

**Untersuchungen zum Spielverhalten
des Gehaubten Kapuziners (*Cebus apella*)
in artifizierter Haltung**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

vorgelegt von
Johanna Prinz

Kiel
2009

Referent: Prof. Dr. G. Hartl

Koreferent: PD Dr. J. Seger

Tag der mündlichen Prüfung: 11.11.2009

Zum Druck genehmigt:

gez. Prof. Dr. L. Kipp, Dekan

Für meine Mutter Christel und meinen Vater Wolfgang.
Ich finde keine Widmung, die Euch gerecht wird.

Danke.

Inhaltsverzeichnis

I. Einleitung	7
1. Thematischer Hintergrund	8
2. Der Gehaubte Kapuzineraffe (<i>Cebus apella</i>)	9
2.1 Habitus.....	9
2.2 Systematik.....	9
2.2.1 Aktuelle Taxonomien.....	11
2.2.2 Entdeckung von <i>Cebus kaapori</i> (Queiroz, 1992).....	13
2.2.3 Entdeckung von <i>Cebus queirozi</i> (Mendez Pontes et al., 2006).....	13
2.3 Zoogeografie.....	14
2.4 Lebensraum, Nahrung, Lebensweise.....	14
3. Verhalten	16
3.1 Neugier- und Explorationsverhalten.....	16
3.2 Neugier- und Explorationsverhalten von <i>Cebus apella</i>	16
3.2.1 Neugierverhalten von <i>Cebus apella</i> (in Zoos).....	18
3.2.2 Objektmanipulation durch <i>Cebus apella</i> (in Zoos).....	20
3.2.2.1 „Sonderform“ der Objektmanipulation.....	22
3.2.3 Werkzeuggebrauch.....	23
4. Spielverhalten im Tierreich	27
4.1 Kriterien für Spiel.....	27
4.2 Primatenspiel.....	30
4.2.1 Risiken von Spiel.....	31
4.2.2 Funktion und Sinn / Nutzen von Spiel.....	33
4.2.3 Spielsignale.....	34
4.2.4 Spielgesicht.....	35
4.3 Spielverhalten von <i>Cebus apella</i> (Forschungsbericht).....	36
5. Ziel der Untersuchung	39
6. Verhaltensstudien im artifiziiellen Lebensraum (Zoo)	40
7. Studien an der Focusgruppe im Zoo Schwerin	41
II. Material und Methode	43
1. Die Focusgruppe im Zoo Schwerin	44
1.1 Herkunft und Entwicklung.....	44
1.2 Haltungsbedingungen (Gehege und Fütterung).....	46
1.3 Behavioural Enrichment.....	47
1.4 Tagesrhythmus.....	47
1.5 Verhalten gegenüber Besuchern und Beobachterin.....	48
1.6 Identifikation der Schweriner Tiere.....	49
1.7 Altersklassifizierung.....	50
2. Vergleichszoo	51
3. Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung	52
4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung	56

III. Ergebnisse und Diskussion	65
1. Vorbemerkung zum Spiel von <i>Cebus apella</i>	66
2. Spielkategorien und deren Varianten	67
2.1 Solitärspiel (solitary play).....	67
2.1.1 Drehung um die eigene Achse:.....	67
2.1.2 Purzelbäume.....	69
2.1.3 Kopfstand.....	70
2.2 Objektspiel (object play).....	71
2.2.1 Schwingen am Seil.....	71
2.2.2 Schlagen von Gegenständen auf Oberflächen.....	74
2.2.3 Spiel mit Schlamm.....	75
2.2.4 Hochwerfen von Objekten.....	78
2.2.5 Drehen/Rollen von Objekten.....	79
2.2.6 Wischen im Wasser.....	80
2.2.7 Rotation um Objekte.....	81
2.2.8 Wischen im Sand.....	82
2.2.9 Selbsttränke drücken.....	83
2.3 Sozialspiel (social play).....	84
2.3.1 Verfolgen.....	84
2.3.2 Raufen.....	84
2.3.3 Verfolgungslaufen.....	85
2.3.4 Spiele im Bettlaken.....	85
2.4 Individuelle Spiele.....	86
3. Spiel-Analyse: Wiederholungen	90
4. Spiel-Analyse: Sequenzen	92
4.1 Dauer von Spielsequenzen.....	92
4.2 Spielkategorien innerhalb der Sequenzen.....	94
5. Forschungsergebnisse und Diskussion	97
5.1 Unterschiede im Spielverhalten (Focusgruppe versus Laborgruppen).....	97
5.1.1 Diskussion.....	99
5.2 Spielrepertoire (Jungtiere/Adulte).....	102
5.2.1 Diskussion.....	105
5.3 Spielhäufigkeit (Altersklassen).....	108
5.3.1 Diskussion.....	110
5.4 Spieldauer.....	112
5.4.1 Spieldauer in Zoos.....	113
5.4.2 Spieldauer und Alterszusammensetzung der Spielgruppen.....	113
5.4.3 Spieldauer in den Spielkategorien.....	115
5.4.4 Diskussion.....	116
6. Potentieller Selektionswert von Spiel	118
IV. Schlussbetrachtung	121
1. Allgemeine Diskussion, Methodenkritik und Ausblick	122
2. Ergebniszusammenfassung	133

3. Kurzzusammenfassung (Abstract aus Kapitel IV/2.)	136
4. Summary	137
V. Literaturverzeichnis	138
VI. Abbildungsverzeichnis	151
VII. Tabellenverzeichnis	154
VIII. Anhang	156
IX. Dank	159
X. Lebenslauf	160
XI. Erklärung	161

I. Einleitung

1. Thematischer Hintergrund

Das Spiel bei Tieren ist ein weit gefasster Verhaltensbereich, der bei Säugern und Vögeln, bis hin zu Fischen und Insekten, vorkommt (FAGEN 1981, BEKOFF & BYERS 1998).

Vielfältige Studien an nicht menschlichen Primaten steuerten bereits Einsichten in kognitive, morphologische, ökologische und sozial relevante Zusammenhänge zum Verhalten der frühen Menschen bei (CLEVELAND et al. 2004).

Dieses untersuchte Primatenspiel befindet sich hinsichtlich seiner Komplexität im Bereich zwischen dem Spiel von Menschen und niederen Säugetieren. Viele seiner Aspekte können als einfaches Modell für menschliches Verhalten herangezogen werden¹ oder werden neben diesem vergleichend diskutiert (PELLEGRINI & SMITH 2005, SMITH 1984, TIZARD & HARVEY 1977).

Aufgrund der Schwierigkeit „Spiel“ eindeutig zu definieren², galt dieser Bereich lange als diffizil für die (experimentelle) Wissenschaft³. Allerdings werfen Verhaltensstudien zunehmend die Frage nach der Rolle des Spiels für die Evolution der Primaten auf.

Insbesondere die zentrale Bedeutung dieses speziellen Verhaltens in der Entwicklung juveniler Affen – und menschlicher Kleinkinder – legt nahe, dass ihm möglicherweise ein besonderer Selektionswert zukommt (BRUNER et al. 1976).

In diesem Zusammenhang werden zudem Fragen nach dem Ursprung des Spiels⁴ sowie den angeborenen und erworbenen Fähigkeiten von Primaten aufgeworfen, beispielsweise die Frage, ob bestimmte charakteristische Bewegungsabläufe (z.B. das Beutegreifverhalten) voll funktionsfähig ererbt werden, oder ob sie generell im Jugendalter – und möglicherweise durch Spiel – eingeübt werden müssen (GROOS 1976).

So steht die evolutionäre Entwicklung von *Homo sapiens* mit dem Spielverhalten heutiger nicht hominider Primaten in Zusammenhang.

Das biogenetische Grundgesetz, dem zufolge ein Organismus während seiner Ontogenese eine verkürzte Wiederholung der Stammesgeschichte der Phylogenese durchmacht, wird bei der Erforschung menschlichen Verhaltens häufig adaptiert: Die Entwicklungsstadien eines Kindes werden hierbei als Wiederholung der Phylogenese von *Homo sapiens* angesehen. So gilt etwa: Das Baumkletterverhalten von Menschenkindern spiegelt dessen Entwicklungsstufen aus der (vorhominiden) Primatenvergangenheit (PELLEGRINI & SMITH 2005). Ein mögliches Ableiten von Homologien oder stammesgeschichtlichen Vorläufern menschlichen Verhaltens (z.B. des Lächelns) aus dem Primatenverhalten werden nicht ausgeschlossen. (VAN HOOFF 1976).

Wissenschaftliche Studien des Primatenspiels sollen demnach einerseits Aufschluss über das generelle speziestypische Verhalten der untersuchten Art geben und andererseits (insbesondere im Fall des Spiels bei Menschenaffen) Aufschlüsse über das Verhalten der möglichen Vorfahrengruppe des Menschen geben. Vorliegende Untersuchung zum Spielverhalten des Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*) zielte auf ersteren Bereich.

¹ vgl. MÜLLER-SCHWARZE (1978)

² FAGEN (2009), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (April/Mai 2009): „Ethologists still disagree about the unity and reality of play.“

³ BATESON & HINDE (1976) weisen unter anderem auf die Bedeutung eindeutiger Fragestellungen hin.

⁴ vgl. BURGHARDT (2005)

Der hohe Eignungsgrad dieser Spezies der Breitnasenaffen (Platyrrhina/Neuweltaffen) für eine solche Studie zum Spielverhalten generell resultiert aus der hohen Präsenz von *Cebus apella* in zahlreichen Laborstudien und des daher vielschichtigen Kenntnisstandes zum Komplex (Sozial-)Verhalten. Zudem erfuhr die Gattung *Cebus* in den letzten Jahren verstärkte Aufmerksamkeit, aufgrund unterschiedlicher publizierter Taxonomien (RYLANDS et al. 2000, GROVES 2001, SILVA JR. 2002) und Studien (QUEIROZ 1992, MENDEZ PONTES et al. 2006), welche auf die Entdeckung bislang unbekannter resp. nicht publizierter Spezies des Genus *Cebus* hindeuten.

2. Der Gehaubte Kapuzineraffe (*Cebus apella*)

2.1 Habitus

Kennzeichnend für die Gattung *Cebus* ist der Greifschwanz, der als Anker oder Tragehilfe dient und der den Tieren wegen seiner charakteristischen eingerollten Ruhehaltung den Trivialnamen „Rollaffen“ eingebracht hat. Namensgebend für den Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*) ist die schwarze Kopfbehaarung, die bei geschlechtsreifen Tieren wie eine Haube nach oben absteht. Die Farbe des Fells schwankt zwischen Hellbeige und Dunkelbraun, oft sind Unterarme oder Unterschenkel dunkler gefärbt als der Körperstamm. Adulte Tiere wiegen zwischen 2,5 und 5 kg, abhängig von Alter und Geschlecht. Ausgewachsene männliche Tiere sind generell schwerer als weibliche, ihr Körperbau ist zudem kräftiger.

Füße und vor allem Hände können aufgrund der Oppositionsstellung des Daumens in komplexen Bewegungsabläufen oder als sensible Tastorgane eingesetzt werden. SPINOZZI et al. (2004) untersuchten den Greifvorgang von Kapuzineraffen in einer Laborstudie und registrierten 20 verschiedene Griffvarianten, darunter Ausführungen mit hohem oder geringem Kraftaufwand, je nach gegriffenem Objekt. Alle Finger tragen Fingernägel.

Die Tiere bewegen sich sowohl am Boden als auch in den Bäumen zumeist quadriped fort, sind jedoch in der Lage, kurze Strecken auf den Hinterbeinen zurückzulegen. Diese bipede Fortbewegung bedingt freie Hände und wird häufig genutzt, um Nahrung oder verschiedenartige andere Objekte zu transportieren. Bipedes Stehen dient überdies der Erhöhung des Blickfelds zur besseren Rundumsicht in vegetationsbestandenen Gelände.

2.2 Systematik

Das Genus *Cebus*⁵ (Kapuziner) erfuhr bisher hinsichtlich Spezies und Subspezies keine einheitliche Zuordnung. Der beträchtliche Polymorphismus der Tiere erschwert eindeutige Zuordnungen lediglich aufgrund morphologischer Merkmale, weil Variationen nicht nur zwischen den Geschlechtern auftreten, sondern überdies regions- oder gruppenabhängig sind.

Hinzu kommt, dass es sich bei einigen derzeit verwendeten Artbezeichnungen um Dop-

⁵ Die nächste verwandte Gattung unter den Neuweltaffen ist die Gattung *Saimiri* (Totenkopffaffen) (SCHNEIDER 2000).

pelbenennungen (Synonyme) handelt, was zusätzliche Irritationen hervorruft: Für die – aus heutiger Sicht historische – Erstbenennung neu entdeckter Kapuzinerspezies wurden in der Vergangenheit oftmals ausschließlich unpräzise Merkmale wie die Farbgebung des Fells⁶ oder der geografische Fundort der Tiere herangezogen. Die Präparate, anhand derer solche Beschreibungen durchgeführt wurden, stehen für eine rückwirkende Überprüfung der Angaben nicht mehr zur Verfügung, und so ist unklar, ob es sich bei den unterschiedlichen Bezeichnungen um Synonyme oder um tatsächlich unterschiedliche („gute“) Arten handelt⁷.

Aus den genannten Gründen differieren derzeit die Ansichten hinsichtlich Art- oder Unterartstatus einer Population je nach publizierendem Autor.

Zumindest die grobe Einteilung der bekannten *Cebus*-Arten in eine „tufted“- resp. eine „untufted“- Gruppe findet sich, ausgehend von ELLIOT (1913)⁸ und HERSHKOVITZ (1949)⁹ in den meisten aktuell vorgestellten Taxonomien.

Die Zuordnung in eine dieser beiden Gruppen erfolgt aufgrund artspezifischer Merkmale: Arten der „untufted“-Gruppe tragen keine Kopfhaut, Tiere der „tufted“-Gruppe tragen eine Haube, deren Größe, Form und Farbe je nach Alter, Geschlecht und geografischem Ursprung variiert. Seit einigen Jahren werden zur Bestimmung der taxonomischen Zugehörigkeit sowie der Variabilität¹⁰ auch genetische Verfahren¹¹ angewandt, welche die genauen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Arten

⁶ RYLANDS (1999) diskutiert die beiden differierenden wissenschaftlichen Bezeichnungen des Weeper oder Wedge-capped capuchin – *Cebus nigrivittatus* und *Cebus olivaceus* – und fasst die historische Entwicklung der uneinheitlichen Verwendung zusammen. Der Autor erwähnt, dass die Erstbeschreibung der Art *Cebus griseus* F.Cuvier 1819 auf einer Farbzeichnung beruhte, deren Druckkopien in der Farbgebung des dargestellten Tieres variierten und somit eine Doppelbenennung der Art durch Wagner 1848 – er beschrieb die Art als *Cebus nigrivittatus* neu– verursachten. Im gleichen Jahr (1848) veröffentlichte Schomburgk eine Studie, in der er die Art *Cebus olivaceus* nannte. RYLANDS (1999) weist darauf hin, dass bis heute beide Bezeichnungen in der wissenschaftlichen Literatur verwendet werden und, dass bei aller Diskussion, der korrekte Name vermutlich *Cebus griseus* sein sollte. Mit anderen Worten: Der Artname *griseus* wäre gültig (Priorität der Artbeschreibung), während *nigrivittatus* als Synonym zu gelten hat; auch *olivaceus* wäre demnach als Synonym von *griseus* zu betrachten.

⁷ DEFLER und HERNÁNDEZ-CAMACHO (2002) erklären die Einordnung von *Cebus albifrons unicolor* als eine andere Art als *Cebus albifrons albifrons* als „historic taxonomic error“ und korrigieren sie dahingehend, dass sie beide Bezeichnungen für das jeweilige Synonym der anderen erklären.

⁸ Dort noch: „Head without tufts on male“ resp. “Heads with tufts or ridges on male”. (ELLIOT 1913) zählt zwanzig Arten und insgesamt 4 Unterarten, deren Unterscheidung aufgrund von morphologischen Merkmalen erfolgte (z.B. Haube vorhanden/nicht vorhanden, Farbe der Wangen, Arme mit/ohne Gelbfärbung, Färbung der Arme bis zu den Ellbogen creme, haselnussbraun oder schwarz, etc.).

⁹ Nach HERSHKOVITZ (1949) bestand die „tufted“ Gruppe lediglich aus *Cebus apella* (Gehaubter Kapuziner); die „untufted“ Gruppe aus drei Arten: *Cebus capucinus*, *Cebus albifrons*, *Cebus nigrivittatus*.

¹⁰ Für detaillierte Ausführungen zu phänotypischer und genotypischer Variation vgl. HARTL (1985). Der Autor beschreibt zudem zuverlässige Methoden zur Ermittlung der genetischen Variabilität mittels biochemischer Markersysteme (z.B. durch Ermitteln unterschiedliche Phänotypen eines Enzyms, resp. Bestimmen der Allelfrequenzen).

¹¹ Genetische Verfahren werden außerdem genutzt, um Veränderungen in der Populationsgröße über große Zeiträume (hunderte oder tausende von Jahren) hinweg nachzuvollziehen. Vgl. hierzu VIGILANT & GUSCHANSKI (2009)

zueinander¹², sowie einiger Individualgruppen¹³ klären sollen. Basierend auf diesen Erkenntnissen wird es unter Umständen in einigen Jahren möglich sein, eine Neuordnung der Taxonomie vorzunehmen, welche die bestehenden Unklarheiten bereinigt. Zunächst bleiben jedoch die derzeitig publizierten Aufstellungen bestehen.

2.2.1 Aktuelle Taxonomien

Die drei aktuell veröffentlichten Taxonomien stammen von RYLANDS et al. (2000), GROVES (2001) und SILVA JR. (2002). Auch wenn die Autoren gegensätzliche Standpunkte vertreten, sind sie sich zumindest bei der Anerkennung folgender sieben Arten¹⁴ einig:

lateinisch	englisch	deutsch
<i>Cebus capucinus capucinus</i>	White-faced or white-throated capuchin	Weißschulterkapuziner
<i>Cebus albifrons albifrons</i>	White-fronted capuchin	Weißstirnkapuziner
<i>Cebus olivaceus olivaceus</i>	Wedge-capped or weeper capuchin	Brauner Kapuziner
<i>Cebus apella apella</i>	Tufted or brown capuchin	Gehaubter Kapuziner
<i>Cebus libidinosus libidinosus</i>	Black-striped or bearded capuchin	Bartkapuziner
<i>Cebus nigrinus nigrinus</i>	Black or black horned capuchin	Gehörnter Kapuziner
<i>Cebus xanthosternus</i>	Yellow breasted, or golden-bellied capuchin	Gelbbrustkapuziner

Tab. I/2.2.1-1: Bezeichnungen anerkannter *Cebus*-Spezies.

¹² AMARAL et al. (2008) entdeckten Unterschiede in den Chromosomensätzen verschiedener Kapuzinerarten: Die Zahl der Chromosomen innerhalb eines diploiden Chromosomensatzes schwankt im Vergleich der Arten zwischen 52 (*C. albifrons*, *C. olivaceus*) und 54 (*C. apella paraguayanus*, *C. apella robustus*) Chromosomen. Interspezifische Vergleiche innerhalb der Gattung *Cebus* zeigen, dass *C. capucinus*, *C. albifrons* und *C. apella* 19 Chromosomenpaare teilen. *C. capucinus* und *C. apella* teilen 20 Paare. *C. capucinus* und *C. albifrons* teilen 25 Paare. Die Autoren schließen daraus, dass der Karyotyp von *C. capucinus* dem möglichen entwicklungsgeschichtlichen Vorfahren am meisten ähnelt, da alle hier gefundenen Chromosomen auch bei den übrigen untersuchten Arten vorkommen.

¹³ AMARAL et al. (2005) untersuchten in einer genetischen Studie die Frequenz verschiedener Mikrosatelliten bei wild lebenden Kapuzineraffen (*Cebus apella nigrinus*) aus zwei benachbarten Gruppen in Brasilien. Sie fanden genetische Hinweise darauf, dass beide Gruppen derselben Population angehörten und trotz der Tatsache, dass sie in einem isolierten Waldfragment lebten, eine insgesamt überraschend hohe genetische Vielfalt aufwiesen.

¹⁴ Auch PUSCHMANN (2004) stützt sich in seinem Lehrbuch der Zootierhaltung auf die Angabe dieser sieben Arten.

GROVES (2001) fügt der Liste eine weitere Art – *C. kaapori* – hinzu. SILVA JR. (2002) erkennt diese an und fügt seinerseits drei weitere Arten hinzu: *C. (Sapajus) robustus* sowie *C. (Sapujus) cay* und *C. (Sapujus) macrocephalus*. (Eine detaillierte Aufstellung der publizierten Arten und Unterarten findet sich im Anhang.)

Demnach variieren die derzeit publizierten Angaben zur Anzahl der *Cebus*-Arten zwischen sieben und elf Arten. Ausgehend davon werden jeder Art diverse Unterarten in wechselnder Anzahl zugeordnet, mit Ausnahme von SILVA JR. (2002), der sämtliche Unterarten als Synonyme der jeweiligen Nominatform bezeichnet.

In einigen Fällen kommt es hierdurch zu großen Abweichungen in der Auffassung der systematischen Zugehörigkeit. So werden *Cebus albifrons albifrons* je nach dem jeweiligen Autor neun Unterarten (RYLANDS et al. 2000), fünf Unterarten (GROVES 2001) oder keine Unterart (SILVA JR. 2002) zugeordnet.

<p>RYLANDS et al. (2000) <i>Cebus apella</i> + 5 Unterarten <i>Cebus libidinosus</i> + 3 Unterarten <i>Cebus nigritus</i> + 2 Unterarten <i>Cebus xanthosternos</i> <i>Cebus albifrons</i> + 9 Unterarten <i>Cebus capucinus</i> + 3 Unterarten <i>Cebus olivaceus</i> + 4 Unterarten</p>	<p>Insgesamt 33 verschiedene Zuordnungen in 7 Arten und 26 Unterarten.</p>
<p>GROVES (2001) <i>Cebus apella</i> + 5 Unterarten <i>Cebus libidinosus</i> + 3 Unterarten <i>Cebus nigritus</i> + 2 Unterarten <i>Cebus xanthosternos</i> <i>Cebus albifrons</i> + 5 Unterarten <i>Cebus capucinus</i> <i>Cebus olivaceus</i> <i>Cebus kaapori</i></p>	<p>Insgesamt 23 Zuordnungen in 8 Arten und 15 Unterarten.</p>
<p>SILVA JR. (2002) Subgenus Sapajus <i>Cebus (Sapajus) apella</i> <i>Cebus (Sapajus) libidinosus</i> <i>Cebus (Sapajus) nigritus</i> <i>Cebus (Sapajus) xanthosternos</i> <i>Cebus (Sapajus) macrocephalus</i> <i>Cebus (Sapajus) cay</i> <i>Cebus (Sapajus) robustus</i> Subgenus Cebus <i>Cebus (Cebus) albifrons</i> <i>Cebus (Cebus) capuchinus</i> <i>Cebus (Cebus) olivaceus</i> <i>Cebus (Cebus) kaapori</i></p>	<p>Insgesamt 11 Arten, keine Unterarten</p>

Tab. I/2.2.1-2: *Cebus*-Arten und Unterarten (nach Autor).

Abgesehen von rein taxonomisch ausgerichteten Studien legt die Mehrzahl der Verhaltensstudien weniger Wert auf den genauen Unterartstatus der Zielart. Sämtliche Verhal-

tensstudien, deren Beobachtungen sich auf den „Gehaubten Kapuzineraffen“ („Tufted capuchin“) beziehen, verwenden die wissenschaftliche Bezeichnung *Cebus apella*.

2.2.2 Entdeckung von *Cebus kaapori* (Queiroz, 1992)

QUEIROZ (1992) beschreibt *Cebus kaapori* sp.n., den Kaapor-Kapuziner aus dem Alto Turiaçu Indianerreservat im Staat Maranhão, Brasilien. Diese Region war bis zur Entdeckung von *Cebus kaapori* als Verbreitungsgebiet der „untufted“-Gruppe ausgeschlossen worden. Bei dem Paratyp handelt es sich um eine Jagdbeute ortsansässiger Indianer, welche Haut und Schädel eines adulten Männchens präsentierten. Der Holotyp, ein juveniles Weibchen, stammt aus einem Gebiet außerhalb des Reservats im Nordwesten Maranhãos.

Der Kaapor-Kapuziner weist innerhalb der „untufted“-Gruppe die größte Körperlänge auf, das Fell ist silber-agoutifarben. Die Art kommt südlich des Amazonas vor und ist möglicherweise auf das Gebiet zwischen den beiden Flüssen Gurupi und Pindaré beschränkt. *Cebus kaapori* sp.n. ist sympatrisch mit *Cebus apella*. QUEIROZ (1992) bestätigt eine Ähnlichkeit mit *Cebus nigrivittatus*¹⁵, begründet die Alleinstellung von *Cebus kaapori* sp.n. jedoch mit der großen dokumentierten Distanz der geographischen Verbreitungsräume (Isolation) beider Arten und der daraus resultierenden fehlenden Kontakte. Der Autor schränkt ein, dass aufgrund der Umstände (nur ein adultes Tier – der Paratyp – steht zur Verfügung, Holotyp juvenil) sowohl inter- wie auch intraspezifische Variationen nicht zu überprüfen sind. Aufgrund von vorhandenen Straßen, der daraus resultierenden, nachhaltigen Zerschneidung des Lebensraums¹⁶ und der zunehmenden Belastung des Fundgebietes durch jagende und fischende Siedler ist der Autor der Ansicht, dass *Cebus kaapori* sp.n. als bedrohte Art angesehen werden muss.

Im Gegensatz zu QUEIROZ (1992) sehen RYLANDS et al. (2000) hier keine neue Art, sondern lediglich eine Unterart von *Cebus olivaceus*¹⁷, nämlich *Cebus olivaceus kaapori*. GROVES (2001) folgt dagegen der Auffassung, es handele sich hierbei um eine eigenständige Art. In der „IUCN Red List of Threatened Species“ wurden *Cebus olivaceus* und *Cebus kaapori* im Jahr 2008 als Synonyme geführt.

2.2.3 Entdeckung von *Cebus queirozi* (Mendez Pontes et al., 2006)

MENDEZ PONTES et al. (2006) melden die Entdeckung einer neuen Kapuzineraffenart im Pernambuco Endemism Centre, Brasilien. Den Autoren zufolge besteht die einzige Population von *Cebus queirozi* sp. nov. aus einer Gruppe von 18 Tieren, die sich innerhalb eines dicht besiedelten Gebietes und isoliert durch Plantagen, auf die Nutzung einer lediglich 200 ha großen Fläche beschränken. In den letzten 30 Jahren wurde die Gruppe von den Landeigentümern geschützt und daher in Anlehnung an deren Fami-

¹⁵ Synonym für *Cebus olivaceus*

¹⁶ Die Auswirkungen anthropogener Eingriffe in bestehende Lebensräume, insbesondere auf die genetische Struktur von Wildtierpopulationen sind deutlich feststellbar. HARTL et al. (2003) und HARTL (1998) diskutieren die Effekte von Habitat-Fragmentation, Gatterhaltung, Wiedereinbürgerung und Einkreuzungen am Beispiel von in Deutschland heimischen Wildtieren.

¹⁷ Synonym für *Cebus nigrivittatus*.

liennamen „Queiroz“ benannt. Da in der näheren Umgebung keine weiteren Gruppen entdeckt wurden und die Art somit als stark bedroht¹⁸ angesehen werden kann, wurde darauf verzichtet, sowohl den Paratyp als auch den Holotyp für wissenschaftliche Zwecke dauerhaft zu sichern. Beide Individuen wurden nach einer vollständigen Vermessung und Beschreibung fotografiert und anschließend wieder in die Gruppe entlassen. Aufgrund der hellen Fellfärbung und der weißen Haube wird diese Art als „blond capuchin“ bezeichnet.

2.3 Zoogeografie

FRAGASZY et al. (2004) fasst die Verbreitungsschwerpunkte der Gattung *Cebus* im Großraum Mittel- und Südamerika zusammen. Die westlichste Verbreitungsgrenze liegt vermutlich im nordwestlichen Ecuador, da das Vorkommen von *Cebus capucinus* im westlicher gelegenen Belize derzeit ungesichert ist. Der mittelamerikanische Raum stellt mit dem westlichen Kolumbien, mit Panama, Costa Rica, Nicaragua und Honduras den Hauptverbreitungsraum für *Cebus capucinus* dar. Für diese Art wurden außerdem Vorkommen auf einigen kleinen küstennahen Inseln vor Kolumbien und Panama festgestellt.

Die Verbreitung von *Cebus albifrons* gilt im Norden und im Binnenland Südamerikas als gesichert. Daran angrenzend schließt sich im Nordwesten des Kontinents, in Teilen von Venezuela, in Kolumbien, Ecuador, Bolivien und Peru der Verbreitungsschwerpunkt von *Cebus olivaceus* an.

An der Westküste Südamerikas erstrecken sich von Norden nach Süden die Vorkommen von *Cebus kaapori*, *Cebus libidinosus*, *Cebus xanthosternos* und *Cebus nigrtatus*, wobei sich die Verbreitung von *Cebus libidinosus* zusätzlich ins Innere des Landes erstreckt. SILVA JR. (2002) beschreibt abrupte Übergänge zwischen den Vorkommen verwandter Arten an den jeweiligen Grenzen ihrer geografischen Verbreitung.

Der Hauptverbreitungsschwerpunkt von *Cebus apella* befindet sich in Zentral- und Westsüdamerika, vor allem in Venezuela, Kolumbien, Ecuador, Peru, Bolivien Brasilien, Französisch Guayana, Surinam und Guayana. Die Vorkommen überlappen sich zum großen Teil mit denen von *Cebus albifrons*, *Cebus olivaceus* und *Cebus kaapori*. Über die genauen Verbreitungsgrenzen der verschiedenen Unterarten der Gattung *Cebus* herrscht Uneinigkeit, da die Taxonomie der Gattung bislang nicht eindeutig und zweifelsfrei festgelegt ist (GROVES 2001, SILVA JR. 2002).

2.4 Lebensraum, Nahrung, Lebensweise

Die großflächige Verbreitung der Kapuzineraffen auf dem Südamerikanischen Kontinent ist auf deren ausgeprägten Opportunismus (FRAGASZY et al. 2004) zurückzuführen. Die Gattung lebt verstärkt boreal und besiedelt trockene Regenwälder, in denen oft über Monate keine Niederschläge fallen, jedoch auch sumpfige oder saisonal überflutete Wälder. Selbst in isolierten Waldgebieten – innerhalb anthropogen veränderter Gebiete – kommen Populationen vor (MENDES PONTES et al. 2006). Insbesondere der Gehaubte Kapuzineraffe (*Cebus apella*) ist vergleichsweise weit verbreitet und teilt

¹⁸ vgl. HARTL (1994): Ein bisheriges Ausbleiben von Inzuchterscheinungen kann Folge einer Voranpassung durch „genetischen Falschenhals“ sein, in deren Folge rezessive Schädallele ausgemerzt wurden.

seinen Lebensraum mit anderen *Cebus*-Arten. Als Nahrung dienen unterschiedliche Früchte, Nüsse, kleine Wirbeltiere, Kerbtiere (Insekten), Weichtiere und Vogeleier. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung wurden bei Tieren in artifizierter Haltung überdies erfolgreiche gemeinsame oder Einzeljagden auf Kleinvögel beobachtet.

Steine oder sonstige Gegenstände werden als Werkzeuge eingesetzt, um an schwer zugängliche Nahrungsquellen, wie z.B. dickwandige Nüsse, zu gelangen (vgl. Kapitel I/3.2.3 Werkzeuggebrauch).

Cebus apella lebt tagaktiv in Trupps mit hohen Kopfstärken: AMARAL et al. (2005) beschreiben Sozialgruppen von 40 bzw. 60 Tieren, weisen jedoch darauf hin, dass diese hohe Individuenzahl – verglichen mit zuvor dokumentierten Gruppengrößen von 6 bis 30 Tieren – ungewöhnlich ist. Die Autoren führen derartige Unterschiede¹⁹ auf die Isolation und geringe Größe (158 ha) des beobachteten Waldfragments zurück.

Innerhalb einer Kapuzinergruppe bestehen häufig Subgruppen, welche von Weibchen²⁰ und infantilen Mitgliedern eines so genannten „Matriclans“ gebildet werden (DULITZ 1998). Eine intakte soziale Gruppe besteht hingegen aus Tieren unterschiedlicher Altersstufen (PUSCHMANN 2004) und wird von einem dominanten Männchen angeführt (IZAWA 1980).

Die Tiere halten sich bevorzugt in den Bäumen auf, steigen allerdings zum Trinken auf den Boden herab. Saisonale Schwankungen in der Nutzung der Home-Ranges korrelieren mit der Zu- und Abnahme der Verfügbarkeit von Früchten²¹ im Jahresverlauf (DI BITETTI 2001, ZHANG 1995). Die Fortbewegung erfolgt zumeist vierfüßig kletternd. Kurze Strecken können jedoch auch biped auf den Hinterbeinen laufend zurückgelegt werden. Sprünge und Balanceakte auf schmalen Ästen werden sicher ausgeführt, wobei der lange Schwanz als Gleichgewichtshilfe eingesetzt wird. Beim Sitzen in beweglichem Geäst dient er überdies als Haltehilfe und wird um Äste geschlungen.

Die Kommunikation innerhalb der Gruppe erfolgt über Laute und Mimik (VISALBERGHI et al. 2006). Das Markierungsverhalten, auch die Individualmarkierung, erfolgt durch Verreiben von Urin (PUSCHMANN 2004). Zusätzlich „parfümieren“ sich die Tiere mit stark riechenden Substanzen, welche sie im Fell verreiben („fur rubbing“). MEUNIER et al. (2008) weisen auf einen möglichen Zusammenhang mit pharmakologischen Wirkungsweisen verschiedener Pflanzen hin und beschreiben außerdem den unterschiedlich starken Einfluss zur Verfügung stehender Pflanzenmaterialien auf das „fur rubbing“ bei *Cebus capucinus*.

¹⁹ vgl. COWLISHAW & DUNBAR (2000), Kapitel 6.2 „Population Dynamics“.

²⁰ O'BRIEN & ROBINSON (1993) dokumentierten für Braune Kapuziner (*Cebus olivaceus*) eine Konstanz sozialer Beziehungen zwischen weiblichen Individuen über Jahre hinweg. Bindungen, welche in der Juvenilzeit eingegangen worden waren, konnten nach mehreren Jahren erneut nachgewiesen werden. Auch die Rangposition der untersuchten Individuen hatte sich nicht verändert.

²¹ vgl. SIEMERS 2000.

3. Verhalten

3.1 Neugier- und Explorationsverhalten

Explorationsverhalten²² bezeichnet nach HENTSCHEL & WAGNER (2004) ein artspezifisches Erkundungsverhalten, das der Beherrschung der Raum-Zeit-Beziehungen²³ dient. Explorationsverhalten als Form des Appetenzverhaltens²⁴ muss nicht auf ein bestimmtes Ziel gerichtet sein und kann scheinbar „um seiner selbst willen“²⁵ ausgeführt werden.

Nach EIBL-EIBESFELDT (1999) ist der Explorationstrieb unter bestimmten Bedingungen – z.B. in einer unbekanntem Umgebung – allen andern Trieben, mit Ausnahme des Fluchttriebes, übergeordnet. Explorationsverhalten steht in engem Zusammenhang mit dem Neugierverhalten. So beschreibt MC FARLAND (1982) Neugierverhalten als eine spontan ausgeführte Form des Explorationsverhaltens, das jedoch nicht im Zusammenhang mit reflexhafter Exploration – zum Beispiel der Erkundung, die auf eine Schreckreaktion durch einen plötzlichen Stimulus folgt – ausgeführt wird. BARNETT (1958) vermutet in den internen Prozessen, welche zu Exploration führen Mechanismen, die möglicherweise denjenigen ähneln, welche zu Spielverhalten anregen. Als Auslöser für Exploration nennt er interne (physiologische) und externe Stimuli.

EIBL-EIBESFELD (1999) sieht in der „Neugier“ außerdem einen Lerntrieb, der sich als Drang darstellt, neue motorische Fähigkeiten zu erlangen und durch das Empfangen von Eindrücken Kenntnisse zu erwerben.

3.2 Neugier- und Explorationsverhalten von *Cebus apella*

Primaten sind bekannt ihr ein besonders ausgeprägtes Explorations- und Neugierverhalten²⁶. Bei Kapuzineraffen (Genus *Cebus*) wird Explorationsverhalten resp. das grundlegende Interesse an Erkundungen durch intraspezifische Kontakte sowie durch die Zusammensetzung der Nahrung beeinflusst: Der Kontakt zu Artgenossen kann als Vor-

²² lateinisch: *exploratio* = das Auskundschaften

²³ vgl. BARNETT (1958). Der Autor weist darauf hin, dass „Exploration“ nicht mit „Aktivität“ zu verwechseln sei, allerdings bedeute Exploration, dass das Tier mit vielen verschiedenen Teilen seiner Umgebung in Kontakt komme.

²⁴ vgl. HENTSCHEL & WAGNER (2004): Appetenzverhalten (lat. *appetitio*): Ein Suchen nach einem Auslösereiz für eine bestimmte Instinkthandlung.

²⁵ vgl. MCFARLAND (1982)

²⁶ GLICKMAN and SROGES (1968) untersuchten die Reaktion verschiedener Zootierspezies auf neue Objekte. Focusarten waren Carnivoren, Rodentia und Primaten, aber auch Reptilien. Die Autoren bestätigten in dieser Studie zum Neugierverhalten ein ausgeprägtes Neugierverhalten für Primaten.

aussetzung für ein Auftreten von Explorationsverhalten angesehen werden²⁷; auch die Qualität der Nahrung hat bei juvenilen Kapuzinern einen deutlichen Einfluss auf das Explorieren²⁸.

In Bezug auf den Erwerb neuer Kenntnisse oder die Erweiterung des Nahrungsspektrums kann neugieriges Verhalten förderlich sein. Unbekanntes enthält jedoch auch ein gewisses Gefahrenrisiko, so dass eine unvorsichtige Annäherung keineswegs von Vorteil ist. Wild lebende Kapuzineraffen (*Cebus apella*) zeigen daher als Reaktion auf unbekanntes Nahrung oder neue Objekte exploratives sowie neophobes Verhalten²⁹. Im synchronen Auftreten dieser beiden Verhaltensweisen liegt möglicherweise eine erfolgreiche Strategie für einen Generalisten wie *Cebus apella*, da sie eine graduelle Annäherung an neue Nahrungsquellen ermöglicht und so das Risiko einer möglichen Vergiftung minimiert.

Für Kapuziner in Gefangenschaft wurde zudem ein Einfluss der sozialen Gruppe auf die Art der Annäherung an neue Nahrungsqualitäten nachgewiesen³⁰, der allerdings vom Alter der handelnden Tiere abhängig ist. So zeigte *Cebus apella* einen verstärkten Konsum von resp. ein größeres Interesse an neuwertiger Nahrung, wenn die Tiere diese im sozialen Kontext erkunden konnten. Wurde einzelnen Tieren bislang unbekanntes Nahrung gereicht, fielen die Reaktionen deutlich verhaltener aus³¹. Juvenile Tiere behandelten unbekanntes Nahrung dagegen nicht mit Vorsicht und zeigten vor deren erster Aufnahme auch kein vermehrtes Interesse an dem Verhalten adulter Gruppenmitglieder bei Nahrungserstbegegnung. Die Ursache dieses risikoreichen Verhaltens erklärt sich möglicherweise dadurch, dass junge Tiere vom energetischen Standpunkt aus betrachtet, neuen Nahrungsqualitäten gegenüber aufgeschlossener sein müssen, weil sie weniger effiziente Beutejäger sind als ältere Gruppenmitglieder und somit einem größeren Risiko zu verhungern ausgesetzt sind³².

Für das zugrunde liegende Explorationsverhalten spielen soziale Vorbilder hingegen

²⁷ ELIAS and SAMONDS (1974) stellten in Versuchen mit juvenilen Kapuzineraffen (*Cebus albifrons*, *Cebus apella*), in denen den Tieren ein Objekt präsentiert wurde, eine verzögerte Entwicklung des Greifverhaltens fest, wenn die Tiere in isolierter Haltungsform und mit wenigen Pflegerkontakten untergebracht waren. Außerdem ergab sich eine erhöhte Rate von Verhaltensweisen, die die Autoren dem Erregungsabbau zuordnen (schaukeln, Selbstumarmungen, Vermeidung von Blickkontakt zum präsentierten Objekt). Tiere der Vergleichsgruppe zeigten erste Greifbewegungen signifikant früher.

²⁸ ELIAS and SAMONDS (1974 und 1977) untersuchten juvenile Kapuzineraffen (*Cebus apella* und *Cebus albifrons*) im Alter zwischen 8 und 26 Wochen resp. 2 und 6 Monaten. Sie beschrieben, eine verminderte Exploration während einer protein- und kalorienreduzierten Diät. Einen noch stärkeren Einfluss auf das Explorationsverhalten der Tiere hatte jedoch die Art und Weise der Haltung: Eine isolierte Unterbringung ohne Kontakt zu Artgenossen und wenigen Kontakten zu Pflegern reduzierte das Explorationsverhalten stärker als eine reine Begrenzung der Nährstoffe.

²⁹ vgl. VISALBERGHI et al. (2003)

³⁰ vgl. VISALBERGHI & FRAGASZY (1995)

³¹ Anders bei Vögeln: STÖWE et al. (2006) untersuchten die Objekterkundung bei Kolkraben (*Corvus corax*) und stellten fest, dass die Tiere neue Objekte schneller untersuchten, wenn kein Artgenosse in der Nähe war, was möglicherweise damit zusammenhängt, dass die Tiere bei Anwesenheit eines Artgenossen zunächst abwarteten, bis ein anderes Tier das potentielle Risiko der Ersterkundung auf sich nahm. Allerdings folgten sie Geschwistern bei der Erkundung unbekannter Objekte schneller als einem nicht verwandten Tier.

³² FRAGASZY et al. (1997)

eine untergeordnete Rolle. FRAGASZY et al. (1994) untersuchten die zeitlichen und räumlichen Aspekte des Einflusses erwachsener Tiere auf das Explorationsverhalten juveniler Kapuzineraffen (*Cebus apella*) derselben Sozialgruppe sowie die Aneignung neuen Verhaltens durch Jungtiere. Die Ergebnisse zeigten einen lediglich schwachen Zusammenhang zwischen dem Explorationsverhalten erwachsener Tiere und dem der Jungtiere. Die Explorationsaktivität erwachsener Tiere hatte zudem keinen Einfluss auf die Fähigkeit des Nachwuchses neue Fähigkeiten zu erlernen.³³

3.2.1 Neugierverhalten von *Cebus apella* (in Zoos)

Gehegehaltung von Kapuzineraffen in Zoos oder Tierparks verlangt dem pflegenden Personal eine hohe Ideenvielfalt ab, ferner die Bereitschaft, die Raumstrukturen des Geheges (das Gehegeinventar) immer wieder zu verändern. Obwohl die äußere Begrenzung (Zäune, Wassergräben, Stromdrähte, Volierenbespannung) konstant ist, kann die Ausstattung des Geheges durchaus ideenreich, dazu artadäquat variiert werden. Wissenschaftlich geführte Zoos legen großen Wert auf Behavioural Enrichment (SHEPHERDSON et al. 1998, YOUNG 2003), so dass eine dauerhafte Gewöhnung an die Umgebung nicht stattfindet und Langeweile weitestgehend verhindert wird (vgl. Kapitel II/1.3 Behavioural Enrichment).

Die Beobachtung verschiedener Kapuzinergruppen im Rahmen vorliegender Studie deckte ein hohes Maß an Neugierverhalten auf, welches in allen Altersklassen dokumentiert werden konnte. So wandten sich die Tiere neuen Gegenständen im Gehege spontan und ohne Zeitverzögerung zu³⁴.

Die Tiere reagierten zudem spontan auf optische oder akustische Stimuli, wobei im Gehege platzierte Objekte, sowohl in bewegtem als auch in unbewegtem Zustand, Aufmerksamkeit erregten.

Im Einzelnen:

- Akustische Reize (Tierstimmen aus angrenzenden Gehegen, Geräusche arbeitender Tierpfleger), lösten Neugierverhalten aus. Meist erfolgte ein Hinlaufen in Richtung der Schallquelle, verbunden mit motorischen Bewegungen, insbesondere dem Aufstützen am Zaun mit den Vorderextremitäten bei gestreckten Hinterextremitäten und geradem Körper, Hochklettern am Zaun und „über das Haus schauen“.
- Das Platzieren neuer Gegenstände im Gehege löste ohne Verzögerung sofortiges Hinlaufen aus. Vorherige Aktivitäten wurden eingestellt, die lokomotorische Annäherung erfolgte innerhalb weniger Sekunden und stoppte erst bei Erreichen des

³³ Andere Tiergruppen zeigen abweichende Ergebnisse: Nach HUBER et al. 2001 profitierten Keas (*Nesotor notabilis*) davon, erfahrenen Artgenossen bei der Bewältigung einer Aufgabe zuzusehen. Bei späteren eigenen Versuchen zeigten sie – verglichen mit Tieren, die zuvor nicht zusehen durften – eine erhöhte Explorationsrate sowie eine kürzerfristig erfolgte Lösung des Problems. Bei Papageien hatte das Verhalten erfahrener Tiere also einen Einfluss auf die Fähigkeit des Nachwuchses Neues zu erlernen.

³⁴ In Schwerin verifiziert durch wiederholte Beobachtung während der Platzierung unbekannter Gegenstände innerhalb des Geheges.

Objektes. Ranghohe Tiere³⁵ verfügten über das erste Zugriffsrecht³⁶, Gegenstände wurden von ihnen inspiziert, herumgetragen oder benagt. Später erhielten auch in ihrer sozialen Position nachgeordnete Tiere Zugang zum fraglichen Objekt.

- Vögel, die durch das Gehege flogen, wurden sofort verfolgt und häufig erbeutet (fließender Übergang zum Funktionskreis „Nahrungserwerb“). Insekten wurden über längere Zeit beobachtet und nur dann erbeutet, wenn sie in Reichweite kamen³⁷.
- Tägliches Inspizieren des Geheges durch Ablaufen der Gehegebegrenzung, dabei Prüfen insbesondere der frei beweglichen Objekte (Spielzeug, natürliche Materialien) fanden statt. Das Inspizieren des Bodensubstrates kann dem Funktionskreis „Nahrungssuche“ zugeordnet werden. Unveränderte Gehegestrukturen provozierten als bekannte Gegebenheit keinerlei Reaktion.
- Starke Reaktionen waren hingegen auf natürliche Materialien zu beobachten, die im Außengehege erreichbar waren. Vor allem Blätter, kleinere Äste oder Baumfrüchte (Eicheln), die von den umliegenden Bäumen in die Freianlage fielen, lösten sofortiges Hinlaufen aus.
- Aktivitäten bekannter Personen (z.B. Tierpfleger), die hinter dem Stallgebäude stattfanden, wurden auch außerhalb der Fütterungszeiten sofort registriert und von erhöhten Zaunbereichen aus beobachtet.

³⁵ VISALBERGHI (1988) untersuchte die Schweriner Tiere in ihrer alten Haltungsform im Besitz der Universität Kassel. Auch wenn die Gruppenzusammensetzung zu jenem Zeitpunkt erheblich von der 2007/2008 in Schwerin durch PRINZ untersuchten abwich, waren doch einige Tiere der 1988 von VISALBERGHI beobachteten Gruppen auch Teil vorliegender Studie. VISALBERGHI stellte während ihrer Untersuchung, anders als bei der heutigen Gruppe, keine Beschränkungen durch die Rangposition fest. SABBATINI et al. (2007) beobachteten eine verstärkte manuelle Erkundung von unbekanntem Nahrungsmitteln durch die dominanten Tiere einer wild lebenden Gruppe von Bartkapuzinern (*Cebus libidinosus*).

³⁶ BERTRAND (1976) bestätigte ein Erstzugriffsrecht dominanter Tiere bei Bärenmakaken (*Macaca arcoides*.) VITALE (1994) beschreibt einen ersten Zugriff des adulten Männchens einer *Cebus apella*-Gruppe auf ein unbekanntes Objekt. Der Autor vermutet darin eine Erfüllung der Rolle als kontrollierendes Tier im Kapuzinersozialgefüge oder eine auf dem hohen Rang basierende Einforderung eines Monopols an einem für das Tier interessanten Objekt.

³⁷ NOLTE (1958) beschreibt das blitzartige Zugreifen – ausgelöst durch Vögel und Insekten – als Instinktverhalten des Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*)

3.2.2 Objektmanipulation durch *Cebus apella* (in Zoos)

EIBL-EIBESFELD (1999) beschreibt den Ablauf des Neugier- und Explorationsverhaltens als zunächst vorsichtige, schließlich nachhaltigere Kontaktaufnahme mit Hilfe der Sinnesorgane³⁸. Wiederholte Kontaktaufnahmen, unterbrochen von zwischengeschalteten Distanzierungen zum Objekt, gelten als typisch für das Neugierverhalten von Vertebraten. Die Beschreibung schließt somit eine Distanzreduzierung zu Objekten und eine Erkundung von Objekten ein.

Das Studium des Verhaltens von *Cebus apella* für diese Untersuchung bestätigte ein artspezifisches Neugierverhalten (vgl. Kapitel I/3.2.1 Neugierverhalten von *Cebus apella* (in Zoos)), welches eine Fernerkundung in der Regel jedoch *nicht* einschloss (vgl. Kapitel I/3.2.2.1 „Sonderform“ der Objektmanipulation). Auch eine vorsichtige Annäherung, verbunden mit stetigem Blickkontakt zum Objekt oder Umlaufen desselben konnte nicht beobachtet werden.

Es zeigte sich, dass das Neugierverhalten innerhalb weniger Sekunden nach Präsentation eines Objektes in ausgeprägte Objektmanipulation³⁹ überging: *Cebus apella* zeigte im Rahmen des Erkundungsverhaltens nicht nur eine spontane, kurzzeitige Kontaktaufnahme zu neuen Objekten, einschließlich aktiven Untersuchens, sondern daran anschließend eingehende Inspektionen, verbunden mit ausgeprägtem Manipulationsverhalten⁴⁰. Aufgrund der raschen und zum Teil fließenden Übergänge zwischen den einzelnen Verhaltensweisen wurde hier die taktile Kontaktaufnahme zum Objekt als Beginn der Objektmanipulation definiert.



Abb. I/3.2.2-1: Taktile Kontaktaufnahme als definierter Beginn der Objektmanipulation

³⁸ SEGER (1997) beschreibt Objekterkundung durch den Falklandkarakara (*Phalacrocorax australis*) als dreiphasigen Vorgang, der in charakteristischer Weise durch Fernerkundung eingeleitet wird.

³⁹ Hier definiert als objektbezogene (motorische / lokomotorische) Aktivität

⁴⁰ TORIGOE (1985) verglich die Objektmanipulation von 74 Primatenspezies und bescheinigt dem Genus *Cebus* – gemeinsam mit den Menschenaffen – das größte Repertoire an Manipulationen.

Objekte wurden von den Tieren im Rahmen der Objektmanipulation:

berochen, benagt, hin- und her gewendet, hoch- oder fortgeworfen, geschlagen, gerieben, hochgehoben und fallen gelassen (mit Maul, Extremitäten, Schwanz), mit dem Finger angetippt, vom Körper weg/zum Körper hin gerollt, vor dem Körper hin und her gerollt, um den Körper herum gerollt, vorwärts geschoben, rückwärts gezogen, gedreht, transportiert, geschwungen oder herumgeschleudert.

Außerdem sprangen die Tiere über Objekte hinüber, kletterten hinein und heraus, schauten hinein, saßen darauf oder setzten sie sich auf den Kopf. Kleine Objekte wurden durch die Maschen des Zauns oder in Behältnisse gesteckt und wieder hervorgeholt, in die Wasser gefüllte Tränke geworfen, untergetaucht oder im Wasser gedreht. Derartige Inspektionen erfolgten solange, bis die Tiere das Interesse am Objekt verloren⁴¹.



Abb. I/3.2.2-2 (oben)

und

Abb. I/3.2.2-3 (unten): Objektmanipulation durch *Cebus apella* (subadult).

Die Beobachtungen bestätigen somit Ergebnisse einer Studie von FRAGASZY und

⁴¹ VISALBERGHI (1988) bestätigt für *Cebus apella* ein Nachlassen des Interesses an zunehmend vertrauten Objekten.

ADAM-CURTIS (1991) zum variantenreichen Manipulationsverhalten von *Cebus apella*⁴² und fügen der dort publizierten Liste von Verhaltensweisen zahlreiche Ergänzungen hinzu. Um dieser für *Cebus apella* charakteristischen Verhaltensweise gerecht zu werden, ist eine klare Abgrenzung der Objektmanipulation vom übrigen artspezifischen Neugierverhalten erforderlich.

Objektmanipulation ist somit ein Bestandteil des Erkundungsverhaltens, der jedoch bei *Cebus apella* – aufgrund der fließenden Übergänge vom Erstkontakt zur Objektmanipulation – eine Alleinstellung erfährt.

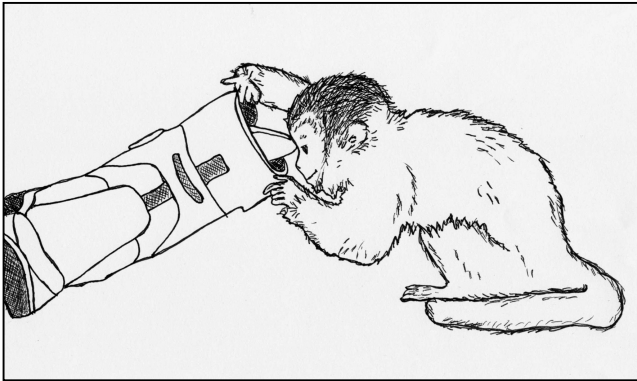


Abb. I/3.2.2-4: *Cebus apella* (subadult) inspiziert einen alten Stiefel

3.2.2.1. „Sonderform“ der Objektmanipulation⁴³

Abweichend von der sonst spontanen Annäherung an Objekte, wurden Gegenstände aus Stoff (Stofftiere, Handpuppen), insbesondere solche aus Fellimitat, nach ihrem Platzieren im Gehege, zunächst einer vorsichtigen Prüfung durch die Tiere unterzogen. Entgegen der üblichen spontanen Annäherung erfolgte hier eine Fernerkundung über Blickkontakt. Die Annäherung wurde eingeleitet, indem das Objekt gebissen und über mehrere Meter weit durch die Luft geschleudert wurde. Hierbei hielten die Tiere so viel Abstand zu dem noch unbekanntem Objekt wie möglich, Blickkontakt wurde jedoch gehalten.

Es erfolgte eine erneute Kontaktaufnahme zum unbewegten Objekt durch Werfen und Beißen. Mit zunehmender Gewöhnung an das Objekt nahm die Distanz ab und die Frequenz der Kontakte zu, bis das Objekt schließlich seinen besonderen Status verlor und dieselbe Behandlung erfuhr wie die übrigen (bekannten) Gegenstände.

Ein ähnliches Verhalten zeigen Kapuzineraffen im Freiland beim Erbeuten von Eichhörnchen (FRAGASZY et al. 2004), die zu Boden geworfen oder fallen gelassen und mit wiederholten Bissen überwältigt werden. Einige der älteren Tiere der Focusgruppe sind vermutlich Wildfänge, die als juvenile Tiere die Stammgruppe, damals noch in der Universität Kassel, bildeten (vgl. Kapitel II/1.1 Herkunft und Entwicklung). Es ist also nicht auszuschließen, dass diese Tiere im Freiland auch die Tötung von Kleinsäugetieren

⁴² Individuelle Unterschiede im Manipulationsverhalten von *Cebus apella* untersuchten BYRNE & SUOMI (1996) durch Beobachten verschiedener Kapuzineraffentrupps in Laborhaltung. Die Autoren charakterisierten „Nonuser“, „light user“ und „heavy user“ von Objekten, abhängig von der Anzahl beobachteter Manipulationen.

⁴³ Die beschriebene Sonderform der Objektmanipulation („Tot-Test“) wurde ausschließlich in der Focusgruppe (Zoo Schwerin) dokumentiert.

oder Vögeln beobachten konnten.

Es kann mithin auch im Verhalten der Kapuziner in artifizierter Haltung ein Testen der „Gefahrlosigkeit“ bzw. ein simuliertes Erbeuten weicher, beuteähnlicher Objekte, angenommen werden⁴⁴. Bestätigt wird diese Annahme durch die Tatsache, dass im Rahmen der Objekterkundung zögernde Annäherungen bei den beobachteten *Cebus*-Gruppen im Zoo nicht vorkommen. Hier erfolgt die erste Kontaktaufnahme vielmehr spontan. Das beobachtete Verhalten gegenüber „felltragenden“ Objekten wurde daher als „Tot-Test“ bezeichnet.



Abb. I/3.2.2.1-1: „Felltragendes“ Objekt (vgl. Kapitel I/3.2.2.1 „Sonderform“ der Objektmanipulation)

3.2.3 Werkzeuggebrauch

Das Handhaben von Objekten durch nichtmenschliche Primaten, im Sinne eines Werkzeuggebrauchs⁴⁵, ist von der Objektmanipulation – und vom Spiel – abzugrenzen, da es zwar ähnlich komplexe Formen annehmen kann, in seiner Zielsetzung jedoch anders ausgerichtet ist. Während der Verhaltensbeobachtungen für vorliegende Untersuchung wurde, insbesondere in den Kapuzinertrupps des Zoo Schwerin und des Tierpark Greifswald, der Einsatz von Steinen oder Holzstücken als Werkzeug beobachtet. Hartschalige Nüsse werden in diesen Gruppen routiniert geöffnet; häufig nutzen die Tiere feste Orte im Gehege (wie steinigen Untergrund oder ebene Holzflächen), um die Nahrung dort zu platzieren. Ein adultes Männchen der Schweriner Focusgruppe wurde zudem dabei beobachtet, wie es einen Ast entblätterte, so dass er durch die Gittermaschen passte und anschließend damit nach Nüssen außerhalb der Gehegebegrenzung

⁴⁴ HIRATA et al. (2001) berichten in ähnlicher Weise von wildlebenden Schimpansen (*Pan troglodytes*), welche Baumschliefer (*Dendrohyrax dorsalis*) fangen und wiederholt auf den Boden in der Nähe der noch lebenden Beute einschlagen. Die Autoren vermuten jedoch, dass der beobachtete Schimpansentrupp, Baumschliefer nicht als Beute ansahen.

⁴⁵ Nach TEMBROCK (1978) definiert sich Werkzeuggebrauch als „Nutzung von Umgebungsobjekten im Dienst motivierter Verhaltensfunktionen“. Hierbei wird zwischen zufälligem und zweckmäßigem Gebrauch unterschieden.

angelte⁴⁶.

Verglichen mit anderen Primaten zeigen Schimpansen und Kapuzineraffen⁴⁷ die höchste Rate⁴⁸ und die größte Variation beim Gebrauch von Werkzeugen (PANGER 1998). Der Vorteil der Kapuziner liegt in morphologischen Merkmalen wie beispielsweise der Position des Daumens⁴⁹ in Relation zu den übrigen Fingern. Diese befähigt die Tiere zu komplexen Manipulationen und unterschiedlichen Griffotypen, die – je nach Zweck – auf Kraft oder Präzision ausgelegt sein können. (SPINOZZI et al. 2004, CHRISTEL & FRAGASZY 2000).

BECK (1980) definiert „Werkzeuggebrauch“ als „the external employment of an unattached environmental object to alter more efficiently the form, position, or condition of another object, another organism, or the user itself when the user holds or carries the tool during or just prior to use and is responsible for the proper and effective orientation of the tool.“

Auffällig ist, dass bei Kapuzinern im Freiland Werkzeuggebrauch im strengen Sinne dieser Definition bisher erst relativ selten bestätigt wurde, in Menschenobhut dagegen häufig (WESTERGAARD et al. 1997).

BOINSKI (1988) berichtet von einem wildlebenden Weißschulterkapuziner (*Cebus capucinus*), der mit einem Aststück auf eine giftige Terciopelo-Lanzenotter (*Bothrops asper*) einschlug, die von seinem Trupp zuvor als Bedrohung erkannt worden war. Laut Autor gilt dieser Vorfall als erster beobachteter Einsatz eines Werkzeugs im Freiland.

In der ersten Langzeitstudie, deren Fokus auf dem Umgang von wildlebenden Kapuzinern (*Cebus capucinus*) mit Objekten lag, beobachtete PANGER (1998) keinen einzigen Fall von Werkzeuggebrauch. Die Autorin sieht mögliche Erklärungen darin, dass die Tiere in ihrem natürlichen Habitat baumbezogener leben als in Menschenobhut oder darin, dass im Freiland nicht immer geeignete Materialien zur Verfügung stehen. Sie weist außerdem darauf hin, dass nicht in jedem Habitat Naturalien vorkommen, die einen Gebrauch von Werkzeugen notwendig machen. Dass die Tiere jedoch durchaus in der Lage sind, mit Hilfe von Werkzeugen neue Nahrungsquellen zu erschließen, zeigen Beobachtungen von FERNANDES (1991): Im Uferbereich eines sumpfigen Mangrovenwaldes stieß er auf einen Kapuzineraffen (*Cebus apella*), welcher mittels eines harten Objekts die Austern (*Crassostrea rhizophoda*) abschlug, die unter der Wasseroberfläche an den Baumwurzeln festgekittet lebten.

Für Kapuziner in Menschenobhut ist hingegen ein reichhaltiges Repertoire der Nutzung von Objekten nachgewiesen, wobei der Schwerpunkt in der Regel auf der Optimierung

⁴⁶ vgl. TEMBROCK (1978): Veränderung von Hilfsmitteln für direkten Gebrauch

⁴⁷ Hier: *Cebus capucinus*

⁴⁸ „Rate“ nach PANGER (1998): Anzahl der beobachteten Fälle von Werkzeuggebrauch, verrechnet auf den gesamten Beobachtungszeitraum in Stunden. Ergebnis ist die „Rate pro Stunde“.

⁴⁹ Untersuchungen zu den Besonderheiten der Skelettstruktur – insbesondere der geometrischen Proportionen – des Daumens von *Cebus apella* finden sich bei WESTERGAARD & KUHN (2001).

des Nahrungserwerbs sowie bei der Erweiterung des Nahrungsspektrums⁵⁰ liegt. Das Nutzen von Gegenständen der Umgebung ist vor allem bei Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*) vielfältig beobachtet worden: so dienen z.B. Äste nicht nur dazu in unzugänglichen Spalten nach Nahrung zu stochern (WESTERGAARD & FRAGASZY 1987, WESTERGAARD et al. 1997), sondern werden überdies als Hebel, Hammer oder Meißel (JALLES-FILHO 1995) eingesetzt. Holzstücke oder Steine dienen als Hilfe beim Knacken von hartschaligen Nüssen (VISALBERGHI 1988, OTTONI & MANNU 2001), Pflanzenmaterial wird als Schwamm zum Aufsaugen von Flüssigkeiten verwendet (WESTERGAARD & FRAGASZY 1987). Das gezielte vorbereitende Modifizieren von Objekten ist oft ein Bestandteil des Werkzeuggebrauchs⁵¹. So setzt das von Kapuzineraffen praktizierte und von JALLES-FILHO (1995) beobachtete Werfen von Sandbällen auf einen Gegner (hier: Schwäne) voraus, dass die Bälle zuvor von den Tieren aus losem Substrat hergestellt worden waren.

Versuche von VISALBERGHI et al. (1995) zeigten, dass sowohl Menschenaffen⁵² als auch Kapuziner⁵³ komplexe Aufgaben mit Hilfe von Werkzeugen zu lösen vermochten. In Wiederholungsversuchen erwies sich jedoch, dass die Kapuzineraffen, im Gegensatz zu Menschenaffen, selbst nach zunächst erfolgreicher Bewältigung einer Aufgabe, ihre Anfangsfehler wiederholten. Die Autoren schlossen hieraus, dass die Kapuziner den Bedeutungsumfang ihrer Handlungen nicht zu erfassen vermögen und komplexe Probleme eher durch Versuch und Irrtum lösen als durch Abwägen der Möglichkeiten und individuelle Einsicht.

Als gesichert gilt, dass die erlernten Kenntnisse auch innerhalb des Sozialverbandes weiter gegeben werden. OTTONI et al. (2005) stellten fest, dass juvenile Gehaubte Kapuzineraffen (*Cebus apella*) lernen, beim Knacken von Nüssen geeignete Steine als Hammer zu verwenden, indem sie ihre älteren Artgenossen beim Nüsse knacken beobachteten. Hierbei wurden diejenigen Artgenossen am häufigsten und längsten beobachtet, die am besten mit den zur Verfügung stehenden Werkzeugen umgehen konnten.

⁵⁰Nach CLEVELAND et al. (2004) transportierten Gehaubte Kapuzineraffen (*Cebus apella*) im Laborversuch angebotene Objekte zu den fest installierten Futtermitteln, um sie dort als Werkzeug einzusetzen. In den bis dahin veröffentlichten Publikationen waren stets Fälle geschildert worden, in denen die Tiere Nahrungspartikel zum Werkzeug und nicht umgekehrt transportiert hatten. Das in dieser Studie entdeckte Transportverhalten (Ortsveränderung des Werkzeuges) kommt, soweit bekannt, in freier Wildbahn nicht vor.

⁵¹ Kapuzineraffen (*Cebus apella*) stellten im Experiment von WESTERGAARD et al. (1997) durch gezieltes Abbrechen von Aststücken geeignete Werkzeuge zum Angeln von Ameisen her. Zudem benutzten die Tiere auch Papierhandtücher als Schwammersatz. Laut den Autoren dokumentiert diese Studie zum ersten Mal das spontane Herstellen von verschiedenen Werkzeugen innerhalb einer Primatengruppe.

⁵² Hier: Schimpanse (*Pan troglodytes*), Bonobo (*Pan paniscus*) und Orang Utan (*Pongo pygmaeus*)

⁵³ Hier: *Cebus apella*.

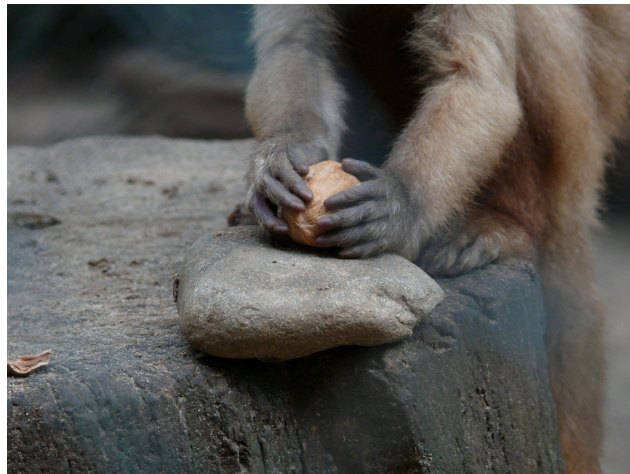


Abb. I/3.2.3-1 (links): Werkzeuggebrauch durch *Cebus apella* in der Vergleichsgruppe Wolgast.
Abb. I/3.2.3-2 (rechts): Werkzeuggebrauch durch *Cebus apella* in der Focusgruppe Schwerin.

4. Spielverhalten im Tierreich

Spiel als charakteristische Verhaltensweise kommt nicht nur bei Säugetieren⁵⁴, sondern auch bei Vögeln⁵⁵ und in Einzelfällen bei Reptilien⁵⁶, Fischen und Insekten vor (BEKOFF & BYERS 1998, BURGHARDT 2005, FAGEN 1981, MÜLLER-SCHWARZE 1978). Einige Säugetierarten scheinen durch eine erhöhte Erkundungsbereitschaft resp. Neugier zum Spielverhalten vorgeeignet (MEYER-HOLZAPFEL 1956, TEMBROCK 1983). HEYMER (1977) bezeichnet die Verhaltensweisen des Spiels als „Verhaltensweisen, deren Funktionen weder aus den Handlungen noch aus ihren Effekten unmittelbar abzulesen ist“. Allerdings darf nicht im Umkehrschluss angenommen werden, dass jede Verhaltensweise, die nicht eindeutig einem Funktionskreis zugeordnet werden kann, ungeprüft dem Spiel zugerechnet werden darf⁵⁷. Im Gegenteil erfordert die Beobachtung von Spielverhalten aufgrund seiner scheinbaren „Funktionslosigkeit“ womöglich eine genauere Definition als die von Verhaltensweisen, welche einem Funktionskreis eindeutiger zuzuordnen sind. Verhaltensweisen des Spiels sind nicht immer leicht zu erkennen und werden häufig missinterpretiert (LOIZOS 1967).

4.1 Kriterien für Spiel

Es wurden mehrfach Kriterien für Spielverhalten publiziert. Fasst man mehrere Aussagen (ALLEMANN 1951, BEKOFF 1976, BEKOFF & BYERS 1982, BUYTENDIJK 1933, GATTERMANN 2006, GROOS 1930, HASENSTEIN 1980, HEYMER 1977, LOIZOS 1967, MEYER-HOLZAPFEL 1956 und 1978, TEMBROCK 1983) zusammen, ergibt sich für Spielkriterien folgender Konsens:

1. Spiel ist lustbetont
2. Spiel fehlt der spezifische Ernstbezug
3. Es fehlt eine echte Instinkthandlung
4. Die gesetzmäßige Reihenfolge der Appetenzen und Instinktbewegungen ist aufgelöst
5. Wiederholbarkeit zeichnet Spiel aus
6. Objektbezogenheit zeichnet Spiel aus
7. Die sozialen Hemmungen bleiben erhalten
8. Es bestehen Zusammenhänge zwischen Neugier und Spiel

⁵⁴ vgl. z.B. EIBL-EIBESFELDT (1978) oder INHELDER (1978).

⁵⁵ vgl. hierzu u.a. SEGER (1997, 1997b); in einer Pilotstudie zu speziellen Verhaltensweisen des Falklandkarakaras (*Phalacrocorax australis*) wird auch das variantenreiche Spielverhalten (hier wird eine Vielzahl echter Spielelemente und -formen konstatiert) beschrieben, darunter objektbezogene Solitärspiele und objektbezogene Sozialspiele.

⁵⁶ z.B. dem Komodo-Waran (*Varanus komodoensis*)

⁵⁷ Auch bei der Betrachtung des Säugetierverhaltens ist nicht immer eindeutig definierbar, ob es sich um Spiel handelt: PARRA (2007) beschrieb das Verhalten eines Chinesischen Weißen Delfins (*Sousa chinensis*), der einen Schwamm auf dem knöchernen Teil der Schnauze (Rostrum) balancierte. Der Autor konnte jedoch nicht bestimmen, ob es sich bei dem dokumentierten Verhalten um Spiel oder Werkzeuggebrauch im Sinne eines Schutzes vor stacheligen Fischen handelte.

Genauer: Spiel, bezogen auf die Tierwelt, ist ein „lustbetontes Ausprobieren motivierten Verhaltens ohne den dafür typischen Ernstbezug“, das aus einem „unspezifischen Betätigungsdrang“ entspringt (MEYER-HOLZAPFEL 1956) und dem Erfahrungsgewinn über den eigenen Körper dient (GATTERMANN 2006). Das spielende Tier führt einen „Dialog mit der Umwelt“ (EIBL-EIBESFELDT 1999), in dem es – vor allem im Bewegungsspiel – mit seinem eigenen Bewegungskönnen experimentiert (HEYMER 1977). Hierbei verwendet es motorische Muster, die – im Spiel oftmals in Form und Reihenfolge verändert ausgeführt – einem anderem Kontext entstammen können (BEKOFF & BYERS 1982). Andere Kennzeichen des Spiels sind seine Wiederholbarkeit⁵⁸ und Objektbezogenheit⁵⁹ (MEYER-HOLZAPFEL 1956).

Im Spiel treten zwar Verhaltensweisen auf, die denen anderer Funktionskreise ähneln, doch bleiben ernste Folgen aus und soziale Hemmungen (z.B. Beißhemmung) erhalten (MEYER-HOLZAPFEL 1956). So laufen beispielsweise Kampfspiele als nicht ernsthafte Auseinandersetzung ab, in denen zwar Erbkoordinationen⁶⁰ von Kampfsituationen auftreten, die aber ohne ernste Folgen ablaufen (HEYMER 1977). Dem Spiel fehlt also der spezifische Ernstbezug; echte Instinkthandlungen sind nicht aktiviert (MEYER-HOLZAPFEL 1956, EIBL-EIBESFELDT 1999, GATTERMANN 2006). Zudem findet Spiel nur an „sicheren“ Orten, im „entspannten Feld“ statt, wenn keine andere Motivation vorhanden ist resp. alle anderen Bedürfnisse befriedigt sind (MEYER-HOLZAPFEL 1956).

Auch wenn Spiel vor allem von Jungtieren (also in einer Lebensphase, in der das Verhalten und das zentrale Nervensystem am ehesten modifizierbar erscheinen⁶¹) gezeigt wird, bleibt es auch bei adulten Tieren erhalten⁶².

Spielerisch ausgeführte Verhaltensweisen (z.B. Spielkämpfe) treten häufig in einem Lebensalter auf, das der funktionellen Anwendung des betreffenden Verhaltens (z.B. Rankämpfe) vorausgeht. Mit anderen Worten: Angeborene Verhaltenselemente werden „vor dem Reifen der zugehörigen Bereitschaft“ (HASSENSTEIN 1980) im Spiel ausgeführt. Junge Tiere üben also im Spiel Bewegungs- und Verhaltensabläufe (z.B. Beutefangverhalten), die erst im Erwachsenenalter zur vollen Funktion ausreifen. Diese zugrunde liegende Theorie zum Spielverhalten heißt daher **Theorie der Übung**.

Auch GROOS (1930) erklärt das Auftreten von Spiel mit einem „Funktionsbedürfnis“⁶³, das sich beim heranwachsenden Tier durch Ausleben von Instinkten in spielerischer Form äußert und somit in einem Lebensalter auftritt, in dem eine ernste Ausübung noch

⁵⁸ MEYER-HOLZAPFEL (1956) nennt lang andauernde Balgespiele junger Hunde oder Um-einanderherum-schwimmen von Ottern als Beispiele.

⁵⁹ Ein „Objekt“ kann nach MEYER-HOLZAPFEL (1956) ein Artgenosse sein, aber auch ein lebloser Gegenstand oder ein Teil „des eigenen Körpers“. Vgl. hierzu auch „Objektorientierung“ bei TEMBROCK (1978)

⁶⁰ Erbkoordination nach HEYMER (1977): Genetisch fixiertes, angeborenes Können (Instinktbewegungen) mit wieder erkennbaren Bewegungen, die entsprechend der Definition nicht erlernt werden müssen und die – so wie morphologische Merkmale – Kennzeichen der Art sind.

⁶¹ vgl. BEKOFF (1976)

⁶² Siehe z.B. ONYEKWERE & RAMÍREZ (1993): Die Autoren untersuchten Spielkämpfe bei adulten Goldhamstern (*Mesocricetus auratus*).

⁶³ Mit seiner These vom Ursprung des Spiels in einem „Funktionsbedürfnis“ resp. „Betätigungsdrang“, stellt sich GROOS (1930) gegen die so genannte „Kraftüberschuss-Theorie“, der zufolge Spiel seinen Ursprung in „überschüssiger Lebenskraft“ hat.

nicht möglich ist. Er begründet dies mit der Notwendigkeit des Einübens spezieller Verhaltensweisen, die im Spiel, ohne den Druck der Komponenten, welche mit einer Ernsthandlung einhergehen (Hunger, Angst), möglich ist. Tatsächlich sei die Jugendzeit für ein Einüben von Instinkten notwendig.

BUYTENDIJK (1933) fasst die Spieltheorie nach GROOS (1930) zusammen: „Die Tiere haben eine Jugendzeit, damit sie spielen können“.

ALLEMANN (1951) weist jedoch darauf hin, dass sich „die Spieltheorie seit dem Erscheinen der Werke von GROOS (1930) weit von dieser schematisierenden Auffassung entfernt“ habe. Die Beispiele, mit denen er seine Theorie stützt, seien „zum Teil sehr anfechtbar“, sein Werk „Die Spiele der Tiere“ müsse einem modernen Leser „naiv“ erscheinen.

Die Theorie der Übung erscheint im Zusammenhang mit Verhaltensweisen wie Spielkämpfen zunächst schlüssig. LANCASTER (1972) bemerkt allerdings, dass nicht alle für das Erwachsenenleben wichtigen Verhaltenselemente auf diese Weise trainiert werden. So seien beispielsweise bisher keine Verhaltensweisen des Spiels dokumentiert resp. publiziert worden, die – wenn auch in abgeänderter Form durchgeführt – dem mütterlichen Aufzuchtverhalten entstammen⁶⁴, also eine Art „Mutter spielen“.

Einige Autoren sehen daher in der „Übung“ gemäß der Theorie eher ein Training der Muskeln, Knochen sowie des kardiovaskulären Systems. Ein Vorteil des Körpertrainings im Spiel – im Gegensatz zur Körperbewegung im Ernstfall, die einen ähnlichen Trainingseffekt aufweist – liegt darin, dass beim Spiel die Wahl des Ablaufs sowie der Intensität des Vorgangs dem spielenden Individuum obliegt⁶⁵. Trotz allem vermag die Theorie der Übung nicht alle offenen Fragen zu klären. So kann sie beispielsweise das Auftreten von Sozialspiel nicht erklären. Wäre Spiel lediglich ein Mittel zu körperlichem Training, wären Spiele mit einem interagierenden Partner nicht notwendig (FAGEN 1976).

Friedrich Schiller begründete mit seiner Aussage, Spiel sei ein Ergebnis überschüssiger Energie, welche nicht zur Aufrechterhaltung der Überlebensfähigkeit benötigt werde, die **Theorie der überschüssigen Energie / Kraftüberschusstheorie**. Herbert Spencer stellte ähnliche Vermutungen an, weshalb die Theorie heute auch als „Schiller-Spencer Theorie des Kraftüberschusses“ bekannt ist⁶⁶.

Gestützt wird diese Theorie durch die Tatsache, dass junge Tiere in der Regel mehr spielen als adulte, was dahingehend gedeutet wird, dass der junge Organismus mehr Energie „übrig“ habe. Ein Überprüfen der Hypothese resp. des Energiemodells gestaltet sich schwierig und würde, so BEKOFF (1976), zu keiner Klarheit bezüglich des Charakters von Spielverhalten führen.

Im Allgemeinen wird angenommen, dass die Ursache des Spiels in der Existenz eines echten Spieltriebs liegt. So sieht GATTERMANN (2006) Spiel als eigenmotiviertes Verhalten, welches jedoch angeborene und erworbene Elemente aus unterschiedlichen Funktionskreisen enthält, die frei miteinander kombiniert werden können. Dieser Ansicht ist auch HEYMER (1977), der ebenfalls von der Annahme spricht, dass es einen

⁶⁴ LANCASTER (1972) bemerkte während seiner Forschung zum Verhalten von Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*), dass sich – junge wie alte – Tiere, die mit Neugeborenen beschäftigt waren, auffällig weit von den Spielgruppen der Jungtiere fernhielten. Hier fand somit eine strikte Trennung von „Spiel“ und dem Umgang mit Jungtieren statt.

⁶⁵ vgl. FAGEN (1976)

⁶⁶ vgl. BEACH (1978)

echten Spieltrieb, also eine eigene Motivation für Spielverhalten gibt. Ungeklärt bleibt allerdings auch für Befürworter das Zusammenwirken des Spieltriebs mit anderen Trieben⁶⁷.

Andere Autoren finden abweichende Erklärungen für das Auftreten von Spielverhalten. So glaubt EIBL-EIBESFELDT (1999) nicht an den eigenen Spieltrieb, sondern nimmt an, dass der Trieb zu lernen, welcher der Neugier zugrunde liegt, gemeinsam mit einem starken motorischen Antriebsüberschuss⁶⁸ das Phänomen „Spiel“ erklärt.

4.2 Primatenspiel

Wenige Studien zum Spielverhalten von Primaten⁶⁹ liefern eine eindeutige Beschreibung des dokumentierten Verhaltens, auch wenn sich die Autoren bemühen, den jeweiligen Verhaltensweisen möglichst eingängige Bezeichnungen (z.B. „rough and tumble play“ oder „wrestling“) zu verleihen.

Ein nachträgliches Identifizieren der publizierten Verhaltensweisen des Primatenspiels wird dadurch erschwert, dass je nach Autor Verhaltensweisen als Synonyme gewertet werden können. So bezeichnen KIPPER & TODT (2002) „playful wrestling“ und „rough and tumble play“, als Synonyme und definieren das dokumentierte Verhalten durch eine kurze Beschreibung, wohingegen VISALBERGHI & GUIDI (1998) oder LEWIS (2000) diese Verhaltensweisen als voneinander verschieden betrachten, jedoch auf genauere Beschreibungen verzichten. In der Konsequenz sind mögliche Gemeinsamkeiten oder Unterschiede nicht mehr nachzuvollziehen und Folgestudien werden erschwert⁷⁰. Weitere Probleme beim Auswerten vorhandener Studien ergeben sich durch die uneinheitliche Definition des Spielbegriffs. Wird beispielsweise ein Tier beim Übergang von „Spiel“ zu „Kopulation“ beobachtet, können die sexuellen Interaktionen als Komponenten des Spiels gewertet werden oder umgekehrt, Spiel als Komponente des Sexualverhaltens⁷¹. Die Zuordnung zum jeweiligen Funktionskreis ist

⁶⁷ vgl. PELLIS (1991): Der Autor sieht einen Zusammenhang der Motivation zu verschiedenen Verhaltensweisen. Er untersuchte das Objektspiel von Zwergottern (*Aonyx cinerea*) in Menschenobhut, welches ähnliche Elemente enthält wie die Nahrungsaufnahme (z.B. hineinbeißen in Objekte) und dokumentierte eine gesteigerte Rate von Objektspiel gegenüber dem Sozialspiel jeweils kurz vor der Fütterung. Er weist darauf hin, dass dieses Verhalten lediglich darin begründet sein könnte, dass hungrige Tiere gegenüber Artgenossen weniger tolerant sind und sich daher vor der Fütterung weniger im Sozialspiel engagieren. Allerdings schließt er auch einen möglichen Zusammenhang in der Motivation von Spiel und Nahrungsaufnahme nicht aus. Mit anderen Worten: Werden die Zwergotter hungriger, führen sie „Pseudo-Nahrungsaufnahmebewegungen“ aus, die sich dann in Objektspiel manifestieren.

⁶⁸ vgl. GROOS (1930)

⁶⁹ für Spielverhalten von Lemuren vgl. PREUB (1985).

⁷⁰ Eindeutige Beschreibungen einzelner Spielverhaltensweisen, belegt durch Fotos und Sequenzzeichnungen, für Rhesusaffen liefert SYMONS (1978).

⁷¹ HAYAKI (1985) beschreibt diese Schwierigkeiten, die bei der Beobachtung des Schimpansenspiels auftraten. In diesem Fall schloss der Autor aus den Beobachtungen, dass der Begriff „Spiel“ keine bestimmten Verhaltensweisen beschreibt, sondern lediglich den Zusammenhang, in dem diese auftreten. Andere Autoren (z.B. FEDIGAN 1972) definieren die dokumentierten Verhaltensweisen durch detaillierte Beschreibungen und ordnen sie einem einzigen Bereich zu. In diesem Fall schließt eine Zugehörigkeit zum „Spiel“ eine Zugehörigkeit zu einem anderen Funktionskreis aus.

somit nicht nur autoren- sondern auch definitionsabhängig.

Es liegen Untersuchungen zum Spiel verschiedener Primatenarten, vor allem der Menschenaffen vor (z.B. FLACK et al. 2004, LEWIS 2000, Loizos (1976), MARKUS & CROFT 1995, MAESTRIPIERI & ROSS 2004, SACZAWA 2005)

Die Bandbreite der untersuchten Aspekte des Spiels ist groß: FLACK et al. (2004) beschäftigten sich unter anderem mit den Spielsignalen des Schimpansen (*Pan troglodytes*) und der Frage, wie sich ältere Spielpartner gegenüber jüngeren verhalten. MARKUS & CROFT (1995) untersuchten bei *Pan troglodytes* den Einfluss von Spiel auf die soziale Entwicklung. SACZAWA (2005) verglich das Spielverhalten sozial und solitär lebender Primatenspezies. Auch die Mannigfaltigkeit der untersuchten Arten ist hoch, so sind Studien zum Spielverhalten von Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*)⁷², Husarenaffen (*Erythrocebus patas*)⁷³ oder Berberaffen (*Macaca sylvanus*)⁷⁴ ebenso vorhanden wie solche zum Spiel von körperkleinen Arten wie Goldenen Löwenäffchen (*Leontopithecus rosalia*)⁷⁵ oder Rothandtamarinen (*Saguinus midas*)⁷⁶. Selbst die madagassischen Halbaffen wurden bereits im Hinblick auf ihr Spiel untersucht⁷⁷.

4.2.1 Risiken von Spiel

Spielende Primaten sind, vor allem in ihren natürlichen Habitaten, hohen Risiken ausgesetzt. So steigt zum Beispiel die Gefahr durch Prädatoren, wenn die Tiere abgelenkt sind. Zudem besteht ein Verletzungsrisiko, dem vor allem arboricole Arten ausgesetzt sind. Das Unfallrisiko umfasst verschiedene Bereiche. Spielende Tiere können: In Flüsse fallen und ertrinken, in Astgabeln hängen bleiben oder von Bäumen fallen (Einige Fallbeispiele listet FAGEN 1993 auf). Trotzdem sind spielende Tiere den Risiken nicht machtlos ausgeliefert, sondern sie können mit ihrem Verhalten gegensteuern und auch im Spiel Gefahren umgehen: OLIVEIRA et al. (2003) betrachteten in ihren Untersuchungen zum Spielverhalten des Goldenen Löwenäffchens (*Leontopithecus rosalia*) neben den möglichen Vorteilen (Zuwachs von sozialen, kognitiven und motorischen Fähigkeiten) auch die „Kosten“ des Spiels: Energieaufwand, Verletzungsrisiko und die Gefahr durch Beutegreifer. In der Annahme, dass die Vorteile des Spiels voraussichtlich erst im Erwachsenenalter zum Tragen kommen, untersuchten die Autoren ausschließlich das Spielverhalten junger Tiere und stellten fest, dass diese mit ihrem Verhalten die „Kosten“ des Spiels, in diesem Fall das Unfallrisiko, minimierten, indem sie beispielsweise das Spiel in „sicheren“ Umgebungen (z.B. große Äste, Gewirr von Weinreben) gegenüber dem Spiel in „unsicheren“ Umgebungen (z.B. Kronenäste, Waldboden) bevorzugten. Zudem fanden Spiele verstärkt im Zentrum der Sozialgruppe und nicht in deren Peripherie statt. So führte die Wahl des Spielortes zu einer Verrin-

⁷² FEDIGAN (1972)

⁷³ PELLIS & PELLIS (1997)

⁷⁴ KIPPER & TODT (2002)

⁷⁵ DE OLIVEIRA et al. (2003)

⁷⁶ LEWIS (2000)

⁷⁷ PELLIS & PELLIS (1997)

gerung des Risikos körperlicher Verletzungen und der Gefahr durch Fressfeinde. Im Gegensatz dazu fanden die Autoren jedoch keine Hinweise darauf, dass die juvenilen Tiere auch Energie sparten: So fanden Spiele oft während der heißesten Zeit des Tages statt. DE OLIVEIRA et al. (2003) schließen daraus, dass der sozial-kognitive Nutzen des Spiels, erworben durch die Ausführung mit älteren Spielpartnern, höher anzusehen ist als die Kosten des Energieeinsatzes. Da das Spiel zudem nur einen geringen Teil des täglichen Aktivitätsbudgets ausmachte, vermuten die Autoren, dass die energetischen Kosten möglicherweise verhältnismäßig unbedeutend für das generelle Auftreten von Spiel sind.

Untersuchungen wie die von DE OLIVEIRA et al. (2003) werfen die Frage nach der Kosten-Nutzen-Bilanz des Spiels oder seiner Selektionsrelevanz auf: Nur wenn der Nutzen die Risiken überwiegt, macht Spiel vom evolutionären Standpunkt aus Sinn.

FAGEN (1993) diskutiert die Möglichkeit, Spiel könne lediglich ein Nebenprodukt eines anderen Selektionsfaktors (z.B. der relativen Hirngröße) sein und besitze daher keinen eigenen Selektionswert. Der Autor entkräftet diese These mit dem Hinweis darauf, dass Primaten unter Stress (z.B. aufgrund eines suboptimalen Nahrungsangebotes⁷⁸) eine deutlich gesenkte Spielrate zeigen. Diese Beobachtung, so der Autor, sei ein Hinweis darauf, dass Mechanismen existieren, die das Auftreten von Spiel unter bestimmten Bedingungen unterdrücken. Wäre „Spiel“ also lediglich ein Nebenprodukt eines anderen, wichtigeren Selektionsfaktors, wäre es möglicherweise im Laufe der Evolution ausgemerzt worden: Dieselben Mechanismen würden ein so risikobehaftetes Verhalten wie Spiel, welches noch dazu keinen erkennbaren selektiven Vorteil⁷⁹ bietet, dauerhaft unterdrücken.

Vor diesem Hintergrund gilt: Auch wenn sich spielende Tiere bestimmte Verhaltensweisen aus anderen Zusammenhängen „ausleihen“ und dabei deren ursprüngliche Funktion verloren geht, darf „Spiel“ nicht als nutz- oder funktionslos angesehen werden (BEKOFF & BYRES 1982).

⁷⁸ SOMMER & MENDOZA-GRANADOS (1995) untersuchten das Spielverhalten von Hanumanlanguren (*Presbytis entellus*) und fanden einen Zusammenhang von Spielhäufigkeit und Habitatqualität: Tiere in einem nahrungsreichen Habitat spielten häufiger und länger, als die Tiere der Vergleichsgruppe in einem nahrungsrärmeren Habitat. (Weitere Quellen führt FAGEN 1981 auf.)

⁷⁹ vgl. hierzu auf das Spiel von Geierfalken (Daptriidae) bezogen: „Selektionswert von Exploration und Spiel“ in SEGER (1997)

4.2.2 Funktion und Sinn / Nutzen von Spiel

MAESTRIPIERI & ROSS (2004) gingen in ihrer Untersuchung des Spielverhaltens von Westlichen Flachlandgorillas (*Gorilla gorilla gorilla*) davon aus, dass Sozialspiel einerseits die motorischen Fähigkeiten des spielenden Tieres und andererseits die Entwicklung sozialer Beziehungen fördert. Die Autoren fanden eindeutige Unterschiede im Sozialspiel männlicher und weiblicher Flachlandgorillas und zogen daraus folgende Schlüsse:

Da Gorillas einen ausgeprägten Sexualdimorphismus aufweisen und die adulten männlichen Tiere eine Beschützerrolle gegen Artgenossen und Räuber innehaben, trainieren männliche Jungtiere im Spiel – sozusagen in Vorbereitung auf ihre zukünftige Rolle – verstärkt ihre körperlichen Fähigkeiten und zeigen somit deutlich häufiger Sozialspiel als weibliche Tiere, welche nach dem Heranwachsen weniger auf ihre Körperkräfte angewiesen sind. Zudem bevorzugen männliche Jungtiere auch männliche Spielpartner. Da adulte weibliche Gorillas nur lockere Bande zu nicht blutsverwandten Weibchen bilden, dagegen aber großes Interesse an geschlechtsreifen Männchen zeigen, bevorzugen weibliche Gorillas bereits als Jungtiere ebenfalls männliche Spielpartner. Die Autoren schließen aus den Ergebnissen, dass sich Geschlechtsunterschiede im Primatenspiel anhand ihres charakteristischen Verhaltens als Erwachsene vorhersagen lassen. Nach GATTERMANN (2006) fördert Spiel zudem das fakultative⁸⁰ Lernen und verbessert die allgemeinen Wahrnehmungsfähigkeiten (Sensorik). Durch wiederholte Simulation werden motorische Programme, Situationen und Rollen an harmlosen Objekten oder Partnern geübt. Der Autor unterscheidet Bewegungs- und Rennspiele (motoric / chasing play), die dem Gewinn der Erfahrung über den eigenen Körper dienen, Sozial- und Kontaktspiele (contactual play), die das Verhalten gegenüber Artgenossen einüben und Objektspiel (object play), welches das Verhalten gegenüber der Umgebung schult. Zudem werden im Spiel soziale Gesetzmäßigkeiten erlernt, es reduziert Aggressionen, stabilisiert Rangordnungen und festigt die Gruppenbindung⁸¹.

Nach der Gruppenbindungs-Hypothese des Spiels liegt die Funktion des Sozialspiels vor allem darin begründet, den Zusammenhalt zwischen den beteiligten Spielpartnern zu festigen, die Toleranz zu fördern und somit die Gruppe insgesamt zu stärken (GATTERMANN 2006, DOGO DE RESENDE & OTTONI 2002).

Vergleiche des Spielverhaltens verschiedener Primatenspezies und dessen Zusammenhang mit mathematischen Verhältniszahlen des Neokortex im Gehirn (LEWIS 2000) lieferten folgendes Resultat: Je höher die kognitiven Fähigkeiten einer Primatenspezies, desto häufiger tritt Sozialspiel auf. Der Autor der Studie erklärt das Ergebnis damit, dass Sozialspiel einen hohen Level an kognitiven Fähigkeiten erfordert, da die Tiere Vorhersagen über das Verhalten ihrer Spielpartner machen und zudem angemessen auf Interaktionen reagieren müssen.

NAHALLAGE & HUFFMAN (2007) untersuchten das Handhaben von Steinen („stone handling“) durch Japanmakaken (*Macaca fuscata*), das als solitäres Objektspiel eingestuft wurde. Im Rahmen der Studie wurden zwei Hypothesen auf ihre Wahrscheinlichkeit hin überprüft: Die Hypothese des „fehlgeleiteten Nahrungssucheverhaltens“ (mis-

⁸⁰ vgl. TEMBROCK (1987): fakultatives Lernen, als Lernen, welches „Alternativen zuläßt in dem, was gelernt wird“.

⁸¹ Gruppenbindung (group cohesion) bezeichnet die soziale Bindung zwischen einem Individuum und der Sozietät (vgl. GATTERMANN 2006). WELKER (1979) sieht die Balance der Gruppenstruktur bei *Cebus apella* abhängig von den Einzelverbindungen aller Tiere zu den anderen Gruppenmitgliedern.

directed foraging behavior) sowie die des „motorischen Trainings“ (motor training). Die Nahrungssuche-Hypothese verwarfen die Autoren, da es keinen erkennbaren Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt der Fütterung und dem Auftreten des „stone handling“ gab. Stattdessen fanden die Autoren Unterschiede im Handhaben von Steinen zwischen den verschiedenen Altersgruppen und schlossen daraus, dass dieses untersuchte Verhalten bei jungen und adulten Tieren unterschiedliche Gründe resp. Funktionen hat. Die Autoren sehen im Verhalten der jungen Tiere tatsächlich ein Training der Motorik, da die Handhabung der Steine viel Bewegung einschließt und zudem über den ganzen Tag verteilt stattfand. Die Funktion des Handhabens von Steinen bei älteren Tieren, deren Spiele bereits komplexe Manipulationen enthielten und nicht über den ganzen Tag verteilt auftraten, sahen die Autoren in der psychologischen Entspannung und letztlich darin, Nervenbahnen zu erhalten resp. zu regenerieren und so möglicherweise die Alterung kognitiver Funktionen – welche bei lang lebenden, gut versorgten Tieren in Menschenobhut auftritt – zu bremsen.

Zusammengefasst ergeben sich als Funktionen / Nutzen von Spiel:

1. Körperliches Training
2. Entwicklung motorischer Fähigkeiten
3. Erlernen der Kommunikation
4. Festigen der sozialen Bindungen
5. Erweitern kognitiver Fähigkeiten (z.B. Vorhersehen / Interpretieren von Reaktionen des Partners)

4.2.3 Spielsignale

Da während des Spiels Verhaltensweisen aus verschiedenen (auch ursprünglich aggressiven) Kontexten genutzt werden, verwenden spielende Primaten eindeutige optische und akustische Signale, welche dem Gegenüber mitteilen: „dies ist Spiel“ (BEKOFF 1976) und die entweder eine Intentionsabsicht („Ich will spielen“) oder einen Wunsch nach Aufrechterhaltung der Aktivität („ich will immer noch spielen“) ausdrücken können (BEKOFF 1995). Spielsignale wie ein „Spielgesicht“ oder charakteristische Lautäußerungen⁸² verhindern auch, dass Mitglieder der Sozialgruppe, welche nicht am Spiel teilnehmen, falsche Schlüsse aus dem Verhalten der spielenden Tiere ziehen, wie FLACK et al. 2004 in einer Untersuchung des Spielverhaltens von Schimpansen (*Pan troglodytes*) zeigten: Die Autoren beobachteten verstärkt diejenigen Spielereignisse, an denen Tiere unterschiedlichen Alters teilnahmen. Näherte sich die Mutter des jüngeren Spielpartners, zeigten beide Tiere deutlich häufiger Spielsignale (Spielgesicht, Lachen). Die Anwesenheit der Mutter des älteren und körperlich stärkeren Spielpartners hatte dagegen keinen Einfluss auf die Häufigkeit der emittierten Spielsignale. Die Autoren sehen die Gründe dieses Verhaltens darin, dass beide Spielpartner durch ihre Spielsignale deutlich machen, dass es sich nicht um eine antagonistische Interaktion handelt, – welche möglicherweise eine Intervention durch die Mutter zur Folge gehabt hätte – und dass sie ihr Verhalten somit als „harmlos“ deklarieren.

⁸² vgl. KIPPER & TODT (2002): Die Autoren untersuchten den Gebrauch von akustischen Signalen im Sozialspiel von Berberaffen (*Macaca sylvanus*) und fokussierten dabei besonders die Raufspiele.

Zu einem anderen Schluss kam MATSUSAKA (2004) nach Untersuchen des Einflusses von Spielhecheln (play panting) auf die Interaktion von Schimpansen (*Pan troglodytes*) während des Sozialspiels. Da nur diejenigen Tiere das „play panting“ ausstießen, die das Ziel von Kitzeln oder Jagen waren (die also dieses Verhalten nicht selbst aktiv ausübten) vertritt der Autor die These, dass das „panting“ nicht der Kennzeichnung aggressiv scheinenden Verhaltens als „harmlos“ dient, sondern eher eine auffordernde Wirkung hat. Ähnlich einem positiven Feedback veranlasst die charakteristische Lautäußerung den Spielpartner zum Fortführen des Spiels. Allerdings schließt MATSUSAKA (2004) nicht aus, dass die Kennzeichnung spielerischen Verhaltens als „harmlos“ durch andere Verhaltensweisen (z.B. „play walk“ oder „play face“) gewährleistet werden kann.

Die Beobachtung der Focusgruppe zu vorliegender Studie ergab auch für den Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*) ein charakteristisches Aufforderungsverhalten zum Einleiten von Sozialspiel (z.B. durch Anspringen des Partners). Hierbei wird das aufgeforderte Tier oft am Fell oder am Schwanz gezogen. Auch kurzes Antippen, gefolgt von schnellem Wegspringen, dient als Spielaufforderung. Charakteristisch – und ein sicheres Anzeichen für Spiel bei *Cebus apella* – ist das „Spielgesicht“.

4.2.4 Spielgesicht

Das „Spielgesicht“, unter anderem gekennzeichnet durch ein geöffnetes Maul, ist für viele Primatenarten, z.B. Grüne Meerkatzen (FEDIGAN 1972) oder Schimpansen (FLACK et al. 2004), charakteristisch.

Allerdings verwenden nicht alle Spezies ihr Spielgesicht in gleicher Weise: PELLIS & PELLIS (1997) fanden speziesabhängige Unterschiede im Auftreten von „open mouth“-Mimiken im Spielkampf der untersuchten Arten: Während bei Husarenaffen (*Erythrocebus patas*) etwa 20 - 25 % der Verhaltensweisen, bei denen ein geöffnetes Maul gezeigt wurde, dem Spielverhalten zugeordnet werden konnten, gelang dies bei Geoffroy-Klammeraffen (*Ateles geoffroyi*) in weniger als 5 % der Fälle. Die Gründe liegen, so die Autoren, in der unterschiedlichen Nutzung der Spielsignale: Klammeraffen zeigen statt des Spielgesichts eher ein charakteristisches Kopfschütteln („head shake“).

Für den Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*) wurden zwei verschiedene Gesichtsausdrücke dokumentiert, die dem Spiel zugeordnet werden (VISALBERGHI et al. 2006, DE MARCO & VISALBERGHI 2007):

- a) „silent bared-teeth“: Zurückgezogene Maulwinkel, geschlossener Kiefer, Entblößen der oberen und unteren Zähne, andere Bezeichnung: „grinsen“ (VISALBERGHI et al. 2006)
- b) „relaxed open mouth“: Maul mit ovaler Öffnung geöffnet, Maulwinkel zurückgezogen, Kiefer geöffnet (VISALBERGHI et al. 2006)

Bereits WEIGEL (1979) sah im „relaxed open mouth play face“ des Kapuzineraffen eine eindeutige Mitteilung der Spielmotivation gegenüber Artgenossen.

Neuere Studien belegen, dass „silent bared-teeth“ von *Cebus apella* nicht ausschließlich während des Spiels gezeigt wird, sondern auch in anderen Zusammenhängen auftritt, nämlich in submissiver Absicht, oder aber von adulten Tieren im Rahmen des Paarungsverhaltens (VISALBERGHI et al. 2006).

Nach DE MARCO & VISALBERGHI (2007) zeigen Kapuziner das Spielgesicht nicht während des Solitärspiels. Die Beobachtungen der Focusgruppe vorliegender Studie widerlegten diese Annahme jedoch.

4.3 Spielverhalten von *Cebus apella* (Forschungsbericht)

Zum Spielverhalten des Gehaubten Kapuziners liegen bisher nur wenige Daten vor. Vorliegende Studie beschreibt das Spielverhalten von *Cebus apella* vor dem Hintergrund der Spieldefinition verschiedener Autoren (ALLEMANN 1951, BEKOFF & BYERS 1982, BEKOFF 1976, BUYTENDIJK 1933, GATTERMANN 2006, GROOS 1930, HASSENSTEIN 1980, HEYMER 1977, LOIZOS 1967, MEYER-HOLZAPFEL 1956, TEMBROCK 1983). Zwar wurden die wenigen bekannten Fakten zum Spielverhalten von *Cebus apella* berücksichtigt, allerdings erfolgten die Beobachtungen losgelöst von vorhandenen Vorgaben, um sämtliche dokumentierten Verhaltensweisen unvoreingenommen⁸³ auf eine mögliche Zugehörigkeit zu echtem Spiel prüfen zu können. Da sich die bisherigen Kenntnisse zum Spielverhalten von *Cebus apella* lückenhaft darstellen und die bisher publizierten „Spielverhaltensweisen“ unzureichend definiert wurden, baut vorliegende Studie nicht auf den bisherigen Ergebnissen auf, sondern stellt diese in Frage und überprüft sie auf ihre Schlüssigkeit.

Die Beobachtungsergebnisse stellen den ersten systematisch dokumentierten Beitrag zum Spiel von *Cebus apella* innerhalb einer harmonisch gewachsenen Sozialgruppe dar und ergänzen das Wissen über Kapuzinerspiel durch die Dokumentation zahlreicher Verhaltensweisen, die bisher in der Literatur zum Spielverhalten von *Cebus apella* noch nicht wieder gegeben wurden. Somit stellen sie einen neuen Beitrag zum Spiel bei Tieren, insbesondere bei Primaten dar.

Spiel bei *Cebus apella* muss im Zusammenhang mit dem ausgeprägten speziesspezifischen Neugierverhalten und der hohen Erkundungsbereitschaft (MEYER-HOLZAPFEL 1956, TEMBROCK 1983) gesehen werden. Beide führen nicht nur zu einem reichhaltigen Manipulationsverhalten (siehe Kapitel I/3.2.2 Objektmanipulation durch *Cebus apella* (in Zoos)), sondern auch zu variantenreichem Objektspiel. Die bisher publizierten Erkenntnisse zum Spielverhalten von *Cebus apella* sind kritisch zu sehen. Es gibt keine Langzeitstudien, keine systematischen Untersuchungen, noch Beiträge zu Gruppen, deren demografische Struktur einer wildlebenden entspricht. Zudem fanden die Laborstudien zum Kapuzinerspiel unter eingeschränkten räumlichen Bedingungen statt. Wie bereits erwähnt ist eine nachträgliche Beurteilung früherer Studien schwierig. Vor allem in Studien, deren Schwerpunkt nicht auf der Darstellung des eigentlichen Spiel-

⁸³ vgl. SEGER & WITTE (1995): „Faktenwissen darf nicht unreflektiert – gewissermaßen als Bestätigung des Gesehenen – auf jede Erscheinung eines Verhaltensphänomens transferiert werden. Gezieltes Sehen, im Sinne eines bewussten visuellen Wahrnehmens von Abläufen und Verhaltensweisen, fußt auf dem Bewusstmachen von Stereotypen und Vorurteilen und verhindert somit die 'subjektive Abbildung einer objektiven Realität'.“ Vgl. hierzu auch die Kapitel zu „Beobachtung“ in SEGER (1994): „Phänomene in der Natur und ihre Beobachtung als pädagogische Aufgabe, dargestellt an ausgewählten Beispielen aus Zoologischen Gärten“. Auch ALLEMANN (1951) plädiert für eine „phänomenologische Betrachtungsweise“, die eine Erscheinungsweise „frei von Theorien“ beschreibt.

verhaltens liegt, dieses jedoch trotzdem erwähnen, fehlt oft eine genaue Definition⁸⁴. GEHRING (1976) untersuchte das Grußverhalten einer Gruppe von 2,2 *Cebus apella* im Züricher Zoo und bestätigt den Tieren eine „reiche Phantasie in ihren Spielen“. Die Ergebnisse der Autorin müssen aus heutiger Perspektive kritisch gesehen werden, da keinerlei Kriterien für das dokumentierte „Spielverhalten“ ersichtlich sind und dieses auch nicht zu anderen Funktionskreisen abgegrenzt wurde. Aus Sicht von GEHRING (1976) konnten folgende Verhaltensaspekte dem Kapuzinerspiel zugeordnet werden:

- Hochwerfen und wieder auffangen von Gegenständen (auch von nicht vorhandenen)
- Klopfen und schlagen von Gegenständen, allerdings nennt sie auch das Öffnen von Nüssen mit Holzklötzen bei Kapuzinern außerhalb dieser Gruppe. Die Autorin weist darauf hin, dass diese Verhaltensweisen von anderen Autoren⁸⁵ als „Nahrungsbearbeitung“ eingeordnet werden, begründet jedoch nicht, warum sie diese Zuordnung nicht vornimmt.
- Einwickeln, Einrollen
- Spiel mit Wasser: Drücken des Hahns
- Waschen des Bodens mit den Händen, „bis er tatsächlich rein ist“
- Befüllen einer halben Orangenschale und anschließendes zu-Boden-schlagen
- Spielerisches Einweichen von Brot, Äpfeln, etc.
- Betasten und Beklatschen der menschlichen Hand („Handspiel“)
- Klettern, springen, turnen,
- Balgen, wobei dies meist in Aufreiten übergeht

Darüber hinaus beschreibt die Autorin eine Stimulation des Spiels durch die Anwesenheit beobachtender Personen: Einige Verhaltensweisen treten demzufolge ausschließlich in Gegenwart eines Beobachters auf. Da die Autorin in ihren Versuchen zuvor selbst als „Testvariable“ fungiert hatte – sie hatte unter anderem überprüft, wie die Tiere auf ihr äußeres Erscheinungsbild oder eine Tonbandaufnahme ihrer Stimme reagieren – und sich während der Beobachtungsphase auch nicht neutral verhielt (sie fütterte die Tiere und animierte sie zur körperlichen Kontaktaufnahme) ist unklar, inwieweit die Ergebnisse dieser Studie wissenschaftlich gewertet werden können. Die beschriebenen Verhaltensweisen sind aus heutiger Sicht a) nicht exakt genug beschrieben und b) nicht kritisch genug auf ihre Zugehörigkeit zum „Spiel“ hin überprüft worden, wodurch verschiedene Auslegungen möglich sind.

VISALBERGHI & GUIDI (1998) untersuchten das Spielverhalten von insgesamt neun jungen Gehaubten Kapuzineraffen in drei verschiedenen Gruppen einer Laborhaltung. Sie erwarteten einen hohen Level von Objektspiel und unterschiedliche Level von Sozialspiel, abhängig von der Anzahl möglicher Spielpartner.

Spielerische Kämpfe (rough and tumble), Ringen (wrestling), Jagen (chasing) und andere spielerische Interaktionen (other playful activities) charakterisieren Sozialspiel. Objektspiel (object play), Akrobatik auf Bäumen (arboreal acrobatics) und andere spielerische Aktivitäten (other playful activities) z.B. über den Boden rutschen (sliding

⁸⁴ z.B. BERNSTEIN (1965): Der Autor nennt in seinen Untersuchungen zu den Aktivitätsmustern von *Cebus albifrons* auch Spiel, definiert resp. spezifiziert jedoch Spiel sowie entsprechende Verhaltensweisen nicht.

⁸⁵ z.B. Kirchshofer (1963)

onto the floor) werden dem Solitärspiel zugeordnet.

Das Objektspiel war „reichhaltig und variierte in seiner Form“. Es bestand aus Schlagen (banging), Werfen (throwing) und Reiben (rubbing) von Gegenständen auf horizontale und vertikale Flächen. Ferner wurden Objekte in Löcher oder Zaunmaschen gesteckt. Solche Aktivitäten führten häufig zu Bruchschäden. Außerdem platzierten die Tiere wiederholt Objekte in Plastikbehältern und nahmen sie wieder heraus.

Auch, wenn die Autoren auf eine Abgrenzung des Objektspiels zum Objektgebrauch nach CANDLAND & FRENCH (1978)⁸⁶ hinweisen, spezifizieren sie die genutzten Objekte nicht, so dass auch eine Manipulation von Nahrungsmitteln nicht ausgeschlossen werden kann und somit ein eindeutiges Abgrenzen von Verhaltensweisen anderer Funktionskreise im Nachhinein nicht möglich ist. PAUKNER & SUOMI (2008) liefern in ihrer Studie zum Spielverhalten junger Kapuzineraffen (*Cebus apella*) zwar Definitionen einiger von ihnen dokumentierter Spielelemente, jedoch ohne eindeutige Beschreibungen des Bewegungsablaufs.

CAROSI & VISALBERGHI (2002) erwähnen in ihrer Untersuchung zum Sexualverhalten des Gehaubten Kapuzineraffen auch „Spiel“, geben dieses aber lediglich als „spielerische Kämpfe oder raufen, mit oder ohne Spielgesicht“, an. Die Autorinnen stellten fest, dass das Auftreten einiger Verhaltenselemente, die sie dem Spiel zuordneten, z.B. das „Aufreiten“, abhängig vom Ovulationszyklus der weiblichen Tiere war. Das Aufreiten wurde als „Spiel“ gewertet, wenn innerhalb von 60 Sekunden vor oder nach Auftreten der Verhaltensweise auch andere spielerische Aktivitäten beobachtet wurden. Da der Schwerpunkt der Studie nicht auf der Darstellung des Spielverhaltens lag, sind die Ergebnisse zum Spiel ungenau. Nicht jede Verhaltensweise, die als Spiel eingestuft wurde, war individuell auf ihre Spielzugehörigkeit geprüft worden. So ist unklar, ob die beschriebenen Verhaltensweisen dem Spiel aufgrund einer eindeutigen Definition oder – wie dargestellt – aufgrund der zeitlichen Nähe zu anderem Spiel zugeschrieben wurden. Zudem fehlt eine eindeutige Abgrenzung des spielerischen Aufreitens im Rahmen des Sexualrepertoires der Spezies und dem dort vorkommenden „echten“ Aufreiten.

Nicht immer ist also eine klare Differenzierung von Verhaltensweisen anderer Funktionskreise zweifelsfrei gewährleistet. So räumten DOGO DE RESENDE & OTTONI (2002) ein, dass das Objektspiel von *Cebus apella* oft nicht eindeutig vom Explorationsverhalten abgegrenzt sei.

Ohnehin existieren abweichende Auffassungen zur Aufteilung von Spiel. GROOS (1930) beschreibt Bewegungs-, Jagd-, Kampf-, Bewerbungs-, Bau-, Pflege-, Nachahmungs- und soziale Spiele und ordnet diesen verschiedene Bewegungsformen zu.

MEYER HOLZAPFEL (1956) nennt Bewegungs-, Kampf-, Flucht-, Jagd-, Fang-, Fress-, sexuelle und individuelle Spiele.

BEKOFF & BYERS (1982) definieren zudem Sozialspiel als eine spielerische Aktivität, die auf ein lebendes Individuum gerichtet ist. Entsprechend ist Objektspiel eine spielerische Aktivität, die auf ein oder mehrere unbelebte Objekte gerichtet ist. Sowohl Sozial- als auch Objektspiel können lokomotorischer Natur sein.

⁸⁶ Die Autoren werten Reaktionen auf ein Objekt, die mit Beriechen, Schmecken oder Betasten verbunden waren, als explorative Reaktionen und nicht als Spiel.

5. Ziel der Untersuchung

Bisherige wissenschaftliche Studien des Primatenspiels sollten entweder Aufschluss über das generelle speziestypische Verhalten der untersuchten Art oder aber Einblicke in das Verhalten der möglichen Vorfahrengruppe des Menschen geben (vgl. Kapitel I/1. Thematischer Hintergrund).

Obgleich *Cebus apella* einen hohen Eignungsgrad für derart gelagerte Studien aufweist (vgl. am gleichen Ort I/1. Thematischer Hintergrund), beschäftigten sich bislang wenige Studien explizit mit dem Spielverhalten dieser Spezies (vgl. Kapitel I/4.3 Spielverhalten von *Cebus apella* (Forschungsbericht)).

Vor dem Hintergrund bisher publizierter Arbeiten zum Spielverhalten nichtmenschlicher Primaten (vgl. Kapitel I/4.2 Primatenspiel) stellt vorliegende Studie die erste Langzeituntersuchung zum Spielverhalten von *Cebus apella* dar und verfolgt nachstehende Ziele:

1. Untersuchung des Spiels in einer homogen gewachsenen, kopfstarken Gruppe von *Cebus apella* in artifizieller Haltung;
2. Erweiterung der bisher aus Laborstudien gewonnenen Kenntnisse über das Spielverhalten der Spezies;
3. Erste Kategorisierung von Spiel beim Gehaubten Kapuzineraffen;
4. Aufzeigen des potentiellen Spielrepertoires, Beschreiben von Zusammenhängen resp. Abhängigkeiten;
5. Analyse der Systematik des Spiels und gegebenenfalls Neudefinition des Spielverhaltens von *Cebus apella* in Abgrenzung zu bisherigen Studien;
6. Beitrag zur Artmonographie;
7. Stellungnahme zu tiergartenbiologischen Aspekten (adäquate Gehegegestaltung für *Cebus apella* in Menschenobhut).

Basierend auf diesen Zielen wurden entsprechende Hypothesen (vgl. Kapitel II/3. Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung) gebildet und durch qualitative und quantitative Datenaufnahme überprüft.

6. Verhaltensstudien im artifiziiellen Lebensraum (Zoo)

Vor Beginn einer ethologischen Studie steht die Entscheidung, in welcher Umgebung (Zoo, Labor, Freiland) die Datenaufnahme erfolgen soll. Auch die zu beobachtende Sozialgruppe sollte sorgfältig ausgewählt werden.

WEHNELT & BEYER ((2002) sprechen sich für eine Erforschung des Tierverhaltens unter artifiziieller Haltung aus und weisen in Bezug auf Primaten darauf hin, dass im Zoo gewonnene Erkenntnisse bei späteren Untersuchungen im Freiland⁸⁷, hilfreich sein können.⁸⁸ Untersuchungen, die im Freiland an Tieren durchgeführt werden, die nicht an den Anblick von Menschen gewöhnt sind, unterliegen Einschränkungen, die WILLIAMSON & FEISTNER (2003) vor allem bei der Beobachtung diverser Affenspezies (z.B. *Callithrix ssp.*, *Gorilla ssp.*) feststellten. Aufgrund der hohen Fluchtdistanz können die Tiere im Freiland nicht aus kurzer Distanz beobachtet werden. In der Folge steigt die Wahrscheinlichkeit, dass dezente Verhaltensweisen (Mimik, Gestik) übersehen werden. Außerdem ist davon auszugehen, dass wildlebende Tiere in Gegenwart eines ungewohnten Beobachters, verglichen mit ungestörten Gruppen, ein modifiziertes Verhalten (hohe Fluchtbereitschaft, Aggressionen) zeigen⁸⁹. Selbst bei erfolgreicher Gewöhnung an die Präsenz eines Beobachters werden Beobachtungen im Freiland durch die dichte Vegetation sowie durch tageszeitabhängiges Migrationsverhalten der Tiere erschwert.

HARDY (1996) betont die Notwendigkeit eines umfassenden Verständnisses des spezies-spezifischen Verhaltens für das erfolgreiche Management einer Tierart in Menschenobhut. Unter den Möglichkeiten, die ein Zoo mit seinen Haltungssystemen in Menschenobhut in diesem Zusammenhang der Forschung bietet, hebt KLEIMAN (1992) insbesondere die Möglichkeit der Langzeitstudien hervor.

Das Spielverhalten des Gehaubten Kapuzineraffen wurde erst lückenhaft und – wenn überhaupt – nur in Ansätzen erforscht. Weder im Freiland noch unter artifiziieller Haltung (Zoo oder Labor) wurden systematische Langzeitbeobachtungen durchgeführt. Die wenigen Erkenntnisse, welche Wissenschaftler bisher über Details des Spielverhaltens von *Cebus apella* gewinnen konnten, stammen aus Untersuchungen an Laborgruppen (VISALBERGHI & GUIDI 1998, VISALBERGHI et al. 2006), deren soziale Zusammensetzung mehrfach und in Abhängigkeit von der jeweils untersuchten Fragestellung wechselte⁹⁰. Ein Vergleich mit homogenen gewachsenen Gruppen aus Freiland oder Zoo ist daher nicht möglich.

Die Beschränkungen dieser vorgenannten Studien lagen jedoch nicht bloß in der Struk-

⁸⁷ Für Angaben zur Freilandforschung in Bezug auf Primaten vgl. SETCHELL & CURTIS (2003).

⁸⁸ Kritikern gegenüber weisen die Autoren zudem darauf hin, dass auch das in Lehrbüchern oft behandelte Balzverhalten des Stichlings nur anhand von Beobachtungen im Aquarium und unter Einsatz von Attrappenversuchen so lückenlos beschrieben werden konnte – und nicht etwa durch Freilandbeobachtungen im Teich oder Weiher.

⁸⁹ WILLIAMSON & FEISTNER (2003) berichten außerdem von langen Gewöhnungsphasen („Habituation“), in denen die Tiere, oft über mehr als sechs Monate lang, an den Anblick von Menschen gewöhnt werden mussten, bevor verwertbare Daten aus ca. 50 m Entfernung (Minimaldistanz!) erhoben werden konnten.

⁹⁰ Die Kapuzineraffengruppen der Universität Kassel wurden im Rahmen von Verhaltensstudien mehrfach umstrukturiert, bevor die „Hoppediz Gruppe“ in den Zoo Schwerin überführt wurde (WELKER 1979 und WELKER et al. 1981).

tur der Trupps, sondern auch in den rein räumlichen Begrenzungen. Kapuzinergruppen in Laborhaltung steht in der Regel weniger Platz zur Verfügung als einer Zoogruppe⁹¹, deren Gehege nicht nur anderen (u.a. „artadäquateren“) gesetzlichen Bestimmungen unterliegt als ein Laborkäfig, sondern auch den kritischen Anforderungen der Zoobesucher genügen muss. Die durch die Haltung im Labor gegebene Bewegungseinschränkung sowie die erzwungene räumliche Nähe der Individuen innerhalb der Beobachtungskäfige erlaubt möglicherweise nur ein begrenztes Verhaltensrepertoire, welches unter anderem auch von der Existenz verfügbarer resp. fehlender Ausweichmöglichkeiten beeinflusst werden könnte. Es darf angenommen werden, dass die bisherigen Erkenntnisse, die im Labor über das Spiel bei Kapuzineraffen (hier: *Cebus apella*) gewonnen wurden, unvollständig sind.

Die vorliegende Studie stellt die erste systematische Langzeituntersuchung zum Spielverhalten von *Cebus apella* dar. Die Beobachtungen konnten an einer Sozialgruppe im Zoo Schwerin durchgeführt werden. Die Harmonie innerhalb des Trupps, resultierend aus der souveränen Führung durch das adulte Männchen, förderte ein insgesamt entspanntes Verhalten der Tiere und schuf eine einheitliche demografische Zusammensetzung, welche derjenigen einer wild lebenden Gruppe entspricht. Beobachtungen waren zu verschiedenen Tageszeiten, Jahreszeiten oder Lebensphasen der Tiere gewährleistet. Der größte Vorteil lag jedoch in der hohen Menschengewöhnung der Tiere, in deren Folge bekannte Personen nicht beachtet wurden. So konnten Verhaltensweisen aus kurzer Distanz erfasst werden, ohne dass die Individuen der Gruppe durch den anwesenden Beobachter abgelenkt oder in ihrem Verhalten gestört wurden.

7. Studien an der Focusgruppe im Zoo Schwerin

Gründe für eine Langzeitstudie im Zoo Schwerin sind folgende:

- Die Schweriner Kapuzinergruppe zeigte ein homogenes Wachstum über mehr als zehn Jahre, und zwar innerhalb einer konstanten Haltungsform (siehe Kapitel II/1.2: Haltungsbedingungen / Gehege und Fütterung).
- Die Gruppe unterlag in der Vergangenheit kaum Eingriffen von außen; so gab es beispielsweise nur wenige Tierentnahmen.
- Die Größe und demografische Struktur entsprach der einer natürlichen Gruppe.
- Es bestanden vorteilhafte (optimale) Beobachtungsmöglichkeiten aus kurzer Distanz: das Gehege war vollständig einsehbar.
- Die langjährige Gewöhnung der Tiere an Menschen äußerte sich darin, dass bekannte, häufig anwesende Beobachter ignoriert wurden.
- Die individuelle Unterscheidung der Tiere sowie der unterschiedlichen Altersklassen war möglich.
- Die Schweriner Kapuzineraffen lebten in einer sozial stabilen Gruppe mit geringem

⁹¹ Käfigmaße der „Hoppediz-Gruppe“, die in der Haltung der Universität Kassel das Objekt zahlreicher Verhaltensstudien war: zwei Areale (Innen- und Außenbereich) á 2 m Breite und 2,72 m Tiefe, 2,75 m Höhe. Beobachtungen fanden lediglich im Innenbereich statt, der Zutritt zum Außengehege wurde den Tieren für die Dauer der Beobachtungen verwehrt (DULITZ, 1994). Die Käfigmaße in Schwerin: Freigehege: 30 m Länge, 10-15 m Breite, 4 m Höhe, zwei zusätzliche Innenbereiche.

Aggressionspotential⁹².

- Die souveräne Führung durch das adulte Männchen lässt vermuten, dass sich die Rangstruktur und somit das Sozialgefüge während der Beobachtungszeit nicht verändern würde.
- Der Schweriner Zoo gewährte der Beobachterin außerhalb der Öffnungszeiten Zugang zum Zoogelände. So waren Beobachtungen kurz nach Sonnenauf- oder -untergang möglich.
- Bei der Focusgruppe des Schweriner Zoos handelte es sich zum Zeitpunkt der Beobachtungen um die kopfstärkste *Cebus apella*-Gruppe in Deutschland.
- Die Zusammensetzung und Entwicklung der Gruppe sowie die Lebensläufe der Individuen waren im Detail bekannt.
- Keine Untersuchung zum Spielverhalten fand in der Vergangenheit an einer solch großen Gruppe statt⁹³.

⁹² Aggressives Verhalten von *Cebus apella* nach VISALBERGHI et al. (2006): Kampf: gegenseitiger körperlicher Angriff, der Bisse und Schläge beinhaltet; Angriff: schnelle Vorwärtsbewegungen des Körpers in Richtung des Gegners, während Hände und Füße ortsfest bleiben, um die schnellen Körperbewegungen zu unterstützen. Aggressive Verhaltensweisen werden durch eine charakteristische Mimik begleitet, bei der das Maul geöffnet ist und die Zähne entblößt werden: „open-mouth threat face display“ (DE MARCO & VISALBERGHI 2007).

⁹³ z.B. VISALBERGHI & GUIDI (1998): Neun Focustiere in drei verschiedenen Gruppen, VISALBERGHI et al. (2006): 20 Tiere in zwei verschiedenen Gruppen.

II. Material und Methode

1. Die Focusgruppe im Zoo Schwerin

1.1 Herkunft und Entwicklung

Focusgruppe der vorgelegten Dissertation war die Kapuzineraffengruppe des Zoo Schwerin. Die Kopfstärke von über 30 Tieren zum Zeitpunkt der Beobachtung ist Ergebnis kontinuierlichen und ungestörten Wachstums der Gruppe über einen Zeitraum von etwa zehn Jahren in Schwerin, das bedeutet: hier stand der Autorin der deutschlandweit größte *Cebus apella*-Trupp zur Verfügung. Während des Beobachtungszeitraums zeigte die Gruppe große Harmonie und hohe Homogenität. Aggressionen kamen selten vor und waren in der Regel schnell beigelegt.

Die 17 Gründertiere der Gruppe entstammten einer Schenkung der Universität Kassel und trafen am 10.04.1997 in Schwerin ein. Diese 17 Tiere waren zuvor in der universitären Primatenstation gehalten worden und dort Bestandteil zahlreicher Studien zum Sozialverhalten von *Cebus apella* (WELKER 1979, WELKER et al. 1981, VISALBERGHI 1988, DULITZ 1998). Einzelheiten zum Import der Gründertiere, 1974 von Paraguay nach Kassel, und dem Aufbau der dortigen Sozialgruppe können bei WELKER et al. (1983) eingesehen werden.

Da im Rahmen des Halterwechsels die schriftlichen Unterlagen verloren gingen, waren nach Eintreffen der Tiere in Schwerin eine genaue Bestimmung der Individuen, mithin eine Zuordnung zu den aus Kassel bekannten Namen nicht mehr möglich. Anhand der wenigen mitgelieferten Informationen ließ sich allerdings sicher nachvollziehen, dass es sich bei der überstellten Gruppe um die „Hoppediz-Gruppe“, benannt nach dem führenden adulten Männchen, handelte, die unter dieser Bezeichnung bereits in Publikationen vorgestellt worden war (DULITZ 1998). Eine annähernd aktuelle Darstellung der damaligen Gruppenzusammensetzung liefert DULITZ (1998)⁹⁴.

Zum Zeitpunkt der Übergabe an den Zoo Schwerin bestand die Gruppe aus 7, 8, 2 Tieren, darunter vermutlich vier Wildfänge. Für diese Gründungsgruppe lässt sich eine taxonomische Zuordnung im Rahmen vorliegender Studie nicht mehr rekonstruieren: möglicherweise handelt es sich bei den Gründertieren um die Subspezies *Cebus apella cay* resp. *Cebus apella libidinosus* (WELKER 1979). Aufgrund differierender Ansichten der Autoren bei der Zuordnung einzelner wildlebender Populationen zu den derzeit unterschiedenen Spezies konnte auch nicht mehr nachvollzogen werden welcher der unterschiedlichen vorliegenden Taxonomien diese Aussagen folgen. Auch sind die Transportpapiere des Händlers nicht mehr einsehbar, so dass nicht zweifelsfrei nachvollzogen werden kann, in welcher Region Paraguays die Tiere gefangen wurden⁹⁵. Für die vorliegende Studie wurde deshalb lediglich der Artname „*Cebus apella*“ für die „Hoppediz-Gruppe“ – so bereits VISALBERGHI (1988) und DULITZ (1998) – verwendet.

Der Transport von Kassel nach Schwerin, die neue Umgebung sowie neues Pflegepersonal verursachten zunächst Unruhe in der Gruppe, die sich durch Beißereien und Rangproblematiken (Stressverstärkung für rangniedrige Tiere, Unsicherheit der bisherigen Position für ranghohe Tiere) äußerte. In der Folge verlor das ranghöchste Männchen bereits kurz nach der Ankunft in Schwerin seine Führungsposition an einen jüngeren Rivalen und ging kurz darauf ein.

⁹⁴ Dissertation, unmittelbar vor dem Wechsel der Tiere von Kassel nach Schwerin fertig gestellt.

⁹⁵ Ähnliche Schwierigkeiten nennt DE MARCO (2007)

In den folgenden beiden Jahren nach Etablierung der Gründergruppe wurde ein subadultes Männchen der Kasseler Ursprungsgruppe vom Zoo Schwerin an den Zoo Rostock abgegeben, drei Tiere gingen ein, ein Jungtier kam hinzu. Die Kopfstärke der Gruppe sank bis zum Jahr 1999 auf 14 Tiere⁹⁶, steigt seitdem jedoch kontinuierlich an. Die Geburten, bei der die weiblichen Tiere keine Hilfe benötigten, fanden in der Regel nachts statt. Eine Ausnahme bildete im Jahr 2000 eine Kaiserschnitt-Operation. Abgesehen von diesem, mit menschlicher Hilfe entbundenen und von Hand gepflegtem Jungtier (siehe ENGELHARDT 2000) wurde der gesamte Nachwuchs innerhalb der Gruppe aufgezogen, wobei nicht alle Versuche erfolgreich waren. Die Gruppe bestand zum Zeitpunkt der planmäßigen Verhaltensbeobachtungen durch die der Autorin stets aus mehr als 30 Tieren. Die Größe der Gruppe sowie deren demografische Zusammensetzung entsprechen einer Freilandgruppe. AMARAL et al. (2005) berichten von Gruppen mit noch höherer Kopfstärke.

Die Gruppenführung oblag während der gesamten Beobachtungszeit demselben adulten Männchen. „Erichs“ Führungsstil zeichnete sich durch besondere Souveränität aus, die maßgeblich an dem aggressionsarmen Verhalten der Sozialgruppe beteiligt war. Die Führungsposition war während der Beobachtungszeit nie gefährdet, da alle adulten Männchen der Gruppe „Erichs“ Führungsanspruch respektierten und die subadulten Männchen zu jung für eine Beanspruchung der Alpha-Position waren.

Jahr	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007
Kopfstärke	15	13	14	18	21	23	26	26	30	30	32

Tab. II/1.1-1: Entwicklung der Kopfstärke (Focusgruppe Schwerin) von 1997 bis 2007.



Abb. II/1.1-1: Entwicklung der Kopfstärke (Focusgruppe Schwerin) von 1997 bis 2007.

⁹⁶ Die niedrigste Kopfstärke wurde 1998 mit 13 Tieren registriert.

1.2 Haltungsbedingungen (Gehege und Fütterung)

Die Tiere bewohnten während der gesamten Beobachtungszeit ein Freigehege von etwa 400 m² (30 m lang, 10-15 m breit, 5 m hoch). Der sandige Boden ist unbewachsen, die Einrichtung umfasst Klettergelegenheiten in Form von Ästen, Seilen und Hängematten. Als Regenschutz dienen zwei überdachte halboffene Hütten sowie einige hohle Baumstämme. Zudem ist die Außenanlage von hohen Laubbäumen umgeben. Die Schieber, die das Außengehege mit den beheizbaren Innenanlagen verbinden, sind durch Plastikklappen verdeckt und somit regensicher. Bei entsprechender Witterung sind die Zugänge zum Innenhaus tagsüber geschlossen. Nachts können die Tiere zwischen Innen- und Außengehege frei wählen.

Die Einfriedung des Geheges besteht an der vom Beobachterstandort aus gesehenen langen Seite aus dem Stallgebäude mit den Innenanlagen. Die drei anderen Seiten sind aus Maschendrahtgeflecht erstellt, welches von den Tieren gerne als Kletterhilfe genutzt wird. Rund um die Außenanlage begrenzt Buschwerk mit anschließendem, hüfthohem Zaun den Zugang vom Besucherweg aus. Das Gehege ist dennoch komplett einsehbar und liegt in seiner gesamten Länge parallel zum Besucherweg. Lediglich der Bereich, in dem die Schleuse des Außenzugangs liegt, ist den Tierpflegern vorbehalten. Gegenüber der Affenanlage befindet sich eine ausgedehnte Teichanlage, auf der das ganze Jahr über verschiedene Wasservögel für die Kapuziner sichtbar sind. Die Affengruppe hat außerdem Ausblick auf die Präriehundwiese sowie auf eine Voliere mit Abdimstörchen und Kuhreihern. In den Sommermonaten ist diese Voliere nach außen geöffnet, so dass die Kuhreihern die umstehenden Bäumen erreichen und nutzen können. Im Laufe des Tages erfahren die Kapuzineraffen somit verschiedene Umgebungsreize: vorbeilaufende Tiere (verschiedenes Geflügel, kleine Säugetiere, Besucherhunde) oder die unterschiedliche Anzahl von Besuchern vor dem Gehege. Die gesamte Gehegefläche sowie die Drahtumzäunung, einschließlich der Deckenbespannung, werden von den Tieren intensiv genutzt.

Fütterungen erfolgen viermal am Tag. Morgens erhalten die Tiere frisches Obst und Gemüse, am frühen Nachmittag werden während der Schaufütterung Nüsse und Rosinen verteilt. Am späten Nachmittag erfolgt erneutes Füttern mit Obst, Gemüse oder animalischer Kost, in der Regel Eintagsküken. Am Abend erhalten die Tiere „Kapuzinerbrei“, bestehend aus Quark, Mineralien, Weizenkleie, Traubenzucker, Wasser und Reisflocken. Abgesehen von der letzten Tagesration erfolgen alle Fütterungen im Außengehege. Das Futter wird an mehreren Stellen im Gehege verteilt, um zu gewährleisten, dass auch rangniedrige Tiere an die Futterstellen gelangen können.

1.3 Behavioural Enrichment

Die Beschäftigung der Schweriner Kapuzineraffen im Rahmen eines Enrichment-Programms⁹⁷ erfolgt durch die Tierpfleger. Das Beschäftigungsprogramm variiert täglich, eine Vielfalt an Futtermitteln, die „erarbeitet“ werden müssen, wird angeboten, so beispielsweise Nüsse oder Rosinen in verschraubten Kanistern, ferner:

- ganze (geschlossene) Kokosnüsse/Melonen/Kürbisse
- hart gekochte Straußeneier
- ganze Zwiebeln
- gefrorener Joghurt
- Esskastanien mit stacheliger Cupula
- Gras-/Laubhaufen
- Äste
- Nadelbäume
- Wurzelstöcke
- Holzstücke mit Rinde/Borke
- gefüllte, zugeschraubte Kanister (s.o.)
- gefüllte Eimer mit verschlossenem Deckel
- gefüllte kleine Dosen
- Wasserschlauch mit langsam laufendem Wasser
- Bettbezüge, an Seile geknotet und hängend
- Brillen
- alte Schuhe
- Kinderspielzeug
- Bälle
- Eimer
- Schüsseln
- Pappkartons, Papprollen
- Metallwanne voll Wasser oder Lehm
- aufgehängte Plastikrohre

1.4 Tagesrhythmus

Die Gruppe des Schweriner Zoos ist tagaktiv. Nächtliche Ausflüge in den Außenbereich kommen selten vor und nur dann, wenn sich Personen, z.B. während einer „Abendsafari“ für Besuchergruppen, am Gehege aufhalten. Innen- und Außenanlage stehen den Tieren (s.o.) in der Nacht wahlweise frei zur Verfügung. Die Kapuziner bevorzugen nachts jedoch eindeutig das Innenhaus. Auch rangniedrige Tiere werden während der Nacht in der Gruppe geduldet. In den Morgenstunden verlassen die Affen das Innenhaus, abhängig von Lichteinfall und Außentemperatur, zu verschiedenen Tageszeiten: Im Sommer bei Sonnenaufgang gegen 6.00 Uhr, im Winter entsprechend später gegen 8.00 Uhr. Exploration des Geheges oder Nahrungsaufnahme sind die pri-

⁹⁷ Zum Behavioural Enrichment neotropischer Primaten vgl. BOERE (2001).

mären Aktivitäten während des Tages. Der Bereich außerhalb des Geheges wird ebenso sorgfältig beobachtet wie der eingezäunte Bereich, da durch die weiten Zaunmaschen immer wieder Vögel, Blätter oder andere Objekte ins Außengehege gelangen. Kleinvögel, die sich in die Außenanlage verirren, lösen sofort gemeinschaftliche Jagden aus, die oft erfolgreich enden. Auch Einzeltiere erbeuten im Tagesverlauf Vögel oder Insekten. Abends ziehen sich die Tiere oft erst einige Stunden nach Sonnenuntergang in das Innenhaus zurück. Jahreszeitunabhängig beginnen die Tierpfleger zwischen 7.30 und 8.00 Uhr mit den Reinigungsarbeiten in der Anlage, anschließend erfolgt die erste Fütterung. Fester Bestandteil des Tages ist die Schaufütterung um 14.00 Uhr, bei der Nüsse und Rosinen, unter Aufsicht der Pfleger auch von Besuchern verfüttert werden dürfen. Die Fütterungszeiten am Nachmittag können variieren und die letzte Fütterung erfolgt am Abend mit Öffnung des Innenhauses für die Nacht.

Die Kapuziner sind lichtaktiv. Eine verminderte Aktivität ist lediglich in den Mittagstunden zwischen 12.00 und 13.00 Uhr zu verzeichnen. In dieser Zeit ruhen die Tiere, zeigen verstärkt Komfortverhalten oder schlafen für kurze Zeit. Als Ruheflächen werden die Sitzbretter an der Hauswand genutzt, im Sommer werden auch sonnige Bodenbereiche aufgesucht. In den Nachtstunden (Dunkelheit) schlafen die Tiere. Innen- und Außengehege sind nachts nicht künstlich beleuchtet, allerdings ist den Kapuzinern der Blick auf natürliche Lichtquellen (Mond, Sterne) möglich.

1.5 Verhalten gegenüber Besuchern und Beobachterin

Die Tiere zeigten in den meisten Fällen wenig bis kein Interesse an den Zoobesuchern. Ausnahmen stellten fütternde Besucher dar oder Personen, die Gegenstände ins Gehege reichten. Personen, die die hölzerne Besucherabspernung missachteten, hinüber kletterten und unmittelbar vor das Drahtgitter traten, wurden dagegen mit großem Interesse betrachtet. Sämtliche Besucher, die den Besucherweg verließen, lösten Bewegungen in der Gruppe aus. Meist sammelten sich die Tiere dann am Zaun. Aggressionen gegenüber Zoobesuchern waren selten und kamen ausschließlich dann vor, wenn Besucher unerlaubt in den näheren Gehegebereich eindrangten. Insbesondere „Erich“, das führende Männchen der Gruppe, reagierte mit Drohgebärden und Scheinangriffen, bei denen es häufig durch einige erwachsene Weibchen unterstützt wurde.

Besucherhunde wurden in den meisten Fällen ignoriert und erst als interessant angesehen, wenn sie bellten oder sich zwischen Besucherabspernung und Gehegeeingfriedung befanden.

Das anfängliche Interesse an der Beobachterin, welches sich durch andauerndes Fixieren bis hin zu offenen Drohungen zeigte, verlor sich nach einigen Tagen. In der Folgezeit ignorierten die Tiere die ihnen nun bekannte Person und zeigten nur dann Interesse, wenn Fotos angefertigt wurden und die Kamera nah an den Zaun gehalten wurde. Da dies jedoch stets außerhalb der Beobachtungszeiten geschah, hatte das veränderte Verhalten der Tiere keinen Einfluss auf die Datenaufnahme.

1.6 Identifikation der Schweriner Tiere

Für die Durchführung vorliegender Studie war die Zuordnung jedes einzelnen Tieres zu einer definierten Altersgruppe erforderlich, nicht jedoch eine eindeutige Individualerkennung. Trotzdem wurde eine Identifikationskartei angefertigt, um zukünftige Untersuchungen zu erleichtern.

Adulte Gehaubte Kapuzineraffen konnten anhand verschiedener Merkmale (gering wechselnde Fellfärbung im Laufe der Jahreszeiten, konstante charakteristische Verhaltensweisen, dauerhafte Körpermerkmale) individuell unterschieden werden.

Aufgrund der hohen Gewöhnung an Menschen war in Schwerin, anders als bei Untersuchungen im Freiland, eine exakte Beobachtung möglich. Die adulten Tiere des Schweriner Zoos zeigen Unterschiede in der Grundfarbe des Fells oder der Fellfarbe verschiedener Körperpartien, wie Ober- und Unterarme, Ober- und Unterschenkel, Rücken, Bauch, Schwanz, Gesicht, ferner in der Höhe der Haube. Die Farbe der Gesichtshaut variiert von hellrosa bis dunkelbraun und kann Flecken aufweisen. Größe und Form der Gesichtsfäche werden durch die Position des Haaransatzes sowie der Farbe des Kopffells bestimmt. Tiere mit hellem Gesicht und hellem Fellansatz unterscheiden sich somit deutlich von Tieren mit dunklem Gesicht und dunklem Fellansatz. In der Folge erscheinen die Gesichter, selbst aus der Ferne, unterschiedlich groß und unterschiedlich klar umrissen. Besondere Merkmale wie kahle Ohren, eine kahle Schwanzspitze oder schief stehende Fingerglieder, treten bei einigen Gruppenmitgliedern auf. Die Augenfarbe ist stets braun. Zusätzlich zu den morphologischen Merkmalen lassen sich überdies ausgeprägte Unterschiede in Bewegungsabläufen oder Mimik erfassen.

Während sich adulte Tiere aufgrund morphologischer Merkmale deutlich voneinander unterscheiden lassen, treten bei jüngeren Tieren häufig ähnlich ausgeprägte Fellfärbungen auf.

Vor allem die Individualisierung juveniler Tiere ist schwer möglich. Die Differenzen in der Fellfärbung sind in den ersten Lebensmonaten meist so wenig ausgeprägt, dass eine Unterscheidung einzelner Individuen lediglich anhand geringer Farbnuancen sowie aufgrund des Körperkontaktes zur – identifizierbaren – Mutter erfolgen kann⁹⁸. Versuche in dieser Richtung sind ansonsten in der Regel wenig erfolgreich.

Subadulte Tiere zeigen deutlichere Unterschiede in der Fellfarbe, jedoch treten auch hier häufig Fälle von sehr ähnlich gefärbten Tieren auf, bei denen Individuen nicht sicher voneinander unterschieden werden können.

Soweit möglich, wurden wieder erkennbare Tiere der Schweriner Gruppe in die Identifikationskartei aufgenommen, wohingegen *jedes* Tier der Gruppe einer Altersklasse zugeordnet wurde.

Identifizierungsmerkmale:

Wo möglich, erfolgte das Identifizieren der einzelnen Tiere anhand von Habitus, Fellfarbe und charakteristischen Bewegungsabläufen. Von Bedeutung waren vor allem:

⁹⁸ Die körperliche Entwicklung der Jungtiere konnte detailliert beobachtet werden, als im Jahr 2000 ein Jungtier per Kaiserschnitt zur Welt kam und als Handaufzucht gepflegt wurde (ENGELHARDT, 2000). Die Schweriner Jungtiere haben bei der Geburt ein Körpergewicht zwischen 180 und 250 g, was Erkenntnisse von FRAGAZY & ADAMS-CURTIS (1998) bestätigt, welche das Durchschnittsgewicht mit 210 g angeben. Nach etwa vier Tagen wechselt die Augenfarbe von milchig-blau zu braun. Der charakteristische Greifschwanz zeigt um den zehnten Lebenstag herum erste Greifbewegungen. Zwillingsgeburten kommen vor (bestätigt durch LEIGHTY 2002), sind jedoch vergleichsweise selten.

a) Fell:

- Grundfarbe des Fells, schwankend zwischen hell-beige, rötlich und dunkelbraun (wechselnd mit den Jahreszeiten und mit dem Alter)
- Fellfarbe an Unterarmen und Unterschenkeln in Relation zur Farbe des Körperstamms, vor allem im Vergleich zu Rücken und Flanken
- Haarlänge, variierend von Tier zu Tier oder an je nach Körperregion
- Fellzeichnungen: hellere oder dunklere Streifen, die sich von der Grundfärbung abheben

b) Kopf:

- Farbe des Gesichtes (hell, dunkel, Flecken sichtbar, „Backenbart“)
- Dunkle „Koteletten“ vorhanden?
- Form und Größe der „Haube“
- Ohren (mit oder ohne Umrahmung durch einen helleren Haarkranz?, kahl oder deutlich behaart?)

c) Körper:

- Farbe des Schwanzes (beige, hellbraun, dunkelbraun, fast schwarz)
- Aalstrich längs des Rückens erkennbar? (breit oder schmal?)
- unveränderliche Merkmale (z.B. abstehende Finger oder altersbedingte kahle Schwanzspitze)
- Körpergröße und –form (gedrungen, „schlaksig“⁹⁹, zierlich)

1.7 Altersklassifizierung

Auf der Basis von äußeren Merkmalen wurden die Tiere in folgende Klassen unterteilt:

Infantil:

Jungtiere bis zum dritten Lebensmonat, die den Rücken der Mutter nicht oder nur kurzzeitig, dann meist unfreiwillig, verlassen.

Juvenil:

Jungtiere in einem Alter von etwa drei Monaten bis zu einem Jahr, die sich ohne Zögern auch im weiteren Umfeld der Mutter bewegen. Die Tiere tragen noch das flauschig erscheinende, zumeist helle Säuglingsfell. Zeitweise erfolgt noch Fortbewegung als Tragling, wobei jedoch auch subadulte, deutlich größere, Geschwister den Platz der Mutter übernehmen können.

Subadult:

Subadulte Tiere in einem Alter von einem Jahr bis zu etwa acht Jahren, die noch keine

⁹⁹ Subadulte Tiere wirken oft lang aufgeschossen, Vorder- und Hinterextremitäten erscheinen dadurch überproportional lang.

ausgeprägte Haube, aber schon den schlanken „jugendlichen“ Körperbau entwickelt haben. Subadulte Tiere unterscheiden sich deutlich von den kräftiger gebauten adulten Tieren. Sie durchlaufen zudem einen Haarwechsel und weisen zeitweise Haarlücken im Fell auf.

Adult:

Erwachsene, geschlechtsreife Tiere beider Geschlechter, d.h. Individuen ab etwa acht Jahren, mit deutlich entwickelter Haube¹⁰⁰ und voll entwickelter Körpergröße. Die Fellfärbung ist ausdifferenziert und verändert sich im Jahresverlauf nur wenig. Auch die Gesichtsfarbe ändert sich nicht mehr. Erwachsene Tiere zeigen einen kompakteren Körperbau als die schlanken, teilweise „schlaksig“ wirkenden subadulten Tiere.

2. Vergleichszoo

Obwohl der Schwerpunkt im Beobachten resp. der Untersuchung von Spielverhalten in vorliegender Studie auf der Kapuzinergruppe des Zoos Schwerin lag, wurden auch Vergleichsuntersuchungen in drei weiteren Zoos durchgeführt.

a) Tierpark Greifswald

Der Tierpark Greifswald pflegte acht Gehaubte Kapuzineraffen. Die Tiere bewohnten ein Außengehege von ca. 60 Quadratmetern, dessen Umfriedung aus einem Stahlzaun bestand. Das Gehege enthielt Äste und Seile, Sitzgelegenheiten aus Holz sowie hohle Baumstämme. Der Boden bestand aus festem Sand. Zum Zeitpunkt der Beobachtung befanden sich zudem zahlreiche abgesägte Nadelbäume auf der Anlage. Ein Teil des Außenbereichs war überdacht (Regenschutz). Die Tiere erhielten zudem durch mehrere Luken Zugang zum Innenhaus. Die Fütterung erfolgte mehrmals am Tag. Ein Enrichmentprogramm (ähnlich dem des Schweriner Zoos) war vorhanden. Die Gruppe unterlag der Führung des adulten Männchens „Max“, das in Greifswald als Handaufzucht großgezogen worden war. Die Gruppe wirkte harmonisch und ruhig. Aggressives Verhalten¹⁰¹ wurde selten beobachtet.

b) Tierpark Wolgast

Die *Cebus apella*-Gruppe des Tierparks Wolgast bestand aus elf Tieren, die in einem ca. 110 Quadratmeter großen Außengehege mit festem Sandboden untergebracht waren. Der Zugang zum Innenhaus wurde durch Luken gewährt. Die Gehegeeinrichtung bestand aus Ästen, Seilen und hängenden Objekten wie Tonnen oder Autoreifen, die Einfriedung aus einem Stahlgitter mit senkrechten Streben. Die Fütterung erfolgte mehrmals pro Tag. Die Führung der Gruppe hatte, nach einer Beißerei im Jahr 2003, in deren Folge das damalige Gruppenoberhaupt verletzt aus der Gruppe entfernt werden musste, das 1994 geborene Männchen „Peppels“ inne. Vermutlich aufgrund seines vergleichsweise geringen Alters und der daraus resultierenden Unsicherheit gegenüber den Gruppenmitgliedern stellte sich die Gruppe recht instabil dar. Die Tiere zeigten

¹⁰⁰ In einem Fall wurde auch ein junges Weibchen mit wenig entwickelter Haube als „adult“ gewertet. Das Tier hatte trotz seines geringen Alters bereits ein Jungtier geboren und somit die definierten Identifikationskriterien erfüllt.

¹⁰¹ Definition „Aggressives Verhalten“: vgl. Kapitel I./7. Studien an der Focusgruppe im Zoo Schwerin.

sich rastlos und selten entspannt. Gemeinsame Ruhephasen der Tiere wurden kaum beobachtet, Aggressives Verhalten war häufig zu sehen.

c) Tierpark Jaderberg

Der Tierpark Jaderberg pflegte zum Zeitpunkt der Beobachtungen acht Gehaubte Kapuzineraffen. Die Tiere bewohnten ein 190 Quadratmeter großes Außengehege mit einer Zugangsmöglichkeit zum Innenhaus. Der Boden der Anlage bestand aus feuchter, lockerer Erde. Die Innengestaltung des Geheges umfasste Äste, Seile und hängende Objekte wie z.B. Plastiktonnen oder eine Leiter. Zudem gab es einen Teich, der den Tieren zugänglich war. Die Außenbegrenzung des Geheges bestand aus einem Netz, das die gesamte Anlage überspannte. Die Fütterung erfolgte dreimal am Tag, ein Enrichmentprogramm (ähnlich dem des Schweriner Zoos) war vorhanden. Die Gruppenführung hatte das adulte Männchen „Herkules“ inne, das die Führungsposition souverän innehatte. Die Gruppe enthielt zwei Wildfänge und wirkte insgesamt harmonisch.

3. Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung

In Anlehnung an SEGER (1994, 2008) und MARTIN & BATESON (2005)¹⁰² erfolgten von November 2005 bis Oktober 2006 Vorbeobachtungen¹⁰³ im Zoo Schwerin. Primäre Ziele waren das „Einsehen“ (SEGER 1994, 2008) in die Gruppe (z.B. Kennen lernen der einzelnen Individuen und des Verhaltensinventars), ferner das Abgrenzen der beobachteten Verhaltensweisen voneinander sowie deren Zuordnung zu verschiedenen Funktionskreisen, um im weiteren Verlauf gezielt die Elemente des Spielverhaltens beschreiben zu können.

Die Beobachtung der Kapuzinerguppe fand täglich zwischen 8.00 und 20.00 Uhr statt. Während der Wintermonate verkürzte sich die Beobachtungszeit entsprechend der ortszeitgebundenen und wetterbedingten Lichtverhältnisse. Das Erfassen des Verhaltens erfolgte zunächst *ad libitum* (ALTMANN 1974). Auf den Tagesrhythmus der Tiere und den Arbeitsrhythmus der Tierpfleger musste zu diesem Zeitpunkt keine Rücksicht genommen werden.

Schriftlich fixierte Charakterisierungen der dokumentierten Verhaltensweisen berücksichtigten, angelehnt an MARTIN & BATESON (2005):

1. Die Struktur des Verhaltens: Auftreten, Erscheinungsform und Zeitmuster
2. Die jeweiligen Konsequenzen, d.h. den Einfluss auf das Verhalten des agierenden Tieres gegenüber Umgebung und Artgenossen.

Während dieser Beobachtungsphase wurde deutlich, dass *Cebus apella* auffällige Verhaltensweisen zeigte, welche möglicherweise in einem Spielzusammenhang gesehen

¹⁰²MARTIN & BATESON (2005): „preliminary observations“

¹⁰³ vgl. MARTIN & BATESON (2005): Daten, der Vorbeobachtungen wurden nicht in die Datenmenge der Studie aufgenommen, die der statistischen Auswertung diente. So wurden Fehler, verursacht durch mögliche spätere Veränderung im Ablauf der Datenaufnahme oder durch anfänglich unpräzise formulierte Definition der beobachteten Verhaltensweisen („observers drift“) vermieden.

werden können z.B.:

- Manipulieren von artifiziellen Objekten des Gehegeinventars, insbesondere das Rollen von Bällen und das Schlagen von Gegenständen auf harten Untergrund
- Handhabung von Naturstoffen wie Wasser, Sand, Erde im Gehege
- Animieren anderer Gruppenmitglieder zum Folgen (Momente allelomimetischen Verhaltens¹⁰⁴)
- Verstärktes Engagement juveniler und subadulter Tiere in sozial ausgerichteten, bewegungsgeprägten Verhaltensweisen (z.B. Folgen eines Artgenossen, Aufnahme von Körperkontakt, Anspringen, Fellziehen)
- Unterschiedlich lange andauernde Ausführung ähnlicher Verhaltensweisen
- Variation im Ausführen von Verhaltensabläufen
- Mehrfaches Wiederholen desselben Bewegungsablaufs ohne erkennbare Pause
- Bewegen des eigenen Körpers in Relation zu Objekten des Gehegeinventars (wie Herumlaufen um Bälle oder Sich-Schwingen um Seile herum)
- Bewegen des eigenen Körpers mittels Gehegeinventars (Schwünge an Seilen)
- Hypertroph ausgeführte Bewegungen des Körpers (wie Kopfstand, Vorwärtsrolle)
- Werfen von Objekten
- Rasche Verhaltenswechsel oder spontanes Abbrechen eines ausgeführten Verhaltens

Frühere Studien¹⁰⁵ beschreiben ähnliches Verhalten (wie Werfen von Objekten, Eutschen am Boden, Befüllen von Objekten, Interaktionen mit Artgenossen, einwickeln von Objekten) und ordnen dieses teilweise dem Spiel zu. Diese Studien vermögen das Spielverhalten von *Cebus apella* jedoch nicht in ausreichendem Maße zu beschreiben resp. zu kategorisieren, da:

- die Anzahl untersuchter Tiere pro Gruppe gering war;
- die Dauer der Untersuchung für eine verlässliche Kategorisierung von „Spiel“ zu gering war;

¹⁰⁴ vgl. ALTMANN-LANGWALD (1991): Ausführungen zum Mach-mit-Verhalten (Allelomimetik) bei Tieren

¹⁰⁵ z.B. GEHRING 1976, VISALBERGHI & GUIDI 1998, VISALBERGHI et al. 2006, PAUKNER & SUOMI 2008.

- die Sozialstruktur der beobachteten Gruppen nicht in jedem Fall derjenigen einer wildlebenden ähnelte und die Ergebnisse somit nur bedingt übertragbar waren;
- eine exakte Beschreibung der beobachteten Verhaltensweisen nicht dokumentiert worden war.

Daher wurde die hier vorgelegte Studie als Langzeitstudie angelegt, welche einen kopfstarken Kapuzinertrupp fokussierte, welcher ähnliche Sozialstrukturen aufwies wie Freilandgruppen (vgl. Kapitel II/1. Die Focusgruppe im Zoo Schwerin).

Auf der Grundlage der Vorbeobachtungen beschäftigt sich die hier vorgelegte Studie mit folgenden Fragen:

1. Zeigt der Gehaubte Kapuzineraffe tatsächlich „Spielverhalten“ im Sinne der wissenschaftlichen Definition?
2. Falls ja: Welche „Spiele“ (Spielformen) sind beobachtbar?
3. Lässt sich das Spielrepertoire kategorisieren?
4. Von welchen Faktoren ist Spiel – falls vorhanden – resp. die potentielle Spieldauer abhängig? (Welche Rolle spielen das Alter spielender Tiere, Zusammensetzung der Spielgruppe¹⁰⁶, Anzahl der „Spielpartner“ oder Beschaffenheit der Sozialgruppe?)

Die Kapuzinergruppe des Zoo Schwerin wurde hierbei zur Focusgruppe bestimmt. Auf Grundlage der Vorbeobachtungen wurden nun alle, möglicherweise dem Spiel zuzuordnenden Verhaltenselemente erneut überprüft.

Eine Hilfe beim Identifizieren von „echtem“ Spiel und dem anschließenden Kategorisieren war das Heranziehen der Spielkriterien (vgl. Kapitel I/4.1 Kriterien für Spiel) sowie die Zusammenfassung der klassischen Charakteristika von Spiel nach GATTERMANN (2006):

- Übertreiben/Überbetonen und Wiederholen der Abläufe
- Erhöhte Variabilität der Ausführung, z.B. Umkehr der Reihenfolge
- Gehäuftes Nutzen von Ersatzobjekten
- Rascher Situations- und Rollenwechsel
- Weglassen oder Begrenzen der eigentlichen Endhandlung und Ausbleiben von ernstesten Folgen (Beißhemmung)
- Lustbetontheit, ansteckende Wirkung (allelomimetisches Verhalten¹⁰⁷)
- Einsatz spezieller Signale zur Spielaufforderung (Spielgesicht)

Die Ergebnisse der Vorbeobachtungen ließen zudem vermuten, dass für weitere Untersuchungen zwischen *Auftreten* und *Ausprägung* von Spiel differenziert werden

¹⁰⁶ Definition „Spielgruppe“: Gruppe aller an einem Spielereignis beteiligten Tiere.

¹⁰⁷ vgl. ALTMANN-LANGWALD (1991)

muss.

Verhaltensweisen, die sich nicht eindeutig von Verhaltenselementen anderer Funktionskreise abgrenzen ließen und die somit dem „Spiel“ nicht zugeordnet werden konnten, wurden konsequent aus dem Katalog der „Spielverhaltensweisen“ ausgeschlossen. Das Beurteilen zunächst unklar abgegrenzter Verhaltenselemente erfolgte in keinem Fall aufgrund von Verhaltenszusammenhängen¹⁰⁸, z.B. danach, welches Verhalten jeweils folgte. Stattdessen wurde für die hier vorgelegte Studie jede einzelne Verhaltensausprägung gesondert auf eine mögliche Zugehörigkeit zum Spiel¹⁰⁹ hin überprüft. Um die exakte Bandbreite des Spielverhaltens von *Cebus apella* erfassen zu können, wurde jedes in diesem Zusammenhang vorkommende Verhaltenselement als eigene *Spielkategorie* definiert.

Hierbei dienten folgende Vorschläge von MARTIN & BATESON (2005) für die Wahl von Verhaltenskategorien als Grundlage:

- Wählen einer ausreichenden Anzahl von Kategorien, um das betreffende Verhalten detailliert beschreiben und die Fragestellung beantworten zu können.
- Präzise Definition des betreffenden Verhaltens, die so viele relevante Informationen wie möglich einbezieht.
- Festlegen von Kategorien, welche voneinander unabhängig sind.

Mit Hilfe des *all occurrences sampling* (ALTMANN 1974) wurden anschließend sämtliche *Varianten* innerhalb einer Kategorie bestimmt.

Die Verhaltensbeobachtung wurde innerhalb der Focusgruppe, ohne Berücksichtigung bisher publizierter Verhaltensweisen durchgeführt. Jedes beobachtete Element erfuhr eine gesonderte Prüfung auf eine mögliche Zugehörigkeit zum Kapuzinerspiel (vgl. Kapitel I/4.3 Spielverhalten von *Cebus apella* (Forschungsbericht)).

Um anschließend weiterführende Aussagen zum Spiel bei *Cebus apella* formulieren zu können, wurden folgende Hypothesen aufgestellt:

1. Das Spielverhalten der Focusgruppe unterscheidet sich von dem bisher untersuchter Gruppen (Focusgruppe versus Laborgruppen).

Verschiedene Autoren (BEKOFF 1976, BUYTENDIJK 1933, GROOS 1930, HASSENSTEIN 1980) sehen im Spielverhalten eine Erscheinung des Jugendalters und zwar selbst unter der Prämisse, dass Spiel auch bei adulten Tieren auftritt. Einige der dokumentierten Studien zum Spiel bei *Cebus apella* fokussieren ausschließlich Individuen, die das Erwachsenenalter noch nicht erreicht haben (VISALBERGHI & GUIDI 1998) und liefern keine Vergleiche zwischen jungen und adulten Tieren. Andere erwähnen „Spiel“ auch als Teil des Verhaltensrepertoires adulter Kapuziner (CAROSI & VISALBERGHI 2002), spezifizieren dieses Verhalten jedoch nicht differenzierter, so dass ein Nachvollziehen schwierig ist. Um Klarheit über die Unterschiede des Spiels juveniler und adulter Kapuziner zu erlangen, werden folgende Hypothesen geprüft:

¹⁰⁸ wie z.B. bei CAROSI & VISALBERGHI (2002), HAYAKI (1985)

¹⁰⁹ Für eine Aufstellung von Spielkriterien siehe Kapitel I./4.1: Kriterien für Spiel

2. Spielverhalten bei Kapuzinern in artifizierter Haltung tritt überwiegend bei jungen Tieren auf: Es werden mehr Spielereignisse dokumentiert, an denen Jungtiere teilnehmen.

3. Junge Kapuziner zeigen ein anderes Spielrepertoire als adulte Tiere.

4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung

Die Aufnahme der quantitativen Daten erfolgte durch Beobachtung der Focusgruppe im Zoo Schwerin sowie der drei Vergleichsgruppen in den Tierparks von Greifswald, Wolgast und Jaderberg im Zeitraum von Oktober 2006 bis April 2008.

Die Focusgruppe wurde ausschließlich im Außengehege beobachtet, regelmäßig, jeweils zwischen 6.00 und 20.00 Uhr. In den Wintermonaten begannen die Datenaufnahmen entsprechend des Lichteinfalls später und endeten früher. Datenaufnahme fand nicht statt während der Fütterungszeiten, der täglichen Säuberungsarbeiten durch die Tierpfleger oder während besonderer Zooaktionen, z.B. Kindergeburtstagen, die vor dem Gehege durchgeführt wurden.

Aufgrund der schnellen Verhaltenswechsel wurden sämtliche Daten mit Hilfe eines digitalen Diktiergeräts (Olympus Digital Voice Recorder VN-1100PC) aufgezeichnet und später in digitale Protokolle übertragen. Diese Vorgehensweise hatte zudem den Vorteil, dass Verhaltensdokumentationen auch bei nasser Witterung ungehindert durchgeführt werden konnten.

Die Registrierung jedes Spielereignisses geschah mit Hilfe des *all occurrences sampling* (ALTMANN 1974). Auf diese Weise konnten sowohl Verhaltensdauern als auch Verhaltenswechsel festgehalten werden. Zur Untersuchung von Verhaltenssequenzen wurde das *sequence sampling* (ALTMANN 1974) angewandt.

Die Datenaufnahme erfolgte mit Hilfe eines Gehegescans, bei dem jedes Tier kurz mit einem Blick erfasst wurde.

Es wurden sämtliche Verhaltensweisen aufgezeichnet, die während der Vorbeobachtungen zur vorliegenden Studie als *Spielkategorie* definiert worden waren, wobei keine Unterscheidung zwischen den verschiedenen *Varianten* vorgenommen wurde. Das konsequente Beobachten aller Gehegebereiche verhinderte, dass nur auffällige Spiel-Verhaltensweisen registriert wurden und sicherte eine vollständige Erfassung aller relevanten Ereignisse. Das Verhalten juveniler Tieren wurde ab dem Zeitpunkt in die Verhaltensbeobachtung einbezogen, ab dem sie sich selbständig im Gehege fortbewegten.

Jedes beobachtete Vorkommen von Spielverhalten wurde als ein *Spielereignis* registriert solange keine Änderung der Spielkategorie beobachtet wurde oder sich die Zahl der beteiligten Tiere veränderte. Aufeinanderfolgende Spielereignisse wurden als *Spielsequenz* gewertet, wenn die Pause zwischen den Einzelsequenzen eine Sekunde nicht überschritt und wenn mindestens einer der beteiligten Spielpartner an zwei direkt aufeinander folgenden Ereignissen beteiligt war.

Das Messen der Dauer von Einzelereignissen sowie von Gesamtsequenzen – als Einheit mehrerer aufeinander folgender Einzelereignisse – erfolgte in Sekunden.

Für jedes Spielereignis wurde festgestellt, wie viele Tiere beteiligt waren und welcher Altersklasse sie angehörten. Veränderte sich die Anzahl beteiligter Tiere, wurde aufgrund der veränderten Teilnehmerzahl ein neues Spielereignis registriert.

Ein Spielereignis oder eine Spielsequenz wurde als beendet angesehen, sobald die Auf-

merksamkeit aller beteiligten Tiere auf alternative Tätigkeiten (z.B. Nahrungssuche, Exploration) oder Reize (z.B. Geräusche) gerichtet waren. Bei Spielereignissen mit zwei beteiligten Partnern wurde das Spielereignis/die Spielsequenz auch dann als beendet angesehen, wenn nur einer von beiden Partnern seine Aufmerksamkeit auf etwas anderes (z.B. auf Tätigkeiten von Artgenossen) richtete.

Für Spielereignisse, die durch wiederholte Bewegungen charakterisiert waren (z.B. das Schlagen von Gegenständen auf eine Oberfläche), wurden nicht nur die Dauer, sondern auch die Anzahl der ausgeführten Bewegungen festgehalten.

Die statistische Auswertung der Daten erfolgte mit Hilfe des Computerprogramms SPSS für Windows (Version 11.0)¹¹⁰ und eines Computerprogramms zur Berechnung multipler Regressionen (Programmierung: U. Rempe)¹¹¹.

Die Schwerpunkte lagen hierbei auf:

- Unterschieden zwischen Focusgruppe und Vergleichsgruppen (Spieldauer)
- Unterschieden zwischen den verschiedenen Altersgruppen (z.B. in der Spieldauer, Verhaltensweisen, Spielbeteiligung)
- Unterschieden je nach Gruppenzusammensetzung (Spieldauer)
- Unterschieden je nach Verhaltensweisen (Spieldauer)

Die Wahl der geeigneten Transformation wurde durch Anwenden des Bartlett-Tests bestimmt. Ergebnisse zu folgenden Verhaltensaspekten resultierten aus einer multiplen Regressionsanalyse mit Backward Elimination: Dauer der Spielkategorien (Einweg-Klassifikation), Dauer in unterschiedlichen Gruppen (Zweiweg-Klassifikation), Zahl der Tiere und Alter (Dreiweg-Klassifikation), Folgeverhalten (Vierweg-Klassifikation). Die Häufigkeiten der Verhaltensmuster innerhalb von Spielsequenzen konnten mittels einer Kontingenztabelle dargestellt werden, mögliche signifikante Unterschiede ermittelte ein Chi-Quadrat-Test.

Über Korrelationen zwischen einzelnen Variablen gab die Berechnung der Rangkorrelation nach Spearman Auskunft.

Zum Überprüfen der Signifikanz der Spielbeteiligung innerhalb der Altersgruppen wurde auf den Chi-Quadrat-Test verzichtet. Hier kam aufgrund seiner größeren Genauigkeit der Likelihood-Ratio-Test zur Anwendung. Als Signifikanzniveau wurde eine Irrtumswahrscheinlichkeit von $p < 0,05$ festgelegt.

Die statistische Auswertung der Daten wurde durch einige Vorüberlegungen¹¹² gestützt:

Die Dauer eines Verhaltenselementes ist häufig abhängig davon, wie schnell ein Tier dieses ausführen kann und endet meist mit dem Erlangen eines erwünschten Ziels. Verhaltensweisen des Spiels sind definitionsgemäß „funktionslos“. Da ihr Erfolg nicht in der vollendeten Ausführung, sondern in der Ausführung selbst begründet ist, können Spielelemente in mannigfachen Situationen unterschiedlich lange andauern. Sie werden

¹¹⁰ nach BÜHL (2006)

¹¹¹ nach mündl. Angaben von Dr. U. Rempe

¹¹² Die hier ausgeführte Darstellung der für die statistische Auswertung unabdingbaren Vorüberlegungen nimmt unter anderem die Bezeichnungen resp. Nummerncodierungen der dokumentierten Spielkategorien vorweg, welche in Kapitel III. „Ergebnisse und Diskussion“, ausführlich dargestellt werden. Dies wurde zur besseren Verständlichkeit in Kauf genommen.

in der Regel durch eine „Störung“ beendet, ein Ereignis, welches das spielende Tier ablenkt.

Für das Auswerten der dokumentierten Spieldauern wurden mehrere Daten-Untergruppen unterschieden:

1. Zoos (Schwerin, Greifswald, Jaderberg)
2. Zusammensetzung der Spielgruppen (nur juvenile, nur subadulte, nur adulte, juvenile und subadulte, juvenile und adulte, subadulte und adulte, alle drei Altersgruppen)
3. Verhaltenselemente des Spiels
4. Verhaltenselemente des Spiels, die auf ein anderes Spielelement folgen (= Folgeverhalten)

Die Beschaffenheit der Daten erfordert zum weiteren Bearbeiten ein Transformieren. Um zu bestimmen, welche Transformation für eine adäquate statistische Auswertung am besten geeignet ist, wurde ein Bartlett-Test auf Varianzgleichheit durchgeführt. Das Verfahren wurde für verschiedene Transformationsvarianten wiederholt und lieferte folgende Ergebnisse:

Transformation	Bartlett-Test	Freiheitsgrade
Keine (Rohdaten)	5215,41	56
Logarithmische Transformation	558,25	56
Reziproke Transformation	666,36	56
Winkeltransformation	585,89	56

Tab. II/4-1: Vergleich der Ergebnisse möglicher Transformationen.

Das Ergebnis des Bartlett-Tests für untransformierte Werte (5215,41) bestätigte die Notwendigkeit der Datentransformation. Im Vergleich lieferte die logarithmische Transformation mit 558,25 einen deutlich Erfolg versprechenderen Testwert. Die reziproke Transformation brachte ein ähnliches, wenn auch leicht schlechteres, Ergebnis (666,36). Ein Anwenden dieser Methode wurde jedoch ausgeschlossen, da sie gegenüber der reziproken Variante keinen Vorteil brachte und zudem in ihren Ergebnissen schwieriger zu interpretieren ist. Der Überprüfung der Winkeltransformation mit Transformation der Werte der Spieldauern (t) liegt folgende Formel zugrunde:

$$\arccos \sqrt{|1 - 1/t|}$$

Da auch diese Transformationsvariable kein günstigeres Ergebnis lieferte, fand sie keine Anwendung. Entsprechend den Testergebnissen erfolgte die Datentransformation logarithmisch. Die berechnete Prüfgröße von 558,25 übersteigt den Tabellenwert (Quantil) der 95-ten Perzentile der χ^2 -Verteilung (74,468), daher ist die Nullhypothese (H_0) der Varianzhomogenität abzulehnen. Unterschiedliche Varianzen der Untergruppen lassen sich also auch durch eine geeignete Transformation nicht vollständig ausmerzen.

Aufgrund dieser signifikanten Unterschiede in den Varianzen wurden für einen Teil der Klassifikationsrichtungen, nämlich für „Spielverhalten und nachfolgende Spielelemente“, die aus den Varianzen berechenbaren Streuungsmaße betrachtet. Basierend auf

den Standardabweichungen für Rohdaten (s_x), logarithmierte Daten (s_y) und Kehrwerte (s_z), berechnet aus der Quadratwurzel der Varianzen, wurden die passenden Streuungsmaße bestimmt. Für die logarithmierten Werte galt der geometrische Variationskoeffizient g_y als geeignetes Maß. Dieser berechnete sich nach:

$$g_y = 100 \cdot \exp(s_y) - 100. \quad (s_y = \text{Standardabweichung})$$

Das Berechnen des genannten Streuungsmaßes erfolgte jeweils getrennt nach Spielkategorie und nachfolgendem Verhaltenselement.

		Folgeverhalten					
		0	1	2	3	6	9
Spielkategorie	1	572 4,7	209 4,4	296 4,2	1 7,0		
	2	825 7,8	368 7,8	299 6,6	1 5,0		
	3	386 4,2		2 10,4	1 2,7		
	4	109 5,2					
	5	229 17,0					1 81,0
	6	52 4,9		1 4,0			
	8	117 7,8					
	9	116 14,9				1 31,0	3 10,5
	10	28 3,2					
	11	97 6,0					
	12	55 10,1	1 7,0				
	14	18 21,5					

Tab. II/4-2: Häufigkeit des Folgeverhaltens und mittlere Spieldauer. Berechnung auf Grundlage der logarithmischen Transformation: Auflistung von Verhaltensweisen und darauf folgenden Spielelementen. Die oberste Zahl jedes Tabellenfeldes gibt die Häufigkeit wieder, mit der ein „Folgeverhalten“ (nummernkodiert) auf eine andere Spielkategorie folgt, Kodierung 0 bedeutet „kein Spiel“. Der zweite Wert gibt den geometrischen Mittelwert der Spieldauer wieder. Der letzte Wert jeder Zelle zeigt den geometrischen Variationskoeffizienten.

Die Streuungsmaße (der geometrische Variationskoeffizient) der unterschiedlichen Verhaltensweisen gaben einen ersten Aufschluss hinsichtlich der Einheitlichkeit der dokumentierten Spieldauern.

Die Daten zeigten zudem, dass die Spielverhaltensweisen 1 (verfolgen) und 2 (raufen), welche sehr häufig vorkommen, in den meisten Fällen durch gleiches Spiel in differierender Gruppenzusammensetzung (Alter, Tierzahl) oder durch die jeweils andere Spielform (raufen – verfolgen) fortgesetzt wurden. Die übrigen Spielformen traten dermaßen selten als Folgespiel auf, dass sie in den weiteren Berechnungen vernachlässigt werden konnten.

Es ergab sich folgende Reihung von Spielelementen¹¹³, geordnet nach dem ansteigenden geometrischen Mittelwert der Verhaltensdauer:

Spielkategorie	Spielnummer	geometr. Mittelwert, Dauer in Sekunden
Purzelbaum	10	3,2
Schwingen am Seil	3	4,2
Verfolgen	1	4,7
Hochwerfen von Objekten	6	4,9
Rotation um Objekte	4	5,2
Drehung um die eigene Achse	11	6,0
Raufen	2	7,8
Wischen im Wasser	8	7,8
Schlagen von Objekten	12	10,1
Drehen von Objekten	9	14,9
Schlagen mit Schlamm	5	17,0
Selbsttränke drücken	14	21,5

Tab. II/4-3: Spieldauer innerhalb der Kategorien und Geometrischer Mittelwert.

Nach Zuweisen von logischen Variablen (0 oder 1, orientiert an der jeweiligen Größe des einzelnen Mittelwertes im Vergleich zu seinem nebenstehenden Wert) wurde mittels einer multiplen Regressionsanalyse eine Regressionsgleichung, ohne additive Konstante, bestimmt:

$$\hat{y} = c_{10} \cdot b_{10} + c_3 \cdot b_3 + c_1 \cdot b_1 + c_6 \cdot b_6 + c_4 \cdot b_4 + c_{11} \cdot b_{11} + c_2 \cdot b_2 + c_8 \cdot b_8 + c_{12} \cdot b_{12} + c_9 \cdot b_9 + c_5 \cdot b_5 + c_{14} \cdot b_{14}$$

c_i = Regressionskoeffizient

b_i = logische Variable/Regressor

Da die logischen Variablen lediglich den Wert 0 oder 1 annehmen konnten, entstanden letztlich Summen der Regressionskoeffizienten c_i , welche den Logarithmen der geometrischen Mittelwerte \bar{y}_i entsprachen:

¹¹³ Berechnet wurde auf Grundlage der Spielelemente mit Folgeverhalten 0 (kein Spiel)

$$\begin{aligned}
\bar{y}_{10} &= c_{10} \\
\bar{y}_3 &= c_{10} + c_3 \\
\bar{y}_1 &= c_{10} + c_3 + c_1 \\
\bar{y}_6 &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 \\
\bar{y}_4 &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 \\
\bar{y}_{11} &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} \\
\bar{y}_2 &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} + c_2 \\
\bar{y}_8 &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} + c_2 + c_8 \\
\bar{y}_{12} &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} + c_2 + c_8 + c_{12} \\
\bar{y}_9 &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} + c_2 + c_8 + c_{12} + c_9 \\
\bar{y}_5 &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} + c_2 + c_8 + c_{12} + c_9 + c_5 \\
\bar{y}_{14} &= c_{10} + c_3 + c_1 + c_6 + c_4 + c_{11} + c_2 + c_8 + c_{12} + c_9 + c_5 + c_{14}
\end{aligned}$$

Hierbei kam c_{10} dem Mittelwert der Spielform 10 (Purzelbaum) gleich, alle übrigen Regressionskoeffizienten repräsentierten den Mittelwertunterschied zum jeweils nächst kleineren Mittelwert der Logarithmen.

Um festzustellen, welche der 12 in die Berechnung einbezogenen Spielkategorien signifikante Unterschiede in ihren Dauern vorweisen, entstand eine Größenanordnung der errechneten Mittelwerte.

Die anschließende Backward-Elimination zielte darauf ab, alle nicht signifikanten Regressionskoeffizienten zu eliminieren: Es wurden 11 Einzelberechnungen nach

$$\hat{H}_{m-1} = c \cdot \left(\sum_{i=1}^m (n_i \cdot \bar{p}_i^2) - n \cdot \bar{p}^2 \right)$$

m = Stichprobenzahl

\bar{p} = Mittelwerte der Rangprozente

$c = 12 \cdot (n + 1) / (10000 \cdot n)$

durchgeführt, in denen jeweils die beiden benachbarten Mittelwerte der Größenaufreihung zusammengefasst und dabei wie ein Spielverhalten behandelt wurden. Das Paar, welches den größten sich ergebenden Wert \hat{H}_{10} ergibt, bildete anschließend gemäß

$$\text{Min}(\hat{H}_1) = \hat{H}_{11} - \max(\hat{H}_{10})$$

die Differenz gegenüber \hat{H}_{11} (= \hat{H}_{12-1}). Der Unterschied zwischen den Dauern der beiden betrachteten Spieldauern galt als nicht signifikant, wenn das resultierende Ergebnis kleiner war als die 95te Perzentile von χ^2 (= 3,841). Nicht signifikant verschiedene Spielverhalten wurden zusammengefasst und die Berechnung wiederholt, bis ein signifikantes Ergebnis auftrat.

Auf diese Weise ergaben sich, aufgrund von fehlenden signifikanten Unterschieden, gemeinsame Mittelwerte der Logarithmen, für folgende Gruppen von Spielformen (Zahlen in Klammern geben die Nummernkodierung der Spielformen wieder, vgl. Tabelle II/4-3):

1. Purzelbaum (10), Schwingen am Seil (3), Verfolgen (1)
2. Hochwerfen von Objekten (6), Rotation um Objekte (4), Drehung um die eigene Achse (11), Raufen (2)
3. Wischen im Wasser (8), Schlagen von Objekten (12)
4. Drehen von Objekten (9), Schlagen mit Schlamm (5), Selbsttränke drücken (14)

Diese Werte mussten im Laufe der weiteren Berechnungen entlogarithmiert werden, um für die vier entstandenen Gruppen, interpretierbare geometrische Mittelwerte zu erhalten (siehe unten).

	Zoo			
Gruppe	Verhalten	Schwerin	Greifswald	Jaderberg
1	Purzelbaum	X	-	-
	Schwingen am Seil	X	X	X
	Verfolgen	X	X	X
2	Hochwerfen von Objekten	X	X	-
	Rotation um Objekte	X	X	-
	Drehung um die eigene Achse	X	X	-
	Raufen	X	X	X
3	Wischen im Wasser	X	-	-
	Schlagen von Objekten	X	X	-
4	Schlagen mit Schlamm	X	X	-
	Drehen/Rollen von Objekten	X	X	-
	Selbsttränke drücken	X	-	-

Tab. II/4-4: Statistische Gruppen von Spielkategorien und deren Vorkommen in den verschiedenen untersuchten Sozialgruppen.¹¹⁴ Jede Gruppe beinhaltet Spielkategorien, deren durchschnittliche Dauer (geometrischer Mittelwert) nicht signifikant voneinander verschieden sind.

Um zu überprüfen, ob sich die Spieldauer zwischen den Zoos, insbesondere zwischen Zoo 1 (Schwerin: Focusgruppe) und den Vergleichszoo 2 (Greifswald) und 4 (Jaderberg), unterscheidet, kamen als zweite Klassifikationsrichtung die verschiedenen Zoos (Schwerin, Greifswald, Jaderberg) zur Berechnung hinzu. Da im Tierpark Wolgast während der gesamten Beobachtungszeit kein Spielverhalten dokumentiert werden konnte, entfiel diese Einrichtung folglich in der Auswertung.

Die entsprechende Gleichung für die multiple Regressionsrechnung lautet:

$$\hat{y} = c_{10} \cdot b_{10} + c_3 \cdot b_3 + c_1 \cdot b_1 + c_6 \cdot b_6 + c_4 \cdot b_4 + c_{11} \cdot b_{11} + c_2 \cdot b_2 + c_8 \cdot b_8 + c_{12} \cdot b_{12} + c_9 \cdot b_9 + c_5 \cdot b_5 + c_{14} \cdot b_{14} + d_2 \cdot z_2 + d_4 \cdot z_4$$

c_i / d_i = Regressionskoeffizient

b_i / z_i = logische Variable/Regressor

Nach Anwenden der Backward-Elimination zeigte sich, dass die geometrischen Mittelwerte der Zoos 1 (Schwerin) und 4 (Jaderberg) zusammengefasst werden konnten, da beide hinsichtlich der Spieldauer keine signifikanten Unterschiede aufweisen.

Die dritte Klassifikation bezog das „Folgeverhalten“ ein, also das Spielelement, wel-

¹¹⁴ Auf eine Darstellung der Häufigkeiten wurde bewusst verzichtet, da sie durch die uneinheitliche Länge der jeweiligen Beobachtungszeit nicht direkt vergleichbar waren. In den Berechnungen für die weitere statistische Auswertung wurde dieser Umstand berücksichtigt.

ches auf ein Spielereignis folgt. Hierbei erlangten lediglich die Verhaltensweisen „Raufen“ (Kodierung 2) und „Verfolgen“ (Kodierung 1) Berücksichtigung in der Berechnung, da andere Verhaltenskategorien lediglich vereinzelt auf ein Spielelement folgend beobachtet worden waren. Die Regressionsgleichung ($c_i / d_i =$ Regressionskoeffizient; $b_i / z_i / s_{ij} =$ logische Variable/Regressor) lautet:

$$\hat{y} = c_{10} \cdot b_{10} + c_3 \cdot b_3 + c_1 \cdot b_1 + c_6 \cdot b_6 + c_4 \cdot b_4 + c_{11} \cdot b_{11} + c_2 \cdot b_2 + c_8 \cdot b_8 + c_{12} \cdot b_{12} + c_9 \cdot b_9 + c_5 \cdot b_5 + c_{14} \cdot b_{14} + d_2 \cdot z_2 + d_4 \cdot z_4 + e_{11} \cdot s_{11} + e_{12} \cdot s_{12} + e_{21} \cdot s_{21} + e_{22} \cdot s_{22}$$

Anschließend wurde, wie in den vorigen Fällen, eine Backward Elimination durchgeführt. Signifikante Unterschiede in der Spieldauer waren ausschließlich für solche Fälle feststellbar, in denen auf das Verhaltenselement „raufen“, wiederum „raufen“ folgte. Dies war immer dann der Fall, wenn sich die Anzahl der Spielpartner veränderte und daher ein neues Spielelement innerhalb der Sequenz registriert wurde (Beispiel: 2 Subadulte raufen, 3 Subadulte raufen, 2 Subadulte raufen).

Um den Einfluss der Gruppenzusammensetzung auf die Spieldauer zu untersuchen, mussten zunächst die möglichen Alterskombinationen betrachtet werden:

Kürzel	Zusammensetzung der Spielgruppe
2 beteiligte Kapuzineraffen	
AD	1 Adulter
SU	1 Subadulter
JU	1 Juveniler
ADAD	2 Adulte
ADSU	1 Adulter, 1 Subadulter
ADJU	1 Adulter, 1 Juveniler
SUSU	2 Subadulte
SUJU	1 Subadulter, 1 Juveniler
JUJU	2 Juvenile
Mehr als 2 beteiligte Kapuzineraffen	
MORE	Spiel mit Juvenilen, Subadulten, Adulten
NA	ohne Beteiligung Adulter
NS	ohne Beteiligung Subadulter
NJ	ohne Beteiligung Juveniler
NAS	ohne Beteiligung Adulter und Subadulter
NAJ	ohne Beteiligung Adulter und Juveniler
NSJ	ohne Beteiligung Subadulter und Juveniler

Tab.II/ 4-5: Mögliche Zusammensetzungen der Spielgruppen und deren Kürzel.

Nach dem Ausschluss der nicht signifikanten Daten mittels der Backward Elimination ergaben sich vier Gruppen mit gemeinsamem Mittelwert der Logarithmen, deren Spieldauern in folgender Reihenfolge länger wurden: Gruppe 1, Gruppe 4, Gruppe 2 und Gruppe 3.

Gruppe	Kombinationen von Spielpartnern	Kürzel
Gruppe 1	1 Adulter 1 Subadulter 1 Juveniler 1 Adulter, 1 Juveniler 2 Juvenile	AD, SU, JU, ADJU, JUJU
Gruppe 2	2 Subadulte Spiel mit Juvenilen, Subadulten, Adulten ohne Beteiligung Subadulter ohne Beteiligung Juveniler ohne Beteiligung Subadulter und Juveniler	SUSU, MORE, NS, NJ, NSJ
Gruppe 3	2 Adulte 1 Adulter, 1 Subadulter	ADAD und ADSU
Gruppe 4	ohne Beteiligung Adulter ohne Beteiligung Adulter und Subadulter ohne Beteiligung Adulter und Juveniler	NA, NAS und NAJ

Tab II/4-6: Kombinationen von Spielpartnern: Statistische Gruppen.

III. Ergebnisse und Diskussion

1. Vorbemerkung zum Spiel von *Cebus apella*

Verhaltensbeobachtungen und Beschreibungen von Spiel basieren im vorliegenden Beitrag auf einer exakten Definition des Spielverhaltens von *Cebus apella* anhand strenger Kriterien (vgl. Kapitel I/4.1 Kriterien für Spiel und Kapitel II/3. Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung).

Die benannten übergeordneten Spielkategorien weichen von früher publizierten Kategorien ab: Da das Verhalten von *Cebus apella*, insbesondere das Spielverhalten, ohnehin sehr stark durch Bewegung charakterisiert ist, wäre eine Bezeichnung wie „Bewegungsspiel“ (BEKOFF & BYERS 1982) resp. „Rennspiel“ (GATTERMANN 2006) nicht exakt genug. Eine eindeutige Differenzierung von resp. Zuordnung zu Sozial- bzw. Solitärspiel ist aufgrund dieses Terminus nicht möglich.

In vorliegendem Beitrag wurden daher sämtliche dokumentierten Spielverhaltensweisen des Gehaubten Kapuzineraffen einem der folgenden übergeordneten Bereiche zugeordnet:

1. Solitärspiel
2. Objektspiel
3. Sozialspiel

Eine Verhaltensweise des Solitärspiels kann zwar durchaus Komponenten des Objektspiels enthalten, wird dennoch, ausgehend von der Anzahl der spielenden Tiere, als Solitärspiel bezeichnet. Zudem wird das Objektspiel, um seinem außerordentlichen Facettenreichtum gerecht zu werden, in einem eigenen Bereich zusammengefasst und nicht lediglich dem Sozial- oder Solitärspiel zugeordnet.

Diese dreiteilige Gliederung erlaubt präzise Termini dokumentierter Verhaltensweisen im Rahmen des Gesamtkomplexes Spielverhalten und verhindert (potentielle) Doppelbezeichnungen. In früheren Arbeiten zum Kapuzinerspiel wurde eine Verhaltensweise entweder gleichzeitig als Solitärspiel oder Objektspiel (VISALBERGHI & GUIDI 1998, PAUKNER & SUOMI 2008) bezeichnet oder auf eine genaue Zuordnung verzichtet (GEHRING 1976).

2. Spielkategorien und deren Varianten

Aufgrund der Beobachtungen in der Focusgruppe Schwerin wurden 27 verschiedene Spielkategorien mit insgesamt 52 Varianten beschrieben.

2.1 Solitärspiel (solitary play)

Spielverhalten, das von einem einzelnen Tier ausgeführt wird und dessen Verlauf frei von der Beteiligung anderer Spielpartner bleibt, wird als Solitärspiel bezeichnet.

Ausführungen des Solitärspiels beziehen sich auf den „eigenen Körper“, also den des spielenden Tieres und nicht auf Objekte der Umgebung.

2.1.1 Drehung um die eigene Achse:

a) Variante 1:

Drehungen um die eigene Achse fanden in beinahe allen beobachteten Fällen am Boden statt (Ausnahme: siehe Variante 6).

Zu Beginn des Spiels befindet sich das ausführende Tier meist nicht in Bewegung, es konnten jedoch auch Rotationen dokumentiert werden, die aus dem Gehen heraus erfolgten.

Während der Drehbewegung berühren alle vier Extremitäten den Boden und befinden sich dicht nebeneinander. Sie bilden unter dem Körperschwerpunkt eine gemeinsame Basis, der Schwanz ist eingerollt. Das Tier führt rotierende Körperbewegungen – mit oder gegen den Uhrzeigersinn gerichtet – aus. Der Kopf wird auf Höhe der Schultern oder tiefer gehalten, wodurch die Rückenlinie nach dorsal aufgebogen erscheint. Auch wenn alle Extremitäten stets dicht beieinander aufgesetzt werden, wird die Bewegung „laufend“ ausgeführt, d.h. die Extremitäten werden nacheinander angehoben und wieder aufgesetzt. Das Zentrum der kreisförmigen Laufbahn bilden die Hinterextremitäten, welche nur kleine Schritte auf der Stelle ausführen. Die Vorderextremitäten werden um diese Basis herumgeführt und erhalten die Bewegung. Während der Rotation kann es zu geringfügigen Ortswechseln kommen, wenn die Kreiselbewegungen verstärkt zu einer Seite hin ausgeführt werden. Die räumliche Differenz zwischen Start- und Endpunkt des Spiels beträgt jedoch selten mehr als 1 m. Wechsel in der Drehrichtung finden nur in Ausnahmen statt. Die Bewegung erfolgt fließend. Drehungen um die eigene Achse enden abrupt und unvorhersehbar. Oft sitzt das ausführende Tier nach Beendigung des Spiels für einige Sekunden still, bevor es erneut Drehungen – meist in die gleiche Richtung wie zuvor – ausführt oder sich anderen Beschäftigungen widmet. In einigen Fällen konnte beobachtet werden, wie sich ein Tier mehrmals nach Abschluss der Drehungen auf die Hinterextremitäten erhob, sich am Gitterzaun festhielt und den Blick zur Gehegedecke richtete.

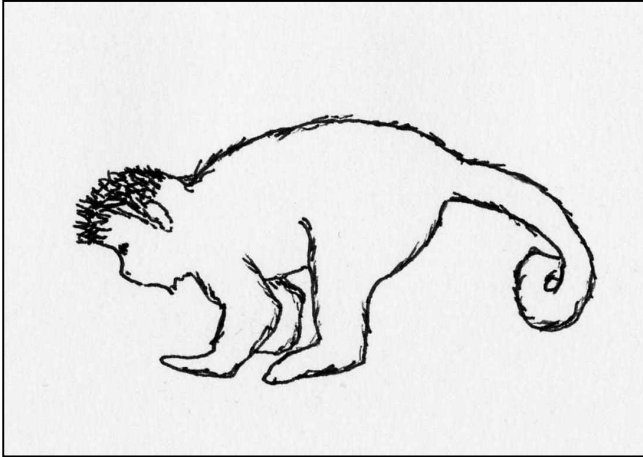


Abb. III/2.1.1-1: Charakteristische Körperhaltung während des „Drehens um die eigene Achse“. Die Extremitäten bilden die Basis unter dem Körper. Der Schwanz ist eingerollt (vgl. Text 2.1.1: Drehung um die eigene Achse, Variante 1).

b) Variante 2:

Die Drehungen um die eigene Achse werden am Boden ausgeführt. Sie erfolgen nicht innerhalb einer fließenden Bewegung, sondern durch Sprünge, bei denen die Vorderextremitäten vom Boden gehoben werden. Die Hinterextremitäten verbleiben als Basis unter dem Körperschwerpunkt und geben der Körperdrehung mit kleinen Schritten nach. Der Schwanz ist eingerollt und berührt zuweilen den Boden. Die Rotation basiert auf einer Körperdrehung in Sprungrichtung, bei der die Arme als Verstärkung hoch geschleudert und dicht neben den Hinterextremitäten wieder aufgesetzt werden. Unmittelbar aufeinander folgende, deutlich trennbare Sprünge charakterisieren diese Spielvariante. Ein Sprung bewirkt eine Rotation um ca. 180°. Aufgrund der schwungvollen Bewegung finden häufig Ortswechsel von mehr als 1 m statt. Beschriebenes Verhalten konnte zudem in gesteigerter Form beobachtet werden, bei der die Sprünge rückwärts und in Form eines Saltos ausgeführt wurden.

c) Variante 3:

Drehungen werden am Boden ausgeführt. Objekte (z.B. Stofftiere) werden mit einer Vorderextremität festgehalten und in einem weiten Bogen um den Körper herumgeschleudert. Das festgehaltene Objekt dient hierbei als „Schwungmasse“ und nicht als Spielobjekt. Diese Annahme wird dadurch gestützt, dass die Tiere dem Objekt keine besondere Aufmerksamkeit widmen, auch nicht vor Beginn oder nach Beendigung des Spiels. Daher wird diese Variante nicht dem Objektspiel zugeordnet, sondern dem Solitärspiel. Die Drehungen erfolgen auf den drei freien Extremitäten, wobei die Hinterextremitäten – eng nebeneinander stehend – die Basis bilden. Die freie Vorderextremität bedingt durch wiederholtes Abstoßen vom Boden die stetige Rotation. Die Drehungen erfolgen in einer fließenden Bewegung ohne Sprünge. Die Vorderextremität, welche das Objekt hält, wird vom Körper weg gestreckt. Der Schwanz ist eingerollt und berührt nicht den Boden. Nach Beendigung der Drehung wird das Schwungobjekt stets liegengelassen und nicht in andere Spiele (z.B. Objektspiele) eingebunden.

d) Variante 4:

Diese Variante wird am Boden ausgeführt und ähnelt der in Variante 1 beschriebenen Ausführung. Das spielende Tier vollzieht fließende Rotationen mit oder gegen den Uhrzeigersinn und verlagert dabei jedoch das Körpergewicht auf die innere Hinterextremität. Gleichzeitig greift die innere Vorderextremität caudalwärts und umschließt den Unterschenkel stets unterhalb des Knies, zumeist am Fußknöchel. Beschriebene Variante wurde ausschließlich in einem der Vergleichszoo¹¹⁵ beobachtet.

e) Variante 5:

Ausführungen dieser Variante ähneln denen in Variante 1 beschriebenen. Die Bewegungen werden fließend auf allen vier Körperextremitäten durchgeführt, jedoch mit Unterbrechungen: Nach jeder vollständigen Umdrehung hält das Tier inne und tippt mit dem Finger einer Vorderextremität in ein Astloch. Diese Variante wurde ausschließlich in einem der Vergleichszoo¹¹⁶ dokumentiert.

f) Variante 6:

Die Drehungen werden auf allen vier Extremitäten ausgeführt, finden jedoch nicht am Boden, sondern in der Gabelung eines Stahlträgers statt, die sich in mehreren Metern Höhe über dem Boden befindet. Die rotierende Bewegung kann mit oder gegen den Uhrzeigersinn erfolgen. Hierbei verbleiben die Hinterextremitäten am Grund der Gabelung, an dem mehrere Deckenstützen schräg zusammenlaufen. Die Vorderextremitäten greifen die Stützen nacheinander und erhalten die Vorwärtsbewegung. Dadurch, dass die Hinterextremitäten tiefer stehen als die Vorderextremitäten, erscheint der Körper des Tieres aufgerichtet. Nach Beendigung des Spiels bleibt das ausführende Tier stets noch einige Sekunden in der Gabelung sitzen, bevor es erneut rotierende Bewegungen ausführt oder die Gabelung über Äste oder Seile verlässt.

2.1.2 Purzelbäume

a) Variante 1:

Purzelbäume dieser Variante werden nicht am Boden, sondern im Gehegeinventar ausgeführt. Hierfür wird ein waagrecht aufgespanntes Netz von etwa 3 m Länge und etwa derselben Breite genutzt. Ausgehend von der Kante des Netzes führt der spielende Kapuziner eine Rolle vorwärts ins Netz aus. Spontan und oft aus einer laufenden oder springenden Bewegung heraus drückt das Tier den Oberkopf auf die Netzfläche und kippt durch Strecken der Hinterextremitäten vornüber. Es können bis zu vier Rollen vorwärts vollendet werden, bevor das Tier den durchhängenden Netzgrund erreicht, meist wird jedoch nur eine Rolle ausgeführt. Die verbleibende Strecke bis zum Netzgrund wird dann auf dem Rücken rutschend zurückgelegt. Purzelbäume ins Netz sind durch schnelle Bewegungen gekennzeichnet und erfolgen oft im Anschluss an schnelles Laufen. Sie werden nicht immer gerade, sondern auch seitlich über die Schulter abgerollt.

b) Variante 2:

Bewegungen dieser Variante werden am Boden und mit langsamen Bewegungen aus-

¹¹⁵ Tierpark Greifswald

¹¹⁶ Tierpark Greifswald

geführt. Das Tier stützt sich mit beiden Vorderextremitäten am Boden ab, beugt sich nach vorn und platziert den Oberkopf am Boden. Dann wird der Kopf zwischen den Beinen hindurchgeführt, die Hinterextremitäten werden gestreckt, bis das Tier schließlich vornüberkippt. Purzelbäume am Boden werden stets nur einmal ausgeführt. Die Bewegungen erfolgen kontrolliert. Das Tier rollt gerade über den Rücken – und nicht schräg über eine Schulter – ab.

2.1.3 Kopfstand

Das spielende Tier platziert den Oberkopf auf dem Boden und streckt die Hinterextremitäten. Die Vorderextremitäten dienen der seitlichen Stabilisierung und verhindern, dass der Körper zur Seite kippt. Nur wird das Gewicht nach vorn verlagert. Die Hinterextremitäten werden nicht vom Boden gehoben, dennoch wird der Körperschwerpunkt in Richtung des Kopfes verlagert. Diese Position im „Kopfstand“ kann einige Sekunden lang gehalten werden, dann verlagert das Tier sein Gewicht erneut auf die Hinterextremitäten und richtet den Oberkörper in eine sitzende Position auf. Sämtliche Bewegungen erfolgen kontrolliert und ohne Schwung.

2.2 Objektspiel (object play)

Objektspiel ist auf ein Objekt oder auf mehrere Objekte der Umgebung gerichtet und nicht auf den eigenen Körper oder den eines Artgenossen.

2.2.1 Schwingen am Seil

Genutzt werden frei schwingende Seile unabhängig davon, ob sie senkrecht oder waagrecht im Gehege hängen. Spiel konnte an drei verschiedenen, im Gehege befestigten Seiltypen beobachtet werden:

- An einem ca. 3,80 m langen und 3-4 cm dicken Seil, das an der Decke der Außenanlage befestigt war und von dort senkrecht herab hing. Ein einzelner Knoten befand sich am bodenseitigen Ende des Seils. Der Boden unter dem Seil war leicht abschüssig. In Reichweite befand sich ein Holzklötzchen (ca. 50 cm hoch), ansonsten konnte das Seil frei innerhalb eines Radius von mehreren Metern schwingen, ohne auf Hindernisse zu stoßen.
- An zwei ca. 1 m langen, 1-2 cm dicken Seilen, welche am oberen Ende von senkrechten Stahlträgern angebracht waren und lose herunter hingen.
- An mehreren waagrecht hängenden Seilen von mehreren Metern Länge und ca. 3-4 cm Dicke, die an senkrechten Gehegebegrenzungen angebracht waren und dadurch – je nach Seil ca. 0,50 - 1,50 m über dem Boden – waagrecht schwingen konnten.

a) Variante 1:

Diese Spielvariante fand unter Nutzung von senkrecht und waagrecht hängenden Seilen statt. Senkrecht hängende Seile wurden allerdings nur dann in das Spiel einbezogen, wenn ihr unteres Ende in Bodennähe schwingen konnte.

Das ausführende Tier hält sich mit beiden Hinterextremitäten am Seil fest. Meist erfolgt eine Zuhilfenahme des Schwanzes als Greiforgan. Der Oberkörper hängt gestreckt herab, die Arme werden nah am Körper gehalten oder ebenfalls zum Boden hin ausgestreckt. Wurden senkrecht hängende Seile genutzt, erfolgte das Festhalten häufig dergestalt, dass die Vorderextremitäten den Boden erreichen konnten. Das Seil wurde durch Körperschwung in Bewegung gesetzt.

Während das Seil schwingt, streifen beide Vorderextremitäten über den Boden. Der Bodenkontakt ist hierbei so gering, dass keine Bremswirkung auftritt. Das Schwingen des Seiles wird nicht unterbrochen und kaum verlangsamt. Bei Schwingen an waagrecht hängenden Seilen, welche höher über dem Boden hängend angebracht sind, hängen beide Vorderextremitäten in der Luft, ohne auf Hindernisse zu stoßen.

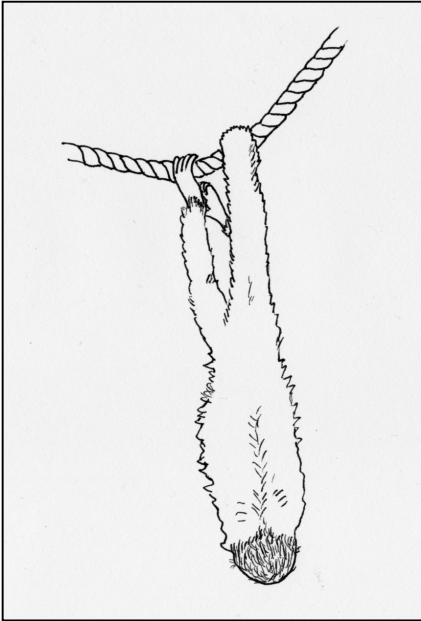


Abb. III/2.2.1-1: Schwingen am Seil, Variante 1 (vgl. Text: 2.2.1) .

b) Variante 2:

Das Verhalten ähnelte dem in Variante 1 beschriebenen. Es wurden auch senkrecht und waagrecht hängende Seile genutzt. Schwünge der Variante 2 fanden jedoch ausschließlich ohne Kontakt der Hände oder Füße zum Seil statt. Der kräftige Greifschwanz der Kapuziner stellte die einzige Fixierung dar.

Das ausführende Tier wickelt den Schwanz um das schwingende Seil, Oberkörper, Vorder- und Hinterextremitäten hängen gerade herab. Es erfolgt zumeist kein Wechsel zwischen den Varianten 1 und 2. Bei stark schwingendem Seil kommt es jedoch vor, dass Vorder- oder Hinterextremitäten eingesetzt werden, um ein Herunterfallen zu verhindern. Nach solchen Ereignissen wurde das Spiel jedoch in fast allen dokumentierten Fällen beendet und gegebenenfalls neu begonnen.

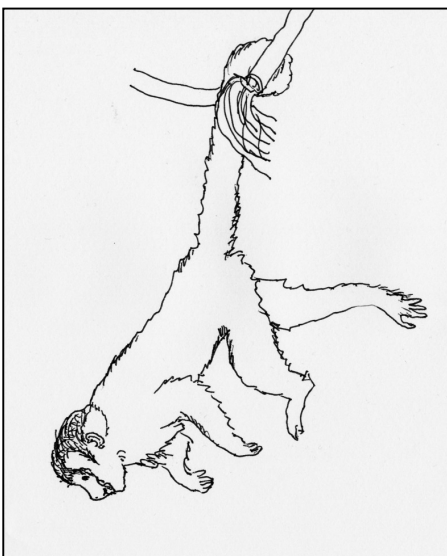


Abb. III/ 2.2.1-2: Schwingen am Seil, Variante 2 (vgl. Text: 2.2.1).

c) Variante 3:

Ausschließlich genutzt wurde ein Seil, welches von der Gehegedecke bis zum Boden herabhing:

Das ausführende Tier ergreift das Seil vom Boden aus mit einer Vorderextremität und hält daran fest. Es erfolgt ein Ortswechsel, bei dem das Seil nicht losgelassen wird. Als Hilfe dient hier der Endknoten des Seils, der als Auflage für den Handballen verwendet wird, da die Tiere das Seil aufgrund seiner Dicke nicht komplett zu umfassen vermögen. Die Fortbewegung erfolgt zumeist mit den drei freien Extremitäten. Ist das Seil nach Regenwetter wasserdurchtränkt und somit besonders schwer, findet die Fixierung auch mit beiden Vorderextremitäten statt. Die Fortbewegung erfolgt dann biped auf den Hinterextremitäten, und zwar stets rückwärts. Mit dem Seil in einer oder in beiden Vorderextremitäten erklimmt das Tier einen in Reichweite stehenden Holzblock. Es kommt vor, dass das Seil während der Kletterphase nicht kräftig genug festgehalten wird und daher aus dem Radius des ausführenden Tieres schwingt. Insbesondere junge oder unerfahrene Tiere haben Schwierigkeiten, das Festhalten des Seils und das Klettern auf den Holzblock zu koordinieren. In solchen Fällen steigt das spielende Tier auf den Boden zurück und holt das Seil erneut ein. Nach erfolgreichem Besteigen des Holzblockes wurde der Endknoten des Seiles mit beiden Hinterextremitäten ergriffen, beide Vorderextremitäten erfassen das Seil auf Brusthöhe des Tieres oder höher. Nach dem „Absprung“ vom Holzblock schwingt das Seil in einem Radius von mehreren Metern frei hin und her. Die Vorderextremitäten verbleiben in der vorher gewählten Position. Kräftige Tiere wurden dabei beobachtet, wie sie eine Hand vom Seil lösen und über den Boden schleifen.

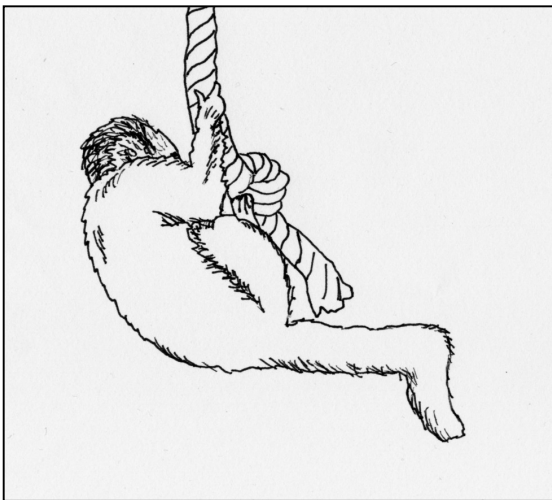


Abb. III/2.2.1-3: Schwingen am Seil, Variante 3 (vgl. Text: 2.2.1).

d) Variante 4:

Die Tiere nutzten ein Seil, welches an leicht abschüssiger Stelle des Geheges von der vier Meter hohen Decke hing.

Das spielende Tier ergreift aus dem quadrupeden Laufen heraus das herabhängende Seil mit einer Vorderextremität und zieht es mit sich. Der Lauf wird dabei nicht unterbrochen, sondern auf drei Extremitäten fortgesetzt oder aber erfolgt – wenn das Seil mit beiden Vorderextremitäten erfasst ist – biped auf den Hinterextremitäten. Das Seil wird an die Stelle getragen, an welcher der leicht abfallende Gehegeboden seinen höchsten Punkt erreicht. Hier wird – noch immer im Laufen – der Endknoten des Seiles mit beiden Hinterextremitäten ergriffen. Beide Vorderextremitäten erfassen das Seil in

Brusthöhe des Tieres. Durch die leichte Steigung des Bodens wird das Seil durch das Körpergewicht des Affen in Schwingung versetzt, sobald der Kontakt zum Boden aufgehoben wird. Das Seil schwingt ungehindert in einem Radius von mehreren Metern. Das Tier verbleibt am Seil hängend, bis die Schwingungen abgeklungen sind.

e) Variante 5:

Das spielende Tier sitzt auf einem waagrecht hängenden Seil und hält sich mit allen vier Extremitäten fest. Der Greifschwanz hängt locker nach unten. Durch gezielte Gewichtsverlagerung nach vorne und hinten wird das Seil in Bewegung versetzt. Das Tier schwingt mit dem Seil jeweils maximal 50 cm vor und zurück. Während der Schwungphase wird der Greifschwanz ausgleichend eingesetzt, indem er in seiner hängenden Position vor oder zurück gebogen wird. Das Schwingen am waagerechten Seil wird in seiner Ausführung mit anderen Schwungvarianten kombiniert. Durch plötzliche Verlagerung des Körpergewichts kippen die Tiere z.B. vornüber, während die Hinterextremitäten am Seil festhielten. Aus dieser Position heraus findet das Schwingen am Seil dann „kopfunter“ statt (siehe Variante 1).

f) Variante 6:

Diese Spielvariante konnte an Seilen beobachtet werden, die neben einer Deckenstütze aus Stahl herab hängen. Das Tier ergreift das Ende des Seils mit beiden Vorderextremitäten, die Hinterextremitäten stützen das Gewicht des Tieres ab. Auf diese Weise hat der Körperstamm keinen Kontakt zum Stahlträger. Mit gestreckten Vorder- und Hinterextremitäten erfolgen nun kurze Sprünge, die von den Hinterextremitäten initiiert und bei der Landung abgefedert werden. Das Tier wiederholt diese Bewegung mehrmals, jeweils kurz aufeinander folgend.

g) Variante 7:

Das Schwingen am Seil wird an senkrecht hängenden Seilen ausgeführt, die frei schwingen können, ohne an ein Hindernis zu stoßen. Das Tier erfasst das Seil mit beiden Vorderextremitäten. Dann ergreift es den unteren Teil des Seiles mit den Zähnen, löst Vorder- und Hinterextremitäten und versetzt den Körper in Rotation. Die Vorderextremitäten werden eng an der Brust gehalten. So dreht sich das Tier, an den Zähnen hängend, um seine Körperlängsachse. Die Hinterextremitäten werden zum Körper gezogen, der Schwanz ist eingerollt. Diese Variante trat ausschließlich in einem der Vergleichszoos¹¹⁷ auf.

2.2.2 Schlagen von Gegenständen auf Oberflächen

Bei dieser Spielvariante werden niemals Gegenstände benutzt, die einen Nahrungsbezug (z.B. durch vorangegangene Verwendung durch die Pfleger im Enrichmentprogramm) aufweisen. Mit anderen Worten: Die verwendeten Objekte enthielten bis zu ihrer Verwendung im Spiel keine Futtermittel und ähnelten in ihrer Form resp. ihrem Aussehen auch nicht den mit Futter gefüllten Behältern, die die Kapuziner als Beschäftigungsmaßnahme erhalten. Hartschalige Nahrung (z.B. Walnüsse) ist den Schweriner Tieren bekannt und wird durch kräftiges Schlagen routiniert geöffnet. Trotzdem konnte beim „Schlagen mit Objekten“ kein nahrungsbezogenes Verhalten beobachtet werden:

¹¹⁷ Tierpark Greifswald

Vor, während und nach der Verwendung im Spiel erfahren die benutzten Gegenstände keine entsprechende Behandlung, z.B. durch Beriechen, Belecken oder Benagen. Außerdem gab es keinen erkennbaren Zusammenhang zwischen dem Zeitpunkt der Fütterung und dem Auftreten des „Schlagens von Objekten“.

a) Variante 1:

Ein Gegenstand (z.B. Stein, Plastikspielzeug, Ast, leere Plastischale) wird auf den Boden oder einen Bestandteil des Gehegeinventars geschlagen. In allen Fällen erzeugt dies ein Geräusch, welches je nach Untergrund verschieden klingt. So verursacht z.B. das Schlagen eines Gegenstandes auf einen Stahlträger ein helles „ping“, das Schlagen auf Holzklötze eher ein dumpfes Geräusch. Andere Geräusche werden durch verschiedene Materialkombinationen (Plastik auf Stahl/Holz/Erde) hervorgerufen. Während des Spiels sitzt das Tier am Boden oder auf einem Teil des Gehegeinventars (z.B. Sitzbrett, Stahlträger), der Schwanz liegt entspannt. Der Gegenstand wird mit einer oder beiden Vorderextremitäten gegriffen und wiederholt auf den Untergrund geschlagen. Hierbei werden alle Bewegungen zügig hintereinander, mit meist 2-3 Schlägen pro Sekunde ausgeführt. Erfolgen die Bewegungen langsamer, liegen zwischen den einzelnen Schlägen Pausen, deren Länge jedoch 1 Sekunde nicht überschreitet.

b) Variante 2:

Für das Schlagen mit Gegenständen in dieser Variante gelten die gleichen Kriterien wie in Variante 1, allerdings wird die Körperbewegung hier gesteigert ausgeführt: Während das Tier die schlagenden Bewegungen durchführt, erhebt es sich auf beide Hinterextremitäten (bipedes Stehen). Der benutzte Gegenstand wird mit beiden Vorderextremitäten ergriffen, hoch über den Kopf gehoben und dann unter Einsatz des Körpergewichtes auf den Boden geschlagen, wobei die Hinterbeine meist gestreckt bleiben. Diese Bewegung wird mehrfach wiederholt. Der Bewegungsablauf ähnelt dem Vorgehen, mit dem die Tiere z.B. Kokosnüsse aufschlagen, jedoch werden auch hier ausschließlich Objekte ohne Nahrungsbezug verwendet. In der Regel erfolgt alle 2-3 Sekunden ein Schlag.

c) Variante 3:

Eine Abwandlung des Schlagens von Gegenständen findet statt, wenn das verwendete Objekt fallen gelassen oder zu Boden geworfen wird. Dies erfolgt ein- oder beidhändig, sowohl aus dem Sitzen als auch aus bipedem Stehen heraus.

2.2.3 Spiel mit Schlamm

Der spielende Kapuziner nimmt etwa eine handvoll Schlamm und/oder Kot vom Boden auf und schlägt die weiche Masse wiederholt auf den Boden oder auf einen Teil des Gehegeinventars. Wird Gehegeinventar statt des Bodens genutzt, suchen die Tiere in den meisten Fällen gezielt einen ca. 30 cm hohen Holzklötz auf, dessen Fläche einen Durchmesser von mehr als 60 cm aufweist und eine waagerechte Ebene bildet. Als Spielereignis dieser Kategorie ist auch der Transport von Schlamm (z.B. zum Holzblock) oder das gezielte Einsammeln weiterer Mengen zu nennen. Die verschiedenen Varianten des Spieles mit Schlamm, wurden oft in Kombination miteinander und innerhalb desselben Spielereignisses beobachtet. Oftmals wurde der Schlamm während des Spiels oder in den Pausen zwischen den einzelnen Spielereignissen eingehend

durch die Tiere betrachtet. Es konnte jedoch in keinem Fall im Verlauf des als „Spiel“ definierten Verhaltens beobachtet werden, dass die Erde berochen oder auseinandergezupft wurde, wie es bei der Manipulation des Bodensubstrats im Rahmen der Nahrungsaufnahme vorkommt. Ein Bezug zu Verhaltensweisen aus dem Funktionskreis „Nahrungsaufnahme“ konnte sicher ausgeschlossen werden.

a) Variante 1:

Schlagen mit etwa einem Schlag pro Sekunde und ohne Unterbrechungen. Hierbei wird etwa so viel Schlamm bewegt wie in die Handfläche des Kapuziners passt. Beschriebenes Verhalten erfährt in vielen Fällen eine Steigerung: hektisch wirkender Zustand mit sichtbar angespannter Körperhaltung (unter anderem Spreizen der Finger an der nicht genutzten Vorderextremität), mehr als ein Schlag pro Sekunde. Beim Schlagen auf den Grund entstehen klatschende Geräusche.

b) Variante 2:

Langsames Schlagen von Schlamm auf einen ebenen Untergrund mit Pausen von 1-3 Sekunden. Danach erneut Hochnehmen des Schlammes und wiederholtes Schlagen. Hierbei wird oftmals mehr Schlamm bewegt, als der Handteller des Tiers aufnehmen kann: Das nasse Material klebt meist zwischen den Fingern und bildet häufig einen flachen Fladen, der die Spannweite der gesamten Extremität bedeckt. Beim Schlagen auf den Boden entsteht ein klatschendes Geräusch. Zwischen den einzelnen Schlägen wird die erdbeschmierte Hand oftmals eingehend vor das Gesicht gehoben und betrachtet.

c) Variante 3:

Rollen von Schlamm – vorwärts oder seitwärts – vor dem Körper. Rollbewegungen, die vom Körper weg und im Anschluss daran zum Körper hin ausgeführt werden, werden in hoher Frequenz bis zu 4-mal (Zählweise: vor – rück = 1) pro Sekunde wiederholt. Zuweilen begrenzt sich die Zahl der Wiederholungen auf drei, wonach die angefertigte „Schlammrolle“ vom Untergrund hochgehoben und dann kräftig nach unten geschlagen wird (Ablauf: rollen, rollen, rollen, schlagen). Das Rollen von Schlamm kann einhändig oder beidhändig erfolgen. Seitliches Rollen von Schlamm von links nach rechts wird häufiger einhändig ausgeführt, in Ausnahmefällen wechselt die aktive Hand. Seitliches Rollen erfolgt in den meisten Fällen innerhalb eines 90° Winkels vor dem Körper, kann jedoch auch in einer weiten Rollbahn, bis zu 180°, ausgeführt werden. In diesen Fällen dreht der Kapuziner den Körper deutlich in Richtung der Rollbewegung mit.



Abb. III/2.2.3-1: Spiel mit Schlamm, Variante 2; Bewegungsablauf a): Hochheben des Materials über den Kopf (vgl. Text 2.2.3: Spiel mit Schlamm).



Abb. III/2.2.3-2: Spiel mit Schlamm, Variante 2; Bewegungsablauf b): Schlagen des Materials auf einen festen Untergrund; hier: ein Baumstamm (vgl. Text 2.2.3: Spiel mit Schlamm).



Abb. III/2.2.3-3: Spiel mit Schlamm, Variante 2; Bewegungsablauf c): Einsammeln des Materials (vgl. Text 2.2.3: Spiel mit Schlamm).

2.2.4 Hochwerfen von Objekten

a) Variante 1:

Ein Objekt (z.B. Stein, Ast, Sand, Plastikspielzeug) wird mit beiden Händen erfasst und senkrecht nach oben geworfen¹¹⁸, wobei die Arme über den Kopf gestreckt werden. Objekte fliegen bis deutlich über Kopfhöhe des werfenden Tieres. Der Bewegungsablauf erfolgt meist aus einer sitzenden Position heraus. Erhebt sich das Tier beim Wurf auf beide Hinterextremitäten, wird diese Bewegung oft durch eine deutliche Körperstreckung – und in einigen Fällen auch durch einen Absprung vom Boden – begleitet. Das Hochwerfen erfolgt mit deutlichem Kraftaufwand. Hochgeworfene Objekte werden mit Blicken mindestens so lange verfolgt, bis sie den höchsten Punkt ihrer Flugbahn erreicht haben; aber sie werden nicht wieder aufgefangen.

b) Variante 2:

Das Werfen von Objekten geschieht aus einer laufenden Bewegung heraus. Objekte werden mit hohem Kraftaufwand in die Luft geschleudert, fliegen deutlich über Kopfhöhe des werfenden Tieres und landen meist mehrere Meter von der Abwurfstelle entfernt. Einmal in die Luft geworfene Objekte werden nicht wieder aufgefangen.

c) Variante 3:

Der Bewegungsablauf dieser Wurfvariante ähnelt dem von Variante 1, allerdings findet das Hochwerfen von Objekten hier kontrollierter und mit weniger Kraftaufwand statt. Die Tiere werfen ein Objekt senkrecht nach oben, sehen ihm nach und fangen es beim Herabfallen wieder auf. Der Abwurf erfolgt oft in Verbindung mit einem Strecken der Hinterextremitäten und bipedem Stehen. Beim Auffangen sinkt das Tier dann wieder zu Boden.

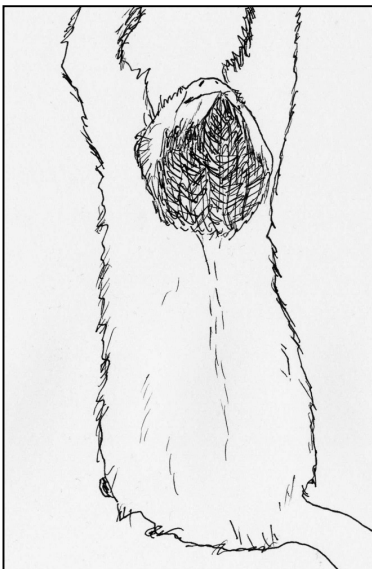


Abb: III/2.2.4-1: Hochwerfen von Objekten, Variante 3: Deutliches Fixieren des geworfenen Objekts während der Flugphase. (vgl. Text 2.2.4: Hochwerfen von Objekten).

¹¹⁸ Das Werfen von Objekten unterscheidet sich hier deutlich von dem Verhalten, welches *Cebus apella* beim ebenfalls in Schwerin dokumentierten „Tot-Test“ (siehe 3.2.2.1 „Sonderform“ der Objektmanipulation) zeigt.

2.2.5 Drehen/Rollen von Objekten

a) Variante 1:

Das Rollen von Objekten findet ausschließlich am Boden statt. In sitzender Position – der Schwanz liegt entspannt – ergreift das Tier ein Umgebungsobjekt (z.B. Stein, Ball, Plastikspielzeug) und rollt es vor dem Körper nach vorn und zurück – also vom Körper weg und zum Körper hin – oder aber vor dem Körper von links nach rechts. Die Bewegung wird über die Handinnenfläche ein- oder beidhändig ausgeführt. In allen Fällen bleibt der Kontakt zum gerollten Objekt stets erhalten. Wird das Objekt von links nach rechts bewegt, wird in den meisten Fällen nur eine Extremität benutzt: Die rechte Vorderextremität rollt das Objekt nach links, wo es von der linken Vorderextremität in Empfang genommen wird, die es dann zurückschiebt. Der schwungvollen Bewegung folgend werden Körper und beide Vorderextremitäten in Rollrichtung mitbewegt. Bei den weniger schwungvollen, einhändig ausgeführten Bewegungsabläufen liegt die ungenutzte Vorderextremität locker am Boden auf oder stützt einen Teil des Körpergewichts ab. In Einzelfällen konnte auch ein Herumrollen des Objekts um den Körper beobachtet werden.

Wird ein Objekt (z.B. eine Plastikhantel) mit beiden Händen ergriffen und vor dem Körper vor und zurück gerollt, wird die Sitzposition häufig nicht verändert. Stattdessen verlagert das Tier sein Körpergewicht nach vorn und beugt den Oberkörper vor. Die Arme bleiben –lang nach vorn ausgestreckt – am Objekt. Anschließend erfolgt das Zurückrollen, bis sich das Tier wieder in einer sitzenden Position befindet.

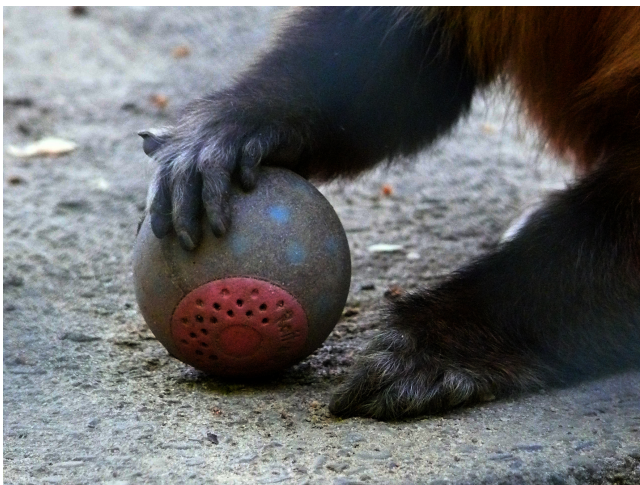


Abb. III/2.2.5-1: Rollen eines Objekts, Variante 1: Rollen eines Balls mit einer Vorderextremität (vgl. Text 2.2.5: Drehen/Rollen von Objekten).

b) Variante 2:

Gegenstände des Gehegeinventars werden im Laufen vor oder hinter dem Körper hergerollt. Die Laufrichtung und die Rollrichtung des Objekts korrelieren. Ein Hinterherrollen von Objekten erfolgt im Rückwärtslaufen, ein Vorwärtsrollen von Objekten erfolgt im Vorwärtslauf. Zuweilen werden Bälle über den Boden gerollt, deren Durchmesser so groß ist, dass das Tier sich auf die Hinterbeine erheben muss, um den Ball adäquat rollen zu können. Die Oberkante des Balls befindet sich dann etwa zwischen Bauch- und Brusthöhe des Kapuziners. Während des bipeden Laufes bei der Manipulation solch großer Bälle führt das Tier häufig kurze Hüpfers aus. Die Vorderextremitäten berühren abwechselnd die Oberfläche des Objektes und erhalten den Schwung durch

Anstoßen oder Heranziehen.

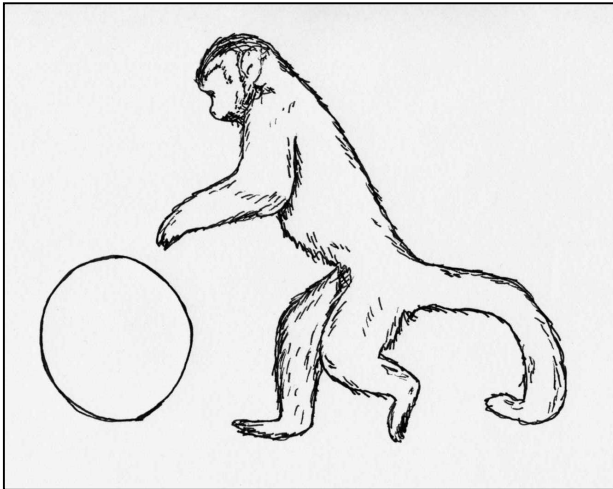


Abb. III/2.2.5-2: Rollen eines Objekts, Variante 2: Rollen eines Balls während des bipeden Laufens (vgl. Text 2.2.5: Drehen/Rollen von Objekten).

c) Variante 3:

Eine Variante ist das Drehen von Objekten: Kleinere Objekte wie Steine oder Bälle bis Fußballgröße werden mit beiden Vorderextremitäten ergriffen und wie ein Kreisel in eine rotierende Bewegung versetzt. Diese wird dann durch beständiges Nachgreifen aufrechterhalten.

In anderen Fällen werden Plastikautos (von den Pflegern gereichtes Kinderspielzeug) so auf dem Gehegeboden platziert, dass die beweglichen Räder nach oben zeigen. Dann legt das spielende Tier eine Hand auf ein Rad oder auf mehrere Räder und versetzt diese in Schwung. Die Bewegung des Rades stoppt erst, wenn das Tier das Interesse verliert und den Anstoß nicht mehr wiederholt.

Leere Plastikschüsseln werden entweder in Wasserpfützen oder in die Tränke geworfen und dann im Wasser gedreht, sofern sie genug Auftrieb haben.

2.2.6 Wischen im Wasser

Der ca. 1 m lange Plastikbottich, der als Tränke dient, wird mehrmals täglich ausgeleert. Das ausgeschüttete Wasser sammelt sich in einer Senke des Geheges, wo es für einige Stunden eine flache Pfütze bildet. Auch Regenwasser oder Wasser aus der Selbsttränke fließen dort zusammen. Dokumentierte Verhaltensweisen, die dem Spiel zugeordnet wurden, zeigten in keinem Fall einen Nahrungsbezug (z.B. Waschen von Nahrungspartikeln, Absammeln von Nahrung von der Wasseroberfläche).

a) Variante 1:

Der Kapuziner sitzt am Rand der Pfütze. Dort taucht er eine Hand bis über die Fingerknöchel ins Wasser und bewegt sie vor dem Körper in weiten Schwüngen wiederholt von links nach rechts. Die Bewegung erfolgt zügig, aber ohne unnötigen Kraftaufwand, so dass nur wenig Wasser aufspritzt. Die aktive Vorderextremität wird nicht gedreht; so erfolgt stets eine Wischbewegung mit voranzeigender Handfläche, die folgende mit voranzeigendem Handrücken. Bei weit ausgeführten Schwüngen dreht sich der Körper

mit. In einigen Fällen konnte auch ein beidhändiges Wischen beobachtet werden.

b) Variante 2:

Die Bewegung bei dieser Variante ist durch hohen Kraftaufwand und Schwung gekennzeichnet. Die Handfläche des Kapuziners schiebt das Wasser in einer kräftigen Bewegung nach links oder rechts zur Seite, wird dann über die Wasseroberfläche gehoben, kehrt zur Ausgangsposition zurück und wiederholt die Bewegung in dieselbe Richtung. Diese Schiebebewegungen werden mehrmals nacheinander ausgeführt. Richtungswechsel konnten nur in Ausnahmefällen beobachtet werden. Bei Spielereignissen dieser Variante spritzt das Wasser durch die schleudernde Bewegung nach beiden Seiten. In dieser Variante wird das Wasser stets vor der Handinnenfläche her geschoben. Schiebt das Tier also Wasser mit der rechten Extremität nach rechts, muss diese so gedreht werden, dass der Daumen nach unten zeigt. Wird Wasser mit der rechten Extremität nach links geschoben, taucht die Hand mit dem kleinen Finger zuerst ein. Meist sitzt das Tier mit angewinkelten Hinterextremitäten, zuweilen wird jedoch die kräftige wischende Bewegung der Vorderextremität durch Einsatz des gesamten Körpers verstärkt. In diesen Fällen führt das Tier im Rhythmus des Wischens wippende Körperbewegungen aus, bei denen es die Hinterextremitäten leicht streckt und sich einige Zentimeter vom Boden erhebt.

c) Variante 3:

Diese Variante ist charakterisiert durch beidhändiges Wischen im Wasser, welches stets im bipeden Stehen ausgeführt wird. Das spielende Tier erhebt sich auf die Hinterextremitäten und taucht beide Vorderextremitäten ins Wasser. Dann fährt es mit beiden Extremitäten gleichzeitig durch das Wasser, schiebt es vor (vom Körper weg) und danach zurück (zum Körper hin). Die Handhaltung erfolgt entweder mit zugewandten Handgelenken oder mit zugewandten Daumen. Während des Wischens wird die Ausrichtung der Handinnenflächen nicht verändert. Die Bewegung erfolgt kontrolliert. Der Oberkörper wird – der Wischbewegung folgend – abwechselnd gestreckt und gebeugt. Eine Steigerung der Variante war zuweilen zu beobachten, bei der die Arme von vorne zwischen den Beinen hindurch und wieder zurückgeführt werden.

d) Variante 4:

Mit einer Extremität an der Wasseroberfläche ausgeführte, schnelle Hin- und Herbewegungen vor dem Körper, ähnlich einem Schütteln der Hand. Das Wasser wird abwechselnd von Handrücken und Handfläche vorangeschoben, das Handgelenk ist locker. Der Schwungradius beträgt nicht mehr als 15 cm. (gezählt: hin – her = 1)

2.2.7 Rotation um Objekte

Das aktive Tier läuft im Kreis – mit oder gegen den Uhrzeigersinn – um ein Objekt (z.B. Stein, Holzstück, Plastikobjekt, Ball) herum. Das Laufen erfolgt quadriped, die innere Vorderextremität hält dabei stets Kontakt zum Objekt, kleine Gegenstände (z.B. Kieselsteine) werden dabei mit der Handfläche umschlossen.

Das Verhalten wird auch gesteigert ausgeführt: Rotationen um mehr als fußballgroße Bälle erfolgen während des Stehens auf den Hinterextremitäten. Der Ball wird dann mit beiden Vorderextremitäten kreiselförmig um sich selbst gedreht. Zusätzlich bewegt sich auch das Tier um das kreiselnde Objekt.

Rotationen können auch um Seile (unabhängig davon, ob diese waagrecht oder senkrecht hängen) oder die gerade Leitung der Selbsttränke herum ausgeführt werden.

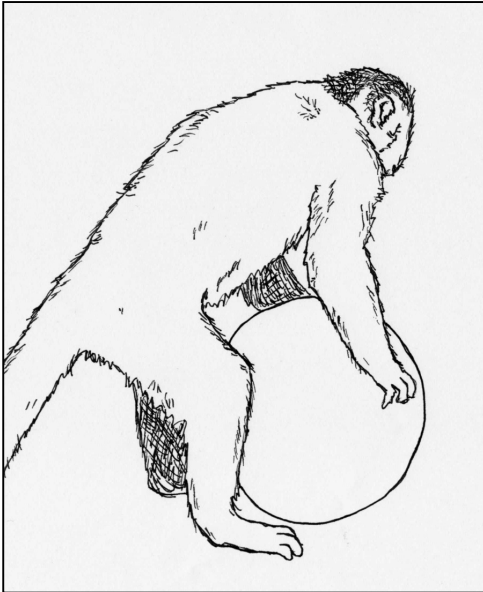


Abb. III/2.2.7-1: Rotation um einen Ball (vgl. Text 2.2.7: Rotation um Objekte).

2.2.8 Wischen im Sand

Spielvarianten, welche das Bewegen von Sand beinhalten, können klar von ähnlichen Verhaltensweisen im Nahrungskontext abgegrenzt werden: Kapuzineraffen graben auch während der Nahrungssuche den Boden auf oder schieben gezielt Sand beiseite. Samen oder Insekten werden dann konzentriert gesammelt und sofort gefressen. Während des Spiels wurden solche Verhaltensweisen nicht beobachtet. Auch das für die Nahrungssuche charakteristische Beriechen von Bodensubstrat findet im Spiel nicht statt.

a) Variante 1:

Aus sitzender Position heraus führt der aktive Kapuziner im lockeren Sand langsame Bewegungen mit einer Vorderextremität aus. Alle Finger schleifen dabei ohne Schwung vor dem Körper hin und her oder um den Körper herum über den Boden. Die Fingerinnen- und Fingeraußenflächen werden abwechselnd vorangeschoben. Die Hand wird dabei nicht gedreht. Wischen im Sand geschieht nur bei trockenem Boden und an Orten, an denen der Sand locker liegt. Während der wischenden Bewegung dreht das Tier den Oberkörper mit. Das Bodenmaterial wird bedächtig von einer Seite zur andern geschoben, so dass während des Spiels kein Sand fliegt. Die dabei entstehenden Schleifspuren im Sand werden zwar betrachtet, aber nicht nach essbaren Partikeln abgesucht.

b) Variante 2:

Eine Bewegung, die mit viel Schwung und nur in eine Richtung ausgeführt wird, charakterisiert durch schnelles, abgehacktes Wischen, bei dem stets Sand fliegt. Entweder tritt eine nach außen gelenkte Bewegung auf, bei der die Extremität vom Körper weg nach außen geführt wird und der Sand bis zu 2 m weit fliegt, oder es tritt eine vor dem

Körper ausgeführte Bewegung auf, bei der der Sand weniger weit (max. 50 cm) fliegt und bei der die Vorderextremität von außen vor dem Körper entlang geführt wird. Nach außen gerichtete Bewegungen treten häufiger auf und werden mit mehr Kraft umgesetzt. Der bewegte Arm wird hierbei bis auf Schulterhöhe angehoben. Bewegungen nach innen erscheinen kontrollierter.

c) Variante 3:

Das Tier erhebt sich auf die Hinterbeine und wischt mit beiden Vorderextremitäten durch den lockeren Sand – vor und zurück. Beide Arme sind dabei gestreckt und werden gerade nach vorne und dann weit zwischen den Hinterbeinen hindurch nach hinten geführt. Die Bewegungen erfolgen langsam und kontrolliert, in seltenen Fällen konnte jedoch auch ein schnelles, kraftvolles Wischen beobachtet werden, bei dem Sand nach vorn oder hinten geschleudert wurde. In der Regel wird der Sand jedoch nicht in die Luft geworfen, sondern lediglich am Boden hin und her geschoben.

d) Variante 4:

Diese Variante wird an Gehegestellen durchgeführt, an denen die trockene Sandschicht ca. 5 cm misst und somit dicker ist als an anderen Gehegestellen. Das Tier ergreift eine Handvoll Sand und lässt diesen durch die Finger rieseln. Die mit Sand gefüllte Hand wird dabei bis in Brusthöhe angehoben. Der Sand rieselt seitlich über den Handballen oder zwischen den ausgestreckten Fingern zu Boden und wird dabei angeschaut. Dann wird erneut eine Handvoll Sand ergriffen und der Vorgang wiederholt sich.

2.2.9 Selbsttränke drücken

In den meisten dokumentierten Fällen betätigt der spielende Kapuziner wiederholt den Mechanismus der automatischen Wassertränke im Gehege, so dass Flüssigkeit austritt. Zu keiner Zeit konnte beobachtet werden, dass das Wasser tatsächlich getrunken wurde. Der aktive Affe platziert eine Vorderextremität häufig so am Hahn, dass die Öffnung fast vollständig verschlossen wird und das Wasser mit hohem Druck aufspritzt. In anderen Fällen hält das Tier mit einer Vorderextremität am Hahn den Wasserfluss aufrecht und führt die freie Vorderextremität mehrmals unter dem Wasserstrahl hindurch.

2.3 Sozialspiel (social play)

Sozialspiel (social play) wird nur in Verbindung mit einem oder mehreren interagierenden Spielpartner(n) durchgeführt. Sozialspiel wird durch typische Signale zur Spielaufforderung (siehe dort) eines Partners (z.B. Spielgesicht) eingeleitet oder ergibt sich aus allelomimetischem Verhalten.

2.3.1 Verfolgen

Nachlaufen / einander jagen, oft verbunden mit Greifen nach dem voranlaufenden Tier. Dieses Verhalten ist nicht an bestimmte Orte im Gehege gebunden. Es findet am Boden, über das Gehegeinventar oder das Gitter hinweg statt. Die Fortbewegung erfolgt quadruped und galoppierend. Verfolgen endet oft, aber nicht zwangsweise, in Raufen, nämlich dann, wenn der Verfolger seinen Spielpartner anspringt und dieser interagiert (z.B. sich „absichtlich“ fallen lässt). Läuft der Verfolgte jedoch weiter, wird auch das Verfolgungsspiel fortgesetzt. Diese Art von einander jagen beginnt meist nach eindeutig aufforderndem Verhalten (siehe oben). Zu Beginn des Spiels „kontrolliert“ das auffordernde Tier häufig durch Blicke über die Schulter, ob der Spielpartner folgt. Im Verlauf des Spiels können jedoch weitere Spielpartner spontan, ohne aufgefordert worden zu sein, hinzukommen. In allen dokumentierten Fällen wurden diese neuen Spielpartner sofort akzeptiert und in das Spiel einbezogen, unabhängig davon, zu welchem Zeitpunkt sie in das Spielgeschehen eingriffen. Das initiiierende Tier mimit zu Beginn des Spiels häufig den Verfolgten, später wechseln die Positionen. Oft scheidet auch ein Spielpartner im Verlauf des Spiels aus und andere kommen hinzu. Bei Verfolgungsjagden, die nicht am Boden stattfinden, wird manchmal ein waagrecht aufgespanntes Netz einbezogen, in das die Tiere hineinspringen. Diese Spielsprünge werden von höher gelegenen Ästen oder vom Netzrand, dann mit übertrieben hoher Flugbahn, ausgeführt.

2.3.2 Raufen

Entsteht oft, aber nicht zwangsläufig aus dem Verfolgen. Initiierend ist eine eindeutige Spielaufforderung durch Anspringen oder Antippen des Spielpartners. Voraussetzung für einen Spielbeginn ist die Spielbereitschaft des aufgeforderten Tiers. Ignoriert dieses die Aufforderung, wird diese nur in seltenen Fällen mehr als einmal wiederholt. Gestiegenen Aufforderungscharakter haben Verhaltensweisen wie „Ziehen am Schwanz“ oder „zu Boden werfen“ des Partners, welche häufig nach vorangegangener Zurückweisung eingesetzt werden. Tiere, welche zum Spiel aufgefordert werden, aber nicht spielwillig sind, ignorieren auch rabiate Aufforderungen. Raufende Tiere zeigen das für *Cebus apella* charakteristische „Spielgesicht“ (siehe dort). Raufen beinhaltet auch Verhaltensweisen wie „Haare/Fell ziehen“ und „falsches Beißen“, bei dem Bisse angedeutet, jedoch nicht ausgeführt werden.

Raufen findet auf sicherem Untergrund am Boden oder im Netz, aber auch auf platzbegrenzten Flächen wie Sitzbrettern statt. Bei feuchtem Boden werden Raufspiele deutlich häufiger an anderen Orten ausgeführt. Raufereien wurden auch bei Tieren beobachtet, die gemeinsam an einem Seil hingen. Hierbei halten sich die Tiere mit den

Hinterbeinen oder nur mit dem Schwanz am Seil fest und raufen mit den freien Extremitäten. Im Raufspiel engagierte Tiere rollen wiederholt umeinander herum. Verfolgen und Raufen finden oft im Wechsel statt und bilden dann eine Spielsequenz. Juvenile Tiere werden in Raufspiele einbezogen, auch dann wenn ältere Spielpartner über deutlich mehr Körperkraft verfügen. „Raufen mit Juvenilenbeteiligung“ verläuft dann ebenso wie „Raufen ohne Juvenilenbeteiligung“. Juvenile Spielpartner werden gleich behandelt wie ihre älteren Geschwister; sie werden allerdings sofort losgelassen, wenn sie laute Schreie ausstoßen.

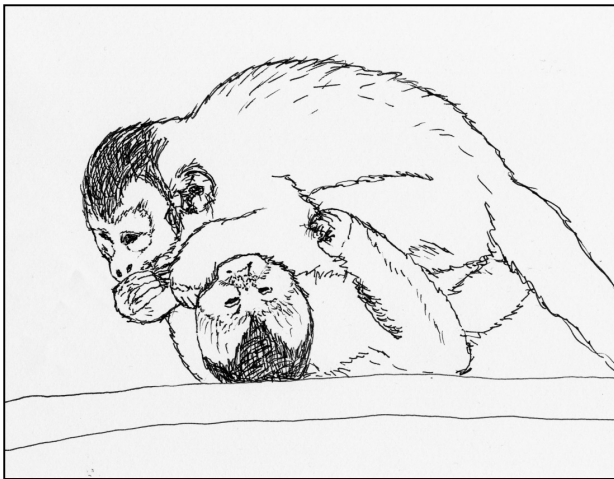


Abb. III/2.3.2-1: Raufende subadulte Kapuziner. Beide Tiere zeigen das „falsche Beißen“ (vgl. Text 2.3.2: Raufen).

2.3.3 Verfolgungslaufen

Ruhiges Folgen eines voranlaufenden Tieres im Galopp. Während der Verfolgung ist keine Absicht erkennbar, das voranlaufende Tier zu erreichen: Das verfolgende Tier beschleunigt seine Gangart während des Spiels nicht, sondern passt die Geschwindigkeit der seines Spielpartners an. Der Abstand zwischen allen beteiligten Tieren bleibt stets gleich. Die Körperhaltung während des Laufens ist entspannt, die Körperstreckung ist geringer als bei echten Verfolgungsspielen oder dem schnellen Laufen in anderem Kontext. Die Tiere zeigen im Rahmen des Verfolgungslaufens ein ansteckendes Verhalten (Allelomimetisches Verhalten): Häufig schließen sich weitere Teilnehmer dem Verfolgungslaufen an.

2.3.4 Spiele im Bettlaken

Oft finden Verhaltensweisen des Spiels in einem im Gehege aufgespannten Laken statt. Die Stoffbahnen geben den Bewegungen spielender Tiere nach, vermögen jedoch auch die Bewegungsrichtung raufender Tiere zu beeinflussen. Diese müssen sowohl auf die Aktionen des Partners als auch auf die Nachgiebigkeit des Untergrundes reagieren. Befinden sich mehrere Tiere gemeinsam in einem aufgehängten Bettlaken, beeinflusst jedes mit seinem Körpergewicht die Spannung des Stoffes.

Bewegt sich ein Tier, verändert sich der Schwerpunkt der gesamten Gruppe. Aktivitäten im Bettlaken (z.B. Raufereien) können nicht vollständig eingesehen werden und wurden daher nicht in die Datenaufnahme einbezogen.

2.4 Individuelle Spiele

a) Kopfhaare nass machen

Diese Verhaltensweise wurde nur von einem einzigen subadulten Tier der Gruppe gezeigt. „Johannes“ bog mehrfach den Oberkörper nach vorn, stützte sich mit den Vorderextremitäten am Boden ab und hielt den Oberkopf in eine Pfütze. Diese Position behielt er einige Sekunden bei, bis die Haare am Oberkopf mit Wasser benetzt waren. Dann schleuderte er den Kopf mit Schwung in den Nacken. Infolge der schnellen Bewegung entstand ein Wasserbogen aus hoch geschleuderten Tropfen. „Johannes“ wiederholte diese Bewegung mehrere Male hintereinander. Obwohl die Mitglieder der Schweriner *Cebus*-Gruppe nicht generell wasserscheu sind (ihre Aktivität verändert sich auch bei leichtem Nieselregen nicht), zeigte kein anderes Gruppenmitglied eine ähnliche Verhaltensweise. Auch imitierte kein Artgenosse das beobachtete Verhalten. Das Benetzen der Kopfhaare konnte nur an einigen sonnigen Tagen im Sommer beobachtet werden.



Abb. III/2.4-1: „Johannes“ mit nassem Kopfhaar (vgl. Text 2.4 a): Kopfhaare nass machen).

b) Versteckspielen

Versteckspielen kann ein Bestandteil von Verfolgungsspielen sein, aber auch unabhängig davon auftreten. Mehr als zwei Tiere nehmen selten teil. Das aktive Tier benutzt Gegenstände des Gehegeinventars (z.B. hohle Baumstämme) als Deckungsmöglichkeit, duckt sich dahinter und fixiert gleichzeitig das verfolgende Tier. Dieses folgt, bis es den Gegenstand ebenfalls erreicht hat, verlangsamt seine Geschwindigkeit und duckt sich dann außer Sichtweite. Abwechselnd entziehen sich nun beide Tiere dem Blick des Spielpartners, um kurz darauf wieder über die Deckung zu schauen. Positionswechsel kommen vor, bei denen beide Tiere um den Gegenstand herumlaufen.

c) Episode: Schüssel auf den Kopf

07.08.2007, 9.23 Uhr: Ein subadultes Tier ergreift eine leere Plastischüssel und stülpt sie über den Kopf¹¹⁹. Dann hält es die Schüssel mit einer Vorderextremität fest, so dass beide Augen bedeckt sind und bewegt sich, auf den Hinterextremitäten laufend, vorwärts. Die freie Vorderextremität ist nach vorne ausgestreckt und wird auf Brusthöhe gehalten. Die freie Hand bewegt sich wiederholt etwa 10 cm nach rechts, dann zurück nach links. Schließlich lässt das Tier die Schüssel fallen und wendet sich anderen Aktivitäten zu. Das Spielereignis dauert 13 Sekunden und wird kurze Zeit später noch einmal – diesmal kürzer (4 Sekunden) – wiederholt.



Abb. III/2.4-2: Beginn der Episode „Schüssel auf den Kopf“ (vgl. Text oben)

d) Episode: Ast im Maul

01.08.2007, 15.43 Uhr: Ein subadulter Kapuziner hält ein ca. 15 cm langes und 1 cm dickes Aststück an einem Ende mit den Zähnen fest und zieht das andere Ende – ohne Einsatz der Extremitäten – von oben nach unten über die stählernen Lamellen einer Lüftungsklappe in der Hauswand. Das Reiben des Holzes über die Lamellen verursacht hierbei ein ratterndes Geräusch. Anschließend zieht das Tier den Kopf einige Zentimeter weit zurück, hebt das Ende des Aststückes – noch immer ohne Einsatz der Extremitäten – nach oben und wiederholt den Vorgang. Nach sieben Wiederholungen lässt das Tier sein Aststück los und beachtet es nicht mehr. Kurze Zeit später wiederholt der Affe den Vorgang, ebenfalls sieben Mal.

e) Auf der Stelle springen

Dies konnte lediglich bei subadulten Tieren dokumentiert werden. Der Affe springt vom Boden ab, wobei die Vorderextremitäten meist kurz vor den Hinterextremitäten vom Boden gehoben werden. In einigen Fällen sprangen die Individuen jedoch auch mit allen vier Extremitäten gleichzeitig ab. Die Landung erfolgt auf Händen und Füßen. Meist erfolgen zwei oder mehr Sprünge pro Sekunde.

f) Episode: Erde auf den Kopf legen

Ein solches Verhalten wurde nur im Tierpark Greifswald dokumentiert. Ein Subadulter legt sich eine zusammengedrückte Platte aus feuchtem Erdreich auf den Kopf und

¹¹⁹ Ähnliches Verhalten beschreibt INHELDER (1954) bei Meerkatzen: „Hohlformen setzten sich die Affen gerne als „Hut“ auf (...). Hie und da deckt einer den Kübel aufs Gesicht und geht blind umher. Meist hielten sie ihn am Rande mit den Zähnen (...).“

balanciert diese „Packung“ einige Sekunden lang, bevor sie nach unten rutscht. Währenddessen bleibt das Tier entweder still sitzen oder bewegt sich vorsichtig einige Schritte vorwärts.

g) Springen über ein Objekt

Sprünge über Gehegeinventar (z.B. leere Kanister), bei denen die Vorderextremitäten eingangs vom Boden abgehoben werden und auch zuerst wieder aufkommen. Meist erfolgen mehrere Sprünge hintereinander über das Objekt, wobei nach der Landung keine Pause gemacht wird. Die Tiere landen auf den Vorderextremitäten und kurz darauf auf den Hinterextremitäten. Alle Bewegungen erfolgen fließend.

h) Objekte unter Wasser drücken

Schwimmende Objekte wie leere Kanister oder weite Kunststoffschüsseln werden im Wasserbottich (max. 3 x pro Sekunde) wiederholt nach unten gedrückt. Einige Objekte lassen sich bis unter die Wasseroberfläche drücken, andere geben im Auftrieb nur wenige Zentimeter nach. In allen Fällen handelt es sich um Objekte, die nicht auf den Grund des Wasserbottichs sinken. Das Wasser bietet den Bewegungen des Affen Widerstand. Die Tiere sitzen auf dem Rand des Bottichs und halten sich mit den Hinterextremitäten fest. Da der Bottich dicht am Gehegezaun steht, wird in vielen Fällen auch der Schwanz als Greiforgan in den Zaunmaschen verankert. Mit beiden Vorderextremitäten wird das Objekt unter Wasser gedrückt. Oftmals verlagert das Tier auch das gesamte Körpergewicht auf das genutzte Objekt.

i) Ins Netz rutschen

Das Tier rutscht auf dem Rücken an der Netzwand entlang bis hinunter zum Netzgrund. Diesem Verhalten ist oft ein Beugen des Rückens über die Netzkante vorangestellt, bei der das aktive Tier beide Vorderextremitäten über den Kopf streckt und ein Hohlkreuz macht.

j) Schlittern am Boden

Während sich das Tier bei annähernd gestreckten Hinterextremitäten am Boden abstößt und so eine Vorwärtsbewegung erzeugt, berühren Brust und die nach vorn ausgestreckten Vorderextremitäten den Boden. Der Kopf ist in den Nacken gelegt, das Kinn berührt den Boden nicht. Die zurückgelegte Strecke ist selten länger als 1m.



Abb. III/2.4-2: Vgl. Text 2.4 j): Rutschen am Boden.

k) Rutschen auf Stahlträger

Das Tier bewältigt über Äste und Seile die Strecke bis zu einer hoch gelegenen Gabelung eines Stahlträgers. Dann springt es an der höchst möglichen Stelle auf eine der Stahlstreben und rutscht auf allen Vieren in die Gabelung hinunter. Dabei berühren alle vier Extremitäten den Untergrund; der Schwanz dient als Balancierhilfe. Dieses Verhalten wird häufig nach einem Rundlauf durch das Gehege wiederholt. Die Strecke, die bei diesem Lauf zurückgelegt wird, ist variabel. Es kann somit ausgeschlossen werden, dass das wiederholte Rutschen lediglich eine Form stereotypischen Verhaltens ist.

l) Sonderfall: Schleifen/Reiben von Objekten

Das Schleifen und Reiben von Objekten am Boden, auf ebenen Flächen oder an senkrechten Wänden ist – obwohl es dem Rollen von Objekten ähnelt – nicht klar von Verhaltensweisen anderer Funktionskreise abgrenzbar. Die genutzten Objekte werden – einhändig oder beidhändig – vor dem Körper hin und her oder im großen Bogen um den Körper herum geführt und dabei über den Boden geschleift. Ähnlich gehen die Tiere vor, wenn sie Nahrungsmittel (z.B. Früchte, Eintagsküken) bearbeiten, deren Konsistenz im Verlauf der Bearbeitung weicher wird. Da die beriebene Fläche jedoch auch beim Verwenden eindeutig nahrungsmittelfreier Objekte häufig durch die Kapuziner berochen (möglicherweise setzt das Reiben über eine Fläche Gerüche frei) oder inspiziert wird, kann eine Zugehörigkeit zu Verhaltenselementen des Funktionskreises „Nahrungsaufnahme“ nicht ausgeschlossen werden. In der Konsequenz wird das Reiben von Objekten nicht dem Spielverhalten zugeordnet, auch wenn dies durch andere Autoren (VISALBERGHI & GUIDI 1998) erfolgt.

3. Spiel-Analyse: Wiederholungen

Das Spiel von *Cebus apella* ist häufig wiederholungsgeprägt, auch wenn nicht jedes dokumentierte Spielelement wiederholt ausgeführt wird: Das Schwingen an einem Seil, Verfolgungsjagden und Raufereien können beispielsweise per Definition jeweils nur einmal ausgeführt werden. In diesen Fällen wurde lediglich der Start- bzw. Endpunkt des Spiels sowie dessen Dauer dokumentiert.

Der Grossteil der dokumentierten Fälle, in denen ein Verhaltenselement mehrfach ausgeführt wurde, wies maximal zehn Wiederholungen auf (66 %). Darüber hinausgehend (> 10 Wiederholungen) nimmt die Anzahl der Beobachtungen innerhalb der Häufigkeitskategorien stetig ab und steigt für Vorkommnisse mit Wiederholungen über 100mal wieder leicht an.

Wiederholungen	Prozent
Bis 10	65,8
11 - 20	16,1
21 - 30	6,8
31 - 40	3,3
41 - 50	2,6
51 - 60	1,2
61 - 70	0,7
71 - 80	0,9
81 - 90	0,7
91 - 100	0,4
> 100	1,4
Gesamt	100,0

Tab. III/3-1: Häufigkeit der dokumentierten Wiederholungen, unabhängig von der Spielkategorie.

Die Gehaubten Kapuzineraffen der Focusgruppe wiederholten ein Verhalten, berechnet über alle wiederholbaren Spielkategorien, im Durchschnitt 14,89 mal.

Das Spielverhalten, welches am häufigsten wiederholt ausgeführt wurde, war das „Schlagen mit Schlamm“: Hier wurden 215 Ereignisse beobachtet, bei denen ein Tier wiederholt mit Schlamm auf eine harte Unterlage schlug. Das „Schlagen mit Schlamm“ stellte zudem diejenige Verhaltensweise mit den meisten dokumentierten Wiederholungen (321) dar.

Auch Spiele der Kategorien „wischen im Wasser“ (117 Ereignisse) und „drehen/rollen von Objekten“ (98 Ereignisse) wurden häufig mehrfach hintereinander ausgeführt. Das Verhalten dieser genannten Kategorien wurde nicht nur am häufigsten in Verbindung mit Wiederholungen beobachtet, es enthielt ebenfalls die jeweils höchsten Wiederholungs-Durchschnittswerte.

Objektbezogenes Verhalten, bei dem lediglich die Extremitäten eingesetzt wurden (z.B. Schlagen von Gegenständen), zeigte die höchsten maximalen Wiederholungszahlen. Verhaltensweisen, die den verstärkten Gebrauch des gesamten Körpers einschließen, wurden hingegen vergleichsweise seltener wiederholt: Purzelbäume wurden nicht öfter als viermal hintereinander ausgeführt, auch das Hochwerfen von Objekten, währenddessen der Körper häufig lang gestreckt wird (14mal) und Drehungen um die eigene Achse, bei denen der Körper komplett in Bewegung versetzt wird (47mal), weisen im Ver-

gleich weniger Wiederholungen auf. Auffällig ist, dass Verhaltenselemente, welche ein gewisses Maß an Koordination verlangen (Purzelbaum, Drehung um die eigene Achse, Hochwerfen von Gegenständen, Rotation um Objekte) vergleichsweise selten wiederholt werden.

Verhalten	ausgewertete Fälle	Wdhlg. (min.)	Wdhlg. (max.)	Wdhlg. (durchschnittl.)
Schlagen mit Schlamm	215	2	321	23,47
Wischen im Wasser	117	2	89	10,67
Drehen/rollen von Objekten	98	2	259	19,53
Drehung um die eigene Achse	87	2	47	9,67
Rotation um Objekte	64	2	20	7,33
Schlagen von Objekten	53	2	140	10,40
Hochwerfen von Objekten	51	1	14	3,43
Purzelbaum	28	1	4	2,04
Gesamt	713			

Tab. III/3-2: Wiederholungen innerhalb von Spielkategorien.

4. Spiel-Analyse: Sequenzen

Das Spiel des Gehaubten Kapuziners besteht nicht in jedem Fall nur aus Einzelereignissen. Ein Großteil der Spielereignisse ist in Sequenzen, also in eine zusammenhängende Aneinanderreihung von Einzelereignissen eingebettet. Solche Spielsequenzen setzen sich aus mehreren Teilen zusammen, haben eine variable Dauer und beinhalten verschiedene Verhaltenskategorien, die dem Spielverhalten Gehaubter Kapuzineraffen zugeordnet werden können. Eine Spielsequenz enthält niemals Verhaltenselemente, die *nicht* zum Spiel von *Cebus apella* gehören. Verhalten, welches beispielsweise während der Nahrungsaufnahme, der Jagd oder im Rahmen des Sexualrepertoires ausgeführt wird, kann per Definition kein Bestandteil einer Spiel-Verhaltenssequenz sein, auch wenn es auf eine eindeutig spielerische Handlung folgt oder in eine solche übergeht (vgl. Kapitel I/4.3 Spielverhalten von *Cebus apella* (Forschungsbericht)). Das Auftreten solcher Nicht-Spiel-Verhaltensweisen im Anschluss an ein Spielelement ist gleichzusetzen mit dem Ende der Spielsequenz.¹²⁰

Von den 3518 in vorliegender Studie ausgewerteten Spielereignissen wurden 1606 (46 %) innerhalb einer Sequenz beobachtet. Dagegen stehen 1912 Ereignisse (54 %), die nicht Bestandteil einer Sequenz waren, sondern unabhängig voneinander dokumentiert wurden. Insgesamt wurden 468 Spielsequenzen in die Bewertung einbezogen.

Teil einer Sequenz	Häufigkeit	Prozente
Ja	1606	54,3 %
Nein	1912	45,7 %
Gesamt	3518	100,0 %

Tab. III/3-3: Anteil der Spielereignisse an Sequenzen.

4.1 Dauer von Spielsequenzen

Die Dauer einer Spielsequenz bemisst sich vom Beginn des ersten Spielereignisses bis zum Ende des letzten. *Cebus apella* zeigt sowohl sehr kurze Spielsequenzen, mit einer Länge von vier Sekunden, als auch um ein Vielfaches längere mit einer Gesamtdauer von 404 Sekunden (6 min, 44 Sek.). Innerhalb dieser breiten Spanne dauert eine Sequenz im Durchschnitt 32,38 Sekunden.

Am häufigsten (30 %) wurden Spielsequenzen mit einer Dauer zwischen 11 und 20 Sekunden dokumentiert. Daneben machen Sequenzen mit einer bis zehn Sekunden (22 %) bzw. 21 bis 30 Sekunden (19 %) den Großteil der beobachteten Fälle aus. Insgesamt 13 % der aufgezeichneten Spielsequenzen waren länger als 60 Sekunden.

¹²⁰ Für eine exakte Definition von „Spielereignis“ resp. „Spielsequenz“ bzw. deren Anfang und Ende sowie für eine detaillierte Beschreibung der Datenaufnahme innerhalb von Spielsequenzen siehe Kapitel II/4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung.

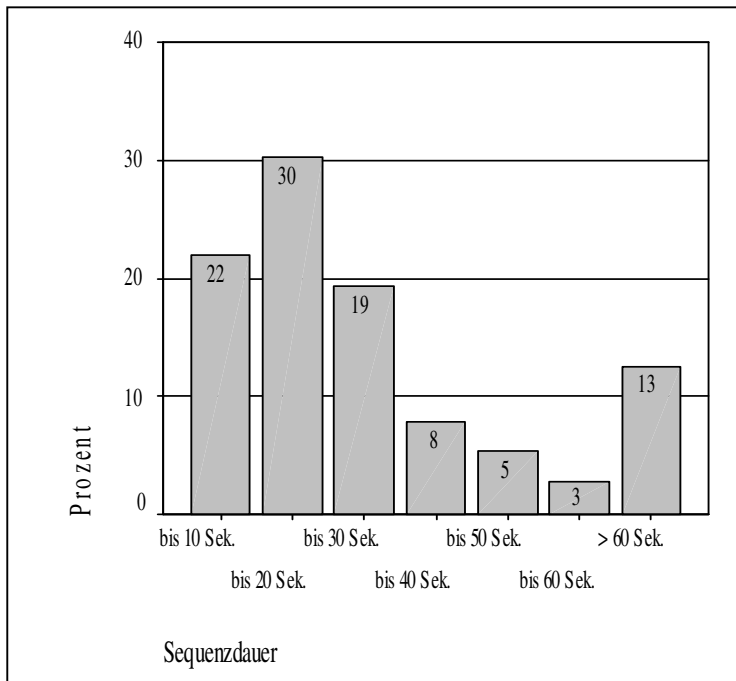


Abb. III/4.1-1: Verteilung der Spieldauern

Die Dauer einer Sequenz ist unter anderem abhängig von der Anzahl ihrer Einzelelemente. Bei der Berechnung der Rangkorrelation nach Spearman ergab sich eine mittlere Korrelation ($r = 0,521$), die auf dem Niveau von 0,01 signifikant ist.

So beinhalten die längsten Spielsequenzen die meisten Einzelereignisse, kürzere Spielsequenzen bestehen aus entsprechend weniger Verhaltenselementen. Die kürzesten beobachteten Spielsequenzen bestanden aus 2 Teilen, die längste dokumentierte Sequenz umfasste 19 Einzelelemente. Die überwiegende Mehrheit der Spielsequenzen beinhaltete jedoch nicht mehr als 4 Bestandteile. Im Durchschnitt konnten in einer Sequenz 3,43 Spielereignisse festgestellt werden. Spielsequenzen mit mehr als zehn und maximal 19 Teilen wurden nur vereinzelt beobachtet.

Sequenzteile	Häufigkeit	Prozent %
2	210	44,9
3	101	21,6
4	67	14,3
5	34	7,3
6	20	4,3
7	12	2,6
8	8	1,7
9	6	1,3
10	4	0,9
11	1	0,2
12	2	0,4
13	1	0,2
17	1	0,2
19	1	0,2
Gesamt	468	100,0

Tab. III/4.1-1: Anzahl x-teiliger Sequenzen.

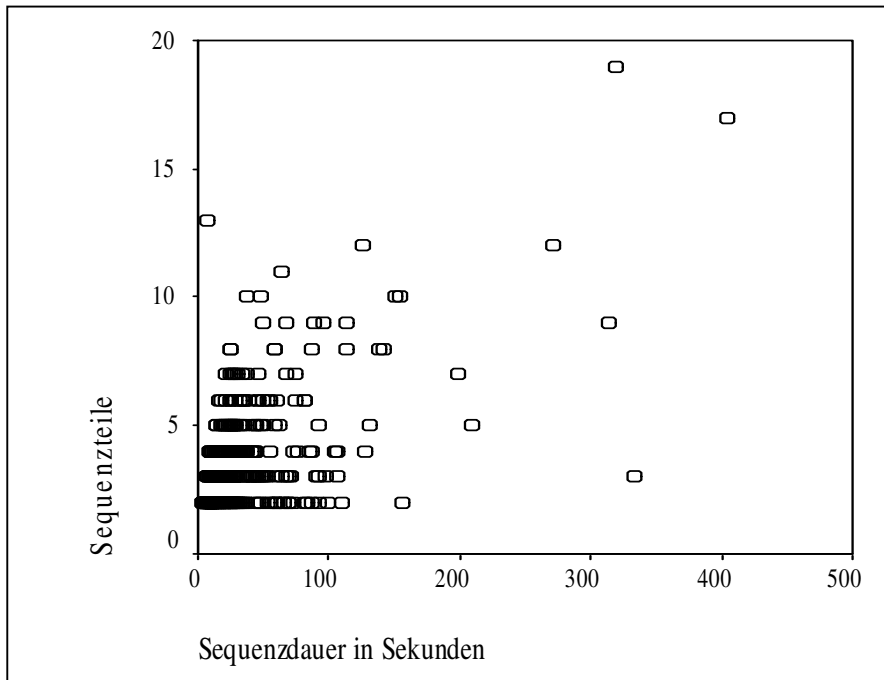


Abb. III/4.1-2: Streudiagramm: Dauer der Spielsequenzen und Zahl der Sequenzteile.

4.2 Spielkategorien innerhalb der Sequenzen

Innerhalb der Sequenzen wurden nahezu ausnahmslos Verhaltensweisen des Sozialspiels (raufen und verfolgen) beobachtet. Nicht in jedem Fall traten hierbei das „Raufen mit“ resp. das „Verfolgen von“ Artgenossen abwechselnd (raufen – verfolgen – raufen) auf. Häufig trat auch dasselbe Verhaltenselement mehrfach hintereinander auf, nämlich in Fällen, in denen Beginn und Ende der aufeinander folgenden Spielereignisse durch eine Veränderung in der Anzahl der Spielteilnehmer oder der beteiligten Altersklassen¹²¹ definiert waren.

Insgesamt ist die Häufigkeit, mit der die beiden Hauptelemente „raufen“ (54 %) und „verfolgen“ (45 %) auftreten, in etwa ausgeglichen. Verhaltensweisen, die nicht dem Sozialspiel zugeordnet werden, hatten lediglich einen geringen Anteil (1 %) an den Spielsequenzen.

Verhaltensweise	Häufigkeit	Prozent
Verfolgen	725	45,1
Raufen	863	53,7
Schwingen am Seil	7	0,4
Spiel mit Schlamm	1	0,1
Hochwerfen von Objekten	2	0,1
Drehen / Rollen von Objekten	7	0,4
Schlagen von Objekten	1	0,1
Gesamt	1606	100,0

Tab. III/4.2-1: Häufigkeit dokumentierter Verhaltensweisen innerhalb von Sequenzen.

¹²¹ Für eine exakte Definition der Altersklassen siehe Kapitel „Identifizierung der Tiere“

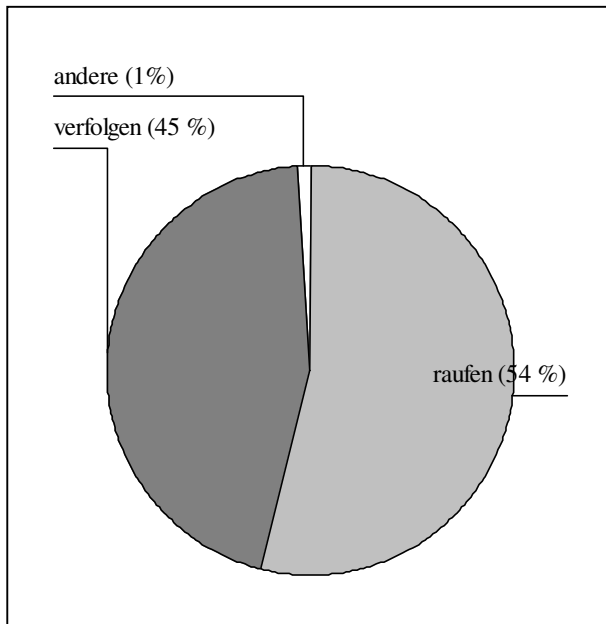


Abb. III/4.2-1: Verhaltenskategorien innerhalb von Spielsequenzen.

In allen dokumentierten Fällen folgte auf objektbezogenes Spiel ein Element des Sozialspiels, unabhängig davon, ob das Objekt transportabel war oder nicht.

Beispiel: Objekt nicht transportabel

Ein Subadulter hält sich mit den Hinterextremitäten und dem Greifschwanz an einem waagrecht hängenden Seil fest. Körper und Arme hängen herab, die Hände berühren knapp den Boden (Objektspiel mit Seil). Ein ebenfalls subadulter Artgenosse nähert sich, springt vom Boden hoch und prallt gegen das hängende Tier. Beide fallen zu Boden und beginnen sofort zu raufen (Sozialspiel).

In anderen Beispielen geht das Spiel mit tragbaren Objekten (z.B. das Spiel mit Kunststoff-Behältern) – nach erfolgreicher Spielaufforderung – in Sozialspiel über. In keinem der beobachteten Fälle löste dagegen ein objektbezogenes Verhalten ein anderes, ebenfalls auf ein Objekt gerichtetes Verhalten ab, während ein Wechsel von einem Sozialspielverhalten zum nächsten (raufen – verfolgen – raufen) häufig zu beobachten war.

Im Verlauf einer Sequenz verändert sich häufig die Anzahl teilnehmender Spielpartner, neue Tiere stoßen hinzu, andere beenden das Spiel. Auch die im Spiel vertretenen Altersklassen sind variabel.

Ereignisse	Verhaltensablauf	Kurzformel
Ereignis 1	Zwei subadulte Tiere beginnen eine Rauferei. [Für Definitionen der verschiedenen Altersklassen (juvenil, subadult, adult) vgl. Kapitel II/1.7 Altersklassifizierung.]	(Beginn des Spiels) 2 SU, raufen
Ereignis 2	Nach einigen Sekunden springt ein juveniles Tier hinzu und wird sofort ins Spiel einbezogen.	2 SU, 1 JU, raufen
Ereignis 3	Eines der subadulten Tiere löst sich aus der Rauferei und läuft los. Sofort folgen die beiden Spielpartner. Ein weiteres subadultes Tier bemerkt die Verfolgungsjagd und gesellt sich hinzu.	3 SU, 1 JU, verfolgen
Ereignis 4	Das juvenile Tier kann das hohe Tempo nicht halten und beendet die Verfolgung.	3 SU, raufen
Ereignis 5	Das zuvor laufende Tier sieht sich um und wird von dem dahinter laufenden Artgenossen angesprungen. Beide raufen am Boden miteinander. Das dritte beteiligte Tier erreicht seine Spielpartner kurz darauf, wendet seine Aufmerksamkeit jedoch einem in der Nähe liegenden Objekt zu.	2 SU, raufen
Ereignis 6	Eines der beiden raufenden subadulten Tiere löst sich aus der Umklammerung des Partners und läuft los. Dieser nimmt die Verfolgung auf, wird dann jedoch von einem Kleinvogel abgelenkt, der durch das Gehege fliegt.	2 SU, verfolgen (Ende des Spiels)

Tab. III/4.2-2: Beispiel einer Spielsequenz.

Während der vorliegenden Studie wurden etwa gleich viele Spielereignisse innerhalb von Sequenzen, wie allein stehend, beobachtet (54 % vs. 46 %). Obwohl der Anteil von Spielereignissen, welche in Sequenzen eingebunden waren, leicht erhöht ist, lässt diese Verteilung den Schluss zu, dass weder das Sozial- noch das Solitärspiel eine – gegenüber der jeweils anderen Spielvariante – hervorgehobene Rolle im Spielverhalten von *Cebus apella* inne hat. Mit anderen Worten: Sozial- und Solitärspiel sind innerhalb des dokumentierten Spielrepertoires annähernd gleichbedeutend. Der Vergleich mit mehr Kapuzinergruppen als den hier untersuchten sollte zukünftig die Bedeutung des Sozialverbandes für das Kapuziner(Sozial-)spiel näher beleuchten, insbesondere die Abhängigkeit des Spielrepertoires von der Stabilität des Sozialverbandes und dem jeweiligen Gehegeinventar.

Die statistische Auswertung der vorliegenden Studie zeigte zudem einen signifikanten Zusammenhang zwischen der Dauer einer Spielsequenz und der Anzahl ihrer Einzel-elemente: Die längsten Sequenzen enthielten die meisten Einzelelemente. Es ist anzunehmen, dass die Gesamtlänge der Spielsequenzen auch von der Anzahl vorhandener potentieller Spielpartner abhängig ist (vgl. Kapitel III/5.3 Spielhäufigkeit (Altersklassen)), denn die Dokumentation für vorliegende Studie erbrachte in einer kopfstarken Kapuzinergruppe einen hohen Anteil von Elementen des Sozialspiels. Der Anfang eines neuen Sequenzteils wurde hierbei durch Änderungen in der Teilnehmerzahl – und weniger durch häufige Wechsel der gezeigten Spielkategorie – bestimmt. Da solche Verlängerungen einer Spielsequenz durch wiederholten Teilnehmerwechsel nur in

Gruppen mit zahlreichen „spielwilligen“ Artgenossen möglich ist, deuten diese Ergebnisse auf eine Relevanz des Vorhandenseins potentieller Spielpartner hin, welche jedoch durch weitere Studien in kleineren Kapuzinertrupps verifiziert werden muss.

5. Forschungsergebnisse und Diskussion

5.1 Unterschiede im Spielverhalten (Focusgruppe versus Laborgruppen)

Frühere Studien (GEHRING 1976, VISALBERGHI & GUIDI 1998) dokumentierten jeweils zehn Spielkategorien für *Cebus apella* in Laborhaltung¹²². PAUKNER & SUOMI (2008) nennen 4 Kategorien und 6 Varianten. Hierbei wurden jeweils die Bezeichnungen der beobachteten Spiele, jedoch keine exakte Beschreibung publiziert.

Im Rahmen vorliegender Studie konnten für Kapuzineraffen in Zoonhaltung 26 verschiedene Spielkategorien mit insgesamt 52 untergeordneten Varianten dokumentiert werden. Das Spiel von *Cebus apella* in Zoonhaltung stellt sich somit erheblich variantenreicher dar, als bisher aus Laborstudien bekannt.

Dieses Ergebnis bestätigt einen Unterschied in den Ergebnissen zum Spielverhalten von *Cebus apella* in Zoo- und Laborhaltung.

Autor	Beschriebenes Spiel	Anzahl der Kategorien und Varianten
GEHRING (1976) 4 untersuchte Tiere, Labor	Hochwerfen Schlagen Einwickeln Wasserhahn drücken Waschen Befüllen Einweichen Betasten Klettern Balgen	10 Kategorien, keine Varianten
VISALBERGHI & GUIDI (1998) 9 untersuchte Tiere, Labor	<i>Sozialspiel:</i> Kämpfe Ringen Jagen andere Interaktionen <i>Solitärspiel:</i> Objektspiel (Schlagen, Werfen, Reiben, Hineinstecken) Akrobatik auf Bäumen andere Aktivitäten (rutschen)	10 Kategorien, keine Varianten

¹²² Siehe detaillierte Ausführungen in Kapitel I./4.Spiel im Tierreich

<p>PAUKNER & SUOMI (2008)</p> <p>11 untersuchte Tiere, Labor, Außengehege</p>	<p><i>Sozialspiel:</i> Ringen Jagen</p> <p><i>Objektspiel:</i> Orale oder manuelle Erkundung von Metall- oder Kunststoffmanipulanda Spiel auf Bäumen (schnelle, akrobatische und/oder übertriebene Bewegungen, einschließlich Salti, am eigenen Schwanz hängen, etc.)</p>	<p>4 Kategorien, 6 Varianten</p>
<p>Vorliegende Studie</p> <p>30 untersuchte Tiere, Zoo</p>	<p><i>Solitärspiel:</i> Drehung um die eigene Achse (6) Purzelbäume (2) Kopfstand (1)</p> <p><i>Objektspiel:</i> Schwingen am Seil (7) Schlagen von Objekten (3) Spiel mit Schlamm (3) Hochwerfen von Objekten (3) Drehen/Rollen von Objekten (3) Wischen im Wasser (4) Rotation um Objekte (1) Wischen im Sand (4) Selbsttränke drücken (1)</p> <p><i>Sozialspiel:</i> Verfolgen (1) Raufen (1) Verfolgungslaufen (1) Spiele im Bettlaken (?)</p> <p><i>Individuelle Spiele</i> Kopfhaare nass machen (1) Versteckspiele (1) Schüssel auf den Kopf (1) Ast im Maul (1) Auf der Stelle springen (1) Erde auf den Kopf legen (1) Springen über ein Objekt (1) Objekte unter Wasser drücken (1) Ins Netz rutschen (1) Schlittern am Boden (1) Rutschen auf Stahlträger (1)</p>	<p>27 Kategorien, 52 Varianten</p>

Tab. III/5.1-1: Publierte Spielkategorien. Zahlen in Klammern geben die Anzahl untergeordneter Varianten wieder.

5.1.1 Diskussion

Zum Beurteilen der Unterschiede in den dokumentierten Resultaten zwischen Zoo- und Laborgruppen musste zunächst kritisch betrachtet werden, ob die Ergebnisse der früheren Studien für einen Vergleich herangezogen werden konnten. Wie vorausgehend beschrieben (siehe Kapitel I/4. Spielverhalten im Tierreich), sind die Ergebnisse von GEHRING (1976) kritisch zu sehen, da die dokumentierten Verhaltensweisen nicht ausreichend auf ihre Zugehörigkeit zum echten Spiel hin überprüft worden waren. Ein nachträgliches Überprüfen und ein Abgleich mit der aktuellen Definition von „Spiel“ scheiterte unter anderem an den unzureichenden Beschreibungen der Bewegungsabläufe, welche der Studie zugrunde lagen. VISALBERGHI & GUIDI (1998) grenzten zwar Objektspiel von Objektgebrauch ab¹²³, verzichteten jedoch ebenfalls auf eine Darstellung der einzelnen Aktionen, so dass auch hier ein nachträgliches Fremdbeurteilen schwierig ist. Es wurde jedoch angenommen, dass frühere Bezeichnungen wie „Ringen“ oder „Hochwerfen“, das beschriebene Verhalten ausreichend präzise charakterisieren und dass es sich hierbei um Verhaltensweisen handelt, die in ähnlicher Form auch in der Schweriner Focusgruppe dokumentiert werden konnten. Vor diesem Hintergrund erfolgte die Bewertung der Variantenhäufigkeit in den verschiedenen Studiengruppen (GEHRING 1976, VISALBERGHI & GUIDI 1998, PAUKNER & SUOMI 2008) durch einfaches Auszählen der verschiedenen genannten Ausdrucksformen des Kapuzinerspiels. Jede Bezeichnung, die in früheren Studien publiziert wurde, wurde hierbei als eine vollwertige Spielkategorie gewertet. Im Ergebnis zeigte sich, dass innerhalb der Focusgruppe mehr Spielkategorien dokumentiert worden waren als in vorangegangenen Studien in Laborgruppen.

Die Gründe hierfür liegen möglicherweise darin, dass das Verhalten des Gehaubten Kapuzineraffen zuvor jeweils nur kurzzeitig auf den Spielaspekt hin erforscht wurde¹²⁴, das Verhalten der Focusgruppe dieser Studie hingegen in einer Langzeituntersuchung (vgl. Abschnitt II. Material und Methode). Unter Umständen ist die große Anzahl entdeckter Spielkategorien ein Resultat der langen Beobachtungszeit.

Eine weitere Erklärung bietet die fehlende Fokussierung einiger früherer Studien (GEHRING 1976, CAROSI & VISALBERGHI 2002) auf das Spielverhalten, die dazu führte, dass die exakte Beschreibung eines anderen Verhaltenskomplexes im Vordergrund stand. In dieser Hinsicht ist für frühere Studien, bedingt durch die abweichende Fragestellung – keine der Studien behandelte ausschließlich die Frage, wie sich die Einzel-elemente des Spiels bei *Cebus apella* darstellen – eine gewisse Ungenauigkeit in der Wiedergabe möglicher Spielvarianten denkbar. Für Untersuchungen, welche nicht die Erscheinungsformen des Spiels, sondern lediglich sein generelles Auftreten berücksichtigten, wurden in der Regel lediglich weit gefasste Spielkategorien definiert. So wurden in bisher vorliegenden Studien womöglich mehrere Varianten unter einem – publizierten – Begriff zusammengefasst.

Auch die vergleichsweise geringe Anzahl untersuchter Individuen resp. geringe Gruppengröße in bisherigen Studien, kann für die Differenzen in den Ergebnissen verantwortlich sein. VISALBERGHI & GUIDI (1998) untersuchten neun Tiere in drei getrennten Gruppen. Die Autoren belegten einen Anstieg des Sozialspiels mit zunehmender Anzahl möglicher Partnerkombinationen. Mit anderen Worten: Je mehr mögliche

¹²³ vgl. CANDLAND et al. (1978)

¹²⁴ VISALBERGHI & GUIDI (1998): insgesamt 8 Std. 30 min

Spielpartner vorhanden waren, desto häufiger wurde Sozialspiel beobachtet. Basierend auf diesen Erkenntnissen ist möglicherweise die hohe Anzahl möglicher Spielpartner in der kopfstarken Schweriner Focusgruppe (vgl. Kapitel II/1. Die Focusgruppe im Zoo Schwerin) dafür verantwortlich, dass Spiel dort vergleichsweise häufig beobachtet wurde. Allerdings bieten die erwähnten Zusammenhänge allein keine ausreichende Erklärung für den außerordentlichen Variantenreichtum des Spiels der Schweriner Kapuziner im Gegensatz zu den Gruppen anderer, publizierter Studien. Es kann als wahrscheinlich angesehen werden, dass die Beschaffenheit des Gehegeinventars Auswirkungen auf das Auftreten und die Ausprägung des Spielverhaltens von Kapuzineraffen hat: WESTERGAARD & FRAGASZY (1985) wiesen einen Einfluss manipulierbarer Objekte auf die Aktivität von Gehaubten Kapuzineraffen in Laborhaltung nach und schlagen deren Einsatz als Behavioural Enrichment vor. Die Kapuzineraffen des Schweriner Zoos sind – womöglich mehr als die Tiere der Vergleichsgruppen – an wechselnde Objekte gewöhnt. In dieser Gruppe liefert ein sorgfältig überwachttes Enrichment-Programm stetig neue Anreize. Möglicherweise reagieren die Schweriner Kapuzineraffen dadurch besonders aufgeschlossen gegenüber neuen Gegenständen, haben ihre Lebensumwelt in vielfältigerer Weise kennen gelernt und zeigen deshalb ein besonders variantenreiches Spiel.

Eine weitere mögliche Erklärung dafür, dass sich das Spielverhalten der Zoo-Focusgruppe variantenreicher darstellt als bisher von *Cebus apella* aus Laborgruppen bekannt, könnte durch die unterschiedlichen Haltungsbedingungen begründet sein.

VAN WOLKENTEN et al. (2006) beschrieben einen Rückgang einzelner Verhaltensmerkmale (darunter Spiel, aggressive Interaktionen und soziale Fellpflege) bei Gehaubten Kapuzineraffen, welche zeitweise auf deutlich reduziertem Platzangebot¹²⁵ gehalten wurden.

Im Gegensatz dazu nahmen auf sich selbst gerichtete Verhaltensweisen („self-grooming“) zu. Die Autoren vermuteten, dass die Tiere bei beschränktem Platzangebot soziale Begegnungen resp. Zusammenstöße vermeiden, indem sie sämtliche Formen des Sozialverhaltens reduzieren. Ähnliche Beobachtungen machten MOCKRIN & DE WAAL (1998), die bei Innenhaltung mit geringem Platzangebot¹²⁶ ebenfalls einen Rückgang sozialer Interaktionen feststellten. Auch die bereits erwähnte Zunahme des selbstgerichteten Verhaltens wurde von ihnen dokumentiert. Die Autoren vermuteten hier einen Versuch der Stressreduktion. BYRNE & SUOMI (1995) wiesen ebenfalls Verhaltensunterschiede bei juvenilen Gehaubten Kapuzineraffen, abhängig vom vorhandenen Platzangebot, nach, zum Beispiel in der Interaktion mit dem Muttertier oder im Spiel mit Artgenossen: Solitärspiel wurde in Käfigen¹²⁷ häufiger beobachtet als in andersartigen Ausläufen¹²⁸, zudem verbrachten die Tiere in Käfighaltung weniger Zeit mit anderen Gruppenmitgliedern und mehr Zeit allein.

Abgesehen davon weisen die Autoren darauf hin, dass Jungtiere von ihren Müttern

¹²⁵ Während der Experimentierphase stand den beiden Testgruppen (jeweils 19 Tiere) ein Innenkäfig mit einer Grundfläche von 9,7 m² bzw. 7,8 m² zur Verfügung.

¹²⁶ Die Testgruppe bestand aus 18 Gehaubten Kapuzineraffen. In den beiden Versuchsphasen standen den Tieren 10,2 m² bzw. 7,8 m² zur Verfügung.

¹²⁷ Innenhaltung der Tiere in Käfigen von 0,9 x 1,8 x 1,7 m

¹²⁸ Haltung der Tiere in vergleichsweise größeren Arealen: „innen – außen“ (zwei Bereiche, jeweils 2,5 x 3 x 2,5 m) oder „ausschließlich außen“ (rund, 4,2 m hoch, 5 m Durchmesser)

innerhalb der Käfige bevorzugt ventral getragen wurden. In geräumigeren Haltungsformen, in denen eine Fortbewegung über längere Distanzen möglich resp. erforderlich war, wurden die Jungtiere dagegen verstärkt dorsal getragen¹²⁹, was die Autoren als effektiver einstufen.

Beobachtungen an der Focusgruppe in Schwerin zeigten, dass ein solcher ventraler Transport der Neugeborenen stets eine der beiden Vorderextremitäten des Muttertiers beansprucht. Vor allem schwache Jungtiere, z.B. solche, die erst einige Stunden alt sind, werden von ihren Müttern aktiv an die Brust gedrückt, damit sie nicht herunterfallen.

In der Schweriner Focusgruppe, welche ein großzügiges räumliches Angebot nutzt, halten die Weibchen den Nachwuchs zwar unter den beschriebenen Umständen und zum Säugen an ihrer Bauchseite fest, tragen ihn jedoch abgesehen davon auf dem Rücken: In den ersten Lebenstagen nach der Geburt, zur besseren Stabilisierung, im Nacken und quer zu ihrer Körperlängsachse, später parallel zum Körper.



Abb. III/5.1.1-1: Dorsales Tragen des Jungtiers. Position des Traglings in den ersten Lebenswochen: Quer zur Körperlängsachse des Muttertiers.

FRAGASZY et al. (2004) beschrieben dieses Verhalten auch für wildlebende Kapuzineraffen, was darauf hindeutet, dass die dorsale Tragweise diejenige ist, die am ehesten dem speziesspezifischen Verhalten von *Cebus apella* entspricht. Diese Handhabung der Jungtiere kommt dem arborikolen Lebensstil des Kapuzineraffen – welcher zur Eigensicherung freie Extremitäten erfordert – am ehesten entgegen. Eine haltungsbedingte Veränderung dieses grundlegenden Verhaltens ist somit als negativ zu bewerten. Zusammengefasst vermag eine Begrenzung des Raumangebots also nicht nur Verhaltensweisen des Spiels oder der Mutter-Jungtier-Interaktion zu beeinflussen, sondern sie verändert auch das grundsätzliche Bewegungsverhalten, beispielsweise die Tragweise des Nachwuchses. Vor diesem Hintergrund sollte in Erwägung gezogen werden, dass

¹²⁹ vgl. WELKER et al. (1987): Die Autoren beschreiben das charakteristische „quer tragen“ der Neugeborenen durch das Muttertier auch für Laborgruppen. Hier finden sich jedoch keine Angaben zu Gruppengrößen resp. verfügbarem Platzangebot. Der Verweis auf frühere Studien (WELKER 1979, WELKER et al. 1981, WELKER et al. 1983) lässt jedoch darauf schließen, dass es sich bei den beobachteten Jungtieren um Individuen aus mindestens zwei verschiedenen, getrennt voneinander untergebrachten, Gruppen handelte, denen insgesamt ein Raumangebot von 100 m², aufgeteilt in fünf Innenkäfige und zwei Außenkäfige zur Verfügung stand (WELKER 1979).

Kapuziner in Laborhaltung, auch außerhalb der experimentellen Phasen, möglicherweise weniger speziestypische Verhaltensweisen zeigen als Artgenossen in Zoohaltung, sondern vielmehr solche, die durch räumliche Beschränkungen modifiziert wurden – so auch das Spiel.

Zweifelsohne unterscheidet sich auch das Verhalten einer Zoogruppe zum Teil gravierend von dem einer Gruppe in freier Wildbahn¹³⁰, nicht zuletzt aufgrund des fehlenden Nahrungs- resp. Feinddrucks in Menschenobhut. Die Beobachtung von Kapuzinergruppen in Zoohaltung stellt jedoch womöglich, im Gegensatz zu Studien an Laborgruppen, die bessere Alternative für Verhaltensstudien dar, insofern keine wirklich wildlebenden Gruppen zur Verfügung stehen. Die Ergebnisse vorliegender Zoostudie geben nach derzeitigen Erkenntnissen das charakteristische Spielverhalten des Gehaubten Kapuzineraffen so umfangreich wieder, wie es bei einer Studie in artifizierter Haltung möglich ist.

5.2 Spielrepertoire (Jungtiere/Adulte)

Da das Spielverhalten häufig als Erscheinung des Jugendalters (vgl. Kapitel I/4. Spielverhalten im Tierreich) bezeichnet wird, wurde überprüft, ob es Unterschiede im Spielrepertoire junger und adulter Tiere gibt. Der Begriff „junge“ Tiere umfasst hierbei juvenile und subadulte Kapuziner vor der Geschlechtsreife, da Studien an anderen Primatenspezies vermuten lassen, dass sich das ausgeübte Verhaltensrepertoire mit dem Eintritt in das Erwachsenenleben verändert¹³¹.

Eine Häufigkeitsauszählung der dokumentierten Spielereignisse wurde auf Basis der Altersgruppenbeteiligungen durchgeführt: Erfasst wurden hierbei jeweils sämtliche Spielereignisse, an denen ein Tier der betrachteten Altersgruppe beteiligt war. Die Zählung gibt – abgesehen von Kategorien des Solitärspiels – keinen Aufschluss darüber, ob das Tier allein am Spiel beteiligt war oder aus welcher Altersgruppe mögliche Mitspieler stammten. Diese Informationen waren irrelevant, da lediglich dokumentiert werden sollte, welche Altersgruppe beim Ausführen der verschiedenen Spielkategorien beobachtet werden konnte.

Da innerhalb der Focusgruppe unterschiedlich viele Tiere in den jeweiligen Altersgruppen vorhanden waren, durfte die „hohe Spielbeteiligung“ subadulter Tiere nicht als Vergleichsgrundlage herangezogen werden. Aufgrund der hohen Zahl subadulter Tiere in der Focusgruppe ergab sich zwangsläufig ein hoher Wert. Auf Grundlage der reinen Beteiligungswerte durfte daher nicht angenommen werden, subadulte Tiere seien generell häufiger am Spiel beteiligt. Daher wurde für jede Altersgruppe eine „Spielrate pro Tier“ berechnet, die einen vergleichbaren Wert darstellt. Diese Spielrate ergibt sich aus der Anzahl dokumentierter Spielteilnahmen von Kapuzinern einer Altersgruppe an einem bestimmten Verhalten, geteilt durch die Gesamtzahl der Tiere innerhalb dieser Altersgruppe.

¹³⁰ Zum Beispiel sind Kapuzineraffen aus artifizierter Haltung bekannt für ihren Einsatz von Werkzeugen zur Nahrungsbeschaffung. PANGER (1998) registrierte in ihrer Studie zum Werkzeuggebrauch wildlebender Kapuziner (*Cebus capucinus*) hingegen keinen einzigen entsprechenden Fall. FRAGASZY et al. (2004) hingegen liefern Beweise für erfolgreichen Werkzeuggebrauch durch wildlebende *Cebus libidinosus*, weisen jedoch darauf hin, dass die meisten Erkenntnisse durch Beobachtung von Affen in Gefangenschaft erlangt wurden.

¹³¹ vgl. PUSEY (1990)

Für einige Verhaltensweisen ergaben sich für die Spielrate Werte < 1 . Diese Werte werden als „selten“ zusammengefasst, da das betreffende Verhalten nur in Einzelfällen beobachtet wurde.

Des Weiteren wurde eine Verhaltensweise, abhängig von ihrer Spielrate, als „sehr häufig“ / „häufig“ / „gelegentlich“ beobachtet bezeichnet:

- > 60 Sehr häufig
- > 30 Häufig
- > 2 Gelegentlich
- < 2 selten

Spielkategorie	Juvenil 6 Tiere	Subadult 14 Tiere	„Jung“ 20 Tiere	Adult 10 Tiere
Verfolgen	gelegentlich 29 (174)	sehr häufig 64,1 (898)	häufig 53,6 (1072)	gelegentlich 5,8 (58)
Raufen	häufig 56,6 (340)	sehr häufig 92,1 (1289)	sehr häufig 81,45 (1629)	gelegentlich 5,5 (55)
Schwingen am Seil	gelegentlich 21,2 (127)	gelegentlich 18,8 (263)	gelegentlich 19,5 (390)	selten (1)
Rotation um Objekte	selten (1)	gelegentlich 4,2 (59)	gelegentlich 3,0 (60)	selten (4)
Schlagen/rollen mit Schlamm	selten 1,7 (10)	gelegentlich 10,1 (142)	gelegentlich 7,6 (152)	gelegentlich 6,4 (64)
Hochwerfen von Objekten	selten (5)	gelegentlich 3,2 (45)	gelegentlich 2,5 (50)	selten (1)
Wischen im Wasser	nie 0	gelegentlich 6,4 (89)	gelegentlich 6,4 (89)	gelegentlich 2,8 (28)
Drehen / Rollen von Objekten	gelegentlich 2,3 (14)	gelegentlich 6,0 (84)	gelegentlich 4,9 (98)	gelegentlich 1,4 (14)
Purzelbaum schlagen	selten (6)	gelegentlich 1,6 (22)	selten 1,4 (28)	selten (1)
Drehung um die eigene Achse	selten (2)	gelegentlich 3,9 (55)	gelegentlich 2,85 (57)	gelegentlich 3,3 (33)
Schlagen von Objekten	selten (8)	gelegentlich 2,3 (32)	gelegentlich 2,0 (40)	gelegentlich 1,5 (15)

Tab. III/5.2-1: Beteiligung von Individuen verschiedener Altersklassen an den dokumentierten Ereignissen innerhalb der Spielkategorien. Zahlen in Klammern geben die tatsächliche Fallzahl pro Altersklasse wieder, Zahlen ohne Klammern geben die berechnete Spielrate pro Individuum der entsprechenden Altersklasse (s.o.) wieder. Es wurden hierbei nur Werte im ganzzahligen Bereich berücksichtigt. Der Begriff „junge“ Tiere umfasst juvenile und subadulte Kapuziner vor der Geschlechtsreife. Grau unterlegte Felder markieren die Bereiche, in denen sich die Spielraten „junger“ und „adulter“ Tiere unterscheiden.

Verhaltensweisen, die junge Tiere häufiger ausführen als adulte:

1. Hochwerfen von Objekten
2. Rotation um Objekte
3. Schwingen am Seil
4. Raufen
5. Verfolgen

Verhaltensweisen, die von jungen und adulten gleich häufig ausgeführt werden:

1. Schlagen von Objekten
2. Drehung um die eigene Achse
3. Purzelbaum
4. Drehen / Rollen von Objekten
5. Wischen im Wasser
6. Schlagen / Rollen von Schlamm

5.2.1 Diskussion

„Junge“ Tiere (Def. s.o.) sind häufiger in Variationen des Sozialspiels (raufen, verfolgen) involviert als adulte Tiere. Eine mögliche Erklärung könnte die hohe Bedeutung von Sozialspiel für die Entwicklung der Bewegungsfähigkeit, der suffizienten Kommunikation und der sozialen Beziehungen¹³² sein. Für juvenile Tiere ist Sozialisation überlebenswichtig. Sie brauchen daher den häufigen Kontakt zu Artgenossen, um sich später innerhalb des Sozialgefüges zurecht zu finden¹³³. Das Lernen sozialer Regeln innerhalb der Gruppe besitzt eine wichtige Funktion während der Entwicklung junger Primaten, desgleichen die Möglichkeit, durch Versuch und Irrtum resp. von Erfolg und Misserfolg zu lernen oder Verhaltensabläufe sowie motorische Fähigkeiten durch Übung zu verfeinern¹³⁴. Zudem treten im Spiel Verhaltenselemente und Bewegungsmuster auf, die in anderen Kontexten mit Ernstbezug ausgeführt werden¹³⁵ (siehe Kapitel I/4. Spielverhalten im Tierreich).

In den vergleichsweise wenigen dokumentierten Fällen, in denen adulte Tiere beim Sozialspiel beobachtet wurden, war auffallend häufig dasselbe adulte Männchen („Djajo“, geb. 2000) beteiligt. Dieses Individuum zeigte bereits sämtliche morphologischen Merkmale eines adulten Tieres und wurde daher dieser Altersklasse zugeordnet, verhielt sich jedoch häufig „jugendlich“¹³⁶. So wurde wiederholt beobachtet, wie das Tier subadulte Artgenossen zum Spiel aufforderte, oder spontan an bereits stattfindenden Raufereien oder Verfolgungsjagden teilnahm. Möglicherweise ist die starke Dominanz des Gruppenoberhauptes ein Grund für dieses plakativ „nicht adulte“ Verhalten. Die Beobachtungen an der Focusgruppe bestätigen eine starke Verbundenheit der Sozialgruppe mit dem männlichen Alphetier, wie BYRNE et al. (1996) sie beschreiben. Im Fall eines Konfliktes oder eines Versuchs der Rangübernahme durch einen offensichtlich schwächeren Konkurrenten wird bei Gehaubten Kapuzinern das aktuelle Gruppenoberhaupt durch die Sozialgruppe bestärkt, indem alle Tiere gemeinsam aggressiv gegen den „Eindringling“ vorgehen. WELKER et al. (1981) bescheinigte *Cebus apella*

¹³² vgl. Fagen (1993)

¹³³ vgl. Bekoff (2001)

¹³⁴ vgl. Pereira (1993)

¹³⁵ BEKOFF (2001) nennt in diesem Zusammenhang: Beutegreifverhalten, Fluchtverhalten und Kopulation.

¹³⁶ Das Verhalten des adulten Tieres war dem von halbwüchsigen Artgenossen ähnlicher als dem von adulten.

ein ausgeprägtes „Gruppenbewusstsein“¹³⁷, das fremden oder ausgestoßenen Individuen keine Annäherung erlaubt. Es ist denkbar, dass das für adulte Tiere eher untypische Verhalten des jungen Schweriner Männchens eine gewisse Absichtslosigkeit anzeigt, mit anderen Worten: Das „jugendliche“ Verhalten des adulten Tieres stellt einen Schutz gegenüber der Gruppe dar und impliziert: „Ich bin noch jung und habe keine Ambitionen.“ Es erscheint sinnvoll, dass heranwachsende Kapuziner eine Auseinandersetzung mit dem Gruppenoberhaupt umgehen, vor allem in artifizierlicher Haltung, wo, im Gegensatz zu Gruppen in freier Wildbahn ein Abwandern halbstarker Männchen nicht möglich ist. Wie bei vielen Primatenspezies stellt auch hier die Phase nach einer aggressiven Interaktion eine riskante Phase, vor allem für den Empfänger der Aggressionen, dar. Individuen, die aus einer Auseinandersetzung als Verlierer hervorgehen, werden in vielen Fällen während einer begrenzten Zeitspanne, die auf die Auseinandersetzung folgt, erneut attackiert¹³⁸.

Gestützt wird diese Theorie des „Jüngeremachens“ dadurch, dass die aggressiven Vorgänge gegen besagtes Männchen nach Beendigung der Beobachtungen für vorliegende Studie stark zunahmten. Die Vermutung, dass die gesamte Gruppe den Status des dominanten Männchens unterstützt, bestätigte sich. Die Attacken dauerten an und fanden ihren Höhepunkt im Ausschluss des jüngeren Männchens aus der Sozialgruppe, so dass dieses schließlich aus der Gruppe entfernt werden musste. Warum ausgerechnet dieses und nicht eines der anderen älteren Männchen innerhalb der Gruppe das Ziel von Attacken wurde, blieb jedoch unklar. Eine mögliche Erklärung bietet vielleicht seine Körperstatur, welche der des adulten Männchens in Größe und Proportionen ähnelte und das jüngere Tier womöglich älter erscheinen ließ, als es tatsächlich war.



Abb. III/5.2.1-1: „Djojo“ (geb. 2000): Habitus ähnelt dem des adulten Männchens der Focusgruppe (vgl. Abb. III/5.2.1-2).

¹³⁷ WELKER et al. (1981) versteht unter „Gruppenbewusstsein“ bei *Cebus apella* einen Zustand nach längerer gemeinsamer Haltung, unter dessen Einfluss bestehende Feindschaften zwischen Individuen bei Anwesenheit „gemeinsamer Feinde“ resp. „fremder Individuen“ überlagert werden. Dies führt unter anderem zu gemeinschaftlichem Drohen und Kämpfen.

¹³⁸ vgl. AURELI et al. (2002)



Abb. III/5.2.1-2: „Erich“: Das adulte Männchen der Focusgruppe.

Abgesehen von Verhaltenselementen des Sozialspiels werden auch Elemente anderer Spielbereiche häufiger von jungen Tieren ausgeführt als von adulten: Das Hochwerfen von Objekten, das Rotieren um Objekte und das Schwingen am Seil seien hier genannt.

Innerhalb der Gruppe „junger“ Tiere ist jedoch auffällig, dass einige Verhaltenskategorien bei juvenilen Tieren, im Gegensatz zu subadulten, so gut wie nie beobachtet wurden. Zu diesen Verhaltensweisen gehören das Rotieren um Objekte (einmal beobachtet), das Wischen im Wasser (nie beobachtet) und Drehung um die eigene Achse (zweimal beobachtet). Das „Schwingen am Seil“ wird jedoch von juvenilen und subadulten Tieren in ähnlicher Häufigkeit ausgeübt.

Möglicherweise ist die erst geringere körperliche Entwicklung juveniler Kapuziner und ihre eingeschränkte Fähigkeit, komplexe Manipulationen auszuführen, ein Grund hierfür. Drehungen um die eigene Achse oder das Rotieren um ein Objekt erfordern einen gut entwickelten Gleichgewichtssinn und die Fähigkeit, alle Extremitäten koordiniert zu bewegen. Das Schwingen am Seil stellt jedoch eine Variante des Objektspiels dar, für welche die genannten Fähigkeiten in geringerem Maße erforderlich sind. Das Festhalten an einem Seil kräftigt die Muskulatur und trainiert die Bewegungskoordination. Die juvenilen Tiere der Focusgruppe wurden beinahe ausschließlich an Seilen spielend beobachtet, die maximal 1 m über dem Boden hingen. Ein Sturz aus solch einer Höhe (z.B. bei nachlassender Kraft in den Extremitäten oder aber wenn das Seil beim Greifen verfehlt wurde) stellt bei derart geringen Fallhöhen kein hohes Verletzungsrisiko dar. Auch zeigten die juvenilen Tiere keine Spiele am Seil, die ein weites Hin- und Herschwingen des Seiles beinhalteten, sondern in fast allen Fällen lediglich kurzzeitiges Hängen am Seil bei Festhalten mittels Extremitäten oder Schwanz. Es darf also angenommen werden, dass das Bevorzugen der tief hängenden Seile durch die juvenilen Tiere einen gefahrenpräventiven Hintergrund hat. Diese Annahme wird durch die Tatsache gestützt, dass im Gegensatz zu juvenilen Tieren die Subadulten der Focusgruppe in beinahe allen Fällen bei dem Nutzen höher hängender Seile und beim Ausführen bewegungsaktiver Spiele (z.B. kräftiges Schwingen des Seils in einem weiten Radius) beobachtet wurden.

5.3 Spielhäufigkeit (Altersklassen)

An einem Ereignis des Sozialspiels nehmen häufig Individuen aus mehr als einer Altersklasse teil (z.B. bei Raufereien zwischen Subadulten und Juvenilen). An Ereignissen des Solitär- bzw. Objektspiels ist jeweils nur ein Tier, und entsprechend lediglich eine Altersklasse beteiligt. Zur Prüfung der Hypothese wurde ausgewertet, ob im Rahmen der Datenaufnahme mehr Spielereignisse dokumentiert worden waren, an denen junge Kapuziner – der Altersklasse „juvenil“ oder „subadult“ angehörend – teilnahmen als adulte Tiere. Ausschlaggebend war hierbei lediglich eine Beteiligung am Spiel generell, unabhängig davon, ob es sich um Sozial-, Solitär- oder Objektspiel handelte.

Das Überprüfen der Mehrfachantworten im Hinblick auf die am Spiel beteiligten Altersklassen erfolgte mittels einer Häufigkeitstabelle für dichotome Setvariablen. Hierbei ist zu beachten, dass an einem Spielereignis, wie beschrieben, mehr als ein Kapuziner bzw. Individuen aus mehr als einer Altersklasse beteiligt sein können.

Deutlich trat ein vergleichsweise hoher Anteil an Spielereignissen mit Beteiligung junger Tiere hervor: In 84,7 % der ausgewerteten Spielereignisse war mindestens ein subadultes Tier beteiligt. Jüngere Tiere der Altersklasse „juvenil“ nahmen an 19,5 % der ausgewerteten Ereignisse teil. Die geringste Spielbeteiligung wurde für adulte Kapuzineraffen festgestellt: Lediglich 7,8 % der dokumentierten Fälle zeichnet eine Teilnahme erwachsener Individuen aus.

	Beteiligung juveniler Tiere		Beteiligung subadulter Tiere		Beteiligung adulter Tiere	
	Häufigkeit	Prozent	Häufigkeit	Prozent	Häufigkeit	Prozent
Ja	687	19,5 %	2978	84,7 %	274	7,8 %
Nein	2831	80,5 %	540	15,3 %	3244	92,2 %
Spielrate	114,5		212,7		27,4	

Tab. III/5.3-1: Beteiligung der Tiere verschiedener Altersklassen an der Gesamtheit der Spielereignisse.

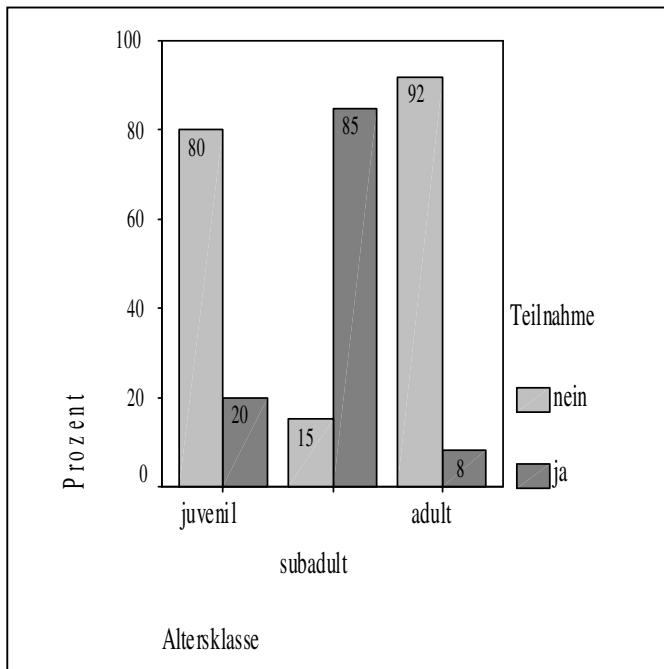


Abb. III/5.3-1: Teilnahme von Tieren verschiedener Altersklassen an den dokumentierten Spielereignissen.

Berechnungen des Likelihood-Ratio-Tests überprüften, ob sich die Anzahl dokumentierter Spielbeteiligungen zwischen den Altersgruppen (juvenil, subadult, adult) signifikant unterscheidet. Außerdem fasste das Verfahren der Backward-Elimination versuchsweise jeweils zwei Altersgruppen zusammen und wiederholte den Test auf Unterschiede. Die Ergebnisse zeigten eine signifikante Verschiedenheit der Beteiligung am Spiel zwischen allen drei Altersgruppen (G-Square: 130051673.740, $df = 2$, $\chi^2 = 5.991$, $p < 0,05$). Diese deutlichen Abweichungen von einer Gleichverteilung zwischen den Gruppen belegen einen Zusammenhang zwischen dem Alter der Kapuziner und ihrer Teilnahme am Spiel. Das experimentelle Zusammenfassen jeweils zweier Altersgruppen bestätigte dieses Ergebnis:

1. Es wurden signifikant mehr Spielereignisse dokumentiert, an denen subadulte Tiere beteiligt waren, als solche, an denen Juvenile teilnahmen (G-Square: 1060.095, $df = 1$, $\chi^2 = 3.841$, $p < 0,05$);

d.h.: Beteiligung Subadulter > Beteiligung Juveniler

2. Es traten signifikant mehr Spielereignisse auf, an denen juvenile Tiere beteiligt waren als solche, an denen Adulte teilnahmen (G-Square: 207.812, $df = 1$, $\chi^2 = 3.841$, $p < 0,05$);

d.h.: Beteiligung Juveniler > Beteiligung Adulter

3. Es konnten signifikant mehr Spielereignisse nachgewiesen werden, an denen subadulte Tiere beteiligt waren, als solche, an denen adulte teilnahmen (G-Square: 2386.161, $df = 1$, $\chi^2 = 3.841$, $p < 0,05$);

d.h.: Beteiligung Subadulter > Beteiligung Adulter

Gesamt: subadult > juvenil > adult

Fazit: Es gilt als bewiesen: „Spielverhalten von Kapuzinern in artifizierlicher Haltung variiert je nach Altersklasse“.

5.3.1 Diskussion

Die für andere Primatenspezies dokumentierte hohe Spielbeteiligung junger Tiere, im Gegensatz zu älteren Artgenossen, konnte für *Cebus apella* bestätigt werden. Wie erwartet zeigten adulte Tiere die geringste Beteiligung an den dokumentierten Spielereignissen. Die höchste Spielbeteiligung zeigten beim Gehaubten Kapuzineraffen allerdings nicht, wie vermutet, die jüngsten Tiere der Gruppe, sondern diejenigen, welche aufgrund von Alter und Habitus als subadult eingestuft worden waren. Trotzdem bestätigten die Ergebnisse eine höhere Spielbeteiligung noch nicht erwachsener Tiere. Eine geringere Spielaktivität bei adulten Primaten wurde bereits für Schimpansen (*Pan troglodytes*) beschrieben. PUSEY (1990) stellte fest, dass die Tiere ab dem Eintritt ins Erwachsenenleben¹³⁹ weniger spielen.

Wie erwartet waren die adulten Kapuzineraffen der Focusgruppe an den wenigsten Spielereignissen beteiligt, allerdings zeigten nicht die juvenilen Tiere die höchste Beteiligung am Spiel, sondern deren ältere subadulte Artgenossen. Insgesamt bestätigen die Ergebnisse die Annahme, dass „junge“ Tiere, welche die Geschlechtsreife noch nicht erlangt haben, an mehr Spielereignissen teilnahmen als Tiere nach Erreichen der Geschlechtsreife.

Der Grund, warum weniger Spielereignisse unter Juvenilenbeteiligung als unter Beteiligung Subadulter auftraten, liegt möglicherweise darin, dass juvenilen Tieren die Koordinationsfähigkeit fehlt, die erforderlich ist, um komplexe manipulative Abläufe (wie sie z.B. während des Objektspiels stattfinden) auszuführen.

Auch die Elemente des Solitärspiels (Drehungen um die eigene Achse oder Purzelbäume) erfordern ein hohes Maß an Körperbeherrschung, die ein juveniler Affe mangels Übung noch nicht zu leisten vermag: Die Exploration der Umgebung beginnt bei *Cebus apella* etwa im zweiten Lebensmonat, wird jedoch erst im Alter von vier Monaten dauerhaft betrieben. Gleichzeitig beginnen die Tiere mit der zunehmend komplexeren Handhabung von Nahrungsmitteln oder Objekten der Umgebung¹⁴⁰. Das Beherrschen feinmotorischer Manipulationen sowie das notwendige Durchhaltevermögen sind erst mit Ende des ersten Lebensjahres so weit entwickelt, dass sie sich danach nur noch wenig verändern¹⁴¹.

Juvenile Tiere der Schweriner Focusgruppe wurden zudem dabei beobachtet, wie sie spielenden Subadulten – insbesondere bei Verfolgungsjagden – mit mehreren kurzen Sprüngen folgten, die Spielgruppe jedoch nicht einzuholen vermochten und schließlich den Versuch am Spiel teilzunehmen abbrachen. Da sehr junge Tiere, im Gegensatz zu

¹³⁹ Den Beginn der Pubertät definiert die Autorin für *Pan troglodytes* wie folgt: Kennzeichnend für männliche Tiere ist das Testikular-Wachstum sowie das Auftreten von Ejakulationen in einem Lebensalter von ca. 9 Jahren. Weibchen zeigen mit ca. 8 Jahren die ersten Sexuelschwellungen.

¹⁴⁰ vgl. BYRNE & SUOMI (1995)

¹⁴¹ vgl. FRAGASZY & ADAMS-CURTIS (1997)

ihren subadulten Artgenossen, über weniger Körperkraft verfügen¹⁴², kann offenbar nicht jede Spielabsicht in die Tat umgesetzt werden.

Nach GATTERMANN (2006) stabilisiert das Spiel unter anderem die Rangordnung innerhalb einer sozialen Gruppe (vgl. Kapitel I/4. Spielverhalten im Tierreich). Es ist anzunehmen, dass diese Aussage für *Cebus apella* zutrifft.

Die geringe Spielrate adulter Tiere könnte in der fehlenden Notwendigkeit begründet liegen, die eigene Rangposition zu ermitteln resp. zu erhalten. GATTERMANN (2006) weist insbesondere darauf hin, dass das Sozialspiel einen wichtigen Mechanismus für den Aufbau der Bindungen innerhalb der Gruppe darstellt¹⁴³. Adulte Tiere sind möglicherweise nicht darauf angewiesen, die sozialen Bindungen mit Hilfe des Spiels zu prüfen, zu entwickeln oder zu erhalten. Es ist denkbar, dass bei geschlechtsreifen Tieren andere Mechanismen aktiv sind, z.B. die soziale Fellpflege, welche sich bei *Cebus apella* deutlich von ähnlichem Verhalten anderer Primatenspezies abhebt: PARR et al. (1997) fanden in ihren Untersuchungen zum „Grooming“¹⁴⁴ bei Gehaubten Kapuzineraffen einen Zusammenhang zwischen Rangposition und „Grooming“-Verhalten: Dominante Tiere führen bei subordinaten Artgenossen häufiger aktiv die soziale Fellpflege aus als umgekehrt. Dieses besondere Verhalten wird also gemäß der bestehenden Hierarchie „nach unten hin“ ausgeführt. *Cebus apella* unterscheidet sich somit deutlich von vielen Altweltaffen-Spezies (Catarrhini), bei denen in der Regel verstärkt die subordinaten Tiere nach Gelegenheiten suchen, ein ranghöheres Gruppenmitglied zu „groomen“.

Dessen ungeachtet war dort die soziale Fellpflege trotzdem am häufigsten in Zweiergruppen zu beobachten, deren Individuen eine ähnliche Rangposition innehatten. PARR et al. (1997) vermuten eine mögliche Erklärung für dieses Verhalten im „Ähnlichkeitsprinzip“ nach DE WAAL & LUTTRELL (1986)¹⁴⁵, demzufolge Individuen häufig Bindungen mit Artgenossen eingehen, denen sie (etwa in Bezug auf Alter, Geschlecht, Rang) am meisten ähneln.

Die Ausführungen von PARR et al. (1997) decken sich mit den Beobachtungen an der Schweriner Focusgruppe, in der die adulten, ranghohen Tiere (insbesondere das dominante Männchen) im Vergleich seltener Empfänger des „Groomings“ waren, sondern vorwiegend ihrerseits allogroomend „nach unten hin“ aktiv wurden. Jüngere Individuen der Gruppe boten sich wiederholt durch entsprechende Körperhaltung (u.a. hinlegen) aktiv als „Empfänger“ der sozialen Fellpflege an. Ähnliche Beobachtungen machte IZAWA (1980) bei einer wildlebenden *Cebus apella*-Gruppe: Juvenile Tiere suchten während der Rast den Kontakt zum männlichen Oberhaupt der Gruppe und erbaten das „Grooming“. Das dominante Männchen kam dieser Aufforderung stets uneingeschränkt nach und wies die juvenilen Tiere in keinem Fall ab. Vor diesem Hintergrund wäre in weiterführenden Studien zu prüfen, ob dieses Verhalten der jungen Tiere als eine „Bestätigung“ des eigenen – niedrigeren – Ranges gegenüber einem

¹⁴² Nach FRAGAZY & ADAMS-CURTIS (1997) hängt die Körperkraft juveniler Kapuziner vom zunehmenden Wachstum von Skelett und Muskulatur ab. Hierbei kann eine generelle Gewichtszunahme als Index für muskuläres Wachstum angesehen werden.

¹⁴³ vgl. DOLHINOW (1976)

¹⁴⁴ vgl. HENTSCHEL & WAGNER (2004): Grooming: soziale Fellpflege („lausen“) mit gruppenbindendem Charakter bei Primaten

¹⁴⁵ Die Autoren beschreiben das „Ähnlichkeitsprinzip“ anhand ihrer Untersuchungen zum Verhalten von Rhesusaffen (*Macaca mulatta*).

ranghöheren Artgenossen gewertet werden kann.

Des Weiteren sollte hinterfragt werden, ob erwachsene Tiere bei *Cebus apella* auf Spie-laufforderungen weniger stark resp. seltener positiv reagieren als jüngere Artgenossen oder aber ob sich mit ihrem Eintritt in das Erwachsenenalter die Anzahl der an sie gerichteten Spie-laufforderungen generell verringert.

5.4 Spieldauer

Auf Grundlage der Vorüberlegungen (siehe Kapitel II/4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung) lieferte die multiple Regressionsanalyse folgendes Ergebnis:

	SUM-ABW-QUA	FG	VARIANZ	STAND. ABW.
Regression	13861.1424	9	1540.12693	39.2444509
RESIDUEN	2571.25835	3782	0.67986736	0.82454070
MULTIPLE BESTIMMTHEIT = 0.8435 #				
LNT	:= +1.356059087 * EINS -0.562793366 * Z2			
	+0.259475237 * A4	+0.281805889 * A9	-0.106389574 * A10	
	+0.463726259 * B6	+0.250283101 * B8	+0.696120008 * B9	
	-0.141209735 * S22	;		

(ADSU = a_4 , MORE = a_9 , NA = a_{10})

Die Berechnungen zeigten zwei Grundgruppen, da die Mittelwerte der Zoos Schwerin und Jaderberg aufgrund fehlender signifikanter Unterschiede zusammengefasst werden und denen des Tierparks Greifswald gegenübergestellt werden konnten. In allen anderen Aspekten (Gruppenzusammensetzung, Spielform, Spielfolge) stimmen die beiden Grundgruppen überein: Es gibt keine signifikanten Unterschiede in der Spieldauer von adulten (AD), subadulten (SU) oder juvenilen (JU) Tieren sowie von adulten und juvenilen (ADJU) oder zwei juvenilen (JUJU) Kapuzinern. Ebenso fehlten signifikante Unterschiede in der Dauer der Spielformen Purzelbaum (10), Schwingen am Seil (3) und Verfolgen (1) und beim Fehlen von Raufen (2) als Folgeverhalten von ebenfalls Raufen (2).

Der Wert 1.356059087 lieferte durch Entlogarithmieren den varianzanalytisch bestimmten geometrischen Mittelwert von 3,88 Sekunden für die Spieldauer in der Faktorengruppe:

1. Zoo 1 (Schwerin) und Zoo 4 (Jaderberg) und
2. Adult (AD), Subadult (SU), Juvenil (JU), Adult - Juvenil (ADJU), Juvenil - Juvenil (JUJU) und
3. die Spielformen Purzelbaum (10), Schwingen am Seil (3) und Verfolgen (1) und
4. das Fehlen der Spielfolge Raufen (2), gefolgt von Raufen (2).

Durch Entlogarithmieren des Werts $1.356059087 - 0.562793366 = 0.793265721$ ergab sich ein geometrischer Mittelwert von 2.21 Sekunden für die Spieldauer, geltend für:

1. Zoo 2 (Greifswald) und
2. Adult (AD), Subadult (SU), Juvenil (JU), Adult - Juvenil (ADJU), Juvenil - Juvenil (JUJU) und
3. die Spielformen Purzelbaum (10), Schwingen am Seil (3) und Verfolgen (1) und
4. das Fehlen der Spielfolge Raufen (2), gefolgt von Raufen (2).

Basierend auf diesen Ergebnissen wurden die Ergebnisse zur Spieldauer, in Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren, zu den Grundgruppen in Relation gesetzt:

5.4.1 Spieldauer in Zoos

Die Spieldauer im Zoo Greifswald, im Vergleich zu den beiden anderen Zoos, nicht signifikant voneinander verschieden (siehe oben), konnte durch Entlogarithmieren des Regressionskoeffizienten -0.562793366 ermittelt werden. Der errechnete Wert von 0.569615694 zeigte, dass die mittlere Spieldauer im Zoo Greifswald gerundet nur das 0,57fache derjenigen der beiden anderen Einrichtungen betrug. Mit anderen Worten: Die Spieldauer der Kapuzineraffen in Greifswald war im Durchschnitt 43 % kürzer als die der Tiere in Schwerin und Jaderberg.

5.4.2 Spieldauer und Alterszusammensetzung der Spielgruppen

Im Hinblick auf die Zusammensetzung der Spielgruppen ergab sich bei NA, NAS und NAJ ein Wert von $0.281805889 - 0.106389574 = 0.217910149$. Ein Entlogarithmieren des Ergebnisses brachte 1.243475335 , was belegt, dass die Spieldauer um 24 % länger ist als in der statistischen Vergleichsgruppe, wenn mehr als zwei Tiere am Spiel beteiligt sind und dabei

- Adulte
- Adulte und subadulte
- Adulte und juvenile

Kapuzineraffen fehlen.

Die Logarithmen der geometrischen Mittelwerte sind für SUSU, MORE, NS, NJ und NSJ um 0.281805889 größer. Wiederum lieferte Entlogarithmieren den Faktor, um den sich die Spieldauern dieser Gruppen von denen ihrer Grundgruppe abheben: Die Spiele dauern um das 1.325521397 -fache oder um 33 % länger, wenn

1. zwei Subadulte oder
2. mehr als zwei Tiere unter Beteiligung von
 - a) allen drei Altersgruppen,
 - b) Adulten und Juvenilen,
 - c) Adulten und Subadulten oder
 - d) nur von Adulten

spielen.

Den deutlichsten Unterschied in der Spieldauer zeigten jedoch Spielereignisse, an denen

ausschließlich adulte (ADAD) und subadulte (ADSU) Kapuziner beteiligt waren. An jedem dieser Spielereignisse nahmen lediglich zwei Tiere teil.

Für ADAD und ADSU erhöht sich der logarithmierte geometrische Mittelwert um $0.259475237 + 0.281805889 = 0.541281126$. Entlogarithmieren machte deutlich, dass er damit das 1.718206692-fache dessen beträgt, was beim Spiel von adulten (AD), subadulten (SU) oder juvenilen (JU) Tieren sowie bei Spielpartnerkombinationen von adulten und juvenilen (ADJU) oder zwei juvenilen (JUJU) Kapuzinern beobachtet wurde. Die Spieldauer steigt somit um 72 %, wenn zwei adulte oder ein adultes und ein subadultes Tier gemeinsam spielen.

Altersklassen innerhalb der Spielgruppe	Verlängerung gegenüber Grundgruppe
- mehr als 2 Subadulte und Juvenile - mehr als 2 Juvenile - mehr als 2 Subadulte	+ 24 %
- 2 Subadulte - mehr als 2 Adulte, Subadulte, Juvenile - mehr als 2 Adulte und Juvenile - mehr als 2 Adulte und Subadulte - mehr als 2 Adulte	+ 33 %
- 2 Adulte - Adult und Subadult	+ 72 %

Tab III/5.4.2-1: Verlängerung der Spieldauer gegenüber der statistischen Grundgruppe in Abhängigkeit von der Zusammensetzung der Spielgruppen.

a) Spieldauer bei Beteiligung juveniler Tiere:

Spielen nur zwei juvenile Tiere oder spielt ein adulter Kapuziner mit einem juvenilen, ist die Spieldauer im Vergleich besonders kurz (statistische Grundgruppe). Die Spieldauer steigt um 24 %, wenn

- a) mehr juvenile Tiere
- b) Subadulte Tiere

hinzukommen und dabei die Gruppengröße auf mehr als zwei Spielbeteiligte ansteigt. Eine noch längere Spieldauer (+ 33 % gegenüber der statistischen Grundgruppe) zeigte sich bei Spielereignissen mit zusätzlicher Beteiligung adulter Affen (Spiel Adulter, Subadulter und Juveniler gemeinsam oder Spiel mit mehr als zwei Adulten und Juvenilen).

b) Spieldauer bei Beteiligung subadulter Tiere:

Spielen mehr als zwei subadulte Kapuziner miteinander oder spielen Subadulte mit Juvenilen in Gruppen von mehr als zwei Beteiligten, ist die Spieldauer um 24 % länger gegenüber der statistischen Grundgruppe.

Kommen adulte Affen hinzu (mehr als zwei Adulte, Subadulte und Juvenile oder Adulte und Subadulte) steigt die Spieldauer auf insgesamt + 33 %. Ebenso lange dauert Spiel zwischen Subadulten und Adulten, aber ohne Beteiligung von Juvenilen. Auch Spiel zwischen zwei subadulten Tieren ändert die Spieldauer nicht.

Die längste Spieldauer konnte für Spiele zwischen einem subadulten und einem adulten Kapuziner nachgewiesen werden (+ 72 %).

c) Spieldauer bei Beteiligung adulter Tiere:

Spiele, bei denen ein adultes Tier mit einem juvenilen spielt, gehören zu den kürzesten (statistische Grundgruppe). Spielen adulte Tiere hingegen in Gruppen mit mehr als zwei Spielpartnern, steigt die Spieldauer um 33 %

– und zwar unabhängig davon, welche Altersgruppe sonst noch beteiligt ist.

Spiel dauert am längsten, wenn zwei Adulte miteinander spielen oder ein Adulter mit einem Subadulten.

Im Vergleich der Spiele zweier gleichaltriger Tiere war die Spieldauer am kürzesten, wenn zwei juvenile Kapuziner beteiligt sind (siehe Grundgruppen), spielten 2 Subadulte zusammen, war das Spiel – im Gegensatz zu Ereignissen mit reiner Juvenilbeteiligung – um 33 % länger, und spielten 2 adulte Tiere, dann dauerte es sogar um 72 % länger. Die Kombination Adult – Subadult ist um 72 % länger als die Kombination Adult – Juvenil.

Für den Fall, dass lediglich zwei Tiere am Spiel beteiligt sind, ist Spiel ohne Juvenilbeteiligung also signifikant länger als Spiel mit der Beteiligung juveniler Tiere.

5.4.3 Spieldauer in den Spielkategorien

Um die Unterschiede der jeweils betrachteten Spieldauer in Zusammenhang mit der gezeigten Spielkategorie zu betrachten, wurden die Regressionskoeffizienten 0.463726259, 0.250283101 und 0.696120008 entlogarithmiert und anschließend in Prozentsätze umgerechnet: Die daraus resultierenden Faktoren sind 1.589987652, 1.284388977 und 2.005954501, was einer Zunahme der Spieldauer um 59 %, 28 % und 101 % entspricht:

Entsprechend der zuvor gefundenen Gruppierung der Spielkategorien (siehe Tabelle III/5.4.3-1 unten) und ausgehend von den zuvor berechneten gemeinsamen Mittelwerten der Logarithmen (siehe oben), ergab sich eine um 59 % längere Spieldauer für Verhaltenselemente der Gruppe 2 gegenüber Gruppe 1. Spielkategorien der Gruppe 3 waren im Schnitt um 28 % länger als diejenigen der Gruppe 2, und Spiele der Gruppe 4 dauerten um 101 % länger als solche der Gruppe 3.

statistische Gruppen	Gruppierte Verhaltenskategorien	Längere Spieldauer in %	Längere Spieldauer als Faktor
Gruppe 1	Purzelbaum schlagen (10) Schwingen am Seil (3) Verfolgen (1)	Grundgruppe (siehe oben)	
Gruppe 2	Hochwerfen von Objekten (6) Rotation um Objekte (4) Drehung um die eigene Achse (11) Raufen (2)	59 % längere Spieldauer gegenüber Gruppe 1	1.589987652
Gruppe 3	Wischen im Wasser (8) Schlagen von Objekten (12)	28 % längere Spieldauer gegenüber Gruppe 2	1.284388977
Gruppe 4	Drehen von Objekten (9) Schlagen mit Schlamm (5) Selbsttränke drücken (14)	101 % längere Spieldauer gegenüber Gruppe 3	2.005954501

Tab. III/5.4.3-1: Vergleich der durchschnittlichen Spieldauer der verschiedenen statistischen Gruppen von Spielkategorien.

5.4.4 Diskussion

Die Spieldauer im Tierpark Greifswald war um 43 % kürzer als in Schwerin und Jaderberg.

Die Gesamtzahl der Tiere als einflussnehmender Faktor ist unwahrscheinlich, denn die Spieldauer in Schwerin und Jaderberg unterscheidet sich nicht signifikant voneinander, auch wenn die Kopfstärke der beiden Trupps – die Schweriner Gruppe umfasst 30 Tiere, die aus Jaderberg lediglich acht – deutlich voneinander verschieden sind.

Die Sozialgruppe des Tierparks Greifswald weist zudem einige Gemeinsamkeiten zur Gruppe aus Jaderberg auf: Beide Gruppen umfassen acht Kapuzineraffen, und zu beiden gehören 2 subadulte Tiere (Jaderberg weist zusätzlich noch ein juveniles Tier auf), ansonsten sind alle übrigen Tiere adult. Trotzdem ist die Spieldauer in Greifswald kürzer. Ein Fehlen möglicher Spielpartner kann hierbei ausgeschlossen werden. Die Sozialstruktur war in allen Einrichtungen (Schwerin, Greifswald, Jaderberg) stabil, das Gehegeinventar ähnlich.

Die wahrscheinlichste Erklärung für die festgestellten Differenzen in der Spieldauer im Zoovergleich ist die Beeinflussung des Verhaltens durch die vorherrschenden Witterungsverhältnisse während des Beobachtungszeitraums. Die Verhaltensbeobachtung fand im Tierpark Greifswald während einer andauernden Regenperiode statt, in der selbst in den regenfreien Phasen Wasser von Bäumen und der Gehegekonstruktion tropfte und den Boden der Kapuzineranlage stets feucht hielt. Da Beobachtungen ausschließlich im Außengehege stattfanden, war möglicherweise das schlechte Wetter schuld an der dokumentierten kürzeren Spieldauer. Beobachtungen aus Schwerin ließen bereits vermuten, dass spielende Kapuzineraffen nassen Untergrund, insbesondere während Raufereien eher meiden und derartige Spiele bei nassem Wetter entweder ganz entfallen oder aber im Vergleich deutlich kürzer ausfallen. Diese Annahme scheint sich

durch das Verhalten der Tiere in Greifswald zu bestätigen, die ebenfalls den nassen Boden mieden.

Hinzu kommt, dass die Kapuziner in Greifswald zusätzlich zum – möglicherweise durch das Wetter reduzierten – „Raufen“, ohnehin fünf der Spielelemente zeigten, die zu denjenigen gehören, die, wie die Auswertung (siehe oben) ergeben hat, zu den am kürzesten ausgeführten Spielkategorien (Gruppe 1 und 2) zählen¹⁴⁶. Hierbei werden Purzelbäume häufig nur einmal ausgeführt und allein vom Bewegungsablauf zeitlich begrenzt. Hingegen wurden nur drei Verhaltenskategorien beobachtet, welche laut Auswertung zu den am längsten andauernden Elementen zählen (Gruppe 3 und 4): Schlagen mit Schlamm, Drehen von Objekten oder Schlagen von Objekten. Möglicherweise beeinflusst also bereits das Verhaltensrepertoire der Gruppe die Dauer des Spiels.

Spielen zwei Tiere in der Kombination Adult – Adult oder Adult – Subadult miteinander, ist das Spiel – im Gegensatz zur statistischen Vergleichsgruppe mit der kürzesten Spieldauer – um 73 % länger. Spielen dagegen Tiere derselben Alterskombinationen (Adult – Adult oder Adult – Subadult) in Gruppen mit mehr als zwei Spielpartnern, ist das Spiel ebenfalls länger als in den Vergleichsgruppen, dann jedoch nur um 33 %. Ein Hinzukommen juveniler Tiere verkürzt die Spieldauer nicht. Während Spielsequenzen, die von Gruppen mit mehr als zwei Tieren ausgeführt wurden, kam es häufig zu Wechseln der Teilnehmerzahl und somit zu einem Anstieg der dokumentierten Sequenzteile. Beginn und Ende eines Sequenzteils wurden dadurch definiert, dass neue Tiere zum Spiel stießen oder andere Tiere das Mitspielen beendeten (vgl. Kapitel III/4. Spiel-Analyse: Sequenzen). Eine Spielsequenz endete, wenn die spielenden Tiere ihre Aufmerksamkeit anderen Tätigkeiten zuwandten. Eine Aufspaltung von kopfstarken Spielgruppen (> 4 beteiligte Tiere) in zwei oder mehr Untergruppen, in denen das Spiel andauerte, wurde lediglich vereinzelt festgestellt.

Die Gründe, warum Spiele in Gruppen mit zwei Teilnehmern länger andauern als solche mit mehr Teilnehmern desselben Alters, liegen möglicherweise in der geringeren Ablenkbarkeit der Tiere in den beobachteten Kleingruppen: Spielen zwei Spielpartner miteinander, konzentriert sich jedes Tier jeweils nur auf den jeweils anderen vorhandenen Spielpartner und nimmt auch nur von diesem Reize auf. In Spielgruppen mit mehr Teilnehmern, muss die Aufmerksamkeit jedes Tieres auf mehr als einen Spielpartner gleichzeitig gerichtet sein, insbesondere während des Verfolgens, bei dem Position und Bewegungsrichtung aller beteiligten Spielpartner ständig beachtet werden müssen. Möglicherweise führt diese Form der gesteigerten Aufmerksamkeit und der vielfältigeren Reize zu einer schnelleren Ermüdung der Tiere, so dass diese Spiele kürzer andauern. Weitere Studien könnten diesbezüglich mehr Erkenntnisse zum Kapuzinerspiel innerhalb von Sequenzen liefern.

¹⁴⁶ für eine Aufstellung der verschiedenen Verhaltensweisen siehe Tab. II/4-3.

6. Potentieller Selektionswert von Spiel

Das Spielverhalten von *Cebus apella* weist alle Spiel definierenden Kennzeichen auf (vgl. Kapitel I/4.1 Kriterien für Spiel), ist also auch während seiner Ausführung generell funktionslos. „Erfolgreiches“ Spiel ist nicht vom Erlangen eines Endziels abhängig, so wie etwa erfolgreiches Jagdverhalten im Ergreifen der Beute mündet. Ein spielendes Tier erfährt durch seine Handlung keinen unmittelbaren Vorteil gegenüber nicht spielenden Artgenossen. Im Gegenteil scheint Spiel mit Risiken behaftet zu sein, die sogar lebensbedrohliche Auswirkungen haben können (vgl. Kapitel I/4.2.1 Risiken von Spiel). Trotzdem nimmt das Spielverhalten einen großen Raum des Verhaltensrepertoires, vor allem junger Kapuzineraffen, ein.

POIRIER & SMITH (1978) empfehlen, das Primatenspiel aus einer evolutionären Perspektive heraus zu betrachten, um seine Bedeutung vollständig erfassen zu können: Hoch entwickelte „lernende Tiere“ spielen. Dies gilt vor allem für neugierige Spezies, die mit neuen Verhaltensmustern experimentieren und während dieses Prozesses lernen („trial and error“). Zudem entdecken die Tiere im Spiel (und auch im Explorationsverhalten, vgl. Kapitel I/3.1 Neugier- und Explorationsverhalten), wie sich die Umgebung/ Umwelt manipulieren und verändern lässt: Für eine opportunistische Art wie *Cebus apella* ein unverzichtbarer Bestandteil des Verhaltens. Dennoch ist der adaptive Wert des Spiels nicht sofort ersichtlich.

Mögliche Hinweise liefert die soziale Lebensweise aller Angehörigen der Gattung *Cebus*: Für den in Gruppen lebenden Gehaubten Kapuzineraffen ist die Mimik von hoher Bedeutung. Sie ist außerordentlich vielfältig und bestimmt maßgeblich die Kommunikation innerhalb des Sozialverbandes (FRAGASZY et al. 2004). Die Physiognomie der Mutter spielt für infantile Kapuziner, die sich in diesem Alter die meiste Zeit als Traglinge auf dem Rücken der Mutter aufhalten, zunächst noch eine untergeordnete Rolle. Kontakte „von Angesicht zu Angesicht“ finden nicht statt. DE MARCO & VISALBERGHI (2007) stellten in ihren Untersuchungen zur Entwicklung der unterschiedlichen Gesichtsausdrücke bei neugeborenen Kapuzineraffen¹⁴⁷ fest, dass die jungen Tiere eines Trupps auf die älteren Gruppenmitglieder stets besonders attraktiv zu wirken scheinen. Die Annäherungsversuche älterer Geschwister, aber auch des dominanten Gruppenoberhauptes verlaufen zunächst einseitig; später erwidern die nun aktiveren Jungtiere die Gesichtsgestiken und lernen deren Beherrschung und Bedeutung durch Nachahmen kennen. Die Autoren weisen darauf hin, dass die hohe Toleranz der adulten Tieren gegenüber der wenig differenzierten Mimik infantiler Kapuziner möglicherweise die Entwicklung sozialer Funktionen beeinflusst: Innerhalb des ersten Lebensjahres zeigen junge Kapuzineraffen fünf von sechs Mimiken in Annäherungs- und Spielzusammenhängen. Erst später werden bestimmte Gesichtsausdrücke (insbesondere das „silent-bared-teeth“) auch in anderen Zusammenhängen gezielter verwendet¹⁴⁸.

¹⁴⁷ Hier: *Cebus apella*

¹⁴⁸ CHEVALIER-SKOLNIKOFF (1976) beschreibt eine ähnliche Entwicklung bei Stummelschwanz-Makaken (*Macaca arctoides*).



Abb. III/6-1: Annäherung eines älteren Geschwistertiers an ein Jungtier von *Cebus apella*. (vgl. Text 6. Potentieller Selektionswert von Spiel.)

Es ist davon auszugehen, dass dem Kontakt zu Artgenossen – vor allem dem spielerischen Kontakt – während der ersten Lebensphase von *Cebus apella* eine hohe und auf längere Sicht sinnvolle Bedeutung zukommt, zumal während dieses Zeitraums, basierend auf der Nachsicht adulter Tiere gegenüber „unkorrekt“ (in falschen Zusammenhängen) angewandter Mimiken, die Grundlagen für eine später erfolgreiche intraspezifische Kommunikation gelegt werden.

Ein potentieller selektiver Wert des Spiels ist also möglicherweise in einem „Zukunftsbezug“ zu sehen: Das Sexualrepertoire Gehaubter Kapuzineraffen umfasst äußerst difizile und beinahe rituell ablaufende Kommunikationsmechanismen. Hierbei können nur Tiere erfolgreich im Sinne einer vollzogenen Kopulation sein, welche zuvor eine Annäherung unter Verwendung der „richtigen“ Gesichtsausdrücke gemeistert haben¹⁴⁹. Das Erlernen effizienter Kommunikation über Spiel und Nachahmen (= Übung) sowie das Beherrschen mimischer Ausdrucksweisen ist letztendlich für den Fortbestand der Art unerlässlich.

Darüber hinaus unterstützen die Ergebnisse vorliegender Studie die Annahme, dass Spiel die Stabilität sozialer Bindungen fördert, die Funktion der Muskeln oder die Fähigkeit zur Kommunikation mit Artgenossen trainiert und ebenso die Wahrnehmungsfähigkeit gegenüber „Stimmungen“ von Artgenossen (z.B. Vorhersehen der Reaktionen des Partners) und Sicherheitspotential resp. Gefahrenrisiken der Umgebung (Gefahreinschätzung, Tragfähigkeit von Strukturen) schult: Junge Kapuziner zeigen ein anderes Spielrepertoire als ältere Artgenossen; zudem spielen sie vermutlich unter gefahrenpräventiven Aspekten (vgl. Kapitel III/5.2 Spielrepertoire (Jungtiere/Adulte)). Auch wenn frühere Studien¹⁵⁰ keinen Einfluss des Spielverhaltens auf die sozialpsychische Entwicklung anderer Primatenspezies¹⁵¹ nachweisen konnten, so ist davon auszugehen, dass dieses für die physische und psychische Entwicklung von *Cebus apella*, aufgrund der ungleich komplexeren Mimik unerlässlich ist und zudem eine Entwicklung über das zur intraspezifischen Verständigung notwendige, minimale Verhaltensre-

¹⁴⁹ vgl. CAROSI & VISALBERGHI (2002): Die Autorinnen beschreiben das Sexualrepertoire von *Cebus apella* und weisen explizit auf die verschiedenen, dabei auftretenden Gesichtsausdrücke hin.

¹⁵⁰ vgl. BALDWIN & BALDWIN (1976)

¹⁵¹ hier: Totenkopffaffen (*Saimiri*)

pertoire hinaus ermöglicht¹⁵².



Abb. III/6-2: *Cebus apella* zeigt komplexe Mimik als situationsabhängiges Mittel der Kommunikation.

GROOS (1976) weist darauf hin, dass die vollständige Entwicklung der Instinkte junger Tiere vom Üben im Spiel abhängt. Ohne diese Möglichkeit der „Erprobung“ müssten zum Beispiel Jagdfähigkeiten sofort funktionieren, sobald die Elterntiere das Versorgen des Nachwuchses einstellen.

Vor diesem Hintergrund kann die „Trainingshypothese“ zum Begründen von Spiel für Gehaubte Kapuzineraffen akzeptiert werden. So hat das Spiel von *Cebus apella* – definitionskonform – zwar keinen unmittelbaren Ernstbezug / keine unmittelbare Funktion, aber doch eine für die weitere Entwicklung bedeutsame Zukunftsrelevanz.

Für ein erfolgreiches Bewältigen der Umwelтанforderungen ist für Kapuzineraffen das Erlernen und Trainieren/Üben artspezifischer Fähigkeiten unabdingbar. Sowohl die Regeln sozialer Beziehungen als auch die Strukturen und Anforderungen des Lebensraums müssen beherrscht werden.¹⁵³

¹⁵² vgl. BALDWIN & BALDWIN (1978)

¹⁵³ FAGEN (2009), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (April/Mai 2009): „Individuals who play more survive better because their play experience helps them how to do the right thing when their instincts and the bulk of their heritable behavioral tendencies urge otherwise.“

IV. Schlussbetrachtung

1. Allgemeine Diskussion, Methodenkritik und Ausblick

Das Spielverhalten von Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*), Platyrrhini, wurde in einer Langzeit-(Pilot)studie (2005-2008) in artifizierlicher Haltung kontinuierlich erforscht.

Als Focusgruppe wurde ein Kapuzinertrupp in Zoohaltung gewählt: Die Sozialgruppe des Schweriner Zoos bot durch ihre ungewöhnlich hohe Kopfstärke und aufgrund ihres homogenen Wachstums (vgl. Kapitel II/1. Die Focusgruppe im Zoo Schwerin) beste Voraussetzungen für dieses Vorhaben.

Im Anschluss an die Beobachtungen in Schwerin wurden die gewonnenen Ergebnisse anhand von Untersuchungen an anderen Gruppen (Tierpark Greifswald, Tierpark Wolgast, Tierpark Jaderberg) verifiziert resp. falsifiziert. Da die Studien der Vergleichsgruppen lediglich bereits verfügbare Fakten überprüfen und Trends erkennbar machen sollten, war eine Beobachtung über einige wenige Tage ausreichend. Auf diese Weise wurden für jede Gruppe Beobachtungszeiträume erzielt, welche in ihrer Länge diejenigen überschritten, die bisherigen Untersuchungen zum Spielverhalten Gehaubter Kapuzineraffen zugrunde lagen (vgl. Kapitel III/5.1.1 Diskussion). Somit war davon auszugehen, dass die durchgeführten Beobachtungszeiten innerhalb der Vergleichsgruppen hinreichend waren. Unterschiedliche Datenmengen erfuhren entsprechend bei der Wahl der statistischen Auswertungsmethoden Berücksichtigung (vgl. Kapitel II/4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung).

Ein Erhöhen der Vergleichsgruppenanzahl wurde nicht in Betracht gezogen, da die gewählten Sozialgruppen ausreichende Datenmengen lieferten und weil das Studium einer umfangreicheren Anzahl beobachteter Gruppen nicht zu detaillierteren Erkenntnissen geführt hätte. Zudem gab es im bundesdeutschen Raum sowie im benachbarten Ausland zum Zeitpunkt der von der Autorin durchgeführten Untersuchungen keinen Kapuzineraffentrupp mit vergleichbar hoher Kopfstärke oder einer ähnlich exakt belegten Historie.

Das Beobachten der Schweriner Focusgruppe erfolgte ohne vorheriges Einfangen der Tiere zur Kennzeichnung und ohne jedweden Eingriff während der Beobachtungsphase. So waren vor Beginn der Datenaufnahme nicht alle Individuen einer Geschlechtsbestimmung unterzogen worden. Im Übrigen ist die Geschlechtszugehörigkeit juveniler Kapuzineraffen schwer zu ermitteln, da die Klitoris der weiblichen Tiere vom Penis der männlichen Geschwister kaum resp. nicht immer eindeutig zu unterscheiden ist¹⁵⁴.

Das Fehlen genauer Kenntnisse über die Geschlechtszugehörigkeit individueller Kapuziner war indessen für die vorliegende Studie nicht von Nachteil, da diese in erster Linie Erkenntnisse über die generelle Beschaffenheit des Spiels bei *Cebus apella* bringen sollte. Ein Wissen um Identität und Geschlecht einzelner Tiere war somit unerheblich, da ein Untersuchen grundsätzlicher Aspekte des Spiels auch ohne Identifizieren von Individuen stattfinden kann. Individuelle Unterschiede waren zunächst zweitrangig, ein Markieren der Tiere war somit nicht notwendig.

Eine hohe Bedeutung kam hingegen der exakten Zuordnung eines jeden Individuums in die jeweiligen Altersklassen zu, welche aufgrund morphologischer Merkmale erfolgte (vgl. Kapitel II/1.7 Altersklassifizierung).

IZAWA (1980) legte eine ähnliche Altersklassenverteilung für *Cebus apella* in Wild-

¹⁵⁴ vgl. Fragaszy et al. (2004)

gruppen vor, teilte allerdings zusätzlich juvenile und adulte Tiere in Untergruppen ein¹⁵⁵. Für vorliegende Studie erübrigte sich aus den genannten Gründen eine vergleichbar detaillierte Unterscheidung.

Die gewonnenen Erkenntnisse sind jedoch in Zukunft als Grundlage für weitere Analysen – zum Beispiel zu individuellen Unterschieden oder rangbedingten Besonderheiten – dienlich.

Die Vorbeobachtungen im Zoo Schwerin erfolgten in Anlehnung an MARTIN & BATESON (2005) und SEGER, um ein fundiertes „Einsehen“ (SEGER 1994, 2008) in das generelle Verhaltensinventar sicher zu stellen. Die Länge der Vorbeobachtungsphase wurde im Zoo Schwerin gemäß ROSENBLUM (1978) ausreichend lang bemessen, um zu gewährleisten, dass die beobachteten Kapuzineraffen kein Interesse an der Anwesenheit des Beobachters zeigten (vgl. Kapitel II/1.5 Verhalten gegenüber Besuchern und Beobachterin). Zudem war somit ein Gewöhnen der Tiere an den Ort der Beobachtung sichergestellt, weil alle Beobachtungsphasen im Außengehege stattfanden, wo im Vorfeld der Datenaufnahme keine Veränderungen vorgenommen worden waren (Gehegeinventar, Fütterung, Gruppenzusammensetzung). Betraten Tierpfleger das Gehege oder arbeiteten in Sicht der Kapuzineraffen, wurde die Beobachtungszeit unterbrochen, da die Tiere dann häufig zum Zaun liefen, um dem anwesenden Personal zuzusehen (vgl. Kapitel I/3.2.1 Neugierverhalten von *Cebus apella* in Zoos).

Sämtliche Verhaltensbeobachtungen erfolgten mittels direkter Dokumentation – beobachtete Verhaltensweisen wurden im Augenblick ihres Auftretens beschrieben (auf ein digitales Diktiergerät gesprochen) – durchgeführt, das heißt ohne Einsatz videotechnischer Hilfsmittel, obwohl diese in anderen Studien zum Verhalten von *Cebus apella* erfolgreich zur Anwendung kamen (z.B. BYRNE & SUOMI 1995). Mit einer Verfälschung oder Ungenauigkeit der Ergebnisse war hierbei nicht zu rechnen, da frühere Untersuchungen belegen, dass im Vergleich von Beobachtungen per Video versus direkter Datenaufnahme, während der Life-Aufnahme wenige bis keine Informationen verloren gehen (SACKETT et al. 1978). Somit wurde die unmittelbare Form der Datenregistrierung als hinreichend genau angesehen: Sowohl schnelle Verhaltenswechsel als auch kurz aufeinander folgende Wiederholungen einer Verhaltensweise konnten zuverlässig erfasst werden, ebenso Wechsel in der Zahl der Spielpartner.

Ein Aufzeichnen von Videodokumenten fand lediglich außerhalb der Beobachtungszeit statt, um durch Zeitlupenstudien dokumentierte Bewegungsabläufe nochmals zu verifizieren.

Die in vorliegender wissenschaftlicher Untersuchung angewandten Beobachtungsmethoden stellen sicher, dass nicht allein die Anzahl der Spielereignisse dokumentiert wurde, sondern überdies deren zeitliche Länge und, falls notwendig, die Folge auftretender Wiederholungen (Methoden nach ALTMANN 1974). Damit war gewährleistet, dass pro Zeiteinheit so viele Verhaltensweisen wie möglich vollständig erfasst werden konnten.

Die folgende Übersicht zeigt die Vorteile der angewandten Methoden im Gegensatz zu denkbaren Alternativen:

¹⁵⁵ Bei juvenilen Tieren war die Unterteilung unter anderem abhängig davon, ob sie noch zeitweise auf dem Rücken der Mutter beobachtet wurden. Die adulten Tiere unterteilte der Autor aufgrund der altersbedingten Kopfbehaarung und -färbung in zwei Untergruppen.

Methoden nach ALTMANN (1974), die für die vorgelegte Studie verwendet wurden.	Vorteile für vorliegende Studie
Ad libitum sampling	Die Dauer einer Verhaltensweise konnte bestimmt werden, ebenso Wechsel von einer Verhaltensweise zu einer anderen. Zudem ermöglichte diese Methode eine Bestandsaufnahme sämtlicher Spielverhaltensweisen, auch der selten vorkommenden oder leicht zu übersehenden.
All occurrences sampling	Das Auftreten bestimmter Verhaltensweisen wurde registriert. Die Häufigkeit konnte festgestellt werden. Jedes auftretende Spielverhalten konnte erfasst werden.
Sequence sampling	Diese Methode war für das Erfassen der Spielsequenzen geeignet. Verhaltensdauer und -wechsel wurden zuverlässig bestimmt.

Tab. IV/1-1: Vergleich der Beobachtungsmethoden nach ALTMANN (1974). Markierte (X) Methoden kamen zur Anwendung.

Mit Rücksicht auf die circadiane Rhythmik¹⁵⁶ von *Cebus apella* fanden Beobachtungseinheiten generell am Tag statt. Da bei dieser Spezies der Lichteinfall (Tageslicht) als Zeitgeber (endogener Taktgeber) funktioniert, sind Aktivitäts- und Schlafphasen des Gehaubten Kapuziners von seiner diurnalen Lebensweise geprägt. Die Tiere der Focusgruppe verlassen das Innenhaus stets zeitgleich mit Sonnenaufgang (Versatz ca. 30 min) und verbringen die helle Tageszeit im Außengehege. Mit Eintritt der Dunkelheit ziehen sie sich zum Schlafen in das Stallgebäude zurück, welches sie während der Nachtstunden – außer bei Störungen von außen – nicht räumen¹⁵⁷.

Datenaufnahmen erfolgten in einstündigen Einheiten, maximal drei Stunden ununterbrochen, da längere Phasen aufgrund nachlassender Konzentration der Beobachterin fehlerbehaftet gewesen wären.

Das während der Beobachtungsphasen dokumentierte Verhalten wurde aufgrund signifikanter äußerer Verhaltensmerkmale beschrieben. Ausgehend von diesen Beobachtungen entstand eine „Charakteristik des Spiels von Gehaubten Kapuzinern“.

Frühere Forschungsansätze (z.B. CANDLAND et al. 1978) gingen von einer umgekehrten Reihenfolge aus und stellten zunächst ein Modell auf, dessen Kontrolle anschließend einen Abgleich mit den beobachteten Verhaltensweisen beinhaltete.

Als Grundlage für vorliegende Untersuchung und für ein Kategorisieren des Spiels von Gehaubten Kapuzinern erschien diese letztgenannte Methode ungeeignet. Vielmehr erfolgte bei vorliegender Studie ein unvoreingenommenes Herangehen an das bisher in der Literatur für *Cebus apella* unklar abgegrenzte Verhaltenselement „Spiel“ und dessen Beschreiben in lediglich loser Anlehnung an frühere Studien. Die Einteilung in Solitär-, Sozial- und Objektspiel (vgl. Kapitel III/1. Vorbemerkung zum Spiel von *Cebus apella*) erwies sich hierbei als vorteilhaft und für ein Kategorisieren in hohem Maße geeignet.

Die komplexen Zusammenhänge der dokumentierten Fakten wurden in der statistischen Auswertung berücksichtigt. So wurden die beobachteten Datengruppen (wie

¹⁵⁶ vgl. TEMBROCK (1987): circadiane Rhythmik, Tagesrhythmus, endogene Rhythmen

¹⁵⁷ Verifiziert durch wiederholte Nachtbeobachtungen.

„Verhaltenselemente“ oder „Spieldauern“) nicht losgelöst von anderen Daten (wie „Anzahl der Spielpartner“ oder „Alter des spielenden Tieres“) verglichen, sondern mittels einer multiplen Regression in Beziehung zueinander ausgewertet (vgl. Kapitel II/4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung). Weniger vielschichtig gelagerte Fragestellungen der Verhaltensbiologie lassen sich häufig auch mit anderen Methoden berechnen, beispielsweise durch nichtparametrischen Vergleich von zwei oder mehr unabhängigen Stichproben mit Hilfe des U-Tests nach Mann und Whitney resp. des H-Tests nach Kruskal und Wallis. Beide Tests basieren auf gemeinsamen Rangreihen der Werte der betrachteten Stichproben. Da die Fragestellung in vorliegender Studie jedoch komplexere Zusammenhänge betrachtet, erwies sich die multiple Regression gegenüber diesen Testverfahren als vorteilhaft, da somit sämtliche möglichen Einflüsse berücksichtigt, und nicht lediglich einzelne Datenelemente, ohne Berücksichtigung des Verhaltenszusammenhangs, betrachtet werden konnten¹⁵⁸. In die Berechnung einbezogen wurden ausschließlich solche Spielkategorien, welche in ausreichender Häufigkeit dokumentiert worden waren. So wurden beispielsweise „individuelle Spiele“ aufgrund ihres seltenen – manchmal einmaligen – Auftretens aus der Datenauswertung ausgeschlossen (vgl. Kapitel III/2. Spielkategorien und deren Varianten).

Die deskriptive Darstellung der dokumentierten Verhaltensweisen bestätigt: *Cebus apella* zeigt Spielverhalten im Sinne der wissenschaftlichen Definition (vgl. Kapitel I/4.1 Kriterien für Spiel). Die Tiere beziehen beinahe ausnahmslos¹⁵⁹ sämtliche Elemente des Gehegeinventars in ihr Spiel – insbesondere in das Objektspiel – ein, darunter: Bodensubstrat, Drahtbespannung der Außenbegrenzung, hölzerne Sitzbretter, Stahlträger, Hauswände, Wasserpfützen, Seile, Holzblöcke, hohle Baumstämme, Kunststoffschalen, Kunststoffobjekte, Äste, Steine. Hierbei differieren die Ergebnisse zum Verhalten der Focusgruppe von den bisher aus Laborstudien bekannten – und zwar nicht nur in der Anzahl beobachteter Spielvarianten (vgl. Kapitel III/5.1 Unterschiede im Spielverhalten Focusgruppe versus Laborgruppen)). So fanden VISALBERGHI & GUIDI (1998) in ihrer Dokumentation des Spiels Gehaubter Kapuzineraffen in Laborhaltung einen erhöhten Anteil an Solitärspiel gegenüber Sozialspiel, was in vorliegender Studie nicht bestätigt werden konnte. Die Tiere der Focusgruppe zeigten im Gegenteil eine um ein Vielfaches höhere Rate an Sozialspiel (raufen, verfolgen) als Solitärspiel (Drehungen um die eigene Achse, Purzelbaum). Diese hier ermittelten Fakten bekräftigen die Feststellung vorausgehender Untersuchungen, dass räumlich begrenzte Begebenheiten in Laborhaltung das (Spiel-)Verhalten von *Cebus apella* zu verändern vermögen und insbesondere auf sich selbst gerichtete Verhaltensweisen verstärkt hervortreten lassen (vgl. Kapitel III/5.1.1 Diskussion). So sind die Ergebnisse der Studie von VISALBERGHI & GUIDI (1998) möglicherweise ein Resultat der Haltungsbedingungen und spiegeln nicht das artspezifische Verhaltensrepertoire Gehaubter Kapuzineraffen wider. Auch die geringe Anzahl beobachteter Jungtiere in der genannten Arbeit hat vermutlich Auswirkungen auf die jeweilige Spielrate. Die Autoren dokumentierten generell häufiger „Spiel“, je mehr mögliche Spielpartner anwesend waren. Die hohe Beteiligung speziell junger Tiere am (Sozial-)Spiel in der Focusgruppe (vgl.

¹⁵⁸ Für weiterführende Informationen zur statistischen Auswertung, eine Beschreibung der angewandten Methoden im Vergleich zu möglichen Alternativen vgl. Kapitel II/4. Datenaufnahme, Verarbeitung und statistische Auswertung)

¹⁵⁹ Nicht in das Spiel einbezogen werden weiche Stoffpuppen oder Plüschtiere (vgl. Kapitel I/3.2.2.1 „Sonderform der Objektmanipulation“)

Kapitel III/5.3.1 Diskussion) ist vermutlich auf die große Kopfstärke und die entsprechend hohe Präsenz potentieller Mitspieler derselben Altersgruppe zurück zu führen.

Auch die Ergebnisse von GEHRING (1976) konnten nicht in allen Punkten bestätigt werden. So ergab vorliegende Dokumentation beispielsweise keine Beeinflussung des Spiels von *Cebus apella* durch anwesende Personen (vgl. Kapitel II/1.5 Verhalten gegenüber Besuchern und Beobachterin). Bestätigt wurden jedoch Verhaltensweisen wie das Hochwerfen von Objekten, das Drücken des Wasserhahns sowie das Klettern, Springen und Turnen. Manipulationen mit Nahrungspartikeln (wie Orangenschalen), die GEHRING (1976) als Spielverhalten auflistet, erfuhren hingegen in vorliegender Studie konsequent *keine* Zuordnung zum Spiel (vgl. Kapitel II/3.Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung). Neuere Erkenntnisse zum Spiel männlicher und weiblicher Kapuziner (*Cebus apella*) von PAUKNER & SUOMI (2008) sind mit denen dieser Untersuchung nicht vergleichbar, da während der Arbeit an der Focusgruppe im Zoo Schwerin keine Geschlechtsunterschiede berücksichtigt wurden.

Die Ergebnisse vorliegender Studie stützen die Annahme, dass zwischen *Auftreten* und *Ausprägung* von Spiel bei *Cebus apella* unterschieden werden muss (vgl. Kapitel II/3.Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung).

Da Kapuzineraffen sowohl in Laborhaltung als auch in großzügiger bemessenen Arealen (Zoohaltung) Spielverhalten zeigen, ist das generelle *Auftreten* von Spiel offenbar nicht von der Haltungsform abhängig, wenn auch nachweisbar von den räumlichen Gegebenheiten beeinflusst (vgl. Kapitel III/5.1.1 Diskussion).

Denkbar ist jedoch eine Bedeutung des Gehegeinventars (u.a. zusätzliches Material im Rahmen des Behavioural Enrichments) für die *Ausprägung* des gezeigten Spiels: Frühere Publikationen bestätigen, dass Kapuzineraffen in Laborhaltung in der Regel weniger Objekte zur Verfügung stehen als Tieren in den hier beobachteten Zoogruppen. Zum Gehegeinventar, welches von Labortieren in ihr Spiel einbezogen wurde, zählten zum Beispiel Gehegezäune (VISALBERGHI & GUIDI 1998), Äste oder lose Objekte wie Metallmanipulanda (PAUKNER & SUOMI 2008). Es ist davon auszugehen, dass diese Versuchstiere sämtliche vorhandenen Gegenstände in das Spiel einbezogen hatten und dass möglicherweise der Variantenreichtum dieses Spielbereichs bei Kapuzinern in Laborgruppen lediglich durch eine Begrenzung des Objektangebots eingeschränkt wurde. Manipulierbare natürliche Objekte wie Schlamm, Wasser oder Sand standen den von VISALBERGHI & GUIDI (1998) und (PAUKNER & SUOMI 2008) untersuchten Laborgruppen nicht in gleichem Ausmaß zur Verfügung wie den beobachteten Zoogruppen. Angaben von GEHRING (1976) belegen zwar die Existenz von Naturmaterialien in der betrachteten Laborhaltung, diese stammten jedoch ausschließlich aus dem Bereich der Nahrungsmittelangebote, weshalb ihre Manipulation nicht dem Objektspiel zugerechnet werden darf (vgl. Kapitel II/3.Vorbeobachtungen und Hypothesenbildung).

Der Vergleich der in vorliegender Studie untersuchten Zoogruppen aus Schwerin, Greifswald und Jaderberg zeigte, dass *Cebus apella* im Zoo Schwerin und im Tierpark Greifswald ein ähnlich strukturiertes Spielverhalten aufweist. Innerhalb der Greifswalder Gruppe wurden – mit wenigen Ausnahmen (wischen im Wasser, Purzelbaum, Selbsttränke drücken) – die gleichen Spielkategorien dokumentiert wie im Trupp des Schweriner Zoos. Das Fehlen der drei genannten Spielelemente erklärt sich aus den Gegebenheiten vor Ort: Da es während der Beobachtungsphase beinahe ununterbrochen regnete, mieden die Tiere längerfristigen Bodenkontakt, also solchen, der über die reine quadrupede Fortbewegung hinausging. Da Gehegeinventarvarianten wie großflächige Netze fehlten, hätten Purzelbäume auf feuchtem Untergrund ausgeführt werden

müssen und konnten vermutlich aus diesem Grund nicht dokumentiert werden. Im Gegensatz dazu wurde das Raufen mit Artgenossen, welches einen ähnlich intensiven Bodenkontakt erfordert, auch auf hölzernen Sitzbrettern beobachtet. Das Wischen im Wasser sowie das Drücken der Selbsttränke wurden nicht dokumentiert, weil in Greifswald weder eine Wasserpfütze noch eine entsprechende Tränke zur Verfügung standen. Das Spiel der Sozialgruppe im Tierpark Jaderberg erwies sich im Vergleich eindeutig variantenärmer, was vermutlich dadurch zu erklären ist, dass sich die Tiere während eines Großteils der Datenaufnahme in dem für Besucher einsehbaren Innenhaus befanden und weil sie über insgesamt weniger Objekte verfügten.

Das Betrachten von Zoo- und Laborgruppen liefert bereits erste Hinweise auf Abhängigkeiten des Spiels von Umweltgegebenheiten. Schon die eng begrenzte Zoo- oder gar Laborumwelt macht aber deutlich: Das Verhaltensspektrum des Gehaubten Kapuziners ist derart komplex, dass es unwahrscheinlich ist, dass die Haltungsform allein ausschlaggebend für die Ausprägung eines einzelnen Verhaltenselementes sein kann. So erbrachten die vorliegenden Beobachtungsergebnisse gravierende Unterschiede im Spielverhalten der Schweriner Focusgruppe und der Sozialgruppe des Tierparks Greifswald einerseits und der Vergleichsgruppe im Tierpark Wolgast andererseits: Die Tiere des Vergleichstrupps Wolgast bewohnten ein ähnliches Gehege¹⁶⁰ wie die Tiere der beiden anderen Gruppen (vgl. Kapitel II/1.2. Haltungsbedingungen (Gehege und Fütterung) und Kapitel II/2. Vergleichszoo), zeigten im Gegensatz zu Schwerin und Greifswald allerdings keinerlei Spiel.

Ihre Sozialstruktur ist als „instabil“ einzustufen. In sozial „stabilen“ Gruppen wird IZAWA (1980) zufolge beinahe die gesamte Tagesaktivität bei *Cebus apella* durch das dominante Männchen bestimmt, welches unter anderem Beginn und Ende der Ruhephasen einleitet, zu deren charakteristischen Kennzeichen „Grooming“ gehört. Der Autor hebt ausdrücklich die hohe Bedeutung des adulten Gruppenoberhauptes als „zentrale“ Persönlichkeit einer Sozialgruppe hervor. MATHESON et al. (2005) wiesen durch Untersuchungen zum Verhalten Gehaubter Kapuzineraffe, nach Umsiedelung in neue Gehege, einen deutlichen Einfluss des männlichen Gruppenoberhauptes auf die Exploration sämtlicher Gruppenmitglieder nach. Die Autoren vermuten, dass die Anwesenheit eines Alphamännchens die Gruppenkohäsion fördert und die notwendige Sicherheit vermittelt, welche zur Exploration neuer Umgebungen anregt.

Möglicherweise liegt die Ursache des fehlenden Spiels innerhalb der Kapuzinergruppe Wolgast in deren Vorgeschichte: Das zum Zeitpunkt der Beobachtungen etablierte Alphamännchen hatte seine Führungsposition bereits einige Jahre lang inne, trotzdem zeigte es keine der von IZAWA (1980) beschriebenen und für das Oberhaupt einer Kapuzinergruppe charakteristischen Verhaltensweisen, wie beispielsweise das Patrouillieren. Dieses junge Alphas Tier hatte seine Führungsposition erst dadurch erlangt, dass das vorherige Alphas Tier aufgrund einer Verletzung, und zwar infolge von Rangstreitigkeiten, aus der Gruppe entfernt worden war. Die Abwesenheit des ursprünglichen Alphamännchens führte zur Akzeptanz des jüngeren Männchens, welches auch nach Wiedereinsetzen des früheren Gruppenoberhauptes die Unterstützung des Sozialverbandes erfuhr. BYRNE et al. (1996) weisen darauf hin, dass vor allem die Unterstützung durch die übrigen Mitglieder der Sozialgruppe darüber entscheidet, ob sich ein neues Alphamännchen an der Spitze der Rangfolge halten kann oder ob es seine Stellung

¹⁶⁰ Ähnlichkeit bezogen auf: Relative Größe, Begrenzung, Bodensubstrat, Gehegeinventar, bewegliche Objekte.

letztlich wieder an den früheren Gruppenchef abtreten muss. In der Kapuzinergruppe Wolgast konnte der jüngere Konkurrent die Führung der Gruppe lediglich aufgrund der längeren, künstlich erzeugten Abwesenheit des ursprünglichen Alphamännchens übernehmen. Unter normalen Umständen wäre sein Versuch der Führungsübernahme vermutlich misslungen und das alte Männchen hätte die Alphaposition zruückerlangt. Da das alte Männchen schließlich dauerhaft aus der Gruppe entfernt wurde, behielt das neue Gruppenoberhaupt seine Position. Während der Beobachtungszeit für vorliegende Studie konnte jedoch eine, wie beschrieben, zentrale und führende Stellung des vergleichsweise jungen Gruppenchefs¹⁶¹ nicht beobachtet werden. Die Tiere der Vergleichsgruppe Wolgast zeigten im Gegenteil lediglich wenige Ruhephasen, häufig Unruhe resp. angespanntes Verhalten¹⁶² und verstärkte Laufaktivität¹⁶³, wobei sich das Verhalten des Gruppenoberhauptes nicht von dem Verhalten der übrigen Gruppenmitglieder unterschied, im Gegenteil konnte dominantes Verhalten¹⁶⁴ in keinem Fall dokumentiert werden.

Verhaltensunterschiede zum Gruppenoberhaupt des Schweriner Kapuzinertrupps waren eklatant: Im Vergleich zeigte sich die herausgehobene Position des dominanten Schweriner Männchens deutlich in der stetigen Aufmerksamkeit, die alle Gruppenmitglieder auf sein Tun richteten. Zudem patrouillierte das Alphamännchen in regelmäßigen Abständen durch das Gehege und wirkte in vielen Fällen streitbarer Auseinandersetzungen bereits durch seine bloße physische Präsenz deeskalierend. Bei den Tieren der Schweriner Focusgruppe konnte ein ausgeprägtes, tageszeitabhängiges Ruheverhalten beobachtet werden, währenddessen auch die charakteristischen Verhaltensweisen Grooming oder Schlafen auftraten. Die führende Funktion des adulten Männchens, wie IZAWA (1980) sie beschreibt, konnte für die Kapuzinergruppe Schwerin bestätigt werden.

Fazit: Obwohl beide Gruppen ein ähnlich ausgestattetes Gehege nutzten, zeigten sie gravierende Unterschiede im Verhalten. Nach MEYER-HOLZAPFEL (1956) findet Spiel nur im „entspannten Feld“ statt, wenn keine andere Motivation vorhanden und keine echte Instinkthandlung aktiviert ist. Studien anderer Autoren haben bereits nachgewiesen, dass das Auftreten von Spiel bei Primaten von äußeren Faktoren (z.B. der Habitatqualität¹⁶⁵) abhängig ist: Tiere, welche Nahrungsengpässen ausgesetzt sind, spielen weniger häufig als solche in Habitaten, mit reichhaltigem Nahrungsangebot. Kapuzinern aus Sozialgruppen, deren Gruppenoberhaupt seine dominante Funktion nicht ausfüllt, fehlt möglicherweise die entsprechende Sicherheit, was sich in ruhe-

¹⁶¹ Gruppenoberhaupt Wolgast: ca. 12 Jahre; Gruppenoberhaupt Schwerin: ca. 30 Jahre.

¹⁶² Täglich wurden aggressive Auseinandersetzungen beobachtet, sowohl zwischen dem dominanten jungen Männchen und der Gruppe, als auch zwischen den Gruppenmitgliedern untereinander. Auseinandersetzungen wurden nicht wie bei Kapuzinern üblich durch spezielle Mimik und akustische Signale (z.B. Schreien) rituell gelöst (vgl. FRAGASZY et al. 2004), sondern führten meist zu körperlichen (Schein-)Angriffen, in deren Folge die gesamte Gruppe in andauernden Aufruhr versetzt wurde.

¹⁶³ Die Nahrungsaufnahme erfolgt in einem Trupp wildlebender Kapuziner in der Regel in Verbindung mit einer Ruhephase (IZAWA 1980). Das Beobachten der Schweriner Focusgruppe bestätigte diese Angabe. In der Wolgaster Vergleichsgruppe waren die Tiere selbst während der Fütterungszeit ununterbrochen in Bewegung.

¹⁶⁴ z.B. Patrouillieren im Gehege, Inanspruchnahme des Vorrechts bei Nahrungsaufnahme / Exploration, deeskalierende Wirkung resp. Funktion

¹⁶⁵ vgl. SOMMER & MENDOZA-GRANADOS (1995)

losem Verhalten und ständiger Fluchtbereitschaft äußert. Unter diesen Voraussetzungen würde „Spiel“, als nicht primär überlebenswichtiges Verhalten, nicht oder in nur geringem Umfang ausgeführt werden. Dies liefert eine Erklärung für das fehlende Spiel in der Vergleichsgruppe Wolgast.

Insgesamt ist festzuhalten, dass vorliegende Untersuchung zum Spielverhalten von *Cebus apella* in artifizierlicher Haltung erstmals den Unterschied zwischen Auftreten und Ausprägung des Kapuzinerspiels belegt.

Auch die mutmaßliche Abhängigkeit dieses vielschichtigen Verhaltens von der Präsenz eines führungsstarken dominanten Männchens war bisher nicht bekannt. Bestätigt werden konnte hingegen der Einfluss räumlicher Beschränkung resp. räumlichen Beengtseins auf die Ausprägung (Häufigkeit, Spielform) und ein „verhaltenses“ Spielen von Tieren im Labor, verglichen mit Artgenossen unter Zoobedingungen (bei vergleichsweise artadäquaten Haltungsbedingungen). Über entsprechendes Verhalten in Freilandgruppen liegt kein ausreichendes Datenmaterial vor.

Aus den Ergebnissen vorliegender Studie lassen sich folgende Vorschläge zum Optimieren der Haltungsvoraussetzungen Gehaubter Kapuzineraffen in artifizierlicher Haltung ableiten:

- Der Sozialstruktur des Kapuzinertrupps ist besondere Aufmerksamkeit zu widmen. Die herausragende Bedeutung eines adulten männlichen Alphas zur potentiellen Initiation und Durchführung von Spiel innerhalb des Sozialverbandes wurde nachgewiesen. Unabhängig von Gehegestrukturierung und Angebot manipulierbaren Inventars reguliert das adulte männliche Alpha Spiel, darüber hinaus kommt ihm eine hohe ausgleichende Bedeutung in möglichen Stresssituationen zu. Das Auftreten von Spiel lässt somit möglicherweise Rückschlüsse auf den generellen Stressstatus der Gruppe zu. Aus tiergartenbiologischer Hinsicht ist sicherzustellen, dass die Position des männlichen Gruppenoberhauptes, welche von der Unterstützung des gesamten Sozialverbandes abhängig ist, wenn eben möglich (und sofern dies aus Sicht des Tierschutzes vertretbar ist) nicht durch Eingriffe von außen beeinflusst wird. Zumindest sollte im Fall von offensichtlichen Konkurrenzsituationen sicher festgestellt werden, welches der beteiligten Männchen die notwendige Unterstützung durch den Sozialverband erfährt. Ggf. ist – basierend auf den vorgelegten Ergebnissen – u.a. eine Umstrukturierung der Gruppe (Herausnahme von Individuen etc.) notwendig.
- Ein ausreichendes Raumangebot, zum Beispiel durch Bereitstellen eines geräumigen Außengeheges, dessen drei Dimensionen durch entsprechende Ausstattungselemente gekennzeichnet sind, fördert variantenreiches, artadäquates Verhalten. Räumliche Beschränkungen hingegen führen zu modifiziertem Verhalten und zum Verarmen resp. Nichtauftreten von Spiel.
- Variables und reichhaltiges Gehegeinventar wird – mit wenigen Ausnahmen – in das Spielverhalten einbezogen und sollte daher zusätzlich zur Substitution originärer Lebensraumstrukturen in ausreichender Anzahl und in tiergartenbiologisch und verhaltensbiologisch erprobter Vielfalt zur Verfügung stehen.

- Behavioural Enrichments unterstützt das stark entwickelte Neugierverhalten von *Cebus apella* und begünstigt Exploration und Spiel.

Der Ausblick auf den Schwerpunkt zukünftiger Studien zum Spielverhalten des Gehaubten Kapuzineraffen zeigt die Notwendigkeit, den Einfluss des männlichen Gruppenoberhauptes auf das Verhalten der Sozialgruppe verstärkt zu fokussieren. Ebenso ist das Gewicht einer stressbelasteten Umgebung, zum Beispiel bei instabilen Sozialstrukturen oder bei häufig auftretenden Aggressionen, einer genaueren Betrachtung zu unterziehen. Neue Langzeituntersuchungen geben möglicherweise Aufschluss über die Veränderung des Spiels während der Phase des Führungswechsels, in der sich ein jüngeres Männchen als neuer Gruppenchef etabliert. Solche Prozesse laufen häufig angespannt ab und haben vermutlich eine deutliche Wirkung auf die Ausprägung des Spiels, wenn nicht sogar auf das generelle Auftreten von Spielverhalten.

Auch Wechsel in der Beschaffenheit des substituierten Lebensraums (Gehege im Zoo) bieten geeignete Anhaltspunkte für weitere Untersuchungen zum Spiel von Kapuzineraffen. Hier empfiehlt sich ein Begleiten der Umsiedelung etablierter Sozialgruppen in ein neues Habitat (zum Beispiel beim Umsiedeln in Neubauten) und ein Vergleich der Spielbeschaffenheit in alter versus neuer Umgebung.

Auch die Entwicklung des Spielverhaltens bei neu gegründeten Gruppen und die Frage, ob sich Rückschlüsse auf die Qualität der sozialen Bindungen ziehen lassen, bieten Raum für weiterführende Forschungsansätze.

Letztendlich ist fraglich, ob die Rangstellung eines Individuums einen Einfluss auf das Spielverhalten hat, wie es bei Grünen Meerkatzen (*Cercopithecus aethiops*) nachweislich der Fall ist (FEDIGAN 1972).

Weitere Spielstudien sind zudem essentiell für differenziertere Erkenntnisse im Hinblick auf die Jugendentwicklung von Primaten allgemein und *Cebus apella* im Besonderen. Daraus ableitend ergeben sich möglicherweise neue Anhaltspunkte zum potentiellen Selektionswert von Spiel (vgl. Kapitel III/6. Potentieller Selektionswert von Spiel). FAGEN (2008)¹⁶⁶ weist darauf hin, dass wildlebende junge Tiere¹⁶⁷ einen ausgeprägten Fluchtinstinkt zeigen, welcher sie vor dem Tode bewahren kann und welchem in der Regel spontan und ohne Prüfen der jeweiligen Umstände nachgegeben wird. Dieses Verhalten verändert sich jedoch im Laufe der Zeit und die Tiere beginnen – entgegen ihrem angeborenen Fluchttrieb – bedrohlich wirkende Situationen abzuschätzen und zu beurteilen. FAGEN vertritt die Ansicht, dass das Spiel junger Tiere diese Veränderung¹⁶⁸ unterstützt und ihnen hilft, ein Bild der Umgebung zu festigen, welches nicht ausschließlich von angeborener Vorsicht bestimmt wird¹⁶⁹. Vorliegende Studie zeigt, dass nicht juvenile Kapuziner am häufigsten spielen, sondern subadulte (vgl. Kapitel III/5.3 Spielhäufigkeit / Altersklassen). Zukünftige Studien, welche verstärkt das Spiel juveniler und subadultler Kapuziner fokussieren, sollten dahingehend

¹⁶⁶ Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (Sommer 2008): „The world is a scary place for a young animal.“

¹⁶⁷ in diesem Fall nennt FAGEN das Beispiel des Braunbären.

¹⁶⁸ FAGEN (2008), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (Sommer 2008): FAGEN nennt dies ein „Beherrschen der Emotionen“.

¹⁶⁹ FAGEN (2008), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (Sommer 2008): „Play helps young animals construct and reconstruct a world no longer controlled by their natural fear and anxiety.“

nähere Erkenntnisse bringen, welche Rolle der körperlichen Entwicklung (Kraft, Ausdauer) des spielenden Tieres und dem Aspekt der Gefahrenprävention (vgl. Kapitel III/5.2.1 Diskussion) zukommt.

Spielende Tiere, so FAGEN (2008), sind in der Lage, im Angesicht einer allgemein bedrohlichen oder unsicheren Umwelt, Flexibilität zu entwickeln¹⁷⁰. Mehr noch: Spiel kann, durch diese geschaffene Anpassungsfähigkeit, sogar dazu beitragen, massive oder unerwartete Umgebungsveränderungen zu überleben¹⁷¹ und ist somit relevant für die Evolution einer Art. Die Fähigkeit, Emotion (Furcht) mit Kognition zu kombinieren¹⁷² stellt für jedes höhere Lebewesen eine große Herausforderung dar. Erkenntnisse zum Spielverhalten lassen möglicherweise Rückschlüsse auf die kognitive Entwicklung einer Spezies zu. Es kann als wahrscheinlich angesehen werden, dass die beschriebene Flexibilität und die Fähigkeit, eine unbekannte Situation abzuschätzen, für eine hoch entwickelte und opportunistische Primatenspezies wie *Cebus apella*, welche dauerhaft einen gemeinsamen Lebensraum mit anderen *Cebus*-Arten besiedelt (vgl. Kapitel I/2.3 Zoogeografie), einen – möglicherweise hohen – Selektionswert innehat. Die vorliegende Studie weist für Gehaubte Kapuzineraffen ein großes Spielrepertoire nach, welches sich, kombiniert mit dem hohen Maß an Neugierverhalten, welches im Vorfeld der Datenaufnahme nachgewiesen wurde (vgl. Kapitel I/3.2 Neugier- und Explorationsverhalten von *Cebus apella*) möglicherweise fitnessfördernd auswirkt. Zukünftige Studien könnten klären, ob vergleichbar opportunistische Primatenspezies ein ähnlich breites Spielrepertoire zeigen und ob sich dieses vom Repertoire anderer Arten, beispielsweise solchen mit weniger Konkurrenzdruck oder räumlich begrenzterem Vorkommen, unterscheidet. Zudem sollten die Auswirkungen von Spiel auf das generelle Lernen und die Sozialisation untersucht werden. Eine sozial lebende Primatenspezies wie *Cebus apella* ist auf den Zusammenhalt der Sozialgruppe angewiesen (vgl. Kapitel III/5.2.1 Diskussion). Frühere Studien (SACZAWA 2005) lassen vermuten, dass es Unterschiede im Spielverhalten sozial und solitär lebender Primaten¹⁷³ gibt. Sollten sich diese Vermutungen bestätigen, liegt es nahe, dass jede Art der Gattung *Cebus* ein ähnlich breit gefächertes Spielverhalten zeigt, wie für *Cebus apella* nachgewiesen. Vergleiche von Freiland- und Zoogruppen¹⁷⁴ sollten zeigen, ob das ausgeprägte Spielverhalten in beiden Lebenssituationen vorkommt. Falls nicht, wäre zu klären, worin die Unterschiede begründet sind. In diesem Zusammenhang könnten sich auch für die Erforschung von Stressfaktoren wie Hunger¹⁷⁵, Feinddruck oder Störungsanfälligkeit neue Hinweise ergeben.

¹⁷⁰ FAGEN (2008), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (Sommer 2008): „(...) any playful animal can exhibit flexibility in the face of changing or uncertain environments.“

¹⁷¹ FAGEN (2008), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (Sommer 2008): „A playful group may even cross the evolutionary threshold and survive massive, unexpected change in its environment.“

¹⁷² FAGEN (2008), Korrespondenz mit PD Dr. Juliane Seger (Sommer 2008): „(...) to integrate emotion with cognition (...).“

¹⁷³ Hier: Orang Utan (*Pongo pygmaeus*) und Drill (*Mandrillus leucophaeus*)

¹⁷⁴ vgl. ALLEN & BEKOFF (1994): Die Autoren weisen auf häufig in Zusammenhang mit Spiel auftretende Fragen hin, darunter auch, wie ökologische Variablen die Ausprägung von Spiel beeinflussen.

¹⁷⁵ vgl. SOMMER & MENDOZA-GRANADOS (1995): Die Autoren wiesen einen Einfluss der Habitatqualität auf das Spielverhalten von Hanumanlanguren (*Presbytis entellus*) nach.

Auf der Grundlage der vorliegenden Ergebnisse zum Spiel von *Cebus apella* ist es möglich, auch Unterschiede zwischen den Geschlechtern zu betrachten. PAUKNER & SUOMI (2008) wiesen Unterschiede im Sozialspiel männlicher und weiblicher Gehaubter Kapuzineraffen in Laborhaltung nach¹⁷⁶. Es ist unklar, ob diese Erkenntnisse auch für Zoogruppen gelten. Aufgrund der beschriebenen Beeinflussung des Verhaltens Gehaubter Kapuzineraffen (vgl. Kapitel III/5.1.1 Diskussion) durch die Haltungsform im Labor kann nicht davon ausgegangen werden, dass die Ergebnisse ungeprüft übertragbar sind.

¹⁷⁶ Ähnliche Ergebnisse liefert FAIRBANKS (1993). Die Autorin untersuchte das Spielverhalten von Südlichen Grünmeerkatzen (*Chlorocebus pygerythrus*) und dokumentierte für männliche und weibliche Tiere Unterschiede in der Wahl der Spielpartner.

2. Ergebniszusammenfassung

Die Ergebnisse wissenschaftlicher Untersuchungen zum Spielverhalten nichtmenschlicher Primaten dienen dem Erkenntnisgewinn im Hinblick auf grundsätzliche Verhaltensstrukturen und liefern relevante Einblicke in Sozialverhalten sowie öko-ethologisches Verhalten. Bisher beschäftigten sich wenige Untersuchungen mit dem Spielverhalten von Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*), obwohl die Spezies in der Tat gute Voraussetzungen für derartige Studien bietet.

In einer Langzeituntersuchung (2005 – 2008 / Pilotstudie) wurde das Spielverhalten Gehaubter Kapuzineraffen (*Cebus apella*) an einer über eine Zeitspanne von mehr als zehn Jahren homogen gewachsenen, kopfstarken (30 Tiere) und sozial stabilen Focusgruppe im Zoo Schwerin im Rahmen der vorliegenden Schrift systematisch untersucht. Hierbei standen folgende Fragen im Mittelpunkt:

1. Zeigt *Cebus apella* „Spielverhalten“ im Sinne der wissenschaftlichen Definition?
Wenn ja:
 - Wovon ist Auftreten von Spiel abhängig?
 - Welche „Spiele“ (Spielformen) sind beobachtbar?
 - Lässt sich das Spielrepertoire kategorisieren?
 - Von welchen Faktoren ist „Spiel“ resp. die potentielle Spieldauer dokumentierter „Spiele“ abhängig? (Alter spielender Tiere, Zusammensetzung der „Spielgruppe“, Anzahl der „Spielpartner“)
2. Unterscheidet sich das Spielverhalten der Focusgruppe von dem bisher untersuchter Gruppen (Focusgruppe versus Laborgruppen)?
3. Tritt Spielverhalten bei Kapuzinern in artifizierlicher Haltung überwiegend bei jungen Tieren auf?
4. Zeigen junge Kapuziner ein anderes Spielrepertoire als adulte Tiere?

Die Ergebnisse lassen sich wie folgt zusammenfassen:

- 1) *Cebus apella* zeigt Spielverhalten im Sinne der wissenschaftlichen Definition (vgl. Kapitel I/4. Spielverhalten im Tierreich). Aufgrund mehrperspektivischer Beobachtungsansätze naturwissenschaftlicher Teildisziplinen sowie unterschiedlicher Definitionen erweisen sich Untersuchungen zum Spielverhalten generell als diffizil (vgl. Kapitel I/4.1 Kriterien für Spiel). Bereits vorliegende Daten zum Spiel von *Cebus apella* in Laborhaltung (GEHRING 1976, VISALBERGHI & GUIDI 1998, PAUKNER & SUOMI 2008) weichen zum Teil signifikant von den im Rahmen vorliegender Untersuchung ermittelten Werten ab. Auf der Grundlage von Beobachtungen an der Focusgruppe im Zoo Schwerin wurde das im Schrifttum bisher eher lückenhaft dokumentierte Spiel von *Cebus apella* durch Aufzeigen des Spielrepertoires, durch eine Kategorisierung der

Spielelemente (27 Spielkategorien und 52 Varianten) und durch deren statistische Verifikation neu definiert und in drei Teilbereiche gegliedert. Diese sind: Solitärspiel, Sozialspiel und Objektspiel. Die genannten Bereiche erlauben präzise Termini dokumentierten Spielverhaltens im Gesamtkomplex „Spielverhalten“. Es muss zwischen *Auftreten* und *Ausprägung* des Spiels unterschieden werden. Das *Auftreten* von Spiel ist bei Gehaubten Kapuzineraffen abhängig von

- der Anwesenheit eines dominanten männlichen Gruppenoberhauptes, welches seine Führungsposition ausfüllt,
- einer stabilen Sozialstruktur mit intakten Beziehungen und klaren Rangverhältnissen, dadurch ebenfalls von der Zusammensetzung der Sozialgruppe.
- Sozialspiel ist abhängig vom Vorhandensein juveniler resp. subadulter Tiere
- Darüber hinaus sind *Ausprägung* und Variantenreichtum von Spiel abhängig vom beweglichen Gehegeinventar resp. von der Strukturierung des artifiziellen Lebensraumes in seinen drei Dimensionen sowie schließlich von einer ausreichenden verfügbaren Raumgröße. Es besteht eine statistisch nachweisbare Abhängigkeit der Spieldauer von mehreren Faktoren. So haben die Zugehörigkeit zu einer bestimmten Sozialgruppe, die Zusammensetzung der jeweiligen Spielgruppe, das Alter des spielenden Tieres und schließlich die ausgeführte Spielkategorie Einfluss auf die Dauer des jeweils dokumentierten Spielereignisses.

2)

Es gibt Unterschiede in den Ergebnissen zum Spielverhalten von *Cebus apella* in Laborhaltung im Vergleich zur beobachteten Focusgruppe (Zoo Schwerin). Im Rahmen der Untersuchung wurden mehr Spielkategorien (insgesamt 27) und untergeordnete Varianten (insgesamt 52) dokumentiert als in früheren Publikationen beschrieben sind. Das Spiel von *Cebus apella* in Zoohaltung stellt sich somit nachweislich erheblich variantenreicher dar als bisher aus Laborstudien bekannt.

3)

Statistisch belegt wurde eine unterschiedlich intensive Spielbeteiligung, abhängig vom Alter des spielenden Tieres. Es wurden signifikant mehr Spielereignisse dokumentiert, an denen subadulte Tiere beteiligt waren als juvenile Tiere und signifikant mehr Ereignisse, an denen Juvenile beteiligt waren als Adulte. Mit anderen Worten: Die Spielbeteiligung steigt in folgender Reihenfolge: adult, juvenil, subadult. Insgesamt sind junge Tiere, also die Gruppe juveniler und subadulter Kapuziner des Sozialverbandes, häufiger am Spiel beteiligt als die adulten Tiere.

4)

Die Auswertungen ergaben, dass junge Kapuzineraffen (Juvenile und Subadulte) zwar ein ähnliches Spielrepertoire zeigen wie adulte Gruppenmitglieder, dass sich jedoch die Häufigkeit der Ausführung je nach gezeigtem Spielelement unterscheidet: Spezifische Verhaltensweisen (Hochwerfen von Objekten, Rotation um Objekte, Schwingen am

Seil, Raufen, Verfolgen) werden von jungen Tieren häufiger ausgeführt als von adulten. Junge Tiere sind zudem häufiger am Sozialspiel beteiligt als adulte Tiere, was möglicherweise von hoher Bedeutung für die Entwicklung der Bewegungsfähigkeit, der suffizienten intraspezifischen Kommunikation (Mimik) sowie der Festigung sozialer Bindungen ist. Körperlich erst wenig leistungsfähige Jungtiere beteiligen sich häufig an sozialen Spielen (wie dem Raufen), jedoch selten an Aktionen, welche komplexe Bewegungsabläufe (wie Rotationen um Objekte oder Drehungen um die eigene Achse) beinhalten und die deshalb ein großes Maß an Koordinationsfähigkeit verlangen. Die Ergebnisse legen zudem nahe, dass das Spiel juveniler Kapuziner vor einem gefahrenpräventiven Hintergrund ausgeführt wird: Objektspiel an Seilen wurde ausschließlich in geringer Höhe (max. 1 m über dem Boden) dokumentiert. Die geringe Fallhöhe birgt somit lediglich ein mäßiges Verletzungsrisiko.

5)

Dem Spiel des Gehaubten Kapuzineraffen kann ein potentieller Selektionswert in einem vorhandenen Zukunftsbezug zugeschrieben werden: Ein erfolgreiches Erlernen kommunikativer Kompetenzen (wie Mimik und Rituale) ist für das Eingliedern in den Sozialverband unabdingbar. Die Ergebnisse vorliegender Studie stützen die Annahme, dass „Spiel“ die Stabilität sozialer Bindungen fördert und legen nahe, dass umgekehrt Spielverhalten als Indikator für funktionierende Gruppenmechanismen angesehen werden kann. Darüber hinaus zeigen die gewonnenen Resultate eine unterschiedlich starke Häufigkeit im Auftreten körperbetonter Spielvarianten bei juvenilen und adulten Tieren, was darauf schließen lässt, dass die Trainingshypothese des Spiels (vgl. Kapitel I/4.1 Kriterien für Spiel) für *Cebus apella* angenommen werden kann.

6)

Auf der Grundlage gewonnener Erkenntnisse können Empfehlungen zur Optimierung der Haltungsbedingungen von *Cebus apella* in artifizierlicher Haltung ausgesprochen werden, und zwar hinsichtlich optimaler Sozialstruktur, Raumangebot, Gehegeinventar und -strukturierung, Behavioural Enrichment sowie genereller Substitution originärer Lebensraumstrukturen.

Die dokumentierten Ergebnisse zum Spielverhalten von *Cebus apella* stellen einen essentiellen Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse zur Artmonografie und zum Verhalten dieser Neuweltaffenspezies dar. Darüber hinaus liefern sie eine Basis für optimierte tiergartenbiologische Konzeptionen (u.a. für die Gruppenzusammensetzung resp. für Gehegeinventar oder -gestaltung) und bieten Ansatz für wünschenswerte weitere Erhebungen und Forschungen zur Einsicht in öko-ethologische und sozio-biologische Zusammenhänge.

3. Kurzzusammenfassung (Abstract aus Kapitel IV/2.)

In einer Langzeituntersuchung (2005 – 2008 / Pilotstudie) wurde das Spielverhalten Gehaubter Kapuzineraffen (*Cebus apella*) an einer über eine Zeitspanne von mehr als zehn Jahren homogen gewachsenen, kopfstarken (30 Tiere) und sozial stabilen Focusgruppe im Zoo Schwerin im Rahmen der vorliegenden Schrift systematisch untersucht. *Cebus apella* zeigt Spielverhalten im Sinne der wissenschaftlichen Definition. Bereits vorliegende Daten zum Spiel von *Cebus apella* in Laborhaltung weichen zum Teil signifikant von den im Rahmen vorliegender Untersuchung ermittelten Werten ab. Auf der Grundlage von Beobachtungen an der Focusgruppe im Zoo Schwerin wurde das bisher lückenhaft dokumentierte Spiel von *Cebus apella* durch Aufzeigen des Spielrepertoires, Kategorisierung der Spielelemente (27 Spielkategorien und 52 Varianten) und deren statistische Verifikation neu definiert und in drei Teilbereiche gegliedert: Solitärspiel, Sozialspiel und Objektspiel. Es muss zwischen *Auftreten* und *Ausprägung* des Spiels unterschieden werden. Das Auftreten von Spiel ist bei Gehaubten Kapuzineraffen abhängig von verschiedenen Faktoren: Der Anwesenheit eines dominanten männlichen Gruppenoberhauptes, einer stabilen Sozialstruktur und klaren Rangverhältnissen. Sozialspiel ist zudem abhängig vom Vorhandensein juveniler resp. subadulter Tiere. Darüber hinaus ist die *Ausprägung* von Spiel abhängig vom beweglichen Gehegeinventar, von der Strukturierung des artifiziellen Lebensraumes sowie von einer ausreichenden verfügbaren Raumgröße. Es besteht eine statistisch nachweisbare Abhängigkeit der Spieldauer von mehreren Faktoren (Zugehörigkeit zu einer bestimmten Sozialgruppe, Zusammensetzung der Spielgruppe, Alter des spielenden Tieres und Spielkategorie). Zudem ist die Spielbeteiligung abhängig vom Alter des spielenden Tieres und steigt in folgender Reihenfolge: adult, juvenil, subadult. Juvenile und subadulte Kapuzineraffen zeigen zwar ein ähnliches Spielrepertoire wie adulte Gruppenmitglieder, die Häufigkeit der Ausführung unterscheidet sich jedoch. Junge Tiere sind häufiger am Sozialspiel beteiligt als adulte Tiere, was möglicherweise von hoher Bedeutung für die Entwicklung der Bewegungsfähigkeit, der intraspezifischen Kommunikation (Mimik) sowie der Festigung sozialer Bindungen ist. Jungtiere beteiligen sich hingegen selten an Aktionen, welche ein großes Maß an Koordinationsfähigkeit verlangen. Die Ergebnisse legen nahe, dass das Spiel juveniler Kapuziner vor einem gefahrenpräventiven Hintergrund ausgeführt wird. Dem Spiel des Gehaubten Kapuzineraffen kann ein potentieller Selektionswert in einem vorhandenen Zukunftsbezug zugeschrieben werden. Die Ergebnisse vorliegender Studie stützen die Annahme, dass „Spiel“ die Stabilität sozialer Bindungen fördert und legen nahe, dass umgekehrt Spielverhalten als Indikator für funktionierende Gruppenmechanismen angesehen werden kann. Darüber hinaus zeigen die Resultate, dass die Trainingshypothese des Spiels für *Cebus apella* angenommen werden kann. Auf der Grundlage der Erkenntnisse können Empfehlungen zur Optimierung der Haltungsbedingungen von *Cebus apella* in artifizierlicher Haltung ausgesprochen werden, und zwar hinsichtlich Sozialstruktur, Raumangebot, Gehegeinventar und -strukturierung, Behavioural Enrichment sowie genereller Substitution originärer Lebensraumstrukturen. Die dokumentierten Ergebnisse zum Spielverhalten von *Cebus apella* stellen einen essentiellen Beitrag zur Erweiterung unserer Kenntnisse zur Artmonografie und zum Verhalten dieser Neuweltaffenspezies dar. Darüber hinaus liefern sie eine Basis für optimierte tiergartenbiologische Konzeptionen und bieten Ansatz für wünschenswerte weitere Erhebungen und Forschungen zur Einsicht in öko-ethologische und sozio-biologische Zusammenhänge.

4. Summary

Play behaviour of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*) was systematically analyzed in a long term study at Schwerin Zoo (2005-2008, pilot study), namely in a homogeneous grown, multitudinous (30 animals) and socially consistent focal group.

Cebus apella shows play behaviour in terms of scientific definition.

Available information about play behaviour in *Cebus apella* in laboratory rearing significantly differs from the data detected in this study.

Based on focal group observations, play behaviour in *Cebus apella* was redefined and subdivided into three components: solitary play, social play and object play by identifying the play repertoire, classification of play elements in categories (27 elements, 52 types), and statistical verification.

There are differences between appearance and characteristics of play. The results show appearance of play in tufted capuchins depending on various parameters: presence of a dominant male, strong social structure, and definite rank. Moreover social play depends on the presence of juvenile/subadult conspecifics. Characteristics of play depend on the availability of movable objects, structure of the artificial environment, and adequate space. A correlation of play duration and factors as group affiliation, composition of play group, and age of the playing monkey is verified. General play involvement is affected by age and increases in following order: adult, juvenile, subadult. Juvenile and subadult capuchins show similar play repertoire as adult conspecifics, albeit the frequency of demonstration differs. Young capuchins are involved in social play more frequently compared to adults, possibly because it is potentially essential for development of motivity, intraspecific communication (facial expression), and social bonds. Young capuchins rarely participate in actions that require the ability of coordination to a great extend. Furthermore the results suggest a demonstration of play in juvenile *Cebus apella* particularly against the background of risk prevention. Play behaviour of tufted capuchin monkeys can be ascribed a potential selection benefit in the existence of future reference. The results confirm the assumption that play enhance stability of social bonds and suggest play as indicator of functioning group mechanisms. Furthermore the results affirm the “training theory of play” in reference to *Cebus* monkeys. Based on these results recommendations for optimizing rearing conditions of *Cebus apella* in artificial rearing (concerning social structure, space, enclosure inventory, enclosure structure, behavioural enrichment, and substitution of wildlife habitat) can be published.

The documented results represent an essential contribution of our understanding of species monograph and behaviour of *Cebus apella*. Furthermore the results establish a basis for optimizing concepts of zoobiology and provide an approach for further research.

V. Literaturverzeichnis

- Allemann, C. (1951): Über das Spiel - Die Spieltheorien; Menschenspiel und Tierspiel. Juris Verlag, Zürich.
- Allen, C. and Bekoff, M. (1994): Intentionality, social play, and definition. *Biology and Philosophy*, 9: 63-74.
- Altmann, J. (1974): Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49: 227-266.
- Altmann-Langwald, D. (1991): Verhaltensansteckung (Mach-mit-Verhalten, Allelometik) bei Tieren. In: Witte, G. R. (Hrsg.): *Zoo - Pädagogik – Unterricht*, Bd. I: 41-60.
- Amaral, J. M. J., Simoes, A. L. and De Jong, D. (2005): Allele frequencies and genetic diversity in two groups of wild tufted capuchin monkeys (*Cebus apella nigrurus*) living in an urban forest fragment. *Genetics and Molecular Research*, 4 (4): 832-838.
- Amaral, P. J. S., Finotelo, L. F. M., De Oliveira, E.H.C., Pissinatti, A., Nagamachi, C.Y. and Pieczarka, J.C. (2008): Phylogenetic studies of the genus *Cebus* (Cebidae, Primates) using chromosome painting and G-Banding. *BMC Evolutionary Biology*, 8: 169
- Aureli, F., Cords, M. and Van Schaik, C. P. (2002): Conflict resolution following aggression in gregarious animals: a predictive framework. *Animal behaviour*, 64: 325-343.
- Baldwin, J. D. and Baldwin, J. I. (1976): Exploration and social play in squirrel monkeys. In: Bruner, J. S., Jolly, A. and Sylva, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 336-344.
- Baldwin, J. D. and Baldwin, J. I. (1978): Exploration and social play in squirrel monkeys (Saimiri): In: Müller-Schwarze, D.: *Evolution of play behavior*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Vol. 10: 125-137.
- Barnett, S. A. (1958): Exploratory behaviour. *British journal of psychology*, 49: 289-310.
- Bateson, P. P. G. and Hinde, R. A. (1976): *Growing points in ethology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Beach, F. A., Dr. (1978): Current concepts of play in animals. In: Müller-Schwarze, D.: *Evolution of play behavior*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Vol. 10: 225-243.

- Beck, B. (1980): *Animal Tool Behavior: The use and manufacture of tools in animals*. Garland Press, New York.
- Bekoff, M. (1976): *Animal play: problems and perspectives*. In: Bateson, P. P. G. and Klopfer, P. H.: *Perspectives in ethology*, Vol. 2. Plenum Press, New York, London: 165-188.
- Bekoff, M. (1995): *Play signals as punctuation: The structure of social play in canids*. *Behaviour*, 132: 419-429.
- Bekoff, M. (2001): *Social play behaviour*. *Journal of Consciousness Studies*, 8 (No. 2): 81-90.
- Bekoff, M. und Byers, J.A. (1982): *Kritische Neuanalyse der Ontogenese und Phylogeneese des Spielverhaltens bei Säugern: ein ethologisches Wespennest*. In: Immelmann, K. (Hrsg.): *Verhaltensentwicklung bei Mensch und Tier. Das Bielefelder Projekt*. Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Bekoff, M. and Byers, J. A. (Eds.) (1998): *Animal Play - Evolutionary, comparative, and ecological perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bernstein, I. S. (1965): *Activity patterns in a cebus monkey group*. *Folia primatologica*, 3: 211-224.
- Bertrand, M. (1976): *The reactions of stump-tail monkeys to animals and novel objects*. In: Bruner, J. S., Jolly, A. and Syla, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 184-187.
- Boere, V. (2001): *Environmental enrichment for neotropical primates in captivity*. *Ciencia Rural*, Santa Maria, 31(3): 543-551.
- Boinski, S. (1988): *Use of a club by a wild white-faced capuchin (*Cebus capucinus*) to attack a venomous snake (*Bothrops asper*)*. *American Journal of Primatology*, 14 (2): 177-179
- Bruner, J.S., Jolly, A. and Syla, K. (1976): *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York.
- Bühl, A. (2006): *SPSS 14 - Einführung in die moderne Datenanalyse*. Pearson Studium, München.
- Burghardt, G. M. (2005): *The genesis of animal play - Testing the limits*. MIT Press, Cambridge.
- Buytendijk, F. J. J. (1933): *Wesen und Sinn des Spiels*. Kurt Wolff Verlag / Der Neue Geist Verlag, Berlin.

- Byrne, G., Abbott, K. M. and Suomi, S. J. (1996): Reorganization of dominance rank among adult males in a captive group of tufted capuchins (*Cebus apella*). Laboratory Primate Newsletter, 35 (1).
- Byrne, G. and Suomi S. J. (1995): Development of activity patterns, social interactions, and exploratory behavior in infant tufted capuchins (*Cebus apella*). American Journal of Primatology, 35: 255-270.
- Byrne, G. and Suomi, S. J. (1996): Individual differences in object manipulation in a colony of tufted capuchins. Journal of Human Evolution, 31: 259-267.
- Candland, D. K. and French, J. A. (1978): Object-play: test of a categorized model by the genesis of object-play in *Macaca fuscata*. In: Smith, E. O.: Social play in primates. Academic Press, New York: 259-298.
- Carosi, M. and Visalberghi, E. (2002): Analysis of tufted capuchin (*Cebus apella*) courtship and sexual behavior repertoire: changes throughout the female cycle and female interindividual differences. American journal of physical anthropology, 118: 11-24.
- Chevalier-Skolnikoff, S. (1976): Ontogenesis of the play face among stump-tail monkeys. Play - Its role in development and evolution. J. S. Bruner, A. Jolly and K. Sylva, Penguin Books, New York: 140-145.
- Christel, M. I. and Frigaszy, D. M. (2000): Manual function in *Cebus apella*. Digital mobility, Preshaping, and endurance in repetitive grasping. International Journal of Primatology, 21 (4): 697-719.
- Cleveland, A., Rocca, A. M., Wendt, E. L., Westergaard G. C. (2004): Transport of tools to food sites in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). Animal Cognition, 7: 193-198.
- Cowlishaw, G. and Dunbar R. (2000): Primate Conservation Biology. The University of Chicago Press, Chicago, London.
- De Marco, A. and Visalberghi, E. (2007): Facial displays in young tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): Appearance, meaning, context and target. Folia primatologica, 78: 118-137.
- de Oliveira, C. R., Ruiz-Miranda, C. R., Kleiman D. G., Beck, B. B. (2003): Play Behaviour in Juvenile Golden Lion Tamarins (Callitrichidae: Primates): Organization in Relation to Costs. Ethology, 109 (7): 593-612.
- de Waal, F. B. M., Luttrell, L. M. (1986) : The Similarity Principle Underlying Social Bonding among Female Rhesus Monkeys. Folia primatologica, 46: 215-234.
- Defler, T. R. and Hernandez-Camacho, J. I. (2002): The true identity and characteristics of *Simia albifrons* Humboldt, 1812: Description of neotype. Neotropical primates, 10 (2): 49-64.

- Di Bitetti, M. S. (2001): Home-range use by the tufted capuchin monkey (*Cebus apella nigritus*) in a subtropical rainforest of Argentina. *J. Zool.*, 253: 33-45.
- Dogo de Resende, B. and Ottoni, E. B. (2002): Brincadeira e aprendizagem do uso de ferramentas em macacos-prego (*Cebus apella*). *Estudos de Psicologia* 7 (1): 173-180.
- Dolhinow, P. (1976): At play in the fields. In: Bruner, J. S., Jolly, A. and Sylva, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 312-319.
- Dulitz, M. (1998): Die Auswirkungen von Verhaltensstörungen und Geburten auf die sozialen Beziehungen der Individuen in Sozialgruppen des Gehaubten Kapuzineraffen (*Cebus apella*). Inaugural-Dissertation, Universität Gesamthochschule Kassel, Fachbereich Biologie.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1978): On the ontogeny of behavior of a male badger (*Meles meles* L.) with particular reference to play behaviour. In: Müller-Schwarze, D.: *Evolution of play behavior*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc.
- Eibl-Eibesfeldt, I. (1999): *Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung*. Piper Verlag, München.
- Elias, M. F., Samonds, E. D. and Samonds, K. W. (1977): Protein and calorie malnutrition in infant cebus monkeys: growth and behavioral development during deprivation and rehabilitation. *The american journal of clinical nutrition*, 30 (March): 355-366.
- Elias, M. F. and Samonds, K. W. (1974): Exploratory behavior and activity of infant monkeys during nutritional and rearing restriction. *The american journal of clinical nutrition*, 27(May): 458-463.
- Elliot, D. G. (1913): *A review of the Primates*. Monograph Series Vol. II, American Museum of Natural History, New York.
- Engelhardt, A. (2000): Handaufzucht eines Kapuzineraffen (*Cebus apella libidinosus*) im Zoo Schwerin. *Ursus - Mitteilungsblatt des Zoovereins und des Zoos Schwerin*, 6. Jahrgang (Nr. 2): 28-34.
- Fagen, R. (1976): Modelling how and why play works. In: Bruner, J. S., Jolly, A. and Sylva, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 96-115.
- Fagen, R. (1981): *Animal Play Behavior*. Oxford University Press, New York, Oxford.
- Fagen, R. (1993): Primate juveniles and primate play. In: Pereira, M. E. and Fairbanks, L. A.: *Juvenile Primates - Life history, development, and behavior*. Oxford University Press, New York, Oxford: 182-196.

- Fagen, R. M. (2008): Korrespondenz mit PD Dr. J. Seger, mit freundlicher Genehmigung.
- Fairbanks, L. A. (1993): Juvenile vervet monkeys: Establishing relationships and practicing skills for the future. In: Pereira, M. E. and Fairbanks, L. A.: Juvenile Primates - Life history, development, and behavior. Oxford University Press, New York, Oxford: 211-227.
- Fedigan, L. M. (1972): Social and Solitary Play in a Colony of Vervet Monkeys (*Cerco-pithecus aethiops*). Primates, 13 (4): 347-364.
- Fernandes, M. E. B. (1991): Tool use and predation of oysters (*Crassostrea rhizophorae*) by tufted capuchin, *Cebus apella apella*, in brackish water mangrove swamp. Primates, 32 (4): 529-531.
- Flack, J. C., Jeanotte, L. A. and de Waal, F. B. M. (2004): Play signaling and the perception of social rules by juvenile chimpanzees (*Pan troglodytes*). Journal of comparative Psychology, 118 (No 2): 149-159.
- Fragaszy, D. M. and Adams-Curtis, L. E. (1991): Generative aspects of manipulation in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). Journal of Comparative Psychology, 105 (4): 387-397.
- Fragaszy, D. M. and Adams-Curtis, L. E. (1997): Developmental changes in manipulation in tufted capuchins (*Cebus apella*) from birth through 2 years and their relation to foraging and weaning. Journal of Comparative Psychology, 111 (2): 201-211.
- Fragaszy, D. M. and L. E. Adams-Curtis (1998): Growth and reproduction in captive tufted capuchins (*Cebus apella*): American Journal of Primatology, 44: 197-203.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. and Fedigan, L. M. (2004): The complete capuchin – The biology of the Genus *Cebus*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fragaszy, D. M., Visalberghi, E. and Galloway, A. (1997): Infant tufted capuchin monkeys' behaviour with novel foods: opportunism, not selectivity. Animal behaviour, 53: 1337-1343.
- Fragaszy, D. M., Vitale A. F. and Ritchie, B. (1994): Variation among juvenile capuchins in social influences on exploration. American Journal of Primatology, 32: 249-260.
- Gattermann, R. (2006): Wörterbuch zur Verhaltensbiologie der Tiere und des Menschen. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Gehring, C. B. (1976): Grußverhalten und Erkennen vertrauter Personen sowie weitere Verhaltensweisen einer Kapuziner-Gruppe (*Cebus apella*) im Zoo. Der zoologische Garten, 46: 353-366.

- Glickman, S. E. and Sroges, R. W. (1968): Curiosity in zoo animals. *Behaviour*, 26 (1-2): 151-187.
- Groos, K. (1930): *Die Spiele der Tiere*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Groos, K. (1976): The play of animals: play and instinct. In: Bruner, J. S., Jolly, A. and Sylva, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 65-67.
- Groves, C.P. (2001): *Primate taxonomy*. Smithsonian Institute, Washington DC.
- Hardy, D. F. (1996): Current research activities in zoos. In: Kleiman, D. G., Allen, M. E., Thompson, K.V. and Lumpkin, S. (eds.): *Wild mammals in captivity*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Hartl, G. B. (1985): Auffällige Unterschiede in der genetischen Variabilität freilebender Großsäuger und ihre möglichen Ursachen. *Zeitschrift für Jagdwissenschaft*, 31(Nr.4): 193-203.
- Hartl, G. B. (1994): Wildtiergenetik. In: Dedek, J. and Steineck, T.: *Wildhygiene*. Gustav Fischer Verlag, Jena: 330-338.
- Hartl, G. B. (1998): Generhaltung bei Wildtieren: Bedrohungsbild, Befunde und Maßnahmen am Beispiel des Rothirsches. In: Geburek, T. und Heinze, B.: *Erhaltung genetischer Ressourcen im Wald - Normen, Programme, Maßnahmen*. Ecomed-Verlagsgesellschaft, Landsberg: 239-252.
- Hartl, G. B., Zachos, F. and Nadlinger, K. (2003): Genetic diversity in european red deer (*Cervus elaphus* L.): anthropogenic influences on natural populations. *Comptes Rendus Biologies*, 326 (S1): 37-42.
- Hassenstein, B. (1980): *Instinkt, Lernen, Spielen, Einsicht*. R. Piper & Co Verlag, München.
- Hayaki, H. (1985): Social Play of Juvenile and Adolescent Chimpanzees in the Mahale Mountains National Park, Tanzania. *Primates*, 26 (4): 343-360.
- Hentschel, E. J. und Wagner G. H. (2004): *Wörterbuch der Zoologie*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Hershkovitz, P. (1949): Mammals of northern Colombia. Preliminary report No. 4: Monkeys (Primates) with taxonomic revisions of some forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 98: 323-427.
- Heymer, A. (1977): *Ethologisches Wörterbuch*. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Hirata, S., Yamakoshi G. Fujita, S. Ohashi, G. And Matsuzawa, T. (2001): Capturing and toying with hyraxes (*Dendrohyrax dorsalis*) by wild chimpanzees (*Pan troglodytes*) at Bossou, Guinea. *American Journal of Primatology*, 53: 93-97.

- Huber, L., Rechberger, S. and Taborsky, M. (2001): Social learning affects object exploration and manipulation in keas, *Nestor notabilis*. *Animal behaviour*, 62: 945-954.
- Inhelder, E. (1954): Zur Psychologie einiger Verhaltensweisen - besonders des Spiels - von Zootieren. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, Bd. 12 (Heft 1).
- Inhelder, E. (1978): Object play in an indian rhino (*Rhinoceros unicornis*). In: Müller-Schwarze, D.: *Evolution of play behavior*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Vol. 10: 149-160.
- Izawa, K. (1980): Social behavior of the wild black-capped capuchin (*Cebus apella*). *Primates*, 21 (4): 443-467.
- Jalles-Filho, E. (1995): Manipulative propensity and tool use in capuchin monkeys. *Current Anthropology*, 36 (4): 664-777.
- Kipper, S. and Todt, D. (2002): The Use of Vocal Signals in the Social Play of Barbary Macaques. *Primates*, 43 (1): 3-17.
- Kirchshofer, R. (1963): Einige bemerkenswerte Verhaltensweisen bei Saimiris im Vergleich zu verwandten Arten. *Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie*, 53: 77-91.
- Kleiman, D. G. (1992): Behavior Research in Zoos: Past, Present, and Future. *Zoo Biology*, 11: 301-312.
- Lancaster, J. B. (1972): Play-mothering: the relations between juvenile females and young infants among free-ranging vervet monkeys. In: Poirier, F. E.: *Primate socialization*. Random House, New York: 83-104.
- Leighty, K. A., G. Byrne, et al. (2002): Twinning in Tufted Capuchins (*Cebus apella*): Rate, Survivorship, and Weight Gain. *Folia primatologica*, 75: 14-18.
- Lewis, K. P. (2000): A Comparative study of primate play behaviour: Implications for the study of cognition. *Folia Primatologica*, 71: 417-421.
- Loizos, C. (1967): Play behaviour in higher primates: a review. In: Morris, D.: *Primate Ethology*. Weidenfeld and Nicolson, London: 176-218.
- Loizos, C. (1976): An ethological study of chimpanzee play. In: Bruner, J. S., Jolly, A. and Sylva, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 345-351.
- Maestriperi, D. and Ross, S. R. (2004): Sex differences in play among western lowland gorilla (*Gorilla gorilla gorilla*) infants: Implication for adult behavior and social structure. *American Journal of physical anthropology*, 123: 52-61.

- Markus, N. and Croft, D. B. (1995): Play behaviour and its effects on social development of common chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Primates*, 36 (2): 213-225.
- Martin, P. and Bateson, P. (2005): *Measuring behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Matheson, M. D., Fragaszy, D. M. and Johnson-Pynn, J. S. (2005): Response to novel housing in two groups of captive tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Primates*, 46: 235-240.
- Matsusaka, T. (2004): When does play panting occur during social play in wild chimpanzees?. *Primates*, 45: 221-229.
- Mc Farland, D. (ed.) (1982): *The oxford companion to animal behavior*. Oxford University Press, Oxford, New York.
- Mendes Pontes, A. R., Malta, A. and Asfora, P. H. (2006): A new species of capuchin monkey, genus *Cebus* Erxleben (Cebidae, Primates): found at the very brink of extinction in the Pernambuco Endemism Centre. *Zootaxa*, 1200: 1-12.
- Meunier, H., Petit, O. and Deneubourg, J.-L. (2008): Resource influence on the form of fur rubbing behaviour in white-faced capuchins. *Behavioural Processes*, 77: 320-326.
- Meyer-Holzappel, M. (1956): Das Spiel bei Säugetieren. In: Helmcke, J.-G., v. Lengerken, H. und Strack, D.: *Handbuch der Zoologie*, 8. Band, Walter de Gruyter & Co, Berlin.
- Meyer-Holzappel, M. (1978): On the readiness for play and instinctive activities. In: Müller-Schwarze, D.: *Evolution of play behavior*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Vol. 10: 252-268.
- Mockrin, M. H., Smith, H. and De Waal, F. B. M. (1998): Do capuchins avoid conflict when crowded?" Poster presentation for the SURE program, Atlanta, GA.
- Müller-Schwarze, D. (1978): *Evolution of play behavior*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Vol. 10.
- Nahallage, C. A. D. and Huffmann, M. A. (2007): Age-specific functions of stone handling, a solitary-object play behavior in japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 69: 267-281.
- Nolte, A. (1958): Beobachtungen über das Instinktverhalten von Kapuzineraffen (*Cebus apella* L.) in der Gefangenschaft. *Behaviour*, 12 (3): 183-207.

- O'Brien T. G. and Robinson, J. G. (1993): Stability of social relationships in female wedge-capped capuchin monkeys. In: Pereira, M. E. and Fairbanks, L. A.: Juvenile Primates - Life history, development, and behavior. Oxford University Press, New York, Oxford: 197-210.
- Onyekwere Damian I. and J. M. Ramírez (1993): Play fighting versus serious fighting in golden hamsters (*Mesocricetus auratus*). Bulletin of the Psychonomic Society, 31 (6): 503-506.
- Otoni, E. B., Dogo de Resende, B. and Izar, P. (2005): Watching the best nutcrackers: what capuchin monkeys (*Cebus apella*) know about others' tool-using skills. Animal Cognition, 24: 215-219.
- Otoni, E. B. and Mannu, M. (2001): Semifree-ranging tufted capuchins (*Cebus apella*) spontaneously use tools to crack open nuts. International Journal of Primatology, 22 (No 3): 347-358.
- Panger, M. A. (1998): Object-Use-in free-ranging white-faced capuchins (*Cebus capucinus*) in Costa Rica. American journal of physical anthropology, 106: 311-321.
- Parr, L. A., Matheson, M. D., Bernstein, I. S. and De Waal, Frans B. M. (1997): Grooming down the hierarchy: allogrooming in captive brown capuchin monkeys, *Cebus apella*. Animal Behaviour, 54: 361-367.
- Parra, G. J. (2007): Observations of an indo-pacific humpback dolphin carrying a sponge: object play or tool use?. Mammalia, 71 (3): 147-149.
- Paukner, A. and Suomi, S. J. (2008): Sex differences in play behavior in juvenile tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). Primates, 49: 288-291.
- Pellegrini, A. D. and Smith, P. K. (eds.) (2005): The nature of play - Great apes and humans. The Guilford Press, New York.
- Pellis, S. M. (1991): How motivationally distinct is play? A preliminary case study. Animal behaviour, 42: 851-853.
- Pellis, S. M. and Pellis, V. C. (1997): Targets, Tactics, and the Open Mouth Face During Play fighting in Three Species of Primates. Aggressive Behavior, 23: 41-57.
- Pereira, M. E. (1993): Juvenility in animals. In: Pereira, M. E. and Fairbanks, L. A.: Juvenile Primates - Life history, development, and behavior. Oxford University Press, New York, Oxford: 17-27.
- Pereira, M. E. and Preisser, M. C. (1998): Do strong primate players 'self-handicap' during competitive social play?" Folia Primatologica, 69: 177-180.

- Poirier, F. E., and Smith, E. O. (1978): Socializing functions of primate play. In: Müller-Schwarz, D.: Evolution of play behavior. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc., Vol. 10: 112-124.
- Preuß, K. (1985): Studien zum Spielverhalten bei einer Lemur-catta und einer Lemur-fulvus-rufus-Gruppe. Information aus Darmstadts Tiergarten. Eine Zeitschrift für Freunde und Förderer, 2: 4-17.
- Puschmann, W. (2004): Zootierhaltung - Tiere in menschlicher Obhut. Bd. Säugetiere. Verlag Harri Deutsch, Frankfurt am Main.
- Pusey, A. E. (1990): Behavioural changes at adolescence in chimpanzees. Behaviour, 115 (3-4): 203-246.
- Queiroz, H. L. (1992): A new species of capuchin monkey, Genus *Cebus* Erxleben, 1777 (Cebidae: Primates) from Eastern Brazilian Amazonia. Goeldiana Zoologia, 15: 1-13.
- Rosenblum, L.A. (1978): The creation of a behavioral taxonomy. In: Sackett (1978): Observing Behavior, Vol. II Data collection and analysis methods. University Park Press, Baltimore.
- Rylands, A. B. (1999): The name of the Weeper or Wedge-capped Capuchin in the Guineas. Neotropical primates, 7 (3): 89-91.
- Rylands, A. B., Schneider, H., Langguth, A., Mittermeier, R. A., Groves, C. P., Rodriguez-Luna, E. (2000): An assessment of the diversity of New World Primates. Neotropical primates, 8 (2): 61-93.
- Sabbatini, G., Stammati, M., Tavares, M. C. H., Visalberghi, E. (2007): Response toward novel stimuli in a group of tufted capuchins (*Cebus libidinosus*) in Brasília National Park, Brazil. American Journal of Primatology, 69: 457-470.
- Sackett, G. P. (1978): Observing behavior, Vol. II, Data collection and analysis methods. Baltimore, University Park Press.
- Saczawa, M. (2005): The types and duration of play in a solitary species (*Pongo pygmaeus*) versus a social species (*Mandrillus leucophaeus*). Oxford Journal of Anthropology, 1, (Spring 2005).
- Schneider, H. (2000): The Current Status of the New World Monkey Phylogeny. Anais da Academia Brasileira de Ciências, 72 (2): 165-172.
- Seger, J. (1994): Phänomene in der Natur und ihre Beobachtung als pädagogische Aufgabe, dargestellt an ausgewählten Beispielen aus Zoologischen Gärten. Zoopädagogik unter besonderer Berücksichtigung von Kriterien und Arbeitsweisen in der Sekundarstufe II. In: Witte, G. R.: Zoo - Pädagogik – Unterricht, Band II.

- Seger, J. (1997): Der Falklandkarakara. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Seger, J. (1997b): Didaktisch-Methodische Beiträge zu Seger, Juliane: Der Falklandkarakara (*Phalcoeboenus australis*). In: Witte, G. R.: Zoo - Pädagogik – Unterricht, Band IV.
- Seger, J. (2008): Das Zwerghuhn Chabo - ein Exot im Sachunterricht. In: Wittkowske, S. und Giest, H. (Hrsg.): Naturbezogenes und naturwissenschaftliches Lernen im Sachunterricht. Westermann Schulbuchverlag GmbH, Braunschweig.
- Seger, J. and G. Witte (1995): Vom Hörnernasentier zum Fuchswolf. In: Witte, G. R.: Zoo - Pädagogik – Unterricht, Band III.
- Setchell, J. M. and Curtis, D. J. (2003): Field and laboratory methods in primatology. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shepherdson, D. J., Mellen, J. D. and Hutchins, M. (eds.) (1998): Second Nature – Environmental Enrichment for Captive Animals. Smithsonian Institution, USA.
- Siemers, B. M. (2000): Seasonal variation in food resource and forest strata use by brown capuchin monkeys (*Cebus apella*) in a disturbed forest fragment. Folia Primatologica, 71: 181-184.
- Silva Jr., J. D. S. (2002): Taxonomy of capuchin monkeys, *Cebus* Erxleben, 1777. Neotropical primates, 10 (1): 29.
- Smith, P. K. (ed.) (1984): Play in animals and humans. Basil Blackwell Publisher Limited, Oxford.
- Sommer, V. and Mendoza-Granados, D. (1995): Play as indicator of habitat quality: A field study of langur monkeys (*Presbytis entellus*). Ethology, 99: 177-192.
- Spinozzi, G., Truppa, V., Laganà, T. (2004): Grasping behavior in tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*): Grip types and manual laterality for picking up a small food item. American journal of physical anthropology, 125: 30-41.
- Stöwe, M., Bugnyar, T., Loretto, M.-C., Schloegl, C., Range, F. and Kotrschal, K. (2006): Novel object exploration in ravens (*Corvus corax*): Effects of social relationships. Behavioural Processes, 73 (1): 68-75.
- Symons, D. (1978): Play and aggression - A study of rhesus monkeys. New York, Columbia University Press.
- Tembrock, G. (1978): Wörterbuch der Biologie: Verhaltensbiologie - unter besonderer Berücksichtigung der Physiologie des Verhaltens. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Tembrock, G. (1983): Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Band 2 (Wirbeltiere). Gustav Fischer Verlag, Jena.

- Tembrock, G. (1987): *Verhaltensbiologie*. Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Tizard, B. and Harvey, D. (1977): *Biology of play*. Spastics international medical publications, London, Philadelphia.
- Torigoe, T. (1985): Comparison of object manipulation among 74 species of non-human primates. *Primates*, 26 (2): 182-194.
- van Hooff, J. A. R. A. M. (1976): A comparative approach to the phylogeny of laughter and smiling. In: Bruner, J. S., Jolly A. and Sylva, K.: *Play - Its role in development and evolution*. Penguin Books, New York: 130-139.
- van Wolckenten, M. L., Davis, J. M., Gong, M. L. and De Waal, F. B. M. (2006): Coping with acute crowding by *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 27 (5): 1241-1256.
- Vigilant, L. and Guschanski, K. (2009): Using genetics to understand the dynamics of wild primate populations. *Primates*, 50: 105-120.
- Visalberghi, E. (1988): Responsiveness to objects in two social groups of tufted capuchin monkeys (*Cebus apella*). *American Journal of Primatology*, 15: 349-360.
- Visalberghi, E. and Fragaszy, D. M. (1995): The behaviour of capuchin monkeys, *Cebus apella*, with novel food: the role of social context. *Animal behaviour*, 49: 1089-1095.
- Visalberghi, E., Fragaszy, D.M. and Savage-Rumbaugh, S. (1995): Performance in a tool-using task by common chimpanzees (*Pan troglodytes*), Bonobos (*Pan paniscus*), an Orangutan (*Pongo pygmaeus*), and capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 109 (1): 52-60.
- Visalberghi, E. and Guidi, C. (1998): Play behaviour in young tufted capuchin monkeys. *Folia Primatologica*, 69: 419-422.
- Visalberghi, E., Janson, C. H. and Agostini, I. (2003): Response toward novel foods and novel objects in wild *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 24(3): 653-675.
- Visalberghi, E., Valenzano, D. R. And Preuschoft, S. (2006): Facial displays in *Cebus apella*. *International Journal of Primatology*, 27 (No. 6): 1689-1707.
- Vitale, A. (1994): Individual Differences in the manipulation of a jacket by socially housed tufted capuchins (*Cebus apella*): *Folia primatologica*, 63: 88-90.
- Wehnelt, S. und Beyer, P.-K. (2002): *Ethologie in der Praxis*. Filander Verlag, Fürth.
- Weigel, R. M. (1979): The Facial Expressions of the Brown Capuchin Monkey (*Cebus apella*). *Behaviour*, 68 (3-4): 250-276.

- Welker, C. (1979): Zum Sozialverhalten des Kapuzineraffen *Cebus apella* cay ILLIGER, 1815, in Gefangenschaft. (I Gruppenbildungsprozesse). *Philippia*, IV/2: 154-168.
- Welker, C., Becker, P., Höhmann, H. und Schäfer-Witt, C. (1987): Social relations in groups of the black-capped capuchin *Cebus apella* in captivity. *Folia primatologica*, 49: 33-47.
- Welker, C., Brinkmann, C. und Schäfer, C. (1981): Zum Sozialverhalten des Kapuzineraffen *Cebus apella* cay ILLIGER, 1815, in Gefangenschaft. (II Gruppenbewußtsein). *Philippia* IV/4: 331-342.
- Welker, C., Pippert, P. und Witt, C. (1983): Die Kapuzinerkolonie der Universität Kassel. *Zeitschrift des Kölner Zoo*. 26. Jahrgang (Heft 4): 115-126.
- Westergaard, G. C. and Fragaszy, D. M. (1985): Effects of manipulatable objects on the activity of captive capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Zoo Biology*, 4: 317-327.
- Westergaard, G. C. and Fragaszy, D. M. (1987): The manufacture and use of tools by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 101 (2): 159-168.
- Westergaard, G. C. and Kuhn, H. E. (2001): Skeletal evidence for precision gripping in *Cebus apella*. *Human Evolution*, 16 (2): 137-142.
- Westergaard, G. C., Lundquist, A. L., Kuhn, H. E. and Suomi, S. J. (1997): Ant-gathering with tools by captive tufted capuchins (*Cebus apella*). *International Journal of Primatology*, 18 (1): 95-103.
- Williamson, E. A. and Feistner, A. T. C. (2003): Habituating primates: process, techniques, variables and ethics. In: Setchell, J. M. and Curtis, D. J. (eds.): *Field and laboratory methods in primatology: a practical guide*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Young, R. J. (2003): *Environmental Enrichment for Captive Animals*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Zhang, S.-Y. (1995): Activity and ranging patterns in relation to fruit utilization by brown capuchins (*Cebus apella*) in French Guinea. *International Journal of Primatology*, 16(3): 489-507.

VI. Abbildungsverzeichnis¹⁷⁷

I. Einleitung

Abb. I/3.2.2-1: Taktile Kontaktaufnahme als definierter Beginn der Objektmanipulation

Abb. I/3.2.2-2 (oben)
und

Abb. I/3.2.2-3 (unten): Objektmanipulation durch *Cebus apella* (subadult).

Abb. I/3.2.2-4: *Cebus apella* (subadult) inspiziert einen alten Stiefel

Abb. I/3.2.2.1-1: „Felltragendes“ Objekt (vgl. Kapitel I/3.2.2.1 „Sonderform“ der Objektmanipulation)

Abb. I/3.2.3-1: Werkzeuggebrauch durch *Cebus apella* in der Vergleichsgruppe Wolgast.

Abb. I/3.2.3-2: Werkzeuggebrauch durch *Cebus apella* in der Focusgruppe Schwerin.

II. Material und Methode

Abb. II/1.1-1: Entwicklung der Kopfstärke (Focusgruppe Schwerin) von 1997 bis 2007

III. Ergebnisse und Diskussion

Abb. III/2.1.1-1: Charakteristische Körperhaltung während des „Drehens um die eigene Achse“. Die Extremitäten bilden die Basis unter dem Körper. Der Schwanz ist eingerollt (vgl. Text 2.1.1: Drehung um die eigene Achse, Variante 1).

Abb. III/2.2.1-1: Schwingen am Seil, Variante 1 (vgl. Text: 2.2.1) .

Abb. III/ 2.2.1-2: Schwingen am Seil, Variante 2 (vgl. Text: 2.2.1).

Abb. III/2.2.1-3: Schwingen am Seil, Variante 3 (vgl. Text: 2.2.1).

¹⁷⁷Alle Fotos und Zeichnungen wurden von der Autorin angefertigt.

- Abb. III/2.2.3-1:** Spiel mit Schlamm, Variante 2; Bewegungsablauf a): Hochheben des Materials über den Kopf (vgl. Text 2.2.3: Spiel mit Schlamm).
- Abb. III/2.2.3-2:** Spiel mit Schlamm, Variante 2; Bewegungsablauf b): Schlagen des Materials auf einen festen Untergrund; hier: ein Baumstamm (vgl. Text 2.2.3: Spiel mit Schlamm).
- Abb. III/2.2.3-3:** Spiel mit Schlamm, Variante 2; Bewegungsablauf c): Einsammeln des Materials (vgl. Text 2.2.3: Spiel mit Schlamm).
- Abb. III/2.2.4-1:** Hochwerfen von Objekten, Variante 3: Deutliches Fixieren des geworfenen Objekts während der Flugphase. (vgl. Text 2.2.4: Hochwerfen von Objekten).
- Abb. III/2.2.5-1:** Rollen eines Objekts, Variante 1: Rollen eines Balls mit einer Vorderextremität (vgl. Text 2.2.5: Drehen/Rollen von Objekten).
- Abb. III/2.2.5-2:** Rollen eines Objekts, Variante 2: Rollen eines Balls während des bipeden Laufens (vgl. Text 2.2.5: Drehen/Rollen von Objekten).
- Abb. III/2.2.7-1:** Rotation um einen Ball (vgl. Text 2.2.7: Rotation um Objekte).
- Abb. III/2.3.2-1:** Raufende subadulte Kapuziner. Beide Tiere zeigen das „falsche Beißen“ (vgl. Text 2.3.2: Raufen).
- Abb. III/2.4-1:** „Johannes“ mit nassem Kopfhaar (vgl. Text 2.4 a): Kopfhaare nass machen).
- Abb. III/2.4-2:** Beginn der Episode „Schüssel auf den Kopf“ (vgl. Text oben)
- Abb. III/2.4-2:** Vgl. Text 2.4 j): Rutschen am Boden.
- Abb. III/4.1-1:** Verteilung der Spieldauern
- Abb. III/4.1-2:** Streudiagramm: Dauer der Spielsequenzen und Zahl der Sequenzteile.
- Abb. III/4.2-1:** Verhaltenskategorien innerhalb von Spielsequenzen
- Abb. III/5.1.1-1:** Dorsales Tragen des Jungtiers. Position des Traglings in den ersten Lebenswochen: Quer zur Körperlängsachse des Muttertiers.

- Abb. III/5.2.1-1:** „Djojo“ (geb. 2000): Habitus ähnelt dem des adulten Männchens der Focusgruppe (vgl. Abb. III/5.2.1-2).
- Abb. III/5.2.1-2:** „Erich“: Das adulte Männchen der Focusgruppe.
- Abb. III/5.3-1:** Teilnahme von Tieren verschiedener Altersklassen an den dokumentierten Spielereignissen.
- Abb. III/6-1:** Annäherung eines älteren Geschwistertiers an ein Jungtier von *Cebus apella*. (vgl. Text 6. Potentieller Selektionswert von Spiel)
- Abb. III/6-2:** *Cebus apella* zeigt komplexe Mimik als situationsabhängiges Mittel der Kommunikation.

VII. Tabellenverzeichnis

I. Einleitung

Tab. I/2.2.1-1: Bezeichnungen anerkannter *Cebus*-Spezies.

Tab. I/2.2.1-2: Cebus-Arten und Unterarten (nach Autor).

II. Material und Methode

Tab. II/1.1-1: Entwicklung der Kopfstärke (Focusgruppe Schwerin) von 1997 bis 2007.

Tab. II/4-1: Vergleich der Ergebnisse möglicher Transformationen.

Tab. II/4-2: Häufigkeit des Folgeverhaltens und mittlere Spieldauer. Berechnung auf Grundlage der logarithmischen Transformation: Auflistung von Verhaltensweisen und darauf folgenden Spielelementen. Die oberste Zahl jedes Tabellenfeldes gibt die Häufigkeit wieder, mit der ein „Folgeverhalten“ (nummernkodiert) auf eine andere Spielkategorie folgt, Kodierung 0 bedeutet „kein Spiel“. Der zweite Wert gibt den geometrischen Mittelwert der Spieldauer wieder. Der letzte Wert jeder Zelle zeigt den geometrischen Variationskoeffizienten.

Tab. II/4-3: Spieldauer innerhalb der Kategorien und Geometrischer Mittelwert.

Tab. II/4-4: Statistische Gruppen von Spielkategorien und deren Vorkommen in den verschiedenen untersuchten Sozialgruppen. Jede Gruppe beinhaltet Spielkategorien, deren durchschnittliche Dauer (geometrischer Mittelwert) nicht signifikant voneinander verschieden sind.

Tab.II/ 4-5: Mögliche Zusammensetzungen der Spielgruppen und deren Kürzel.

Tab II/4-6: Kombinationen von Spielpartnern: Statistische Gruppen.

III. Ergebnisse und Diskussion

Tab. III/3-1: Häufigkeit der dokumentierten Wiederholungen, unabhängig von der Spielkategorie.

Tab. III/3-2: Wiederholungen innerhalb von Spielkategorien.

Tab. III/3-3: Anteil der Spielereignisse an Sequenzen.

Tab. III/4.1-1: Anzahl x-teiliger Sequenzen.

Tab. III/4.2-1: Häufigkeit dokumentierter Verhaltensweisen innerhalb von Sequenzen.

Tab. III/4.2-2: Beispiel einer Spielsequenz.

Tab. III/5.1-1: Publizierte Spielkategorien. Zahlen in Klammern geben die Anzahl untergeordneter Varianten wieder.

Tab. III/5.2-1: Beteiligung von Individuen verschiedener Altersklassen an den dokumentierten Ereignissen innerhalb der Spielkategorien. Zahlen in Klammern geben die tatsächliche Fallzahl pro Altersklasse wieder, Zahlen ohne Klammern geben die berechnete Spielrate pro Individuum der entsprechenden Altersklasse (s.o.) wieder. Der Begriff „junge“ Tiere umfasst juvenile und subadulte Kapuziner vor der Geschlechtsreife.

Tab. III/5.3-1: Beteiligung der Tiere verschiedener Altersklassen an der Gesamtheit der Spielereignisse.

Tab III/5.4.2-1: Verlängerung der Spieldauer gegenüber der statistischen Grundgruppe in Abhängigkeit von der Zusammensetzung der Spielgruppen.

Tab. III/5.4.3-1: Vergleich der durchschnittlichen Spieldauer der verschiedenen statistischen Gruppen von Spielkategorien.

IV. Schlussbetrachtung

Tab. IV/1-1: Vergleich der Beobachtungsmethoden nach ALTMANN (1974). Markierte (X) Methoden kamen zur Anwendung.

VIII. Anhang

Vollständige Taxonomien von RYLANDS et al. (2000), GROVES (2001), SILVA JR. (2002):

RYLANDS et al. (2000):

Cebus apella apella (Linnaeus 1758)

Cebus apella fatuellus (Linnaeus 1766)

Cebus apella macrocephalus (Spix 1823)

Cebus apella peruanus (Thomas 1901)

Cebus apella tocantinus (Lönnerberg 1939)

Cebus apella margaritae (Hollister 1914)

Cebus libidinosus libidinosus (Spix 1823)

Cebus libidinosus pallidus (Gray 1866)

Cebus libidinosus paraguayanus (Fischer 1829)

Cebus libidinosus juruanus (Lönnerberg 1938)

Cebus nigritus nigritus (Goldfuss 1809)

Cebus nigritus robustus (Kuhl 1820)

Cebus nigritus cucullatus (Spix 1823)

Cebus xanthosternos (Wied-Neuwied 1820)

Cebus albifrons albifrons (Humboldt 1812)

Cebus albifrons adustus (Hershkovitz 1949)

Cebus albifrons aequatorialis (Allen 1914)

Cebus albifrons cesarae (Hershkovitz 1949)

Cebus albifrons cuscinus (Thomas 1901)

Cebus albifrons malitiosus (Elliot 1909)

Cebus albifrons trinitatis (Von Pusch 1941)

Cebus albifrons versicolor (Pucheran 1845)

Cebus albifrons yuracus (Hershkovitz 1949)

Cebus albifrons leucocephalus (Gray 1865)

Cebus capucinus capucinus (Linnaeus 1758)

Cebus capucinus limitaneus (Hollister, 1914)

Cebus capucinus imitator (Thomas 1903)

Cebus capucinus curtus (Bangs 1905)

Cebus olivaceus olivaceus (Schomburgk 1848)

Cebus olivaceus apiculatus (Hershkovitz 1949)

Cebus olivaceus brunneus (Allen 1914)

Cebus olivaceus castaneus (I. Geoffroy 1851)

Cebus olivaceus kaapori (Queiroz 1992)

Insgesamt 33 verschiedene Bezeichnungen: 7 Arten und 26 Unterarten. RYLANDS et al.

(2000) listen den Ka'apor capuchin als Unterart von *Cebus olivaceus*, nämlich *Cebus olivaceus kaapori* (Queiroz 1992) und nicht als eigene Art!

GROVES (2001)

Listet folgende Arten/Unterarten auf:

Cebus capucinus-Gruppe¹⁷⁸:

Cebus capucinus (Linnaeus 1758)

Cebus albifrons (Humboldt 1812)

Cebus albifrons unicolor (Spix 1823)

Cebus albifrons cuscinus (Thomas 1901)

Cebus albifrons trinitatis (Pusch 1942)

Cebus albifrons aequatorialis (Allen 1914)

Cebus albifrons versicolor (Pucheran 1845)

Cebus olivaceus (Schomburgk 1848)

Cebus kaapori (Queiroz 1992)

Cebus apella-Gruppe:

Cebus apella (Linnaeus 1758)

Cebus apella fatuellus (Linnaeus 1766)

Cebus apella margaritae (Hollister 1914)

Cebus apella macrocephalus (Spix 1823)

Cebus apella peruanus (Thomas 1901)

Cebus apella tocantinus (Lönnerberg 1939)

Cebus libidinosus (Spix 1823)

Cebus libidinosus pallidus (Gray 1866)

Cebus libidinosus paraguayanus (Fischer 1829)

Cebus libidinosus juruanus (Lönnerberg 1939)

Cebus nigritus (Goldfuss 1809)

Cebus nigritus robustus (Kuhl 1820)

Cebus nigritus cucullatus (Spix 1823)

Cebus xanthosternos (Wied-Neuwied 1820)

Insgesamt 23 Bezeichnungen in 8 Arten und 15 Unterarten. *Cebus kaapori* wird hier als eigene Art gewertet und nicht als Unterart von *Cebus olivaceus*.

¹⁷⁸ GROVES (2001) unterteilt die Arten in eine „*Cebus capucinus*“- und eine „*Cebus apella*“- Gruppe, statt in „tufted“ und „untufted“.

SILVA JR. (2002)

Untersuchte die morphologische Vielfalt der Gattung anhand von mehr als 2000 Museumspräparaten und mehr als 1000 lebenden Tieren im Freiland und Zoo.

Einteilung: Untufted Gruppe: Subgenus *Cebus*. Tufted Gruppe: Subgenus *Sapajus* Kerr (1792).

Subgenus *Cebus* (4 Arten)

Cebus (Cebus) capuchinus (Linnaeus 1758)

Cebus (Cebus) albifrons (Humboldt 1812)

Cebus (Cebus) olivaceus (Schomburgk 1848)

Cebus (Cebus) kaapori (Queiroz 1992)

Subgenus *Sapajus* (7 Arten)

Cebus (Sapajus) apella (Linnaeus 1758)

Cebus (Sapajus) macrocephalus (Spix 1823)

Cebus (Sapajus) libidinosus (Spix 1823)

Cebus (Sapajus) cay (Illiger 1815)

Cebus (Sapajus) xanthosternos (Wied-Neuwied 1820)

Cebus (Sapajus) robustus (Kuhl 1820)

Cebus (Sapajus) nigrinus (Goldfuss 1809)

Insgesamt 11 Bezeichnungen. Der Autor erkennt keine Unterarten an. *Cebus kaapori* wird hier als eigene Art erfasst.

IX. Dank

Herrn Prof. Dr. Günther Hartl danke ich für die Annahme als Doktorandin, für das Überlassen des Promotionsthemas und für seine nachhaltige Unterstützung, insbesondere auch während der Bewerbung um ein Stipendium der Graduiertenförderung.

Besonderer Dank gilt **Frau PD Dr. Juliane Seger** für die Übernahme des Co-Referats. Meine Wertschätzung gilt ihrem herausragenden Engagement, der erstklassigen wissenschaftlichen Beratung und ihrer Bereitschaft, mir ihre einzigartige Fähigkeit des „Sehens“ von Verhaltenselementen zu vermitteln. Zu danken habe ich Dr. Seger ganz besonders für kontinuierliche fachliche Diskussionen und niemals nachlassendes Motivieren.

Herrn Dr. Udo Rempe möchte ich für eminent wichtige, großzügige und engagierte Beratung und Hinweise im Rahmen statistischer Fragen sowie für das Überprüfen der angewandten mathematischen Verfahren danken.

Herr Prof. em. Dr. Günter R. Witte führte mich zum Stellen der richtigen Fragen und nahm sich Zeit für interessante fachliche Diskussionen – nicht nur zur Systematik der Gattung *Cebus*: Seine Anregungen zum Gebrauch der deutschen Sprache förderten meine kritische Auseinandersetzung mit den eigenen Texten.

Herrn Dipl.-Biol. Michael Schneider, Direktor des Schweriner Zoos, danke ich herzlich dafür, dass er nicht nur sein Einverständnis für die Forschungen im Schweriner Zoo gegeben hat, sondern darüber hinaus bestmögliche Arbeitsbedingungen schuf, bis hin zum Bereitstellen des Gästezimmers auf dem Zoogelände.

Herrn Dr. Wolfgang Zessin, Säugetierkurator des Zoo Schwerin, danke ich für die Betreuung vor Ort, seine vielen Informationen über Herkunft und Entwicklung der Focusgruppe sowie für seine Unterstützung bei der Literaturbeschaffung, unter anderem aus dem Zooarchiv.

Frau Sibylle Ziplies (Revierleiterin) und **Frau Anja Engelhardt**, Zootierpflegerinnen aus Schwerin, danke ich für ihre Unterstützung bei allen Fragen zur Biologie von *Cebus apella* in Menschenobhut und für die Bereitschaft persönliches Wissen zu teilen. Beiden Damen verdanke ich u. a. Angaben zu den Besonderheiten der Schweriner Focusgruppe.

Die Verhaltensbeobachtungen in den Vergleichszoo wurden in allen Einrichtungen von den Verantwortlichen nachdrücklich unterstützt. Mein Dank richtet sich hier an **Herrn Dr. Dieter Minnemann**, Zoologischer Direktor des Tierparks Jaderberg, an **Herrn Eberhard** und **Frau Sigrid Gau** vom Tierpark Wolgast und an **Herrn Dr. Lür Kühne**, Leiter des Tierparks Greifswald. In diesem Zusammenhang danke ich besonders **Herrn Frank Tetzlaff**, leitender Tierpfleger des Tierparks Greifswald, für die optimale Vorbereitung meines Besuchs und die wertvolle Unterstützung während der Beobachtungsphase.

Die **Graduiertenförderung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel** hat durch ein Stipendium nach der Landesverordnung die finanzielle Basis für die hier vorgelegte Studie geschaffen. Mein besonderer Dank gilt in diesem Zusammenhang **Herrn M. Niemietz**, der (mehrfach) alle Fragen zur Antragstellung kompetent beantwortet hat.

X. Lebenslauf

Johanna Prinz

Geburtsdatum / -ort: 30.08.1978 in Bonn

Staatsangehörigkeit: deutsch

Derzeitige Tätigkeit

Seit Juli 2009

Museumspädagogin
Naturkunde-Museum Coburg

Seit Januar 2006

Autorin
populärwissenschaftl. Texte, Kindersachbuch

Frühere Tätigkeiten/Praktika

Oktober 2005 – Juni 2009

Dissertation
Universität Kiel/Zoo Schwerin

Januar 2005 – Mai 2009

Dozentin
DRK Sanitätsschule, Lübeck

Januar 2000 – Juni 2009

Freie Museumspädagogin
Museum für Natur und Umwelt, Lübeck

Oktober 1999 – August 2005:

Studium zur Diplom-Biologin
Christian Albrechts Universität zu Kiel

Februar 2004 – Dezember 2004:

Wissenschaftliche Angestellte
Zoologisches Institut der Universität Kiel

Oktober 2000 – Januar 2004:

Wiss. Hilfskraft / Museumspädagogin
Zoologisches Museum, Kiel

September 2003:

Zoopädagogisches Praktikum
Tiergarten Schönbrunn, Wien

März/April 2001:

Praktikum in der Lebendtierabteilung
Museum Koenig, Bonn

August 1998 – August 1999:

Freiwilliges Ökologisches Jahr (FÖJ)
Museum für Natur und Umwelt, Lübeck

Mai 1998:

Abitur
Nicolaus-Cusanus-Gymnasium, Bonn

XI. Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation in Inhalt und Form meine eigene ist.

Abgesehen von der Beratung durch meine wissenschaftlichen Betreuer habe ich keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt.

Die Arbeit hat weder ganz noch zum Teil zuvor einer anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegen. Sie wurde bisher nicht veröffentlicht oder zur Veröffentlichung eingereicht.

Ich bestätige außerdem, dass die vorliegende Arbeit unter Einhaltung der Regeln guter wissenschaftlicher Praxis der Deutschen Forschungsgemeinschaft entstanden ist.

Kiel, der

Johanna Prinz