihre jeweiligen Gruppen gewährleistet (siehe Kapitel II.b.3.1). Die Tiere wurden in gleichgeschlechtlichen Gruppen gehalten, so dass eine reproduktive Beziehung nicht möglich war. In dieser Hinsicht ähnelt die vorliegende Untersuchung der von Cords (2000), in der ebenso nur die Beziehungen innerhalb eines Geschlechtes (bei Cords lediglich die Beziehungen zwischen Weibchen) betrachtet wurden. Bei den Dohlen wurde während der gesamten Beobachtungszeit kein Begattungsversuch der Tiere untereinander beobachtet. Insgesamt kann davon ausgegangen werden, dass Sexualität keinen Einfluss auf die Bildung der soziopositiven Beziehungen hatte.

Bei der Gruppenzusammensetzung wurde auch darauf geachtet, dass nur unverwandte Individuen zusammen gehalten wurden. Die Tiere konnten also nur Beziehungen mit unverwandten Dohlen eingehen (Silk 2002).

Mit Hilfe der Daten der einführenden Beobachtungen (siehe Kapitel II.d, III) wurde eine dyadische Grundstruktur (Hinde 1979) einiger soziopositiver Beziehungen ermittelt. Diese bildeten die Voraussetzung für die weiteren Untersuchungen. Weitere Analysen ergaben, dass nicht in allen Volieren solche Dyaden auftraten. Es gab auch einen Fall, in dem nur eine Dyade in einer Voliere zu finden war (siehe Kapitel III.c.5). Dies ist ein Indiz dafür, dass das Eingehen einer dyadischen soziopositiven Beziehung freiwillig ist (Adrian et al. subm.).

Durch die Aufzucht von Versuchstieren in zwei aufeinander folgenden Jahren stellte sich die Problematik des Alterseffektes. Beziehungen können sich im Lauf des Lebens eines Individuums ändern, z.B. von einer Elter-Kind-Bindung

Abschließende Diskussion

zu einer soziopositiven Bindung zwischen Gleichaltrigen (Hinde 1979). Dennoch waren die Dohlen der zweiten Handaufzucht bei der Neuzusammensetzung noch so jung, dass sie die älteren Tiere eventuell als Elterersatz ansahen. Nach der Neuzusammensetzung der Dohlen zeigte sich, dass sich hauptsächlich Dyaden mit gleich alten Tieren bildeten. Es gab jedoch eine Dyade mit ungleich alten Tieren. Da eine Freiwilligkeit für die Partizipation in einer Dyade angenommen werden kann, steht auch zu vermuten, dass die Tiere in der ungleich alten Dyade diese Beziehung freiwillig eingegangen sind. Allerdings ist die Stichprobe im vorliegenden Fall zu klein für eine allgemeine Aussage. Der Alterseffekt sollte daher in einer größeren Stichprobe untersucht werden, um herauszufinden, ob das Alter einen Einfluss auf soziopositive Beziehungen hat.

Die Datenmenge zur Auswertung des Elements der individualisierten Beziehung (siehe Kapitel III.c.4) reicht ebenfalls nicht für eine statistische Untersuchung. Jedoch ist kein Hinweis darauf zu finden, dass die Dyaden nur aus Tieren bestehen, die in der Hierarchie aufeinander folgende Plätze einnehmen. Es liegt im Bereich des Möglichen, dass die Beziehungen individualisiert sind.

In der Untersuchung zur mutualistischen Kooperation (siehe Kapitel IV) wurde geprüft, ob die Beziehungen in weiteren, funktionsübergreifenden Kontexten Bestand haben. Dies ist bei den untersuchten Dohlen der Fall: Die Tiere tauschen nicht nur soziopositive Verhaltensweisen miteinander aus und sitzen bevorzugt nebeneinander, sie kooperieren auch am ehesten mit ihrem Sozialpartner, wenn sie für Futter zusammenarbeiten müssen. Dieses Verhalten lässt den Schluss zu, dass die Tiere individualisierte Beziehungen haben. Die Beziehung ist nicht auf eine Interaktion zwischen den Inhabern zweier Rollen in einem bestimmten Kontext beschränkt. Im Kontrollversuch zu dem angeführten Versuch, in dem die Tiere auch allein Nahrung bekamen, fraßen die Dohlen nicht ausschließlich allein. Auch in diesem Fall präferierten sich die Sozialpartner bei der Nahrungsaufnahme. Dies weist wieder auf die Freiwilligkeit hin, mit der die Dohlen an der Beziehungen partizipieren.

Der Versuch zur reziproken Kooperation (siehe Kapitel V) erbrachte hingegen keine aussagefähigen Daten. Die Tiere benutzten den Versuchsapparat nicht zur Nahrungsbeschaffung. Es zeigte sich, dass einige Tiere die Stange des Versuchsapparates zum Sitzen benutzten. In diesen Fällen hätte eines der anderen Tiere Nahrung bekommen können. Dies kam jedoch nur in

Abschließende Diskussion

Ausnahmefällen vor. Der gleiche Versuch wurde mit Keas (*Nestor notabilis*) durchgeführt (Tebbich et al. 1996). In dieser Untersuchung zeigte sich deutlich, dass die ranghohen Tiere die rangniedrigen zum Betätigen des Hebelarms drängten, um selbst an das Futter zu gelangen. Dieses Verhalten konnte bei den Dohlen nicht beobachtet werden. Die Tiere setzten sich ohne von außen erkennbaren Grund auf die Stange. Es kann vermutet werden, dass die Tiere die Versuchsanordnung nicht verstanden haben. Somit können keine Aussagen zur reziproken Unterstützung zwischen Dohlen gemacht werden. Es sind andere, für die Tiere leichter verständliche Versuche notwendig, um zu untersuchen, ob die Tiere reziprok Hilfe leisten. Möglichkeiten wären hier Unterstützung in aggressiven Auseinandersetzungen mit Artgenossen (Hemelrijk et al. 1999) oder das Teilen von Futter (de Kort et al. 2003).

Die Untersuchungen zur sozialen Unterstützung (siehe Kapitel VI) erbrachten ebenso keine für den Kontext der freundschaftsähnlichen Beziehung aussagefähigen Daten. Die Tiere zeigten in der unbekanntem Situation alle einen ähnlichen Anstieg in der Konzentration des Corticosteronspiegels. Dieser Anstieg war unabhängig von der Versuchsbedingung, in der sich die Tiere befanden. Dieses Ergebnis bedeutet nicht, dass Dohlen vom Sozialpartner keine soziale Unterstützung bekommen. Es gibt mehrere Gründe, warum in dem Versuch ein negatives Ergebnis erzielt wurde. Zum Einen kann es sein, dass die Tiere in der neuen Situation so gestresst waren, dass die Anwesenheit von beruhigenden Faktoren keinen Einfluss mehr haben konnte. Zum Anderen besteht die Möglichkeit, dass Dohlen in dieser Art der Situation, die relativ künstlich war, keine Unterstützung von Artgenossen annehmen. Andere Situationen, wie das gemeinsame Hassen, Fliehen vor Feinden oder Unbekanntem oder der Nahrungserwerb unter gefährlichen Bedingungen könnten besser geeignet sein, um soziale Unterstützung zu untersuchen. Auch der gegenseitige Beistand in der Gruppe gegen dominante Artgenossen zeigt soziale Unterstützung. Ein direkter Vorteil einer Freundschaft durch verringerten Stress in der Gruppe könnte hierbei ein auf längere Zeit gesehen stabileres Immunsystem sein (Maule und VanderKooi 1999).

Die Analysen zur Stabilität der soziopositiven, dyadischen Beziehungen bei Dohlen zeigen bei den meisten der untersuchten Dyaden eine Stabilität über ein Jahr hinaus. Damit bestehen diese Beziehungen mindestens 10% der maximalen

Abschließende Diskussion

Lebenszeit (von Blotzheim 1993) einer Dohle. In der Literatur werden bisher keine genauen Angaben gemacht, wie lang eine Beziehung sein muss, um als stabil zu gelten (Silk 2002). Die Dauer der Beziehungen zwischen den Dohlen scheint jedoch lang genug zu sein, um von stabilen Beziehungen auszugehen. Eine Besonderheit in dieser Untersuchung bilden die Sozialpartner, die als einzige in ihrer Gruppe in einer Dyade involviert sind. Diese Tiere zeigen in der ersten Beobachtung zur Stabilität keine gegenseitige Präferenz im Hinblick auf soziopositive Verhaltensweisen, was sich bei den folgenden Beobachtungen wieder änderte. Die Beziehung wurde wieder identifizierbar, woraus sich folgern lässt, dass die Tiere die Beziehung wieder aufgenommen hatten. In der Literatur wird eine Versöhnung nach einer Auseinandersetzung als Mitteilung der Wichtigkeit der Beziehung angesehen (Aureli et al. 2002). Bei den Dohlen konnte weder eine Auseinandersetzung noch eine Versöhnung beobachtet werden. Doch das Nichtvorhandensein der Dyade in einer Beobachtungsphase, während vorher und nachher diese Dyade identifiziert werden konnte, deutet auf das Aufbrechen und Rekonstituieren einer Sozialbeziehung hin. Dies vermittelt die Wichtigkeit der Beziehung zwischen den Tieren, die diese Beziehung wieder fortsetzen.

Zusammenfassend sind in der vorliegenden Arbeit folgende Anzeichen für eine freundschaftsähnliche Beziehung gefunden worden: Dyadische Struktur, positive Natur der Beziehung, Freiwilligkeit, Individualisierung und Stabilität. Diese Anzeichen genügen meines Erachtens nicht, um die Beziehung zwischen den untersuchten Dohlen als eine freundschaftsähnliche Beziehung zu bezeichnen.

Jedoch sind mit der vorliegenden Arbeit Schritte zu einer weitergehenden Untersuchung des Konzeptes der Freundschaft in der Biologie gemacht worden. Bis auf wenige Ausnahmen (Durrell et al. 2004; Wasilewski 2003) ist der Begriff der Freundschaft bislang hauptsächlich in der Primatologie benutzt worden (Cords 2002; Hemelrijk et al. 1999; Manson 1994; Palombit et al. 2001; Palombit et al. 1997; Smuts 2004; Smuts 1985). Es steht noch zur Debatte, ob dieses Konzept für Beziehungen zwischen Tieren angemessen ist (Serpell 1989; Silk 2002). Wenn das Konzept der Freundschaft weiterhin wie bisher für Primaten Verwendung findet, so gilt es, die grundlegenden Elemente von Freundschaft genau zu untersuchen. Dabei muss berücksichtigt werden, dass auch andere Tiere die kognitiven Fähigkeiten haben, enge Beziehungen miteinander einzugehen. Die Freundschaftsforschung darf sich nicht lediglich auf Primaten beschränken,

Abschließende Diskussion

sondern muss weiter gefasst werden. Es gilt, das Konzept Freundschaft als solches näher zu betrachten und zu klären, was damit gemeint ist, bevor festgelegt wird, welche Tiergruppen diese Beziehungsart haben können. So bildet diese Dissertation einen Anfangspunkt zu weiterer Forschung im Themengebiet Freundschaft.

Die Arbeit an Tieren kann helfen, den Begriff der Freundschaft auch für den Gebrauch menschlicher Beziehungen deutlicher zu definieren. Die Unterschiede der Wahrnehmung von Freundschaft in den Geschlechtern (Hendrick 1988; Sherrod 1989), Altersstufen (Hays 1988; Selman 1984), soziokulturellen Kontexten (Allan 1979) und Kulturen (Hays 1988) machen es auch für Menschen schwer, sich über dieses Konzept auszutauschen.

Erarbeitet man jedoch unter Auslassung dieser vielfältigen Einflüsse eine Definition, könnte eine so gefundene gemeinsame Basis eine Kommunikation möglich machen. Die Forschung an Tieren würde hier helfen, da viele der oben genannten Faktoren bei Tieren nur begrenzt wirken oder durch entsprechende Versuchsanordnungen ausgeschlossen werden können. Die in der vorliegenden Dissertation angesprochenen Elemente von Freundschaft sind ein Versuch, eine solche Kommunikationsbasis zu schaffen.

Doch genügt es nicht, das Phänomen an sich zu beschreiben. Möchte man Freundschaft wirklich verstehen, sind auch die der Freundschaft zugrunde liegenden Mechanismen von Interesse. (Silk 2003).

Freundschaft kann nicht durch eine bloße tit-for-tat Strategie zwischen unverwandten Individuen beschrieben werden, da diese Modelle den der Reziprozität unterliegenden Mechanismus ignorieren und Erinnerungsleistungen annehmen, die diesem System nicht angemessen sind (Hammerstein 2003). Ein Mechanismus, der diese Problematik möglicherweise auflöst, erschließt sich aus neueren Erkenntnissen der Neurobiologie. Werden die verantwortlichen Mechanismen für die Gesichtserkennung und Ausdruckserkennung mit primären Verstärkern (wie z.B. Essen) gekoppelt, so kann eine Assoziation zwischen den Individuen und deren Bedeutung (als Geber von positiven oder negativen Verstärkern) hergestellt werden (Rolls 1999). Durch Lernen werden die primären Verstärker mit dem jeweiligen Interaktionspartner verbunden, so dass dessen Anwesenheit als sekundärer Verstärker wirken kann. Dadurch ist allein die Anwesenheit des Individuums ein positiver bzw. negativer Reiz. Ist dieser Schritt

Abschließende Diskussion

vollzogen, sind einzelne Interaktionen nicht mehr von eminenter Bedeutung. Stellen Interaktionen jedoch eine Verletzung der bestehenden Beziehung dar, wirkt das Gesamtbild des „positiven Interaktionspartners“ als Mediationsmechanismus für weitere Begegnungen.

Emotionen als vermittelnde Variable für Beziehungen (Aureli et al. 2002) würden das Coping mit der Beziehung einfacher gestalten. Positive Interaktionen und physiologische Vorteile könnten in Emotionen übersetzt werden. Damit müsste das Individuum ebenfalls keine Buchführung über einzelne Interaktionen betreiben.

Eine weitere Möglichkeit, Freundschaft als System zu begreifen, stellt die „Interdependence theorie“ von Roberts dar (Roberts 2005). Sie ist eine Erweiterung der Regel von Hamilton (Hamilton 1964) zur Verwandtenselektion. Roberts postuliert, dass Individuen in einer Gruppe in Koabhängigkeit zueinander stehen. Somit profitiert ein Individuum mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit später selbst, wenn es einem anderen Individuum der Gruppe hilft. Somit ist die Grundlage der Verwandtschaft für eine kostenaufwendige Hilfeleistung nicht mehr nötig, es genügt, wenn die Individuen einer Gruppe angehören. Diese Theorie bildet den ersten Grundstein für die positiven Konsequenzen, die Individuen durch das Gruppenleben erfahren können. Die Existenz von Gruppen wiederum kann förderlich dafür sein, dass einige Individuen innerhalb der Gruppe näher zusammenfinden. Diese hätten dann, wie das Zitat von Darwin am Anfang dieser Arbeit schon andeutet, einen größeren Nutzen vom Gruppenleben (Darwin 1872).

Wenn diese Überlegungen zutreffen, ist Freundschaft keine komplexe Beziehung, deren Aufrechterhaltung und Management die kognitiven Fähigkeiten von Tieren übersteigen würde. Freundschaft bei Mensch und Tier würden auf Mechanismen beruhen, die in phylogenetisch alten Teilen des Gehirns verankert sind. Somit könnte die Basis für Freundschaft bei allen Individuen, die dieses Phänomen aufweisen, die gleiche sein.

Damit ist die vorliegende Dissertation ein wichtiger Anfang für die weitere Erforschung der Freundschaft bei Menschen und eventuell auch Tieren.

VIII Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit untersucht mögliche Elemente einer freundschaftsähnlichen Beziehung bei Dohlen (*Corvus monedula*). Eine hier erarbeitete Liste von grundlegenden Charakteristika von Freundschaft ergänzt eine bereits in der primatologischen Literatur vorgeschlagene Aufzählung solcher Elemente (Silk 2002). Die für die Untersuchung wichtigen Elemente sind: Dyadische Struktur, Ausschluss von Sexualität, Freiwilligkeit, die Individualisierung sowie positive Natur der Beziehung, Reziprozität und Stabilität. Eine kurze Abgrenzung von freundschaftsähnlichen Beziehungen zu anderen soziopositiven Beziehungen dient zur genaueren Identifikation von „Freundschaft“ bei Tieren. Dohlen eignen sich durch ihre soziale Organisation in Gruppen (von Blotzheim 1993) und ihrer Intelligenz für diese Untersuchung (Emery 2004).

Durch die gewählte Aufteilung der Tiere waren immer gleichgeschlechtliche Tiere in einer Gruppe, somit war der Ausschluss von Sexualität von vorneherein gegeben. Der erste Analyseabschnitt war die Identifizierung von Dyaden, die bevorzugt miteinander soziopositive Verhaltensweise miteinander austauschen. Nachdem diese Dyaden bestimmt waren, wurden die weiteren Elemente einer freundschaftsähnlichen Beziehung untersucht. Durch die geringe Stichprobengröße war es nicht möglich, den Grad der Individualisierung im Bezug auf die Hierarchie innerhalb der Gruppen zu bestimmen. Da die Tiere jedoch auch in experimentellen Zusammenhängen die Kooperation mit dem Sozialpartner bevorzugten, scheinen die Beziehungen auf individueller Basis zu beruhen. Aufgrund der Verteilung der Dyaden auf die Gruppen und der Tatsache, dass es Tiere gab, die keine dyadische, soziopositive Beziehung eingingen, kann angenommen werden, dass die Tiere freiwillig an der Beziehung partizipierten. Eine Kooperationsaufgabe, bei der zwei Tiere gleichzeitig auf einer Stange sitzen mussten, um an Futter zu gelangen, bestätigt die Annahme der individualisierten Beziehung. In einem Kontrollversuch dazu waren die Tiere nicht gezwungen, für Nahrung zu kooperieren. Trotzdem wurden beim Fressen mit einem anderen Tier die Sozialpartner bevorzugt. Auch diese Tatsache spricht für die Freiwilligkeit der Beziehung. In einem Versuch zur reziproken Kooperation wurde die Versuchsanordnung anscheinend von den Tieren nicht verstanden, so dass dieses Element nicht untersucht werden konnte. Ein Ergebnis eines Versuches zur

Zusammenfassung

sozialen Unterstützung zeigte, dass die Anwesenheit des Sozialpartners nicht stressmindernd wirkte. Wiederholte Beobachtungen konnten die Stabilität der meisten der identifizierten Dyaden bestätigen.

Insgesamt liegen nicht genug Erkenntnisse vor, um die untersuchten Beziehungen zwischen den Dohlen als Freundschaften zu bezeichnen, es gibt jedoch Anzeichen für die Anwesenheit folgender Elemente einer freundschaftsähnliche Beziehung: Dyadische Struktur, positive Natur der Beziehung, Ausschluss von Sexualität, Freiwilligkeit, Individualisierung und Stabilität.

IX Anhang

IX.a Daten zur Bestimmung der Dyaden in den jeweiligen Volieren

Tabelle 13: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 517 in der Beobachtungsphase 2003

517

Anzahl Sitzen	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	2	12	17
GW1	17	0	63	24
AW1	34	44	0	23
CW2	25	19	7	0

Zeit Sitzen (sec)	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	923	1026	598
GW1	565	0	2099	215
AW1	1318	1748	0	498
CW2	1065	734	668	0

Anzahl Kraulen	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	1	7	3
GW1	1	0	4	0
AW1	3	6	0	2
CW2	3	0	3	0

Zeit Kraulen (sec)	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	15	58	11
GW1	3	0	17	4
AW1	15	7	0	0
CW2	9	0	7	0

Lok zu	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	0	2	4
GW1	3	0	7	1
AW1	4	9	0	6
CW2	7	9	1	0

Lok weg	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	1	3	3
GW1	0	0	4	9
AW1	0	3	0	2
CW2	5	5	1	0

Agonistik	FW1	GW1	AW2	CW2
FW1	0	5	0	3
GW1	6	0	0	0
AW1	1	0	0	0
CW2	1	1	0	0

Tabelle 14: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 519 in der Beobachtungsphase 2003

519

Anzahl Sitzen	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	1	3	3
AW1	1	0	16	14
CW1	13	23	0	17
EW1	29	17	17	0

Zeit Sitzen (sec)	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	239	349	72
AW1	426	0	386	283
CW1	393	1325	0	516
EW1	846	1037	340	0

Anzahl Kraulen	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	7	0	3
AW1	3	0	4	0
CW1	0	0	0	0
EW1	1	0	0	0

Zeit Kraulen (sec)	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	67	0	14
AW1	18	0	40	0
CW1	0	0	0	0
EW1	3	0	0	0

Lok zu	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	2	1	5
AW1	5	0	6	3
CW1	4	7	0	2
EW1	2	0	1	0

Lok weg	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	5	1	1
AW1	4	0	1	2
CW1	2	0	0	0
EW1	5	1	1	0

Agonistik	BW1	AW1	CW1	EW1
BW1	0	1	1	0
AW1	1	0	3	7
CW1	3	0	0	0
EW1	0	2	9	0

Anhang

Tabelle 15: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 520 in der Beobachtungsphase 2003

520

Anzahl Sitzen	FM1	DM1	EM1	GM1
b	0	42	31	13
d	26	0	33	17
e	12	19	0	21
s	8	19	55	0

Zeit Sitzen (sec)	FM1	DM1	EM1	GM1
b	0	1532	812	828
d	792	0	1445	468
e	147	303	0	1101
s	376	659	1592	0

Anzahl Kraulen	FM1	DM1	EM1	GM1
b	0	16	18	2
d	9	0	4	2
e	9	3	0	5
s	2	4	17	0

Zeit Kraulen (sec)	FM1	DM1	EM1	GM1
b	0	100	109	11
d	73	0	30	4
e	120	18	0	25
s	10	48	107	0

Lok zu	FM1	DM1	EM1	GM1
b	0	4	2	6
d	1	0	2	0
e	4	2	0	8
s	2	4	9	0

Lok weg	FM1	DM1	EM1	GM1
b	0	1	2	1
d	1	0	2	3
e	2	1	0	7
s	0	1	8	0

Agonistik	FM1	DM1	EM1	GM1
FM1	0	1	0	0
DM1	2	0	7	9
EM1	5	4	0	6
GM1	4	5	0	0

Tabelle 16: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 513 in der Beobachtungsphase 2004

513

Anzahl Sitzen	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	29	7	19
HW2	17	0	4	46
AW2	36	8	0	39
EW1	45	5	20	0

Zeit Sitzen (sec)	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	797	50	683
HW2	207	0	25	1423
AW2	3266	347	0	1291
EW1	3137	31	677	0

Anzahl Kraulen	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	2	0	13
HW2	0	0	0	0
AW2	5	0	0	6
EW1	9	0	1	0

Zeit Kraulen (sec)	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	13	0	139
HW2	0	0	0	0
AW2	44	0	0	271
EW1	36	0	27	0

Lok zu	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	18	15	12
HW2	3	0	4	19
AW2	6	3	0	16
EW1	3	4	19	0

Lok weg	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	13	14	9
HW2	5	0	2	17
AW2	8	3	0	13
EW1	5	2	17	0

Agonistik	IW1	HW2	AW2	EW1
IW1	0	1	1	0
HW2	0	0	0	0
AW2	0	0	0	1
EW1	2	82	6	0

Anhang

Tabelle 17: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 517 in der Beobachtungsphase 2004

517

Anzahl Sitzen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	7	48	2
JW2	2	0	15	23
CW2	37	5	0	6
GW1	3	16	5	

Zeit Sitzen (sec)	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	38	2543	71
JW2	15	0	170	548
CW2	2446	21	0	695
GW1	17	413	630	0

Anzahl Kraulen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	14	0
JW2	0	0	0	0
CW2	3	0	0	0
GW1	0	0	0	0

Zeit Kraulen (sec)	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	86	0
JW2	0	0	0	0
CW2	12	0	0	0
GW1	0	0	0	0

Lok zu	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	6	17	0
JW2	1	0	0	6
CW2	7	3	0	2
GW1	0	10	1	0

Lok weg	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	5	22	3
JW2	1	0	5	8
CW2	14	2	0	1
GW1	2	11	3	0

Agonistik	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	1	0	2
JW2	7	0	3	3
CW2	1	0	0	1
GW1	0	3	3	0

Tabelle 18: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 518 in der Beobachtungsphase 2004

518

Anzahl Sitzen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	22	1	4
FM1	14	0	3	3
IM1	0	1	0	69
GM1	4	3	50	0

Zeit Sitzen (sec)	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	1399	2	95
FM1	668	0	98	5
IM1	0	11	0	1227
GM1	199	30	1109	0

Anzahl Kraulen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	1	0	0
FM1	4	0	0	0
IM1	0	0	0	7
GM1	0	0	30	0

Zeit Kraulen (sec)	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	2	0	0
FM1	25	0	0	0
IM1	0	0	0	23
GM1	0	0	67	0

Lok zu	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	11	2	4
FM1	3	0	2	1
IM1	2	2	0	14
GM1	2	0	17	0

Lok weg	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	6	4	6
FM1	9	0	1	1
IM1	0	1	0	15
GM1	2	4	15	0

Agonistik	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	3	2	0
FM1	2	0	0	0
IM1	5	1	0	1
GM1	7	4	0	0

Anhang

Tabelle 19: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 519 in der Beobachtungsphase 2004

519				
Anzahl Sitzen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	42	7	1
AW1	38	0	0	1
KW1	4	1	0	19
JW1	1	1	22	0

Zeit Sitzen (sec)	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	1759	47	4
AW1	1212	0	0	11
KW1	61	40	0	845
JW1	1	6	446	0

Anzahl Kraulen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	0	0	0
AW1	5	0	0	0
KW1	0	0	0	0
JW1	0	0	6	0

Zeit Kraulen (sec)	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	0	0	0
AW1	48	0	0	0
KW1	0	0	0	0
JW1	0	0	52	0

Lok zu	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	21	3	0
AW1	20	0	0	0
KW1	2	0	0	6
JW1	0	2	5	0

Lok weg	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	18	5	1
AW1	19	0	0	0
KW1	2	1	0	11
JW1	0	0	10	0

Agonistik	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	3	4	5
AW1	2	0	1	2
KW1	0	0	0	3
JW1	1	0	0	0

Tabelle 20: Daten zur Bestimmung der Dyaden in Voliere 520 in der Beobachtungsphase 2004

520				
Anzahl Sitzen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	1	31	15
BM1	30	0	37	5
DM1	2	51	0	3
HM1	43	13	16	0

Zeit Sitzen (sec)	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	86	407	183
BM1	516	0	1360	22
DM1	17	1162	0	53
HM1	1066	518	379	0

Anzahl Kraulen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	2	0	5
BM1	9	0	2	0
DM1	0	30	0	1
HM1	6	0	0	0

Zeit Kraulen (sec)	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	14	0	24
BM1	100	0	23	0
DM1	0	338	0	1
HM1	75	0	0	0

Lok zu	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	24	8	20
BM1	8	0	8	2
DM1	2	17	0	4
HM1	31	8	13	0

Lok weg	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	18	12	25
BM1	8	0	5	1
DM1	1	15	0	4
HM1	23	6	7	0

Agonistik	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	0	0	4
BM1	1	0	3	1
DM1	11	0	0	12
HM1	4	0	2	0

IX.a.1 Berechnung der Dyadendaten

2003

Tabelle 21: Auswertung der dyadischen Struktur der Verhaltensweisen Sitzen, Kraulen und der Summe der agonistischen Verhaltensweisen in den jeweiligen Volieren für die Beobachtungen im Jahr 2004

Voliere			Sitzen (Zeit)	Sitzen (Anzahl)	Kraulen (Zeit)	Kraulen (Anzahl)	Lokomotion zu	Lokomotion weg	Agoni stik
517	R-Test	R	570	538	546,5	616,5	501,5	591,5	585
		p (r)	0,09	0,39	0,17	0,04	0,44	0,09	0,17
		p (l)	0,96	0,66	0,87	1,00	0,59	0,96	0,92
519	R-Test	R	404	547,5	568	564	533	545	482
		p (r)	1,00	0,08	0,08	0,08	0,26	0,29	0,59
		p (l)	0,04	0,96	0,96	0,96	0,79	0,83	0,45
520	R-Test	R	490	540	582	602	514,5	576	487
		p (r)	0,62	0,29	0,08	0,09	1,00	0,04	0,67
		p (l)	0,43	0,75	0,96	0,96	0,75	1,00	0,37

2004

Tabelle 22: Auswertung der dyadischen Struktur der Verhaltensweisen Sitzen, Kraulen und der Summe der agonistischen Verhaltensweisen in den jeweiligen Volieren für die Beobachtungen im Jahr 2004

Voliere			Sitzen (Zeit)	Sitzen (Anzahl)	Kraulen (Zeit)	Kraulen (Anzahl)	Lokomotion zu	Lokomotion weg	Agoni stik
513	R-Test	R	448	462	558	572	492,5	498,5	466,5
		p (r)	0,92	0,92	0,22	0,18	0,70	0,62	1,00
		p (l)	0,12	0,12	0,82	0,88	0,34	0,43	0,04
517	R-Test	R	620	557,75	513,25	566,5	593,5	574	481,5
		p (r)	0,04	0,08	0,43	0,17	0,25	0,33	0,83
		p (l)	1,00	0,96	0,66	0,91	0,80	0,71	0,30
518	R-Test	R	622	636,5	600	606	618	589,5	465
		p (r)	0,17	0,04	0,29	0,16	0,04	0,30	0,96
		p (l)	0,87	1,00	0,75	0,87	1,00	0,75	0,08
519	R-Test	R	620	628	495	495	623	623,5	442
		p (r)	0,16	0,04	1,00	1,00	0,12	0,04	0,97
		p (l)	0,92	1,00	0,74	0,72	0,92	1,00	0,08
520	R-Test	R	514	506	598	597	541	551	540
		p (r)	0,38	0,38	0,08	0,08	0,38	0,16	0,29
		p (l)	0,60	0,66	0,96	0,96	0,67	0,92	0,75

Anhang

Tabelle 23: Daten zu den Verhältnissen der soziopositiven Verhaltensweisen in dyadisch aufgeteilten Volieren (Berechnung des Verhältnisses: (Anzahl/Zeit der Verhaltensweisen innerhalb der Dyaden pro Anzahl/Zeit der Verhaltensweisen insgesamt)

Verhalten	517 (2003)	519 (2003)	517 (2004)	518 (2004)	519 (2004)	520 (2004)
Sitzen (Anzahl)	0,52	0,23	0,73	0,89	0,86	0,59
Sitzen (Zeit)	0,48	0,24	0,78	0,91	0,96	0,65
Kraulen (Anzahl)	0,48	0,72	1	1	1	0,78
Kraulen (Zeit)	0,30	0,60	1	1	1	0,80
Schnäbeln	0,17	0,50	1	1	1	0,67

IX.b Liste der Sozialpaare

2003

Tabelle 24: Sozialpaare während der Zeit vom 10.07.2002 bis 18.6.2003

Voliere	Individuum 1	Individuum 2	Individuum 3	Individuum 4
517	FW1	GW1	AW2	CW2
519	BW1	AW1	CW1	EW1
520	FM1	DM1	EM1	GM1

2004

Tabelle 25 Sozialpaare ab 1.11.2003

Voliere	Individuum 1	Individuum 2	Individuum 3	Individuum 4
513	IW1	HW2	AW2	EW1
517	HW1	GW1	JW2	CW2
518	AM1	FM1	IM1	GM1
519	BW1	AW1	KW1	JW1
520	IM2	BM1	DM1	HM1

IX.c Daten zu den sozionegativen Interaktionen in den Dyaden

Tabelle 26: Daten zum Austausch der sozionegativen Verhaltensweisen. Angegeben sind jeweils die Summen der agonistischen Interaktionen innerhalb der einführenden Beobachtungsphase

Voliere	Agonistik innerhalb der Dyaden	Agonistik außerhalb der Dyaden
517	7	17
518	6	19
519	8	13
520	8	30

Anhang

Tabelle 27: Daten zur Bestimmung des Austauschs der sozionegativen Verhaltensweisen

Voliere	Agonistik innerhalb der Dyaden (Beobachtet)	Agonistik außerhalb der Dyaden (Beobachtet)	Agonistik innerhalb der Dyaden (Erwartet bei einer sozionegativen Interaktion pro möglicher Kombination der Individuen)	Agonistik außerhalb der Dyaden (Erwartet bei einer sozionegativen Interaktion pro möglicher Kombination der Individuen)	Verhältnis der Agonistik innerhalb der Dyaden	Verhältnis der Agonistik außerhalb der Dyaden
517	7	17	4	8	1,8	2,1
518	6	19	4	8	1,5	2,4
519	8	13	4	8	2,0	1,6
520	8	30	2	10	4,0	3,0

IX.d Dominanzdaten

2003

Tabelle 28: Daten der agonistischen Interaktionen zur Bestimmung der Hierarchie in Voliere 517 (Beobachtungsphase 2003)

Agonistik	FW1	GW1	AW2	CW2	Summe	Rang
FW1	0	5	0	3	8	0,50
GW1	6	0	0	0	6	0,50
AW1	1	0	0	0	1	1
CW2	1	1	0	0	2	0,40
Summe	8	6	0	3		

Tabelle 29: Daten der agonistischen Interaktionen zur Bestimmung der Hierarchie in Voliere 519 (Beobachtungsphase 2003)

Agonistik	BW1	AW1	CW1	EW1	Summe	Rang
BW1	0	1	1	0	2	0,33
AW1	1	0	3	7	11	0,79
CW1	3	0	0	0	3	0,19
EW1	0	2	9	0	11	0,61
Summe	4	3	13	7		

Anhang

2004

Tabelle 30: Daten der agonistischen Interaktionen zur Bestimmung der Hierarchie in Voliere 517 (Beobachtungsphase 2004)

Agonistik	HW1	GW1	JW2	CW2	Summe	Rang
HW1	0	1	0	2	3	0,27
JW2	7	0	3	3	13	0,76
CW2	1	0	0	1	2	0,25
GW1	0	3	3	0	6	0,50
Summe	8	4	6	6		

Tabelle 31: Daten der agonistischen Interaktionen zur Bestimmung der Hierarchie in Voliere 518 (Beobachtungsphase 2004)

Agonistik	AM1	FM1	IM1	GM1	Summe	Rang
AM1	0	3	2	0	5	0,26
FM1	2	0	0	0	2	0,20
IM1	5	1	0	1	7	0,78
GM1	7	4	0	0	11	0,92
Summe	14	8	2	1		

Tabelle 32: Daten der agonistischen Interaktionen zur Bestimmung der Hierarchie in Voliere 519 (Beobachtungsphase 2004)

Agonistik	BW1	AW1	KW1	JW1	Summe	Rang
BW1	0	3	4	5	12	0,80
AW1	2	0	1	2	5	0,63
KW1	0	0	0	3	3	0,38
JW1	1	0	0	0	1	0,09
Summe	3	3	5	10		

Tabelle 33: Daten der agonistischen Interaktionen zur Bestimmung der Hierarchie in Voliere 520 (Beobachtungsphase 2004)

Agonistik	IM2	BM1	DM1	HM1	Summe	Rang
IM2	0	0	0	4	4	0,20
BM1	1	0	3	1	5	1
DM1	11	0	0	12	23	0,82
HM1	4	0	2	0	6	0,26
Summe	16	0	5	17		

Anhang

Tabelle 34 Bestimmung der Hierarchien in den Volieren im Beobachtungszeitraum 2003

	Paar	Rang	Rangbezeichnung
FW1	M	0,5	β_1
GW1	N	0,5	β_2
AW1	N	1	α
CW2	M	0,4	γ

BW1	O	0,33	γ
AW1	O	0,79	α
CW1	P	0,19	δ
EW1	P	0,61	β

Tabelle 35 Bestimmung der Hierarchien in den Volieren im Beobachtungszeitraum 2004

	Paar	Rang	Rangbezeichnung
HW1	A	0,27	γ
JW2	A	0,76	α
CW2	B	0,25	δ
GW1	B	0,50	β

AM1	C	0,26	γ
FM1	C	0,20	δ
IM1	D	0,78	β
GM1	D	0,92	α

BW1	E	0,80	α
AW1	E	0,63	β
KW1	F	0,38	γ
JW1	F	0,09	δ

IM2	G	0,20	δ
HM1	G	0,26	γ
BM1	-	1,00	α
DM1	-	0,82	β

IX.e Daten zur mutualistischen Kooperation**Tabelle 36: Daten des Versuches zur mutualistischen Kooperation (Angegeben ist die Anzahl der Kooperationen in 8 Stunden Beobachtungsdauer pro Voliere (2x4 Std))**

Versuch	Sozialpartner	Anderes Tier
HW1	0	0
GW1	12	0
JW2	0	0
CW2	11	0
AM1	56	0
FM1	4	0
IM1	2	0
GM1	34	0
BW1	0	0
AW1	15	0
KW1	0	0
JW1	0	0
IM2	0	0
HM1	12	0

Tabelle 37: Daten zum Kontrollversuch zur mutualistischen Kooperation (Angegeben ist die Anzahl der Kooperationen in 8 Stunden Beobachtungsdauer pro Voliere (2x4 Std))

	Sozialpartner	Anderes Tier	allein
HW1	0	0	13
GW1	3	0	24
JW2	0	0	34
CW2	2	0	39
AM1	2	0	46
FM1	4	0	54
IM1	1	0	46
GM1	0	0	30
BW1	9	0	26
AW1	9	0	44
KW1	0	0	54
JW1	0	0	20
IM1	1	0	36
HM1	22	10	54

IX.f Daten zur Sozialen Unterstützung**Tabelle 38: Corticosteronkonzentration im Blut der jeweiligen Individuen nach dem ersten erlebten und nach dem letzten erlebten Versuch (Corticosteron pg/ml Blutplasma)**

Individuum	Corticosterongehalte im Blutplasma der Individuen nach dem zuerst durchgeführten Versuch	Corticosterongehalte im Blutplasma der Individuen nach dem zuletzt durchgeführten Versuch
HW1	13788,87	24011,09
GW1	1832,30	3161,54
JW2	10673,07	27756,92
CW2	13406,10	20222,57
AM1	12275,91	17623,05
FM1	12308,72	16276,16
IM1	39928,72	24275,05
GM1	41736,42	32576,86
BW1	23191,89	18141,89
AW1	21103,53	19007,83
KW1	4735,62	28991,75
JW1	11177,66	4616,84
IM1	21856,59	26382,77
HM1	60923,80	45215,45

Anhang

Tabelle 39: Daten zur Analyse des Stressniveaus der Tiere (Corticosteronkonzentration angegeben in pg/ml Blutplasma; Dauer der Aktivität während der ersten 30 Minuten des Versuches angegeben in Sekunden)

Individuum	Versuch	Sequenz	Corticosteronkonzentration vor dem Versuch	Corticosteronkonzentration nach dem Versuch	Differenz der Corticosteronkonzentration	Aktivität während der ersten 30 min. des Versuches
HW1	a	4	2862,38	24011,09	21148,72	803,28
HW1	b	1	7572,43	13788,87	6216,45	851,00
HW1	c	2	11130,80	8190,33	-2940,47	47,90
HW1	d	3	7294,34	10752,29	3457,95	781,91
GW1	a	2	3921,08	11519,89	7598,82	1004,28
GW1	b	3	1565,17	5948,03	4382,86	143,70
GW1	c	4	716,39	3161,54	2445,15	97,70
GW1	d	1	1760,46	1832,30	71,85	296,47
JW2	a	3	9155,83	39795,59	30639,76	737,97
JW2	b	4	5615,09	27756,92	22141,83	332,60
JW2	c	2	2684,30	9019,70	6335,39	211,95
JW2	d	1	1533,79	10673,07	9139,28	1134,88
CW2	a	1	16262,06	13406,10	-2855,96	405,14
CW2	b	2	8709,77	5034,24	-3675,53	313,90
CW2	c	3	3637,02	11859,12	8222,10	538,18
CW2	d	4	3469,50	20222,57	16753,06	125,48
AM1	a	3	14214,71	21643,85	7429,14	187,47
AM1	b	1	7010,65	12275,91	5265,26	286,09
AM1	c	4	7153,33	17623,05	10469,72	525,99
AM1	d	2	14901,78	10928,81	-3972,97	396,21
FM1	a	1	8319,11	12308,72	3989,61	403,25
FM1	b	4	2256,98	16276,16	14019,17	1085,34
FM1	c	2	11374,63	9523,68	-1850,95	73,20
FM1	d	3	16605,90	14042,58	-3972,97	1511,17
IM1	a	1	17245,52	39928,72	22683,19	752,66
IM1	b	4	13037,39	24275,05	11237,65	687,54
IM1	c	3	8333,87	13973,63	5639,76	267,86
IM1	d	2	3621,21	29895,78	26274,57	398,00
GM1	a	2	1953,41	18033,88	16080,47	1748,02
GM1	b	4	4455,84	32576,86	28121,01	1796,74
GM1	c	1	5046,63	41736,42	36689,79	1092,69
GM1	d	3	11401,14	29404,63	18003,48	1530,76
BW1	a	2	6138,70	10581,41	4442,71	719,87
BW1	b	3	2548,45	17306,80	14758,35	433,18
BW1	c	1	5392,27	23191,89	17799,62	281,90
BW1	d	4	2157,67	18141,89	15984,21	515,11

Anhang

Weiterführung der Tabelle 35: Daten zur Analyse des Stressniveaus der Tiere (Corticosteronkonzentration angegeben in pg/ml Blutplasma; Dauer der Aktivität während der ersten 30 Minuten des Versuches angegeben in Sekunden)						
Individuum	Versuch	Sequenz	Corticosteronkonzentration vor dem Versuch	Corticosteronkonzentration nach dem Versuch	Differenz der Corticosteronkonzentration	Aktivität während der ersten 30 min. des Versuches
AW1	a	1	6581,14	21103,53	14522,39	27,72
AW1	b	3	5640,65	24814,36	19173,71	933,85
AW1	c	4	7665,18	19007,83	11342,65	775,76
AW1	d	2	3185,52	21237,52	18052,00	203,75
KW1	a	3	1118,36	23445,19	22326,83	304,58
KW1	b	4	8219,32	28991,75	20772,43	432,75
KW1	c	2	5976,84	6516,64	539,80	177,22
KW1	d	1	3132,39	4735,62	1603,23	1115,51
JW1	a	1	6388,61	11177,66	4789,05	1278,40
JW1	b	3	5008,79	2945,17	-2063,62	50,08
JW1	c	2	544,32	1187,05	642,73	,00
JW1	d	4	3794,96	4616,84	821,88	94,80
IM1	a	3	1789,09	50580,80	48791,70	811,46
IM1	b	4	3682,44	26382,77	22700,33	1597,49
IM1	c	1	8908,84	21856,59	12947,75	807,28
IM1	d	2	6984,08	27634,74	20650,66	741,56
HM1	a	1	3336,68	60923,80	57587,11	291,01
HM1	b	4	2562,23	45215,45	42653,22	1141,22
HM1	c	2	4123,87	86678,34	82554,47	904,72
HM1	d	3	2822,44	41451,27	38628,83	1447,78

IX.g Daten zur Stabilität

Tabelle 40: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung a) in Voliere 517

Kraulen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	74	7
GW1	0	0	0	14
JW2	1	0	0	0
CW2	0	34	0	0

Schnäbeln	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	2	0
GW1	-	0	0	5
JW2	-	-	0	0
CW2	-	-	-	0

Sitzen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	12	73	33
GW1	-	0	2	148
JW2	-	-	0	14
CW2	-	-	-	0

Tabelle 41: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung b) in Voliere 517

Kraulen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	3	7	5
GW1	0	0	0	14
JW2	0	0	0	0
CW2	0	22	0	0

Schnäbeln	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	0	1
GW1	-	0	0	1
JW2	-	-	0	0
CW2	-	-	-	0

Sitzen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	33	38	19
GW1	-	0	7	125
JW2	-	-	0	14
CW2	-	-	-	0

Tabelle 42: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung c) in Voliere 517

Kraulen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	13	3
GW1	0	0	0	4
JW2	0	0	0	1
CW2	1	10	0	0

Schnäbeln	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	2	0
GW1	-	0	0	1
JW2	-	-	0	0
CW2	-	-	-	0

Sitzen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	8	62	20
GW1	-	0	4	94
JW2	-	-	0	4
CW2	-	-	-	0

Tabelle 43: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung d) in Voliere 517

Kraulen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	23	4
JW2	0	0	0	7
CW2	0	0	0	0
GW1	1	12	0	0

Schnäbeln	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	0	2	0
JW2	-	0	0	2
CW2	-	-	0	0
GW1	-	-	-	0

Sitzen	HW1	GW1	JW2	CW2
HW1	0	13	50	23
JW2	-	0	2	83
CW2	-	-	0	8
GW1	-	-	-	0

Anhang

Tabelle 44: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung a) in Voliere 518

Kraulen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	0	0	0
FM1	0	0	0	0
IM1	0	0	0	0
GM1	0	0	0	0

Schnäbeln	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	6	0	0
FM1	-	0	0	0
IM1	-	-	0	0
GM1	-	-	-	0

Sitzen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	109	1	1
FM1	-	0	48	70
IM1	-	-	0	122
GM1	-	-	-	0

Tabelle 45: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung b) in Voliere 518

Kraulen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	1	0	0
FM1	4	0	0	1
IM1	0	0	0	3
GM1	0	0	3	0

Schnäbeln	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	1	0	0
FM1	-	0	0	0
IM1	-	-	0	0
GM1	-	-	-	0

Sitzen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	96	0	1
FM1	-	0	2	26
IM1	-	-	0	67
GM1	-	-	-	0

Tabelle 46 Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung c) in Voliere 518

Kraulen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	7	0	0
FM1	4	0	0	0
IM1	0	0	0	0
GM1	0	0	0	0

Schnäbeln	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	1	0	0
FM1	-	0	0	0
IM1	-	-	0	0
GM1	-	-	-	0

Sitzen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	53	0	0
FM1	-	0	0	35
IM1	-	-	0	4
GM1	-	-	-	0

Tabelle 47: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung d) in Voliere 518

Kraulen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	5	0	0
FM1	20	0	0	0
IM1	0	0	0	1
GM1	0	1	0	0

Schnäbeln	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	3	0	0
FM1	-	0	0	0
IM1	-	-	0	0
GM1	-	-	-	0

Sitzen	AM1	FM1	IM1	GM1
AM1	0	130	0	3
FM1	-	0	3	55
IM1	-	-	0	29
GM1	-	-	-	0

Anhang

Tabelle 48: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung a) in Voliere 519

Kraulen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	22	0	0
AW1	20	0	0	0
KW1	0	0	0	1
JW1	0	0	1	0

Schnäbeln	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	34	0	0
AW1	-	0	0	0
KW1	-	-	0	0
JW1	-	-	-	0

Sitzen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	129	0	5
AW1	-	0	0	2
KW1	-	-	0	85
JW1	-	-	-	0

Tabelle 49: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung b) in Voliere 519

Kraulen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	24	0	3
AW1	26	0	0	0
KW1	0	0	0	0
JW1	0	0	4	0

Schnäbeln	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	39	0	0
AW1	-	0	0	0
KW1	-	-	0	0
JW1	-	-	-	0

Sitzen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	116	0	7
AW1	-	0	0	1
KW1	-	-	0	47
JW1	-	-	-	0

Tabelle 50: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung c) in Voliere 519

Kraulen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	11	0	0
AW1	44	0	0	0
KW1	0	0	0	1
JW1	0	0	3	0

Schnäbeln	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	29	0	0
AW1	-	0	0	0
KW1	-	-	0	0
JW1	-	-	-	0

Sitzen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	94	0	1
AW1	-	0	1	2
KW1	-	-	0	39
JW1	-	-	-	0

Tabelle 51: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung d) in Voliere 519

Kraulen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	8	0	0
AW1	12	0	0	0
KW1	0	0	0	1
JW1	0	0	0	0

Schnäbeln	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	9	0	0
AW1	-	0	0	0
KW1	-	-	0	1
JW1	-	-	-	0

Sitzen	BW1	AW1	KW1	JW1
BW1	0	92	0	3
AW1	-	0	0-	1
KW1	-	-	0	31
JW1	-	-	-	0

Anhang

Tabelle 52: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung a) in Voliere 520

Kraulen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	2	0	1
BM1	3	0	35	0
DM1	2	15	0	0
HM1	2	0	0	0

Schnäbeln	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	0	0	0
BM1	-	0	1	0
DM1	-	-	0	0
HM1	-	-	-	0

Sitzen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	74	32	99
BM1	-	0	124	28
DM1	-	-	0	21
HM1	-	-	-	0

Tabelle 53: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung b) in Voliere 520

Kraulen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	4	0	20
BM1	3	0	21	2
DM1	0	60	0	0
HM1	3	0	0	0

Schnäbeln	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	0	0	0
BM1	-	0	2	0
DM1	-	-	0	0
HM1	-	-	-	0

Sitzen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	27	5	74
BM1	-	0	89	15
DM1	-	-	0	2
HM1	-	-	-	0

Tabelle 54: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung c) in Voliere 520

Kraulen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	0	1	18
BM1	0	0	20	8
DM1	0	12	0	0
HM1	0	0	0	0

Schnäbeln	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	0	0	1
BM1	-	0	4	0
DM1	-	-	0	0
HM1	-	-	-	0

Sitzen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	9	2	60
BM1	-	0	61	28
DM1	-	-	0	4
HM1	-	-	-	0

Tabelle 55: Daten zu den Verhaltensweisen „Kraulen“, „Schnäbeln“ und „Sitzen“ der Beobachtung d) in Voliere 520

Kraulen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	4	0	26
BM1	0	0	13	0
DM1	0	33	0	0
HM1	3	0	0	0

Schnäbeln	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	0	0	1
BM1	-	0	3	1
DM1	-	-	0	0
HM1	-	-	-	0

Sitzen	IM2	BM1	DM1	HM1
IM2	0	30	6	86
BM1	-	0	91	18
DM1	-	-	0	4
HM1	-	-	-	0

X Danksagung

Während dieser Arbeit habe ich von vielen Seiten wertvolle Unterstützung erhalten, für die ich mich herzlich bedanken möchte. Zu allererst danke ich Prof. Fritz Trillmich für die Möglichkeit, ein so umstrittenes Thema an so faszinierenden Lebewesen untersuchen zu dürfen. Ohne seine Unterstützung, Geduld und seine Kenntnisse wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen.

Mein herzlichster Dank gebührt meinem Ehemann Klaus Adrian, der unendliche Geduld und Liebe aufbrachte und immer für mich da war. A'ndhin erin iama. Nurd'dhao a'var.

In vielen Gesprächen und Seminaren erhielt ich Beistand, Ideen, Ratschläge, und Hilfe von Mitgliedern der Arbeitsgruppe Trillmich, Arbeitsgruppe Eccard, Arbeitsgruppe Naguib und der Arbeitsgruppe Reinhold.

Nicky Clayton und Nathan Emery verstanden es, mir bei meinen größten Zweifeln an meiner Arbeit immer wieder Ansporn zu geben. Ihr fachlicher Rat und ihre menschliche Wärme waren mir eine große Stütze und Vorbild.

Roland Sossinka führte mich in die Welt der Fragenden und Bewertenden ein und stand mir mit seinem theoretischen und praktischen Wissen zu Seite.

Nick Humphrey und Michael Tomasello waren mir Inspirationen, in neuen Wegen zu denken. Klaus Reinhold verdanke ich meine wachsenden Kenntnisse in Statistik. Michael Windmann und Göran Kauermann vom Statistischen Beratungszentrum der Universität Bielefeld halfen, wenn es mit meinen Statistikkenntnissen gar nicht mehr weiterging.

Ein besonderer Dank gilt Charlotte Hemelrijk für die Bereitstellung des Programms MatrixTester und die neuen Erkenntnisse zur Untersuchung dyadischen Verhaltens.

Dank für die Hilfe bei der Dohlenaufzucht, bei den Versuchen und den vielen kleinen und großen Schwierigkeiten gilt Klaus Adrian, Sandra Döpjan, Melanie Kober, Birgit Lorke, Anke Rehling, Christopher Herhausen und Elke Hippauf. Ursula Strübig hat sich immer wundervoll um die Dohlen gekümmert und sie versorgt.

Durch verschiedene Versionen des Manuskriptes kämpften sich Klaus Adrian, Lars Feddern, Manuela Jäckel, Melanie Kober, Thilo Liesenjohann, Anke Nodop, Anke Rehling, Christan Rückert und Jochen Wolf. Danke dafür.

Danksagung

Elke Hippauf bestimmte die Geschlechter der Dohlen. Ohne die Geschlechtsbestimmung wäre diese Arbeit nicht möglich gewesen. Danke.

Besonders wichtig für das Durchstehen des Universitätsalltages mit all seinen Tücken waren Karin Eickhoff, Edda Geissler und Elke Hippauf. Unterstützung und Anleitung beim Radioimmunoessay gaben Wolfgang Goymann, Ingrid Schwabl und Christina Muck.

Großer Dank gilt meiner Familie, die meine Erzählungen über meine Arbeit nicht nur ertrug, sondern echtes Interesse zeigte.

Es war schön für mich zu erfahren, dass Menschen sich „soziale Unterstützung“ geben. In diesem Fall war ich dankbarer Empfänger der Unterstützung von Anke, Petra Haneke, Hans Lehmann, Brian Kinney, Justin Taylor und der ganzen Bande der Liberty Avenue.

XI Literaturverzeichnis

- Adrian A und Trillmich F (subm.): Friendship in animals - towards establishing comparable elements for a comprehensive description**
- Allan G (1979): A sociology of friendship and kinship, Allen & Unwin, London.**
- Auhagen AE (1996): Adult friendship, Auhagen AE, von Salisch, M., The diversity of Human Relationships Seite 229-247, Cambridge University Press, Cambridge.**
- Aureli F, Preston SD und de Waal FBM (1999): Heart rate responses to social interactions in free-moving rhesus macaques (*Macaca mulatta*): A pilot study, Journal of Comparative Psychology (Band 113), Nr. 1, Seite 59-65.**
- Aureli F und Schaffner CM (2002): Relationship assessment through emotional mediation, Behaviour (Band 139), Seite 393-420.**
- Barnard C (2004): Animal Behaviour: mechanism, development, function and evolution, Pearson Education Limited, Harlow.**
- Black J (1996): Partnerships in birds: The study of monogamy (Band 6), Oxford Ornithology Series, Oxford.**
- Boccia ML, Reite M und Laudenslager M (1989): On the Physiology of Grooming in a Pigtail Macaque, Physiology & Behavior (Band 45), Nr. 3, Seite 667-670.**
- Bond AB, Kamil AC und Balda RP (2003): Social complexity and transitive inference in corvids, Animal Behaviour (Band 65), Seite 479-487.**
- Bowlby J (1960): Grief and Mourning in Infancy and Early-Childhood, Psychoanalytic Study of the Child (Band 15), Nr. 1, Seite 9-52.**
- Byrne RW und Whiten A (1988): Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans, Byrne R und Whiten A, Oxford University Press, New York.**
- Cash WB und Holberton RL (1999): Effects of exogenous corticosterone on locomotor activity in the red-eared slider turtle, *Trachemys scripta elegans*, Journal of Experimental Zoology (Band 284), Nr. 6, Seite 637-644.**
- Chapais B (1995): Alliances as a means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects, Yearbook of Physical Anthropology, 1995 (Band 38) Seite 115-136.**
- Clutton-Brock TH, Brotherton PNM, O'Riain MJ, Griffin AS, Gaynor D, Kansky R, Sharpe L und McIlrath GM (2001): Contributions to cooperative rearing in meerkats, Animal Behaviour (Band 61), Seite 705-710.**
- Clutton-Brock TH, Gaynor D, McIlrath GM, Maccoll ADC, Kansky R, Chadwick P, Manser M, Skinner JD und Brotherton PNM (1999): Predation, group size and mortality in a cooperative mongoose, *Suricata suricatta*, Journal of Animal Ecology (Band 68), Nr. 4, Seite 672-683.**
- Clutton-Brock TH, Greenwood PJ und Powell RP (1976): Ranks and Relationships in Highland Ponies and Highland Cows, Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology (Band 41), Nr. 2, Seite 202-216.**
- Combes SL und Altmann J (2001): Status change during adulthood: life-history by-product or kin selection based on reproductive value? Proceedings of the**

- Royal Society of London Series B-Biological Sciences (Band 268), Nr. 1474, Seite 1367-1373.
- Cords M (2002): Friendship among adult female blue monkeys (*Cercopithecus mitis*), Behaviour (Band 139), Seite 291-314.
- Daan S und Tinbergen J (1979): Young guillemots (*Uria lomvia*) leaving their arctic breeding cliffs: a daily rhythm in numbers and risk., Ardea (Band 67), Seite 96-100.
- Darwin C (1872): The Expression Of The Emotions In Man And Animals, John Murray, London.
- Darwin CR (1871): The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex, John Murray, London.
- de Kort SR, Emery NJ und Clayton NS (2003): Food offering in jackdaws (*Corvus monedula*), Naturwissenschaften (Band 90), Nr. 5, Seite 238-240.
- de Waal FBM (2000): Attitudinal reciprocity in food sharing among brown capuchin monkeys, Animal Behaviour (Band 60), Nr. 2, Seite 253-261.
- Durrell JL, Sneddon IA, O'Connell NE und Whitehead H (2004): Do pigs form preferential associations? Applied Animal Behaviour Science (Band 89), Nr. 1-2, Seite 41-52.
- Emery NJ (2004): Are Corvids 'Feathered Apes'? - Cognitive Evolution in Crows, Jays, Rooks and Jackdaws, Watanabe S, Comparative Neuroscience of Social Behaviour, Keio University Press, Tokyo.
- Emery NJ (2005): The evolution of Social Cognition, Easton A und Emery N, Cognitive Neuroscience of Social Behaviour, Psychology Press, London.
- Emery NJ und Clayton NS (2003): Comparing the Complex Cognition of Birds and Primates, Rogers L und Kaplan G, Comparative vertebrate cognition: Are primates superior to non-primates? Kluwer Academic Press.
- Gowaty PA und Mock DW (1985): Avian Monogamy (Band 37), Ornithological Monographs, American Ornithologists Union.
- Hamilton WD (1964): The genetical evolution of social behaviour, Journal of Theoretical Biology (Band 7), Nr. 1-52.
- Hammerstein P (2003): Why is reciprocity so rare in social animals? Hammerstein P, Genetic and Cultural Evolution of Cooperation Seite 83-94, MIT Press, Cambridge.
- Harcourt AH und de Waal FBM (1992): Coalitions and alliances in humans and other animals, Oxford University Press, Oxford.
- Hays RB (1988): Friendship, Duck SW, Handbook of Personal Relationships (Band 2) Seite 391-408, Wiley, Chichester.
- Hemelrijk CK (1990): Models of, and tests for, reciprocity, unidirectionality and other social interaction patterns at a group level, Animal Behaviour (Band 39), Nr. 6, Seite 1013-1029.
- Hemelrijk CK, Meier C und Martin RD (1999): 'Friendship' for fitness in chimpanzees? Animal Behaviour (Band 58), Seite 1223-1229.

- Hendrick C (1988): **Roles and Gender in Relationships**, Duck SW, **Handbook of Personal Relationships**, Wiley, Chichester.
- Hinde RA (1979): **Towards Understanding Relationships (Band 18)**, Tajfel H, **European monographs in social psychology**, Academic Press, London.
- Hinde RA (1997): **Relationships: A dialectical perspective**, Psychology Press, Hove, East Sussex.
- Humphrey N (1976): **The social function of intellect**, PPG B und Hinde RA, **Growing points in ethology** Seite 303-316, Cambridge University Press, Cambridge.
- Humphrey N (1997): **Varieties of altruism - and the common ground between them**, **Social research (Band 64)**, Seite 199-209.
- Kenward RE und Simpson JA (1978): **Hawks and doves: factors affecting success and selection in goshawk attacks on wild pigeons**, **Journal of Animal Ecology (Band 58)**, Seite 86-87.
- Keverne EB, Martensz ND und Tuite B (1989): **Beta-Endorphin Concentrations In Cerebrospinal-Fluid Of Monkeys Are Influenced By Grooming Relationships**, **Psychoneuroendocrinology (Band 14)**, Nr. 1-2, Seite 155-161.
- Krause J und Ruxton GD (2002): **Living in groups**, Oxford University Press, Oxford, New York.
- Kruuk H (1964): **Predators and anti-predator behaviour of the blackheaded gull *Larus ridibundus***, **Behaviour Supplements (Band 11)**, Seite 11-29.
- Ladd GT (1896): **Consciousness and Evolution**, **Psychological Review (Band 3)**, Seite 296-300.
- Manson JH (1994): **Mating Patterns, Mate Choice, and Birth Season Heterosexual Relationships in Free-Ranging Rhesus Macaques**, **Primates (Band 35)**, Nr. 4, Seite 417-433.
- Manson JH, Navarrete CD, Silk JB und Perry S (2004): **Time-matched grooming in female primates? New analyses from two species**, **Animal Behaviour (Band 67)**, Seite 493-500.
- Mason WA (1981): **Primate Social Intelligence**, Griffin DR, **Animal Mind - Human Mind** Seite 131-143, Springer-Verlag, Berlin.
- Maule AG und VanderKooi SP (1999): **Stress-induced immune-endocrine interactions**, Balm PHM, **Stress Physiology in animals** Seite 205-245, RC Academic Press, Sheffield.
- Microsoft (2002): **Microsoft^R Office**.
- Mock DW und Parker GA (1997): **The Evolution of Sibling Rivalry**, Oxford University Press, Oxford.
- Noe R und Hammerstein P (1994): **Biological Markets - Supply-and-Demand Determine the Effect of Partner Choice in Cooperation, Mutualism and Mating**, **Behavioral Ecology and Sociobiology (Band 35)**, Nr. 1, Seite 1-11.
- Noe R, Vanschaik CP und Vanhooft J (1991): **The Market Effect - an Explanation for Pay-Off Asymmetries among Collaborating Animals**, **Ethology (Band 87)**, Nr. 1-2, Seite 97-118.
- Noldus Observer Basic 5.0.

- Palombit RA, Cheney DL und Seyfarth RM (2001): Female-female competition for male 'friends' in wild chacma baboons, *Papio cynocephalus ursinus*, *Animal Behaviour* (Band 61), Seite 1159-1171.
- Palombit RA, Seyfarth RM und Cheney DL (1997): The adaptive value of 'friendships' to female baboons: experimental and observational evidence, *Animal Behaviour* (Band 54), Seite 599-614.
- Partridge BL und Pitcher TJ (1979): Evidence against a Hydrodynamic Function for Fish Schools, *Nature* (Band 279), Nr. 5712, Seite 418-419.
- Paz-y-Mino G, Bond AB, Kamil AC und Balda RP (2004): Pinyon jays use transitive inference to predict social dominance, *Nature* (Band 430), Nr. 7001, Seite 778-781.
- Putaala A, Hohtola E und Hissa R (1995): The Effect of Group-Size on Metabolism in Huddling Grey Partridge (*Perdix Perdix*), *Comparative Biochemistry and Physiology B-Biochemistry & Molecular Biology* (Band 111), Nr. 2, Seite 243-247.
- Roberts G (2005): Cooperation through interdependence, *Animal Behaviour* (Band 70), Nr. 4, Seite 901-908.
- Rolls ET (1999): *The Brain and Emotion*, Oxford University Press, Oxford.
- Sachser N, Durschlag M und Hirzel D (1998): Social relationships and the management of stress, *Psychoneuroendocrinology* (Band 23), Nr. 8, Seite 891-904.
- Selman RL (1984): *Die Entwicklung des sozialen Verstehens: entwicklungspsychologische und klinische Untersuchungen*, Suhrkamp, Frankfurt.
- Serpell J (1989): *Humans, animals, and the limits of friendship*, Porter R und Tomaselli S, *The Dialectics of Friendship* Seite 111-129, Routledge, London.
- Sherrod D (1989): *The influence of gender on same-sex friendships*, Hendrick C, *Review of personality and social psychology: Close relationships* Seite 164-186, Sage Publications, Newbury Park, CA.
- Silk JB (2002): Using the 'F'-word in primatology, *Behaviour* (Band 139), Seite 421-446.
- Silk JB (2003): *Cooperation without Counting: The Puzzle of Friendship*, Hammerstein P, *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*, The MIT Press, Cambridge, London.
- Smuts B (2004): *Friendship in animals*, Bekoff M, *Encyclopedia of Animal Behavior* (Band 2) Seite 599-602, Greenwood Press, Westport, Connecticut.
- Smuts BB (1985): *Friendship in baboons*, Aldine Publishing Company, New York.
- Sperber D und Hirschfeld L (1999): *Culture, Cognition and Evolution*, Wilson RA und Keil FC, *MIT Encyclopedia of the Cognitive Sciences* Seite 111-132, MIT Press, Cambridge.
- Sprecher S (1992): How Men and Women Expect to Feel and Behave in Response to Inequity in Close Relationships, *Social Psychology Quarterly* (Band 55), Nr. 1, Seite 57-69.
- SPSS (2003): *SPSS 12.0.1 OG for Windows*.

- Tebbich S, Taborsky M und Winkler H (1996): Social manipulation causes cooperation in keas, *Animal Behaviour* (Band 52), Seite 1-10.**
- Trillmich F (1976): Spatial Proximity and Mate-Specific Behavior in a Flock of Budgerigars (*Melopsittacus-Undulatus* - Aves, Psittacidae), *Zeitschrift Fur Tierpsychologie-Journal of Comparative Ethology* (Band 41), Nr. 3, Seite 307-331.**
- Trivers RL (1974): Parent-offspring conflict, *American Zoologist* (Band 14), Seite 249-264.**
- von Blotzheim G (1993): Handbuch der Vögel Mitteleuropas, von Blotzheim G, Passeriformes (Band 13), Verlag für Wissenschaft und Forschung, Wiesbaden.**
- Wasilewski A (2003): "Freundschaft" bei Huftieren? Soziopositive Beziehungen zwischen nicht-verwandten artgleichen Herdenmitgliedern, Marburg.**
- Weihs D (1973): Hydromechanics of Fish Schooling, *Nature* (Band 241), Nr. 5387, Seite 290-291.**
- Wilkinson GS (1984): Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat, *Nature* (Band 308), Nr. 5955, Seite 181-184.**
- Wolf JBW, Tautz D, Caccone A und Steinfartz S (2005): Development of new microsattelite loci and evaluation of loci from other pinniped species for the Galápagos sea lion (*Zalophus californianus wollebaeki*), *Conservation Genetics* (Band 2005), Nr. DOI: 10.1007/s10592-005-9045-1.**

Ich versichere, dass ich diese Arbeit ausschließlich mit den angeführten Hilfsmitteln und selbstständig angefertigt habe. Arbeiten anderer Personen sind entsprechend gekennzeichnet.

Anke Adrian