

**Experimentelle Untersuchungen zu
kognitiven und sozialen Mechanismen
der Kooperation an je einer Gruppe
Europäischer Wölfe (*Canis l. lupus* L.) und
Deutscher Schäferhunde (*C. lupus familiaris*)
unter Gehegebedingungen
– Eine Fallstudie –**

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

vorgelegt von
Silke Plagmann
Kiel, 2010

Referent: Prof. Dr. Günther B. Hartl
Korreferentin: PD Dr. Juliane Seger

Tag der mündlichen Prüfung: 10. September 2010
Zum Druck genehmigt: 10. September 2010

gez. Prof. Dr. Lutz Kipp, Dekan



Lili, 6 Jahre

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	7
Summary	8
1. Einleitung	10
1.1. Kooperation	10
1.2. Kognitive Mechanismen der Kooperation	11
1.3. Kooperation beim Wolf	12
1.4. Kooperation beim Haushund	15
1.5. Einfluss sozialer Faktoren	17
1.6. Ziel des Vorhabens	18
2. Tiere, Material und Methoden	20
2.1. Tiere	20
2.1.1. Wolf.....	20
2.1.2. Deutscher Schäferhund	21
2.2. Haltungsbedingungen	22
2.2.1. Gehege der Wölfe	22
2.2.2. Gehege der Deutschen Schäferhunde.....	23
2.2.3. Fütterung	23
2.3. Material und Methoden	24
2.3.1. Kooperation	24
Testapparatur	24
Training.....	25
Kooperationstests	26
Datenaufnahme und -auswertung	27
2.3.2. Sozialverhalten	29
Datenaufnahme und -auswertung	29
2.3.3. Statistische Auswertung	31
2.3.4. Technische Ausrüstung	31
3. Ergebnisse	33
3.1. Wolf	33
3.1.1. Kooperationstests.....	33
Durchführung	33
Verhalten der Gruppe an der Testapparatur	33
Abstimmung des Verhaltens.....	34
Individuelles Verhalten der Wölfe während der Tests.....	40
Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen	43
Ziehbeteiligung.....	43
Potenzielle Kooperationspartner.....	44
3.1.2. Sozialstruktur	45

Überblick über das Sozialverhalten innerhalb der Gruppe.....	45
Charakterisierung der sozialen dyadischen Beziehungen	48
Charakterisierung der sozialen Rangordnung	83
3.1.3. Verhalten während der Kooperationstests und Sozialstruktur	86
3.2. Deutscher Schäferhund	87
3.2.1. Kooperationstests.....	87
Durchführung	87
Kooperative Erfolge.....	88
Abstimmung des Verhaltens.....	90
Individuelles Verhalten der Hunde während der Tests.....	98
Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen	102
Ziehbeteiligung.....	103
Kooperationspartner	105
3.2.2. Sozialstruktur	110
Überblick über das Sozialverhalten innerhalb der Gruppe.....	110
Charakterisierung der sozialen dyadischen Beziehungen	113
Charakterisierung der sozialen Rangordnung	135
3.2.3. Kooperation und Sozialstruktur	137
Überblick	137
Kooperationspartner	138
Nicht an Kooperationen beteiligte potenzielle Partner	139
3.3. Vergleich Wolf – Schäferhund.....	140
3.3.1. Kooperationstests.....	140
Durchführung	140
Kooperative Erfolge.....	140
Abstimmung des Verhaltens.....	140
Individuelles Verhalten der Tiere während der Tests.....	143
Anwesenheit bei Ziehereignissen	144
Ziehbeteiligung.....	144
Kooperationspartner	145
3.3.2. Sozialverhalten	146
Überblick über das Sozialverhalten.....	146
Die sozialen dyadischen Beziehungen	148
Die sozialen Rangordnungen	149
4. Diskussion	151
4.1. Methodendiskussion	151
4.1.1. Beobachtungen an Tieren im Gehege	151
4.1.2. Sozialisierung	151
4.1.3. Testapparatur	152
4.1.4. Sozialverhalten	153
4.2. Ergebnisdiskussion	154

4.2.1. Kooperation bei Wolf und Haushund	154
Ursachen für das Ausbleiben kooperativen Verhaltens bei den Wölfen	155
4.2.2. Kognitive Mechanismen der Kooperation	161
Ziehrate	163
Zeitliche Zusammenhänge	164
Räumlich-zeitliche Zusammenhänge	165
Angeboren vs. erlernt.....	166
4.2.3. Soziale Mechanismen der Kooperation.....	167
4.3. Fazit.....	170
4.4. Ausblick.....	171
5. Literaturverzeichnis.....	174
6. Anhang	186
Danksagung	207
Erklärung.....	208

Zusammenfassung

Obwohl Kooperation bei vielen Arten, nicht zuletzt auch dem Menschen, eine wichtige Rolle spielt, ist über ihre Entstehung und Aufrechterhaltung, sowohl evolutionär als auch auf der proximalen Ebene individueller Beziehungen, noch vieles unbekannt. Bisher konzentrierte sich die experimentelle Erforschung kooperativen Problemlöseverhaltens auf nicht-menschliche Primaten, während vergleichende Studien an sozialen Carnivoren rar sind. Zwar wurde in den letzten Jahren der Haushund für die vergleichende Kognitionsforschung wiederentdeckt, doch um dessen kognitive Fähigkeiten besser einordnen zu können, muss auch seine Stammart, der Wolf, deutlich stärker mit in die Studien einbezogen werden, als dies bisher geschah.

Diese Arbeit hatte zur Zielsetzung, einen Beitrag zum Verständnis kooperativen Problemlöseverhaltens beim Wolf und beim Haushund zu leisten sowie Erkenntnisse und Einsichten zu vermitteln, auf deren Grundlage die Auswirkungen von Domestikationsprozessen auf die kognitiven Fähigkeiten beim Haushund zu beurteilen sind. Die Fragestellungen lauteten:

1. Kooperieren Wölfe bzw. Haushunde bei der Erarbeitung von Futter?
2. Berücksichtigen sie dabei das Verhalten potenzieller Partner, und stimmen sie ihr Verhalten zeitlich und räumlich aufeinander ab?
3. Korreliert die Häufigkeit der Kooperation zwischen zwei Tieren mit der Qualität ihrer sozialen Beziehung?

Untersucht wurden eine Gruppe Europäischer Wölfe (*Canis l. lupus*; 5,1) und eine Gruppe Deutscher Schäferhunde (*Canis lupus familiaris*; 2,3) aus der Tierhaltung des Zoologischen Instituts der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel in einem experimentellen Ansatz. Die kooperativ zu lösende Aufgabe erforderte gleichzeitiges Ziehen zweier Tiere an Seilen, um eine Futterbelohnung zu erhalten.

Die in dieser Studie getesteten Wölfe kooperierten nicht. Es befand sich stets nur ein Tier zur Zeit an der Testapparatur. Vor allem ein Individuum zog an den Seilen, während die anderen es beobachteten. Mangel an Toleranz infolge von Dominanz wurde in Hinblick auf die Sozialbeziehungen als Ursache ausgeschlossen. Offenbar verhinderte die auf das aktive Tier gerichtete Aufmerksamkeit der anderen Tiere, dass diese selbst an einem Seil zogen. In Verbindung mit einem Mangel an explorativem Verhalten bietet dies die wahrscheinlichste Erklärung für das Ausbleiben von Kooperation. Die Wölfe zeigten allerdings Merkmale, die als wichtige Schritte in Richtung Kooperation anzusehen sind. Zum einen verbrachten sie die meiste Zeit gemeinsam an der Testapparatur. Zum anderen war ihre Ziehrate bei Anwesenheit von Artgenossen höher, als wenn sich das aktive Tier allein an der Testapparatur aufhielt ("audience effect").

Im Gegensatz zu den Wölfen waren die Hunde erfolgreich. Kooperativer Erfolg trat am zweiten Testtag spontan auf. Die Erfolgsquote stieg rapide an, was auf eine natürliche Veranlagung zur Kooperation hinweist. Die Hunde hatten ein gewisses Verständnis für die Bedeutung des Partners: Die Ziehrate war dann am höchsten, wenn sich ein Artgenosse in Reichweite des freien Seiles befand, und am niedrigsten, wenn das Tier allein im Testbereich war. Zudem stieg im Testverlauf nur die Ziehrate mit einem Artgenossen in Reichweite des freien Seiles an. Die Hunde steigerten also nicht die generelle Ziehrate, sondern speziell jene unter der besten Voraussetzung für einen Erfolg. Die Hunde lernten außerdem, ihr Verhalten zeitlich aufeinander abzustimmen. Im zeitlichen Verlauf nahm die Rate derjenigen Ziehereignisse, die aus Reichweite des freien Seiles zeitnah auf das Ziehen eines Artgenossen am anderen Seil folgten, zu. Räumliche Abstimmung des Verhaltens wurde nicht beobachtet. In Hinblick auf soziale Mechanismen ließ sich das auftretende Muster der Kooperationshäufigkeit weder durch die Anteile sozio-positiven Verhaltens in den Dyaden noch durch die Dominanzbeziehung der Tiere erklären.

Da die Wölfe nicht kooperierten, bleiben viele Fragen zur Kooperation bei Wölfen unbeantwortet. Allerdings weisen bestimmte Verhaltensmerkmale auf einen wichtigen Schritt zur Kooperation hin. Haushunde kooperieren bei der Futterbeschaffung, sie passen ihr Verhalten an das eines potenziellen Partners an und zeigen ein Verständnis für die Bedeutung des Partners. Damit trägt diese Studie zur Erweiterung und Ergänzung vorhandenen Fachwissens in der vergleichenden Kognitions- und Kooperationsforschung bei, insbesondere auch in Hinblick auf möglicherweise einzigartige kognitive Fähigkeiten von Haushunden.

Summary

Although cooperation plays an important role in many species, including humans, much is still unknown about its emergence and development both in evolutionary terms and on the proximate level of individual relationships. So far, experimental research on cooperative problem solving has focused on non-human primates while comparative studies in social carnivores are rare. Recently, the domestic dog has been rediscovered by comparative cognition, but in order to better assess its cognitive skills, its progenitor, the wolf, needs to receive more attention in cognitive research than it has so far.

This study aimed at contributing to research on cooperative problem solving in wolves and domestic dogs and at providing more information for assessing the impact of domestication processes on dog cognitive skills. The questions addressed were:

1. Do wolves and domestic dogs, respectively, cooperate to obtain a food reward?
2. Do they take their partners' behaviour into account and do they adjust their own behaviour in time and space to that of the partner?
3. Does the frequency of cooperative events involving two animals correlate with the quality of their social relationship?

A group of European wolves (*Canis l. lupus*; 5,1) and a group of German Shepherd Dogs (*Canis lupus familiaris*; 2,3) kept at the Zoological Institute of the Christian-Albrechts-Universität zu Kiel were tested in an experimental setting. The cooperative task required simultaneous pulling of ropes by two animals to obtain a food reward.

The wolves tested in this study did not cooperate. There was only one animal at the test apparatus at any time. One particular individual performed most of the pulls while the others observed her. Considering the social relationships, lack of tolerance due to dominance was discarded as causation. Obviously, the wolves were so intent on watching an animal pulling that this prevented them from pulling themselves. In combination with a lack of explorative behaviour, this is the most plausible explanation for the absence of cooperation. However, the wolves did show some features regarded as important steps towards cooperation. Firstly, they spent most of the time during tests at the test apparatus together. Secondly, the pull rate was higher in the presence of conspecifics than when an animal was alone at the test apparatus ("audience effect").

In contrast to the wolves, the dogs cooperated successfully. Cooperative success occurred spontaneously on the second test day and success rate increased rapidly, indicating a natural capacity for teamwork. The dogs had some understanding of the role of the partner: Pull rate was highest when a conspecific was within reach of the free rope and lowest when the animal was alone in the test area. Moreover, only pull rate with a conspecific within reach of the free rope increased over the course of testing, demonstrating not simply an increase in the rate of responses in general but specifically under the most promising condition. The dogs also learned to temporally adjust their behaviour as is indicated by the increasing rate of pulls from within reach of the rope prompted by a conspecific's pull on the opposite side. Spatial adjustment of behaviour was not observed. Regarding social mechanisms, the observed pattern of cooperation frequency was not explained either by the ratios of socio-positive behaviour within the dyads or by the dominance relationship between the animals involved.

Since the wolves did not cooperate, many questions concerning cooperation in wolves remain unanswered. However, certain aspects of behaviour indicate an important step towards cooperation. Domestic dogs cooperate to obtain a food reward, they adjust their behaviour to that of a potential partner and they show an understanding of the role of the partner. The results of this study contribute to the growing body of comparative research on cognition and cooperation, with particular regard to the potentially unique cognitive skills in domestic dogs.

1. Einleitung

1. Einleitung

1.1. Kooperation

Kooperatives Verhalten ist aus dem gesamten Tierreich bekannt und kommt in einer weiten Spanne von Taxa von Insekten über Fische und Vögel bis zu Säugern vor. Dabei beeinflusst Kooperation verschiedenste Lebensbereiche wie die Suche nach Nahrung, Aufzucht der Nachkommen, Verteidigung von Territorien und Ressourcen sowie das gemeinsame Sichern und Verteidigen gegen Feinde sowie die Jagd (DUGATKIN 1997). Die Individuen der betreffenden Arten leben meist in Gruppen. Neben den Vorteilen, die das Leben in einer Gruppe durch die Möglichkeiten der Kooperation bietet, entstehen den Mitgliedern Kosten durch Konkurrenz um Nahrung und Sexualpartner, Übertragung von Krankheiten sowie erhöhte Auffälligkeit der Gruppe (KREBS und DAVIES 1993). Auch Kooperation selbst ist häufig mit Kosten verbunden. So teilen Beutegreifer ihre Nahrung mit anderen Jagdteilnehmern, statt sie vollständig selbst zu nutzen, während am Nest helfende Vögel auf die eigene Fortpflanzung verzichten. Doch obwohl Kooperation nicht zuletzt auch in der menschlichen Gesellschaft eine große Rolle spielt, ist über ihre Entstehung und Aufrechterhaltung, sowohl evolutionär als auch auf der proximalen Ebene individueller Beziehungen zwischen Kooperationspartnern, noch vieles unbekannt.

Beim Menschen ist Kooperation so weit verbreitet, dass es schwierig ist, das Wort für andere Arten zu gebrauchen, ohne die Komplexität menschlicher Kooperation zu implizieren (CHALMEAU et al. 1997b). Im allgemeinen Sprachgebrauch wird der Begriff mit einer Intention zur Zusammenarbeit bzw. einem Bewusstsein der Partner für die Absicht des jeweils anderen in Zusammenhang gebracht: „For cooperation to occur, partners must be aware of each other’s purpose; they act together, and questions address their possible motivations and intentions ... at present, cooperation usually means that partners *aim* to collaborate.“ (PETIT et al. 1992: 107). Etymologisch gesehen bedeutet Kooperation jedoch „gemeinsam arbeiten“, ohne dabei eine Absicht der Partner vorauszusetzen. Tiere, die kooperieren, verbessern ihre Chancen, ein Ziel zu erreichen (HARCOURT 1991). So kann Kooperation nicht nur anhand einer Intention zur Zusammenarbeit definiert werden, sondern auch anhand des Ergebnisses kooperativer Handlungen (BROSNAN und DE WAAL 2002). Die vorliegende Arbeit folgt einer dritten Definitionsmöglichkeit, deren Fokus verstärkt auf Abläufe sowie *mögliche* Ergebnisse gerichtet ist, und versteht Kooperation nach BROSNAN und DE WAAL (2002: 130) als “the voluntary acting together of two or more individuals that brings about, or could potentially bring about, an end situation that benefits one, both, or all of them in a way that could not have been brought about individually“. Diese Definition beinhaltet keine Aussage darüber, wie die Kooperation zustande kommt. Dies kann auf sehr unterschiedlichen kognitiven Ebenen erfolgen (BOESCH und BOESCH 1989): An dem einen Ende eines kontinuierlichen Spektrums kann es sich bei der Kooperation um ein Zufallsprodukt gleichzeitiger Handlungen am selben Objekt handeln, das kaum kognitive Fähigkeiten in Bezug auf das erwartete Verhalten des Kooperationspartners voraussetzt. Am anderen Ende haben die beteiligten Individuen ein Verständnis (*understanding*) von der Bedeutung des Verhaltens des potenziellen Partners für den Erfolg der Kooperation und stimmen ihr eigenes Verhalten auf das des Partners ab. Dies setzt hoch entwickelte kognitive Fähigkeiten voraus (BOESCH und BOESCH 1989).

Lange Zeit wurden fast ausschließlich ultimate Fragen zur Kooperation bearbeitet und nach Erklärungen für die Möglichkeit ihrer Evolution gesucht (HAMILTON 1964, TRIVERS 1971, KREBS und DAVIES 1993, DUGATKIN 1997). Auch die kooperative Jagd wurde bisher vor allem unter ultimativen Gesichtspunkten untersucht, indem insbesondere Kosten-Nutzen-Rechnungen aufgestellt wurden (KRUUK 1975, LAMPRECHT 1978, CARO und FITZGIBBON 1992, CREEL und CREEL 1995, CREEL 1997). So wurde etwa die Effizienz solitärer und gemeinsamer Jagd anhand der Menge verfügbaren Fleisches je Individuum in Abhängigkeit von der Anzahl der an der Jagd beteiligten Tiere bestimmt (CREEL und CREEL 1995). Diese Daten trugen zur Entwicklung von Modellen zur Evolution sozialen Jagens bei.

1.2. Kognitive Mechanismen der Kooperation

Obwohl proximate Fragen nach den kognitiven Mechanismen der Kooperation auch für das Verständnis evolutionärer Zusammenhänge wichtig sind (STEVENS et al. 2005), finden diese erst in jüngerer Zeit zunehmend Beachtung. In experimentellen Studien wird unter anderem untersucht, ob und in welcher Form die Tiere kooperieren, um sich Futter zu erarbeiten, das für einen allein nicht erreichbar ist, ob und inwieweit sie dabei das Verhalten ihrer Partner berücksichtigen und ob sie die Bedeutung des Partners für die erfolgreiche Kooperation erkennen. Diese Studien beschäftigten sich bisher fast ausschließlich mit nicht-menschlichen Primaten. Die meisten der untersuchten Arten kooperieren erfolgreich in experimentellen Untersuchungen (Schimpanse: CRAWFORD 1937, CHALMEAU 1994, MELIS et al. 2006b, 2009; Orang-Utan: CHALMEAU et al. 1997a; Gehaubter Kapuziner: CHALMEAU et al. 1997b, MENDRES und DE WAAL 2000, VISALBERGHI et al. 2000, DE WAAL und BERGER 2000, DE WAAL und DAVIS 2003; Rhesus- und Tonkeana-Makak: PETIT et al. 1992; Weißbüschelaffe: WERDENICH und HUBER 2002). Ob sie dabei das Verhalten ihrer Partner berücksichtigen und die Bedeutung des Partners erkennen, ist jedoch umstritten (CHALMEAU et al. 1997b, VISALBERGHI et al. 2000, MENDRES und DE WAAL 2000).

Die Konzentration auf nicht-menschliche Primaten als Forschungsobjekte liegt vermutlich in der nahen Verwandtschaft zum Menschen begründet: "The evolutionary origin of human intellectual capabilities is one of the most challenging issues in behavioural biology" (BOND et al. 2003: 485). Doch obwohl Primaten generell hoch soziale Tiere sind, finden sich im Sozialverhalten des Menschen zahlreiche Muster wie Teilen von Nahrung, intensive paternale Fürsorge oder Bündnisse zwischen Gruppen, die bei nicht-menschlichen Primaten ungewöhnlich oder gar nicht vorhanden sind, so dass diese als Referenzsysteme ungeeignet erscheinen (SCHRÖDER 2002). Über die evolutionären Ursprünge menschlichen Sozialverhaltens können vergleichende Untersuchungen an sozialen Carnivoren wie Wölfen, Afrikanischen Wildhunden, Tüpfelhyänen oder Löwen ebenso viele, wenn nicht mehr Erkenntnisse beisteuern (SCHALLER und LOWTHER 1969, TINBERGEN 1972, THOMPSON 1975, DREA und FRANK 2003), da diese Arten den frühen Hominiden in vielen Bereichen der sozialen Organisation und des Sozialverhaltens, etwa Dominanzordnungen innerhalb und zwischen Geschlechtern sowie Arbeitsteilung, Teilen der Nahrung oder Aufzucht der Jungen, ähnlicher sind als die heutigen nicht-menschlichen Primaten (BEKOFF 2001, SCHRÖDER 2002). Obwohl diese Erkenntnis bereits vor einigen Jahrzehnten formuliert wurde, gibt es bis heute kaum experimentelle Untersuchungen zur Kooperation bei sozialen Carnivoren (Tüpfelhyäne: DREA und FRANK 2003, DREA und CARTER 2009; Wolf: LYONS et

al. 1982, MÖSLINGER et al. 2009), von denen zudem mitunter keine detaillierten Ergebnisse publiziert wurden (LYONS et al. 1982, MÖSLINGER et al. 2009).

Es wird angenommen, dass die fortgeschrittenen kognitiven Fähigkeiten des Menschen und anderer Primaten auf den Bedarf an komplexen Formen der Kooperation sowie andere Komplexitäten zurückzuführen sind, die sich aus dem Leben in permanenten, individualisierten Gruppen ergeben („*social intelligence hypothesis*“; JOLLY 1966, KUMMER 1971, TRIVERS 1971, HUMPHREY 1976, DE WAAL 1982, BYRNE und WHITEN 1988), wie etwa Etablierung und Aufrechterhaltung sozialer Netzwerke. Ob Nahrungserwerb oder soziale Interaktion die treibende Kraft für die Evolution der Kognition bei Primaten darstellte, ist derzeit eine noch ungelöste Frage (TOMASELLO 2000), ökologische und soziale Hypothesen schließen sich freilich nicht gegenseitig aus (DEANER et al. 2000). Zahlreiche Studien an nicht-menschlichen Primaten unterstützen die Vorhersagen der „*social intelligence hypothesis*“ (DUNBAR 1992, BARTON 1996, PAWLOWSKI et al. 1998, SILK 1999, KUDO und DUNBAR 2001, PERRY et al. 2003). Wenn die Hypothese zutrifft, sollten fortgeschrittene kognitive Fähigkeiten jedoch nicht nur bei Primaten, sondern auch bei anderen sozialen Vertebraten auftreten (HOLEKAMP et al. 1999). Tatsächlich brachten Studien an Delfinen (MARINO 1996), Fledermäusen (BARTON und DUNBAR 1996), Vögeln (BOND et al. 2003, BURISH et al. 2004, VIGNAL et al. 2004), Insectivoren und Carnivoren (DUNBAR und BEVER 1998) entsprechende Ergebnisse hervor. So fanden DUNBAR und BEVER (1998) bei Carnivoren eine Korrelation zwischen der Größe des Neocortex, der als Sitz sozialer kognitiver Fähigkeiten gilt (FLETCHER et al. 1996), und der Größe der sozialen Gruppe als Maß für soziale Komplexität, wie sie bereits von Primaten bekannt war (DUNBAR 1992). Interessanterweise gab es keine signifikanten Unterschiede zwischen den Regressionslinien für die Daten der Carnivoren und die der Simiae. Dies weist auf eine unabhängige evolutionäre Entwicklung beider Gruppen entlang derselben Prinzipien hin (DUNBAR 1998). Kürzlich stellten FINARELLI und FLYNN (2009) fest, dass die bei Carnivoren gefundene Korrelation nur für die modernen Caniden gilt.

1.3. Kooperation beim Wolf

Das ursprüngliche Verbreitungsgebiet des Wolfes umfasst nahezu die gesamte nördliche Hemisphäre. Heute ist der Wolf stark zurückgedrängt und kommt nur noch in wenigen Gebieten Eurasiens und Nordamerikas vor (BIBIKOW 1990, OKARMA 1997). Ein Rudel besteht gewöhnlich aus einem Elternpaar und dessen Nachkommen und bildet eine sozio-genetische Einheit (MURIE 1944, YOUNG und GOLDMAN 1944, COWAN 1947, GINSBERG 1987, MECH 1991), neben dem züchtenden Elternpaar können aber auch weitere fortpflanzungsfähige Wölfe zum Rudel gehören (MECH 1991). Am häufigsten sind Familien von zwei bis acht Mitgliedern, aber auch Rudel von bis zu 36 Mitgliedern sind zu beobachten (OKARMA 1997, MECH 2000). Die Gruppengröße ist demnach sehr variabel und wird sowohl von ökologischen als auch sozialen Faktoren beeinflusst: Sie ist abhängig von der Anzahl von Wölfen, die zur Lokalisierung sowie sicheren und effizienten Tötung der Beute nötig sind, der höchsten Anzahl von Wölfen, die sich von der Beute ernähren kann, der Anzahl der Wölfe, mit denen jedes Mitglied soziale Bindungen eingehen kann, sowie der Menge an sozialer Konkurrenz, die jedes Mitglied hinnehmen kann (MECH 1991). Die beiden sozialen Faktoren haben dabei den größten Einfluss auf die Rudelgröße (ZIMEN 1976, MECH 1991).

Im Verhalten des Wolfes spielt Kooperation eine bedeutende Rolle unter anderem bei der Jungenaufzucht, der Verteidigung des Territoriums und der Jagd. So helfen alle

Rudelmitglieder bei der Aufzucht der Welpen, die nicht nur von den Eltern, sondern auch von anderen Mitgliedern des Rudels durch Hervorwürgen von Fleisch gefüttert werden (MECH et al. 1999). Ferner gehört zur gemeinschaftlichen Pflege das Beschützen der Jungen durch ein zurückbleibendes Rudelmitglied, wenn die Mutter mit den übrigen Tieren zur Jagd aufbricht (MECH 1991). Obwohl auch Einzelwölfe erfolgreich Junge großziehen können (BOYD und JIMENEZ 1994), sind die Überlebenschancen der Jungen in größeren Rudeln, in denen Helfer vorhanden sind, wesentlich größer als in Rudeln ohne Helfer (HARRINGTON et al. 1983, BRAINERD et al. 2008). Das Gebiet, das ein Wolfsrudel auf der Suche nach Beute durchstreift, ist mehr oder weniger scharf umrissen. Es wird gegen andere Rudel und rudelfremde Wölfe verteidigt (MURIE 1944, MECH 1991). Auch hierbei ist die Hilfe der Rudelmitglieder von Bedeutung.

LAMPRECHT (1978) sieht die treibende Kraft für das Leben im Rudel in der gemeinschaftlichen Jungenaufzucht im Sommer. Die kooperative Jagd, die im Winter besonders stark ausgeprägt ist, ist ihm zufolge lediglich ein Nebeneffekt, der sich aus diesem Zusammenleben ergab. Dennoch hat das Jagen im Rudel für die Wölfe eine herausragende Bedeutung, da es das Überwältigen großer und mitunter gefährlicher Beute erleichtert oder erst ermöglicht. Denn während im Sommer kleinere Säuger, Vögel, Fische sowie wirbellose Tiere und auch Obst einen beträchtlichen Anteil der Nahrung ausmachen können, bilden im Winter Huftiere die grundlegende Beute der Wölfe (OKARMA 1997, JEDRZEJEWSKI et al. 2000, 2002, PEZZO et al. 2003). Die gemeinsame Jagd auf diese Tiere erfordert ein großes Maß an Kooperation. Zwar ist bekannt, dass Wölfe Beute bis zur Größe von Elchen auch allein erlegen können (COWAN 1947, MECH 1966), jedoch ist es ohne Zweifel für mehrere Wölfe einfacher, solche Beute zu reißen (MURIE 1944). Gesunde Tiere der meisten Beutearten sind imstande, schneller zu laufen als der Wolf und könnten ihre Verfolger mit Leichtigkeit abhängen (CRISLER 1956, MECH 1991). Da die Beute jedoch oft nicht in gerader Linie flüchtet, sondern Haken und Bogen schlägt, erhöht die Jagd im Rudel die Chancen auf Erfolg, wenn die Verfolger nicht hintereinander sondern aufgefächert nebeneinander laufen.

Zudem sind die Hufe fast aller Beutetiere des Wolfes hart, schwer und scharf und werden mit großer Genauigkeit und Gewandtheit zur Abwehr benutzt (MECH 1991), womit sie ein großes, mitunter sogar tödliches Risiko für die Jäger darstellen (MARAKOV und KOSLOVSKIJ 1986, BALLARD et al. 1987). Auf der kanadischen Isle Royale im Lake Superior stellen Elche die Hauptbeute der dortigen Wölfe dar, deren Jagdverhalten MECH (1966) untersuchte. Viele kanadische Elche gehen bloß in Verteidigungsstellung, wenn sich Wölfe nähern, und sind dadurch schon vor Angriffen ziemlich sicher, da sie ihre volle Aufmerksamkeit auf die Abwehr konzentrieren können. Die Wölfe müssen versuchen, die Tiere zur Flucht zu veranlassen, denn nur dann können sie sie ohne große Gefahr angreifen (MECH 1992). Vor einem großen Rudel wird die Beute vermutlich eher fliehen als vor wenigen Tieren oder Einzelgängern (MECH 1966).

Auch beim Reißen der Beute erleichtert Kooperation die Arbeit, indem mehrere Wölfe die Aufmerksamkeit des Beutetieres in Anspruch nehmen oder sich gemeinsam darin verbeißen (MECH 1966). Der gleichzeitige Angriff von mehreren Seiten setzt zugleich die Verletzungsgefahr für die Jäger herab, da sich die Beute nicht auf die Abwehr eines Angreifers konzentrieren kann. Umso wichtiger ist die zeitliche Abstimmung der Handlungen der Wölfe aufeinander.

Es gibt Berichte, dass sich das Rudel mitunter teilt und einige Tiere sich verbergen, während andere die Beute auf das Versteck zutreiben („Kesseltreiben“: PETERS und

MECH 1975, TROKOVICZ 1980, BIBIKOW 1990, OKARMA 1997), die Wölfe demnach verschiedene, einander ergänzende Aufgaben übernehmen. Oft beruhen solche Berichte allerdings nicht auf direkten Beobachtungen, sondern auf Spuren im Schnee. Diese lassen eine Vielzahl von Interpretationsmöglichkeiten zu, so dass kaum zu beurteilen ist, ob es sich um eine gezielte Koordination der Verhaltensweisen der beteiligten Tiere handelte oder möglicherweise um das zufällige Ergebnis voneinander unabhängiger Aktionen in Bezug auf die Beute. RUTTER und PIMLOTT (1968), die viele Hetzjagden an Spuren im Schnee rekonstruierten, nehmen nicht an, dass Wölfe komplizierte Jagdtechniken mit verteilten Rollen anwenden. Während es zur Kooperation bei der Jagd viele Einzelbeschreibungen und Anekdoten gibt, sind wissenschaftlich gesicherte Erkenntnisse nach wie vor rar (MECH 1991). Einer Umfrage von PETERSON und CIUCCI (2003) zufolge glauben die meisten der befragten Wolfsforscher, dass Wölfe kooperative Jagdstrategien benutzen, die über das bloße gemeinsame Hetzen hinausgehen, können aber nur wenige Beschreibungen für solche Jagden geben.

BOESCH und BOESCH (1989), die das Jagdverhalten wild lebender Schimpansen untersuchten, unterscheiden vier Stufen von zunehmender kognitiver Komplexität. Während die niedrigste Stufe lediglich eine simultane, aber unabhängige Ausrichtung ähnlicher Handlungen auf dieselbe Beute beinhaltet, kommt es bei den folgenden Stufen zur zeitlichen bzw. zeitlich-räumlichen Abstimmung des Verhaltens zwischen den Jägern. Bei der Kollaboration schließlich berücksichtigen die Tiere das Verhalten ihrer Partner und übernehmen verschiedene, einander ergänzende Aufgaben. Eine Auswertung der von MECH (1970) beschriebenen Jagden bei Wölfen durch BOESCH und BOESCH (1989) ergab, dass die überwiegende Mehrzahl (91%) der im Rudel durchgeführten Jagden auf der Stufe der Ähnlichkeit bzw. der Gleichzeitigkeit stattfanden und nur ein geringer Anteil der Jagden auch eine räumliche Abstimmung bzw. das Ausführen unterschiedlicher, einander ergänzender Aufgaben beinhaltete.

Wolfsrudel sind individualisierte Verbände, in denen der Nachwuchs meist mehrere Jahre im elterlichen Rudel bleibt. Wenn gemeinsame Jagden in einem Rudel oft genug stattfinden, wäre es möglich, dass sich die Tiere in dieser Zeit durch soziales Lernen sowie Lernen am Erfolg die Fähigkeit aneignen, nicht nur gleichzeitig die gleiche Beute zu jagen, sondern dabei auch ihr Verhalten zu koordinieren und verschiedene Aufgaben zu übernehmen. Insbesondere Lernen am Erfolg ist jedoch ein langwieriger und aufwändiger Prozess, der von der jeweiligen Zusammensetzung der Jagdgruppe und dem Verhalten der beteiligten Individuen abhängig und zudem weniger flexibel ist als etwa ein gewisses Verständnis für die unterschiedlichen Anforderungen stets variierender Situationen. Daher ist es wahrscheinlicher, dass die Selektion eine zugrunde liegende kognitive Fähigkeit zur Koordination und Kollaboration begünstigt hat, die den Jagderfolg verbessert (NOË 2006). Wölfe verfügen über hochentwickelte kognitive Fähigkeiten etwa in der räumlichen Orientierung (PETERS 1978, 1979) und im Problemlöseverhalten (CHENEY 1982, FRANK und FRANK 1982, 1985, FRANK et al. 1989, HIESTAND 1989). Es ist zu vermuten, dass ihr kooperatives Jagdverhalten nicht allein auf Lernverhalten sondern auf höhere kognitive Fähigkeiten zurückzuführen ist.

Erkenntnisse zur Kooperation bei der Jagd bei Wölfen, die anhand von Freilandbeobachtungen gewonnen wurden, sind oft widersprüchlich. Experimentelle Untersuchungen, die demgegenüber durch die reduzierte Zahl beeinflussender Variablen klarere Schlussfolgerungen zulassen, fehlen für Wölfe bisher fast völlig. So beschrieben zwar LYONS et al. (1982) Methoden zur Untersuchung der Kooperation bei Wölfen, veröffentlichten jedoch keine Ergebnisse (GHEZZI 2003, persönliche

Mitteilung). Detaillierte Ergebnisse einer weiteren Studie zur Kooperation bei Timberwölfen (*Canis lupus lycaon*) blieben bislang ebenfalls unveröffentlicht (MÖSLINGER et al. 2009). Erste eigene Untersuchungen erfolgten im Rahmen einer Diplomarbeit (PLAGMANN 2003).

1.4. Kooperation beim Haushund

Alle heutigen Haushunde stammen vom Wolf ab und bilden mit ihm eine Art, wie anatomische, morphologische, biochemische, physiologische und nicht zuletzt ethologische Untersuchungen am Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel zeigten (z. B. VAUK 1955, STOCKHAUS 1965, WASMUND 1967, ZOLLITSCH 1969, WEIDEMANN 1970, ZIMEN 1971, FEDDERSEN 1978, FEDDERSEN-PETERSEN 1991). Neuere molekularbiologische Untersuchungen stützen diese Befunde zur Abstammung aller Haushunde vom Wolf (VILÀ et al. 1997, LEONARD et al. 2002, SAVOLAINEN et al. 2002, WAYNE et al. 2006).

Besonders in der vergleichenden Forschung zur sozialen Kognition wurde der Haushund in den letzten Jahren als Studienobjekt „wiederentdeckt“ und unter anderem aufgrund seiner langen gemeinsamen Geschichte mit dem Menschen als besonders gut für vergleichende Studien geeignet bezeichnet (COOPER et al. 2003, MIKLÓSI et al. 2004). Die Zahl entsprechender Studien ist groß (z. B. PONGRÁCZ et al. 2001, 2003a, b, c, SOPRONI et al. 2001, 2002, HARE et al. 2002, CALL et al. 2003, KUBINYI et al. 2003a, b, MIKLÓSI et al. 2003, 2004, BRÄUER et al. 2004, 2006, TOPÁL et al. 2005, 2006, 2007, 2009).

Bei der im Zuge der Domestikation erfolgten Adaptation des Haushundes an die ökologische Nische des Hausstandes (HERRE und RÖHRS 1990) veränderte sich das Verhalten der Hunde so, dass sie in der menschlichen sozialen Umwelt erfolgreich waren und sind. Ihr Verhalten kann mit dem des Wolfes in Verbindung gesetzt werden, so dass domestikationsbedingte Veränderungen sichtbar werden. Unterschiede im sozio-kognitiven Verhalten zwischen Wolf und Hund sollten jene Verhaltensbereiche kennzeichnen, die sich im Laufe der Domestikation verändert haben (COOPER et al. 2003, MIKLÓSI et al. 2004). Vergleichende Untersuchungen von Wolfs- und Hundeverhalten können so auch zur Klärung der frühen evolutionären Entwicklung des menschlichen sozio-kognitiven Verhaltens beitragen (KUBINYI et al. 2007).

Wie die Domestikation des Haushundes in ihren Anfängen aussah, lässt sich im Einzelnen nicht nachzuvollziehen. Da nicht an den Menschen sozialisierte Wölfe diesem gegenüber von Natur aus sehr scheu sind, liegt die Annahme nicht fern, dass zunächst Welpen dem Bau entnommen und vom Menschen aufgezogen wurden. Solche handaufgezogenen und gut an Menschen sozialisierten Individuen können zwar sehr zahm werden, entwickeln aber mit Erreichen der Geschlechtsreife oft ein nicht einschätzbares Verhalten, versuchen Ansprüche mitunter aggressiv auch gegen Menschen durchzusetzen und stellen somit eine potenzielle Gefahr für diese dar. Sowohl besonders aggressive als auch sehr scheue, verteidigungsbereite Tiere dürften getötet worden sein, so dass nur die friedfertigsten und zutraulichsten Tiere zur Fortpflanzung gelangten (ZIMEN 1988, COPPINGER und COPPINGER 2002).

Eine andere Theorie geht davon aus, dass sich Wölfe bzw. deren Vorfahren menschlichen Siedlungen anschlossen und von den dort anfallenden Nahrungsresten lebten. Dabei dürfte es sich um Individuen gehandelt haben, die gegenüber Menschen von Natur aus wenig Scheu und eine verhältnismäßig geringe Fluchtdistanz aufwiesen

und so die Nahrungsquelle effizient nutzen konnten. Individuen, die Menschen gegenüber aggressiv geworden wären, dürften vertrieben bzw. getötet worden sein. So entstand in einem Prozess der Ko-Evolution eine Population von Wölfen bzw. wolfsähnlichen Tieren, die verträglich mit dem Menschen lebten, wobei Mensch und Tier ihr Verhalten immer stärker aneinander ausrichteten (COPPINGER und COPPINGER 2002, SCHLEIDT und SHALTER 2003, MIKLÓSI 2007).

Diese beiden Theorien schließen einander nicht aus, vielmehr ist anzunehmen, dass beide Prozesse an der Haushundwerdung beteiligt waren. In der frühen Phase dürften Wölfe bzw. frühe Haushunde sowohl auf Zutraulichkeit als auch auf nicht-aggressives Verhalten gegenüber dem Menschen selektiert worden sein. Wie neuere Untersuchungen nahe legen, entwickelte sich dabei offenbar als Nebenprodukt die Fähigkeit des Hundes, das Sozial- und Kommunikationsverhalten des Menschen zu verstehen (HARE et al. 2005).

Viele der heutigen Hunderassen wurden für die Zusammenarbeit mit dem Menschen gezüchtet („Gebrauchshunde“ wie Jagd- und Wachhunde; CLUTTON-BROCK 1984, 1995, BENECKE 1994). Hunde, die menschliche Signale verstanden und so besser mit Menschen kommunizieren konnten, waren dabei leichter lenkbar, so dass diese Fähigkeit, nachdem sie aufgefallen war, im Zuge der weiteren Domestikation gezielt selektiert worden sein dürfte. Heute verfügt der Haushund, bei geringen Rasseunterschieden (EMERY und CLAYTON 2005, WOBBER et al. 2005), über erstaunliche Fähigkeiten im Bereich der Kommunikation mit dem Menschen (SOPRONI et al. 2001, 2002), die vergleichbare Fertigkeiten bei Menschenaffen, etwa Schimpansen, bei weitem übertreffen (HARE und TOMASELLO 1999, 2005, HARE et al. 2002). Einige Autoren sprechen gar von menschenähnlichen sozialen Fähigkeiten beim Hund (HARE und TOMASELLO 2005). Zwar belegen neueste Studien, dass auch Wölfe menschliche Zeigegesten korrekt interpretieren können, wenn sie in ausreichendem Maße an Menschen sozialisiert sind (UDELL und WYNNE 2008, 2010, WYNNE et al. 2008), allerdings tritt diese Fähigkeit anders als beim Hund nicht bereits bei jungen Welpen, sondern erst später und nach umfangreichem Training auf (HARE et al. 2010).

Der Umgang mit Menschen stellt einen wesentlichen Teil der Umwelt des Haushundes und eine wichtige Voraussetzung für seine normale Entwicklung dar. Für viele Hunderassen ist der Mensch zum wichtigsten Sozialpartner geworden, der dem Artgenossen vorgezogen wird (ZIMEN 1988, FEDDERSEN-PETERSEN 1994, 1996, 2004a, b). Wo die Sozialisation an Menschen in der Ontogenese des Hundes fehlt, zeigt sich in der späteren Entwicklung nicht nur gestörtes Verhalten gegenüber diesen, sondern auch gegenüber Artgenossen (FEDDERSEN-PETERSEN 1994). Ein ausgeprägter Menschenbezug ist heute für viele Rassen ein entscheidendes Zuchtkriterium. So müssen etwa Deutsche Schäferhunde, die zur Zucht zugelassen werden sollen, eine starke Orientierung auf den Hundehalter vorweisen (KÖRORDNUNG DES SV, Fassung von 2009).

Während die Kommunikation mit dem Menschen für den Haushund immer wichtiger wurde, dürfte im Gegenzug der Selektionsdruck auf die Kommunikation mit Artgenossen immer geringer geworden sein, denn kaum eine Rasse wurde für Aufgaben gezüchtet, in denen die Tiere unabhängig vom Menschen mit anderen Hunden kooperieren. Selbst dort, wo Hunde zu mehreren arbeiten, etwa als Schlittenhunde, spielt die Zusammenarbeit mit dem Menschen eine größere Rolle als die mit den Artgenossen. Die Tiere müssen nicht in erster Linie auf das Verhalten der Artgenossen achten und reagieren, sondern die Anweisungen des Menschen befolgen.

Ein Hinweis darauf, dass das Kommunikationsvermögen mit Artgenossen beim Hund reduziert ist, zeigt sich in der Tatsache, dass viele Hunderassen nicht in der Lage sind, stabile Gruppen zu etablieren (FEDDERSEN-PETERSEN 2004a). Bei vielen Rassen sind die Möglichkeiten zum Ausdruck, vor allem über optische Signale, im Vergleich zum Wolf stark eingeschränkt. Während etwa adulte Wölfe ca. 60 verschiedene „Gesichter“ zeigen, sind vom Deutschen Schäferhund, der im äußeren Erscheinungsbild wolfsähnlich gezüchtet wurde (RÄBER 1993), lediglich zwölf verschiedene „Gesichter“ bekannt (FEDDERSEN-PETERSEN 2004b). Kommunikation vermittelt den Artgenossen die Bedürfnisse der Individuen und regelt deren Durchsetzung. Sie ist eine Voraussetzung für die Koordinierung von Aktivitäten und als solche außerordentlich wichtig, um Verhaltenweisen von Gruppenmitgliedern aufeinander abzustimmen. Reduktionen im Bereich des optischen Ausdrucksvermögens können Probleme in der sozialen Kommunikation bedingen und zu Aggressionen führen (FEDDERSEN-PETERSEN 2004a), die dem Leben in einer stabilen Gruppe entgegenstehen. Es ist anzunehmen, dass sich diese Veränderungen in den kommunikativen Möglichkeiten bei Hunden negativ auf die Fähigkeit zur Kooperation mit Artgenossen auswirken.

1.5. Einfluss sozialer Faktoren

Bei vielen der bisher untersuchten Arten beeinflusst die Qualität der sozialen Beziehung zwischen zwei potenziellen Kooperationspartnern deren Bereitschaft zur Kooperation (Schimpanse: CHALMEAU 1994, MELIS et al. 2006b, 2009; Tüpfelhyäne: DREA und FRANK 2003, DREA und CARTER 2009), etwa aufgrund der Wahrscheinlichkeit für Konkurrenz zwischen den Partnern (DE WAAL und DAVIS 2003) sowie interindividueller Toleranz (PETIT et al. 1992, WERDENICH und HUBER 2002, MELIS et al. 2006b, DREA und CARTER 2009).

Wölfe leben beständig in individualisierten Verbänden, in denen die Möglichkeit zur Ausbildung sozialer Beziehungen und zur bevorzugten Ausrichtung gewisser Verhaltensweisen auf bestimmte Partner gegeben ist. So gibt es dyadische Beziehungen, die durch Konkurrenz, d. h. durch distanzvergrößernde Verhaltensweisen wie Imponierverhalten oder agonistisches Verhalten, geprägt sind, und andere, die durch distanzverringende Verhaltensweisen wie Kontaktaufnahme, soziale Fellpflege („Grooming“), Spiel und Sexualverhalten bestimmt werden. Dieser Unterschied in der Qualität der sozialen Beziehung zweier Tiere hat vermutlich einen direkten Einfluss auf ihre Bereitschaft zur Kooperation mit dem potenziellen Partner.

Hunde werden selten in größeren Gruppen gehalten. Manche Rassen (z. B. Zwergpudel, Golden Retriever) sind unfähig, in der Gruppe adäquat zu kommunizieren oder eine stabile Rangordnung zu etablieren und aufrechtzuerhalten und so eine stabile Gruppe zu bilden (FEDDERSEN-PETERSEN 2004a). Andere Rassen (Deutscher Schäferhund, Alaskan Malamute) dagegen können bei dieser Haltung Strategien entwickeln, die ihnen das Leben in der Gruppe erlauben. Auch unter ihnen kommt es zur Ausbildung sozialer Beziehungen unterschiedlicher Qualität, die sowohl ihre Bereitschaft als auch ihre Fähigkeit zur Kooperation beeinflussen dürfte. Daher stehen neben den kognitiven Mechanismen auch soziale Aspekte der Kooperation im Fokus dieser Arbeit.

1.6. Ziel des Vorhabens

Ziel dieses Vorhabens ist, sowohl für Wölfe als auch für Haushunde festzustellen, ob die Tiere innerhalb ihrer jeweiligen Sozialgruppe mit Artgenossen kooperieren, um sich an einer Testapparatur Futter zu erarbeiten, das für ein Tier allein unerreichbar ist. Des Weiteren soll analysiert werden, welche kognitiven Mechanismen eine Rolle spielen, sowie welchen Einfluss die Qualität der sozialen Beziehung zwischen zwei Tieren auf die Häufigkeit ihrer kooperativen Erfolge hat. Verglichen werden eine Gruppe Europäischer Wölfe (*Canis l. lupus*; 5,1) und eine Gruppe Deutscher Schäferhunde (*Canis lupus familiaris*; 2,3) aus der Tierhaltung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.

Im Zentrum der Arbeit steht die Überprüfung der Hypothese: Wölfe und Haushunde kooperieren bei der Erarbeitung von Futter, und sie tun dies bevorzugt mit Partnern, mit denen sie eine sozio-positive Beziehung verbindet.

Aus diesen Überlegungen und zur Überprüfung der Hypothese ergeben sich folgende Fragestellungen:

1. Kooperieren Wölfe bzw. Haushunde bei der Erarbeitung von Futter?
2. Berücksichtigen sie dabei das Verhalten potenzieller Partner, und stimmen sie ihr Verhalten zeitlich und räumlich aufeinander ab?
3. Korreliert die Häufigkeit der Kooperation zwischen zwei Tieren mit der Qualität ihrer sozialen Beziehung?

2. Tiere, Material und Methoden

2. Tiere, Material und Methoden

2.1. Tiere

2.1.1. Wolf

Die Untersuchungen wurden an einer Gruppe Europäischer Wölfe (*Canis l. lupus* L.) durchgeführt, die in einem altersstrukturierten Rudel im Tiergarten des Zoologischen Instituts der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel lebten. Die Tiere waren Nachkommen von Wölfen, die vor etwa fünfzig Jahren aus dem Balkangebiet nach Kiel kamen, sowie zwei weiteren Individuen, die seitdem in den Bestand eingeführt wurden. Zur Zeit der Durchführung der Kooperationstests bestand die Gruppe aus sechs Tieren, einer Fähe und fünf Rüden (Tab. 1).

Tab. 1: Namen, Abkürzungen (Abk.), Geschlechter und Geburtsdaten der untersuchten Europäischen Wölfe.

Name	Abk.	Geschlecht	Geburtsdatum
Ekki	E	♂	03.05.2000
Gontscharow	G	♂	30.04.2001
Lara	L	♀	18.05.1993
Mischa	M	♂	18.05.1993
Oblomow	O	♂	30.04.2001
Pjotr	P	♂	30.04.2001

Alle Tiere wurden im Tiergarten geboren und wuchsen dort auf. Die beiden ältesten Wölfe waren Handaufzuchten, die Menschen gegenüber wenig Scheu zeigten und im täglichen Umgang mit ihnen sozial sicher reagierten. Die jüngeren Rüden entstammten der Nachzucht dieser beiden Handaufzuchten und wuchsen innerhalb des Rudels auf. Sie verhielten sich unbekanntem Menschen und Situationen gegenüber weniger sicher als ihre Eltern und zeigten mitunter Abstandsvergrößerungen sowie Fluchttendenzen.

Die Tiere verfügten über Vorerfahrungen mit dem Erarbeiten von Futter an einer Testapparatur, die derjenigen in dieser Arbeit sehr ähnlich war, da sie an einer Studie teilgenommen hatten, in der diese verwendet worden war (PLAGMANN 2003). Da die Bedienung der Apparatur erforderte, dass die Tiere Seile mit dem Maul fassten und daran zogen, erhielten die Wölfe außerdem regelmäßig Seilstücke zur Beschäftigung, mit denen besonders die jüngeren Tiere oft spielten, indem sie sie in das Maul nahmen, sie umher trugen oder zu mehreren daran zogen.

2.1.2. Deutscher Schäferhund

Als Vergleichsgruppe wurden Haushunde (*Canis lupus familiaris*) der Rasse Deutscher Schäferhund untersucht. Diese Rasse wurde ursprünglich als Herdenschutz- bzw. Hütehund gezüchtet, wobei bis zum Ende des 19. Jahrhunderts die Gebrauchstüchtigkeit der Hunde im Vordergrund stand. Mit der Gründung des Vereins für Deutsche Schäferhunde (SV) e.V. und der Festlegung von Zuchtzielen im Jahr 1899 erhielten neben Verhaltensmerkmalen auch morphologische Merkmale stärkere Bedeutung (RÄBER 1993). Die in dieser Arbeit getestete Gruppe bestand aus fünf Hunden, die innerhalb einer Woche in drei Würfen des Züchters Leopold Bucher (Zwinger vom Trienzbachtal) geboren wurden (Tab. 2).

Tab. 2: Namen, Abkürzungen (Abk.), Geschlechter und Geburtsdaten der untersuchten Deutschen Schäferhunde.

Name	Abk.	Geschlecht	Geburtsdatum
Benda	Bd	♀	16.09.2007
Bens	Bs	♂	16.09.2007
Cini	C	♀	17.09.2007
Dagi	Dg	♀	23.09.2007
Dom	Dm	♂	23.09.2007

Die Hunde des B- und D-Wurfes wuchsen von Geburt an gemeinsam beim Züchter auf, während Hündin Cini im Alter von ca. drei Monaten mit den übrigen Tieren zusammengeführt wurde, kurz bevor die Tiere für die Dauer der Untersuchungen in den Tiergarten der Universität Kiel kamen. Zu Beginn der Kooperationsversuche waren die Hunde acht Monate alt.

Anders als die Wölfe verfügten die Hunde über keine Vorerfahrungen mit der Testapparatur. Bereits vor dem Beginn des Trainings erhielten sie daher regelmäßig Seilstücke als Beschäftigungsmaterial, mit denen sie ebenso wie die Wölfe spielten, indem sie sie mit dem Maul fassten, sie im Gehege umher trugen oder gemeinsam daran zogen. Ein Seil mit dem Maul zu fassen, waren die Hunde dadurch frühzeitig gewöhnt.

2.2. Haltungsbedingungen

Die beiden Gehege, in denen die Wölfe bzw. die Schäferhunde lebten, bestanden aus jeweils vier durch Maschendraht voneinander getrennten Einzelgehegen oder „Vierteln“, die über Schieberöffnungen miteinander verbunden waren. Jeweils im zweiten Viertel stand die bei den Kooperationsversuchen verwendete Testapparatur (s. 2.3.1). Mehrere Hütten, Plattformen mit Liegeflächen in unterschiedlicher Höhe sowie Betonröhren verschiedener Größe strukturierten beide Gehege.

2.2.1. Gehege der Wölfe

Das Gehege der Wölfe umfasste bei sechseckiger Grundfläche ca. 390 m² (Abb. 1). Die Viertel waren um ein zentrales Gebäude („Beobachtungsturm“) herum angeordnet, das Ausgangspunkt sämtlicher Beobachtungen war.

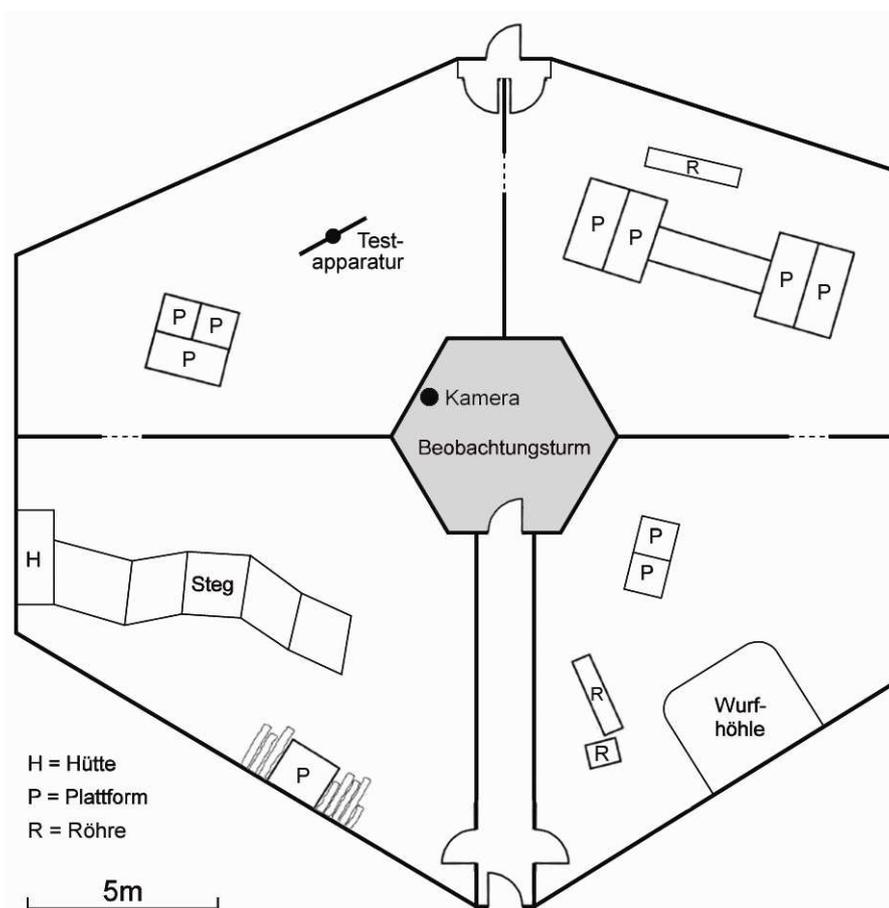


Abb. 1: Skizze des Geheges der Wölfe mit wesentlichen Elementen der Gehegeeinrichtung, dem Standort der Testapparatur sowie der Platzierung der Kamera während der Kooperations-tests.

2.2.2. Gehege der Deutschen Schäferhunde

Die Viertel des Geheges der Schäferhunde (Abb. 2) waren in einer Reihe nebeneinander angeordnet und boten ca. 320 m² Fläche. Das Datenmaterial zur Kooperation wurde von der Beobachtungshütte aus gewonnen, während die Datenaufnahme zum Sozialverhalten sowohl im Gehege selbst als auch von außen erfolgte.

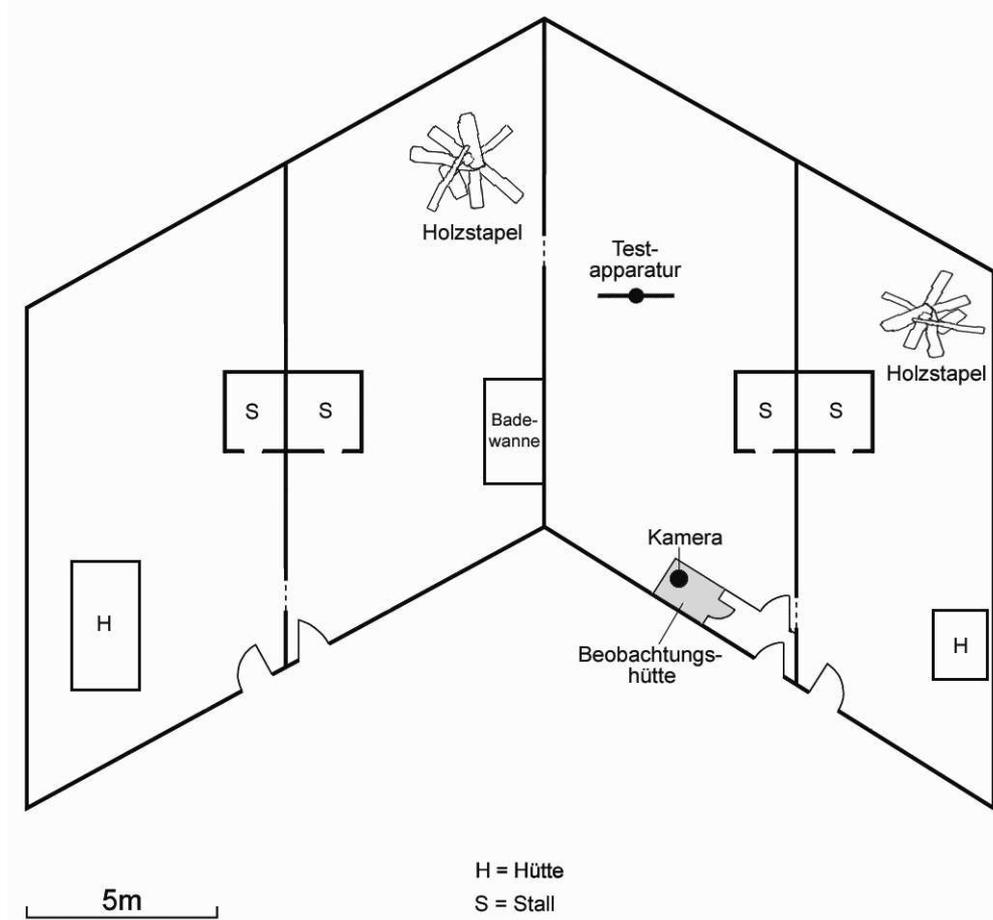


Abb. 2: Skizze des Geheges der Deutschen Schäferhunde mit wesentlichen Elementen der Gehegeeinrichtung, dem Standort der Testapparatur sowie der Platzierung der Kamera während der Kooperationstests.

2.2.3. Fütterung

Die Fütterung fand, mit Ausnahme eines Hungertages pro Woche, täglich am frühen Vormittag statt. Das Grundfutter bestand für beide Gruppen aus einer Mischung aus Fleisch und Hundetrockenfutter, das ein- bis zweimal pro Woche durch Knochen, Innereien, Tierkörperteile oder ganze Tierkörper von Wild oder Geflügel ergänzt wurde. Diese Ergänzungen dienten neben der Versorgung der Tiere auch ihrer Beschäftigung.

Zwecks Fütterung sowie der Reinigung der Gehege wurden die Tiere aus bestimmten Vierteln des Geheges ausgesperrt, wodurch sie mit der Prozedur des Umsperrens gut vertraut waren.

2.3. Material und Methoden

Sowohl das Training und die Versuche zur Kooperation als auch die Beobachtungen zum Sozialverhalten fanden im jeweiligen Gehege der Tiere statt, so dass ihnen die örtlichen Gegebenheiten gut bekannt waren.

2.3.1. Kooperation

Testapparatur

Die Testapparatur (Abb. 3 und Abb. 4) war in etwa 2 m Höhe auf einem senkrecht im Boden verankerten Träger fest im jeweiligen Gehege installiert. Der etwa 2 m lange, horizontal liegende Balken (10 cm x 10 cm) trug ein System von mehreren Umlenkrollen und Ösen, sowie beidseits der Mitte auf seiner Oberseite je eine Klappe aus Metall (ca. 8 cm x 15 cm, mit 3 cm hoher Umrandung). Die Enden der Klappen waren über eine Eisenstange miteinander verbunden und ragten etwas über den Balken hinaus. Unterhalb dieses Überhangs (in den Abb. auf den Betrachter gerichtet) saß senkrecht am Balken je eine auf einer Führung bewegliche Schiene, die eine weitere Umlenkrolle trug.

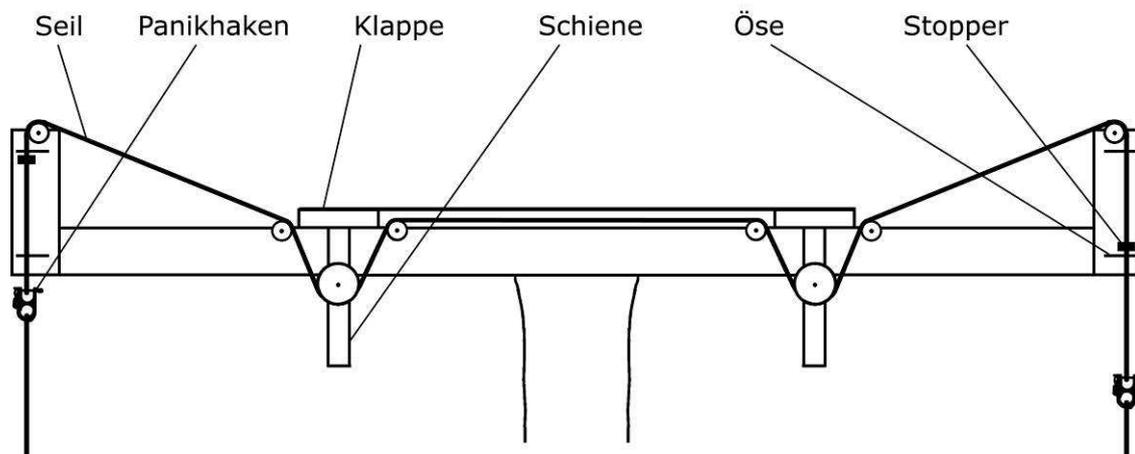


Abb. 3: Skizze der Testapparatur für die Kooperationstests. Der Querbalken war etwa 2 m über dem Boden befestigt. Das Seil endete auf beiden Seiten ca. 50 cm über dem Boden.

Über das System von Rollen und Ösen führte ein Seil (Spleitex Kunsthanf, \varnothing 1 cm), das zwischen den beiden jeweils äußeren Ösen je einen Stopper trug. Wurde an nur einem Seilende gezogen, glitt das Seil über die Rollen, bis es durch den Stopper an der Öse gebremst wurde. Bei gleichzeitigem Ziehen an beiden Enden verkürzte sich der Seilabschnitt zwischen den äußeren Rollen und zog dabei die beweglichen Schienen nach oben (Abb. 4). Diese drückten die hinteren Enden der Klappen hoch, und die darauf liegende Belohnung fiel herunter. An beiden Enden des Seiles war mittels eines Panikhakens ein weiteres Stück Seil befestigt, das auf beiden Seiten des Aufbaus etwa bis auf Kopfhöhe eines Wolfes oder Hundes herunterhing. Mittels der Panikhaken und damit verbundener Schnüre konnten diese Seilstücke von der Apparatur gelöst und so die Versuchsapparatur bei Testende deaktiviert werden, ohne das Gehege zu betreten. So wurde vermieden, dass die Tiere unter Umständen noch einmal gleichzeitig zogen, ohne dafür belohnt zu werden.

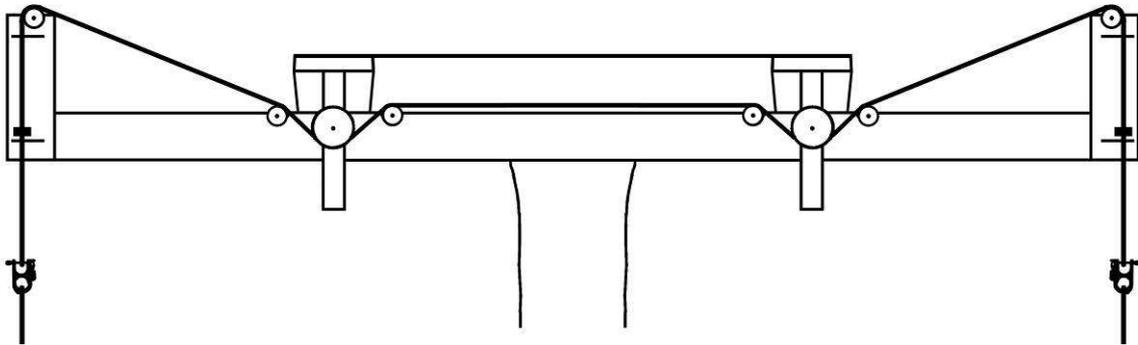


Abb. 4: Skizze der ausgelösten Versuchsanordnung. Das Seil ist auf beiden Seiten bis zum Anschlag der Stopper gezogen, und die Klappen stehen schräg.

Training

Die Tiere lernten zunächst in zwei aufeinander aufbauenden Schritten, sich durch Ziehen an einem herunterhängenden Seil einzeln, ohne die Mitwirkung von Artgenossen, Futter zu erarbeiten.

Erster Trainingsschritt: Seile über den Balken gelegt

Für den ersten Lernschritt wurden Futterstücke an Seile geknotet und so auf den Balken gelegt, dass die Seilenden wie bei der Testapparatur ca. 50 cm über dem Boden endeten. Je Trainingseinheit wurden acht solcher Seile auf den Balken gelegt. Nachdem die Tiere das geforderte Lernkriterium erfüllt hatten, begann der zweite Trainingsschritt.

Das Kriterium für den Lernerfolg des in der Gruppe trainierten Wolfes lag in diesem Trainingsschritt bei entweder dreimaligem erfolgreichen Ziehen in Folge oder insgesamt fünfmaligem erfolgreichen Ziehen an zwei aufeinander folgenden Trainingstagen mit je acht Trainingseinheiten.

Das entsprechende Kriterium für den einzeln trainierten Haushund war entweder nach dreimaligem erfolgreichen Ziehen in Folge oder dreimaligem erfolgreichen Ziehen an zwei aufeinander folgenden Trainingstagen mit je zwei Trainingseinheiten erfüllt.

Zweiter Trainingsschritt: „Ein-Seil“

Für den zweiten Trainingsschritt war die Testapparatur so modifiziert, dass nur auf einer Seite das Seilende herunterhing und Ziehen an diesem Seilende das Auslösen der Klappe und Freisetzen der Belohnung zur Folge hatte. Somit führte wie im ersten Trainingsschritt die Anstrengung eines einzelnen Tieres zum Erfolg. Die Seite, auf der das Seil herabhing, wurde nach ein bis maximal drei Tests gewechselt.

Im Gegensatz zum ersten Trainingsschritt hatten die Tiere hier für einen Erfolg einen wesentlich größeren Widerstand zu überwinden, da das Hochziehen der beiden Klappen mehr Kraft erforderte als das Herunterziehen eines lose auf den Balken gelegten Seiles. Zudem waren sowohl das Hochziehen der Klappen als auch deren anschließendes Zurückfallen mit einem Geräusch verbunden, auf das die Wölfe zunächst sichtbar mit ausweichendem Verhalten reagierten.

Die Kriterien zur Zulassung zu den anschließenden Kooperationstests entsprachen denen für den ersten Trainingsschritt.

Ablauf des Trainings

Das Training mit den Wölfen begann etwa eine Stunde vor Einsetzen der Dämmerung, bei den Schäferhunden am frühen Nachmittag. Diese Zeiten wurden gewählt, weil dann zum Einen die Arbeitszeit der Tierpfleger vorüber und die Häufigkeit exogener Störungen, auf die insbesondere die Wölfe reagierten, dadurch minimal war. Zum Anderen lag die reguläre Fütterung so weit zurück, dass die Motivation der Tiere, für Futter zu arbeiten, hoch war. Für die Wölfe entsprach die gewählte Tageszeit zudem der Phase ihrer größten Aktivität.

In der Wolfsgruppe wurde das Training zunächst mit allen Tieren gemeinsam durchgeführt. Die Wölfe einzeln zu trainieren, war nicht möglich, da die Tiere auf die Trennung von der Gruppe sehr stark reagierten. Sie waren dann unruhig, suchten fortwährend am Zaun den Kontakt zu den Gruppenmitgliedern und beschäftigten sich kaum mit der Testapparatur. Es war jedoch möglich, einzelne Tiere, die das jeweilige Kriterium erreicht hatten, zeitweise in einem der angrenzenden Viertel abzusperren. Dies gab den übrigen Tieren, die offensichtlich mehr Zeit benötigten, die Gelegenheit, sich der Testapparatur mit der ihnen eigenen Geschwindigkeit zu nähern.

Das Training mit den Wölfen erfolgte in zwei von der Hochranz unterbrochenen Abschnitten vom 02.05.2004 bis zum 26.02.2005 und vom 08.08.2005 bis zum 26.11.2005. Zu diesem Zeitpunkt hatten drei der sechs Tiere das Lernkriterium des zweiten Trainingsschrittes erfüllt, und es wurde mit den Kooperationstests begonnen.

Im Gegensatz zu den Wölfen ließen sich die Hunde sehr gut getrennt voneinander trainieren. Sie verhielten sich der Testapparatur gegenüber unverändert neugierig und aktiv. Da auf diese Weise bessere individuelle Fortschritte zu erreichen waren, fand bei den Schäferhunden das Einzeltraining gegenüber dem Gruppentraining den Vorzug. Bei den Deutschen Schäferhunden begann die Trainingsphase am 25.03.2008 und endete am 17.05.2008, nachdem alle Tiere das Kriterium des zweiten Trainingsschrittes erreicht hatten.

Kooperationstests

In den Kooperationstests fand die Testapparatur in unmodifizierter Form Verwendung, so dass nur gleichzeitige Aktionen zweier Gruppenmitglieder zum Erfolg führten. Die Tests zur Kooperation fanden zur gleichen Tageszeit statt wie das vorausgehende Training und erfolgten immer mit der jeweiligen gesamten Gruppe, so dass alle kompetenten Tiere als potenzielle Kooperationspartner zur Verfügung standen.

Während der Vorbereitungen waren die Tiere aus dem Versuchsviertel ausgesperrt, konnten aber durch den Maschendrahtzaun hindurch die Abläufe, wie das Präparieren der Klappen mit Futter, beobachten. Die Futterbelohnung bestand aus zwei zerteilten Eintagsküken oder mehreren Stücken Rinderherz, die auf die beiden Klappen verteilt wurden. Durch die Aufteilung auf mehrere Stücke wurde sichergestellt, dass die kooperierenden Tiere stets eine Futterbelohnung erhielten, selbst wenn eines oder mehrere beobachtende Tiere einen Teil davon nahmen.

Je Testtag wurden Tests mit einer Gesamtdauer von maximal dreißig Minuten bzw. maximal zehn Tests durchgeführt. Ein Test startete mit dem Einlassen der Tiere in das Testviertel und endete mit einem Erfolg bzw. nach dem Ablauf von zehn Minuten, je nachdem, welches Ereignis zuerst eintrat. Beendet wurde der Test durch Lösen der herabhängenden Seile von der Testapparatur mittels der Panikhaken. Sofern die

maximale Gesamtdauer noch nicht erreicht war, wurden die Tiere aus dem Testviertel ausgesperrt. Die Testapparatur wurde neu hergerichtet und ein weiterer Test gestartet.

Datenaufnahme und -auswertung

Während der Tests wurde das gesamte Geschehen in einem Bereich von etwa 4 m rund um die Testapparatur videographisch festgehalten. Ein handschriftliches Protokoll enthielt darüber hinaus Informationen zu Ereignissen, die außerhalb des von der Kamera abgedeckten Bereichs lagen, sowie zu besonderen Vorkommnissen wie Störungen von außerhalb des Geheges, auf die die Tiere sichtbar reagierten.

Die Videoaufnahmen wurden anschließend am Computer ausgewertet. Dabei wurden das Datum des Testtages, die laufende Nummer des Testtages sowie die Nummer des Tests am entsprechenden Testtag erfasst. Des Weiteren wurde protokolliert, wann ein Tier eines der Seile fasste, auf welcher Seite dies geschah und ob das Tier an dem Seil zog, das heißt, ob es das Seil unter Spannung setzte. Für den Zeitpunkt eines Spannungsaufbaus wurde notiert, ob ein anderes Tier „anwesend“ war, das heißt, sich innerhalb von 4 m rund um die Testapparatur aufhielt, und ob es sich in Reichweite des zweiten Seiles befand. „In Reichweite“ bedeutete hierbei, dass das Tier das Seil durch Bewegung allein des Kopfes fassen konnte oder es bereits fasste. Für jedes Ziehen wurde verzeichnet, wann das Tier die Spannung löste bzw. das Seil losließ. Darüber hinaus wurde das Verhalten der anderen Tiere (z. B. Annäherung, Beobachten des ziehenden Tieres bzw. der Testapparatur) protokolliert. Zogen zwei Tiere gleichzeitig an den beiden Seilenden und waren kooperativ erfolgreich, wurde der Zeitpunkt des Erfolges vermerkt.

Für weitere Auswertungen wurden aus den Tests zu Beginn, in der Mitte sowie am Ende der Testreihe nach dem Zufallsprinzip je zehn Stichproben mit einer Dauer von je einer Minute ausgewählt, die detaillierter analysiert wurden (s. Tab. 3). Dies betraf bei den Wölfen die Tage 1 und 2 (Beginn), 9 und 10 (Mitte) bzw. 14 bis 17 (Ende), bei den Deutschen Schäferhunden die Tage 1 und 2 (Beginn), 18 bis 20 (Mitte) sowie 36 bis 38 (Ende). Da die Tests bei den Haushunden selten länger als zwei Minuten dauerten, wurden stets nur die ersten beiden Minuten eines Tests ausgewertet, um vergleichbare Ergebnisse zu erhalten.

Um zu prüfen, ob die Position von Artgenossen in Bezug auf die Testapparatur einen Einfluss auf das Ziehverhalten hatte, wurden die Zeiträume für die drei Bedingungen „allein“ (ein Tier allein in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur), „anwesend“ (mindestens zwei Tiere in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur, aber nicht in Reichweite eines Seiles) sowie „in Reichweite“ (mindestens ein Tier in Reichweite eines Seiles) ermittelt. Aus diesen Zeiträumen sowie den entsprechenden Ziehhäufigkeiten wurden die jeweiligen Ziehraten berechnet.

Zwecks Untersuchung der gemeinsamen Ausrichtung der Tiere auf die Testapparatur wurde jede Stichprobe hinsichtlich der Dauer des gleichzeitigen Aufenthaltes mindestens zweier Tiere in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur ausgewertet.

Für eine Analyse zeitlicher Zusammenhänge von Ziehereignissen wurde jede Stichprobe dahingehend untersucht, wie häufig nach dem Ziehen eines Tieres A mit einem Tier B in Reichweite des zweiten Seiles das Tier B innerhalb von drei Sekunden seinerseits das Seil fasste und zog. Der gewählte Zeitraum ermöglichte Tier B das

Wahrnehmen des Ziehens von Tier A, das Fassen des Seiles sowie den Spannungsaufbau am Seil.

Zur Betrachtung räumlich-zeitlicher Zusammenhänge von Ziehereignissen wurde analysiert, wie häufig nach Ziehen eines Tieres A mit einem Tier B in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur, jedoch nicht in Reichweite des zweiten Seiles das Tier B innerhalb von fünf Sekunden seinerseits das Seil fasste und zog. Dieser Zeitraum ermöglichte Tier B das Wahrnehmen des Ziehens von Tier A, die Annäherung an die Testapparatur und das Fassen des freien Seiles sowie den Spannungsaufbau.

Tab. 3: Überblick über die für weitere Fragestellungen ausgewerteten Parameter.

Fragestellung	Parameter
Einfluss der Position von Artgenossen in Bezug auf die Testapparatur auf das Ziehverhalten	Zeiträume und zugehörige Ziehhäufigkeiten für die drei Bedingungen: <ul style="list-style-type: none"> – „allein“ (ein Tier allein in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur), – „anwesend“ (mindestens zwei Tiere in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur, aber nicht in Reichweite eines Seiles) sowie – „in Reichweite“ (mindestens ein Tier in Reichweite eines Seiles)
gemeinsame Ausrichtung auf die Testapparatur	Dauer des gleichzeitigen Aufenthaltes mindestens zweier Tiere in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur
zeitliche Zusammenhänge von Ziehereignissen	relative Häufigkeit des Ziehens durch ein Tier B innerhalb von drei Sekunden nach Ziehbeginn eines Tieres A, während dessen sich Tier B in Reichweite des zweiten Seiles befand
räumlich-zeitliche Zusammenhänge von Ziehereignissen	relative Häufigkeit des Ziehens durch ein Tier B innerhalb von fünf Sekunden nach Ziehbeginn eines Tieres A, während dessen sich Tier B in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur, jedoch nicht in Reichweite des zweiten Seiles aufhielt

2.3.2. Sozialverhalten

Datenaufnahme und -auswertung

Zur Charakterisierung der Sozialstruktur der untersuchten Gruppen wurden Aufnahmen nach der Fokustiermethode (*“focal animal sampling”* nach ALTMANN 1974) durchgeführt. Bei dieser Methode wird für einen festgelegten Zeitraum die Aufmerksamkeit auf ein bestimmtes Tier gerichtet, und es werden alle für die Fragestellung relevanten Verhaltensweisen protokolliert. Aufgrund der Festlegung der Beobachtungszeit ermöglicht diese Methode die Bestimmung relativer Häufigkeiten von Verhaltensweisen und damit einen Vergleich dieser Häufigkeiten bei verschiedenen Individuen.

Die Reihenfolge, nach der jedes Tier für jeweils zwei Minuten videographiert wurde, lag vor Beginn eines Durchgangs fest und wechselte jedes Mal, bis jede mögliche Abfolge an der Reihe gewesen war. Ein Durchgang wurde begonnen, wenn mindestens die Hälfte der Tiere aktiv war, und ohne Unterbrechung zu Ende geführt. War zu diesem Zeitpunkt wiederum mindestens die Hälfte der Tiere aktiv, begannen die Aufnahmen erneut. Pro Tag ergaben sich so gewöhnlich drei bis sechs Durchgänge.

Die Videoaufnahmen wurden anschließend in Hinblick auf Interaktionen zwischen den Tieren ausgewertet. „Unter einer Interaktion versteht man die Abfolge von Verhaltenselementen, die auf Partner im Sozialverhalten gerichtet sind.“ (FEDDERSEN-PETERSEN UND OHL 1995: 129). Interaktionen werden in dieser Arbeit synonym auch als Verhaltensauftritte bezeichnet. Für die quantitative Auswertung wurden nur dyadische Interaktionen berücksichtigt, also Abfolgen von Verhaltenselementen, die sich zwischen genau zwei Partnern ereigneten. Aus der Häufigkeit und Art der Interaktionen zwischen zwei Individuen können Rückschlüsse über die soziale Beziehung zwischen ihnen getroffen werden. Anhand der Ausprägung der Beziehungen aller Individuen in einer sozialen Gruppe kann dann die soziale Struktur dieser Gruppe charakterisiert werden (HINDE 1976).

Für jede Interaktion wurde notiert, wer die Interaktion mit welcher Verhaltensweise begann, an welchen Interaktionspartner die Aktion gerichtet war und wie dieser darauf reagierte, sowie alle weiteren von den beiden Tieren gezeigten Verhaltensweisen in ihrer zeitlichen Abfolge. Eine Interaktion galt als beendet, wenn sich die Interaktionspartner voneinander abwandten, ein weiteres Tier hinzukam oder das Fokustier wechselte. Jede Interaktion wurde anhand des Funktionskreises, dem der größte Anteil der in ihr gezeigten Verhaltensweisen angehörte, in ihrer Gesamtheit diesem Funktionskreis zugeordnet. Funktionskreise dienen der Gliederung von Ethogrammen, und stellen Oberbegriffe dar für Verhaltensweisen gleicher oder ähnlicher Aufgabe und Wirkung (IMMELMANN 1982). Die großen Funktionskreise wie Ruhe und Schlaf, Nahrungserwerb oder Sozialbeziehungen lassen sich in kleinere unterteilen, so etwa Sozialbeziehungen in Aggression, Sexualität, Eltern-Kind-Beziehung (FRANCK 1985).

Im Folgenden werden die Funktionskreise im Sozialverhalten des Wolfes vorgestellt, wie sie in der vorliegenden Arbeit Verwendung fanden. Auf der Grundlage der Einteilung nach ZIMEN (1971) wurden die Kriterien, nach denen die weitere Gliederung vorgenommen wurde, gemäß HINDE (1987) den Erfordernissen der Arbeit angepasst. Für eine Übersicht aller beobachteten Verhaltensweisen sei auf den Anhang verwiesen. Unterschiede zwischen dem Sozialverhalten des Wolfes und dem des Deutschen Schäferhundes, etwa in der Intensität einzelner Verhaltenselemente, fanden dabei keine Berücksichtigung, da sie die für die weitere Auswertung relevante Zuordnung der Verhaltensweisen zu den Funktionskreisen nicht beeinflussten.

Sozialverhalten – Gliederung

Das Sozialverhalten wird grob untergliedert in Funktionskreise mit sozio-positiver und solche mit sozio-negativer Funktion. Sozio-positive Verhaltensweisen führen in der Regel zu Distanz verringernden Verhaltensweisen beim Interaktionspartner, sozio-negative Verhaltensweisen dagegen resultieren gemeinhin in Distanz vergrößernden Verhaltensweisen.

1) Sozio-positive Funktionskreise

- a) *Soziale Annäherung*: Verhaltensweisen der *Sozialen Annäherung* dienen der freundlichen Kontaktaufnahme sowie der Stärkung des Zusammenhaltes zwischen den Interaktionspartnern. Hierzu gehören z. B. *Schnauzenkontakt*, *Fellwittern* und *Freundliche Annäherung*.
- b) *Submission*: Submissive Verhaltensweisen zeigen das Akzeptieren des eigenen untergeordneten sozialen Ranges, die Akzeptanz der Aktionen des ranghöheren Individuums (FEDDERSEN-PETERSEN 2004a). Sie dienen dazu, die Aggressionsbereitschaft des Interaktionspartners zu vermindern, ermöglichen so dem unterlegenen Tier, in der Nähe des überlegenen zu bleiben und wirken daher im Gegensatz zu Drohhandlungen Distanz verringernd (FRANCK 1985). Beispiele für Verhaltensweisen in diesem Funktionskreis sind *Sich-Kleinmachen*, *Auf-den-Rücken-Rollen* und *Heben einer Vorderpfote*.
- c) *Sozialspiel inkl. Spielaufforderung*: Im Spiel können Verhaltensweisen aus allen Funktionskreisen auftreten, die in übertriebener Form, unter „Bewegungsluxus“ und kombiniert bzw. im Wechsel mit Spielsignalen wie dem Spielgesicht oder der Vorderkörpertiefstellung ausgeführt werden. Als Spielaufforderung werden spielerische Verhaltensweisen auf einen Partner gerichtet ausgeführt. Spielerisch beantwortete Spielaufforderungen führen zum Sozialspiel. Eine Interaktion galt als Spiel, wenn beide beteiligten Tiere auf den Partner gerichtete spielerische Verhaltensweisen zeigten.
- d) *Sexualverhalten*: Dieser Funktionskreis umfasst Verhaltensweisen der Partnersuche, der Etablierung der Bindung zwischen den Sexualpartnern sowie der Kopulation. Hierzu gehören Verhaltensweisen wie *Präsentieren* oder *Aufreiten*.

2) Sozio-negative Funktionskreise

- a) *Imponierverhalten*: Imponierverhalten dient dem Ausdruck sozialer Selbstsicherheit oder auch freudiger Erregtheit (EISFELD 1966) und demonstriert die eigene Überlegenheit (Dominanz), die soziale Potenz des Imponierenden (SCHENKEL 1947). Es ist ungerichtet und hoch ritualisiert. Kennzeichnend ist eine optische Vergrößerung des Körpers durch hochgereeckte Körperhaltung („high posture“). Hierzu gehören beispielsweise *Demonstrieren*, *Kopf-Auflegen* und *T-Stellung*.
- b) *Agonistisches Verhalten*: Dieser Funktionskreis subsumiert die Gesamtheit aller mit der kämpferischen Auseinandersetzung zwischen Individuen im Zusammenhang stehenden Verhaltensweisen. Er umfasst Drohen, defensives Verhalten, Angriff und Flucht. Die Tiere zeigen Verhaltensweisen wie *Defensivdrohen*, *Abwehrschnappen*, *Über-dem-Gegner-Stehen* oder *Abstandhalten*.

Für die Auswertung des Dominanzverhaltens, der Reaktion auf Dominanzverhalten sowie des Subdominanzverhaltens wurden einzelne, zum Dominanz- bzw. Subdominanzverhalten zählende Verhaltensweisen herausgegriffen und in ihrer Quantität und Verteilung auf die Individuen untersucht. Die dazu herangezogenen Verhaltensweisen sind im Anhang aufgeführt. Für die Analyse der sozialen Hierarchie unter den Gruppenmitgliedern wurden die Häufigkeiten erfolgreichen Dominanzverhaltens sowie submissiver Kontaktaufnahmen herangezogen. Die Erstellung der Rangordnung erfolgte in Anlehnung an LEHNER (1996).

2.3.3. Statistische Auswertung

Die Schwerpunkte der statistischen Analyse der Ergebnisse zur Kooperation lagen zum einen auf zeitlichen Entwicklungen verschiedener Verhaltensaspekte innerhalb der untersuchten Gruppen, zum anderen auf Unterschieden zwischen den beiden Gruppen.

Zur statistischen Überprüfung der Ergebnisse wurden nicht-parametrische Tests verwendet. Beim Vergleich zweier Stichproben fand der Mann-Whitney-U-Test, zum Vergleich mehrerer Stichproben der Kruskal-Wallis-H-Test Anwendung. Sofern der Kruskal-Wallis-H-Test signifikante Ergebnisse erbrachte, wurden die Stichproben anschließend paarweisen Vergleichen nach CONOVER (1999) unterzogen. Die Verteilung der erfolgreichen Kooperationen auf die Kooperationspartner wurde mit dem Kolmogorov-Smirnov-Anpassungstest auf Gleichverteilung getestet. Ein möglicher Zusammenhang zwischen den beiden Variablen „Anteil sozio-positiven Verhaltens in der Dyade“ und „Anzahl kooperativer Erfolge“ wurde mit Hilfe des Spearman Rangkorrelationskoeffizienten überprüft.

Alle statistischen Berechnungen erfolgten mit dem Statistikprogramm SPSS 11.0. Die verwendete Klassifizierung der Ergebnisse als „signifikant“ ($p < 0,05$), „hoch signifikant“ ($p < 0,01$) sowie „höchst signifikant“ ($p < 0,001$) folgte den gängigen Konventionen.

2.3.4. Technische Ausrüstung

Bei den Aufzeichnungen der Kooperationstests sowie des Sozialverhaltens fand ein digitaler Camcorder (Sony DCR-TRV 950E) mit Weitwinkelobjektiv Verwendung. Die Auswertung der Aufnahmen von den Wölfen erfolgte nach dem Kopieren auf VHS-Kassetten (Fuji Hi-Fi 240 Super SHG) durch Abspielen auf dem Videogerät (Blaupunkt RTV 770 ECG) am TV-Monitor (Sony KV-14T1D). Die Aufzeichnungen von den Deutschen Schäferhunden wurden auf den Computer kopiert und unter Benutzung der Video-Software AVS DVD Player (Version 2.4) an demselben analysiert. Für die weitere Auswertung und die Erstellung der Diagramme kamen das Tabellenkalkulationsprogramm Microsoft Excel 2003 sowie das Statistikprogramm SPSS 11.0 zur Anwendung.

3. Ergebnisse

3. Ergebnisse

3.1. Wolf

3.1.1. Kooperationstests

Durchführung

Die Tests zur Kooperation erfolgten bei den Wölfen vom 26.11.2005 bis zum 15.12.2005. In der Nacht vom 15. auf den 16. Dezember kam es unter den Rüden zu einem Kampf, der zu mittelschweren Verletzungen führte und in dessen Folge agonistisches Verhalten derart an Quantität und Intensität zunahm, dass die Tests im Interesse der Tiere beendet werden mussten. Zum einen führten die nötigen Absperrvorgänge in der Vorbereitung der Tests zu aggressionsauslösenden Situationen, zum anderen war die Aufmerksamkeit der Tiere vor allem auf die sozialen Umstände gerichtet und galt nicht mehr in ausreichendem Maße der gestellten Aufgabe.

So wurden an 17 Testtagen insgesamt 51 Tests durchgeführt, die alle in die Auswertung eingingen. Da alle Tests über die maximale Dauer von zehn Minuten liefen, waren je Tag nur drei Tests möglich, bevor die festgelegte maximale Gesamtdauer von dreißig Minuten je Testtag erreicht war.

Verhalten der Gruppe an der Testapparatur

Im gesamten Testzeitraum kam es nie zu einem gleichzeitigen Ziehen zweier Wölfe, so dass für die hier untersuchten Tiere kein kooperatives Erarbeiten von Futter gezeigt werden konnte.

Zwar waren meist mehrere Wölfe gleichzeitig in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur („Testbereich“) zu finden (vgl. Abb. 6), jedoch befanden sich zu keiner Zeit zwei Wölfe gleichzeitig in Reichweite der Seile. Sobald sich einer der Wölfe einem Seil näherte, blieben die anderen zurück und beobachteten ihren Artgenossen, ohne selbst jegliche Initiative erkennen zu lassen, an das freie Seil heranzugehen. Oft vergrößerten sie ihre Distanz zur Testapparatur sogar reaktiv auf die Annäherung eines Artgenossen an eines der Seile, um diesen anschließend zu beobachten. Dabei waren keinerlei Anzeichen aggressiver Kommunikation zwischen den betreffenden Tieren zu erkennen.

Insbesondere einer der Wölfe beschäftigte sich sehr ausgiebig mit den Seilen und zog besonders häufig daran. Erst wenn dieser Wolf den Bereich um die Testapparatur verlassen hatte, nahmen andere Kontakt zu den Seilen auf, dieses jeweils einzeln.

Einzelfallbeschreibung 1 (6. Testtag): *Nach dem Öffnen des Schiebers steuert Lara direkt auf das rechte Seil zu und zieht. Mischa folgt ihr auf dem Fuß und stellt sich hinter ihr auf. Als Lara losgelassen hat, kommt Oblomow heran und nimmt Aufstellung in ca. 3 m Entfernung zum Versuchsaufbau. Lara geht an das linke Seil und zieht dort, Mischa und Oblomow sehen zum Balken hoch (Abb. 6 oben links). Lara lässt los und orientiert sich vom Seil weg, auch die Rüden wenden ihre Aufmerksamkeit von der Versuchapparatur ab. Nach einigen Sekunden geht Lara im Bogen fort. Nun geht Mischa zum rechten Seil. Oblomow richtet sich auf Mischa aus und schaut hoch zum Balken. Währenddessen steht Lara, von der Versuchapparatur abgewendet, etwa 1 m vom linken Seil entfernt (Abb. 6 oben rechts). Als Mischa zieht und das Geräusch des über die Rollen gleitenden Seiles zu hören ist,*

dreht sich Lara ruckartig um und kommt, den Blick nach oben in Richtung der Klappe gerichtet, näher heran (Abb. 6 Mitte links). Mischa lässt das Seil los und tritt einige Schritte zurück (Abb. 6 Mitte rechts). Lara geht auf das rechte Seil zu, dreht aber kurz davor ab und entfernt sich wieder aus dem Testareal. Daraufhin geht Mischa erneut zum rechten Seil und zieht. Oblomow, der sich gerade von der Testapparatur fortbewegte, schlägt daraufhin einen Bogen und beobachtet Mischa (Abb. 6 unten links). Auch Lara erscheint wieder im Bereich der Versuchsanordnung und beobachtet aufmerksam. Im Hintergrund steht Gontscharow und beobachtet ebenfalls. Nachdem Mischa das Seil losgelassen hat, zieht Lara am anderen Seil, während Mischa mehrere Schritte zurückgeht und seinen Blick nach oben richtet (Abb. 6 unten rechts). Lara lässt los und geht davon. Die beiden Rüden bleiben noch einige Sekunden stehen, bevor sie sich ebenfalls entfernen.

Abstimmung des Verhaltens

Ziehrate in Abhängigkeit von der Position der Artgenossen

Abb. 5 stellt die Ziehrate in Abhängigkeit von der Position anderer Wölfe in Bezug auf die Testapparatur dar. Die Wölfe zogen hoch signifikant häufiger, wenn sich mindestens ein weiterer Wolf im Umkreis von 4 m um die Testapparatur aufhielt („anwesend“: 3,1 Ziehereignisse pro Minute), als wenn sie allein im Bereich der Testapparatur waren (1,5 Ziehereignisse pro Minute) (Mann-Whitney-U; $Z = -2,617$; $p = 0,009$). Ziehereignisse mit einem anderen Wolf in Reichweite des anderen Seiles kamen nicht vor, so dass für diese Bedingung keine Ziehrate vorlag.

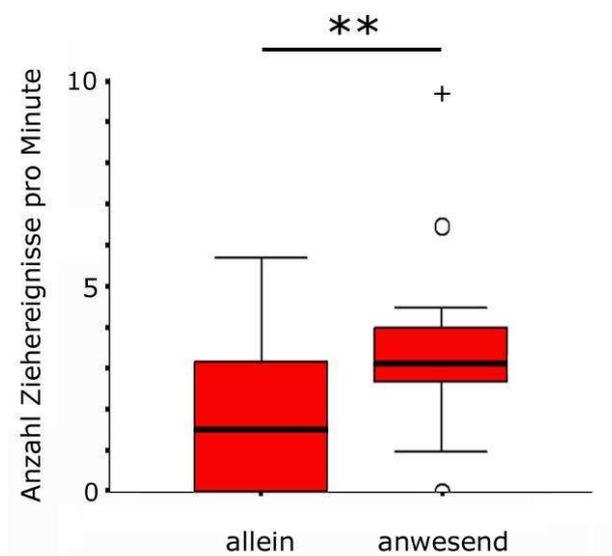


Abb. 5: Ziehrate (Anzahl Ziehereignisse pro Minute) in Abhängigkeit von der Position anderer Wölfe in Relation zur Testapparatur (allein = ziehender Wolf allein im Umkreis von 4 m um die Testapparatur; anwesend = mindestens ein weiterer Wolf im Umkreis von 4 m um die Testapparatur, aber nicht in Reichweite des zweiten Seiles; Ziehereignisse mit einem anderen Wolf in Reichweite des freien Seiles gab es nicht, so dass keine Ziehrate vorlag). (o = Werte, die zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind. + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

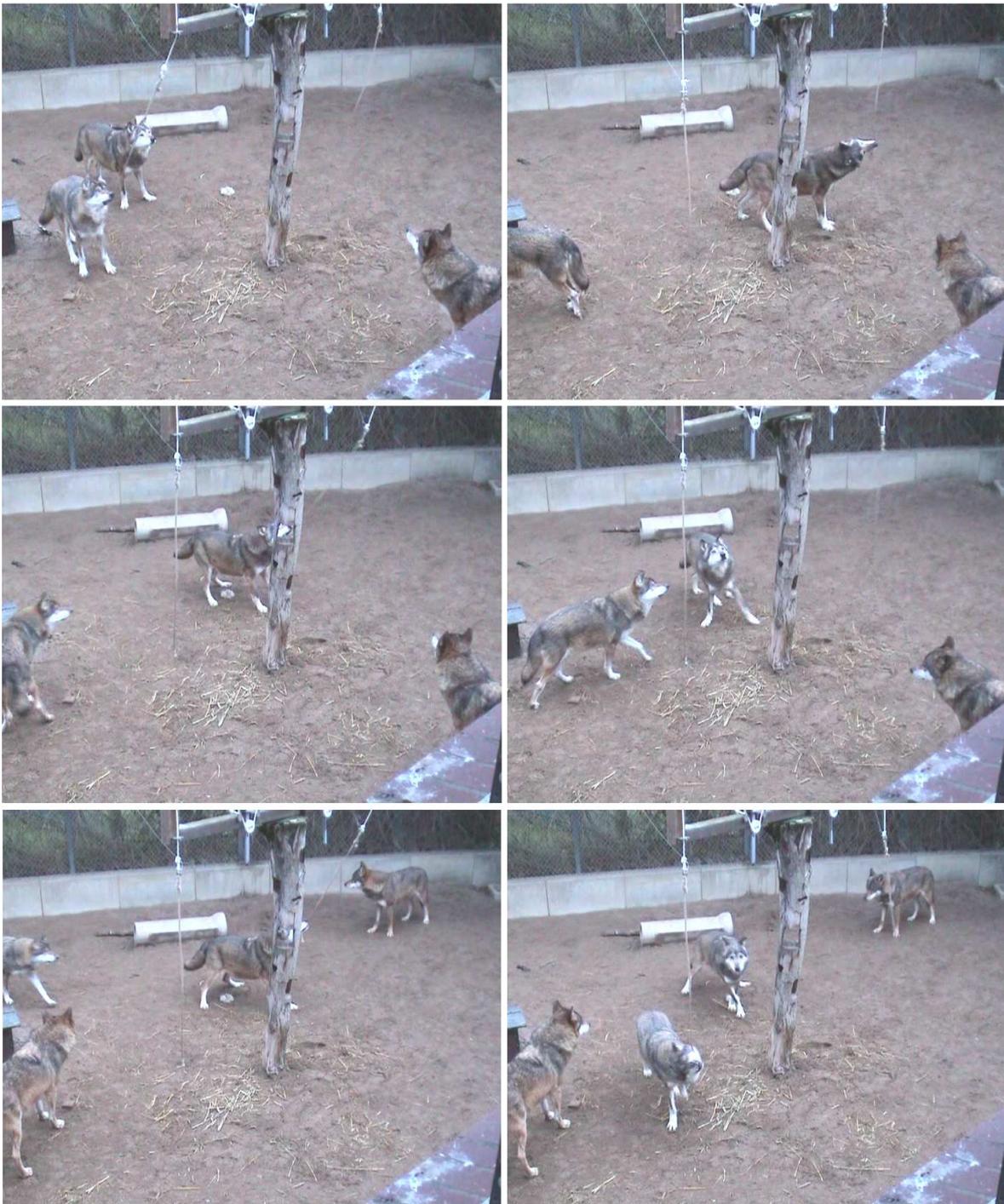


Abb. 6: Verhalten der Gruppe an der Testapparatur (vgl. Einzelfallbeschreibung 1). *Oben links:* Lara hat das linke Seil gefasst und beginnt zu ziehen, den Blick auf die Klappen gerichtet, auf denen das Futter liegt. Auch Mischa (neben Lara) und Oblomow blicken zu den Klappen. *Oben rechts:* Lara hat sich von der Testapparatur abgewendet. Mischa fasst gerade nach dem rechten Seil, während Oblomow ihn beobachtet. Mischa zieht am rechten Seil, und Lara hat sich zu ihm umgedreht. *Mitte rechts:* Mischa hat das Seil losgelassen, ist einige Schritte zurückgetreten und blickt zum Balken hoch, während Lara, den Blick ebenfalls nach oben gerichtet auf die Testapparatur zugeht. *Unten links:* Während Lara den Testbereich kurzfristig verlassen hat und nun von links ins Bild tritt, zieht Mischa erneut am rechten Seil. Oblomow hat seine Position gewechselt und steht beobachtend am linken Bildrand. Inzwischen hat auch Gontscharow das Testabteil betreten, hält sich aber außerhalb des Testbereichs (4 m um die Testapparatur) auf. *Unten rechts:* Mischa hat das rechte Seil losgelassen und ist einige Schritte zurückgetreten, während Lara gerade das linke Seil fasst.

In der zeitlichen Entwicklung der Ziehrate (Abb. 7) war in Bezug auf den Median für beide Bedingungen eine abnehmende Tendenz zu erkennen, die jedoch statistisch nicht abzusichern war (s. u.). Dabei war die Ziehrate bei Anwesenheit eines oder mehrerer weiterer Wölfe für jede Phase der Testreihe höher als jene in Abwesenheit anderer Wölfe.

Befand sich ein Wolf allein an der Testapparatur, fiel der Median der Ziehrate von anfänglich 2,7 Ziehereignissen pro Minute über 1,5 Ziehereignisse pro Minute auf lediglich 0,7 Ziehereignisse pro Minute am Ende der Testreihe. Besonders zu Beginn und in der Mitte der Testreihe war die Streuung der Einzelwerte dabei sehr groß, und die Unterschiede waren statistisch nicht signifikant (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 1,191$; FG = 2; $p = 0,551$).

Bei Anwesenheit mindestens eines weiteren Wolfes lag die mittlere Ziehrate zu Beginn bei 3,7 Ziehereignissen pro Minute und fiel dann über 3,5 Ziehereignisse pro Minute auf 3,0 Ziehereignisse pro Minute am Ende der Testreihe. Unter dieser Bedingung fiel die Streuung der Einzelwerte deutlich geringer aus und war insbesondere in der Mitte und am Ende der Testreihe klein. Dennoch waren Unterschiede nicht statistisch abzusichern (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 2,763$; FG = 2; $p = 0,251$).

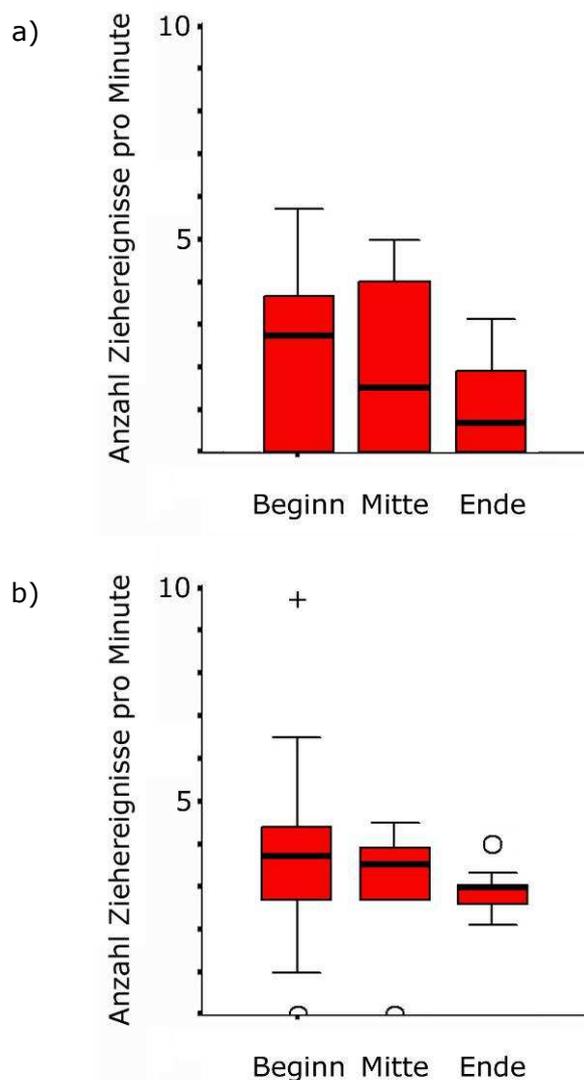


Abb. 7: Ziehrate (Anzahl Ziehereignisse pro Minute) in Abhängigkeit von der Position anderer Wölfe in Relation zur Testapparatur. a: allein = ziehender Wolf allein im Umkreis von 4 m um die Testapparatur; b: anwesend = mindestens ein weiterer Wolf im Umkreis von 4 m um die Testapparatur, jedoch nicht in Reichweite des freien Seiles. (o = Werte, die zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind. + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

Gemeinsame Ausrichtung auf die Testapparatur

Die Wölfe verbrachten den größten Teil der Versuchszeit mindestens zu zweit im Bereich der Testapparatur (Abb. 8), so dass eine wichtige Voraussetzung für eine mögliche Kooperation gegeben war.

In Bezug auf den Median für die gemeinsam an der Testapparatur verbrachte Zeit war im Verlauf der Testreihe ein Anstieg von 39,0 s zu Beginn über 45,5 s (Mitte) auf 48,5 s am Ende der Testreihe zu verzeichnen. Wie die Abb. verdeutlicht, war die Streuung der Einzelwerte innerhalb der Stichproben jedoch sehr groß, und die Unterschiede erwiesen sich als nicht signifikant (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 0,965$; FG = 2; $p = 0,617$).

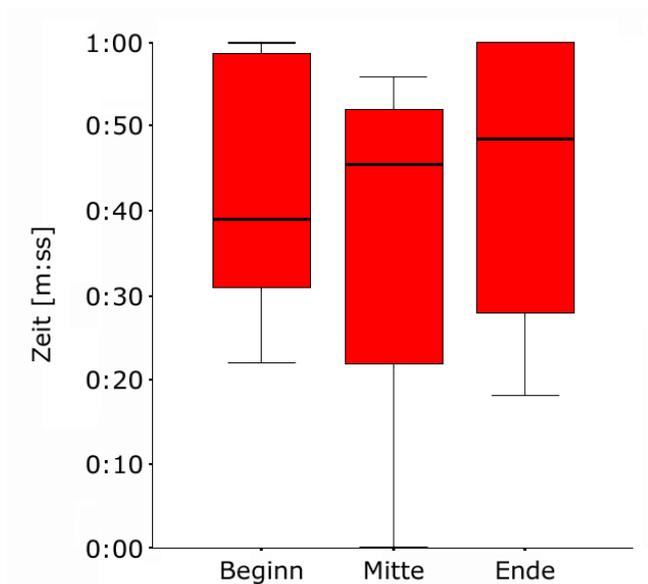


Abb. 8: Gemeinsam, d. h. mindestens zu zweit im Bereich der Testapparatur verbrachte Zeit in verschiedenen Phasen der Testreihe.

Deskriptive Ergänzungen

Die Wölfe hielten sich vorrangig in den ersten Minuten im Bereich der Testapparatur auf, in denen sich vor allem eines der Tiere ausgiebig mit den Seilen beschäftigte und häufig an ihnen zog, während andere diesen Wolf dabei aus einigen Metern Entfernung beobachteten. Nach meist zwei bis vier Minuten, in denen die Bemühungen ohne Erfolg blieben, verließen die Tiere nach und nach den Testbereich und wendeten sich anderen Beschäftigungen zu. So wanderten sie durch das Gehege, interagierten miteinander oder legten sich hin und ruhten. Je weiter die Testreihe fortschritt, desto kürzer fiel der Zeitraum aus, in dem sich die Wölfe zu Testbeginn mit den Seilen beschäftigten, bevor sie sich abwendeten.

Bis zum Ende der zehnminütigen Tests näherte sich häufig einer der Wölfe erneut der Testapparatur und schnupperte oder zog an den Seilen. Zog er mehrmals, kamen oft weitere Wölfe auch aus größerer Entfernung hinzu und beobachteten den aktiven Wolf.

Einzelfallbeschreibung 2 (9. Testtag): Nachdem Lara mehrfach an beiden Seilen gezogen hat, wobei sowohl Mischa als auch Oblomow sie beobachten, halten sich etwa zwei Minuten nach dem Beginn des Tests drei der sechs Wölfe, darunter Mischa, im Gehegeabschnitt 1 auf, der an das Testabteil angrenzt. Lara zieht weiterhin immer wieder an den Seilen, wobei Oblomow sie beobachtet. Gut drei Minuten nach Testbeginn verlässt Lara die Versuchsanlage, wenig später folgt ihr Oblomow. Weitere zwei Minuten später sind fünf, bei Testende alle sechs Wölfe im Gehegebereich 1, wo einige von ihnen interagieren, die anderen ruhen.

Zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse

Während ein Tier A an einem der Seile zog, war nie ein Tier B in Reichweite des freien Seiles, so dass ein möglicherweise auslösender Einfluss des Ziehens von Tier A auf ein Ziehen von Tier B am anderen Seil nicht untersucht werden konnte und somit eine Auswertung zur zeitlichen Abstimmung des Verhaltens in Bezug auf die Testapparatur nicht möglich war.

Zwar befanden sich die Wölfe während der Tests die meiste Zeit mindestens zu zweit im Bereich der Testapparatur, diejenigen Wölfe, die sich nicht mit den Seilen beschäftigten, hielten aber gewöhnlich einen Abstand von mindestens 1,5 m zu den Seilen. Von dort aus beobachteten sie das am Seil aktive Tier. In der Regel näherten sie sich der Testapparatur nur dann, wenn sich kein weiteres Tier im Umkreis von etwa 1,5 m um diese aufhielt.

Räumlich-zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse

Manipulationen des Seiles durch ein Tier A führten in der Regel dazu, dass anwesende Artgenossen das aktive Tier genau beobachteten. Fasste Tier A das Seil und zog, traten die beobachtenden Wölfe oft einen Schritt in Richtung der Testapparatur, wobei sie nicht mehr zum ziehenden Wolf blickten, sondern zu den Klappen mit der Belohnung (Abb 9 oben links). Offenbar erwarteten sie, dass, wie in der Trainingsphase, in der Folge das Futter freigegeben würde. Geschah in den folgenden Sekunden nichts, wechselten ihre Blicke oft zwischen dem ziehenden Wolf und der Klappe hin und her. Das Ziehen eines Tieres A hatte jedoch nie zur Folge, dass ein Tier B innerhalb des definierten Zeitraumes von fünf Sekunden zu dem freien Seil ging und seinerseits zog. Tiere, die ein an den Seilen aktives Tier beobachteten, näherten sich selbst den Seilen erst dann, wenn sich kein anderes Tier mehr an der Testapparatur aufhielt. Räumlich-zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse waren bei den Wölfen folglich nicht zu beobachten.



Abb. 9: Wechselseitiges Ziehen und Beobachten. *Oben links:* Mischa hat den Kopf um die Längsachse gedreht und ist im Begriff, das rechte Seil zu fassen. Lara befindet sich in der Nähe des linken Seiles und wendet sich Mischa zu. *Oben rechts:* Mischa zieht am rechten Seil, und Lara geht am freien Seil vorbei auf ihn zu, den Blick nach oben zur Klappe gerichtet. *Mitte links:* Lara steht neben Mischa, der noch immer zieht. Beide blicken nach oben. *Mitte rechts:* Mischa hat das Seil losgelassen und tritt einen Schritt zurück, während Lara sich dem linken Seil zuwendet. *Unten links:* Lara fasst nach dem linken Seil. Mischa richtet seine Körperlängsachse auf Lara aus. *Unten rechts:* Lara zieht am rechten Seil, wobei ihr Blick nach oben gerichtet ist. Auch Mischa, der etwa 3 m von der Testapparatur entfernt steht, blickt nach oben.

Individuelles Verhalten der Wölfe während der Tests

Das Verhalten der Wölfe während der Kooperationstests war individuell sehr unterschiedlich. Während einige Tiere bei allen Tests den Gehegeabschnitt mit der Testapparatur betraten und sich dieser meist zuwandten, blieben andere in vielen Tests in dem Gehegeviertel, in dem die Tiere vor dem Start der Tests abgesperrt wurden. Von dort aus beobachteten sie die Ereignisse an den Seilen oder hielten sich oft sogar in Bereichen auf, von denen aus sie keine Sicht auf die Testapparatur hatten.

Ekki

Während der meisten Tests blieb Ekki in dem an das Testabteil angrenzenden Gehegeabschnitt und beobachtete von der Schieberöffnung aus die Vorgänge auf der anderen Seite des Zauns. Gelegentlich zeigte er Intentionsbewegungen zum Betreten des Testabteils. Mitunter betrat er dieses schließlich und lief in geduckter Körperhaltung in größtmöglicher Entfernung an der Testapparatur vorbei (Abb. 10), die Augen und Ohren meist auf den Aufbau gerichtet. Erst in einiger Entfernung zum Aufbau entspannte sich der Rüde sichtbar wieder. Vereinzelt hielt sich Ekki bei Ziehereignissen eines Wolfes in 4 – 5 m Entfernung auf und beobachtete den an den Seilen aktiven Wolf. Ekki selbst näherte sich den Seilen niemals auf weniger als 3 m.



Abb. 10: Während Lara am rechten Seil zieht und Mischa die Vorgänge hinter ihr stehend beobachtet, läuft im Hintergrund Ekki in leicht geduckter Körperhaltung an der Testapparatur vorbei.

Gontscharow

Gontscharow betrat das Testabteil während der Tests selten. Oft blieb er in dem angrenzenden Gehegeteil, in dem die Tiere vor Testbeginn abgesperrt waren. Dort stand er gelegentlich am Zaun oder in der Schieberöffnung und beobachtete die Aktivitäten der anderen Wölfe an den Seilen. Größtenteils verbrachte er die Testzeit jedoch ruhend an der dem Testabteil abgewandten Mauer des angrenzenden Gehegeteils. Betrat er das Testabteil, lief er in geduckter Körperhaltung, den Kopf auf die Testapparatur gerichtet, an derselben vorbei und entspannte sich erst, nachdem er sie passiert hatte. Im Anschluss näherte er sich dem Aufbau dann gewöhnlich auf 4 – 5 m und beobachtete die dortigen Geschehnisse (Abb. 6 unten links und rechts). Gontscharow unterschritt zu keiner Zeit eine Entfernung von 3 m zur Testapparatur.

Lara

Beim Start der Tests durch Öffnen des Schiebers sprang Lara in der Regel sofort in das Testabteil hinein, lief zügig auf die Testapparatur zu, fasste eines der Seile und zog daran. Vor allem zu Beginn der Testreihe galoppierte sie oft sogar und sprang, ihre hohe Motivation verdeutlichend, aus vollem Lauf an eines der Seile, bevor sie zu einer ruhigeren Ziehtechnik überging. Diese bestand darin, dass sie das Seil fasste, den Blick auf die diesem Seil nächstgelegene Klappe mit der darauf liegenden Futterbelohnung richtete (Abb. 11) und schrittweise rückwärts ging. In den Trainingsdurchgängen hatte dies in der Regel zum Erfolg geführt. Während der Kooperationstests dagegen fehlte der notwendige Partner am anderen Seil, so dass die Klappen sich nicht bewegten. Daraufhin verstärkte Lara gewöhnlich noch einmal den Zug am Seil durch Heranziehen des Kopfes an den Brustkorb. In der Regel ließ sie danach das Seil los und blieb einige Sekunden an Ort und Stelle stehen, wobei ihr Blick zwischen dem unteren Seilende, der Klappe und entfernteren Bereichen des Geheges wechselten. Daraufhin ging sie entweder zum Seil und zog erneut oder sie entfernte sich vom Versuchsaufbau und beschäftigte sich eine Weile mit anderen Dingen. Immer wieder kam sie zur Testapparatur zurück, um mitunter nur am Seil zu schnuppern, oft aber auch, um nochmals zu ziehen. Mit zunehmender Testdauer verlängerten sich einerseits die Intervalle, in denen Lara der Testapparatur fernblieb, und nahm andererseits die Häufigkeit zu, mit der sie sich hinlegte und ruhte, bis der Test endete.



Abb. 11: Lara zieht am linken Seil, wobei sie ihren Blick zur Klappe der Testapparatur richtet.

Mischa

In aller Regel betrat Mischa beim Teststart das Testabteil direkt hinter Lara. Meist folgte er ihr allerdings nicht auf die Testapparatur zu, sondern lief in einem Bogen am oberen Gehegerand entlang. Dabei wendete er seinen Kopf nicht zur Testapparatur sondern auf Strukturen außerhalb des Geheges. Etwa auf der Höhe des Versuchsaufbaus wendete sich Mischa derselben gewöhnlich zu und nahm eine Position in einem Abstand von 2 – 4 m zur Testapparatur ein. Er stand meist mittig zwischen den beiden Seilen und beobachtete Laras Aktivitäten am Seil. Zog Lara an einem der Seile, sah Mischa mehrmals zwischen ihr und der ihr am nächsten gelegenen Klappe hin und her.

In Ziehpausen Laras trat Mischa einige Male ein paar Schritte auf das weiter von Lara entfernte Seil zu. Dies geschah sehr zögerlich, und wenn Lara wieder auf „ihr“ Seil zuzuging, trat Mischa sofort zurück, wendete sich ihr zu und beobachtete sie.

Nur wenn Lara sich von den Seilen entfernte, näherte sich Mischa diesen mitunter und zog seinerseits an einem der Seile (Abb. 6 bzw. 9). Seine Ziehtechnik entsprach der Laras darin, dass er das Seil fasste und unter Beobachtung der Klappe rückwärts ging. In der Regel ließ er nach dem ersten erfolglosen Zugaufbau sofort das Seil los und ließ den Blick zwischen diesem, der Klappe und dem umgebenden Gehege umherwandern, bevor er sich von der Testapparatur entfernte.

Oblomow

Der Rüde Oblomow betrat das Testabteil des Geheges normalerweise als drittes Tier direkt nach Lara und Mischa. In den ersten Testminuten bewegte er sich vorwiegend im Umfeld der Seile, hielt aber einen Abstand von 2 – 3 m zu diesen und beobachtete Lara bzw. Mischa bei deren Manipulationen der Apparatur (Abb. 6). Zog einer dieser beiden Wölfe an einem der Seile, wechselte Oblomows Blick zwischen dem ziehenden Tier und der Klappe, die diesem am nächsten lag. Nach mehrmaligem erfolglosen Ziehen anderer Wölfe oder wenn diese sich von der Testapparatur abwendeten, entfernte sich auch Oblomow. Mitunter näherte er sich später allein den Seilen und beschnupperte diese (Abb. 12), bevor er sich wieder entfernte. Oblomow zog in den Tests zur Kooperation nie selbst an den Seilen.



Abb. 12: Oblomow befindet sich allein im Testbereich und schnuppert am Seil.

Pjotr

Ähnlich wie Ekki und Gontscharow blieb Pjotr dem Gehegeabteil mit der Testapparatur oft fern. Er hielt sich dann entweder im direkt angrenzenden Abteil auf, von wo er die Vorgänge an der Testapparatur bisweilen beobachtete (Abb. 13), oder er ruhte in dem weiter entfernt liegenden Abteil. Bisweilen betrat er allerdings auch den Versuchsabschnitt des Geheges, wobei er den Aufbau in geduckter Körperhaltung möglichst schnell passierte. Befand er sich erst einmal im Testabteil, beobachtete er die Aktivitäten an der Testapparatur aus einer Entfernung von meist 3 – 4 m. Pjotr ging nie näher als 3 m an den Aufbau heran.



Abb. 13: Pjotr steht an der Schieberöffnung zum Testabteil und beobachtet das Geschehen an der Testapparatur.

Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen

Abb. 14 zeigt die Anwesenheit der Individuen im Bereich der Testapparatur bei Ziehereignissen. Wie aus der Beschreibung des individuellen Verhaltens während der Tests hervorgeht, blieben die drei Rüden Ekki, Gontscharow und Pjotr dem Versuchsaufbau während der Tests überwiegend fern. Sie befanden sich nur bei 3,6% (Ekki), 7,6% (Gontscharow) bzw. 0,9% (Pjotr) aller Ziehversuche in der Nähe des Aufbaus. Demgegenüber waren Mischa und Oblomow weitaus häufiger im Testbereich zu finden, wenn ein anderes Tier an den Seilen zog. Während Mischa 41,4% aller Ziehversuche aus der Nähe verfolgte, war Oblomow bei fast der Hälfte (49,8%) der Ziehereignisse zugegen.

Lara war zwar selbst sehr aktiv in Bezug auf die Testapparatur und hielt sich sehr viel in deren Bereich auf, bei Ziehereignissen anderer Wölfe war sie jedoch äußerst selten (0,6%) anwesend.

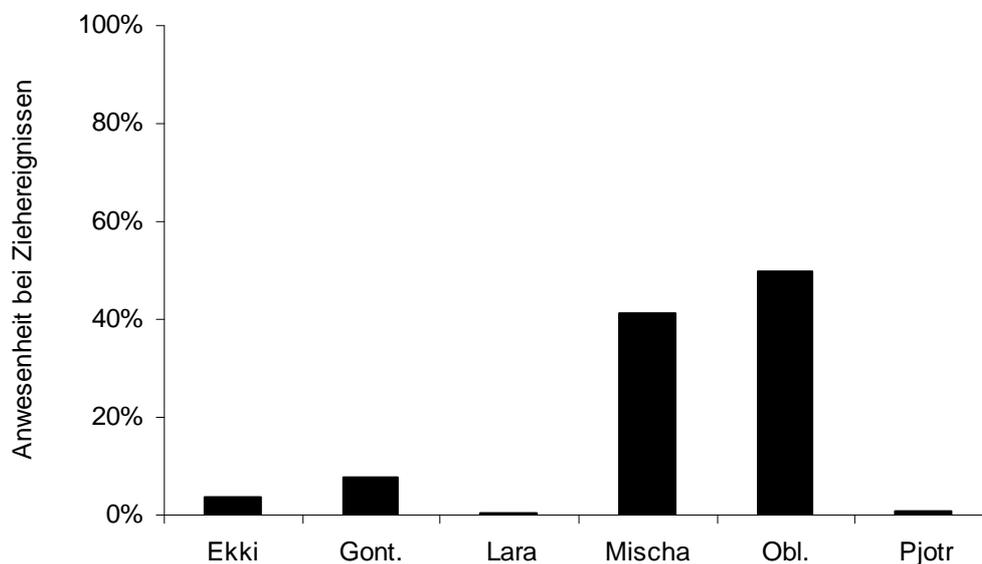


Abb. 14: Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen.

Ziehbeteiligung

Drei der sechs Wölfe hatten im zweiten Trainingsschritt das Lernkriterium erreicht und standen als potenzielle Kooperationspartner in den Kooperationstests zur Verfügung. Natürlich war nicht auszuschließen, dass auch eines der drei anderen Tiere in den Kooperationstests am Seil ziehen würde, jedoch war die Wahrscheinlichkeit hierfür als sehr gering einzustufen, da sie bereits in der letzten Trainingsstufe keinerlei Kontakt zu den Seilen mehr aufgenommen hatten.

Die Ziehereignisse in den Tests zur Kooperation verteilten sich auf lediglich zwei Wölfe (Abb. 15). Mit 310 Ziehereignissen (93,7%) hatte Lara dabei den weitaus größten Anteil, während für Mischa mit 21 Ziehereignissen (6,3%) eine wesentlich geringere Beteiligung zu verzeichnen war.

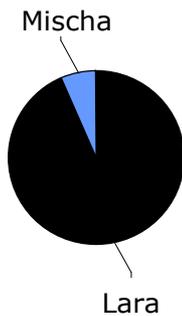


Abb. 15: Verteilung aller Ziehereignisse auf die Individuen.

In der zeitlichen Entwicklung der Ziehbeteiligung waren klare Tendenzen zu erkennen (Abb. 16). Laras Ziehhäufigkeit nahm über den Verlauf der Testreihe gesehen nahezu linear ab. In den ersten fünf Testtagen zog sie im Mittel 28,4 Mal je Testtag. Dieser Wert sank über 20,2 Mal bzw. 11,8 Mal (Testtage 6 – 10 bzw. 11 – 15) auf nur noch durchschnittlich 4,0 Ziehereignisse an den letzten beiden Testtagen.

Demgegenüber stieg Mischas mittlere Ziehrate kontinuierlich an, wenn auch nicht in gleichem Maße, in dem Laras Rate sank. Während der ersten fünf Testtage beteiligte sich Mischa überhaupt nicht am Ziehen (0,0 Ziehereignisse je Testtag). An den Testtagen 6 bis 10 zog er im Mittel 0,6 Mal an den Seilen, und an den Tagen 11 bis 15 stieg dieser Wert auf 2,2 Mal. Seine höchste mittlere Ziehrate erreichte Mischa mit 3,5 Mal je Testtag an den letzten beiden Testtagen. Hier lag sein Wert nur geringfügig niedriger als Laras.

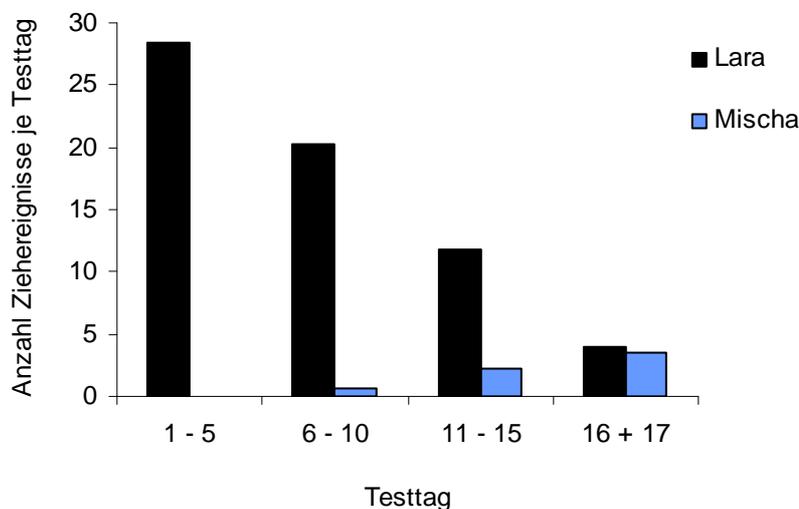


Abb. 16: Verteilung der Ziehereignisse je Testtag (arithmetischer Mittelwert) auf die Individuen im Verlauf der Testreihe.

Potenzielle Kooperationspartner

Unter den Wölfen kam es in den Tests zu keiner erfolgreichen Kooperation an der Testapparatur, so dass eine Untersuchung zur Verteilung der Erfolge auf die Dyaden entfiel. Zwar standen neben der an den Seilen äußerst aktiven Lara auch Mischa und Oblomow als potenzielle Kooperationspartner zur Verfügung, da sie zum einen im Training die Voraussetzungen erfüllt hatten und zum anderen in der Mehrzahl der Fälle bei Ziehversuchen Laras anwesend waren. Warum es dennoch nicht zur Kooperation kam, bleibt zu diskutieren.

3.1.2. Sozialstruktur

Überblick über das Sozialverhalten innerhalb der Gruppe

Aus dem aufgezeichneten Sozialverhalten der Wölfe gingen 2366 dyadische Interaktionen in die Auswertung ein.

Häufigkeit der Funktionskreise in der gesamten Gruppe

Mit zusammen 58,7% machten Interaktionen, die sozio-negativen Funktionskreisen zuzuordnen waren, innerhalb der gesamten Gruppe mehr als die Hälfte aller Interaktionen aus (Abb. 17). Dabei entfielen auf die beiden untergeordneten Funktionskreise Agonistik und Imponierverhalten mit 29,2% bzw. 29,7% nahezu gleich viele Interaktionen. Die sozio-positiven Interaktionen machten 41,3% aus und verteilten sich sehr unterschiedlich auf die vier Funktionskreise. Die mit 23,3% für fast ein Viertel aller Interaktionen kennzeichnende Soziale Annäherung war insgesamt am dritthäufigsten. Auf Submission entfielen lediglich 9,3% der Verhaltensauftritte. Sexualverhalten und Spiel traten mit 4,6% bzw. 4,2% selten auf.

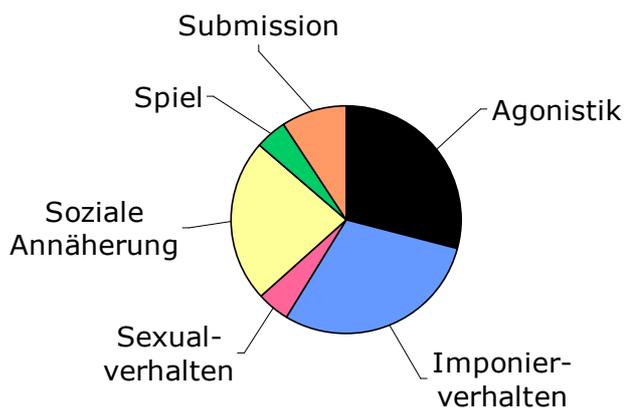


Abb. 17: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise innerhalb der gesamten Gruppe.

Verteilung der Initiativen zur Interaktion

Die Beteiligung der Individuen an der Initiative zur Interaktion nahm bei einem Erwartungswert von 16,7% Werte zwischen 8,8% und 34,5% an (Abb. 18). Mit Abstand am häufigsten initiierte Mischa Interaktionen mit anderen Wölfen. Er lag mit einer Beteiligung von 34,5% als Einziger über dem Erwartungswert und übertraf diesen dabei um mehr als das Doppelte. Unter den jüngeren Rüden waren die Initiativen mit 14,5% (Oblomow), 14,2% (Ekki), 14,1% (Pjotr) bzw. 13,9% (Gontscharow) recht gleichmäßig verteilt. Mit nur 8,8% war Lara am seltensten Initiatorin von Verhaltensauftritten.

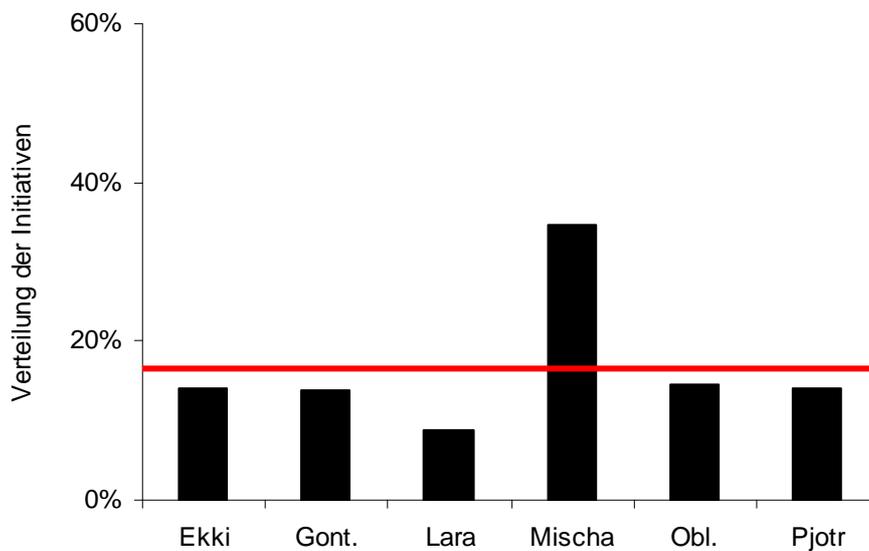


Abb. 18: Verteilung der Initiativen zur Interaktion auf die Individuen. Die rote Linie kennzeichnet den Erwartungswert.

Beteiligung der Dyaden an den Interaktionen

Betrachtet man die Beteiligung der einzelnen Dyaden an den Interaktionen, fallen insbesondere zwei Dyaden auf, die deutlich stärker vertreten waren als die übrigen (Abb. 19). Die häufigste Kombination von Interaktionspartnern war mit 23,0% die Dyade Ekki – Gontscharow. Damit trat diese Dyade fast dreieinhalb Mal häufiger auf als zu erwarten (6,7%). Mit deutlichem Abstand folgte die mit 18,8% zweithäufigste Dyade Mischa – Oblomow. Wesentlich seltener interagierten Oblomow und Pjotr miteinander (10,0%), während die Abstände zwischen den Häufigkeiten der übrigen Dyaden deutlich kleiner waren. Die in der Häufigkeitsverteilung folgenden vier Dyaden beinhalteten Mischa als einen der Interaktionspartner. Er interagierte bevorzugt mit Oblomow (s. o.), deutlich seltener mit Lara (8,2%), Ekki (6,8%) und Gontscharow (6,0%) sowie mit Pjotr (5,4%). Im weiteren Mittelfeld fanden sich die Dyaden Lara – Pjotr (4,4%), Gontscharow – Pjotr (3,8%), Gontscharow – Oblomow (2,9%), Lara – Oblomow (2,7%), Ekki – Lara (2,4%) und Ekki – Pjotr (2,3%). Besonders selten waren die Dyaden Gontscharow – Lara (1,8%) und Ekki – Oblomow (1,6%) vertreten.

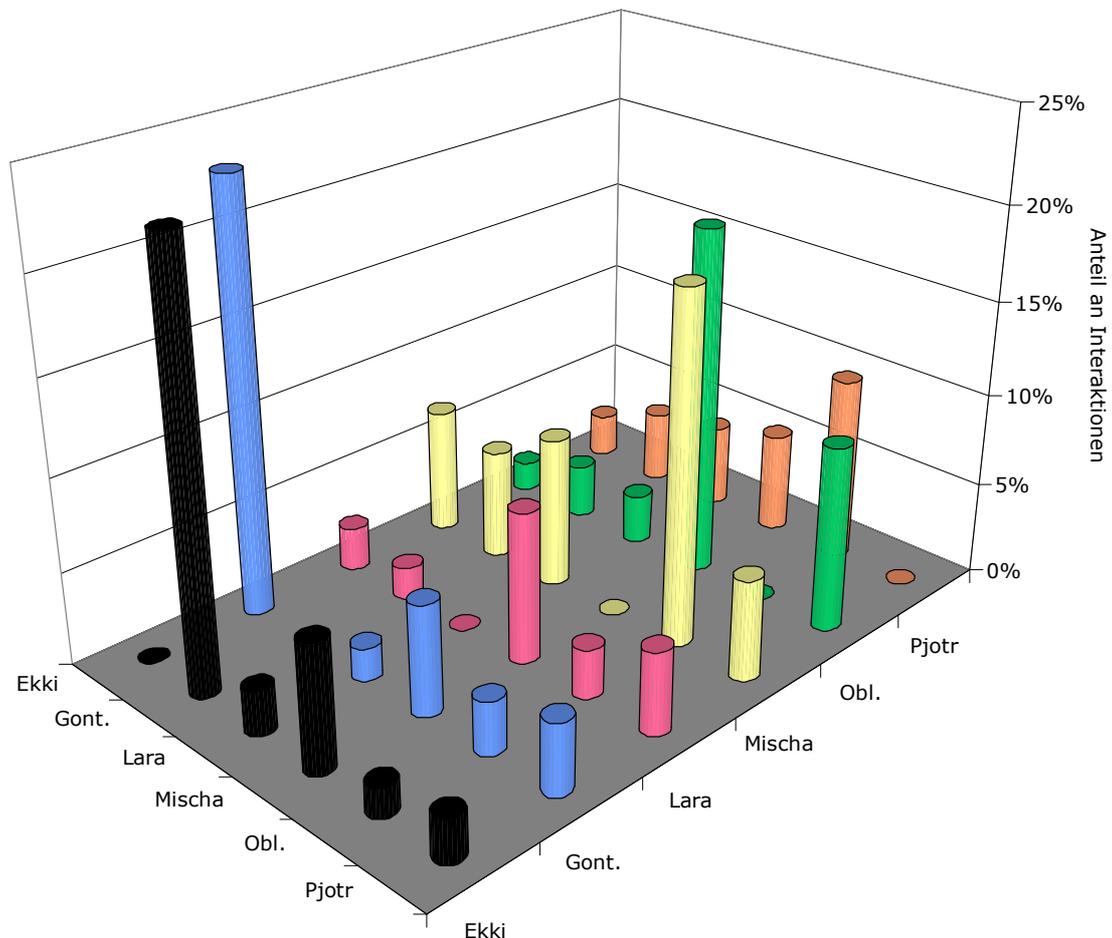


Abb. 19: Verteilung der Interaktionen auf die Dyaden.

Charakterisierung der sozialen dyadischen Beziehungen

Ekki und Gontscharow

Funktionskreise

Mit 23,0% (545) aller Interaktionen trat die Dyade Ekki – Gontscharow mit deutlichem Abstand am häufigsten auf. Auffällig war an dieser Dyade insbesondere der sehr hohe Anteil an agonistischen Verhaltensauftritten, der 93,2% aller Interaktionen ausmachte (Abb. 20). Weitere 2,2% entfielen auf Interaktionen aus dem Bereich des Imponierverhaltens, so dass das sozio-negative Verhalten zwischen den beiden Rüden mit insgesamt 95,4% beinahe alle Begegnungen kennzeichnete. Lediglich 4,6% der Verhaltensauftritte waren dem sozio-positiven Verhalten zuzurechnen. Dabei machte das Spiel 2,2% aus, 2,0% entfielen auf den Funktionskreis Soziale Annäherung, während 0,4% der Verhaltensauftritte submissiv geprägt waren.

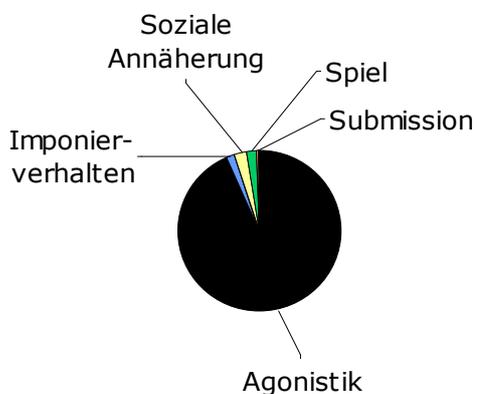


Abb. 20: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Ekki – Gontscharow.



Abb. 21: Ekki (rechts) zeigt ambivalentes Verhalten (*Vorn-Zähneblecken* gepaart mit nach hinten gezogenen Ohren und nach hinten verlagertem Körperschwerpunkt), Gontscharow (links) droht offensiv.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Initiative zur Interaktion ging mit 55,6% etwas häufiger von Gontscharow aus als von Ekki (44,4%, Abb. 22). Typisch für Gontscharows Initiativen war eine Annäherung an Ekki. Dies geschah oft in entspannter und sozial neutraler Körperhaltung, gelegentlich war jedoch eine deutliche Anspannung der gesamten Muskulatur zu erkennen. Dabei zeigte Gontscharow jedoch gewöhnlich weder eine imponierende noch eine submissive Körperhaltung. Ekki reagierte oft mit *Sich-Zuwenden*. Meist begann dann einer der beiden Wölfe zu drohen, woraufhin sich eine Drohsequenz anschloss, in der die beiderseitigen Drohungen in ihrer Intensität wechselten (vgl. Abb. 21). Die Drohsequenzen wurden immer wieder unterbrochen, indem sich beide Interaktionspartner für wenige Sekunden etwas Anderem zuwandten. Nicht selten dauerten diese Interaktionen mehrere Minuten, die längste endete erst nach über elf Minuten mit einer Distanzvergrößerung seitens Gontscharows.

Ekkis Initiativen bestanden oft in einer Annäherung in imponierender Körperhaltung bzw. unter *Offensivem Drohen*. Darauf reagierte Gontscharow meist mit *Defensivem Drohen*, worauf sich auch hier typischerweise eine längere Drohsequenz anschloss.

Mehr als die Hälfte (53,6%) der Verhaltensauftritte beendete Gontscharow (Abb. 23), dieses zumeist durch Distanzvergrößerung. Ekki brach annähernd ein Drittel (30,2%) der Interaktionen ab, gewöhnlich ebenfalls durch Distanzvergrößerung zum Interaktionspartner. Relativ häufig (16,2%) war ein hinzukommendes, drittes Tier für das Ende der Interaktion verantwortlich. Insbesondere Mischa, seltener auch Pjotr griffen in dyadische Interaktionen zwischen Ekki und Gontscharow ein.



Abb. 22: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Ekki - Gontscharow.



Abb. 23: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Ekki - Gontscharow.

Dominanzverhalten

Beide Wölfe zeigten dem jeweiligen Gegenüber Dominanzverhalten, Ekki mit 86,3% aller Vorkommnisse weitaus häufiger als Gontscharow mit 13,7% (Abb. 24). Dabei zeigte Ekki ausschließlich *Wegverstellen*, eine dominante Verhaltensweise ohne Körperkontakt. Gontscharows Dominanzverhalten Ekki gegenüber äußerte sich dagegen unter Einsatz von Körperkontakt in *Abdrängeln*, *Kopf-Auflegen* bzw. *Anspringen* des Gegners.

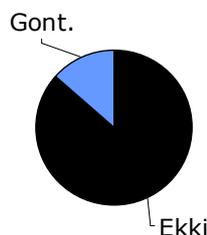


Abb. 24: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Ekki - Gontscharow.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Ekki zeigte in Reaktion auf Dominanzverhalten seitens Gontscharows am häufigsten agonistisches Verhalten (42,9%), seltener Submission (28,6%) bzw. keine erkennbare Reaktion („Sonstiges“: 28,6%) (Abb. 25). Er akzeptierte die Einschränkung seiner Bewegungsfreiheit durch Gontscharow demnach nur selten und protestierte vielmehr dagegen.

Auch in Gontscharows Reaktionen überwog agonistisches Verhalten mit 43,2% (Abb. 26) deutlich vor Distanzvergrößerung (31,8%) sowie sonstigem Verhalten wie Distanzverringern oder keiner erkennbaren Reaktion (22,7%). Sehr selten reagierte Gontscharow mit submissivem Verhalten (2,3%). Somit nahm er noch weniger als Ekki Dominanzverhalten seines Interaktionspartners hin, sondern wies es zurück oder entzog sich der Situation.

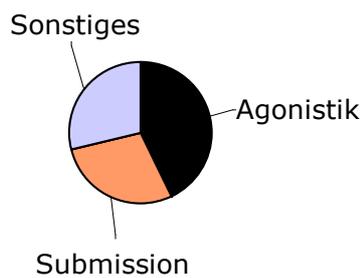


Abb. 25: Ekkis Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Gontscharows.

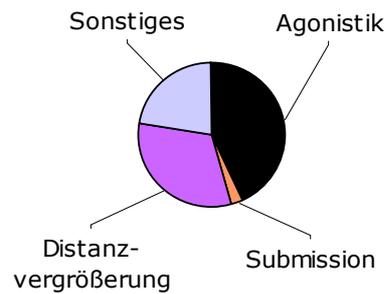


Abb. 26: Gontscharows Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Ekkis.

Subdominanzverhalten

Die Verteilung subdominanten Verhaltens in der Dyade Ekki – Gontscharow verhielt sich spiegelbildlich zu der des dominanten Verhaltens (Abb. 27). Auf Ekki entfielen lediglich 15,1% der in der Dyade gezeigten subdominanten Verhaltensweisen, wohingegen für Gontscharow mit 84,9% der weitaus größere Anteil zu verzeichnen war. Ekki zeigte typischerweise *Sich-Kleinmachen*. Auch für Gontscharows subdominantes Verhalten war *Sich-Kleinmachen* kennzeichnend, häufig verbunden mit einer Distanzvergrößerung.

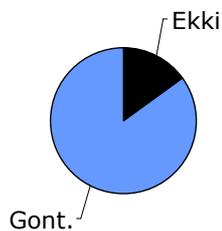


Abb. 27: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Ekki – Gontscharow.

Zusammenfassung

Die soziale Beziehung zwischen Ekki und Gontscharow war als eindeutig sozio-negativ zu charakterisieren. Die Dominanzbeziehung zwischen den beiden Rüden war nicht eindeutig geklärt. Zwar zeigte Ekki häufiger Dominanz- und seltener Subdominanzverhalten als Gontscharow, jedoch protestierten beide gegen Dominanzverhalten des Interaktionspartners, akzeptierten also beide die Einschränkung ihrer Bewegungsfreiheit durch ihr Gegenüber nicht.

Ekki und Lara*Funktionskreise*

Mit 56 Interaktionen (2,4%) gehörte die Dyade Ekki – Lara zu den seltener vertretenen Dyaden. Lediglich drei der fünfzehn möglichen Kombinationen von Interaktionspartnern kamen noch seltener vor. Die Verhaltensauftritte waren stark durch sozio-positives Verhalten geprägt, das mit insgesamt 94,6% den überwiegenden Anteil ausmachte (Abb. 28). Die größte Rolle spielten dabei mit 58,9% Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung. Fast ein Viertel (23,2%) der Interaktionen gehörten dem Sexualverhalten an. Mit 12,5% waren Interaktionen, die dem Funktionskreis Submission zuzuordnen waren, ebenfalls relativ häufig. Demgegenüber trat das sozio-negative Verhalten in Form von agonistischen Interaktionen mit lediglich 5,4% stark in den Hintergrund. Dem Imponierverhalten waren keine Verhaltensauftritte zwischen dem Rüden und der Fähe zuzuordnen. Desgleichen wurde zwischen diesen beiden Wölfen kein Spiel beobachtet.

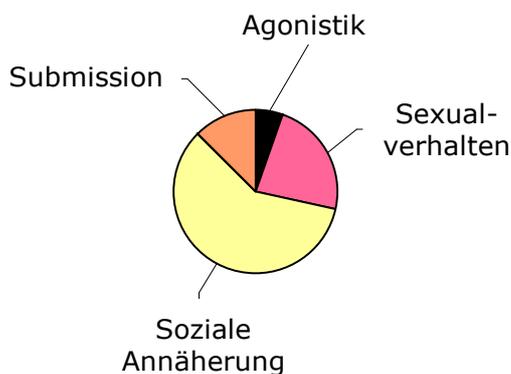


Abb. 28: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Ekki – Lara.



Abb. 29: Ekki zeigt *Kopf-Auflegen* gegenüber Lara.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

In der deutlichen Mehrzahl (74,1%) gingen die Interaktionen von Ekki aus (Abb. 30), während Lara lediglich 25,9% der Interaktionen initiierte. Typisch für beide waren dabei Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung, etwa *Freundliche Annäherung*, *Fellwittern* oder *Schnauzenkontakt*. Der Interaktionspartner reagierte meist mit *Sich-Zuwenden* auf diese Kontaktaufnahmen, worauf weitere Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung folgten.

Meist beendete Ekki die Interaktionen (55,2%, Abb. 31), gewöhnlich indem er sich von seinem Interaktionspartner abwendete. Laras Anteil an der Beendigung von Interaktionen betrug 25,9% und erfolgte meist durch *Weggehen*. Weitere 19,0% der Interaktionen wurden durch ein weiteres Tier beendet, wobei es sich meist um Mischa handelte.



Abb. 30: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Ekki – Lara.

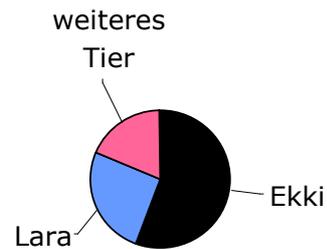


Abb. 31: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Ekki – Lara.

Dominanzverhalten

Dominanzverhalten zwischen Ekki und Lara wurde von beiden Seiten gleichermaßen selten gezeigt (Abb. 32). Während Lara Ekki zwei Mal in imponierender Körperhaltung über die Schnauze biss, zeigte dieser ihr gegenüber zwei Mal *Kopf-Auflegen* (Abb. 29). Da dies während der Vorrang geschah, handelte es sich hierbei möglicherweise um eine Vorstufe zum *Aufreiten*, so dass dieses Verhalten eher zum Sexual- als zum Dominanzverhalten zu zählen wäre. Eine sichere Abgrenzung war anhand des optischen Eindrucks nicht möglich.

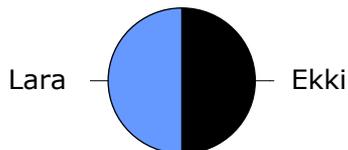


Abb. 32: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Ekki – Lara.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Ekkis Reaktion auf Laras Dominanzverhalten bestand in einer Distanzvergrößerung (Abb. 33). Bei Lara war keine Reaktion auf das *Kopf-Auflegen* seitens Ekkis erkennbar (Abb. 34), was auf eine Zuordnung des Verhaltens des Rüden zum Sexualverhalten hinweist (s. o.).

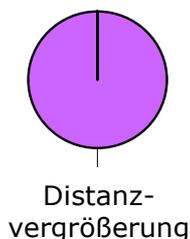


Abb. 33: Ekkis Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Laras.

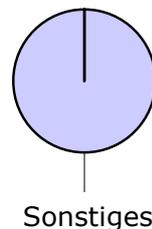


Abb. 34: Laras Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Ekkis.

Subdominanzverhalten

Die Verteilung des subdominanten Verhaltens war im Unterschied zum Dominanzverhalten stark unausgewogen (Abb. 35). So zeigte Ekki in dieser Dyade 91,7% aller subdominanten Verhaltensweisen. Vornehmlich näherte er sich Lara in geduckter Körperhaltung und leckte ihre Schnauze. Auf Lara entfielen lediglich 8,3% der subdominanten Verhaltensweisen, dies in Form von *Auf-den-Rücken-Rollen*. Diese Verhaltensweise kommt im submissiven Bereich vor, wird von Fähen aber auch spontan als *Aufforderung zur Genitalkontrolle* gezeigt und zählt dann zum Funktionskreis Soziale Annäherung. An der äußeren Form war nicht festzumachen, um welche Form dieser Verhaltensweise es sich handelte.

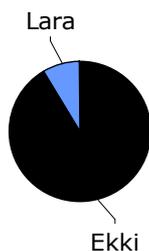


Abb. 35: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Ekki - Lara.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Ekki und Lara war sehr stark sozio-positiv geprägt. Zu agonistischen Interaktionen kam es nur, wenn Lara offenbar durch Ekkis Verhalten gestört wurde. Während Ekki durch spontanes submissives Verhalten seiner Mutter gegenüber regelmäßig die Akzeptanz seiner untergeordneten Stellung verdeutlichte, waren seine dominanten Verhaltensweisen vermutlich anderen Funktionskreisen zuzuordnen. Auch die subdominanten Verhaltensweisen der Fähe waren nicht eindeutig einzuordnen. Diese Hinweise lassen eine Dominanzbeziehung mit Lara als dem dominanten Tier vermuten.

Ekki und Mischa

Funktionskreise

Mit 161 Interaktionen lag die Dyade Ekki - Mischa knapp über dem Gruppendurchschnitt von 158 Interaktionen und war mit 6,8% aller Verhaltensauftritte die fünfthäufigste Dyade. Sozio-negatives Verhalten machte mit insgesamt 65,8% einen etwas größeren Anteil aus als im Gruppenmittel (58,4%) (Abb. 36). Auffällig war hier insbesondere die Verteilung auf agonistische bzw. imponierende Interaktionen. Waren diese im Gruppenmittel etwa gleich häufig (29,2% bzw. 29,5%), trat zwischen Ekki und Mischa die Agonistik mit lediglich 3,1% stark gegenüber dem Imponierverhalten (62,7%) zurück. Unter den sozio-positiven Funktionskreisen trat Submission besonders häufig auf (29,8%) und war damit etwa dreimal so häufig wie im Durchschnitt der gesamten Gruppe (9,3%). Die Soziale Annäherung machte dagegen mit 4,3% nur etwa ein Fünftel des Gruppenmittels (23,3%) aus.

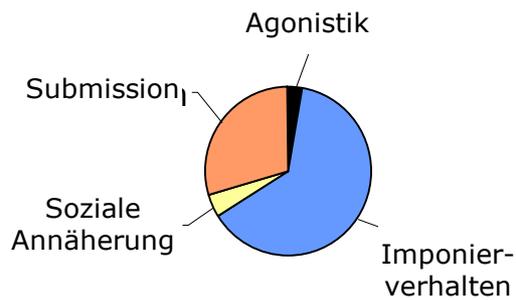


Abb. 36: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Ekki – Mischa.



Abb. 37: Ekki (links) zeigt *Aktive Unterwerfung*, worauf Mischa mit *Vorn-Zähneblecken* reagiert.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Mehr als zwei Drittel (69,1%) aller Interaktionen zwischen Ekki und Mischa gingen von dem älteren Rüden Mischa aus (Abb. 38). Seine Initiativen erfolgten größtenteils als Annäherung in imponierender Körperhaltung, auf die Ekki gewöhnlich mit submissivem Verhalten reagierte. Demgegenüber zeigte Ekki in seinen Initiativen (30,9%) bevorzugt *Aktive Unterwerfung*, die Mischa meist agonistisch beantwortete (Abb. 37). Die Verhaltensauftritte zwischen den beiden Rüden verliefen gewöhnlich relativ entspannt.

Recht selten (9,1%) wurde eine Interaktion durch das Hinzukommen eines dritten Tieres beendet (Abb. 39). In der Mehrzahl der Fälle (58,5%) brach Mischa die Interaktion ab, meist indem er sich von seinem Interaktionspartner entfernte. Auch Ekkis Beenden von Verhaltensauftritten (32,3%) erfolgte gewöhnlich mittels Distanzvergrößerung, meist in geduckter Körperhaltung.

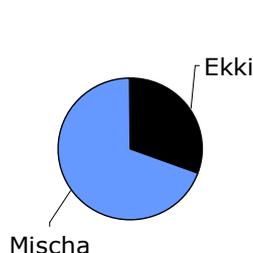


Abb. 38: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Ekki – Mischa.

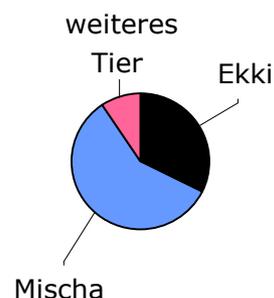


Abb. 39: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Ekki – Mischa.

Dominanzverhalten

Zwischen Ekki und Mischa zeigte ausschließlich der ältere Rüde dominantes Verhalten (Abb. 40). Besonders häufig zeigte Mischa *Über-die-Schnauze-Beißen* in imponierender Körperhaltung sowie *Über-dem-Gegner-Stehen* und *Kopf-Auflegen*. Die beiden erstgenannten Verhaltensweisen kamen insbesondere bei agonistischer Grundstimmung in der Gruppe vor, wobei *Über-die-Schnauze-Beißen* eine weniger intensive Form darstellte. *Über-dem-Gegner-Stehen* folgte gewöhnlich, nachdem sich Ekki in submissiver Geste auf den Rücken gerollt hatte. In dieser Situation stand Mischa in

imponierender Haltung über Ekki und drohte diesen an. Erst nach einer Weile entspannte sich Mischas Körperhaltung gewöhnlich, und er entfernte sich oder ließ es zu, dass Ekki aufstand und seinerseits die Distanz vergrößerte. Demgegenüber trat *Kopf-Auflegen* vor allem bei entspannter Stimmung in der Gruppe auf und stellte eine milde Form der Bewegungseinschränkung dar.

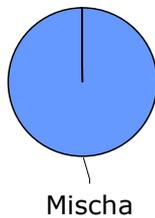


Abb. 40: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Ekki - Mischa.

Reaktion auf Dominanzverhalten

In über vier Fünfteln (81,5%) der Fälle gehörte Ekkis Reaktion auf Dominanzverhalten seitens Mischas dem submissiven Verhalten an, etwa indem er sich auf den Rücken rollte (Abb. 41). Andere Reaktionen waren demgegenüber entsprechend selten. So zeigte Ekki reaktiv agonistisches Verhalten (7,4%), Distanzvergrößerung (3,7%) sowie Distanzverringern (1,9%). 5,6% der auf das Dominanzverhalten folgenden Verhaltensweisen waren keinem Funktionskreis zuzuordnen („Sonstiges“, z. B. Aufstehen).

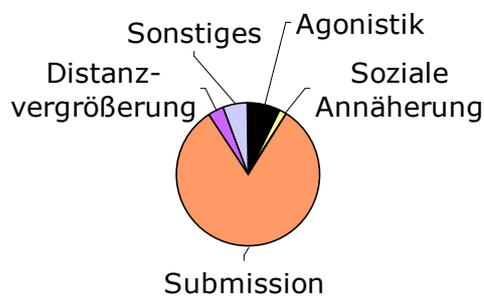
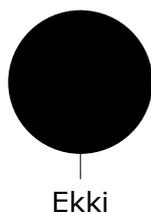


Abb. 41: Ekkis Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Mischas.

Subdominanzverhalten

Subdominantes Verhalten wurde in dieser Dyade ausschließlich von dem jüngeren Rüden gegenüber seinem Vater gezeigt (Abb. 42). Typisch waren Verhaltensweisen wie *Schnauzelecken* und *Aktive Unterwerfung*, auch *Heben-einer-Vorderpfote* zeigte Ekki häufig. Meist erfolgten solche Verhaltensweisen reaktiv auf aggressives oder imponierendes Verhalten Mischas. Ekki machte aber auch spontan auf diese Weise deutlich, dass er sich selbst einen geringeren Bewegungsfreiraum eingestand als Mischa.



Ekki

Abb. 42: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Ekki – Mischa.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen den beiden Rüden war als sozio-negativ zu bezeichnen, dabei aber aufgrund des hohen Anteils an hochritualisiertem Imponierverhalten und des geringen Anteils an agonistischen Auseinandersetzungen relativ entspannt. Zwischen den beiden Rüden herrschte eine klare Dominanzbeziehung, in der Mischa das dominante Tier war.

Ekki und Oblomow

Funktionskreise

Mit nur 38 Interaktionen (1,6%) war die Dyade Ekki – Oblomow die seltenste Kombination von Interaktionspartnern. In dieser Dyade überwog das sozio-positive Verhalten mit 60,5% deutlich (Abb. 43). Dazu trug der Funktionskreis Soziale Annäherung mit insgesamt 42,1% am meisten bei. Spiel war mit 7,9% überdurchschnittlich häufig vertreten, während die Häufigkeit submissiv geprägter Interaktionen mit 10,5% etwa dem Gruppenmittel (9,3%) entsprach. Sexualverhalten trat zwischen den beiden Rüden erwartungsgemäß nicht auf. Das sozio-negative Verhalten (39,5%) war stark von agonistischen Verhaltensauftritten geprägt, die mit insgesamt 34,2% den Hauptanteil stellten, während dem Imponierverhalten lediglich 5,3% aller Interaktionen zuzuordnen waren.

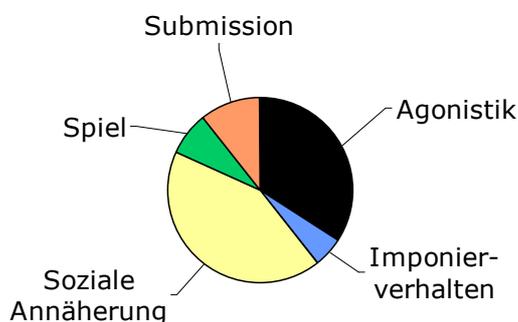


Abb. 43: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Ekki – Oblomow.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Interaktionen gingen zu gleichen Teilen auf Initiativen beider Rüden zurück (Abb. 44). Beide zeigten dabei bevorzugt Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung wie *Fellwittern* oder *Schnauzenkontakt*. Ein typischer Verlauf der Verhaltensauftritte war nicht zu erkennen.

Auch das Ende der Interaktionen ging von beiden Rüden aus (Abb. 45), mit 48,6% der Fälle etwas häufiger von Oblomow als von Ekki (42,9%). Beide beendeten Interaktionen vor allem durch Distanzvergrößerung. Durch das Hinzukommen eines dritten Tieres endeten lediglich 8,6% der Interaktionen zwischen diesen beiden Rüden.

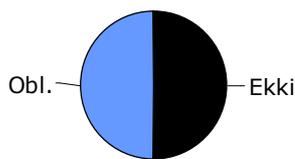


Abb. 44: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Ekki - Oblomow.

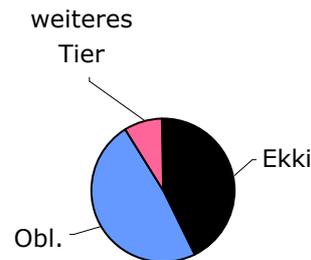


Abb. 45: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Ekki - Oblomow.

Dominanzverhalten

Sowohl Ekki als auch Oblomow traten dem jeweiligen Interaktionspartner gegenüber jeweils nur einmal mit dominantem Verhalten auf (Abb. 46). Aus einer agonistischen Interaktion heraus sprang Ekki Oblomow an, woraufhin dieser sich lediglich abwandte und wegging. Oblomow verstellte seinerseits Ekki den Weg. Nachdem die beiden Rüden etwa drei Sekunden in dieser *T-Stellung* verharret hatten, wandte sich Ekki um und ging weg.



Abb. 46: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Ekki - Oblomow.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Beide Rüden reagierten auf das dominante Verhalten des Gegenübers jeweils mit Distanzvergrößerung (Abb. 47 und Abb. 48).



Abb. 47: Ekkis Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Oblomows.



Abb. 48: Oblomows Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Ekkis.

Subdominanzverhalten

Anders als das Dominanzverhalten war das Subdominanzverhalten ungleich zwischen den beiden Rüden verteilt (Abb. 49). 83,3% allen subdominanten Verhaltens kam von Ekki, welcher dies stets spontan und vor allem in Form von *Schnauzelecken* zeigte. Auf Oblomow entfielen dagegen nur 16,7% der subdominanten Verhaltensweisen, wobei er *Sich-Kleinmachen* zeigte.

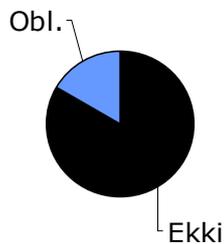


Abb. 49: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Ekki – Oblomow.

Zusammenfassung

In der Beziehung zwischen Ekki und Oblomow überwog zwar das sozio-positive Verhalten das sozio-negative, jedoch war der Anteil der Agonistik recht hoch, so dass diese Beziehung als ambivalent zu bewerten ist. Eine Dominanzbeziehung war in dieser selten beobachteten Dyade aufgrund der geringen Anzahl dominanter und subdominanter Verhaltensweisen nicht eindeutig festzustellen. Allerdings wies die vor allem von Ekki gezeigte spontane Submission auf einen höheren Status Oblomows hin.

Ekki und Pjotr

Funktionskreise

Zwischen Ekki und Pjotr kam es im Beobachtungszeitraum zu 55 Interaktionen. Damit war diese Dyade mit 2,3% aller Interaktionen die drittseltenste. Im Vergleich zum Gruppenmittelwert trat agonistisches Verhalten mit 18,2% etwas seltener auf, während Imponierverhalten mit 7,3% nur etwa ein Viertel des Gruppenschnitts ausmachte (Abb. 50). Zusammengenommen war nur jede vierte Interaktion (25,5%) dem sozio-negativen Verhalten zuzuordnen. Die überwiegende Mehrzahl der Verhaltensauftritte gehörte zum sozio-positiven Verhalten, insbesondere zum Funktionskreis der Sozialen Annäherung, die mit 47,3% sehr häufig vertreten war. Wesentlich öfter als im Gruppenmittel traten mit 25,5% spielerische Interaktionen auf. Damit war Spiel der dritthäufigste Funktionskreis in den Verhaltensauftritten dieser Dyade. Submissive Interaktionen waren zwischen diesen beiden Rüden äußerst selten (1,8%). Sexualverhalten wurde nicht beobachtet.

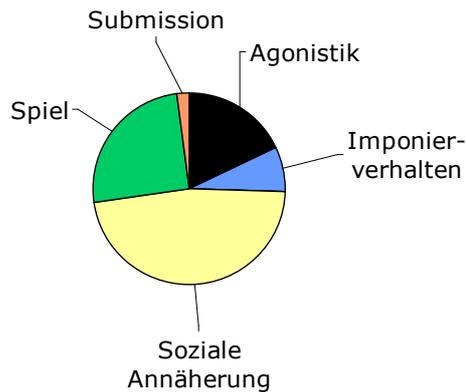


Abb. 50: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Ekki – Pjotr.



Abb. 51: Spiel zwischen Ekki (in der Betonröhre) und Pjotr. Beide zeigen ein Spielgesicht mit entspannter Mimik, Pjotr blickt aus dem Augenwinkel in Ekkis Richtung.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Etwa drei von fünf Interaktionen (60,9%) wurden durch Ekki initiiert (Abb. 52). Seine Initiativen gehörten zu etwa gleichen Teilen der Sozialen Annäherung und dem Spielverhalten an. Auch Pjotrs Initiativen (39,1%) bestanden aus Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung und des Spielverhaltens (Abb. 51), bei ihm kamen jedoch noch Initiativen aus dem agonistischen Bereich hinzu.

Die Interaktionen zwischen den beiden Rüden dauerten oft nur einige Sekunden, der Verlauf auch längerer Verhaltensauftritte war sehr variabel. Ein Umschlagen sozio-positiv begonnener Interaktionen in sozio-negatives Verhalten war dabei äußerst selten.

Die meisten Interaktionen wurden durch eine Distanzvergrößerung Ekkis beendet (42,3%) (Abb. 53). Etwas seltener entfernte sich Pjotr mit 38,5% aller Verhaltensauftritte von seinem Interaktionspartner und führte so das Ende der Interaktion herbei. Relativ häufig war ein drittes, hinzukommendes Tier, hier vor allem Mischa, für das Ende der Interaktion verantwortlich (19,2%).

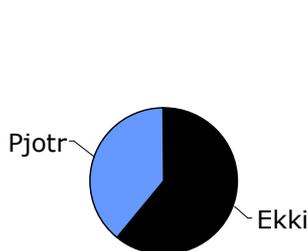


Abb. 52: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Ekki – Pjotr.

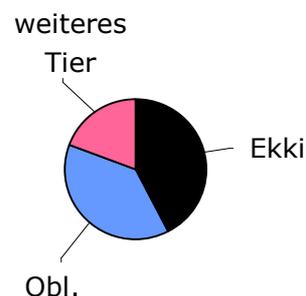


Abb. 53: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Ekki – Pjotr.

Dominanzverhalten

Zwischen den beiden Rüden war kein dominantes Verhalten zu beobachten.

Subdominanzverhalten

Subdominanzverhalten war in dieser Dyade sehr selten. Ekki zeigte Pjotr gegenüber jeweils einmal *Schnauzelecken* und *Kopf-Wegdrehen* (66,6%, Abb. 54), während Pjotr einmal *Sich-Kleinmachen* zeigte (33,3%).

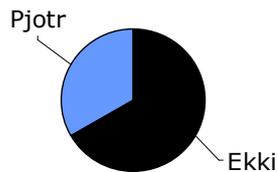


Abb. 54: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Ekki – Pjotr.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Ekki und Pjotr basierte auf einem hohen Anteil sozio-positiven Verhaltens. Agonistische Auseinandersetzungen blieben die Ausnahme. Auffällig war das relativ häufige Spiel zwischen den beiden Wölfen. Die Regelmäßigkeit einer Dominanzbeziehung war anhand des nicht beobachteten Dominanzverhaltens und der äußerst seltenen subdominanten Verhaltensweisen nicht auszumachen.

*Gontscharow und Lara**Funktionskreise*

Zwischen Gontscharow und Lara wurden nur 42 Interaktionen beobachtet, so dass die Dyade mit 1,8% aller Interaktionen die zweitseltenste Dyade war. Für die beiden Wölfe waren weder agonistische Verhaltensauftritte noch solche im Imponierverhalten zu verzeichnen, so dass sich das gesamte Verhalten im sozio-positiven Bereich abspielte (Abb. 55). Den weitaus größten Anteil hieran hatte mit fast drei Vierteln (73,8%) aller Verhaltensauftritte der Funktionskreis Soziale Annäherung. Mit 14,3% waren Interaktionen im submissiven Kontext etwas häufiger als im Gruppenmittel, während Sexualverhalten 11,9% der Verhaltensauftritte kennzeichnete und damit ebenfalls häufiger auftrat als im Mittel. Spiel war zwischen beiden Wölfen nicht zu beobachten.

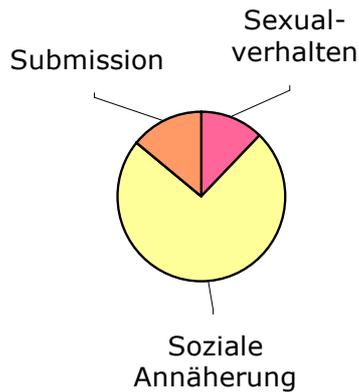


Abb. 55: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Gontscharow - Lara.



Abb. 56: Schnauzenkontakt zwischen Gontscharow (stehend) und Lara (liegend).

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Mehrzahl der Interaktionen (85,0%) wurde von dem Rüden initiiert (Abb. 57), besonders häufig durch *Schnauzenkontakt* (Abb. 56) und *Fellwittern*. Auch Laras Initiativen (15,0%) beruhten typischerweise auf Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung. Die Interaktionen zwischen dem Rüden und der Fähe waren mit oft unter fünf Sekunden Dauer kurz und von einem geringen Grad an Aktivität geprägt.

Beendet wurden die Verhaltensauftritte vor allem durch Gontscharow (44,2%) (Abb. 58), der sich dabei meist von Lara abwendete. Lara (37,2%) führte das Ende einer Interaktion oft ebenfalls durch *Sich-Abwenden* herbei, außerdem vergrößerte sie häufig die Distanz zwischen sich und Gontscharow. 18,6% der Interaktionen zwischen Gontscharow und Lara wurden durch ein hinzukommendes drittes Tier abgebrochen.



Abb. 57: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Gontscharow - Lara.

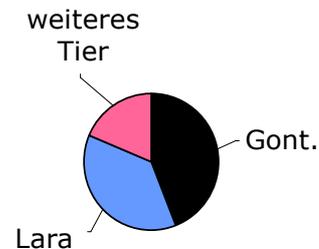


Abb. 58: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Gontscharow - Lara.

Dominanzverhalten und Reaktion auf Dominanzverhalten

Im gesamten Beobachtungszeitraum war zwischen Gontscharow und Lara kein Dominanzverhalten zu beobachten.

Subdominanzverhalten

Gontscharow zeigte mit 92,3% wesentlich häufiger subdominantes Verhalten als die Fähe mit 7,7% (Abb. 59). Für Gontscharow waren vor allem *Schnauzelecken* und Annäherung in submissiver Körperhaltung typisch, die Fähe zeigte auf *Genitalwittern* des Rüden „*Inguinal Response*“.

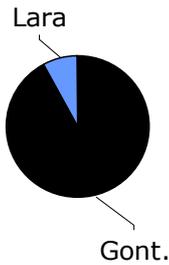


Abb. 59: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Gontscharow – Lara.

Zusammenfassung

Zwischen Gontscharow und Lara existierte eine eindeutig sozio-positive Beziehung. Während Dominanzverhalten nicht zu verzeichnen war, zeigte Gontscharow durch spontanes submissives Verhalten wiederholt seine Bereitschaft, sich der Fähe unterzuordnen.

Gontscharow und Mischa

Funktionskreise

Die Häufigkeit der Verhaltensauftritte zwischen Gontscharow und Mischa lag mit 141 Interaktionen knapp unter dem arithmetischen Mittel von 158 Interaktionen. Mit einem Anteil von 6,0% war diese Dyade damit die sechsthäufigste. Der mit Abstand häufigste Funktionskreis in dieser Dyade war Imponierverhalten mit 67,4%, gefolgt von Submission mit 24,8% (Abb. 60). Soziale Annäherung war mit einem Anteil von 4,3% der dritthäufigste Funktionskreis vor Agonistik mit 2,8%. Lediglich 0,7% der Verhaltensauftritte konnten dem Spiel zugeordnet werden. Erwartungsgemäß war zwischen den beiden Rüden kein Sexualverhalten zu beobachten.

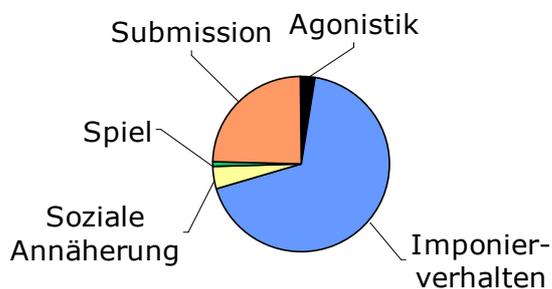


Abb. 60: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Gontscharow – Mischa.



Abb. 61: Auf eine *Annäherung in imponierender Körperhaltung* Mischas (links) reagiert Gontscharow mit *Auf-den-Rücken-Rollen*.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die weitaus größere Anzahl von Interaktionen (76,9%) ging auf die Initiative des älteren Rüden Mischa zurück (Abb. 62). Er näherte sich Gontscharow in imponierender Körperhaltung, worauf dieser mit *Sich-Kleinmachen* reagierte. Demgegenüber nahm Gontscharow, der 25,1% aller Interaktionen begann, vor allem durch Annäherung in geduckter Körperhaltung Kontakt zu Mischa auf. Diese Verteilung mit imponierendem Verhalten seitens Mischas und submissivem Verhalten seitens Gontscharows kennzeichnete auch den weiteren Verlauf. Typisch hierfür war, dass Gontscharow sich auf den Rücken rollte und in dieser Position blieb, während Mischa imponierend oder drohend über ihm stand (Abb. 61). Die Interaktionen dauerten oft nur wenige Sekunden, es gab jedoch auch einige Verhaltensauftritte von über einer Minute Dauer.

Die Beendigung der Interaktionen war ebenfalls ungleich verteilt, wobei Mischa den größeren Teil der Interaktionen beendete (61,4%) (Abb. 63). Meist wendete er sich dabei nur von seinem Interaktionspartner ab bzw. etwas Anderem zu, ohne die Distanz zu vergrößern. Dagegen vergrößerte Gontscharow vor allem die Distanz zu Mischa, und beendete so 29,3% der Verhaltensauftritte. Weitere 9,3% der Interaktionen endeten durch Hinzukommen eines weiteren Tieres, bei dem es sich meist um Pjotr handelte.

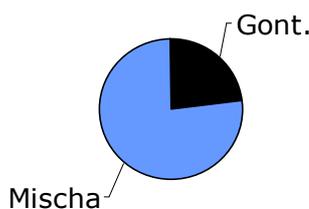


Abb. 62: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Gontscharow - Mischa.

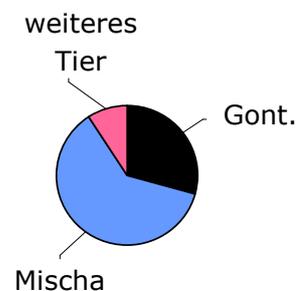


Abb. 63: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Gontscharow - Mischa.

Dominanzverhalten

Dominanzverhalten wurde in dieser Dyade ausschließlich von Mischa gegenüber Gontscharow gezeigt (Abb. 64). Dabei handelte es sich in erster Linie um *Über-die-Schnauze-Beißen* in imponierender Körperhaltung sowie *Über-dem-Gegner-Stehen* und *Kopf-Auflegen*. Während letzteres als eine mäßige Form der Bewegungseinschränkung typischerweise bei relativ entspannter Stimmung auftrat, zeigte Mischa die beiden anderen Verhaltensweisen bei aggressiverer Grundstimmung. Insbesondere mit *Über-dem-Gegner-Stehen* schränkte er Gontscharows Bewegungsfreiheit stark ein, indem er diesem drohte, sobald der sich in Rückenlage befindliche jüngere Rüde deutliche Bewegungen zeigte. Erst wenn Mischas Körperspannung nachließ, konnte Gontscharow aufstehen und eine Distanzvergrößerung ausführen.



Abb. 64: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Gontscharow - Mischa.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Gontscharow reagierte auf Dominanzverhalten seitens Mischas vor allem mit submissivem Verhalten wie *Schnauzelecken* und *Auf-den-Rücken-Rollen* (82,1%) (Abb. 65). Seltener entfernte er sich von seinem Interaktionspartner (10,3%) oder zeigte *Defensives Drohen* (5,1%). In einigen Fällen (2,6%) konnte keine Reaktion Gontscharows erfasst werden, da im selben Moment ein weiteres Tier zu den beiden interagierenden Wölfen stieß, so dass die dyadische Interaktion endete.

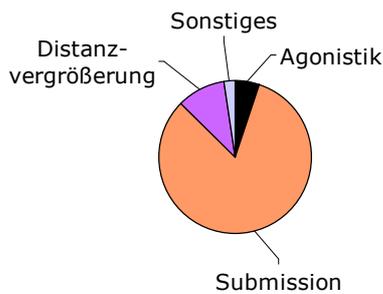


Abb. 65: Gontscharows Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Mischas.

Subdominanzverhalten

Subdominante Verhaltensweisen in dieser Dyade wurden ausschließlich von Gontscharow gezeigt (Abb. 66). Die häufigsten Verhaltensweisen waren *Schnauzelecken* und *Sich-Kleinmachen*. Beides zeigte Gontscharow sowohl spontan als auch reaktiv auf agonistisches oder imponierendes Verhalten seitens Mischas.



Abb. 66: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Gontscharow – Mischa.

Zusammenfassung

Zwischen Gontscharow und Mischa herrschte eine eher sozio-negative Beziehung. Regelmäßiges Dominanzverhalten auf Seiten Mischas und sowohl reaktives als auch spontanes submissives Verhalten auf Seiten Gontscharows verdeutlichten in ihrer Unidirektionalität die klare Dominanzbeziehung mit Mischa als dem dominantem Wolf.

Gontscharow und Oblomow

Funktionskreise

Zwischen Gontscharow und Oblomow wurden 68 Interaktionen erfasst, und damit stand diese Dyade in der Häufigkeitsverteilung an zehnter Stelle. Verhaltensauftritte, die dem agonistischen Kontext zugeordnet wurden, waren mit 26,5% etwas seltener als im Gruppenmittel (Abb. 67). Auffälliger war der deutlich geringere Anteil des Imponierverhaltens, das mit 7,4% gerade einmal ein Viertel der Durchschnittshäufigkeit erreichte. Insgesamt lag der Anteil des sozio-negativen Verhaltens mit 33,8% daher nur etwa halb so hoch. Wesentlich häufiger als im Mittel waren Verhaltensauftritte der Sozialen Annäherung mit 42,6%, die damit den häufigsten Funktionskreis in dieser Dyade darstellte. Ebenfalls auffallend war hier der hohe Anteil spielerischen Verhaltens, das mit 20,6% etwa jede fünfte Interaktion kennzeichnete und damit fünfmal so häufig war wie in der gesamten Gruppe. Verhaltensauftritte, die in ihrer Gesamtheit dem Bereich der Submission zuzuordnen waren, waren mit 2,9% aller Interaktionen sehr selten.

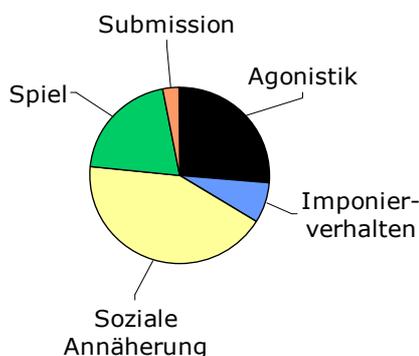


Abb. 67: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Gontscharow – Oblomow.



Abb. 68: Oblomow (stehend) zeigt Fellwittern bei Gontscharow (sitzend).

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die meisten Interaktionen gingen auf Initiativen Oblomows zurück (75,0%) (Abb. 69). Die Verhaltensweisen, mit denen er die Verhaltensauftritte einleitete, entstammten allen beobachteten Funktionskreisen mit einem Schwerpunkt auf Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung (vgl. Abb. 68). Ähnliches galt für Gontscharow, der einige der auf ihn zurückgehenden Initiativen (25,0%) außerdem durch spielerisches Verhalten initiierte. Der Ablauf der Interaktionen war sehr variabel, einen typischen Verlauf gab es nicht. Beendet wurden die Interaktionen von den beiden Rüden etwa gleich häufig (Gontscharow 43,5%, Oblomow 42,0%) (Abb. 70). Etwa jeder sechste Verhaltensauftritt (14,5%) endete damit, dass ein weiteres Tier zu den beiden stieß.

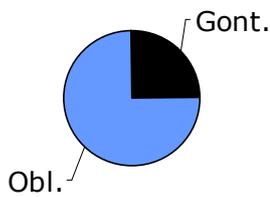


Abb. 69: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Gontscharow – Oblomow.

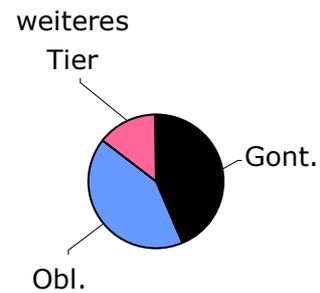


Abb. 70: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Gontscharow – Oblomow.

Dominanzverhalten

In dieser Dyade wurde dominantes Verhalten recht selten und ausschließlich von Oblomow gezeigt (Abb. 71), der unter anderem *Wegverstellen* und *Kopf-Auflegen* gegenüber Gontscharow demonstrierte. Beides geschah in entspannter Körperhaltung.

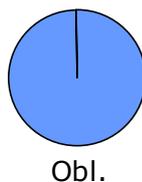


Abb. 71: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Gontscharow – Oblomow.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Gontscharow reagierte auf Oblomows dominantes Verhalten zu gleichen Teilen mit agonistischem Verhalten und Distanzvergrößerung (je 40,0%) (Abb. 72). Darüber hinaus war spielerisches Verhalten als Reaktion zu verzeichnen (20,0%).

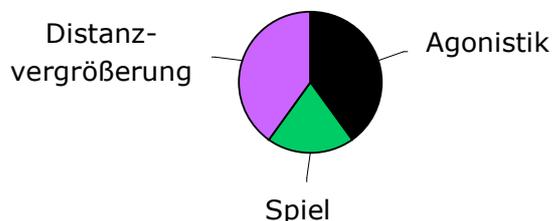
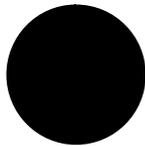


Abb. 72: Gontscharows Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Oblomows.

Subdominanzverhalten

Die Verteilung des subdominanten Verhaltens in der Dyade der beiden Rüden verhielt sich komplementär zu der des dominanten Verhaltens, indem ausschließlich Gontscharow subdominante Verhaltensweisen präsentierte (Abb. 73). Besonders

häufig waren Distanzvergrößerungen in geduckter Körperhaltung, die vor allem reaktiv auf agonistisches Verhalten Oblomows folgten und in der Regel zu einem Ende der Interaktion führten. Ebenfalls meist reaktiv zeigte Gontscharow des Weiteren *Sich-Kleinmachen* vor Oblomow.



Gont.

Abb. 73: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Gontscharow – Oblomow.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Gontscharow und Oblomow war entspannt und als eher sozio-positiv zu bewerten. Agonistische Auseinandersetzungen waren sehr selten und gewöhnlich kurz. Oblomows Dominanzansprüche gegenüber seinem Interaktionspartner akzeptierte Gontscharow normalerweise ohne Protest und unterstrich diese Akzeptanz seiner untergeordneten Position durch spontan gezeigtes subdominantes Verhalten.

Gontscharow und Pjotr

Funktionskreise

Zwischen Gontscharow und Pjotr kam es im Beobachtungszeitraum zu 91 Interaktionen, so dass diese Dyade mit 3,8% aller Interaktionen an neunter Stelle der Häufigkeitsverteilung lag. Sozio-negatives Verhalten machte insgesamt etwa zwei Fünftel (38,5%) des Gesamtverhaltens aus (Abb. 74) und lag damit deutlich unter dem für die gesamte Gruppe geltenden Anteil von fast drei Fünfteln. Es verteilte sich etwa gleich auf agonistische Interaktionen und solche, die dem Imponierverhalten zuzuordnen waren. Auch das sozio-positive Verhalten teilte sich auf zwei Funktionskreise auf, von denen Spiel mit 34,1% den größeren Anteil gegenüber der Sozialen Annäherung (27,5%) hatte. Spiel kennzeichnete also jede dritte Interaktion und erreichte damit in dieser Dyade den höchsten Wert innerhalb der Gruppe.

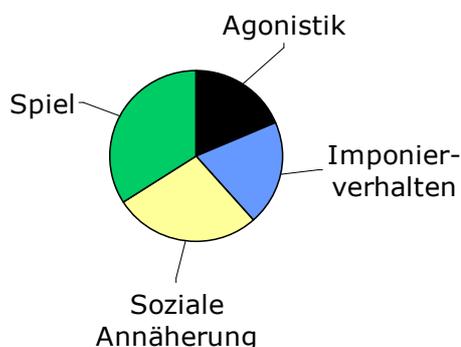


Abb. 74: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Gontscharow – Pjotr.



Abb. 75: Gegenseitiges Fellwittern zwischen Pjotr (links) und Gontscharow (rechts).

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Pjotr initiierte in dieser Dyade die meisten Verhaltensauftritte. Vier von fünf Interaktionen (79,7%) gingen auf seine Kontaktaufnahme zurück (Abb. 76), die zu etwa gleichen Teilen aus den Bereichen Spiel und Soziale Annäherung erfolgten. Für Gontscharows Initiativen (20,3%) war dagegen spielerisches Verhalten die Ausnahme. Er zeigte einleitend vor allem Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung (Abb. 75). Im Verlauf der Verhaltensauftritte zwischen den beiden Rüden war kein wiederkehrendes Muster zu erkennen. Diese gestalteten sich im Gegenteil sehr abwechslungsreich. Etwas über die Hälfte der Interaktionen (54,0%) endete durch Pjotrs Verhalten, weitere 23,0% beschloss Gontscharow (Abb. 77), beide vor allem durch *Sich-Abwenden* oder *Weggehen*. Darüber hinaus verursachte zu 23,0% ein weiteres Tier, und zwar vor allem Mischa, durch sein Eingreifen in die Interaktion einen Abbruch derselben.

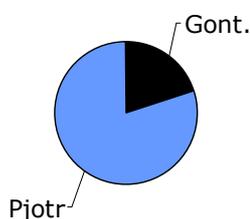


Abb. 76: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Gontscharow - Pjotr.

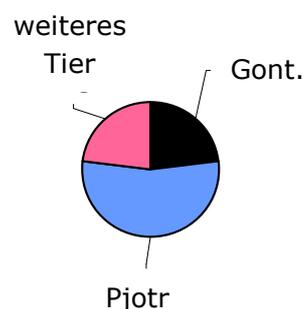


Abb. 77: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Gontscharow - Pjotr.

Dominanzverhalten

In dieser Konstellation der Interaktionspartner kam es nur ein einziges Mal zu dominantem Verhalten (Abb. 78), als Pjotr Gontscharow in imponierender Körperhaltung den Weg verstellte. Gontscharow zeigte daraufhin keine erkennbare Reaktion, und nach etwa acht Sekunden ging Pjotr davon.

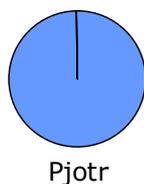


Abb. 78: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Gontscharow - Pjotr.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Wie im vorigen Abschnitt beschrieben, zeigte Gontscharow auf Pjotrs einzige dominante Verhaltensweise (*Wegverstellen*) keine für den Beobachter erkennbare Reaktion („Sonstiges“, Abb. 79).

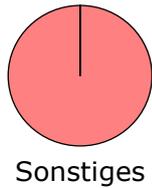


Abb. 79: Gontscharows Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Pjotrs.

Subdominanzverhalten

Subdominanzverhalten war in dieser Dyade ebenso selten wie Dominanzverhalten und trat nur einmal auf (Abb. 80), als Gontscharow sich vor dem anderen Rüden klein machte.

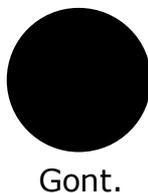


Abb. 80: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Gontscharow – Pjotr.

Zusammenfassung

Die Beziehung dieser beiden Rüden war stark sozio-positiv geprägt, wobei insbesondere Spiel recht häufig war. Auffällig war hier das fast völlige Fehlen von Dominanz- und Subdominanzverhalten, so dass keine Dominanzbeziehung festzumachen war.

Lara und Mischa

Funktionskreise

Mit 193 Interaktionen (8,3%) war die Dyade Lara – Mischa die vierthäufigste. Zwischen dem Rüden und der Fähe gab es keine Verhaltensauftritte, die den sozio-negativen Funktionskreisen zuzuordnen waren (Abb. 81). Selbst bei der Betrachtung der einzelnen Verhaltensweisen war keinerlei Agonistik und nur wenig Imponierverhalten zu finden. Verhaltensauftritte des sozio-positiven Bereiches kamen ausschließlich aus den Funktionskreisen Soziale Annäherung (58,0%) und Sexualverhalten (42,0%) vor, während sowohl Spiel als auch Submission nicht beobachtet werden konnten.

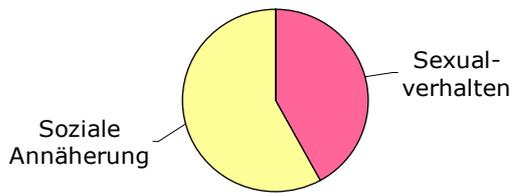


Abb. 81: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Lara - Mischa.



Abb. 82: Kontaktliegen zwischen Mischa (oben) und Lara.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Sowohl Lara als auch Mischa initiierten Interaktionen, wobei Lara mit 54,5% etwas häufiger Initiatorin war als Mischa mit 45,5% (Abb. 83). Typisch für die Kontaktaufnahme Laras war *Querstehen*, darüber hinaus zeigte sie oft auch *Freundliche Annäherung* sowie *Schnauzenkontakt*. Mischas Initiativen gehörten dagegen oft zum Sexualverhalten, er zeigte vor allem *Anogenitalwittern* sowie *Auffordern* gegenüber Lara.

Interaktionen, die mit einem *Querstehen* Laras begannen, waren meist arm an Verhaltensweisen. Oft reagierte Mischa auf diese Kontaktaufnahme mit *Fellwittern*, mitunter zeigte er jedoch keine erkennbare Reaktion. In beiden Fällen entfernte sich Lara meist nach zehn bis zwanzig Sekunden wieder von ihrem Interaktionspartner. Verhaltensauftritte im Sexualverhalten beinhalteten vor allem Verhaltensweisen wie *Auffordern* und *Aufreit-Intentionen*. Kennzeichnend für diese Zweierbeziehung war zudem *Kontaktliegen* (Abb. 82).

Die Interaktionen zwischen diesen beiden älteren Wölfen wurden äußerst selten durch Aktivitäten eines weiteren Tieres unterbrochen (3,5%) (Abb. 84). Meist beendete Mischa die Verhaltensauftritte (56,6%), gewöhnlich ohne Distanzvergrößerung durch *Sich-Abwenden* bzw. *Sich-etwas-Anderem-Zuwenden*. Dagegen brach Lara die Interaktionen (39,9%) überwiegend durch Distanzvergrößerung ab.

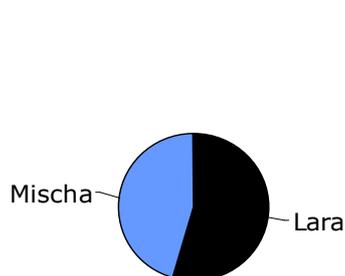


Abb. 83: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Lara - Mischa.

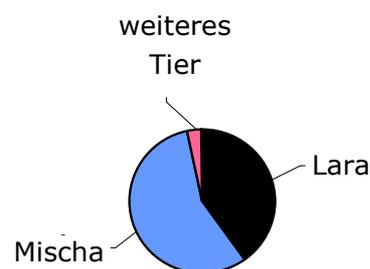


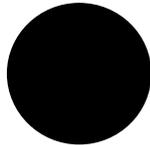
Abb. 84: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Lara - Mischa.

Dominanzverhalten und Reaktion auf Dominanzverhalten

In dieser Dyade wurde kein Dominanzverhalten dokumentiert.

Subdominanzverhalten

Subdominantes Verhalten präsentierte in dieser Dyade ausschließlich Lara (Abb. 85), die hauptsächlich *Schnauzelecken* bei Mischa zeigte. Körperhaltung und -bewegung waren dabei allerdings nicht eindeutig submissiv, sondern zeigten Übergänge zu spielerischem Verhalten, so dass hierin vermutlich eher eine dem Sexualverhalten zuzurechnende Verhaltensweise der Vorrang zu sehen war als eine subdominante Verhaltensweise.



Lara

Abb. 85: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Lara – Mischa.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Lara und Mischa war eine der ausschließlich sozio-positiven Beziehungen, basierend auf vorwiegend kurzen sozialen Kontaktaufnahmen sowie Interaktionen im sexuellen Kontext. Während Dominanzverhalten zwischen den beiden Tieren nicht zu verzeichnen war, gehörte das von Lara gezeigte subdominante Verhalten vermutlich zum Sexualverhalten der Vorrang zwischen den beiden seit Jahren verpaarten Tieren, so dass keine Dominanzbeziehung festgestellt wurde.

Lara und Oblomow

Funktionskreise

Mit 63 Interaktionen machte die Dyade Lara – Oblomow einen Anteil von 2,7% aus und war damit die fünftseltene Dyade. Keiner der Verhaltensauftritte war der Agonistik oder dem Imponierverhalten zuzuordnen, so dass ausschließlich sozio-positiv die Funktionskreise das Verhalten zwischen der Fähe und dem Rüden kennzeichneten (Abb. 86). Unter diesen trat insbesondere die Soziale Annäherung hervor, die mit 93,7% mehr als neun von zehn Verhaltensauftritten prägte. Demgegenüber traten submissive sowie sexuell motivierte Interaktionen mit jeweils 3,2% klar in den Hintergrund.

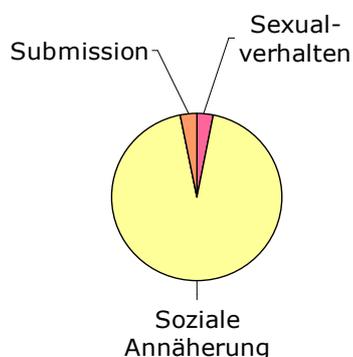


Abb. 86: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Lara – Oblomow.



Abb. 87: Lara (stehend) zeigt *Querstehen* vor dem liegenden Oblomow. Der Rüde schnuppert daraufhin an Laras rechtem Vorderbein (*Fellwittern*).

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die meisten Interaktionen (75,9%) gingen von Oblomow aus (Abb. 88), der überwiegend mittels *Fellwittern* und *Schnauzenkontakt* mit Lara in Berührung trat. Lara (24,1%) initiierte Interaktionen ihrerseits hauptsächlich durch *Querstehen* (Abb. 87). Die Verhaltensauftritte zwischen den beiden Wölfen waren mit einer Dauer von wenigen Sekunden meist recht kurz. Längere Verhaltensauftritte beinhalteten gewöhnlich eine *Nebeneinander-Sitzen* bzw. *-Liegen* der beiden Tiere. Nur selten sorgte ein drittes Tier durch sein Hinzukommen für einen Abbruch der Interaktion (3,0%, Abb. 89). Meist beendete Oblomow den Verhaltensauftritt (67,2%), indem er sich ab- bzw. etwas Anderem zuwandte. Lara (29,9%) vergrößerte demgegenüber besonders häufig die Distanz zum Interaktionspartner, wodurch die Interaktion endete.

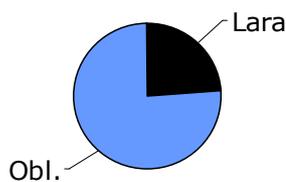


Abb. 88: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Lara - Oblomow.

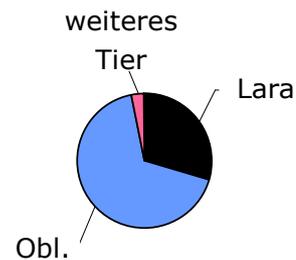


Abb. 89: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Lara - Oblomow.

Dominanzverhalten und Reaktion auf Dominanzverhalten

Zwischen Lara und Oblomow war kein Dominanzverhalten zu beobachten.

Subdominanzverhalten

Subdominantes Verhalten war in dieser Dyade mehrheitlich für Oblomow zu verzeichnen (Abb. 90). Er zeigte 93,3% aller subdominanten Verhaltensweisen, die zwischen Lara und Oblomow auftraten. Dabei handelte es sich überwiegend um *Schnauzelecken*. Auf Lara entfielen lediglich 6,7% der subdominanten Verhaltensweisen. Sie zeigte vor allem *Auf-den-Rücken-Rollen*, ein Verhalten, das insbesondere Fähen auch als *Aufforderung zur Genitalkontrolle* zeigen und das dann dem Funktionskreis Soziale Annäherung zuzuordnen ist.

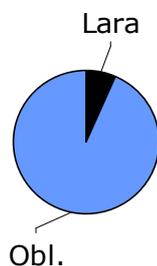


Abb. 90: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Lara - Oblomow.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Lara und Oblomow beruhte auf ausschließlich sozio-positiven Interaktionen. Demonstrationen des eigenen Ranganspruches gab es nicht. Allerdings zeigte Oblomow durch subdominantes Verhalten, dass er die Fähe als höherrangig akzeptierte.

Lara und Pjotr*Funktionskreise*

Zwischen Lara und Pjotr waren im Beobachtungszeitraum 105 Interaktionen zu beobachten. Dies entsprach 4,4% der Verhaltensauftritte in der Gruppe und stellte die Dyade an die achte Stelle aller Partnerkombinationen. Sozio-negative Interaktionen, d. h. Verhaltensauftritte, die in ihrer Gesamtheit dem agonistischen bzw. Imponierverhalten zugeordnet wurden, fehlten in dieser Dyade völlig (Abb. 91). Unter den sozio-positiven Interaktionen trat mit 83,8% der Funktionskreis Soziale Annäherung besonders hervor. Submissiv geprägte Verhaltensauftritte hatten einen Anteil von 9,5%, während Interaktionen im sexuellen Kontext 6,7% ausmachten.

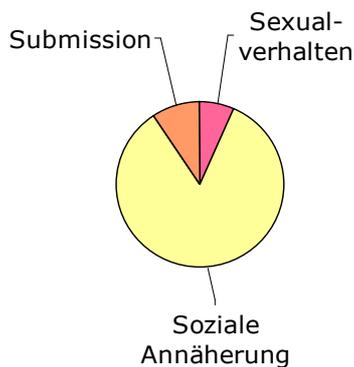


Abb. 91: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Lara - Pjotr.



Abb. 92: Pjotr (links) wittert im Fell an Laras Schulter. Lara wendet sich ihm zu.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Zwei Drittel (66,7%) der Interaktionen begannen auf Initiative Pjotrs. Bevorzugt zeigte er dabei *Fellwittern* sowie *Schnauzenkontakt* (Abb. 93). Lara präferierte bei ihren Kontaktaufnahmen (33,3%) *Schnauzenkontakt* sowie *Querstehen*. Wie die meisten Interaktionen mit Laras Beteiligung, waren auch jene mit Pjotr von überwiegend kurzer Dauer und beschränkten sich auf die Abfolge weniger Verhaltensweisen. Beendet wurden die Verhaltensauftritte in gut der Hälfte der Fälle (53,5%) durch Pjotr. Weitere 32,7% beendete Lara, die damit etwa ebenso viele Interaktionen abbrach, wie sie einleitete (Abb. 94). Darüber hinaus kam relativ häufig (13,9%) ein weiteres Tier zu den beiden Partnern hinzu, wodurch die dyadische Sequenz endete.



Abb. 93: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Lara - Pjotr.

Abb. 94: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Lara - Pjotr.

Dominanzverhalten und Reaktion auf Dominanzverhalten

In dieser Dyade war kein Dominanzverhalten zu beobachten.

Subdominanzverhalten

95,8% aller subdominanten Verhaltensweisen waren bei Pjotr zu beobachten, während auf Lara lediglich 4,2% entfielen (Abb. 95). Wie bereits gegenüber den anderen Rüden beschrieben, handelte es sich auf Laras Seite um die Verhaltensweise *Auf-den-Rücken-Rollen*, so dass anzunehmen ist, dass diese hier eher als *Aufforderung zur Genitalkontrolle* dem Funktionskreis Soziale Annäherung zuzuordnen ist als dem subdominanten Verhalten. Pjotrs häufigste diesbezügliche Verhaltensweise bestand in einer Annäherung in geduckter Körperhaltung, gefolgt von *Schnauzelecken*.

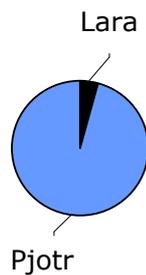


Abb. 95: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Lara – Pjotr.

Zusammenfassung

Kennzeichnend für die Beziehung zwischen Lara und Pjotr war das rein sozio-positive Verhalten zwischen den beiden. Während keines der Tiere das andere in seiner Bewegungsfreiheit einschränkte und einen größeren Freiheitsanspruch für sich selbst verdeutlichte, zeigte Pjotr durch subdominantes Verhalten, dass er Lara einen größeren Bewegungsfreiraum zugestand als sich selbst.

Mischa und Oblomow*Funktionskreise*

Für die Dyade Mischa – Oblomow waren 444 Interaktionen zu verzeichnen, was bedeutete, dass sie mit 18,8% aller Interaktionen die zweithäufigste Dyade war. Der mit Abstand häufigste Funktionskreis in dieser Dyade war das Imponierverhalten, das 89,4% der Interaktionen prägte (Abb. 96). Demgegenüber war der Anteil an Verhaltensauftritten, die als rein agonistisch anzusehen waren, mit 0,7% verschwindend gering. Insgesamt waren neun von zehn Interaktionen (90,1%) sozio-negativer Natur. Sozio-positive Verhaltensauftritte äußerten sich in erster Linie im Funktionskreis Submission (7,9%). Auf den Bereich Soziale Annäherung entfielen lediglich 1,8% aller Interaktionen. Außerdem wurde für diese Dyade einmal (0,2%) Spiel als bestimmend für die gesamte Interaktion registriert.

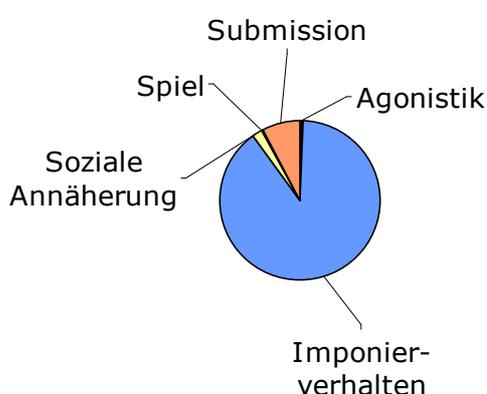


Abb. 96: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Mischa – Oblomow.



Abb. 97: Mischa (rechts) leckt Oblomow das Gesicht. Oblomow liegt entspannt da. Die Soziale Annäherung, der das *Gesicht-lecken* zuzuordnen ist, trat zwischen den beiden Rüden relativ gesehen sehr selten auf, war aber besonders intensiv.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die weitaus größte Anzahl der Interaktionen zwischen Mischa und Oblomow begann durch Verhaltensweisen Mischas (93,7%, Abb. 98), von denen drei Viertel in einer Annäherung in imponierender Körperhaltung bestanden. Oblomows Initiativen (6,3%) erfolgten dagegen überwiegend als Annäherung in submissiver Körperhaltung.

Der typische Ablauf der Interaktionen, die zum Imponierverhalten zählten, sah dergestalt aus, dass Mischa sich Oblomow in imponierender Körperhaltung näherte, woraufhin Oblomow eine geduckte Körperhaltung einnahm und meist auszuweichen versuchte. Mischa folgte ihm und „drückte“ ihn so vor sich her durch das Gehege. Gewöhnlich verringerte sich der Abstand zwischen den beiden dabei immer mehr. Je dichter Mischa Oblomow kam, umso stärker duckte sich dieser und umso häufiger wandte er sich um und hob eine Vorderpfote in Richtung des älteren Rüden. Spätestens wenn Mischa Oblomow erreicht hatte, rollte bzw. warf sich dieser auf den Rücken, und Mischa blieb über ihm stehen und drohte (Abb. 101 oben links). Gelegentlich verstärkte Mischa den Druck auf seinen Interaktionspartner, indem er stärker drohte bzw. Oblomow mit seinem Körper zu Boden drückte. Wurde dieser Druck zu stark bzw. hielt zu lange an, begann Oblomow, der bis dahin normalerweise eine relativ entspannte submissive Haltung zeigte, Abwehrverhalten in Form von *Defensivem Drohen*, *Abwehrschnappen* und *Abwehr-auf-dem-Rücken* zu zeigen (Abb. 101 oben rechts), was zu wiederholtem *Über-die-Schnauze-Beißen* seitens

Mischa führte. Geling es Oblomow aufzustehen und wegzulaufen, folgte ihm Mischa oft, und die Sequenz begann von vorn (Abb. 101 unten rechts).

Gelegentlich führte eine Distanzvergrößerung Oblomows jedoch auch zu einem Abbruch der Interaktion (20,9%, Abb. 99). Vorwiegend wurde das Ende der Interaktion allerdings von Mischa bestimmt (74,2%), der sich von seinem Interaktionspartner abwendete. Jede zwanzigste Interaktion (5,0%) endete durch das Hinzukommen eines dritten Tieres, bei dem es sich recht häufig um Pjotr handelte.

Während Interaktionen im Imponierverhalten in dieser Dyade den weitaus größten Anteil hatten und Verhaltensauftritte der Sozialen Annäherung demgegenüber und im Vergleich zum Gruppendurchschnitt nur eine sehr geringe Rolle spielten, waren letztere zwar selten, aber oft sehr intensiv. Charakteristisch hierfür war eine Annäherung Oblomows in geduckter Körperhaltung an den liegenden Mischa. Während sich Oblomow vor Mischa hinlegte, begann dieser, ihm das Gesicht zu lecken, was mehrere Minuten lang andauern konnte (Abb. 97). Hörte Mischa auf zu lecken, schob Oblomow sich oft dichter an ihn heran und stupste seine Schnauze, was gewöhnlich zu einer Fortsetzung dieser sozialen Fellpflege führte. Derart intensive Interaktionen aus dem Bereich der Sozialen Annäherung kamen zwischen Mischa und Oblomow insgesamt sechs Mal vor. Gesichtlecken gab es außerdem in fünf weiteren Dyaden, trat dort jedoch mit jeweils ein- bis zweimal seltener auf und war wesentlich kürzer.

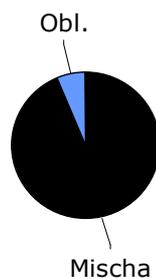


Abb. 98: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Mischa – Oblomow.

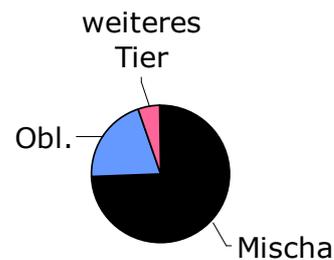


Abb. 99: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Mischa – Oblomow.

Dominanzverhalten

Ausschließlich Mischa zeigte in dieser Dyade dominantes Verhalten (Abb. 100). Dieses prägte nahezu alle Verhaltensauftritte zwischen den beiden Rüden und bestand überwiegend in *Über-dem-Gegner-Stehen*, ferner *Kopf-Auflegen* und *Anspringen*. Interaktionen, in denen Mischa Dominanzverhalten gegenüber Oblomow zeigte, entstanden oft aus einer angespannten Stimmung in der Gruppe heraus. Mischa erweckte dabei oft den Eindruck, gezielt Oblomow aufzusuchen und diesem gegenüber dominantes Verhalten zu zeigen. Typisch für das Dominanzverhalten in dieser Dyade war der Nachdruck, mit dem Mischa gegen Oblomow vorging und der in Anbetracht der stark submissiven Reaktion Oblomows oftmals unverhältnismäßig wirkte.

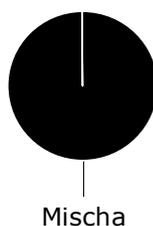


Abb. 100: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Mischa – Oblomow.



Abb. 101: Dominanzverhalten Mischas (stehend) gegenüber Oblomow (liegend). *Oben links:* Mischa zeigt *Über-dem-Gegner-Stehen*, während Oblomow relativ entspannt auf dem Rücken liegt, eine Vorderpfote auf Mischas Kopf gelegt. Die langgezogenen Mundwinkel („*submissive grin*“) Oblomows unterstreichen dessen submissive Haltung. *Oben rechts:* Mischa hat den Druck auf Oblomow verstärkt, worauf dieser mit defensivem *Maulaufreißen* reagiert. *Unten links:* Wie zu Beginn der Interaktion zeigt Mischa *Über-dem-Gegner-Stehen*. Oblomow liegt relativ entspannt auf dem Rücken und hat nun beide Vorderpfoten auf Mischas Kopf gelegt. *Unten rechts:* Oblomow rollt sich herum, um aufzustehen. Ohren und Mundwinkel sind submissiv nach hinten gezogen. Mischa steht imponierend hinter ihm und wird in der Folge dem geduckt weglaufenden Oblomow einige Meter imponierend nachsetzen.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Oblomows Reaktionen auf Mischas Dominanzverhalten waren hauptsächlich submissiver Natur (66,5%) (Abb. 102). Insbesondere auf eine Erhöhung des auf ihn ausgeübten Drucks, etwa durch *Runterdrücken*, reagierte Oblomow jedoch auch agonistisch (19,6%), in Form von *Defensivem Drohen* und *Abwehrschnappen*. Darüber hinaus gab es Situationen, in denen auf dominantes Verhaltens Mischas keine Veränderung in Oblomows Verhalten zu erkennen war („*Sonstiges*“, 14,0%).

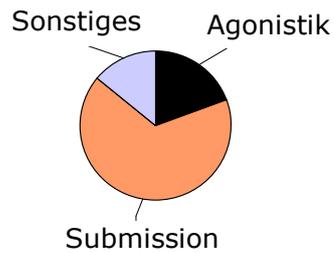


Abb. 102: Obломow's Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Mischas.

Subdominanzverhalten

Subdominantes Verhalten in der Dyade Mischa – Obломow wurde ausnahmslos von Obломow demonstriert (Abb. 103). Besonders häufig waren dabei Distanzvergrößerungen in submissiver Körperhaltung und *Sich-Kleinmachen*, des Weiteren *Heben-einer-Vorderpfote* und *Kopfwegdrehen*. Diese Verhaltensweisen zeigte Obломow fast ausschließlich reaktiv auf agonistisches oder imponierendes Verhalten seitens Mischas. Spontanes subdominantes Verhalten kam dagegen fast niemals vor.



Abb. 103: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Mischa – Obломow.

Zusammenfassung

Zwischen Mischa und Obломow bestand eine eindeutig sozio-negative Beziehung, die durch starken Druck Mischas auf Obломow geprägt war. Der Druck auf Obломow entstand durch dominante Verhaltensweisen, mit denen Mischa die Bewegungsfreiheit des jüngeren Rüden immer wieder deutlich einschränkte. Dies geschah sowohl kontaktlos über größere Distanzen als auch im direkten Körperkontakt unter Einsatz des eigenen Körpergewichtes. Obломow akzeptierte die Einschränkung seiner Bewegungsfreiheit meist ohne Protest. Erst bei starker Erhöhung des Drucks zeigte er Abwehrverhalten. Die Dominanzbeziehung zwischen den beiden Rüden war eindeutig zugunsten Mischas geklärt.

Mischa und Pjotr*Funktionskreise*

Mit 128 Interaktionen (5,4%) lag die Dyade Mischa – Pjotr in der Häufigkeitsfolge an siebter Position und damit im mittleren Häufigkeitsbereich. Fast die Hälfte aller Interaktionen (48,4%) war durch submissives Verhalten geprägt (Abb. 104). Soziale Annäherung machte fast ein Viertel aller Interaktionen aus, während Spiel und Sexualverhalten zwischen den beiden Rüden nicht beobachtet wurde. Insgesamt lag der Anteil sozio-positiver Verhaltensauftritte bei 71,1% und damit beinahe doppelt so hoch wie im Gruppenmittel. Beim sozio-negativen Verhalten fiel der mit lediglich 1,6% geringe Anteil agonistischer Interaktionen auf, wohingegen Imponierverhalten mit 27,3% im Bereich des Durchschnitts lag.

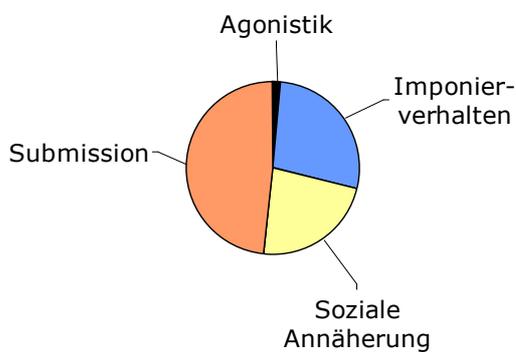


Abb. 104: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Mischa – Pjotr.



Abb. 105: Auf Mischas *Imponierdrohen* reagiert Pjotr (rechts) mit *Sich-Kleinmachen*.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Mit 60,5% initiierte Pjotr drei von fünf Interaktionen (Abb. 106), vornehmlich durch Annäherung in geduckter Körperhaltung, auf die Mischa meist mit Imponierverhalten reagierte. Umgekehrt erfolgten Mischas Initiativen meist als Annäherung in imponierender Körperhaltung, die Pjotr in aller Regel mit submissivem Verhalten beantwortete (Abb. 105). Oft beinhalteten die Interaktionen nur wenige Verhaltensweisen beider Rüden, bevor diese wieder auseinander gingen. Dabei beendete Mischa (48,8%) Interaktionen etwas häufiger als Pjotr (44,2%) (Abb. 107).

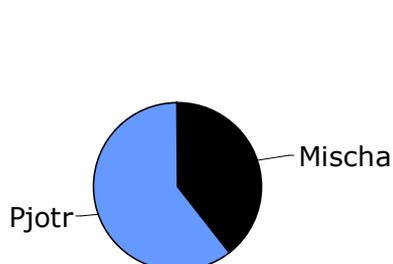


Abb. 106: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Mischa – Pjotr.

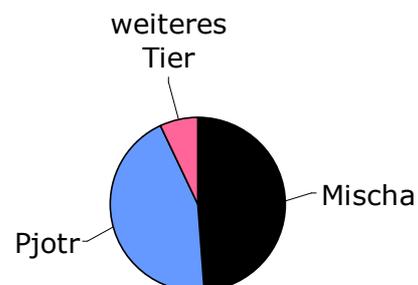


Abb. 107: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Mischa – Pjotr.

Dominanzverhalten

Dominantes Verhalten kam in dieser Dyade relativ selten und lediglich von Seiten Mischas vor (Abb. 108). Er zeigte dabei am häufigsten *Über-die-Schnauze-Beißen* und *Über-dem-Gegner-Stehen*. Während ersteres eine meist kurze und schwache Form der Zurechtweisung darstellte, entstand letzteres gewöhnlich aus einer aggressiveren Stimmung heraus und stellte eine wesentlich stärkere Art der körperlichen Einschränkung der Bewegungsfreiheit dar.

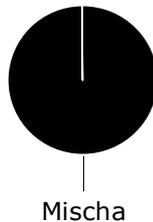


Abb. 108: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Mischa – Pjotr.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Pjotrs Reaktionen auf Mischas Dominanzverhalten waren ausnahmslos submissiver Natur (Abb. 109). Normalerweise zeigte er *Sich-Kleinmachen* und *Auf-den-Rücken-Rollen* als Reaktion.

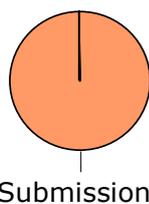


Abb. 109: Pjotrs Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Mischas.

Subdominanzverhalten

In dieser Dyade wurde Subdominanzverhalten nur von dem jüngeren Rüden Pjotr gezeigt (Abb. 110). Die Verhaltensweisen waren sehr variabel, erfolgten sowohl spontan als auch reaktiv und umfassten unter anderem *Schnauzelecken*, *Sich-Kleinmachen*, *Heben-einer-Vorderpfote* und *Kopfwegdrehen*.

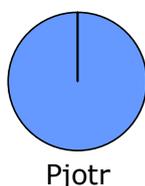


Abb. 110: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Mischa – Pjotr.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Mischa und Pjotr war als tendenziell sozio-positiv zu charakterisieren. Interaktionen, in denen Mischa seinen Status durch dominantes Verhalten geltend machte, traten gegenüber spontanem subdominanten Verhalten seitens Pjotrs in den Hintergrund. Insgesamt kennzeichnete die jeweilige Unidirektionalität die klare Dominanz Mischas in dieser dyadischen Beziehung.

Oblomow und Pjotr*Funktionskreise*

Mit 236 Interaktionen kam die Dyade Oblomow – Pjotr zwar nicht einmal halb so oft vor wie die häufigste Dyade, war aber mit einem Anteil von 10,0% die dritthäufigste. Der Anteil agonistischer Interaktionen war mit 45,8% vergleichsweise hoch (Abb. 111), wohingegen Verhaltensauftritte, die durch Imponierverhalten geprägt waren, mit 11,9% wesentlich seltener waren als im Gruppenmittel. Insgesamt entsprach der Anteil sozio-negativer Interaktionen mit 57,6% in etwa dem Durchschnitt. Unter den sozio-positiven Funktionskreisen war die Soziale Annäherung mit 30,1% am häufigsten vertreten. Verhaltensauftritte, die im spielerischen Kontext auftraten, waren mit 9,7% doppelt so häufig zu verzeichnen wie für die gesamte Gruppe. Dagegen spielte Submission als Funktionskreis eine untergeordnete Rolle, hier betrug der Wert lediglich 2,5%.

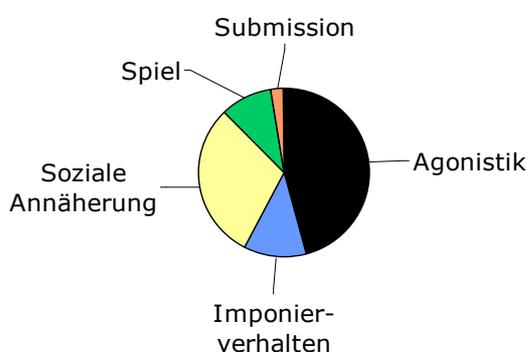


Abb. 111: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Oblomow – Pjotr.



Abb. 112: Auf Oblomows Fixieren (links) reagiert Pjotr mit *Mischmotiviertem Drohen* (*Vorn-Zähneblecken* mit spitzem Mundwinkel, Ohren nach außen gedreht und nach hinten gezogen, Schwanz eingezogen).

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Interaktionen dieser Dyade kamen vor allem auf Veranlassung Oblomows zustande (76,6%, Abb. 113), der insbesondere durch Distanzverringerungen den Kontakt suchte. Darüber hinaus zeigte er oft weitere Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung wie *Schnauzenkontakt* oder *Fellwittern*. Pjotr (23,4%) initiierte seinerseits Verhaltensauftritte häufig mit agonistischen Verhaltensweisen wie *Drohen*, das er sowohl als *Imponierdrohen*, *Defensives Drohen* sowie *Mischmotiviertes Drohen* zeigte (Abb. 112). Der Verlauf der Interaktionen war recht variabel, so dass hier kein typisches Beispiel wiedergegeben werden kann. Das Ende der Interaktionen beruhte vorwiegend auf dem Verhalten Oblomows (55,0%) (Abb. 114), das sich etwa gleich häufig in *Sich-Abwenden* als auch in einer Distanzvergrößerung äußerte. Bei Pjotrs beendendem Verhalten (34,7%) überwog dagegen die Distanzvergrößerung gegenüber dem bloßen *Sich-Abwenden*. Etwa jede zehnte Interaktion (10,4%) zwischen den beiden Rüden wurde durch ein weiteres Tier abgebrochen, und zwar besonders häufig durch Mischa.

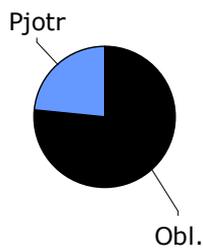


Abb. 113: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Oblomow – Pjotr.

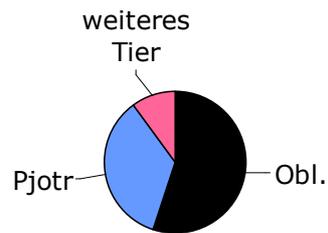


Abb. 114: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Oblomow – Pjotr.

Dominanzverhalten

Sowohl Oblomow als auch Pjotr zeigten in dieser Dyade dominantes Verhalten, Oblomow mit 93,3% jedoch weitaus häufiger als Pjotr (6,7%) (Abb. 115). Während Pjotr dem anderen Rüden lediglich einmal in imponierender Körperhaltung den Weg verstellte, zeigte Oblomow mehrfach vor allem *Kopf-Auflegen* und *Wegverstellen* als dominante Verhaltensweisen.



Abb. 115: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Oblomow – Pjotr.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Pjotrs einzige dominante Verhaltensweise beantwortete Oblomow mit *Mischmotiviertem Drohen* (Abb. 116). Pjotrs Reaktionen auf Oblomows Dominanzverhalten waren sehr unterschiedlich (Abb. 117). Meist verhielt er sich submissiv gegenüber seinem Interaktionspartner (42,9%) oder zeigte agonistische Reaktionen (35,7%) wie *Defensives Drohen*. Darüber hinaus reagierte Pjotr jedoch auch mit spielerischem Verhalten (14,3%). Weiterhin war in 7,1% der Fälle keine Reaktion seitens Pjotrs wahrzunehmen.

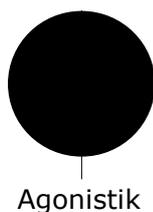


Abb. 116: Oblomows Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Pjotrs.

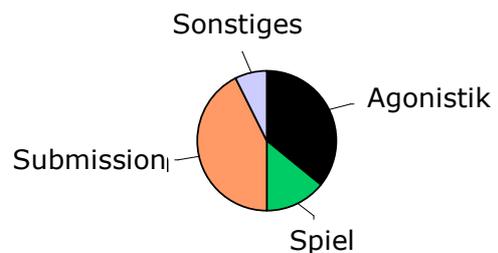


Abb. 117: Pjotrs Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Oblomows.

Subdominanzverhalten

Zu den ausschließlich von Pjotr dargebotenen subdominanten Verhaltensweisen (Abb. 118) gehörten in erster Linie *Sich-Kleinmachen* und *Kopf-Wegdrehen*. Dieses Verhalten zeigte der Rüde niemals spontan, sondern ausschließlich reaktiv auf agonistisches oder imponierendes Verhalten Oblomows.



Pjotr

Abb. 118: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Oblomow – Pjotr.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Oblomow und Pjotr zeichnete sich vor allem durch ihre Variabilität aus. So gab es Verhaltensauftritte, die ausschließlich sozio-positive Verhaltensweisen aufwiesen, etwa rein spielerisch waren, ebenso wie rein agonistische Interaktionen, so dass die Beziehung zwischen den beiden Rüden als ambivalent zu bezeichnen ist. Verhaltensauftritte, in denen ein Anspruch auf größere Bewegungsfreiheit deutlich gemacht bzw. die Akzeptanz der Einschränkung der eigenen Bewegungsfreiheit verdeutlicht wurde, waren selten, weisen jedoch auf eine ranghöhere Position Oblomows in dieser Dyade hin.

Charakterisierung der sozialen Rangordnung*Erfolgreiches Dominanzverhalten*

Als erfolgreich galt Dominanzverhalten eines Senders, wenn der Empfänger mit submissivem Verhalten reagierte (s. „Reaktion auf Dominanzverhalten“). Unter den Wölfen wurde dies insgesamt 214 Mal beobachtet. Die in Tab. 4 dargestellte Rangfolgematrix ergab sich nach der Sortierung der Zeilen und Spalten der Primärmatrix in Anlehnung an LEHNER (1996). Die Rangordnung ist in der Zeile des Senders mit von links nach rechts absteigender Rangposition abzulesen.

Tab. 4: Rangfolgematrix anhand der Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens. Ganz links das ranghöchste Tier.

		Sender					
		Mischa	Obl.	Gont.	Ekki	Pjotr	Lara
Empfänger	Mischa						
	Obl.	119					
	Gont.	32			1		
	Ekki	44		2			
	Pjotr	10	6				
	Lara						

Tatsächlich wird die auf Grundlage einer solchen Matrix erstellte, linear erscheinende Rangordnung jedoch der Komplexität der sozialen Rangbeziehungen unter den Wölfen nicht gerecht. Zwar dürfte Mischa in der Rangordnung tatsächlich die höchste Position einnehmen, da er allen anderen Rüden gegenüber unidirektional erfolgreiches Dominanzverhalten zeigte. Unter den jüngeren Rüden gab es jedoch nur eine Dyade, in der Dominanzverhalten unidirektional gezeigt wurde, und zwar jene zwischen Oblomow und Pjotr. Darüber hinaus trat erfolgreiches Dominanzverhalten nur zwischen Ekki und Gontscharow auf, dieses jedoch äußerst selten und in beiden Richtungen. Dieses differenzierte Beziehungsgefüge gibt die Abb. 119 deutlicher wieder als die oben angegebene Rangordnungsmatrix.

Auf sehr selten gezeigtes dominantes Verhalten Laras zeigte keiner der Adressaten submissives Verhalten, und auch sie selbst reagierte keinem der anderen Tiere gegenüber mit submissivem Verhalten auf deren Dominanzverhalten.

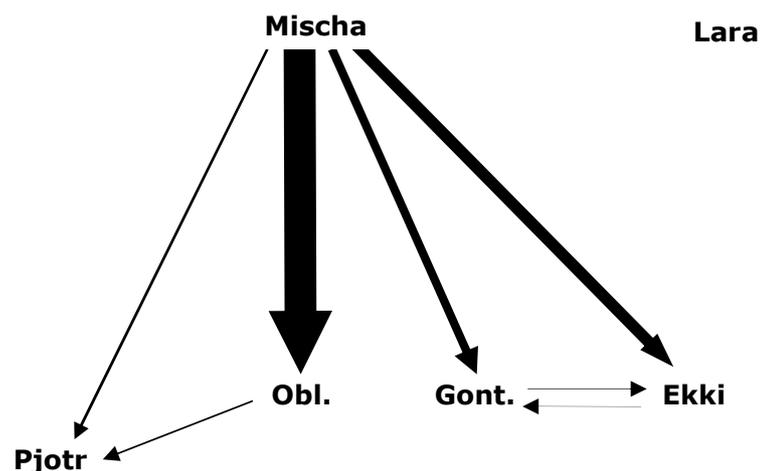


Abb. 119: Schematische Darstellung der sozialen Rangordnung anhand der Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens. Der Pfeil zeigt vom Sender zum Empfänger, seine relative Dicke gibt die Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens an.

Submissive Kontaktaufnahme

Anhand submissiver Kontaktaufnahmen zeigten die Wölfe insgesamt 143 Mal, dass sie ihren Interaktionspartner als höherrangig anerkannten. Im Gegensatz zum erfolgreichen Dominanzverhalten traten die submissiven Kontaktaufnahmen ausnahmslos unidirektional auf. Nach Sortierung der Primärmatrix in Anlehnung an LEHNER (1996) ist die Rangfolge in Tab. 5 in der Zeile des Senders von links nach rechts in absteigender Reihenfolge abzulesen. Der einzige Unterschied zur Rangfolge nach erfolgreichem Dominanzverhalten (vgl. Tab. 4) lag in einer Verschiebung der Position Laras vom tiefsten auf den zweithöchsten Rang.

Tab. 5: Rangfolgematrix anhand der Häufigkeit *Submissiver Kontaktaufnahme*.

		Sender					
		Mischa	Lara	Obl.	Gont.	Ekki	Pjotr
Empfänger	Mischa			11	23	32	50
	Lara			2	6	5	10
	Obl.				1	2	1
	Gont.						
	Ekki						
	Pjotr						

Um auch hier das Beziehungsgeflecht insbesondere unter den jüngeren Rüden anschaulicher darzustellen, wurden in Abb. 120 die Häufigkeiten *Submissiver Kontaktaufnahme* in Form eines Soziogrammes dargestellt. Hier wird deutlich, dass sich alle jungen Rüden sowohl Mischa als auch Lara aktiv unterwarfen, und zwar Mischa gegenüber weitaus häufiger. Darüber hinaus zeigten alle drei Rüden, die in der Rangmatrix die drei niedrigsten Positionen einnahmen, auch Oblomow gegenüber *Submissive Kontaktaufnahme*.

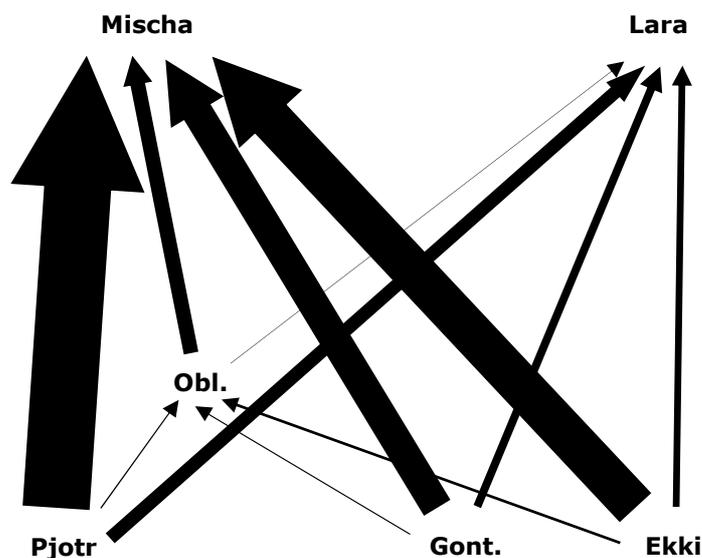


Abb. 120: Schematische Darstellung der sozialen Rangordnung anhand der Häufigkeit Aktiver Unterwerfung. Der Pfeil zeigt vom Sender zum Empfänger, seine relative Dicke gibt die Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens an.

3.1.3. Verhalten während der Kooperationstests und Sozialstruktur

Unter den Wölfen kam es während der Tests zu keiner Kooperation, so dass sich eine Gegenüberstellung der sozialen Beziehungen zwischen kooperierenden und nicht-kooperierenden Dyaden erübrigt. Daher sei an dieser Stelle eine knappe Darstellung dieser Gesichtspunkte in Hinblick auf die Beteiligung der Tiere am Ziehen an den Seilen gegeben.

Lara

Lara hatte sich an der Testapparatur mit deutlichem Abstand als aktivstes Tier erwiesen. Ihre sozialen Beziehungen zu den übrigen Rudelmitgliedern waren ausnahmslos sozio-positiv geprägt. Laras Handlungsspielraum war als groß zu bezeichnen, so dass sie eine hohe Position in der Rangordnung einnahm. In aller Regel erreichte Lara als erste die Versuchsapparatur und beschäftigte sich mit den Seilen, während einige der anderen Wölfe sie beobachteten. Zwischen ihr und den übrigen Wölfen kam es während der Tests niemals zu aggressiven Auseinandersetzungen.

Mischa

Mischa war neben Lara der einzige Wolf, der in den Tests zur Kooperation an den Seilen zog. Während seine Beziehung zu Lara als äußerst sozio-positiv zu beschreiben war, waren seine Beziehungen zu den übrigen Rudelmitgliedern größtenteils durch einen hohen Anteil an Imponierverhalten charakterisiert. Mischa schränkte die Bewegungsfreiheit der jüngeren Rüden stark ein und stand in der Rangordnung an oberster Position. Gewöhnlich war er direkt nach Lara am Versuchsaufbau, hielt aber einen Abstand von einigen Metern und beobachtete Laras Aktivitäten. Weder ihr noch den meisten anderen Gruppenmitgliedern gegenüber zeigte Mischa während der Tests agonistische Kommunikation. Lediglich Oblomow gegenüber war wenige Male Imponierverhalten auf Seiten Mischas zu verzeichnen.

Oblomow

Oblomow beteiligte sich in den Kooperationstests nicht am Ziehen an den Seilen, obwohl er neben Lara und Mischa als einziger Wolf im zweiten Trainingsschritt das Kriterium erreicht und zu jener Zeit auch regelmäßig an den Seilen gezogen hatte. Oblomows sozialer Rang war unter Mischa und Lara, aber über den übrigen Rüden. Die Beziehungen zu seinen Geschwistern waren überwiegend sozio-positiv. Lediglich Pjotr gegenüber überwogen die sozio-negativen Anteile. Während Oblomow mit Lara eine ausgesprochen sozio-positive Beziehung verband, beruhten seine Interaktionen mit Mischa fast ausschließlich auf sozio-negativen Verhaltensweisen, nämlich Imponierverhalten seitens Mischas.

Ekki, Gontscharow und Pjotr

Die drei jungen Rüden Ekki, Gontscharow und Pjotr hatten im letzten Trainingsschritt das Kriterium nicht erreicht. Sie blieben während der Kooperationstests dem Versuchsaufbau oft fern und beteiligten sich nicht am Ziehen. Ihre Sozialbeziehungen zu den Rudelmitgliedern waren individuell sehr variabel, lediglich mit Lara verband alle drei eine sozio-positive Beziehung. Gemeinsam war allen drei Rüden ein eher niedriger Status in der Gruppe.

3.2. Deutscher Schäferhund

3.2.1. Kooperationstests

Durchführung

Die Tests zur Kooperation fanden vom 19.05.2008 bis zum 08.07.2008 statt. In diesem Zeitraum wurden an 43 Testtagen insgesamt 367 Tests durchgeführt und ausgewertet. Die angestrebte Anzahl von zehn Tests pro Tag konnte aus unterschiedlichen Gründen nicht an allen Testtagen durchgeführt werden: An den ersten beiden, dem achten und den letzten vier Testtagen war die maximal mögliche Gesamtdauer von dreißig Minuten je Testtag vor Erreichen des zehnten Tests ausgeschöpft. Aggressionen führten zu einem vorzeitigen Ende des dritten Testtages, und aufgrund technischer Probleme konnten an mehreren Tagen nicht alle Tests in die Auswertung eingehen. Tab. 6 gibt einen Überblick, an welchen Tagen weniger als zehn auswertbare Tests zur Verfügung standen und was die Ursache für die geringere Anzahl war.

Tab. 6: Testtage mit weniger als zehn auswertbaren Tests, Anzahl auswertbarer Tests und Angabe der Ursachen für die geringere Anzahl auswertbarer Tests.

Tag	Anzahl Tests	Ursache
1	3	maximale Gesamtdauer erreicht
2	5	maximale Gesamtdauer erreicht
3	6	Aggressionen
4	6	technische Probleme
5	7	technische Probleme
7	8	technische Probleme
8	4	maximale Gesamtdauer erreicht
9	8	technische Probleme
13	8	technische Probleme
39	9	technische Probleme
40	3	maximale Gesamtdauer erreicht
41	3	maximale Gesamtdauer erreicht
42	4	maximale Gesamtdauer erreicht
43	3	maximale Gesamtdauer erreicht

Abb. 121 stellt die Anzahl der je zehn Testtage ausgewerteten Tests dar. Aus den oben dargelegten Gründen liegt diese Anzahl in der ersten Testdekade mit nur 67 Tests deutlich unter der maximal möglichen Anzahl von 100. In der zweiten und vierten Dekade wurde mit 98 bzw. 92 Tests die maximal mögliche Anzahl Tests fast, in der dritten Dekade sogar gänzlich erreicht. Aufgrund von zunehmenden Aggressionen innerhalb der Gruppe musste die fünfte Testdekade nach dem dritten und damit die gesamte Testreihe nach dem insgesamt 43. Tag beendet werden, so dass für die fünfte Testdekade insgesamt nur zehn Tests zu verzeichnen waren.

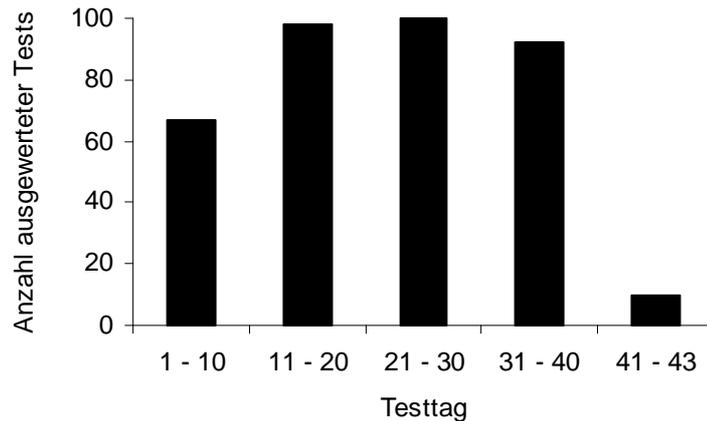


Abb. 121: Anzahl ausgewerteter Tests je zehn Testtage (Dekade).

Kooperative Erfolge

Insgesamt waren die Hunde in 92,9% (341 von 367) der ausgewerteten Tests kooperativ erfolgreich. Während der erste Testtag ohne einen erfolgreichen Test endete, erarbeiteten sich die Tiere am zweiten Tag in zwei von fünf Tests (40,0%) die Futterbelohnung. Am Tag darauf waren sie in allen sechs Tests erfolgreich. Mit Ausnahme des achten Testtages mit nur einem Erfolg in vier Tests (25,0%) lag die Erfolgsquote je Testtag in der Folge deutlich über 80,0%, wobei die durchschnittliche Quote in der ersten Testdekade 80,9% betrug (Abb. 122).

In der zweiten und dritten Testdekade zeigten sich die Hunde mit 99,0% bzw. 100,0% Erfolgsquote überaus erfolgreich. Auch in der vierten Testdekade lag die Erfolgsquote mit 95,7% sehr hoch. Auffallend war hier der plötzliche Einbruch in der Erfolgsquote, der sich in dem deutlichen Unterscheid zwischen der vierten und fünften Dekade widerspiegelt, tatsächlich aber bereits am Ende der vierten Dekade, vom 39. auf den 40. Testtag auftrat: Während von Tag 31 bis Tag 39 stets zehn Tests durchgeführt wurden und durchweg erfolgreich endeten, blieben an Tag 40 alle drei Tests erfolglos. An den drei folgenden Tagen waren die Hunde lediglich in einem von insgesamt zehn Tests erfolgreich.

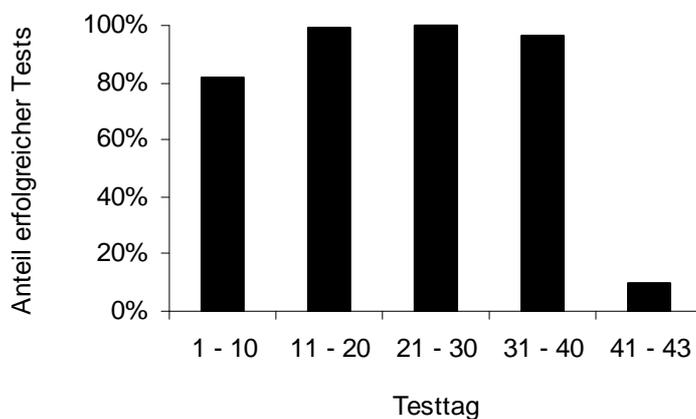


Abb. 122: Anteil erfolgreich beendeter Tests in Prozent an ausgewerteten Tests.

Dauer bis zum Erfolg

Von 341 erfolgreichen Tests waren 79,8% (272 Tests) bereits nach einer Minute beendet (Abb. 123). In 54 Tests (15,8%) benötigten die Hunde zwischen einer und zwei Minuten bis zum Erfolg, so dass insgesamt 95,9% (327 Tests) nach zwei Minuten erfolgreich beendet waren.

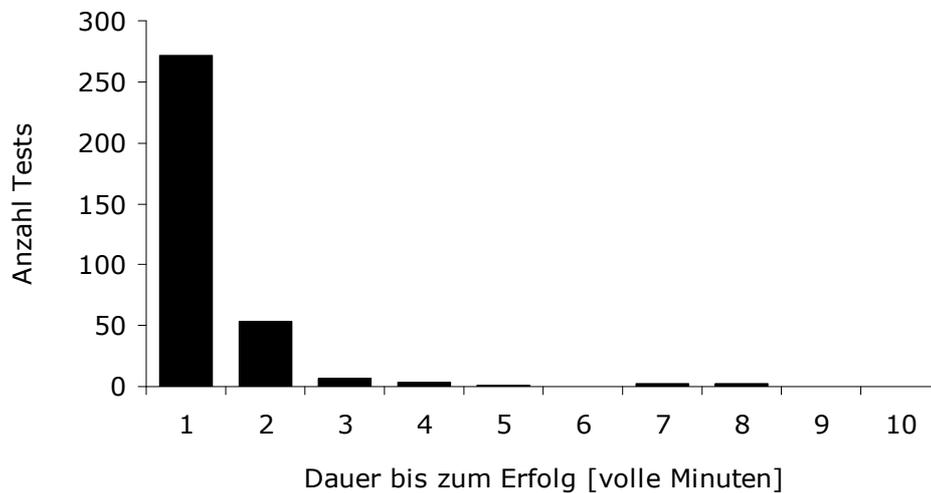


Abb. 123: Verteilung der Dauer bis zum Erfolg (jeweils aufgerundet auf volle Minuten).

In der zeitlichen Entwicklung betrachtet war von der ersten zur zweiten Dekade eine Verkürzung der mittleren Dauer bis zum Erfolg um gut 40% von 49 s auf 29 s zu verzeichnen (Abb. 124). In der Folge kam es zu einem Anstieg, wobei die Dauer bis zum Erfolg sowohl in der dritten (38 s) als auch in der vierten Dekade (35 s) noch wesentlich kürzer war als in der ersten Dekade. Für den fünften Zeitabschnitt ist zu beachten, dass es sich hier um eine unvollständige Dekade mit lediglich drei Testtagen handelte, für die zudem nur ein Wert (40 s) verfügbar war. Dieser Wert wurde in der statistischen Auswertung nicht berücksichtigt. Hoch signifikante Unterschiede im Median bestanden zwischen der ersten und zweiten Dekade, zwischen allen übrigen Dekaden waren keine signifikanten Unterschiede festzustellen (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 17,45$; FG = 3; p = 0,001; paarweise Vergleiche nach CONOVER 1999).

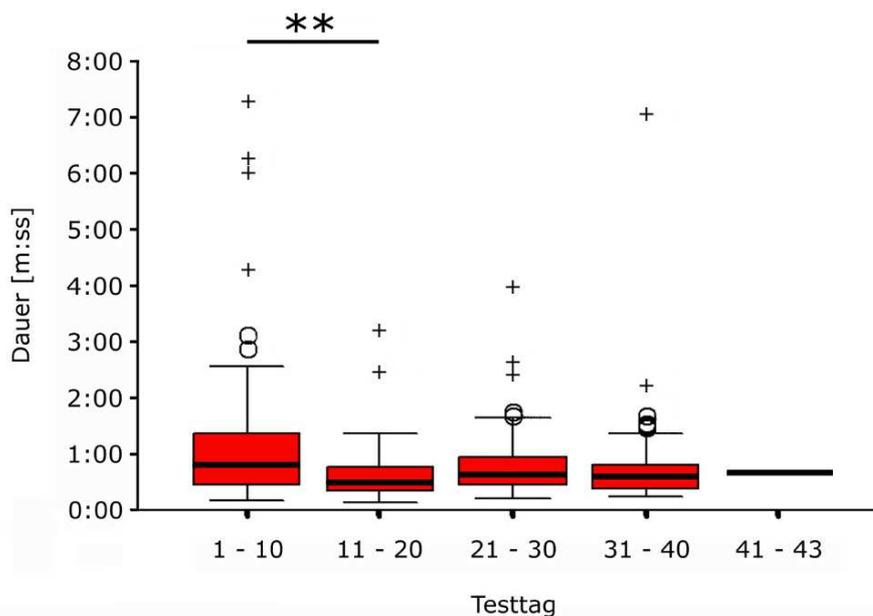


Abb. 124: Dauer bis zum Erfolg für je zehn Testtage (Dekade). Für den fünften Zeitabschnitt ist zu beachten, dass es sich um eine unvollständige Dekade mit lediglich drei Testtagen handelte, für die nur ein Wert verfügbar war. (o = Werte, die zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind. + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

Abstimmung des Verhaltens

Ziehrate in Abhängigkeit von der Position der Artgenossen

Abb. 125 zeigt die Ziehrate als Häufigkeit des Ziehens pro Minute in Abhängigkeit von der Position anderer Hunde in Relation zur Testapparatur. Befand sich der ziehende Hund allein im Umkreis von 4 m um die Testapparatur („allein“), lag der Median der Ziehrate bei 0,0 Ziehereignissen pro Minute. Demgegenüber zog ein Hund im Mittel 5,9 Mal pro Minute, wenn sich mindestens ein anderer Hund gleichzeitig am Versuchsaufbau, aber nicht in Reichweite des freien Seiles aufhielt („anwesend“). Befand sich mindestens ein anderer Hund in Reichweite des zweiten Seiles („in Reichweite“), lag die Ziehrate mit 21,5 Ziehereignissen pro Minute mehr als dreimal so hoch. Die Unterschiede waren zwischen allen Bedingungen höchst signifikant (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 55,795$; FG = 2; $p < 0,001$; paarweise Vergleiche nach CONOVER 1999).

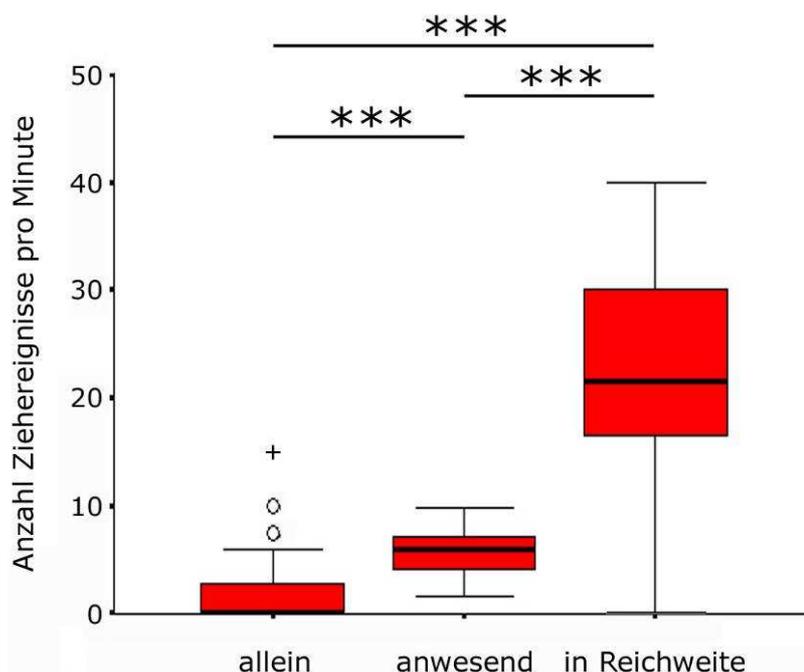


Abb. 125: Ziehrate (Anzahl Ziehereignisse pro Minute) in Abhängigkeit von der Position anderer Hunde in Relation zur Testapparatur (allein = ziehender Hund allein im Umkreis von 4 m um die Testapparatur; anwesend = mindestens ein weiterer Hund im Umkreis von 4 m um die Testapparatur, aber nicht in Reichweite des zweiten Seiles; in Reichweite = mindestens ein weiterer Hund in Reichweite des zweiten Seiles). (o = Werte, die zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind. + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

Für alle drei Bedingungen waren in der zeitlichen Entwicklung deutliche Tendenzen zu beobachten. Betrachtet man die Ziehrate für die Bedingung „allein“, ist festzustellen, dass zu Beginn der Testreihe noch 3,3 Ziehereignisse pro Minute erfolgten, während das ziehende Tier im Umkreis von 4 m um die Testapparatur allein war (Abb. 126a). In der Mitte bzw. am Ende der Testreihe gab es lediglich ein bzw. zwei Ziehereignisse, so dass der Median für diese beiden Phasen bei 0,0 Ziehereignissen pro Minute lag. Die Unterschiede in der Ziehrate waren nicht als statistisch signifikant abzusichern (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 3,928$; FG = 2; $p = 0,14$).

Auch für die Ziehrate bei mindestens einem weiteren Hund im Umkreis von 4 m um die Testapparatur, jedoch nicht in Reichweite des freien Seiles („anwesend“), war eine abnehmende Tendenz der Ziehfrequenz zu verzeichnen (Abb. 126b). Hier sank die Ziehrate von 6,5 Mal pro Minute zu Beginn über 5,7 Mal pro Minute in der Mitte auf 4,6 Ziehereignisse pro Minute am Ende der Testreihe. Auch diese Abnahme war nicht signifikant (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 2,15$; FG = 2; $p = 0,341$).

Die Entwicklung der Ziehrate bei mindestens einem weiteren Hund in Reichweite des anderen Seiles verlief genau entgegengesetzt zu den Entwicklungen der beiden anderen Bedingungen (Abb. 126c). Hier war im Verlauf der Testreihe ein Anstieg von 15,6 Ziehereignissen pro Minute zu Beginn über 23,1 Mal Ziehen pro Minute in der Mitte auf 28,6 Ziehereignisse pro Minute am Ende der Testreihe zu verzeichnen. Dabei war die Zunahme vom Beginn zum Ende der Testreihe hoch signifikant, während die Unterschiede zwischen den übrigen Testphasen statistisch nicht abzusichern waren (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 9,662$; FG = 2; $p = 0,008$; paarweise Vergleiche nach CONOVER 1999).

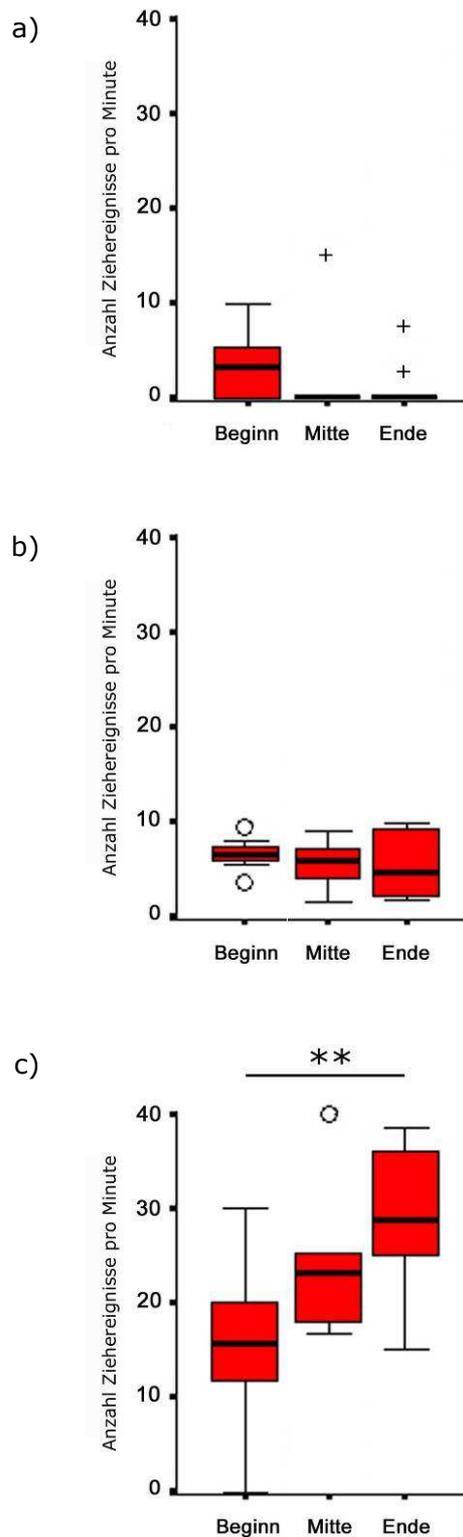


Abb. 126: Ziehrate (Anzahl Ziehereignisse pro Minute) in Abhängigkeit von der Position anderer Hunde in Relation zur Testapparatur. a: allein = ziehender Hund allein im Umkreis von 4 m um die Testapparatur; b: anwesend = mindestens ein weiterer Hund im Umkreis von 4 m um die Testapparatur, jedoch nicht in Reichweite des freien Seiles; c: in Reichweite = mindestens ein weiterer Hund in Reichweite des anderen Seiles. (o = Werte, die zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind. + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

Gemeinsame Ausrichtung auf die Testapparatur

Während der Tests richteten sich die Hunde gewöhnlich gemeinsam auf die Testapparatur aus, das heißt, es befanden sich meist mehrere Hunde gemeinsam innerhalb des Bereiches von 4 m um die Testapparatur (Abb. 127).



Abb. 127: Vier der fünf Hunde halten sich gemeinsam im Testbereich auf. Während das Tier links am Seil zieht, beobachten die anderen drei Hunde das am Seil aktive Tier. Das Tier vorne rechts hält dabei einen deutlich größeren Abstand ein als die anderen Hunde.

Zu Beginn der Testreihe hielten sich im Mittel 50 Sekunden pro Minute mindestens zwei Hunde gemeinsam im Testbereich auf, wobei die Einzelwerte der Stichprobe stark streuten (Abb. 128). In der Mitte der Testreihe lag der Median mit 58 Sekunden pro Minute deutlich höher, auch waren die Schwankungen wesentlich geringer. Die Hunde verbrachten fast die gesamte Testzeit zu mehreren am Versuchsaufbau. Gegen Ende der Testreihe fiel die Zeit, in der mindestens zwei Tiere gleichzeitig bei der Testapparatur zu finden waren, wieder ab auf nun 51 Sekunden pro Minute, während die Schwankungen wieder etwas zunahmen. Die Ergebnisse der einzelnen Phasen unterschieden sich nicht signifikant voneinander (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 3,952$; FG = 2; $p = 0,139$).

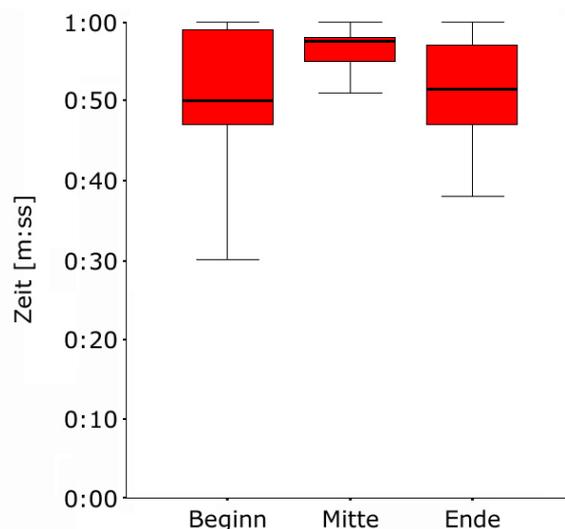


Abb. 128: Gemeinsam, d. h. mindestens zu zweit im Bereich der Testapparatur verbrachte Zeit in verschiedenen Phasen der Testreihe.

Deskriptive Ergänzungen

Insgesamt hielten sich die Hunde den weitaus größten Teil der Testzeit mindestens zu zweit im Bereich der Testapparatur auf. Nur selten kam es vor, dass alle Tiere oder alle mit Ausnahme eines einzelnen den Versuchsbereich verließen und sich anderweitig beschäftigten. Die Aufmerksamkeit der Hunde war während der Testzeit fast ausschließlich auf den Versuchsaufbau gerichtet, so dass die grundlegenden Voraussetzungen für Kooperation gegeben waren (s. Abb. 127).

Auffallend war in diesem Zusammenhang, dass kurz vor dem Ende der gesamten Testreihe von einem Tag auf den nächsten ein plötzlicher Bruch im Verhalten der Hunde in Bezug auf die Testapparatur zu verzeichnen war. Waren bis zum einschließlich 39. Tag beim Öffnen des Schiebers stets sofort alle Hunde mit Ausnahme einer Hündin (Dagi, s. u.) zu den Seilen gelaufen und hatten sich sofort mit diesen beschäftigt, so waren sie mit Beginn des 40. Testtages sehr zögerlich im Herangehen an die Testapparatur. Insbesondere betrat eine andere Hündin (Benda) das Testabteil nun überhaupt nicht mehr, sondern blieb in dem Gehegeteil, in dem die Hunde vor Beginn eines Tests abgesperrt wurden, während der zuvor sehr aktive Rüde Bens zwar in das Testabteil lief, sich dort aber die meiste Zeit mit anderen Gegenständen beschäftigte und nur sporadisch an einem der Seile zog. Diese beiden Hunde waren in insgesamt über 98% aller erfolgreichen Tests, ab dem zehnten Tag sogar ausschließlich die kooperierenden Partner gewesen. Zwar zogen während ihrer Abwesenheit nun auch die anderen Hunde häufiger als zuvor an den Seilen, jedoch blieben diese Aktionen unzusammenhängend, und zu einer erfolgreichen Kooperation kam es nicht.

In Abb. 128 wird der beschriebene Bruch im Verhalten der Tiere nicht widerspiegelt, da die ihr zugrunde liegenden Daten den vorhergehenden Testtagen entstammten.

Zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse

Abb. 129 stellt dar, wie häufig ein Hund B, der sich beim Ziehen eines Hundes A in Reichweite des freien Seiles befand, zeitnah selbst das Seil fasste und zog. Zu Beginn der Testreihe zog in nur 14,3% dieser Fälle Hund B innerhalb von drei Sekunden an seinem Seil. In der Mehrzahl der Fälle wandte sich Hund B stattdessen von seinem Seil ab und näherte sich Hund A, wobei er diesen bzw. die zum Seil gehörige Klappe genau beobachtete. Erst wenn Hund A das Seil losgelassen hatte, wandte sich Hund B wieder selbst den Seilen zu.

Auch im weiteren Verlauf der Testreihe beobachteten Hunde, die sich in Reichweite eines der Seile befanden, mitunter das ziehende Tier, anstatt selbst das Seil zu ergreifen. Jedoch stieg die Häufigkeit des nachfolgenden, zeitnahen Ziehens aus der Position „in Reichweite“ deutlich an und lag in der Mitte der Testreihe mit 50,0% beim etwa Dreifachen des ursprünglichen Wertes. Diese Steigerung erwies sich als hoch signifikant (Kruskal-Wallis-H; $\chi^2 = 11,623$; FG = 2; $p = 0,003$; paarweise Vergleiche nach CONOVER 1999). Zum Ende der Testreihe hin war noch einmal eine weitere Steigerung auf 63,3% zu verzeichnen, die allerdings statistisch nicht abzusichern war.

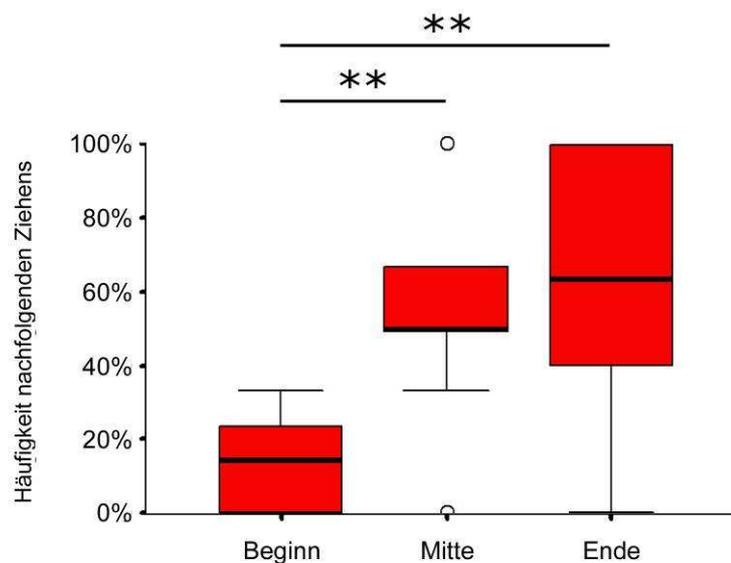


Abb. 129: Relative Häufigkeit des nachfolgenden, zeitnahen Ziehens (innerhalb von drei Sekunden) aus der Position „in Reichweite“ in verschiedenen Phasen der Testreihe.



Abb. 130: Zeitnahes Ziehen aus der Position „in Reichweite“. *Oben links:* Benda (links) hat gut eine Sekunde lang am linken Seil gezogen und hält es nun fest. Bens (rechts) befindet sich in Reichweite des rechten Seiles und fixiert dieses, den Kopf in einer Fass-Intention leicht um die Körperachse verdreht. Cini (Mitte) sitzt knapp außerhalb Reichweite des rechten Seiles unter der rechten Balkenhälfte und schaut ebenso wie Benda zu der linken Klappe hinauf. *Oben rechts:* Bens hat das rechte Seil gefasst. Während Benda ihren Blick entlang ihres Seiles nach oben richtet, hat Cini den Kopf in Richtung der linken Klappe gestreckt und starrt auf diese. *Unten links:* Bens geht, den Blick auf die rechte Klappe gerichtet, langsam rückwärts, um das Seil unter Spannung zu bringen. Benda hat ihren Kopf leicht in Bens' Richtung gedreht. Cini starrt unverwandt auf die linke Klappe *Unten links:* Während Bens das rechte Seil unter Spannung gebracht hat, hat Benda das linke Seil bereits losgelassen und schaut zu Bens hinüber. Cini's Position und Haltung sind unverändert. Kurz darauf ließ auch Bens das Seil los.

Räumlich-zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse

Kooperation ist effizienter, wenn sowohl zeitliche als auch räumliche Abstimmung der Handlungen verschiedener Tiere aufeinander erfolgen. Daher wurde untersucht, wie häufig ein Hund B, der in einem Bereich von 4 m um den Testaufbau anwesend, jedoch nicht in Reichweite des freien Seiles war, wenn ein Hund A an einem Seil zog, nachfolgend innerhalb von fünf Sekunden zu dem freien Seil ging und seinerseits zog.

Eine räumliche Abstimmung des Verhaltens in der beschriebenen Form trat äußerst selten auf (Tab. 7). Zu Beginn der Testreihe gab es keine derartige Beobachtung, in der Stichprobe zur Mitte der Zeit wurde lediglich zwei Mal bzw. in 2,9% der Fälle nachfolgend zeitnah gezogen. Zum Ende der Versuche hin war dies in einem von 56 Fällen (1,8%) zu verzeichnen.

Tab. 7: Anzahl der Ziehereignisse eines Hundes A mit einem Hund B anwesend, aber nicht in Reichweite des freien Seiles sowie absolute und relative Häufigkeiten des nachfolgenden, zeitnahen Ziehens (innerhalb von fünf Sekunden) des Hundes B in verschiedenen Phasen der Testreihe.

	Beginn	Mitte	Ende
Anzahl der Ziehereignisse eines Hundes A mit Hund B anwesend, aber nicht in Reichweite des freien Seiles	65	69	56
absolute Häufigkeit nachfolgenden, zeitnahen Ziehens durch Hund B	0	2	1
relative Häufigkeit nachfolgenden, zeitnahen Ziehens durch Hund B	0,0%	2,9%	1,8%

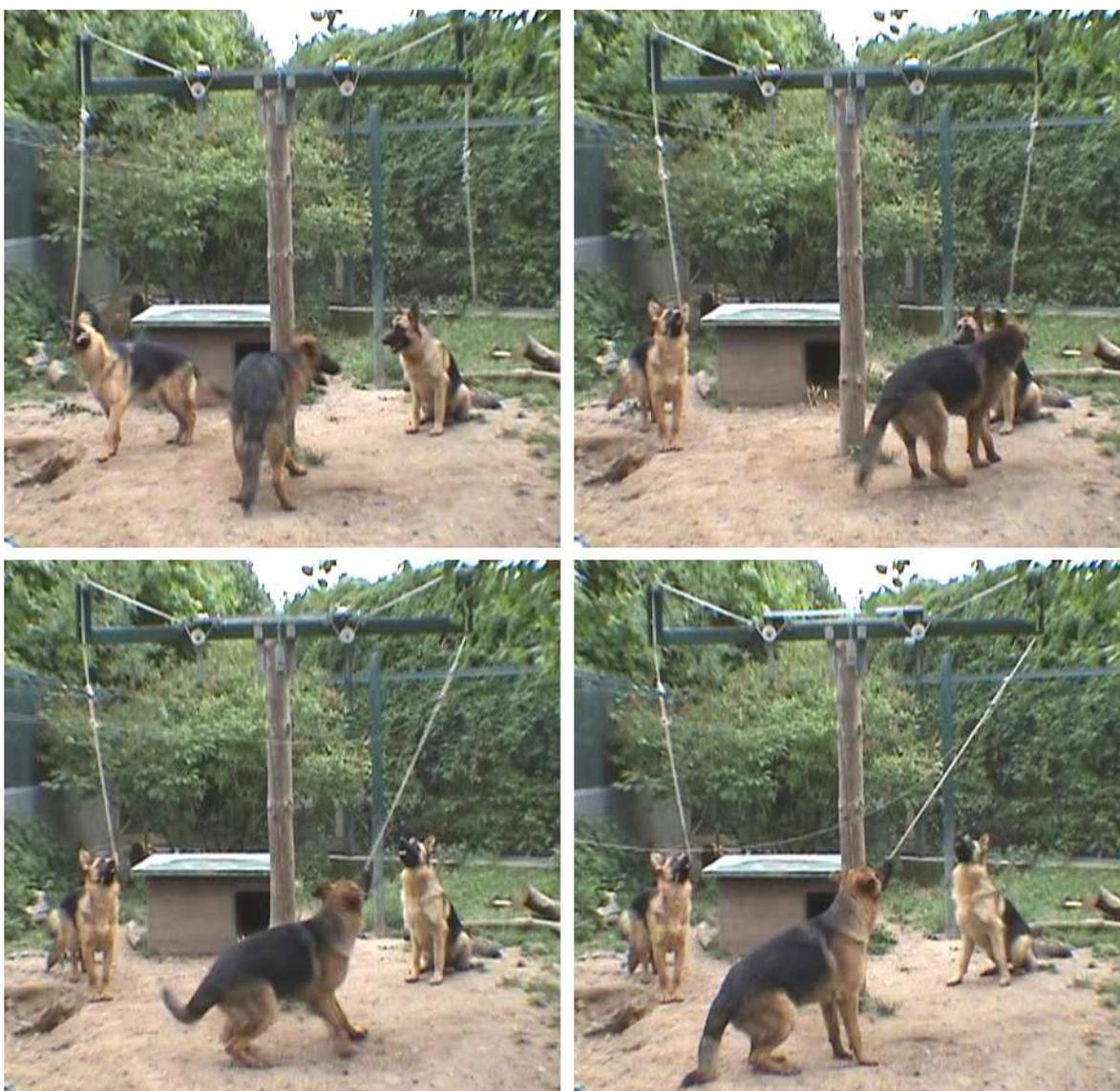


Abb. 131: Nachfolgendes, zeitnahes Ziehen mit Annäherung an das freie Seil. *Oben links:* Benda (links) hat den Kopf um seine Längsachse gedreht und ist im Begriff, das linke Seil zu fassen. Während Cini auf der rechten Seite sitzt und Benda beobachtet, wendet sich Bens aus seiner Position mittig zwischen den beiden Seilen nach rechts dem freien Seil zu. *Oben rechts:* Benda zieht am linken Seil, den Blick nach oben gerichtet, während Bens gerade nach dem rechten Seil fasst. *Unten links:* Nun zieht auch Bens an seinem Seil. Cini blickt nach oben zur linken Klappe, Bens' Blick ist nicht zu erkennen. *Unten rechts:* Die Klappen sind so hoch gezogen, dass das darauf liegende Futter heruntergleitet und am unteren Rand der rechten Klappe bereits als heller Fleck zu erkennen ist. Während Benda und Bens noch ihr jeweiliges Seil festhalten, setzt sich Cini bereits in Bewegung, um sich auf das freigesetzte Futter zu stürzen.

Individuelles Verhalten der Hunde während der Tests

Die Hunde zeigten während der Kooperationstests individuell sehr unterschiedliches Verhalten in Bezug auf die Testapparatur. Mit Ausnahme einer Hündin betraten alle fast immer sofort nach Öffnen des Schiebers das Testabteil und richteten ihre Aufmerksamkeit auf die Apparatur. Während sich drei von ihnen meist die gesamte Testzeit in einem Bereich von weniger als 4 m um den Versuchsaufbau bewegten und insbesondere zwei Hunde immer wieder an den Seilen zogen, hielt der vierte gewöhnlich einen großen Abstand zur Testapparatur (s. Abb. 127).

Benda

Benda betrat das Testabteil des Geheges nach dem Öffnen des Schiebers in der Regel sofort und erreichte die Testapparatur etwa zeitgleich mit Bens meist unmittelbar nach Cini. Sie wandte sich entweder sofort einem der Seile zu und zog, oder sie beobachtete zunächst Bens und Cini bei deren Aktionen am Seil, bevor sie sich selbst den Seilen widmete. Bendas Ziehen erfolgte in den Tests wie bereits im Training sehr kontrolliert: Sie fasste das Seil und bewegte sich langsam rückwärts, wobei sie die zum Seil gehörige Klappe stets im Blick behielt (Abb. 132). Sobald diese sich hob und das darauf liegende Futter herunterfiel, ließ sie das Seil los und holte sich die Belohnung. Eine Zeitlang ging sie jedoch verstärkt dazu über, das Seil lediglich zu fassen und festzuhalten. Dies führte nur dann zum Erfolg, wenn das entsprechende Seil bereits zuvor bis zum unteren Anschlag der Seilklemme gezogen worden war und nun gleichzeitig ein anderer Hund am anderen Seil zog. In engem zeitlichen Zusammenhang mit diesem Verhalten stand eine weitere Besonderheit in Bendas Ziehverhalten: Während Bens zog, ging Benda regelmäßig zu dem Seil auf der freien Seite. Bevor Benda dies erreichte, ließ Bens oft bereits sein Seil los und wechselte zur anderen Seite, woraufhin sich die Hündin gewöhnlich umdrehte, an das nun frei gewordene Seil ging, es fasste und festhielt. Diese Strategie hatte Erfolg, wenn Benda ihr Seil erreichte, bevor Bens an seinem Seil zog. Benda schien Bens' Verhalten genau zu beobachten und ihr eigenes Verhalten an das seinige anzupassen.

Auffallend war eine abrupte Veränderung in Bendas Verhalten in Bezug auf die Testapparatur von einem auf den nächsten Testtag. Während sie bis zum einschließlich 39. Testtag noch bei allen zehn Tests sofort zur Testapparatur lief und sich binnen kurzem den Seilen zuwandte, blieb sie mit Start des 40. Testtages bis zum Ende der Testreihe mit Ausnahme eines einzigen Testes stets in dem Gehegeabteil, in dem die Tiere vor Testbeginn abgesperrt waren.

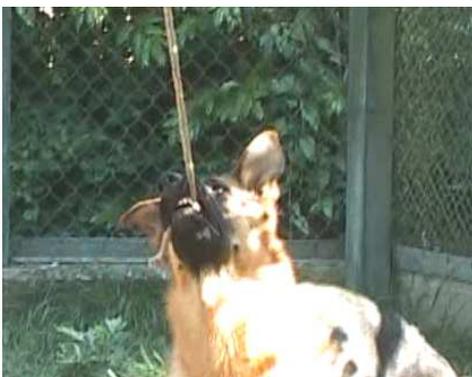


Abb. 132: Benda zieht am Seil, wobei ihr Blick nach oben in Richtung der Klappe mit dem darauf liegenden Futter gerichtet ist.

Bens

Wie Benda begab sich auch Bens üblicherweise sofort zum Versuchsaufbau und begann, an den Seilen zu ziehen bzw. sah den anderen Hunden bei ihren Handlungen an den Seilen zu. Sein Ziehverhalten glich dem Bendas insbesondere in der kontrollierten Form der Zugausübung. Ebenso wie Benda zog Bens sehr behutsam und beobachtete dabei stets die zugehörige Klappe (Abb. 133). Führte sein Ziehen nicht zum Erfolg, etwa weil er allein zog oder Benda das Seil nur festhielt, während die Seilklemme auf ihrer Seite am oberen Anschlag positioniert war, wechselte Bens meist nach wenigen Sekunden das Seil (Abb. 134). Bei Bens war zeitgleich mit der Verhaltensänderung Bendas ab dem 40. Testtag ebenfalls eine Änderung im Verhalten zu beobachten. Zwar betrat er wie vorher sofort nach dem Öffnen des Schiebers das Testabteil, jedoch wandte er sich nun anders als zuvor meist nicht dem Testaufbau zu, sondern beschäftigte sich mit anderen Gegenständen. Hin und wieder richtete er seine Aufmerksamkeit auf die Seile und zog dann gewöhnlich mehrmals abwechselnd auf beiden Seiten, bevor er sich wieder abwandte.



Abb. 133: Bens zieht am Seil, wobei sein Blick nach oben in Richtung der Klappe mit dem darauf liegenden Futter gerichtet ist. Im Vordergrund wendet sich Benda ab.



Abb. 134: Abwechselndes Ziehen mit mehrfachem Seitenwechsel. *Oben links:* Während Benda (links) nach dem Ziehen am linken Seil gerade das Seil losgelassen hat, beginnt Bens, auf der rechten Seite am Seil zu ziehen. Cini blickt hoch zum Balken. *Oben rechts:* Bens hat sein Seil ebenfalls losgelassen und sich nach links in Bewegung gesetzt. Gleichzeitig wechselt auch Benda die Seite. Cini schaut ihnen zu. *Mitte links:* Cini blickt zum Balken, während Bens am linken Seil zieht. Benda hält das Seil auf der rechten Seite nur fest. Da Bens es bei seinem vorhergehenden Ziehversuch nicht bis zum Anschlag der Seilklemme gezogen hatte, reicht Bendas Festhalten nicht aus, um die Klappen hochzuziehen. *Mitte rechts:* Bens lässt sein Seil los und wendet sich nach rechts. Benda hält ihr Seil noch fest, lässt es aber kurz darauf ebenfalls los und wechselt auf die linke Seite. Cini sieht nach wie vor nach oben. *Unten links:* Während Cini Benda(links) und Bens (rechts) beobachtet, haben diese erneut die Seiten gewechselt, wenden sich ihrem jeweiligen Seil zu, fassen es und ziehen daran. *Unten rechts:* Cini hat ihren Blick erneut nach oben gewendet. Benda und Bens ziehen an ihrem jeweiligen Seil. Die Klappen sind bereits so weit hoch gezogen, dass das darauf liegende Futter im nächsten Moment herunterfallen wird.

Cini

Cini war nach dem Öffnen des Schiebers gewöhnlich als Erste am Aufbau, sprang aus vollem Lauf an eines der Seile und biss während des Sprungs hinein (Abb. 135). Nach der Landung ließ Cini das Seil los, drehte sich um und beobachtete meist Benda und Bens, die ihr unmittelbar folgten, inzwischen die Apparatur erreicht hatten und nun ihrerseits an den Seilen zogen. Dabei stand oder saß Cini meist zwischen dem Träger der Testapparatur und dem rechten Seil. Hin und wieder ergriff sie in der Folgezeit auch selbst das Seil und zog. Ihr Ziehen in den Tests erfolgte wie schon im Training recht „hektisch“ und folgte dem Alles-oder-Nichts-Prinzip: Cini fasste das Seil, oft im Sprung, und hingte sich für einen Moment mit ihrem ganzen Körpergewicht daran. Oft hielt sie das Seil dabei jedoch nicht richtig fest, so dass es ihr durch die Zähne glitt. Nach der Landung und dem gleichzeitigen Loslassen des Seils schaute sie gewöhnlich abwechselnd zu der zur Seilseite gehörigen Klappe hinauf sowie auf den Boden darunter.



Abb. 135: Cini erreicht nach dem Teststart als Erste die Testapparatur und springt aus vollem Lauf an das Seil, um anschließend hineinzubeißen und sich mit ihrem vollen Körpergewicht daran zu hängen.

Dagi

Anders als die anderen Hunde betrat Dagi das Testgehege niemals. Sie hielt sich fast stets in einer Hundehütte im angrenzenden Gehegeteil auf (Abb. 136). Nur selten verließ sie diese und kam bis zur Schieberöffnung zum Testabteil vor, um von dort aus das Geschehen am Versuchsaufbau zu beobachten. Oft erfolgte jedoch binnen kurzem ein Angriff der anderen Hunde auf Dagi, die sich daraufhin sofort in die Hundehütte zurückzog.



Abb. 136: Dagi in der Hundehütte, die sie während der Beobachtungen fast nie verließ.

Dom

Dom folgte den übrigen Tieren in der Regel sofort in das Testgehege, hielt sich jedoch überwiegend in einem Abstand von 3 – 6 m zur Testapparatur auf und beobachtete von dort aus die anderen Hunde (Abb. 127). Nur wenn diese sich längerfristig von den Seilen abgewandt hatten, ging er selbst zur Testapparatur und zog an den Seilen. Seine Ziehtechnik entsprach wie diejenige Cinis dem Alles-oder-Nichts-Prinzip. Üblicherweise sprang Dom an das Seil, biss im Sprung hinein und hingte sich mit seinem ganzen Gewicht daran (Abb. 137). Nachdem er gelandet war und das Seil losgelassen hatte, suchte er den Boden unter der korrespondierenden Klappe ab. Näherte sich einer der anderen Hunde, zog Dom sich wieder einige Meter von der Testapparatur zurück und beobachtete die Vorgänge an derselben.



Abb. 137: Dom springt an das linke Seil, um hineinzubeißen und sich mit seinem vollen Körpergewicht daran zu hängen. Cini beobachtet ihn dabei.

Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen

Deutliche individuelle Unterschiede im Verhalten der Hunde während der Tests wurden auch in Hinblick auf die Anwesenheit bei Ziehereignissen ihrer Artgenossen sichtbar (Abb. 138). Bei 81,1% aller Ziehereignisse und damit bei weitem am häufigsten hielt sich Cini in einem Bereich von 4 m um die Testapparatur auf und beobachtete die Vorgänge am Seil. Gut die Hälfte (56,3%) aller Ziehereignisse sahen Benda in der Nähe der Apparatur. Bens folgte als Beobachter bei Ziehereignissen erst mit deutlichem Abstand und war nur bei 30,1% aller Ziehereignisse eines anderen Hundes im Umkreis des Versuchsaufbaus zu finden. Mit nur 6,8% beobachtete Dom noch einmal weitaus seltener aus einem Abstand von höchstens 4 m die Vorgänge an den Seilen. Er hielt meist eine Distanz von 5 – 6 m zur Testapparatur und seinen Artgenossen ein. Dagi war bei Ziehversuchen dagegen niemals anwesend. Sie hielt sich während des gesamten Beobachtungszeitraums fast ausschließlich in einer der Hütten im angrenzenden Gehegeabschnitt auf.

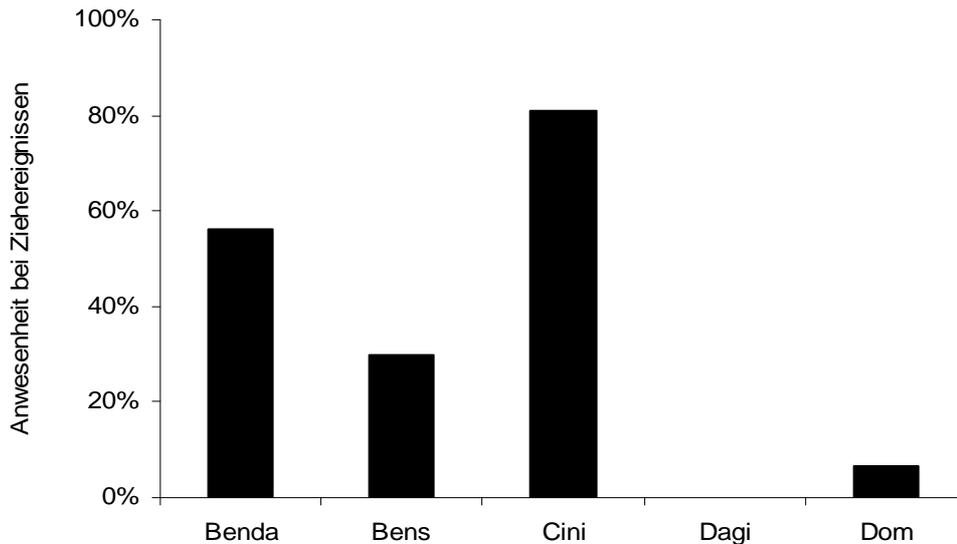


Abb. 138: Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen.

Ziehbeteiligung

Wie aus der Beschreibung des individuellen Verhaltens in Bezug auf die Testapparatur hervorgeht, beteiligten sich die einzelnen Hunde in sehr unterschiedlichem Maße am Ziehen. Betrachtet man die Verteilung der Ziehereignisse auf die Individuen (Abb. 139), so ist zu erkennen, dass Bens von allen Hunden mit 59,0% aller Ziehereignisse am weitaus häufigsten zog, während auf Benda mit 24,6% etwa ein Viertel aller Ziehereignisse entfielen. Cini war in 14,6% der Fälle, und damit am dritthäufigsten, das ziehende Tier. Weitaus seltener zog mit 1,9% Dom an einem der Seile. Dagi betrat während der Kooperationstests das Testabteil nicht, und zog demzufolge niemals am Seil.

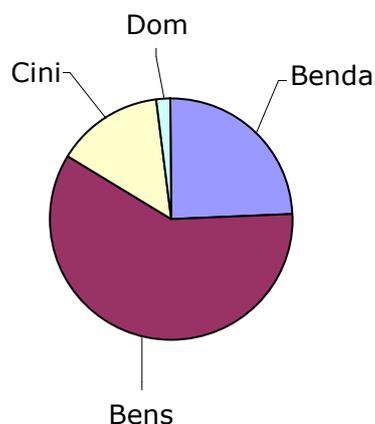


Abb. 139: Verteilung aller Ziehereignisse auf die Individuen.

In der zeitlichen Entwicklung (Abb. 140) fiel auf, dass Benda von der ersten bis zur vierten Dekade mit 181, 156, 164 bzw. 130 Ziehereignissen etwa gleichbleibend häufig zog, in der fünften Dekade jedoch kein einziges Ziehereignis für sie zu verzeichnen war. Dies spiegelt die im vorhergehenden Abschnitt beschriebenen Veränderungen im Verhalten der Hunde vom 39. auf den 40. Testtag wider.

Auch in Bens' Ziehverhalten fand sich zeitgleich eine starke Veränderung. Nach 522 Ziehereignissen in der ersten Dekade zog er in der zweiten nicht einmal halb so häufig (250 Mal). In der dritten und vierten Testdekade lag der Wert mit 347 bzw. 329 Mal wieder deutlich höher. Demgegenüber besonders auffallend war die mit 66 Mal äußerst geringe Ziehhäufigkeit Bens' in der letzten Dekade.

Demgegenüber steht die Entwicklung im Ziehverhalten sowohl Cini als auch Doms. Während sich Cini in der ersten Dekade noch sehr stark am Ziehen beteiligt hatte und dort mit 234 Mal sogar deutlich häufiger zog als Benda (181 Mal), nahm ihre Beteiligung in der Folge sehr stark ab auf 25 bzw. 47 Mal in der zweiten bzw. dritten Dekade. In der vierten Dekade zog sie sogar nur sieben Mal, bevor sie in der letzten Dekade, in der für Benda und Bens die wenigsten Ziehereignisse zu verzeichnen waren, mit 61 Ziehereignissen ihren zweithöchsten Wert erreichte.

Dom zog in den ersten beiden Dekaden mit sechs bzw. vier Mal nur sporadisch, in den beiden folgenden Dekaden überhaupt nicht. Erst in der letzten Dekade, in der Benda und Bens der Testapparatur überwiegend fernblieben, war er mit 39 Ziehereignissen maßgeblich beteiligt.

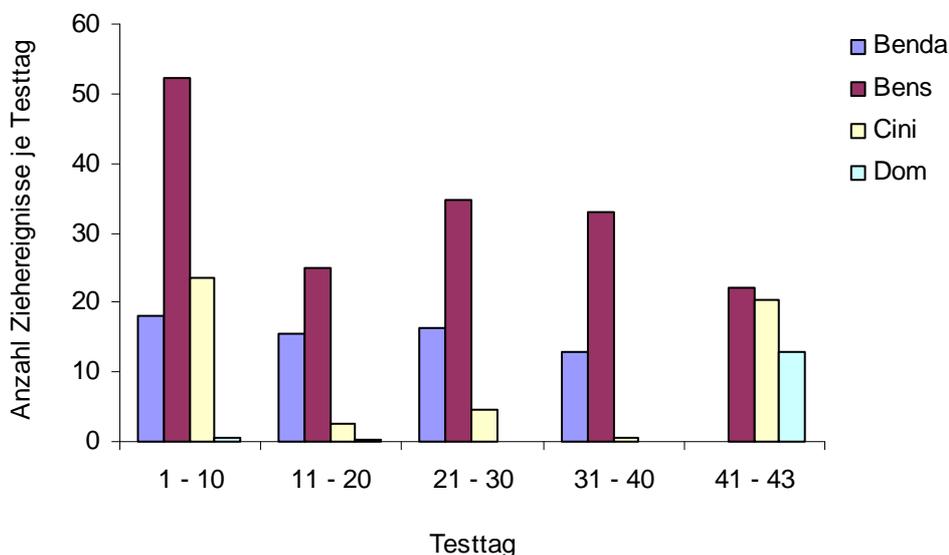


Abb. 140: Verteilung der Ziehereignisse je Testtag (arithmetischer Mittelwert) auf die Individuen im Verlauf der Testreihe.

Kooperationspartner

Überblick

Da die Hunde in der Gruppe getestet wurden und alle Tiere über die grundlegenden nötigen Fertigkeiten für die Kooperation im Test (Ziehen am Seil) verfügten, waren theoretisch stets alle Kombinationen kooperierender Partner möglich. Tatsächlich ergab sich jedoch eine gänzlich andere Verteilung, die sich höchst signifikant von einer Gleichverteilung unterschied (Kolmogorov-Smirnov-Test; $Z = 8,818$; $p < 0,001$) (Abb. 141). Von den insgesamt 341 kooperativen Erfolgen entfielen 336 (98,5%) auf die Paarung Benda und Bens. Lediglich drei Erfolge (0,9%) waren für gemeinsame Ziehversuche von Benda und Cini zu verzeichnen, während die verbleibenden zwei Kooperationen zwischen Bens und Cini erfolgten. Keine der anderen möglichen Kombinationen traten auf. So waren weder Dom noch Dagi an kooperativen Erfolgen beteiligt. Da diese beiden Tiere den Bereich um die Testapparatur äußerst selten bzw. gar nicht betraten, wenn die anderen Hunde sich dort aufhielten, war diese mangelnde Beteiligung an kooperativen Ereignissen die logische Konsequenz.

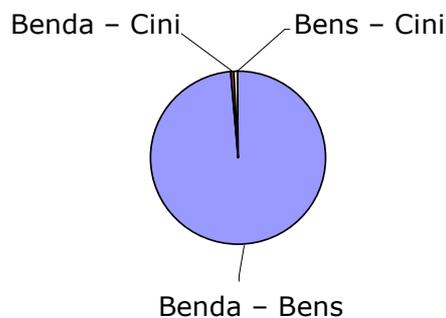


Abb. 141: Verteilung aller Erfolge auf die Dyaden. Andere als die dargestellten Kombinationen traten nicht auf.

Zeitliche Entwicklung

Betrachtet man die zeitliche Entwicklung der Verteilung der Kooperationen (Abb. 142), so ist festzustellen, dass die Kooperationen, an denen Cini beteiligt war, ausnahmslos in der ersten Testdekade auftraten. Sie erfolgten am zweiten, vierten und neunten Testtag. Ab dem zehnten Testtag kooperierten ausschließlich Benda und Bens. Kooperationen, an denen Dagi oder Dom beteiligt waren, kamen nicht vor.

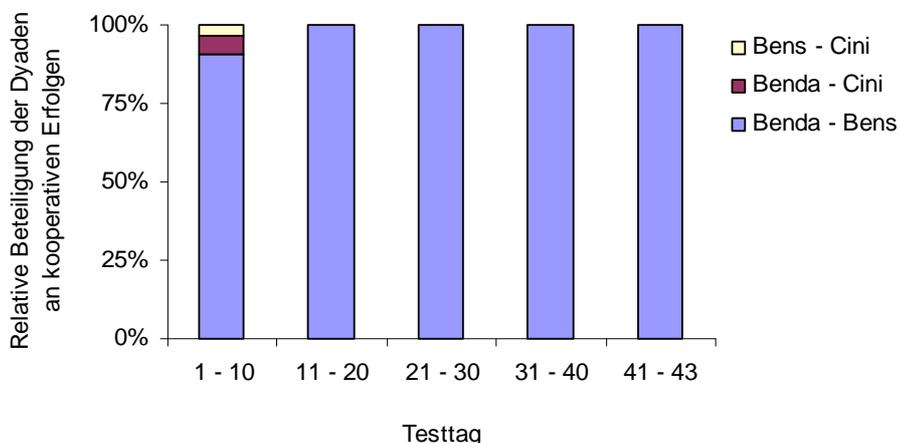


Abb. 142: Verteilung der Erfolge auf die kooperierenden Partner im Verlauf der Testreihe. Dargestellt sind alle Erfolge innerhalb einer Dekade als 100%. Andere als die dargestellten Kombinationen traten nicht auf.

Kooperation zwischen Bens und Cini

Zwei Mal, und damit am seltensten, kooperierten Bens und Cini an der Testapparatur. Beide Male entstanden die Erfolge recht unvermittelt, nachdem zuvor vor allem Bens und Benda an den Seilen aktiv gewesen waren, einander dabei wechselseitig beobachtend. Die nachfolgenden Beschreibungen sollen einen Eindruck der Abläufe vermitteln.

Einzelfallbeschreibung 3 (4. Testtag): Zunächst zieht Bens mehrmals links, während Benda und Cini ihn beobachten bzw. zum Balken hinaufschauen. Anschließend steht Benda auf und geht zum Seil, fasst aber erst und zieht, als Bens losgelassen hat. Bens und Cini beobachten ihr Ziehen. Im Folgenden ziehen Benda und Bens im Wechsel, sich gegenseitig beobachtend, Cini sitzt daneben und beobachtet ebenfalls. Nach einer kurzen Ziehpause geht Bens zum rechten Seil, Cini steht auf und geht an das linke Seil. Die beiden bewegen sich voneinander weg, ihr Blick ist auf ihr jeweiliges Seil gerichtet, und in einer fließenden Bewegung, ohne sichtbaren Blick zum jeweils Anderen, fassen und ziehen sie gleichzeitig und sind erfolgreich.

Einzelfallbeschreibung 4 (9. Testtag): Benda und Bens ziehen abwechselnd, tauschen dabei mitunter die Seiten und beobachten sich gegenseitig, während Cini sie beide beobachtet. Bendas Beteiligung nimmt immer mehr ab. Einmal beginnt Bens in dem Moment zu ziehen, als Benda gerade das Seil losgelassen hat. Benda und Cini entfernen sich aus dem Testareal, sind aber kurz darauf wieder da. Benda sieht Bens beim Ziehen zu, und als er das Seil loslässt, fasst und beißt sie darauf, zieht aber nicht daran. Gleich darauf wechselt Benda zum anderen Seil, beißt auch darauf, lässt aber sofort wieder los und beobachtet Bens, der gleichzeitig mit ihr fasste und jetzt zieht, um nach etwa drei Sekunden loszulassen. Nun steht Cini, die bisher sitzend beobachtete, auf und zieht rechts. Wenige Sekunden darauf zieht Bens links. Beide wechseln die Seiten. Cini zeigt Fass-Intention links, wirft dann einen kurzen Blick (< 1 s) zu Bens, der rechts zieht, bevor sie selbst links fasst und zieht, was zum Erfolg führt.

Kooperation zwischen Benda und Cini

Mit insgesamt drei Erfolgen waren Benda und Cini etwas erfolgreicher als Bens und Cini. Bemerkenswert ist, dass die beiden allerersten Erfolge der Schäferhunde zwischen diesen beiden Tieren stattfanden. Mit jeweils mehr als sechs, vier bzw. sieben Minuten dauerte es bis zu ihren Erfolgen verhältnismäßig lange, mit vielen Einzelhandlungen vor der schließlich zum Erfolg führenden gemeinsamen Aktion. Die folgenden Beschreibungen sind daher leicht gekürzt.

Einzelfallbeschreibung 5 (2. Testtag): Zunächst ziehen wechselnd Bens und Cini, seltener auch Benda. Typisch für alle drei Hunde ist, dass sie sich gegenseitig beobachten und dafür auch eigene Aktivitäten am Seil unterbrechen. Wenn sich also zwei Hunde in einer für die erforderliche Kooperation aussichtsreichen Position befinden, kommt es immer wieder vor, dass die Aktivitäten am Seil des einen dazu führen, dass der andere, der seine Aufmerksamkeit gerade auf das andere Seil gerichtet hat, etwa Fass-Intentionen zeigt, sich von „seinem“ Seil ab- und dem anderen Hund zuwendet. Erst wenn Ziehen des beobachteten Hundes keinen Erfolg bringt, wendet sich das beobachtende Tier wieder „seinem“ Seil zu, was nun wiederum andere Hunde ablenkt. Trotzdem kommt es mehrmals auch zu gleichzeitigem Ziehen zweier Hunde, wobei aber einer der beiden das Seil meist loslässt, bevor die Klappen mit der darauf liegenden Belohnung bewegt werden.

Eine ganze Zeitlang zieht nur Cini an den Seilen, während Benda und Bens sie beobachten. Benda sitzt dabei neben dem linken Seil und greift wiederholt danach,

ohne es aber zu fassen. Schließlich fasst sie das Seil und zieht im Sitzen, gleichzeitig fasst Cini rechts und zieht, aber im selben Moment lässt Benda los. Etwa zehn Sekunden später spielt sich der gleiche Ablauf erneut ab. Dann zieht Benda noch einmal allein. Cini verlässt gemeinsam mit Bens den Testbereich, während Benda auf „ihrem“ Seil kaut. Kurz darauf, Benda kaut noch immer, kommt Cini wieder, läuft an Benda vorbei und zu ihr blickend zum Seil rechts, springt dort an das Seil und zieht. Benda hält nun „ihr“ Seil fest, und Cini zeigt ein für ihre individuelle Ziehtechnik ungewöhnliches Ziehen: Anstatt wie sonst an das Seil zu springen und sich weniger als eine Sekunde lang mit ihrem gesamten Körpergewicht daran zu hängen, fasst sie das Seil, zieht etwa zwei Sekunden lang und verstärkt den Zug dann noch einmal, was schließlich zum Erfolg führt.

Einzelfallbeschreibung 6 (2. Testtag): Bei Testbeginn beschnuppern Benda, Bens und Cini zunächst den Boden im Bereich der Beobachtungshütte. Nach ca. zehn Sekunden ist Benda als Erste am Versuchsaufbau und beißt aufs Seil. Nun kommt Cini hinzu, nimmt Benda das Seil ab und zieht, Benda beobachtet sie. Dann wechselt Cini auf die rechte Seite und zieht dort, während Benda das linke Seil fasst, aber erst zu ziehen beginnt, als Cini bereits wieder losgelassen hat. Dabei werden die sehr unterschiedlichen Ziehtechniken der beiden Hündinnen deutlich: ruhig und kontrolliert bei Benda, hektisch bei Cini. Anschließend verlässt Cini gemeinsam mit Bens, der bisher beobachtet hat, den Testbereich. Benda bleibt allein zurück und zieht mehrfach.

Nach einer Weile kommt Cini wieder, läuft zunächst auf Benda zu, dann aber im Bogen zum anderen Seil, ein Bild, das dem Vorspann zum ersten Erfolg sehr ähnlich ist. Während Benda links zieht, springt Cini an das rechte Seil, zieht aber, ihrer individuellen Ziehtechnik entsprechend, nicht lang bzw. kräftig genug, so dass die Klappen nur leicht angehoben werden. Daraufhin entfernt sich Cini wieder, und Benda, nun wieder allein, zieht mehrmals.

Cini kommt kurz darauf zurück, läuft auf Benda zu, guckt hoch, dreht sich von ihr weg und zu Bens, wendet sich dann wieder zum Seil und zieht einmal allein. Benda und Cini zeigen nacheinander Fass-Intentionen, werden aber abgelenkt durch Bens' Grabaktivitäten am Rande. Cini verlässt das Testareal, während Benda zum Seil geht, kurz darauf beißt und sich dann neben dem Seil hinsetzt. Cini kommt wieder und zieht mehrfach auf beiden Seiten, wobei Benda sich ein Mal in Reichweite des freien Seiles befindet, sonst auf der gleichen Seite wie Cini. Schließlich legt Benda sich hin und ihren Kopf auf den Vorderbeinen ab. Als Bens beim Graben den Sand in ihre Richtung schaufelt, steht Benda sofort auf und schnappt nach dem fliegenden Sand. Derweil verlässt Cini den Testbereich erneut, kommt aber sofort zurück. Benda sitzt inzwischen neben einem der Seile. Nachdem Cini einmal an einem der Seile gezupft hat, steht Benda auf und zieht, Cini steht beobachtend neben ihr. Während Benda noch immer zieht, geht Cini, wiederholt innehaltend und zu Benda zurückschauend, auf das linke Seil zu und zieht, was zum Erfolg führt.

Einzelfallbeschreibung 7 (4. Testtag): Wie fast immer ist Cini als Erste am Versuchsaufbau und stupst im Vorbeilaufen an das rechte Seil. Bens und Benda folgen ihr trabend auf dem Fuße. Vor allem zieht Bens, mehrmals die Seite wechselnd, dazwischen wenige Male Benda und Cini, meist jedoch beobachten sie den Rücken bei seinen Ziehversuchen. Zweimal ziehen Benda und Bens fast gleichzeitig, einmal Cini und Bens, jedoch lässt jeweils einer los, bevor der andere sein Seil unter Spannung gebracht hat. Mehrfach stehen zwei Hunde nebeneinander an einem Seil, wobei einer von ihnen zieht. Nach gut drei Minuten verlassen Benda und Bens das Testareal. Cini zieht derweil allein.

Bens kehrt zurück und zieht erneut, Cini ebenfalls, dabei beobachten sie sich gegenseitig. Beide ziehen gleichzeitig, aber Bens lässt los, bevor das Futter freigesetzt wird. Benda kommt ebenfalls wieder und zeigt mehrfach Fass-Intentionen, bevor sie auf das Seil beißt, es aber gleich wieder loslässt. Bens und einige Male Cini ziehen. Benda und Bens ziehen gleichzeitig, aber offenbar nicht kräftig genug.

Bens und Cini ziehen nacheinander am Seil rechts. Nun gut sieben Minuten nach Testbeginn zieht Benda rechts, während Cini zunächst einen großen Bogen von der Testapparatur weg zurück auf die linke Seite schlägt und dort dann an das Seil springt, wodurch die Klappen ausgelöst werden und das Futter herunterfällt.

Kooperation zwischen Benda und Bens

Der Großteil der Kooperationen entfiel auf Benda und Bens. Zu Beginn der Tests zogen sowohl diese beiden Hunde als auch Cini immer wieder an den Seilen. Dabei beobachteten sich die Tiere oft gegenseitig. Aktivitäten eines Hundes am Seil lenkten die Aufmerksamkeit eines anderen Hundes auf sich, selbst wenn dieser andere Hund gerade selbst im Begriff war, nach „seinem“ Seil zu greifen (vgl. Einzelfallbeschreibung 5). Es kam aber durchaus auch zu parallelen Aktionen zweier Hunde an den Seilen.

Einzelfallbeschreibung 8 (3. Testtag): *Zunächst ziehen Bens und Cini mehr oder weniger abwechselnd und mehrfach die Seite tauschend. Dabei beobachten sie sich oft gegenseitig, wenden sich aber auch gleichzeitig je einem der Seile zu und fassen danach oder ziehen daran, letzteres jedoch nicht simultan. Eine Zeitlang zieht Bens immer wieder, während ihn Benda liegend und Cini sitzend beobachten. Bens setzt sich, und nun zieht Cini, derweil sich Bens erst abwendet und sie dann gemeinsam mit Benda beobachtet. Cini entfernt sich vom Versuchsaufbau. Benda, die bisher gelegen hat, erhebt sich und zieht mehrmals auf beiden Seiten. Nachdem Cini zurück ist, zieht sie einmal gleichzeitig mit Benda, aber ihr Ziehen ist zu kurz, als dass es zu einem Erfolg käme. Nachdem Benda losgelassen hat, zieht Bens, dann wieder Benda. Bens und Cini beobachten sie, bevor Bens zum freien Seil geht, mit Benda gemeinsam zieht und so den Erfolg herbeiführt.*

Einzelfallbeschreibung 9 (3. Testtag): *Wie üblich als Erste an der Testapparatur, springt Cini einmal an das Seil, Benda und Bens folgen ihr auf dem Fuße. Bens zieht links, dabei stehen Benda und Cini mehr oder weniger neben ihm. Als er loslässt, gehen beide Hündinnen zum rechten Seil, Benda versucht zu fassen, aber Cini fasst und zieht, wobei Benda und Bens sie beobachten. Gleich danach zieht Bens, während Benda simultan das andere Seil fasst, aber da sie das Seil nur festhält, reicht Bens' Zug für einen Erfolg nicht aus. Bens lässt los, und nun erst fängt Benda an zu ziehen. Als Benda loslässt, beginnt wiederum Bens zu ziehen. Dabei beobachten Benda und Bens sich gegenseitig, Cini beobachtet sie ebenfalls.*

Nun stehen Benda und Cini neben dem rechten Seil und beobachten Bens beim Ziehen, hinterher zieht Cini unter Beobachtung der anderen. Anschließend fasst Benda das Seil und zieht recht lange, während Bens sitzend zu ihr sieht, dann hoch zum Balken blickt und wegschaut. Als das Geräusch des über die Rollen gleitenden Seiles zu hören ist, steht er auf, blickt noch einmal hoch, fasst das Seil und zieht, was zum Erfolg führt.

Einzelfallbeschreibung 10 (3. Testtag): *Cini erscheint als Erste an der Testapparatur und zieht im Vorbeigehen rechts, Benda und Bens folgen direkt hinter ihr. Bens geht geradewegs an das linke Seil und zieht, Benda beobachtet ihn von der anderen Seite aus, Cini beobachtet ebenfalls. Während Bens noch zieht, versucht Benda mit hochgerecktem Kopf unter dem anderen Seil stehend, selbiges zu fassen. Bens macht eine kurze Ziehpause und kaut, nun hat Benda das Seil im Maul und zieht rückwärts gehend. Nach ihrem ersten Schritt geht auch Bens ziehend rückwärts, bis die Klappen steil genug stehen, um das Futter freizusetzen.*

Während die Tests zu Beginn der Testreihe noch relativ lange gedauert hatten, waren sie im weiteren Verlauf der Testreihe meist deutlich kürzer. Abgesehen von den anfänglichen Tests dauerten die Versuche selten länger als eine Minute, mitunter kam

es bereits nach wenigen Sekunden zum Erfolg. Ein solches Beispiel schildert die Einzelfallbeschreibung 11.

Bendas Verhalten war dadurch gekennzeichnet, dass sie das Seil oft nur fasste und es festhielt, ohne zu ziehen. Hatte an diesem Seil bereits zuvor Bens oder sie selbst gezogen und zog Bens nun gleichzeitig auf der anderen Seite, reichte dies für einen Erfolg aus. Saß jedoch die Seilklemme auf Bendas Seite weit oben, genügte Bens' Ziehen allein nicht, um die Klappen anzuheben, und ein Erfolg blieb aus.

Recht charakteristisch für beide Hunde war zudem ein häufiger Seitenwechsel, eingeleitet durch Bens. Dieser zog meist nur kurz an einem der Seile und lief dann rasch zum anderen Seil. Benda wechselte dann ebenfalls oft die Seite, war meist jedoch nicht so schnell wie Bens. Da sie zudem das Seil oft nur hielt, ohne daran zu ziehen, blieben die Aktionen häufig erfolglos. Mitunter wechselte Benda die Seite allerdings nicht mit Bens, sondern wartete an dem Seil, an dem er gerade zog und übernahm das Seil von ihm. Nun reichte auch ein Festhalten ihrerseits, um zum Erfolg zu kommen. Beispiele für diese Verhaltensweisen enthalten die Einzelfallbeschreibungen 12 und 13.

Einzelfallbeschreibung 11 (18. Testtag): *Cini erreicht den Versuchsaufbau wie fast immer als Erste, läuft unter dem rechten Seil hindurch und nimmt eine Position mittig zwischen den beiden Seilen etwa einen Meter hinter dem Versuchsaufbau ein. Benda und Bens folgen Cini auf dem Fuß, Bens läuft auf sie zu und um sie herum, während Benda zum linken Seil läuft und darauf beißt. Sie lässt es los und guckt nach rechts, wo Bens gerade auf das Seil zugeht. Während Bens rechts fasst, wendet sich Benda wieder „ihrem“ Seil zu und fasst ebenfalls. Bens zieht, Benda gleich darauf ebenfalls, womit der Test nach nur zwölf Sekunden erfolgreich endet.*

Einzelfallbeschreibung 12 (19. Testtag): *Cini galoppiert als Erste heran, ihr folgen Benda und Bens, die sich nebeneinander stehend dem linken Seil zuwenden. Benda versucht vergeblich, es zu fassen. Derweil zieht Cini am rechten Seil, Benda und Bens wenden sich ihr zu, beobachten und gehen simultan auf die rechte Seite. Bens zieht sehr kurz am Seil, Benda und Cini beobachten ihn dabei. Anschließend wechselt Bens sofort die Seite, während Benda nach dem frei gewordenen, noch schwingenden Seil schnappt, es aber verfehlt und sich nun hinsetzt. Bens zieht links, Cini beobachtet. Benda steht sofort wieder auf und fasst das rechte Seil, hält es aber nur fest, ohne zu ziehen. Bens wechselt nach seinem Ziehen sofort die Seite, und auch Benda lässt los und wechselt an das nun freie Seil. Bens fasst und zieht, Benda fasst nach mehreren erfolglosen Versuchen ebenfalls, hält aber wieder nur, so dass nichts geschieht. Bens verstärkt durch Heranziehen des Kopfes noch einmal den Zug, dann lässt er los und wechselt wiederum die Seite. Gleich darauf lässt auch Benda los und geht zum rechten Seil. Bens fasst und zieht, Benda versucht mehrmals vergeblich, das Seil zu fassen. Inzwischen lässt Bens los, steht kurz neben dem Seil und beobachtet Benda. Diese hat inzwischen das Seil gefasst und hält es fest, den Blick nach oben gerichtet. Bens wendet sich nach etwa einer Sekunde zum linken Seil. Noch bevor er es fasst, beginnt Benda zu ziehen, woraufhin Bens den Kopf nach oben richtet, bevor er sich wieder dem Seil zuwendet, es einmal verfehlt, es im zweiten Versuch fasst und nun ebenfalls zieht, was zum Erfolg führt.*

Einzelfallbeschreibung 13 (38. Testtag): *Benda und Bens haben unter mehrfachem Seitenwechsel wiederholt am Seil gezogen bzw., im Falle Bendas, dieses häufig nur festgehalten. Nun geht Benda zu Bens an das linke Seil, Bens fasst und zieht, während Benda abwartend neben ihm steht. Als Bens das Seil loslässt und zum rechten Seil geht, fasst Benda das freigegebene Seil beim Zurückschwingen und hält es, von Bens weggedreht stehend, fest, während jener, gleichfalls von ihr abgewendet, sein Seil fasst und zieht, wodurch das Futter freigegeben wird.*

3.2.2. Sozialstruktur

Überblick über das Sozialverhalten innerhalb der Gruppe

Aus den Aufzeichnungen zum Sozialverhalten der Deutschen Schäferhunde gingen insgesamt 835 dyadische Interaktionen in die Auswertung ein.

Häufigkeit der Funktionskreise in der gesamten Gruppe

Innerhalb der gesamten Gruppe dominierte das sozio-negative Verhalten die Interaktionen deutlich. Mit 71,0% gehörten ihm nahezu drei Viertel aller Interaktionen an (Abb. 143), wobei der überwiegende Anteil von 61,6% auf Imponierverhalten entfiel, während nur 9,4% dem rein agonistischen Kontext angehörten. Hierbei ist jedoch zu erwähnen, dass der Übergang vom Imponierverhalten zur Agonistik bei den Schäferhunden fließend war. Der nach dem Imponierverhalten zweithäufigste Funktionskreis war mit 12,6% der zugeordneten Interaktionen die Soziale Annäherung. Mit einigem Abstand folgten darauf etwa gleich häufig Submission (7,4%) und Spiel (7,0%). Sexualverhalten machte 2,0% aller Interaktionen aus und spielte damit eine untergeordnete Rolle.

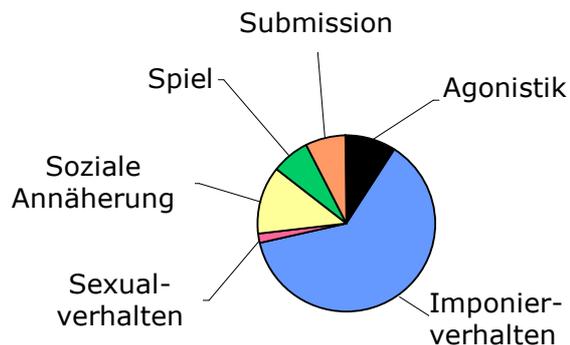


Abb. 143: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise innerhalb der gesamten Gruppe.

Verteilung der Initiativen zur Interaktion

An den Initiativen zur Interaktion beteiligten sich die Individuen in sehr unterschiedlichem Maße (Abb. 144). Während Bens mehr als die Hälfte (56,7%) anbahnte, initiierte Dagj mit gerade 5 Interaktionen (0,6%) am seltensten Verhaltensauftritte gegenüber anderen Hunden. Cini war mit 32,7%, und damit ebenfalls weit über dem Mittelwert, zweithäufigster Initiator nach Bens. Weitaus seltener begannen Dom (7,3%) und Benda (2,7%) Interaktionen.

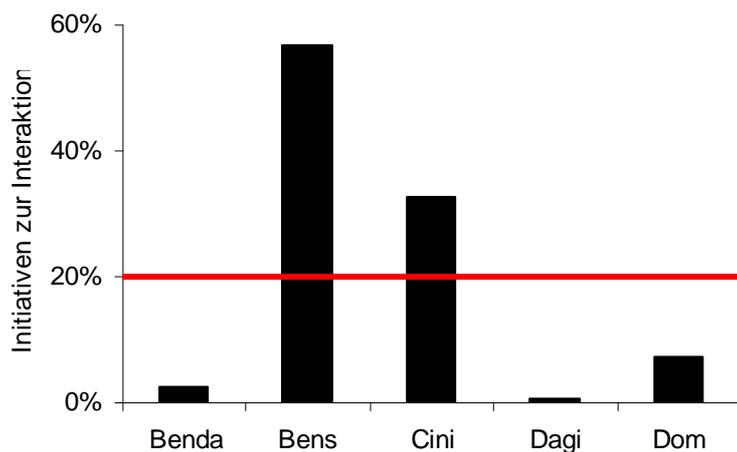


Abb. 144: Verteilung der Initiativen zur Interaktion auf die Individuen. Die rote Linie kennzeichnet den Erwartungswert.

Beteiligung der Dyaden an den Interaktionen

Ein noch differenzierteres Bild ergibt die Betrachtung der Beteiligung der einzelnen Dyaden an den Interaktionen (Abb. 145). Mit Abstand am häufigsten war die Dyade Bens – Dom zu notieren (38,0%), mehr als doppelt so oft wie die folgende Kombination Bens – Cini mit 16,0%. Die Dyaden Cini – Dagi, Benda – Bens und Benda – Cini traten mit 12,6%, 12,1% bzw. 10,1% etwa gleich häufig auf und lagen knapp oberhalb des Erwartungswertes von 10%. Deutlich darunter lagen die übrigen Dyaden: Cini – Dom 5,3%, Dagi – Dom 2,8%, Benda – Dom 1,7% und Bens – Dagi 1,4%. Zwischen Benda und Dagi war im gesamten Auswertungszeitraum keine einzige Interaktion zu beobachten.

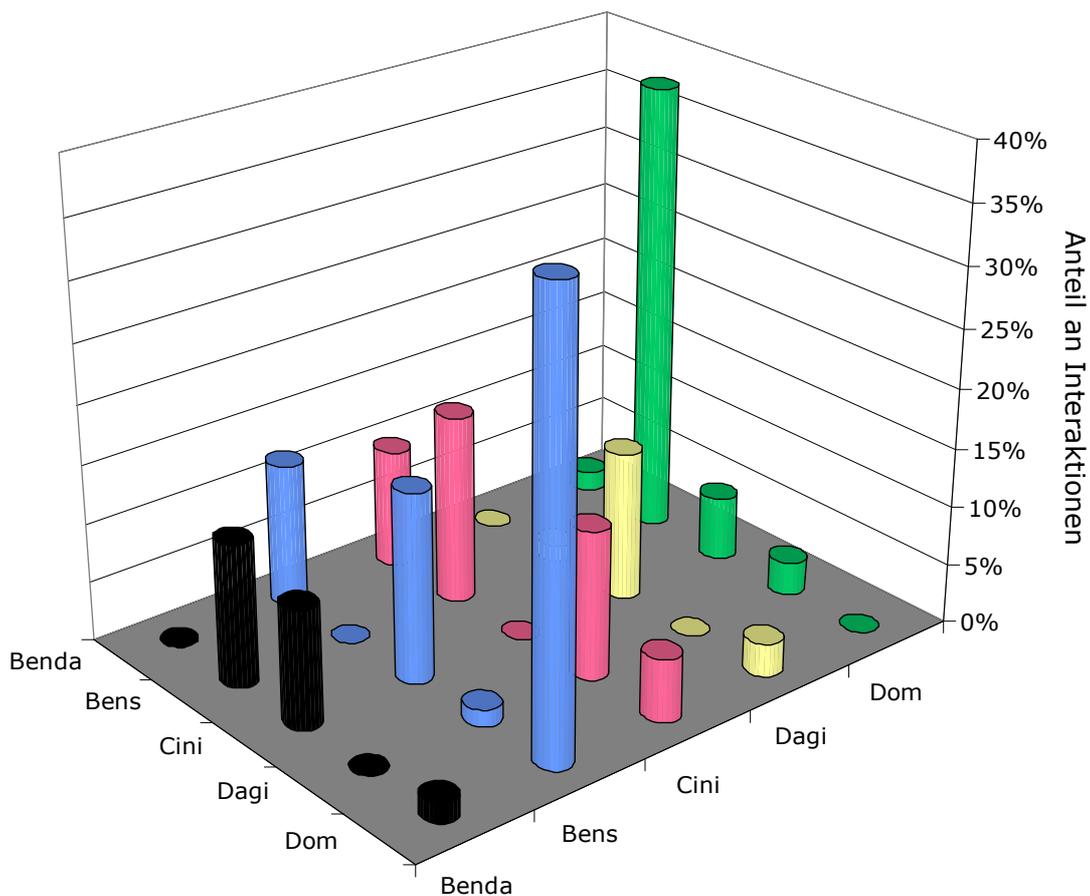


Abb. 145: Verteilung der Interaktionen auf die Dyaden.

Charakterisierung der sozialen dyadischen Beziehungen

Benda und Bens

Funktionskreise

Die Dyade Benda – Bens war mit 95 Interaktionen (12,1%) die vierthäufigste. Im Vergleich zu der Verteilung der Funktionskreise innerhalb der gesamten Gruppe trat zwischen den beiden Geschwistern agonistisches Verhalten mit 26,3% deutlich häufiger auf als im Durchschnitt (Abb. 146). Imponierverhalten war mit etwa der Hälfte aller Interaktionen (50,5%) der häufigste Funktionskreis, lag aber etwas unter dem Gruppendurchschnitt. Submission war mit 13,7% fast doppelt so häufig wie im Gruppenmittel. Demgegenüber waren Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung mit 8,4% relativ gesehen weniger bedeutend. Zwischen Benda und Bens war keinerlei Spiel zu verzeichnen.

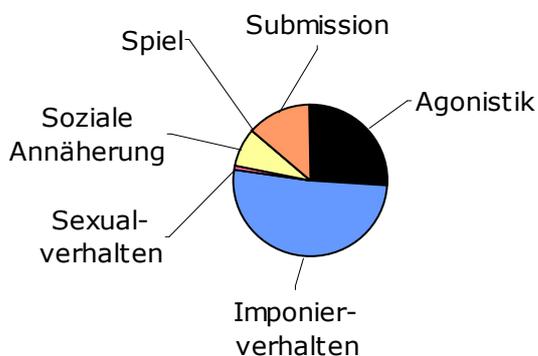


Abb. 146: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Benda – Bens.



Abb. 147: Bens (oben) drückt Benda mit seinem Körpergewicht zu Boden. Benda hat den Schwanz eingeklemmt und liegt mit leicht geöffnetem Maul seitlich auf dem Boden.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Der Beginn der Interaktionen zwischen Benda und Bens ging mit 94,4% fast ausschließlich von Bens aus (Abb. 148). Seine Initiativen waren meist imponierend (*Verbellen* in Imponierhaltung, *Runterdrücken* (Abb. 147)), oder agonistisch (*Fixieren*, *T-Stellung*). Benda reagierte normalerweise mit submissivem (*Sich-Kleinmachen*, *Auf-den-Rücken-Rollen*) oder defensivem Verhalten (*Defensives Drohen*, *Schnappen*). Interaktionen, die durch Bendas Verhalten entstanden (5,6%), begannen meist mit geduckter Lokomotion ihrerseits in der Nähe von Bens. Darauf reagierte dieser mit Imponierverhalten (*T-Stellung*) oder spielerischem Verhalten (*Spielerisches Über-den-Rücken-Beißen*), das anschließend häufig in aggressives Verhalten umschlug. Diese Verhaltensmuster waren insgesamt typisch für Interaktionen zwischen diesen beiden Tieren. Meist zeigte Bens imponierendes oder aggressives Verhalten, beides oft mit Tendenz zum Spiel, was von Benda jedoch nie mit Spiel beantwortet wurde. Stattdessen reagierte sie zunächst meist mit *Erstarren* oder *Sich-Kleinmachen*, bevor ihr Verhalten bei stärkerer oder längerer Bedrängung durch Bens in defensives Verhalten überging. Beendet wurden die Interaktionen meist seitens Bens' (73,7%) (Abb. 149), vornehmlich durch Distanzvergrößerung. Versuchte Benda ihrerseits, die Distanz zu vergrößern und die Interaktion abubrechen, folgte ihr Bens normalerweise und setzte sein voriges Verhalten verstärkt fort. So beendete Benda lediglich 5,3% der Interaktionen. Etwa jede fünfte Interaktion (21,1%) wurde durch ein hinzukommendes Tier beendet. In den meisten Fällen mischte sich dabei Cini ein.

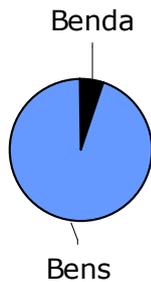


Abb. 148: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Benda – Bens.

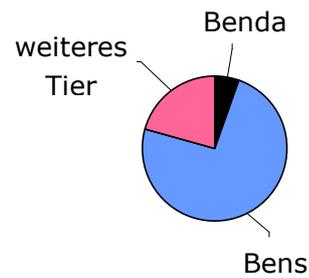


Abb. 149: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Benda – Bens.

Dominanzverhalten

In den Interaktionen zwischen Benda und Bens wurde Dominanzverhalten ausschließlich von Bens gezeigt (Abb. 150). Dabei handelte es sich meist um *Fixieren* oder *Wegverstellen*. Auf beide Verhaltensweisen folgte, unabhängig von Bendas Reaktion, meist agonistisches Verhalten von Seiten Bens'.

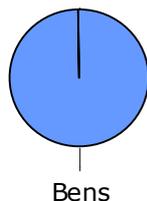


Abb. 150: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Benda – Bens.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Bendas Reaktion auf Dominanzverhalten seitens ihres Bruders war vielgestaltig (Abb. 151). Am häufigsten (50,0%) reagierte sie mit submissivem Verhalten wie *Sich-Kleinmachen*. Auch agonistisches Verhalten wie *Defensives Drohen* oder *Abwehrschnappen* war eine häufige Reaktion (35,7%) Bendas. Jeweils gleich oft (7,1%) zeigte sie reaktiv eine Distanzverringern (Genitalwittern) bzw. Distanzvergrößerung in neutraler Haltung. Spiel kam als Reaktion auf Dominanzverhalten bei Benda nicht vor.

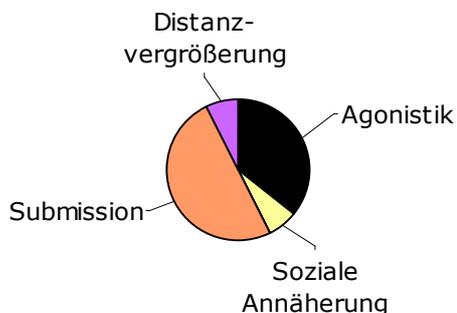


Abb. 151: Bendas Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Bens'.

Subdominanzverhalten

Ebenso wie Dominanzverhalten war auch subdominantes Verhalten unidirektional verteilt, und wurde ausschließlich von Benda gezeigt (Abb. 152). Besonders häufig waren *Eigene-Schnauze-Lecken* sowie *Auf-den-Rücken-Rollen*.

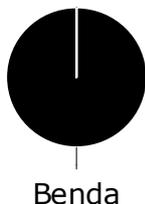


Abb. 152: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Benda – Bens.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen den beiden Wurfgeschwistern Benda und Bens war als sozio-negativ zu charakterisieren. Dominanzverhalten wurde unidirektional von Bens gegenüber Benda gezeigt. Obwohl die Hündin darauf oft auch agonistisch reagierte, zeigte sie meist submissives Verhalten, so dass eine Dominanzbeziehung mit Bens als dominantem Tier erkennbar war.

*Benda und Cini**Funktionskreise*

Mit 79 Interaktionen (10,1%) stand die Dyade zwischen Benda und Cini an fünfter Stelle in der Häufigkeitsreihenfolge der Dyaden. Auffällig war in dieser Dyade das Fehlen als rein agonistisch kategorisierter Interaktionen (Abb. 153). Dies bedeutet jedoch nicht, dass zwischen den beiden Hündinnen keine agonistischen Verhaltensweisen wie *Über-die-Schnauze-Beißen* oder *Abwehrschnappen* auftraten, sondern kennzeichnet vielmehr, dass der Imponiercharakter der Interaktion als Ganzes agonistische Elemente deutlich überwog. Mit 59,5% lag der Anteil des Imponierverhaltens im Bereich des Gruppenmittels. Soziale Annäherung (20,3%) nahm einen wesentlich größeren Anteil ein, als es für die gesamte Gruppe typisch war. Eine ebenfalls große Rolle spielten zudem Interaktionen, die dem Funktionskreis Submission zugeordnet waren (19,0%). Spiel (1,3%) trat demgegenüber deutlich zurück, während Sexualverhalten zwischen den beiden gleichgeschlechtlichen Tieren gar nicht vorkam.

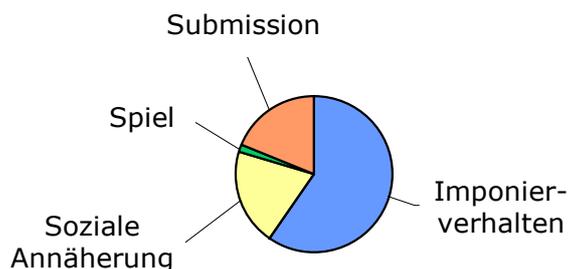


Abb. 153: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Benda – Cini.



Abb. 154: Benda (links) nähert sich Cini mit einer *Aktiven Unterwerfung*. Cini beantwortet diese mit *Über-die-Schnauze-Beißen*.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Der mit 87,0 % weitaus größte Teil der Interaktionen zwischen Benda und Cini entstand aus Initiativen Cinis heraus (Abb. 155). Meist näherte Cini sich Benda in Imponierhaltung, woraufhin diese gewöhnlich mit *Sich-Kleinmachen* reagierte. Aber auch Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung wie *Sich-dazu-Setzen/Legen* oder *Schnauzenkontakt* seitens Cinis kamen vor. Benda (13,0%) initiierte Interaktionen besonders häufig durch *Aktive Unterwerfung* (Abb. 154), die von Cini gewöhnlich mit ausweichendem Verhalten beantwortet wurde. Die Verhaltensauftritte zwischen den beiden Hündinnen waren mit einer Dauer von wenigen Sekunden normalerweise recht kurz. Die beiden Tiere pflegten aufeinanderzutreffen, das für sie jeweils typische Verhalten zu äußern – Benda in der Regel submissiv, Cini imponierend – und wieder auseinanderzugehen. Zu Eskalationen kam es zwischen ihnen nicht. Gut die Hälfte der Interaktionen (51,9%) brach Cini ab, meist durch Distanzvergrößerung, während knapp jede sechste Interaktion (15,2%) durch eine Distanzvergrößerung seitens Bendas endete (Abb. 156). Jeder dritte Verhaltensauftritt (32,9%) zwischen Benda und Cini wurde durch das Hinzukommen eines weiteren Tieres beendet. Meist handelte es sich dabei um Bens, der Benda gegenüber agonistisches Verhalten zeigte.

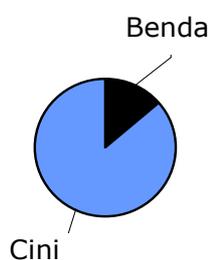


Abb. 155: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Benda – Cini.

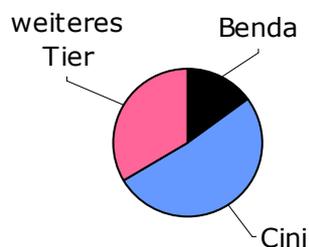


Abb. 156: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Benda – Cini.

Dominanzverhalten

In den Interaktionen zwischen Benda und Cini wurde Dominanzverhalten ausschließlich von Cini gegenüber Benda gezeigt (Abb. 157). Die häufigste Verhaltensweise war *Fixieren*, dem dann gewöhnlich ein *Überfall* folgte, wobei Bendas Reaktion auf das Dominanzverhalten kaum Einfluss auf den weiteren Verlauf der Interaktion zu haben schien.

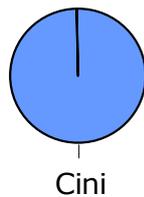


Abb. 157: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Benda – Cini.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Als Reaktion auf Dominanzverhalten seitens Cini zeigte Benda ausnahmslos submissives Verhalten, hauptsächlich *Sich-Kleinmachen* (Abb. 158). Dies hatte jedoch keinen hemmenden Einfluss auf Cinis agonistisches Verhalten im weiteren Verlauf der Interaktion.

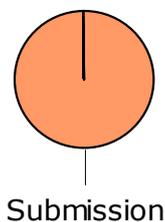


Abb. 158: Bendas Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Cini.

Subdominanzverhalten

Subdominantes Verhalten wurde in der Dyade zwischen Benda und Cini ausnahmslos von Benda gezeigt (Abb. 159). In der Mehrzahl handelte es sich dabei um *Sich-Kleinmachen* reaktiv auf Cinis Verhalten, außerdem zeigte Benda oft spontane Kontaktaufnahmen in submissiver Körperhaltung.

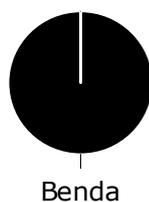


Abb. 159: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Benda – Cini.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Benda und Cini war tendenziell sozio-negativ und von submissivem Verhalten seitens Bendas sowie Imponier- und Dominanzverhalten seitens Cinis geprägt. Die Begegnungen waren jedoch meist kurz und verliefen relativ entspannt. Die Dominanzbeziehung zwischen den beiden war unidirektional und damit eindeutig zugunsten Cinis als dem dominanten Tier geklärt.

Benda und Dagi

Über den gesamten Auswertungszeitraum waren zwischen Benda und Dagi keine Interaktionen zu verzeichnen.

Benda und Dom

Funktionskreise

Für die Dyade Benda – Dom wurden für den gesamten Auswertungszeitraum lediglich dreizehn Interaktionen registriert. Mit 1,7% aller Verhaltensauftritte trat diese Dyade damit am dritt seltensten auf. Je knapp ein Drittel (30,8%) der Interaktionen war von agonistischem bzw. imponierendem Verhalten geprägt (Abb. 160). Damit entsprach der Anteil sozio-negativen Verhaltens (61,5%) in etwa dem Gruppenmittel (71,0%), wobei Agonistik einen in Relation betrachtet deutlich größeren Anteil inne hatte. Auf Soziale Annäherung bzw. Submission entfielen jeweils 15,4%. Damit entsprach der Anteil Sozialer Annäherung ungefähr dem Gruppendurchschnitt, während Submission ein mehr als doppelt so hohes Auftreten kennzeichnete. Das Sexualverhalten nahm mit 7,7% einen verhältnismäßig großen Wert an. In der Dyade zwischen Benda und Dom wurde keine Interaktion verzeichnet, die in ihrer Gesamtheit dem Funktionskreis Spiel zuzuordnen war.

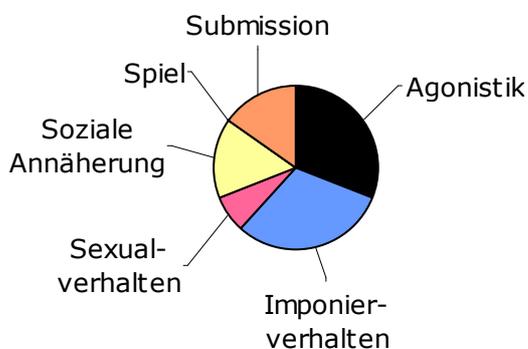


Abb. 160: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Benda – Dom.



Abb. 161: Benda (links) fixiert Dom. Der Rüde hat eine submissive Körperhaltung eingenommen und zeigt *Eigene-Schnauze-Lecken*.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Initiative zu Interaktionen ging zu gleichen Teilen von beiden Tieren aus (Abb. 162), für eine Interaktion konnte der Initiator nicht eindeutig bestimmt werden. Zu Beginn des Auswertungszeitraumes initiierte vor allem Benda Interaktionen, etwa mittels *Fixieren* (Abb. 161) oder *Überfall* in Imponierhaltung, aber auch über *Schnauzenkontakt*. Gegen Ende gingen die meisten Interaktionen von Dom aus, der ebenfalls sowohl Verhaltensweisen aus dem agonistischen Bereich (*Über-die-Schnauze-Beißen*) als auch aus dem Bereich der sozialen Kontaktaufnahme (*Schnauzenkontakt*, *Fellwittern*) zeigte. Die Interaktionen zwischen Benda und Dom waren mit zwei bis drei Sekunden Dauer gewöhnlich sehr kurz. Gut die Hälfte aller Verhaltensauftritte (53,8%) beendete Benda, meist durch Distanzvergrößerung (Abb. 163). Dom brach insgesamt 30,8% der Interaktionen zumeist dadurch ab, dass er sich etwas Anderem zuwandte, ohne dabei die Distanz zur Interaktionspartnerin zu vergrößern. Bei 15,4% der Verhaltensauftritte interagierte ein drittes Tier mit einem der Interaktionspartner, wodurch die dyadische Interaktion endete.

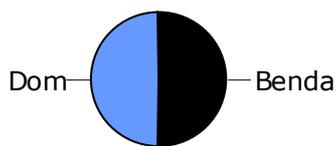


Abb. 162: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Benda – Dom.

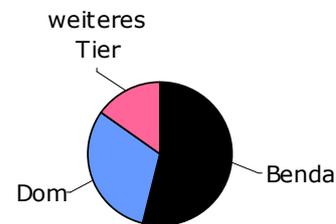


Abb. 163: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Benda – Dom.

Dominanzverhalten

Dominanzverhalten war in dieser Dyade ausschließlich bei Benda zu beobachten, die *Fixieren* Doms zeigte (Abb. 164). Dies geschah insbesondere, nachdem sich Dom Benda mehrmals in erhobener Körperhaltung genähert und aufzureiten versucht hatte, worauf Benda abwehrend reagiert hatte. Als sich Dom Benda nun erneut näherte, fixierte sie ihn bereits aus einiger Entfernung.

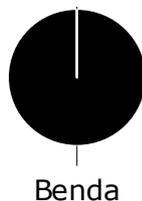


Abb. 164: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Benda – Dom.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Auf Bendas Dominanzverhalten reagierte Dom stets mit submissivem Verhalten (Abb. 165). Er zeigte dabei sowohl *Kopf-Wegdrehen* als auch *Lecken der eigenen Schnauze*.

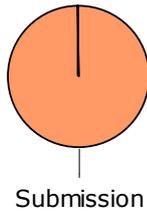


Abb. 165: Doms Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Bendas.

Subdominanzverhalten

Im Gegensatz zum Dominanzverhalten trat das Subdominanzverhalten nicht unidirektional auf (Abb. 166). Mit 62,5% zeigte Dom häufiger als Benda (37,5%) Verhaltensweisen der Subdominanz.

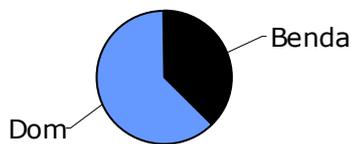


Abb. 166: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Benda – Dom.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Benda und Dom war als eher sozio-negativ einzustufen, Interaktionen zwischen diesen beiden Hunden waren allerdings selten und meist kurz. Obwohl beide Hunde subdominantes Verhalten zeigten, kann aufgrund des unidirektional gezeigten Dominanzverhaltens der Hündin, welches der Rüde akzeptierte, eine Dominanzbeziehung mit der Hündin als dominantem Tier abgeleitet werden.

Bens und Cini

Funktionskreise

Bens und Cini interagierten insgesamt 126 Mal. Mit einem Anteil von 16,0% an allen Interaktionen trat diese Dyade damit am zweithäufigsten auf. Der Anteil sozio-negativer Interaktionen war mit insgesamt 21,4% auffallend niedrig im Vergleich zum Gruppendurchschnitt (71,0%) (Abb. 167). Agonistische Interaktionen lagen dabei mit 7,1% nur knapp unter dem Gruppenmittel (9,4%). Der Anteil von Verhaltensauftritten mit Imponiercharakter trat dagegen sehr stark zurück und lag mit 14,3% bei nur etwa einem Viertel des Durchschnitts (61,6%). Sexualverhalten machte mit 7,1% einen relativ großen Anteil an Interaktionen aus. Auch der Funktionskreis Soziale Annäherung war häufiger zu verzeichnen als im Mittel, und zwar mit 25,4% etwa doppelt so häufig. Gut zwei Fünftel (41,3%) aller Verhaltensauftritte waren dem Spiel zuzuordnen. Damit war Spielverhalten (Abb. 168) in dieser Dyade überproportional häufig zu verzeichnen. Demgegenüber traten submissive Interaktionen mit 4,8% deutlich in den Hintergrund.

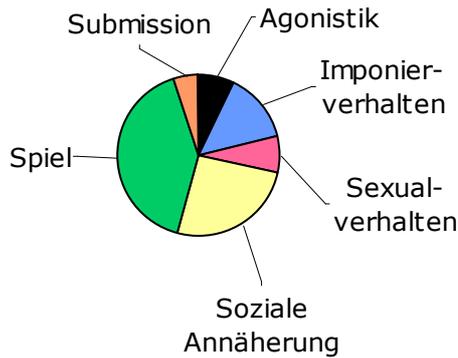


Abb. 167: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Bens – Cini.



Abb. 168: Cini (links) zeigt *Vorderkörper-tiefstellung*. Bens sieht sie mit einem Spielgesicht an (entspannte Mimik, leicht geöffnetes Maul).

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Verhaltensauftritte wurden ähnlich oft von Bens wie Cini initiiert, wobei Bens mit 55,5% einen etwas größeren Anteil daran hatte als Cini mit 44,5% (Abb. 169). Es gab keinen typischen Ablauf der Interaktionen zwischen dem Rüden und der Hündin. Sowohl die Initiativen als auch die weitere Abfolge der Verhaltensweisen waren sehr variabel. Mit 49,2% beendete Cini die Interaktionen etwas öfter als Bens (46,0%) (Abb. 170). Während die Hündin ein Ende insbesondere durch Distanzvergrößerung herbeiführte, wandte sich der Rüde öfter etwas Anderem zu, ohne dabei den Abstand zu seiner vormaligen Interaktionspartnerin zu vergrößern. Ein weiteres, hinzu kommendes Tier war nur in 4,8% durch sein Eingreifen ursächlich für das Ende der dyadischen Interaktion verantwortlich.

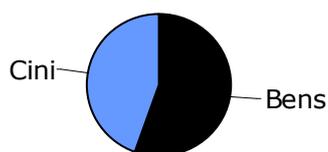


Abb. 169: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Bens – Cini.

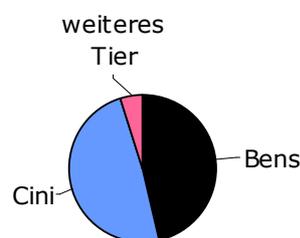


Abb. 170: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Bens – Cini.

Dominanzverhalten

Sowohl der Rüde Bens als auch die Hündin Cini zeigten Dominanzverhalten, Bens mit 63,2% deutlich häufiger als Cini mit 36,8% (Abb. 171). Die Verhaltensweisen waren dabei sehr variabel.



Abb. 171: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Bens – Cini.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Auf Cinis Dominanzverhalten reagierte Bens ausschließlich mit submissivem Verhalten wie *Sich-Kleinmachen* oder *Kopf-Wegdrehen* (Abb. 172). Cinis Reaktionen bestanden zum großen Teil (72,7%) ebenfalls aus submissiven Verhaltensweisen, jedoch zeigte sie reaktiv auf Bens' Dominanzverhalten außerdem Distanzvergrößerung (27,3%), entzog sich also seinem Einfluss (Abb. 173).

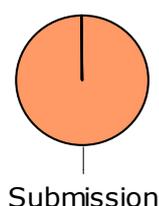


Abb. 172: Bens' Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Cini.

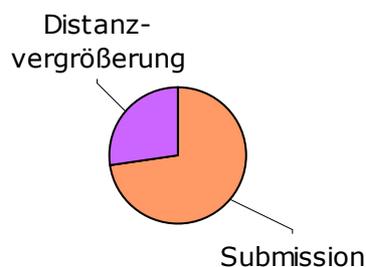


Abb. 173: Cini's Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Bens'.

Subdominanzverhalten

Subdominanzverhalten war in dieser Dyade recht häufig und wurde von beiden Hunden gezeigt. Mit 55,4% entfiel ein etwas größerer Anteil auf Cini als auf Bens (44,6%) (Abb. 174). Häufige Verhaltensweisen waren bei beiden Hunden *Sich-Kleinmachen* und *Eigene-Schnauze-Lecken*. Während Cini dieses Verhalten fast ausschließlich reaktiv auf sozio-negatives Verhalten seitens Bens' äußerte, trat Subdominanzverhalten bei Bens auch spontan auf.



Abb. 174: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Bens – Cini.

Zusammenfassung

Zwischen Bens und Cini existierte eine sozio-positive Beziehung, die stark auf spielerischen Interaktionen beruhte. Spielverhalten stellte in der Gruppe außerhalb dieser Dyade eine absolute Ausnahme dar. Eine klare Dominanzbeziehung gab es zwischen den beiden Hunden nicht, beide zeigten dem Interaktionspartner gegenüber dominantes Verhalten, gegen das der Empfänger nie protestierte.

Bens und Dagi*Funktionskreise*

Mit lediglich 1,4% aller Interaktionen stellte die Dyade Bens – Dagi die zweit seltenste Kombination von Interaktionspartnern dar. Während der Anteil agonistischer Interaktionen mit 9,1% kaum vom Gruppenmittel abwich, trat Imponierverhalten mit 54,5% unterdurchschnittlich häufig auf (Abb. 175). Die übrigen Verhaltensauftritte waren durch Soziale Annäherung (36,4%) gekennzeichnet. Sexualverhalten, Spiel und Submission waren in dieser Dyade nicht zu verzeichnen.

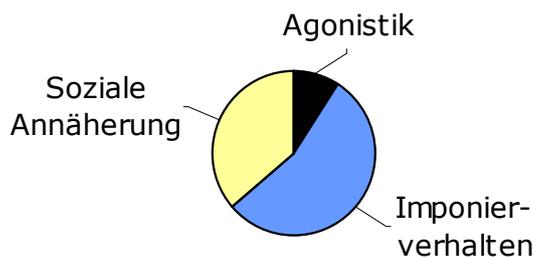


Abb. 175: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Bens – Dagi.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Alle Verhaltensauftritte zwischen diesen beiden Tieren gingen von dem Rüden Bens aus (Abb. 176). Er näherte sich der Hündin Dagi, die stets in einer der Hütten saß, meist imponierend, bisweilen jedoch auch durch Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung. Mit zwei bis drei Sekunden Dauer waren die Interaktionen gewöhnlich sehr kurz. Beendet wurden sie hauptsächlich durch Distanzvergrößerung seitens Bens' (81,8%), außerdem durch Cini als hinzukommendes weiteres Tier (18,2%), jedoch niemals durch Dagi (Abb. 177).

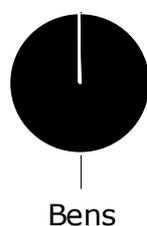


Abb. 176: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Bens – Dagi.

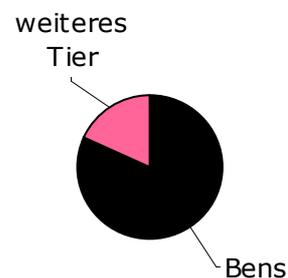


Abb. 177: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Bens – Dagi.

Dominanzverhalten und Reaktion auf Dominanzverhalten

Zwischen Bens und Dagi wurde kein Dominanzverhalten dokumentiert.

Subdominanzverhalten

Subdominanzverhalten war lediglich einmal zu verzeichnen, als sich Bens Dagi imponierend näherte, woraufhin sich die Hündin tiefer in die Hütte, in der sie saß, zurückzog (Abb. 178).

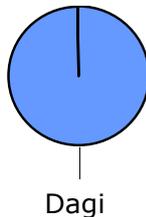


Abb. 178: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Bens – Dagi.

Zusammenfassung

Interaktionen zwischen Bens und Dagi waren äußerst selten, da Dagi sich fast ausschließlich in einer der Hundehütten aufhielt. Die Beziehung war aufgrund des Anteils an agonistischem und imponierendem Verhalten als eher sozio-negativ zu bewerten. Eine Dominanzbeziehung zwischen den beiden Hunden konnte nicht festgestellt werden.

*Bens und Dom**Funktionskreise*

Die Dyade Bens – Dom war mit 299 Verhaltensauftritten bzw. 38,0% aller Interaktionen die häufigste bei den Schäferhunden. Sie trat mehr als doppelt so oft auf wie die zweithäufigste Dyade (Bens – Cini). In den Interaktionen zwischen den beiden Rüden überwog das sozio-negative Verhalten mit insgesamt 89,0% sehr stark (Abb. 179). Während dabei als agonistisch kategorisierte Verhaltensauftritte mit 10,4% nur leicht über dem Gruppennormwert lagen, übertraf der Anteil imponierender Verhaltensauftritte diesen mit 78,0% sehr deutlich. Demgegenüber waren Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung lediglich für 4,0% der Interaktionen kennzeichnend, so dass der Wert für diesen Funktionskreis weniger als ein Drittel des Gruppenmittelwertes erreichte. Submission trat mit 7,0% etwa ebenso häufig auf wie im Durchschnitt der gesamten Gruppe. Zwischen den beiden Rüden wurde weder Spiel noch Sexualverhalten dokumentiert.

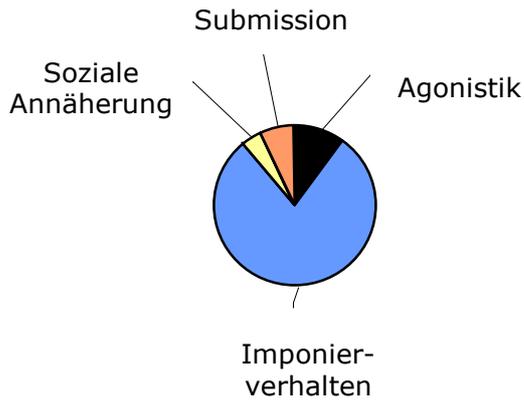


Abb. 179: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Bens - Dom.



Abb. 180: Dom (rechts) zeigt *Abwehrschnappen* gegen Bens' Nacken. Bens demonstriert *Kopfwegdrehen in Imponierhaltung*.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Verhaltensauftritte zwischen Bens und Dom gingen in deutlicher Mehrheit von Bens aus, der 93,0% aller Interaktionen initiierte (Abb. 181). Dagegen entfielen auf Dom lediglich 7,0% aller Initiativen. Die Interaktionen liefen oft in typischer Weise ab: Bens näherte sich in imponierender Körperhaltung Dom, der mit *Sich-Kleinmachen* zu reagieren pflegte. Meist folgte daraufhin von Seiten Bens' ein *Schieben* mit oder ohne *Nacken-* oder *Kehlbiss*, das Dom in weiterhin geduckter Körperhaltung über sich ergehen ließ. Gewöhnlich verstärkte Bens den auf seinen Interaktionspartner ausgeübten Druck, bis Dom nach einiger Zeit begann, Protestverhalten in Form von *Voll-Zähneblecken* und *Knurren* zu zeigen. Darauf reagierte Bens gewöhnlich mit erneuter Verstärkung des Drucks, gehemmten Bissen gegen Doms Nacken, Kehle oder Beine sowie seinerseits mit *Zähneblecken* (meist im Übergangsbereich von *Vorn-* zu *Voll-Zähneblecken*) und *Knurren*. Häufig entwickelte sich die Situation dann dergestalt, dass sich Dom mit *Abwehrschnappen* und *Abwehrstoßen* aus seiner bisherigen Bewegungsarmut löste und dem ihm ausweichenden Bens nachsetzte. Gewöhnlich standen anschließend beide parallel nebeneinander und schnappten immer wieder nach dem Interaktionspartner: Bens in Imponierhaltung, Dom in geduckter Körperhaltung mit eingezogenem Schwanz (Abb. 180). Entfernte sich Dom von Bens, folgte dieser ihm regelmäßig in Imponierhaltung, so dass die Interaktion fortgesetzt wurde. Nur 4,3% der Verhaltensauftritte wurden von Dom beendet (Abb. 182), und zwar durch Distanzvergrößerung. In 8,0% der Fälle kam ein weiteres Tier, meist die Hündin Cini, hinzu, wodurch die dyadische Interaktion endete. In der Mehrzahl war es jedoch Bens, der die Interaktion abbrach (87,6%), indem er sich etwas Anderem zuwandte oder die Distanz zu Dom vergrößerte.

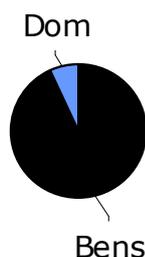


Abb. 181: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Bens - Dom.

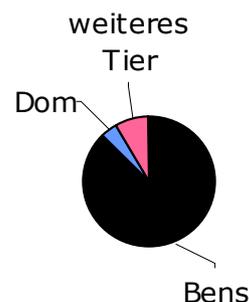


Abb. 182: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Bens - Dom.

Dominanzverhalten

Dominanzverhalten wurde in dieser Dyade ausschließlich von Bens gegenüber Dom gezeigt (Abb. 183). Bens schränkte Doms Bewegungsfreiheit immer wieder sowohl durch Verhaltensweisen mit (*Runterdrücken, Imponierschieben*) als auch ohne Körperkontakt (*Fixieren*) ein. Oft sah sich Bens suchend im Gehege um, bis er Dom entdeckte, und stürzte dann zielstrebig in Imponierhaltung auf ihn zu. Unabhängig von Doms Reaktion setzte Bens dann meist sein Körpergewicht ein und drängte Dom an den Zaun oder die Hüttenwand.

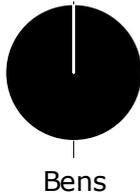


Abb. 183: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Bens – Dom.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Zwei Drittel (66,7%) des Dominanzverhaltens seitens Bens' beantwortete Dom mit submissiven Verhaltensweisen wie *Eigene-Schnauze-Lecken, Kopf-Wegdrehen* oder *Auf-den-Rücken-Rollen* (Abb. 184). Dies waren meist Doms erste Reaktionen auf Dominanzverhalten innerhalb einer Interaktion. Mit zunehmender Dauer des Verhaltensauftrittes stieg der Anteil agonistischer Reaktionen wie *Defensivem Drohen* oder *Abwehr-schnappen*, die insgesamt ein Drittel (33,3%) seiner Antworten ausmachten.

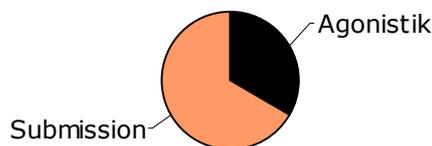


Abb. 184: Doms Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Bens'.

Subdominanzverhalten

Wie das Dominanzverhalten war auch das Subdominanzverhalten in der Dyade Bens – Dom unilateral verteilt, jedoch mit dem Unterschied, dass Verhaltensweisen der Subdominanz ausnahmslos von Dom gezeigt wurden (Abb. 185). Die häufigsten Verhaltensweisen waren *Ausweichen* in geduckter Körperhaltung und *Sich-Kleinmachen* sowie *Eigene-Schnauze-Lecken*. Subdominantes Verhalten trat hier niemals spontan sondern stets reaktiv auf agonistisches oder imponierendes Verhalten auf.

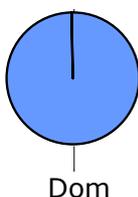


Abb. 185: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Bens – Dom.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Bens und Dom war als eindeutig sozio-negativ zu charakterisieren, wobei rein agonistische Auseinandersetzungen eher selten waren. Typisch war die Einschränkung der Bewegungsfreiheit Doms durch Bens, die Dom gewöhnlich akzeptierte, so dass eine Dominanzbeziehung mit Bens als dominantem Partner festzustellen war.

Cini und Dagi

Funktionskreise

Mit 99 Interaktionen bzw. einem Anteil von 12,6% an allen Interaktionen in der Gruppe trat die Dyade Cini – Dagi am dritthäufigsten auf. Dies war insofern auffällig, als Dagi sich während des gesamten Beobachtungszeitraumes fast ausschließlich in einer der Hütten im Gehege aufhielt und insgesamt sehr wenig mit den anderen Hunden interagierte. Die Verhaltensauftritte in dieser Dyade waren lediglich zwei verschiedenen Funktionskreisen zuzuordnen (Abb. 186): Mit 97,0% machte dabei Imponierverhalten den Großteil aller Interaktionen aus, während die restlichen 3,0% der Sozialen Annäherung zuzuordnen waren. Verhaltensauftritte der Funktionskreise Agonistik, Sexualverhalten, Spiel und Submission wurden nicht registriert.

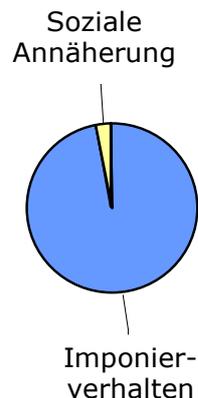


Abb. 186: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Cini – Dagi.



Abb. 187: Cini steht in Imponierhaltung mit angedeutetem *Vorn-Zähneblecken* vor der Hundehütte, in der Dagi sich aufhält. Zuvor hatte Dagi mit Vorderbeinen und Kopf auf der Kante der Öffnung gelegen, sich aber zurückgezogen, als sich Cini ihr näherte.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Fast alle Initiativen (97,8%) gingen von Cini aus (Abb. 188), während Dagi lediglich 2,2% der Verhaltensauftritte initiierte, indem sie bei der vor der Hütte stehenden Cini am Fell witterte. Cinis Kontaktaufnahme bestand in der Regel aus Annäherung in imponierender Körperhaltung an Dagi, die sich in einer der Hütten aufhielt. Dagi reagierte gewöhnlich mit Ausweichen in geduckter Körperhaltung, indem sie sich in die Hütte zurückzog. Gewöhnlich blieb Cini dann noch einige Sekunden in Imponierhaltung vor der Hütte stehen (Abb. 187), verbellte Dagi oder zeigte *Vorstoßen* in die Hütte hinein. Knapp zwei Drittel (59,6%) der Interaktionen beendete Cini durch *Weggehen* oder indem sie sich etwas Anderem zuwendete (Abb. 189). Alle übrigen

Verhaltensauftritte (40,4%) endeten durch das Hinzukommen eines oder mehrerer weiterer Tiere, gewöhnlich Bens, seltener auch Dom. Dagis Verhalten führte niemals zum Abbruch einer Interaktion.

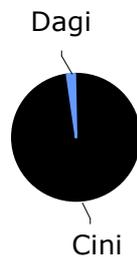


Abb. 188: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Cini – Dagi.

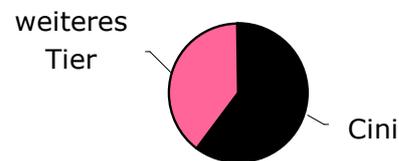


Abb. 189: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Cini – Dagi.

Dominanzverhalten

In dieser Dyade zeigte ausschließlich Cini Dominanzverhalten (Abb. 190). Typischerweise fixierte sie die in der Hütte sitzende Hündin und stürzte dann auf sie zu. Anschließend stand Cini oft noch einige Sekunden vor der Hüttenöffnung und verbellte Dagi oder stieß in die Hütte vor. Cinis Verhalten erinnerte dabei stark an ein *Wegverstellen* und stellte in jedem Fall wie jene Verhaltensweise eine Bewegungseinschränkung Dagis dar.

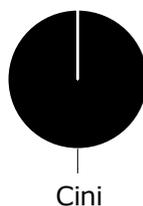


Abb. 190: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Cini – Dagi.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Dagis Reaktion auf Cinis Dominanzverhalten war stets submissives Verhalten (Abb. 191). Reaktiv auf Fixieren aus der Entfernung leckte sie meist die eigene Schnauze, auf einen *Angriff* Cinis hin zog sie sich dagegen in geduckter Körperhaltung tiefer in die Hütte zurück.

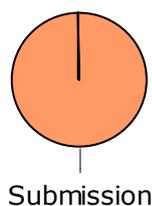


Abb. 191: Dagis Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Cinis.

Subdominanzverhalten

Nur Dagi zeigte in dieser Dyade Verhaltensweisen der Subdominanz (Abb. 192). Diese bestanden zumeist entweder in *Sich-Kleinmachen* oder in *Eigene-Schnauze-Lecken*. Spontanes Subdominanzverhalten trat dabei gar nicht auf, alle Verhaltensweisen der Subdominanz erfolgten reaktiv auf sozio-negatives Verhalten Cinis.

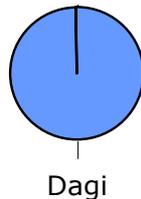


Abb. 192: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Cini – Dagi.

Zusammenfassung

Obwohl Dagi die Hütte während der Beobachtungen zum Sozialverhalten unter den Hunden niemals verließ, waren Interaktionen zwischen ihr und Cini relativ häufig. Diese beruhten fast ausschließlich auf imponierenden Annäherungen Cinis. Die Beziehung war als eindeutig sozio-negativ einzuordnen. In Anbetracht der starken Einschränkung der Bewegungsfreiheit Dagis durch Cini war die Dominanzbeziehung zwischen den beiden Hündinnen als eindeutig geklärt zu betrachten, wobei Cini die dominante Rolle einnahm.

*Cini und Dom**Funktionskreise*

Von allen zehn Dyaden bei den Schäferhunden stand jene zwischen Cini und Dom mit 42 bzw. 5,2% aller Interaktionen an sechster Stelle. Verglichen mit dem Gruppendurchschnitt wurden sozio-negative Interaktionen mit 40,5% wesentlich seltener dokumentiert (Abb. 193). Insbesondere agonistische Verhaltensauftritte lagen mit 2,4% deutlich unter dem Gruppenwert (9,4%). Mit 38,1% machte der Anteil der Imponierauftritte nur etwa zwei Drittel des Gruppenmittels aus. Sozio-positive Interaktionen waren dementsprechend häufiger vertreten, was sowohl auf einen im Vergleich zum Gruppenmittel höheren Anteil von Sexualverhalten (11,9%), besonders aber auf häufigere Verhaltensauftritte der Sozialen Annäherung (42,9%) zurückzuführen war. Spiel lag mit 4,8% deutlich unter dem für die Gruppe registrierten Wert, wobei diese Dyade der Hündin und des Rüden eine von nur drei Dyaden war, für die überhaupt spielerische Verhaltensauftritte notiert werden konnten. Interaktionen, die dem Funktionskreis Submission zugeordnet werden mussten, traten nicht auf.

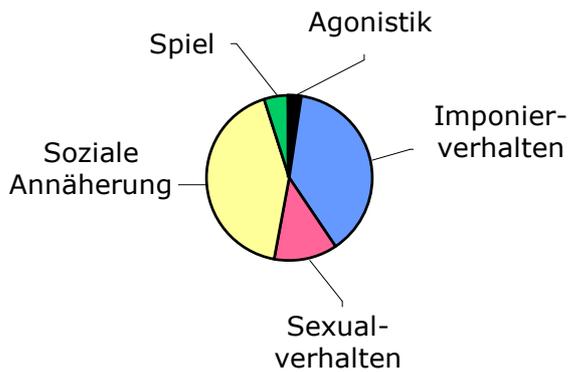


Abb. 193: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Cini – Dom.



Abb. 194: Dom (links) zeigt *Anogenital-wittern* bei Cini, die sich ihm anschließend zuwendet.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Weit über zwei Drittel (71,4%) aller Interaktionen gingen von der Hündin Cini aus (Abb. 195), die den Kontakt durch Annäherung in imponierender Körperhaltung, oft aber auch durch *Schnauzenkontakt* aufnahm. Nur 28,6% der Interaktionen wurden vom Rüden Dom initiiert, der vor allem *Anogenitalwittern* (Abb. 194) sowie *Fellwittern* zeigte. Viele der Verhaltensauftritte waren flüchtige Begegnungen von einer bis zwei Sekunden Dauer, die in einem kurzen gegenseitigen *Schnauzenkontakt* oder *Fellwittern* bestanden und die für diese Dyade typisch waren. Es gab jedoch ebenso Interaktionen, die zehn Sekunden und mehr andauerten. Zum einen handelte es sich dabei um ausgiebigere Sequenzen gegenseitigen Witterns am Fell, im Anogenitalbereich oder Schnauzenbereich des Interaktionspartner, zum anderen um Verhaltensauftritte, in denen Cini Dom etwa durch *Fixieren* in seiner Bewegungsfreiheit einschränkte. Anders als die Initiative zur Interaktion war das Beenden derselben mit 40,5% für Cini und 35,7% für Dom annähernd gleichmäßig verteilt (Abb. 196). Auf Cinis Seite führte eine Distanzvergrößerung etwa ebenso häufig zum Abbruch der Interaktion wie ein *Sich-Abwenden* bzw. *Sich-etwas-Anderem-Zuwenden* ohne Distanzvergrößerung. Demgegenüber beendete Dom die Verhaltensauftritte nur selten durch eine Distanzvergrößerung. Meist wendete er sich von seiner Interaktionspartnerin ab. Etwa jede vierte Interaktion (23,8%) endete durch das Hinzukommen eines weiteren Tieres, und zwar ausnahmslos durch Bens, der dann Dom gegenüber agonistisches Verhalten zeigte.

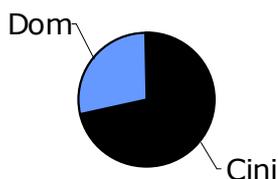


Abb. 195: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Cini – Dom.

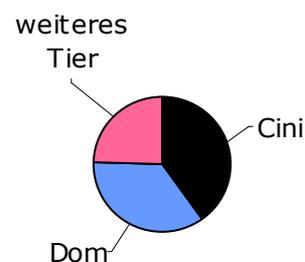


Abb. 196: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Cini – Dom.

Dominanzverhalten

In dieser Dyade zeigte ausnahmslos Cini Dominanzverhalten (Abb. 197), meist in Form von *Fixieren* des Interaktionspartners. Dabei stellte sich dieses *Fixieren* unabhängig von der Reaktion Doms meist als Einleitung zu einer agonistischen Interaktion dar.

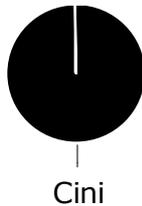


Abb. 197: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Cini – Dom.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Dom reagierte auf das Dominanzverhalten Cinis ausschließlich submissiv, indem er sich duckte oder den Kopf wegdrehte (Abb. 198). Nichtsdestotrotz zeigte Cini im Anschluss gewöhnlich agonistisches Verhalten.

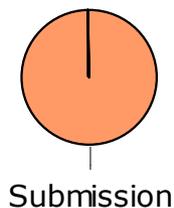


Abb. 198: Doms Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Cinis.

Subdominanzverhalten

Das Subdominanzverhalten war in dieser Dyade ebenso wie das Dominanzverhalten auf einen der Hunde beschränkt (Abb. 199). Hier war es ausschließlich Dom, der Verhaltensweisen der Subdominanz, vor allem in Form von geduckter Körperhaltung, zeigte. Dies geschah sowohl spontan als auch reaktiv auf agonistisches oder imponierendes Verhalten seitens Cinis.

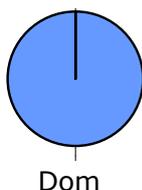


Abb. 199: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Cini – Dom.

Zusammenfassung

Zwischen Cini und Dom herrschte eine eher sozio-positive Beziehung, die vor allem auf Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung beruhte. Darüber hinaus war dies eine der wenigen Dyaden, in denen spielerische Interaktionen auftraten. Die Verteilung dominanter und subdominanter Verhaltensweisen wies auf eine Dominanzbeziehung mit Cini als dominantem Part hin.

Dagi und Dom

Funktionskreise

Mit 22 Interaktionen (2,8%) trat die Dyade der beiden Wurfgeschwister am siebthäufigsten auf. Der Anteil sozio-negativer Verhaltensauftritte lag mit 77,3% deutlich über dem Gruppendurchschnitt (Abb. 200). Interaktionen aus dem Bereich der Sozialen Annäherung waren mit 18,2% vergleichsweise häufig zu verzeichnen, während der Funktionskreis Submission mit 4,5% deutlich seltener zu dokumentieren war als im Mittel. Weder Sexualverhalten noch Spiel wurde zwischen diesen beiden Hunden beobachtet.

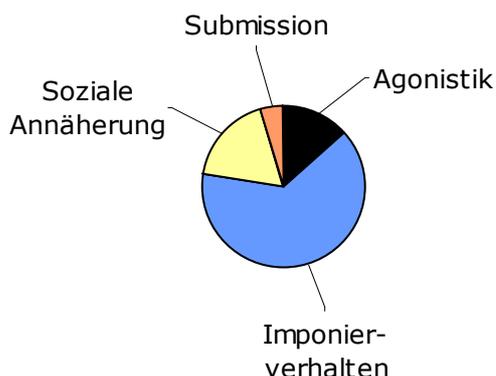


Abb. 200: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise in der Dyade Dagi – Dom.



Abb. 201: Dom (links) mit Dagi in einer der Hundehütten. Dagis Anspannung wird durch die stark nach hinten gezogenen Ohren deutlich.

Beginn, Ablauf und Ende der Interaktionen

Die Initiativen zu den Verhaltensauftritten gingen in erster Linie von Dom aus (86,4%) (Abb. 202). Normalerweise näherte er sich der in einer der Hütten sitzenden Hündin imponierend, woraufhin sich Dagi meist tiefer in die Hütte zurückzog. Gelegentlich lagen beide gemeinsam in einer der Hundehütten, wobei Dagi stets angespannt war (Abb. 201). Bei Dagis Kontaktaufnahmen (13,6%) handelte es sich ausnahmslos um *Fellwittern* bei Dom, während dieser direkt vor dem Hütteneingang stand. Beendet wurden die Interaktionen vor allem durch Dom (68,2%) (Abb. 203), der den Abstand zu Dagi vergrößerte. Ebenfalls durch Distanzvergrößerung beendete Dagi den Kontakt zu ihrem Bruder (13,6%). Etwas häufiger war mit 18,2% ein hinzukommendes Tier für den Abbruch der Interaktion verantwortlich.

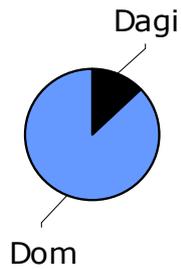


Abb. 202: Verteilung der Initiativen zur Interaktion in der Dyade Dagj – Dom.

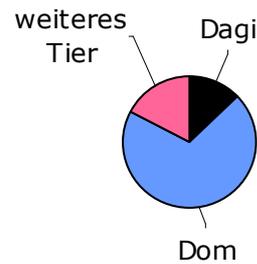


Abb. 203: Verteilung der Beendigung von Interaktionen in der Dyade Dagj – Dom.

Dominanzverhalten

Dominanzverhalten trat in dieser Dyade ein einziges Mal auf, als Dom Dagj den Kopf auflegte (Abb. 204). Dabei lagen beide gemeinsam in einer der Hütten auf dem Gelände. Dom legte seinen Kopf auf Dagis Rücken und übte dadurch physischen Druck auf die Hündin aus.

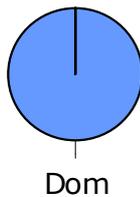


Abb. 204: Verteilung der Dominanzverhaltensweisen in der Dyade Dagj – Dom.

Reaktion auf Dominanzverhalten

Dagj erwiderte Doms Dominanzverhalten mit dem *Lecken der eigenen Schnauze* und zeigte somit eine submissive Reaktion (Abb. 205).

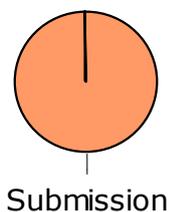
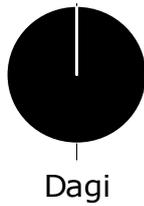


Abb. 205: Dagis Reaktionen auf Dominanzverhalten seitens Doms.

Subdominanzverhalten

Verhaltensweisen der Subdominanz traten zwischen Dagj und Dom relativ häufig auf und wurden unilateral von der Hündin Dagj gezeigt (Abb. 206). Es handelte sich dabei in erster Linie um ein *Sich-Kleinmachen* Dagis gegenüber ihrem Bruder.



Dagj

Abb. 206: Verteilung der subdominanten Verhaltensweisen in der Dyade Dagj – Dom.

Zusammenfassung

Die Beziehung zwischen Dagj und Dom war stark sozio-negativ geprägt. Sie beruhte vor allem auf Imponierverhalten Doms. Während Dominanzverhalten die Ausnahme bildete, war subdominantes Verhalten relativ häufig und wies auf eine Dominanzbeziehung mit Dagj als subdominantem Partner hin.

Charakterisierung der sozialen Rangordnung

Erfolgreiches Dominanzverhalten

Unter den Deutschen Schäferhunden kam es zu 75 Interaktionen, in denen dominantes Verhalten submissiv beantwortet wurde („erfolgreiches Dominanzverhalten“, s. „Reaktion auf Dominanzverhalten“). Infolge der Sortierung der Primärmatrix (in Anlehnung an LEHNER 1996) ergab sich die in Tab. 8 dargestellte Rangfolgematrix. Aus dieser ist in der Zeile des Senders die Rangposition von links nach rechts in absteigender Reihenfolge abzulesen. Die einzige Dyade, in der erfolgreiches Dominanzverhalten bidirektional auftrat, war diejenige zwischen Bens und Cini. Alle übrigen Dyaden wiesen unidirektionale Verhältnisse auf.

Tab. 8: Rangfolgematrix anhand der Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens.

		Sender				
		Bens	Cini	Benda	Dom	Dagi
Empfänger	Bens		6			
	Cini	8				
	Benda	7	9			
	Dom	32	4	3		
	Dagi		5		1	

Abb. 207 stellt die Rangbeziehungen auf der Basis des erfolgreichen Dominanzverhaltens in Form eines Soziogramms dar. In dieser Form treten vor allem die vielfältigen Verflechtungen klarer hervor als aus der tabellarischen Rangfolgematrix. Dagis Name ist umrandet dargestellt, da sie sich während der Beobachtungen fast ausschließlich in einer der Hütten aufhielt und in dieser Abgeschiedenheit nur an wenigen Interaktionen beteiligt war, sowohl generell als auch insbesondere an solchen des Dominanzverhaltens.

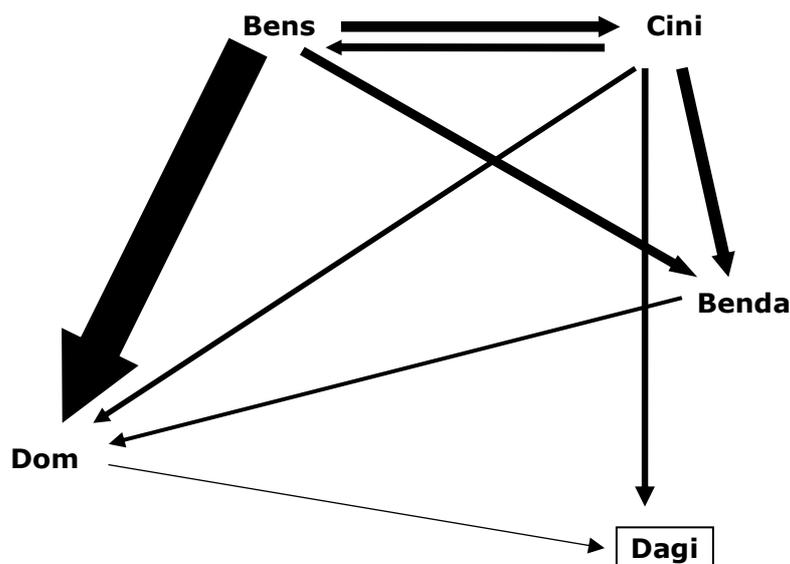


Abb. 207: Schematische Darstellung der sozialen Rangordnung anhand der Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens. Der Pfeil zeigt vom Sender zum Empfänger, seine relative Dicke gibt die Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens an. Die Umrandung Dagis kennzeichnet ihren Daueraufenthalt in einer der Hütten.

Submissive Kontaktaufnahme

Mit nur 18 Instanzen war eine Rangdemonstration durch submissive Kontaktaufnahme deutlich seltener als erfolgreiches Dominanzverhalten. Mit Ausnahme Dagis zeigte jeder der Hunde submissive Kontaktaufnahmen, in der Regel nur einem der anderen Hunde gegenüber (Tab. 9). Lediglich Benda unterwarf sich auf diese Weise sowohl Cini als auch Dom. Die Sortierung der Primärmatrix ergab eine Rangfolge, die sich von derjenigen anhand des erfolgreichen Dominanzverhaltens insofern unterschied, als an zwei Positionen jeweils benachbarte Hunde die Plätze tauschten (Cini – Bens, Dom – Benda).

Tab. 9: Rangfolgematrix anhand der Häufigkeit *Submissiver Kontaktaufnahme*.

		Sender				
		Cini	Bens	Dom	Benda	Dagi
Empfänger	Cini		5		6	
	Bens	1		5		
	Dom				1	
	Benda					
	Dagi					

Das Soziogramm veranschaulicht die auf der Basis *Submissiver Kontaktaufnahme* gegebene relative Schlichtheit der Beziehungen der Hunde untereinander (Abb. 208). Auch hier kennzeichnet die Umrandung des Namens der Hündin Dagi ihre Abgeschiedenheit durch ihren Daueraufenthalt in einer der Hütten des Geheges während der Beobachtungen.

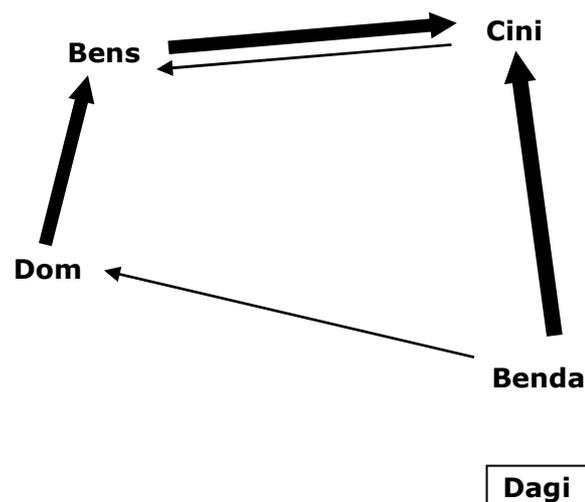


Abb. 208: Schematische Darstellung der sozialen Rangordnung anhand der Häufigkeit Aktiver Unterwerfung. Der Pfeil zeigt vom Sender zum Empfänger, seine relative Dicke gibt die Häufigkeit erfolgreichen Dominanzverhaltens an. Die Umrandung Dagis kennzeichnet ihren Daueraufenthalt in einer der Hütten.

3.2.3. Kooperation und Sozialstruktur

Überblick

Sowohl die Qualität der sozialen Beziehungen als auch die Beteiligung an kooperativen Erfolgen waren unter den Dyaden extrem unterschiedlich. Abb. 209 setzt diese beiden Aspekte miteinander in Beziehung. Auf die Dyade mit dem weitaus höchsten Anteil sozio-positiven Verhaltens (78,6%) am Gesamtverhalten entfielen nur 0,6% aller kooperativen Erfolge. Die zweiterfolgreichste Paarung in den Kooperationstests mit 0,9% aller Erfolge belegte in der Reihenfolge sozio-positiver Anteile des Verhaltens mit 40,5% den dritten Rang. Die mit weitem Abstand erfolgreichste Dyade, auf die 98,5% aller Kooperationen entfielen, wies in Hinblick auf sozio-positives Verhalten einen Anteil von nur 23,2% auf und lag hinter fünf Dyaden mit teils deutlich höheren Anteilen sozio-positiven Verhaltens.

Der Spearman-Rangkorrelationskoeffizient wies auf eine moderate Korrelation zwischen dem Anteil sozio-positiver Interaktionen und der Anzahl kooperativer Erfolge hin, allerdings konnte eine rein zufällige Korrelation nicht ausgeschlossen werden ($r_s = 0,347$; $p = 0,18$). Aufgrund der Beschaffenheit der Daten kann keine abschließende Aussage über Zusammenhänge zwischen dem Anteil sozio-positiver Interaktionen und der Anzahl kooperativer Erfolge getroffen werden.

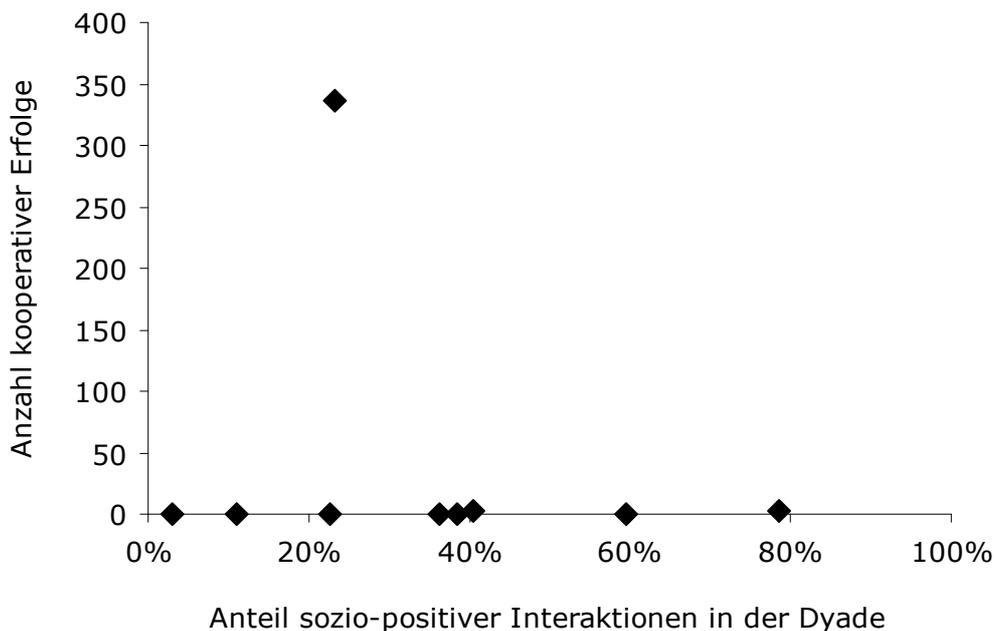


Abb. 209: Anzahl kooperativer Erfolge in Abhängigkeit vom Anteil sozio-positiver Interaktionen an allen Interaktionen der Dyade.

Kooperationspartner

Benda und Bens

Nahezu alle Erfolge in den Kooperationstests kamen zwischen Benda und Bens zustande (98,5%). Von allen dyadischen Beziehungen Bendas war die zu Bens diejenige mit dem höchsten Anteil sozio-negativen Verhaltens. Auch von Bens' Beziehungen wies lediglich die zu Dom mehr sozio-negatives Verhalten auf als jene zu Benda. In den Tests war zwischen den beiden Hunden allerdings äußerst selten agonistisches Verhalten zu beobachten. Zwar verbrachten beide Hunde sehr viel Zeit gemeinsam an der Testapparatur und damit in unmittelbarer Nähe zueinander. Meist waren die beiden Hunde jedoch auf die Testapparatur und die Seile konzentriert. Agonistische Auseinandersetzungen fanden wenige Male fast ausschließlich abseits des Versuchsaufbaus statt. Dabei biss Bens Benda in Imponierhaltung über die Schnauze und drückte sie auf den Boden. Im Bereich der Apparatur wich Benda Bens gelegentlich aus, dies selten auch in geduckter Körperhaltung. In der Regel geschah dies, wenn Bens an dem einen Seil gezogen hatte und zur anderen Seite wechselte, wo sich Benda gerade aufhielt. Bens' Aufmerksamkeit war dabei auf das Seil gerichtet, nicht auf Benda. In diesem Zusammenhang war keinerlei agonistische Kommunikation seitens Bens' zu erkennen. Benda entfernte sich zeitgleich mit Bens' Annäherung von ihrem Seil, oft schon sobald sich Bens von dem Seil, an dem er zuvor gezogen hatte, löste, und lief ihrerseits direkt auf das nun frei gewordene Seil zu.

Die erfolgreichen Kooperationen zwischen Benda und Bens kamen mit dem Ende des 39. Testtags zu einem abrupten Ende, da Benda in der Folge mit Ausnahme eines einzigen Tests das Testabteil nicht mehr betrat. Die Daten zum Sozialverhalten weisen für Bendas Interaktionen weder auf eine relative noch auf eine absolute Zunahme agonistischer Interaktionen hin. Ebenso wenig gab es Anzeichen einer größeren agonistischen Auseinandersetzung Bendas mit einem anderen Gruppenmitglied. Diese kann jedoch nicht gänzlich ausgeschlossen werden, da die Tiere nicht kontinuierlich unter Beobachtung standen. Interessanterweise änderte auch Bens zeitgleich mit Benda sein Verhalten, indem er zwar wie zuvor das Testabteil des Geheges betrat, sich aber nicht wie zuvor sofort mit den Seilen beschäftigte, sondern sich Tätigkeiten wie Graben oder Steine-Rollen widmete, die er nur hin und wieder unterbrach, um wenige Male an den Seilen der Apparatur zu ziehen und sich bald wieder abzuwenden.

Während Bens innerhalb der Gruppe einen hohen Status inne hatte, nahm Benda einen zwei Stufen tieferen Rang, und damit eine mittlere Position in der Hierarchie, ein.

Benda und Cini

Drei Kooperationserfolge (0,9%) waren für Benda und Cini zu verzeichnen. Deren soziale Beziehung war tendenziell sozio-negativ geprägt, vor allem durch Imponierverhalten seitens Cinis, wobei die Interaktionen meist relativ entspannt wirkten. Während Bendas Beziehung zu Dom ähnlich war wie die zu Cini, war jene zu Bens deutlich stärker sozio-negativ ausgeprägt. Von Cinis Seite aus gehörte die Beziehung zu Benda zu ihren stärker sozio-negativen Beziehungen. Insbesondere mit den beiden Rüden verband Cini in deutlich höherem Maße sozio-positives Verhalten. Während der Tests war zwischen den beiden Hündinnen insgesamt kaum Sozialverhalten zu

beobachten, dieses abseits des Versuchsaufbaus. In der Rangordnung nahm Benda eine niedrigere Stellung ein als Cini.

Bens und Cini

Zwei weitere kooperative Erfolge (0,6%) entfielen auf die Paarung Bens – Cini, deren soziale Bindung als auffallend sozio-positiv zu charakterisieren war. Keine andere der dyadischen Beziehungen unter den Schäferhunden wies einen annähernd hohen Anteil sozio-positiven Verhaltens auf. Insbesondere spielerisches Verhalten nahm einen ausnehmend großen Raum ein. Zwischen den beiden Hunden war kein Rangunterschied festzumachen. Während der Tests war Sozialverhalten zwischen den Hunden selten. Bens beschäftigte sich fast ausschließlich mit den Seilen der Testapparatur, während Cini fast stets in der Nähe stand und beobachtete. Selbst näherte sie sich den Seilen nur selten und meist erst, wenn diese über einen längeren Zeitraum frei gewesen waren. Die wenigen Gelegenheiten, bei denen Cini ein Seil ergriff, während Bens an dem anderen zog, führten zum gemeinsamen kooperativen Erfolg.

Nicht an Kooperationen beteiligte potenzielle Partner

Dagi

Da sich Dagi während der gesamten Beobachtungszeit fast ausschließlich in einer der Hütten des Geheges aufhielt und das Testabteil niemals betrat, stand sie als Kooperationspartnerin nicht zur Verfügung. Ihre Zurückgezogenheit wurde auch im Sozialverhalten deutlich. In den seltenen Fällen, in denen Dagi die Hütte verließ, folgte ein Gruppenangriff der anderen Hunde auf sie, woraufhin sie sich umgehend in die Hütte zurückzog. Ihre Bewegungsfreiheit war demnach extrem eingeschränkt, so dass für sie die niedrigste Rangposition in der Gruppe angenommen werden muss.

Dom

Anders als Dagi betrat Dom bei Testbeginn das Testabteil in der Regel sofort. Fast immer beobachtete er die Aktivitäten an der Testapparatur, hielt aber gewöhnlich einen Abstand von 5 – 6 m ein, solange sich Artgenossen im Bereich des Versuchsaufbaus befanden. Er selbst näherte sich den Seilen erst, wenn die anderen Hunde, vornehmlich Benda und Bens, den Bereich verlassen hatten. Nur mit Cini hielt sich Dom mitunter gemeinsam an der Apparatur auf. Beide zogen dann auch an den Seilen, meist einander wechselseitig beobachtend. Agonistische Auseinandersetzungen waren zwischen Cini und Dom im Bereich der Seile nicht zu verzeichnen. Diese beiden Hunde verband eine eher sozio-positive Beziehung, die vor allem auf Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung beruhte und auch spielerisches Verhalten beinhaltete. Demgegenüber waren Doms Beziehungen zu Benda und besonders zu Bens sozio-negativ.

3.3. Vergleich Wolf – Schäferhund

3.3.1. Kooperationstests

Durchführung

Mit den Wölfen wurden an 17 Testtagen 51 Tests, mit den Deutschen Schäferhunden an 43 Testtagen 367 Tests durchgeführt. In beiden Gruppen führte zunehmende Aggressivität innerhalb der Gruppe zu einem vorzeitigen Ende der Testreihe. Bei den Wölfen ging die Vorrang langsam in die Hochrang über, was unter den Rüden zu häufigeren und intensiveren agonistischen Auseinandersetzungen führte. Die Schäferhunde waren am Ende der Tests knapp zehn Monate alt, und die Weibchen erlangten vermutlich bereits die Geschlechtsreife, was eine Zunahme der Aggressivität verursacht haben könnte. Eine solche Zunahme ging zwar aus den Daten zum Sozialverhalten nicht hervor, es ist jedoch denkbar, dass Auseinandersetzungen vor allem in Abwesenheit des Menschen stattfanden.

Kooperative Erfolge

Während die Schäferhunde mit 341 Erfolgen in 367 Tests (92,9%) überaus erfolgreich kooperierten und dabei ihre Erfolgsrate nach den ersten Erfolgen sehr steil anstieg, kam es unter den Wölfen in 51 Tests zu keinem einzigen kooperativen Erfolg bei dieser Art der Futterbeschaffung. Dennoch gab es einige vergleichbare Aspekte zwischen den beiden Gruppen, die im Folgenden angeführt werden.

Abstimmung des Verhaltens

Ziehrate in Abhängigkeit von der Position der Artgenossen

Die Position anderer Gruppenmitglieder in Bezug auf die Testapparatur hatte sowohl bei den Wölfen als auch bei den Hunden einen Einfluss auf die Ziehrate (Abb. 210). In beiden Gruppen zogen die Tiere relativ gesehen häufiger, wenn mindestens ein anderes Tier anwesend war, als wenn sie sich allein an der Testapparatur aufhielten. Für die Bedingung „allein“ waren die Unterschiede zwischen den beiden Gruppen nicht signifikant (Mann-Whitney-U; $Z = -0,997$; $p = 0,319$). Für die Bedingung „anwesend“ zogen die Haushunde höchst signifikant häufiger als die Wölfe (Mann-Whitney-U; $Z = -3,694$; $p < 0,001$). Ziehereignisse mit einem anderen Tier in Reichweite des freien Seiles gab es bei den Wölfen nicht, so dass ein Vergleich dieser Bedingung entfällt.

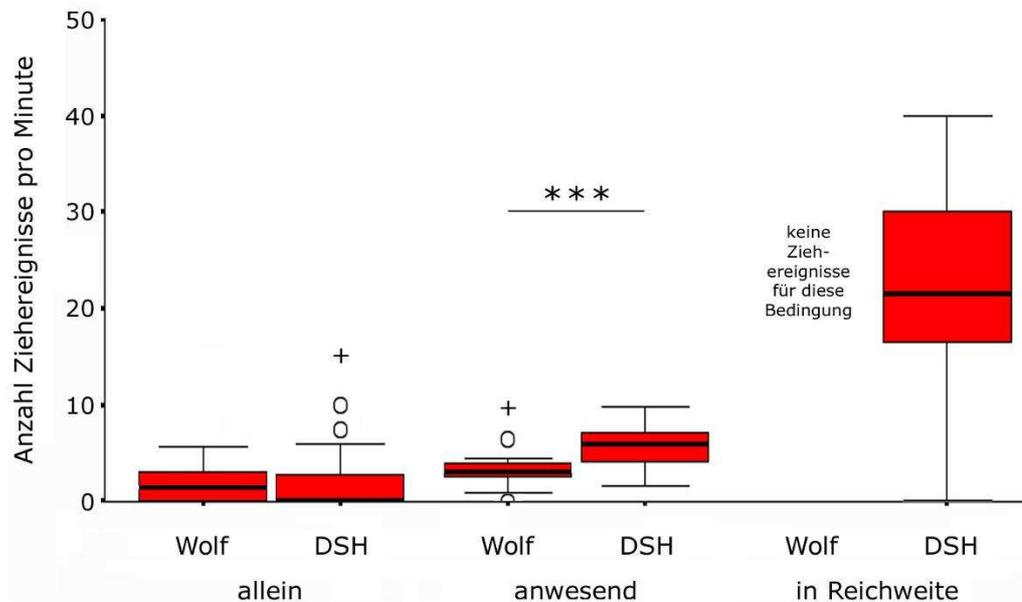


Abb. 210: Ziehrate (Anzahl Ziehereignisse pro Minute) in Abhängigkeit von der Position anderer Gruppenmitglieder in Relation zur Testapparatur (DSH = Deutscher Schäferhund; allein = ziehend des Tier allein im Umkreis von 4 m um die Testapparatur; anwesend = mindestens ein weiteres Tier im Umkreis von 4 m um die Testapparatur, aber nicht in Reichweite des zweiten Seiles; in Reichweite = mindestens ein weiteres Tier in Reichweite des zweiten Seiles). (o = Werte, die zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind. + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

In der zeitlichen Entwicklung hatte es bei den Schäferhunden eine tendenzielle Abnahme der Ziehraten für die Bedingungen „allein“ und „anwesend“ bei gleichzeitiger Zunahme der Ziehrate für die Bedingung „in Reichweite“ gegeben. Offenbar hatten die Hunde gelernt, besonders häufig zu ziehen, wenn sich ein anderer Hund in unmittelbarer Nähe des zweiten Seiles befand.

Bei den Wölfen nahm sowohl die Ziehrate bei alleiniger Gegenwart als auch jene bei gemeinsamer Anwesenheit an der Testapparatur im Verlauf der Testreihe ab. Da kooperative Erfolge bei ihnen ausblieben, waren Lernprozesse, wie sie bei den Hunden festzustellen waren, bei den Wölfen nicht möglich.

Gemeinsame Ausrichtung auf die Testapparatur

Sowohl die Wölfe als auch die Schäferhunde hielten sich während der ersten beiden Minuten eines Tests überwiegend mindestens zu zweit im Bereich der Testapparatur auf (Abb. 211), die Schäferhunde mit 54,5 Sekunden pro Minute signifikant länger als die Wölfe, die im Mittel nur 45,5 Sekunden je Minute gemeinsam in der Nähe des Versuchsaufbaus verbrachten (Mann-Whitney-U; $Z = -2,345$; $p = 0,019$). Für beide Gruppen waren damit die Voraussetzungen für gemeinsame Aktionen an den Seilen gut. Allerdings fanden diese nur bei den Schäferhunden tatsächlich statt, während sich bei den Wölfen nie mehr als ein Tier zur Zeit in Reichweite eines der Seile befand.

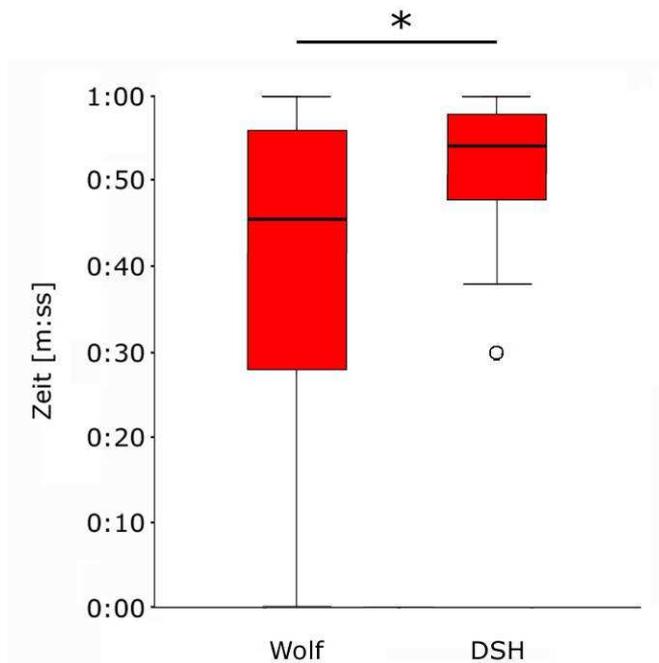


Abb. 211: Gemeinsam, d. h. mindestens zu zweit im Umkreis von 4 m um die Testapparatur verbrachte Zeit in den beiden Gruppen (DSH = Deutscher Schäferhund; o = Wert, der zwischen 1,5 und 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt ist.).

Für die Hunde lohnte sich der gemeinsame Aufenthalt an der Testapparatur insofern, als sie erfolgreich kooperierten und sich so regelmäßig Futter erarbeiteten, von dem neben den beiden aktiv kooperierenden Tieren oft auch ein drittes, seltener auch ein viertes einen Teil nahm. An den ersten Testtagen gab es zunächst wenige Erfolge, deren Zahl in der Folge aber rasch zunahm, so dass die Hunde in der Mitte der Testreihe fast die gesamte Testzeit mindestens zu zweit im Bereich der Apparatur verbrachten. Zum Ende hin war dies wieder seltener der Fall. Weder im Verhalten der Hunde während der Tests noch im Sozialverhalten waren Auffälligkeiten zu finden, die diese Abnahme erklären könnten. Möglicherweise kündigte sich hier bereits die oben beschriebene abrupte Verhaltensänderung an, nach der einer der kooperierenden Hunde das Testabteil gar nicht mehr betrat.

Erfolge und damit eine positive Bestärkung für Aktionen an der Testapparatur in Form von Futter gab es für die Wölfe in den Kooperationstests nicht. Dennoch war der Anteil ihrer gemeinsamen Zeit am Versuchsaufbau recht hoch und nahm sogar bis zum Ende der Testreihe hin tendenziell zu.

Zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse

Ein zeitlicher Zusammenhang der Ziehereignisse in der Form, dass ein Tier B, das sich beim Ziehen eines Tieres A bereits in Reichweite des freien Seiles befand, innerhalb von drei Sekunden seinerseits zog, konnte für die Wölfe nicht untersucht werden, da sich nie ein Wolf in Reichweite des einen Seiles befand, wenn ein anderer Wolf am anderen Seil zog, und somit die Voraussetzungen nicht gegeben waren.

Bei den Hunden kam diese Form des zeitlichen Zusammenhangs dagegen vor, und der Anteil der Ziehereignisse, bei denen die Hunde nachfolgend zogen, erhöhte sich im Verlauf der Testreihe sehr stark. Die Hunde stimmten ihr Ziehen an den Seilen also offenbar immer besser aufeinander ab.

Räumlich-zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse

Während die Voraussetzungen für eine Untersuchung zeitlicher Zusammenhänge der Ziehereignisse bei den Wölfen nicht gegeben waren, war eine Untersuchung räumlich-zeitlicher Zusammenhänge möglich. Es kam jedoch nie innerhalb von fünf Sekunden zum nachfolgenden Ziehen eines Wolfes B, der beim Ziehen eines Wolfes A anwesend gewesen war, so dass eine räumlich-zeitliche Abstimmung bei den Wölfen nicht zu verzeichnen war.

Bei den Haushunden trat dieses zeitnahe Ziehen zwar auf, blieb jedoch äußerst selten und lag bei maximal 2,9% der analysierten Situationen.

Individuelles Verhalten der Tiere während der Tests

Innerhalb beider Gruppen war das Verhalten der Tiere in Bezug auf die Testapparatur individuell sehr unterschiedlich. Nur ein Teil der Tiere betrat regelmäßig das Testabteil. Von diesen beschäftigten sich wiederum nur wenige mit den Seilen, während andere diese Aktivitäten aus mehr oder weniger großer Entfernung verfolgten.

Ein Teil der Wölfe zeigte Scheu vor der Testapparatur, passierte sie sehr schnell in geduckter Haltung und blieb ihr fern. Doch obwohl diese Tiere einen gewissen Abstand hielten, kamen sie wiederholt heran und zeigten durch aufmerksames Beobachten ihr Interesse an den Ereignissen am Versuchsaufbau.

Der einzige Schäferhund, der das Testabteil während der Kooperationstests niemals betrat, tat dies nicht aus Scheu vor der Apparatur, sondern aufgrund seiner sozialen Situation: Dieser Hund verbrachte fast die gesamte Beobachtungszeit in einer der Hütten, die im Gehege standen. Wagte er sich heraus, folgte sofort ein Gruppenangriff der anderen Hunde, der ihn wieder in die Hütte zurücktrieb. In Bezug auf die Testapparatur war dieser Hund im Einzeltraining ebenso erfolgreich gewesen wie die anderen Hunde.

In Hinblick auf die Ziehtechnik gab es Gemeinsamkeiten zwischen den Wölfen und den beiden besonders erfolgreich kooperierenden Schäferhunden. Die beiden Wölfe, die in den Kooperationstests zogen, fassten das Seil mit dem Maul und gingen Schritt für Schritt rückwärts, den Blick auf die dem Seil nächste Klappe gerichtet. Geschah nichts, da ein Kooperationspartner fehlte, ließ der eine Wolf das Seil los, der andere verstärkte in diesem Fall den Zug noch einmal, indem er den Kopf an die Brust zog. Die Ziehtechnik der beiden Hunde war nahezu identisch mit der des letztgenannten Wolfes. Im Gegensatz dazu folgte die Ziehtechnik der beiden anderen Hunde dem Alles-oder-Nichts-Prinzip: Sie sprangen gewöhnlich am Seil hoch, bissen hinein und hängten sich mit ihrem Körpergewicht daran. Zeitgleich mit der Landung ließen sie das Seil los und kontrollierten erst danach durch Blicke zu den Klappen und auf den Boden, ob ihr Ziehen erfolgreich gewesen war. Der Zug, den diese beiden Hunde dabei auf das Seil ausübten, dauerte meist weniger als eine Sekunde und war damit sehr kurz.

Anwesenheit bei Ziehereignissen

Bei den weitaus meisten Ziehereignissen war in beiden Gruppen außer dem ziehenden Tier mindestens ein weiteres Gruppenmitglied im Testbereich von 4 m um die Testapparatur anwesend. Bei den Wölfen war dies in gut zwei Dritteln (69,4%) aller Ziehereignisse der Fall (Abb. 212). Hier beobachteten insbesondere Mischa und Oblomow entweder einzeln oder gemeinsam Lara beim Ziehen. Meist ließ ihr Interesse jedoch nach, bevor Laras Motivation zum Ziehen erlosch, so dass sie den Bereich um die Testapparatur verließen und knapp ein Drittel aller Ziehereignisse ohne anwesende Gruppenmitglieder stattfand. Bei den Hunden lag der Anteil der Ziehereignisse, bei denen sich mindestens ein weiteres Tier im Bereich der Testapparatur aufhielt, mit 94,7% noch weitaus höher als bei den Wölfen. Dies war darauf zurückzuführen, dass in der Regel die beiden kooperativ erfolgreichsten Hunde, Benda und Bens, fast stets an der Testapparatur zu finden waren, bis ein Erfolg herbeigeführt war. Es kam nur selten vor, dass einer dieser beiden Hunde den Bereich verließ, und selbst dann hielt sich der zurückbleibende Hund normalerweise nicht allein im Bereich des Versuchsaufbaus auf, da Cini gewöhnlich fast die gesamte Testzeit beobachtend direkt neben der Apparatur saß oder stand.

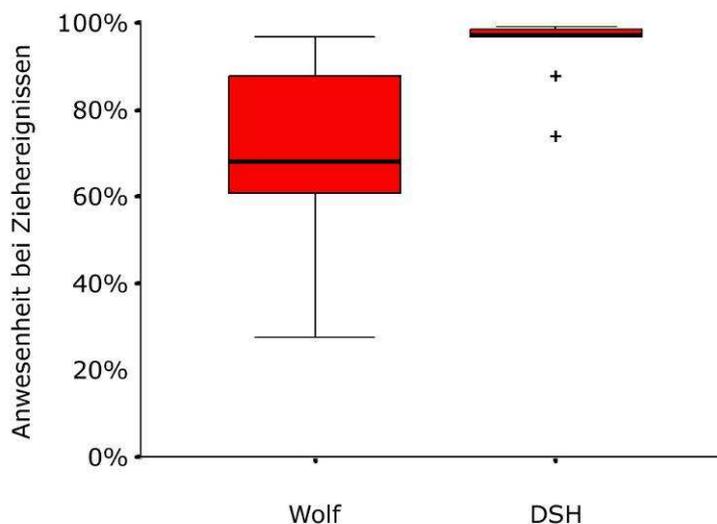


Abb. 212: Anwesenheit mindestens eines Gruppenmitglieds bei Ziehereignissen. (DSH = Deutscher Schäferhund; + = Werte, die mehr als 3 Balkenlängen vom oberen oder unteren Rand des Interquartil-Balkens entfernt sind.)

Ziehbeteiligung

Bei den Wölfen war in erster Linie ein Tier für die Ziehereignisse verantwortlich, ein weiteres trug lediglich einen geringen Teil dazu bei, meist erst nachdem sich der andere Wolf von der Apparatur abgewendet hatte (Abb. 15).

Im Unterschied dazu verteilten sich die Ziehereignisse bei den Schäferhunden auf vier Tiere, doch auch hier war die Beteiligung individuell sehr unterschiedlich ausgeprägt (Abb. 139). Zwei der Hunde zogen nur dann an den Seilen, wenn sich die beiden aktivsten Tiere etwas Anderem zugewendet hatten. Da dies eher selten vorkam, war ihre Beteiligung entsprechend gering.

In der zeitlichen Entwicklung der Ziehbeteiligung war bei den Wölfen besonders auffällig die nahezu lineare Abnahme der Ziehhäufigkeit des aktivsten Wolfes und damit einhergehend eine – allerdings deutlich weniger stark ausgeprägte – Zunahme der Ziehhäufigkeit des einzigen anderen an den Seilen ziehenden Wolfes.

Ähnliche Entwicklungen gab es bei den Hunden zum Ende der Testreihe hin: Nachdem einer der häufiger ziehenden Hunde seinen Einsatz vollständig eingestellt hatte, zogen die beiden Tiere, die bis dahin über lange Zeit fast gar nicht beteiligt gewesen waren, deutlich häufiger als zuvor.

Kooperationspartner

Während es zwischen den Wölfen in den Tests zu keiner Kooperation im Sinne dieser Arbeit kam, waren die Schäferhunde überaus erfolgreich. Die Auswahl an potenziellen Kooperationspartnern war bei diesen anders als bei den Wölfen nicht durch die Anzahl kompetenter Gruppenmitglieder eingeschränkt, sondern nur durch die begrenzte Anzahl der Tiere, die sich während der Tests regelmäßig im Bereich der Testapparatur bewegten. Darüber hinaus gab es bei den Schäferhunden offenbar eine sich rückkoppelnde Wirkung der ersten Erfolge: Während Cini in den ersten Testtagen noch relativ häufig an den Seilen gezogen und sowohl mit Benda als auch mit Bens insgesamt fünf Erfolge gehabt hatte, waren Erfolge zwischen Benda und Bens bald weitaus häufiger. Cini war bei diesen Erfolgen fast stets anwesend und ergatterte meist etwas von der Futterbelohnung. Da ein aktiver Part für das Erlangen von Futter für sie also nicht erforderlich war, stellte sie ihr Ziehen bald fast gänzlich ein, so dass in der Folge Kooperationen ausschließlich zwischen Benda und Bens stattfanden.

3.3.2. Sozialverhalten

Überblick über das Sozialverhalten

Häufigkeit der Funktionskreise

Der auffälligste Unterschied in der Zusammensetzung des Sozialverhaltens bei den beiden untersuchten Gruppen bestand im Bereich des sozio-negativen Verhaltens. Hier war der Anteil rein agonistischer Interaktionen unter den Wölfen mit 29,2% mehr als dreimal so groß wie unter den Hunden (9,4%), bei denen wiederum das Imponierverhalten eine wesentlich größere Rolle spielte (61,6% zu 29,7%). Hierbei gilt es allerdings zu berücksichtigen, dass die Übergänge vom Imponierverhalten hin zum rein agonistischen Verhalten bei den Schäferhunden fließend waren, so dass die Abgrenzung des einen vom anderen nicht immer eindeutig möglich war. Insgesamt gab es bei den Hunden mit 71,0% häufiger sozio-negative Interaktionen zu verzeichnen als bei den Wölfen (58,7%).

Ein weiterer bemerkenswerter Unterschied zwischen den beiden Gruppen war im Bereich Sozialer Annäherung zu finden, die bei den Wölfen (23,3%) wesentlich häufiger dokumentiert werden konnte als bei den Schäferhunden (12,6%).

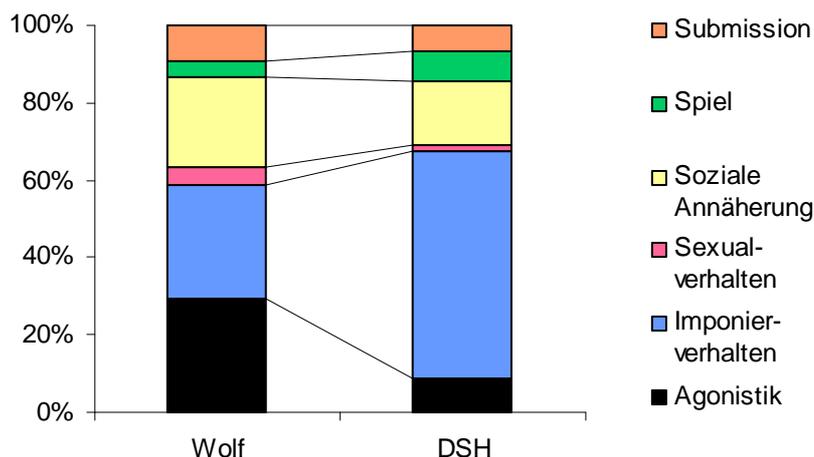


Abb. 213: Verteilung der Interaktionen auf die Funktionskreise innerhalb der beiden Gruppen (DSH = Deutscher Schäferhund).

Verteilung der Initiativen zur Interaktion

Sowohl bei den Wölfen als auch bei den Hunden war die Verteilung der Initiativen zur Interaktion nicht gleichmäßig verteilt (vgl. Abb. 18 und Abb. 144). In beiden Gruppen entfielen die meisten Initiativen auf den ranghöchsten Rüden. Während unter den Schäferhunden außerdem die ranghöchste Hündin sehr oft als Initiatorin auftrat, entfielen auf die einzige Wölfin, die in der Wolfgruppe eine ähnlich hohe Stellung inne hatte, die wenigsten Anbahnungen von Verhaltensauftritten. Insgesamt waren die Initiativen unter den Wölfen gleichmäßiger verteilt als unter den Schäferhunden.

Beteiligung der Dyaden an den Interaktionen

Sowohl unter den Wölfen als auch unter den Schäferhunden traten Zweierbeziehungen hervor, deren Häufigkeit sich deutlich von den anderen absetzte (Abb. 214).

Bei den Wölfen fielen speziell zwei Dyaden in Hinblick auf ihre Häufigkeit auf: Zum einen eine Kombination zweier subdominanter Rüden, die ihre Interaktionen überaus stark agonistisch geprägt vorwiegend aufeinander bezogen, zum anderen jene zwischen dem ranghöchsten Rüden und einem jüngeren Rüden, der dem älteren in der Rangordnung direkt folgte. Neben diesen ausnehmend häufig vertretenen Paarungen gab es bei den Wölfen keine Auffälligkeiten in der Häufigkeitsverteilung der Dyaden.

Unter den Zweierbeziehungen der Schäferhunde stach speziell jene zwischen den beiden Rüden als besonders häufig hervor. Alle in der Häufigkeit nachfolgenden Paarungen, insbesondere alle weiteren mit Beteiligung des rangniederen Rüden sowie jene, in denen die Hündin Interaktionspartner war, die sich ausschließlich in einer der Hütten aufhielt, waren deutlich seltener.

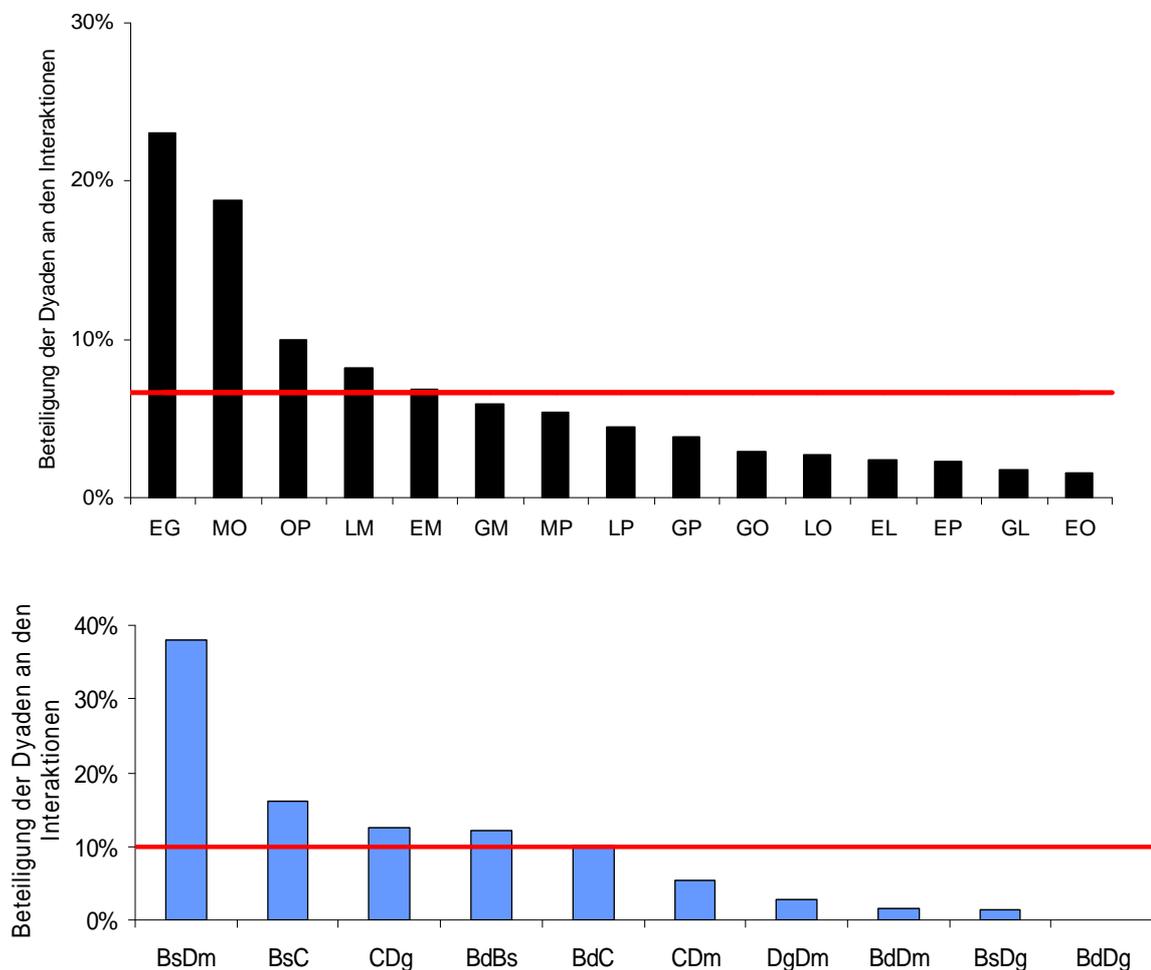


Abb. 214: Verteilung der Interaktionen auf die Dyaden. Oben Wolf, unten Deutscher Schäferhund (zu den Abkürzungen der Individuen s. Tab. 1 bzw. Tab. 2).

Die sozialen dyadischen Beziehungen

Der niedrigere Anteil sozio-positiven Verhaltens in der Hundegruppe im Vergleich zur Wolfsgruppe spiegelte sich insbesondere auch in den einzelnen Dyaden wieder. Betrachtet man die relative Häufigkeit von Dyaden mit einem bestimmten Anteil sozio-positiver Interaktionen am Gesamtverhalten der Dyade, wird deutlich, dass innerhalb der Hundegruppe Dyaden mit einem hohen Anteil an sozio-positivem Verhalten wesentlich seltener auftraten als in der Wolfsgruppe (Abb. 215). Insbesondere ausgeprägt sozio-positiv Beziehungen mit einem Anteil sozio-positiver Interaktionen am Gesamtverhalten der Dyade von über 80,0%, die bei den Wölfen ein Drittel aller Dyaden (33,3%) kennzeichneten, kamen bei den Hunde überhaupt nicht vor. Dagegen wiesen zwei Drittel aller Beziehungen unter den Schäferhunden (66,6%) einen geringen bis sehr geringen Anteil sozio-positiver Interaktionen (bis zu 40,0%) auf, waren also stark bis sehr stark sozio-negativ charakterisiert. Aufgrund der geringen Individuenzahl können hier nur Tendenzen aufgezeigt werden.

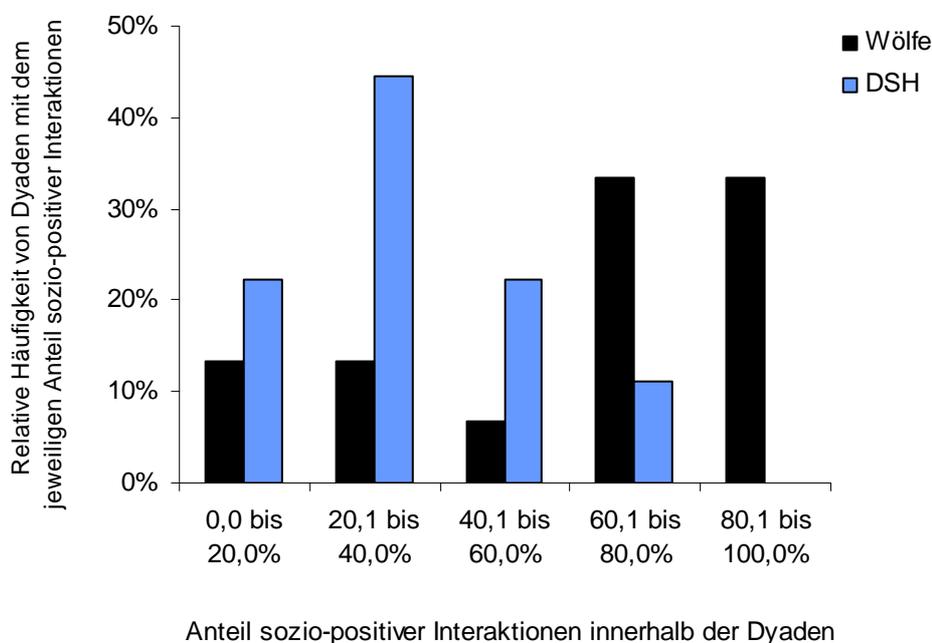


Abb. 215: Relative Häufigkeit von Dyaden mit einem bestimmten Anteil sozio-positiver Interaktionen am Gesamtverhalten einer Dyade (DSH = Deutscher Schäferhund).

Die sozialen Rangordnungen

Die sozialen Rangordnungen innerhalb der beiden Gruppen sind in Abb. 216 schematisch dargestellt. Oben stehen jeweils die ranghöchsten, unten die rangniedrigsten Tiere. Auf der jeweils linken Seite sind die Rüden angeordnet, rechts die Weibchen, die Rangordnungen sind jedoch als geschlechterübergreifend zu betrachten.

Unter den Wölfen existierte eine Rangordnung mit dem ältesten Rüden auf dem höchsten und einem der jüngeren auf dem zweithöchsten Rang. Unter den übrigen Rüden war keine klare Rangfolge zu bestimmen, da direkte dominanzbezogene Interaktionen zwischen ihnen fehlten. Während die einzige Fähe niemals erfolgreiches Dominanzverhalten gegenüber den jüngeren Rüden zeigte, demonstrierten diese die eigene untergeordnete Stellung durch spontanes submissives Verhalten ihr gegenüber. Die Fähe hatte demnach ebenfalls eine Position an der Spitze der Hierarchie inne.

Die Rangordnung unter den Hunden wies ebenfalls einen Rüden und eine Hündin in ranghohen Positionen auf. Beide zeigten geschlechterübergreifend erfolgreiches Dominanzverhalten sowohl einander als auch den anderen Gruppenmitgliedern gegenüber und empfangen sowohl von diesen als auch voneinander spontane submissive Gesten, so dass die Rangbeziehung zwischen ihnen nicht abschließend zu klären war. Eine weitere Hündin war in ihrer Bewegungsfreiheit extrem stark eingeschränkt und stand an letzter Stelle der Gruppenhierarchie, während die Rangbeziehung zwischen den beiden anderen, im Mittelfeld der Rangordnung positionierten Hunden, einem Rüden und einer Hündin, nicht klar zu definieren war.

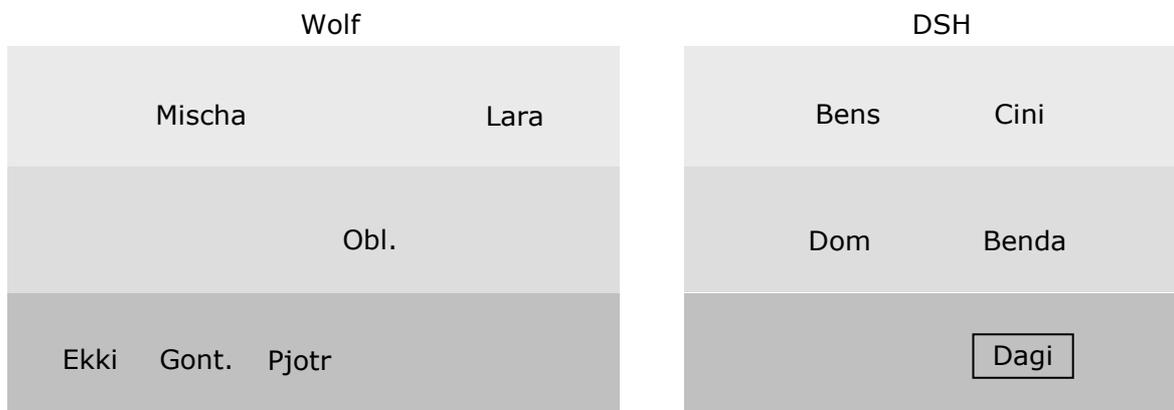


Abb. 216: Schematische Darstellung der sozialen Rangordnungen innerhalb der beiden Gruppen (DSH = Deutscher Schäferhund). Synthese aus den jeweiligen Häufigkeiten erfolgreichen Dominanzverhaltens und spontaner Submission sowie den Zusammenfassungen der sozialen dyadischen Beziehungen. Die Umrandung Dagis symbolisiert ihren Daueraufenthalt in einer der Hütten.

4. Diskussion

4. Diskussion

4.1. Methodendiskussion

4.1.1. Beobachtungen an Tieren im Gehege

Beobachtungen zum Verhalten von Wölfen sind in freier Wildbahn äußerst schwierig, da die Tiere in den meisten Gegenden lange Zeit einem hohen Jagddruck durch den Menschen unterlagen und eine sehr scheue und zurückgezogene Lebensweise zeigen (MECH 1991). Zudem bewegen sich die Tiere oft in schlecht überschaubarem Gelände, nicht zuletzt auch bei der Jagd, die bevorzugt in der Dämmerung und nachts erfolgt. Schließlich fehlt es insbesondere zur näheren Analyse des Jagdverhaltens an kontrollierbaren Bedingungen, so dass eine Vielzahl von Variablen zu berücksichtigen ist, die kaum voneinander zu trennen sind.

Demgegenüber bietet die Beobachtung unter Gehegebedingungen die Möglichkeit, unter kontrollierbaren Bedingungen die Anzahl der Variablen möglichst klein zu halten und diese getrennt voneinander zu variieren, so dass der Einfluss einzelner Variablen gezielt untersucht werden kann. Der Lebens- und Handlungsraum, der den Tieren zur Verfügung steht, ist in der Regel sehr gut überschaubar, so dass zum einen vollständige Verhaltenssequenzen, zum anderen auch seltene Verhaltensweisen und Ereignisse registriert werden können (ROBINSON 1990). Außerdem sind die Tiere an die Gegenwart von Menschen habitualisiert und lassen sich von dieser nicht wesentlich beeinflussen. Die Umgebung bietet den Tieren die Möglichkeit entspannten Interagierens (LUDWIG 2006). Darüber hinaus sind sowohl die Zusammensetzung als auch die Genese der Gruppe bekannt, so dass aus Langzeitbeobachtungen weitere Erkenntnisse erlangt werden können. Der Tiergarten der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel bietet im Vergleich zu zoologischen Gärten sehr gute Beobachtungsmöglichkeiten, da er nicht öffentlich zugänglich ist, und damit weder Störungen von Besuchern ausgehen noch die Untersuchungen durch Öffnungszeiten eingeschränkt werden.

Es ging in der vorliegenden Arbeit darum, kognitive Fähigkeiten in Bezug auf Kooperation zu untersuchen. Da es als unwahrscheinlich anzusehen ist, dass die Wolfspopulation des Tiergartens diese Fähigkeiten in den letzten 50 Jahren unter den Bedingungen der Gehegehaltung entwickelte, ist davon auszugehen, dass bereits deren wild lebenden Vorfahren über diese Fähigkeiten verfügten. Dennoch sollten diese und weiterführende Studien Aussagen und Hypothesen ermöglichen, die an wildlebenden Wölfen überprüft werden können. In Hinblick auf Beobachtungen zum Sozialverhalten ist bekannt, dass Ergebnisse aus Studien unter Gehegebedingungen vergleichbar sind mit solchen, die in freier Wildbahn gewonnen wurden (BEKOFF 1972). Nicht zuletzt ist ein Vergleich des Wildtiers Wolf mit dem domestizierten Haushund nur unter vergleichbaren Gehegebedingungen möglich.

4.1.2. Sozialisierung

In der vergleichenden Kognitionsforschung findet der Haushund wieder zunehmend Beachtung. Eine Beurteilung der Anpassungen des Haushundes an seine ökologische Nische, den Hausstand (HERRE und RÖHRS 1990), ist allerdings nur im Vergleich mit seiner Stammart, dem Wolf, sinnvoll möglich. Bisher erfolgte die vergleichende Forschung generell von der Seite des Haushundes in seiner heutigen Umwelt, dem

Hausstand, aus. Wölfe wurden, wenn sie zum Vergleich herangezogen wurden, diesen Bedingungen weitestgehend angepasst, indem sie eine intensive Sozialisierung an Menschen erfuhren (z. B. UDELL und WYNNE 2008). So waren sie in den Testsituationen, in denen es um Kommunikation mit dem Menschen ging, besser zu handhaben. Diesen Studien lag zumeist die Frage zugrunde, was sich beim Haushund im Zuge der Domestikation bzw. Ko-Evolution durch das enge Zusammenleben mit dem Menschen bzw. durch die Selektion durch den Menschen veränderte (z. B. TOPÁL et al. 2009). Anders als Haushunde, für die auch der Mensch Sozialpartner ist, sind Wölfe allerdings auf einen Sozialverband mit Artgenossen angewiesen. Sie von diesen zu trennen und einzeln zu halten, um sie ebenfalls einzeln Testsituationen auszusetzen, dürfte starken Einfluss auch auf ihre kognitiven Leistungen haben.

Obwohl Vorteile einer starken Sozialisierung der zu untersuchenden Wölfe nicht von der Hand zu weisen sind, liefern so gewonnene Erkenntnisse ein eingeschränktes Bild. Für die vorliegende Studie wurde deshalb eine andere Vorgehensweise gewählt und ein Vergleich kognitiver Leistungen unter Bedingungen durchgeführt, die der Natur der Wölfe stärker Rechnung tragen. So wurden die Tiere unter semi-natürlichen Bedingungen mit wenig Menschenkontakt in einer gewachsenen, aus einem Elternpaar und deren Nachwuchs bestehenden Gruppe gehalten. Auch die Hunde lebten unter möglichst wenig Menschenkontakt in einer Gruppe. Getestet wurde, inwiefern Wölfe bzw. Haushunde innerhalb ihrer jeweiligen Gruppe bei der Futterbeschaffung kooperierten, eine Situation, die für Wölfe als Rudeljäger charakteristisch ist. Es gab also keine Zusammenarbeit mit dem Menschen, für die eine starke Sozialisierung der Tiere notwendig gewesen wäre.

Die hier gewählte Vorgehensweise nähert sich zwar dem natürlichen Verhalten der Wölfe, entfernt sich zugleich jedoch vom natürlichen Verhalten der Haushunde. Diese Methode kann daher für sich allein ebenfalls kein vollständiges und unverfälschtes Bild der Fähigkeiten von Wölfen und Haushunden liefern. Die Kombination der Ergebnisse beider Methoden ermöglicht jedoch eine schrittweise Annäherung an die tatsächlichen Gegebenheiten.

4.1.3. Testapparatur

Die verwendete Testapparatur weist auf den ersten Blick wenige Eigenschaften auf, die sich mit einer gemeinschaftlichen Jagd auf Huftiere in Verbindung bringen ließen. Ihr auffälligstes Merkmal dürfte sein, dass sie statisch ist, die „Jäger“ also keine „Beute“ verfolgen müssen, wie es für eine Jagd typisch wäre. Die Apparatur stellte jedoch keinen Jagdsimulator dar, der möglichst viele realistische Eigenschaften aufweisen sollte, so dass auf bestimmte Eigenschaften, insbesondere eine Bewegungsrichtung fliehender Beute, bewusst verzichtet werden konnte. So ist es für die Untersuchung einer zeitlichen Abstimmung der „Jäger“ aufeinander sogar von Vorteil, dass sich die Testapparatur nicht bewegt, denn nur so kann die Ausrichtung der Tiere aneinander von der Ausrichtung an der „Beute“ abgegrenzt werden. Insofern stellt die Apparatur ein Modell dar, anhand dessen Strategien der kooperativen Gruppenjagd untersucht werden können. Die Lösung der Aufgabe erforderte, dass zwei Tiere gleichzeitig an je einem Seil zogen, und ahmte damit Bewegungen nach, die Wölfe in der Natur zeigen, wenn sie sich in den Extremitäten oder der Flanke der Beute verbeißen. Ziehen an senkrecht von oben herabhängenden Seilen zur Erarbeitung von Futter wurde bereits erfolgreich bei Haushunden bzw. Tüpfelhyänen verwendet (HIESTAND 1989, DREA und FRANK 2003).

4.1.4. Sozialverhalten

In die Auswertung des Sozialverhaltens gingen nur Interaktionen ein, an denen genau zwei Tiere beteiligt waren. Nur in diesen Interaktionen ist mit Sicherheit festzustellen, welches Tier der Adressat einer bestimmten Verhaltensweise ist. Allerdings sind in einem Gehege, insbesondere bei der vorliegenden Größe, andere Gruppenmitglieder nie weit entfernt, so dass ein Einfluss ihrerseits auf das Verhalten der an der Dyade beteiligten Tiere nicht gänzlich ausgeschlossen werden kann. Aussagen über eine Zweierbeziehung, die von anderen Tieren unbeeinflusst ist, könnten demnach nur anhand von Beobachtungen der jeweiligen Tiere unter Ausschluss aller anderen Individuen gemacht werden. Dies wiederum entspricht jedoch nicht den tatsächlichen Gegebenheiten, denn die Tiere leben in der Gruppe zusammen und können daher nie völlig unbeeinflusst voneinander und von den Beziehungen zwischen allen anderen Tieren interagieren. Die Auswertung dyadischer Interaktionen stellt daher die beste Möglichkeit dar, sichere Aussagen über Zweierbeziehungen zu treffen.

Die Beobachtungen für diese Arbeit erfolgten nach der Fokustiermethode (ALTMANN 1974). Diese Methode bietet den Vorteil, dass die Beobachtungsdauer für jedes Tier gleich ist, so dass Vergleiche von Häufigkeiten innerhalb der gesamten Gruppe möglich sind. Außerdem ist sichergestellt, dass auch weniger auffällige, etwa bewegungsarm oder lautlos ablaufende Interaktionen registriert werden. Mit der Bevorzugung dieser Methode gegenüber der Ad-libitum-Methode (ALTMANN 1974) wird eine kleinere Datenmenge in Kauf genommen, da innerhalb des zuvor bestimmten Zeitraumes nur die Interaktionen des Fokustieres dokumentiert werden, nicht aber Interaktionen der Gruppenmitglieder, die nicht auf das Fokustier gerichtet sind.

4.2. Ergebnisdiskussion

4.2.1. Kooperation bei Wolf und Haushund

Kooperatives Verhalten spielt in vielen Bereichen des Sozialverhaltens des Wolfes eine große Rolle, besonders auffällig jedoch ist es im Bereich der Jagd. Hier werden Wölfen komplexe Jagdtechniken zugeschrieben, die ein hohes Maß an kognitiven Fähigkeiten und ein gewisses Maß an Verständnis für ein gemeinsames Ziel und die Absichten der Rudelmitglieder sowie an Planung voraussetzen. Auch bei Jagden, die geringere kognitive Anforderungen an die Teilnehmer stellen, profitieren Wölfe vom gemeinsamen Handeln. Während bereits die gemeinsame Ausrichtung an der Beute die Erfolgsaussichten verbessert, kann ein Verständnis für die Bedeutung der Jagdpartner sowie deren Verhaltensabstimmung untereinander die Erfolgchancen noch deutlich steigern (CHALMEAU et al. 1997b). In der vorliegenden Arbeit mussten die Tiere an einer Testapparatur gleichzeitig an zwei Seilenden ziehen, um sich Futter zu erarbeiten. Einem Tier allein war es nicht möglich, das Futter freizusetzen. Die Aufgabe erforderte also gleichzeitige und ähnliche Handlungen an einer gemeinsamen „Beute“. Drei der sechs in der Gruppe getesteten Wölfe beherrschten die grundsätzlichen Anforderungen der Aufgabe, nämlich das Ziehen am Seil zur Erarbeitung von Futter, so dass die Voraussetzungen für Kooperation in den Tests gegeben waren.

Haushunde dagegen jagen ihre Nahrung in der Regel nicht selbst, sondern werden vom Menschen versorgt. Bereits seit Jahrtausenden arbeiten sie als Gebrauchshunde mit dem Menschen zusammen (CLUTTON-BROCK 1984, 1995, BENECKE 1994). Sei es als Begleiter bei der Jagd oder als Hütehund domestizierter Huftiere, so war insbesondere jenes Individuum erfolgreich, das gut mit dem Menschen kommunizierte und dessen Anweisungen besonders gut Folge leisten konnte. Die Zusammenarbeit mit Artgenossen dürfte bei keiner Verwendungsart wesentlicher Bestandteil der jeweiligen Aufgabe gewesen sein. Dies gilt auch und besonders für die Rasse Deutscher Schäferhund. Seit Mitte des 17. Jahrhunderts ist die Verwendung als Hütehund belegt, der unabhängig vom Erscheinungsbild auf Gebrauchstüchtigkeit gezüchtet wurde und vom Wesen her gut dressierbar sein sollte (RÄBER 1993). Der Hütehund sollte auf die Kommandos des Schäfers hin arbeiten. Obwohl in größeren Herden meist mehrere Hütehunde eingesetzt werden, arbeiten sie weitgehend unabhängig voneinander nach den Anweisungen des Menschen. Eine gute Kommunikation mit Artgenossen war und ist für Hütehunde daher unwesentlich. Mit der Gründung des Vereins für Deutsche Schäferhunde (SV) e.V. im Jahr 1899 verlagerte sich der Schwerpunkt der Zucht von der Gebrauchstüchtigkeit hin zu einem einheitlichen äußeren Erscheinungsbild. Die Aufgaben, zu denen Deutsche Schäferhunde in der Folge eingesetzt wurden, wurden vielfältiger, so dass heute neben der klassischen Verwendung als Hütehund auch Schutz- und Rettungsdienst sowie Blinden- und Behindertendienst typische Aufgaben dieser Rasse sind. Allen Aufgaben gemein ist eine starke Bezogenheit auf den Menschen, die durch die Körordnung gefördert und gefordert wird (KÖRORDNUNG DES SV, Fassung von 2009).

Kommunikation mit dem Menschen ist demnach ein wesentlicher Bestandteil der Anforderungen an Haushunde. Im Gegenzug dürfte der Selektionsdruck auf Kommunikation mit Artgenossen immer geringer geworden sein. Tatsächlich gibt es Hinweise, dass das Kommunikationsvermögen mit Artgenossen beim Hund reduziert

ist. So sind viele Hunderassen nicht in der Lage, stabile Gruppen zu etablieren, weil ihre Möglichkeiten im Ausdruck teils stark reduziert sind (FEDDERSEN-PETERSEN 2004a, b). Kommunikation ist jedoch eine Grundlage für die Koordination von Aktivitäten und die Abstimmung des Verhaltens von Gruppenmitgliedern und als solche eine wesentliche Voraussetzung für Kooperation. Daher war in der vorliegenden Studie anzunehmen, dass die Fähigkeit zur Kooperation bei den Deutschen Schäferhunden im Vergleich zu den Wölfen reduziert wäre.

Anders als erwartet, kooperierten jedoch die Wölfe an der Testapparatur überhaupt nicht, während die Hunde kooperativ sehr erfolgreich waren. Mögliche Gründe für das Ausbleiben kooperativen Verhaltens der Wölfe an der Testapparatur werden im Folgenden diskutiert.

Ursachen für das Ausbleiben kooperativen Verhaltens bei den Wölfen

Testapparatur

Eine mögliche Ursache für den ausbleibenden Erfolg bei den Wölfen könnte in der verwendeten Testapparatur liegen. Das Wirkprinzip war möglicherweise zu wenig durchschaubar und blieb für die Tiere kryptisch. OSTHAUS et al. (2005) fanden bei Haushunden in einem Test mit an Seilen gebundenem Futter, das durch Ziehen an den Seilen erreicht werden konnte, kein Erkennen des zugrunde liegenden Ursache-Wirkungs-Prinzips.

Doch obwohl ein Verstehen des Wirkprinzips der für die vorliegende Studie verwendeten Testapparatur für Lernerfolge von Vorteil ist, stellt es keine Voraussetzung für das erfolgreiche Anwenden der Apparatur durch die Tiere dar. Eventuell wäre dennoch für eine Untersuchung wie die vorliegende eine Apparatur besser geeignet, deren Ursache-Wirkungs-Zusammenhang erkennbar ist. In Studien zur Kooperation nicht-menschlicher Primaten wurden meist Apparaturen verwendet, bei denen Seile in horizontaler Ebene gezogen werden müssen, und die Belohnung entsprechend der Stärke des Ziehens näher an die Tiere herangezogen wird (z. B. MENDRES und DE WAAL 2000, DE WAAL und DAVIS 2003). Lässt eines der Tiere das Seil los, vergrößert sich die Distanz der Belohnung zu den Tieren wieder. Dieses Prinzip ist gradueller und vermutlich leichter zu erfassen als das „Alles-oder-Nichts“-Prinzip des hier verwendeten Versuchsaufbaus.

Eine waagerechte Ausrichtung entspräche zudem eher den sensorischen Voraussetzungen der Wölfe, deren Beute sich in horizontaler Ebene fortbewegt. Anders als bei der menschlichen Retina, bei der die Fovea centralis, das Gebiet des schärfsten Sehens, mehr oder weniger rund ist, bildet der Bereich mit der höchsten Dichte an Zapfen beim Wolf einen horizontalen Streifen („*visual streak*“; PEICHL 1992), so dass Bewegungen in dieser Ebene besonders gut wahrgenommen werden. Analog dürften auch die zentralnervösen Strukturen auf eine bessere Verarbeitung horizontaler Bewegungen ausgelegt sein. So zeigen auch Falklandkarakaras (*Phalacrocorax australis*) deutlich größeres Interesse an Seilzügen in horizontaler Ebene als an solchen mit vertikaler Ausrichtung (SEGER 1997).

Dennoch kann die in der vorliegenden Untersuchung verwendete Testapparatur nicht als generell ungeeignet für derartige Versuche bezeichnet werden. Tüpfelhyänen arbeiteten sehr erfolgreich mit einem ähnlichen Versuchsaufbau (DREA und CARTER 2009), und Haushunden bereitet das Ziehen an senkrecht von oben herabhängenden Seilen zur Erarbeitung einer Belohnung ebenfalls keine Schwierigkeiten (HIESTAND

1989). In der vorliegenden Arbeit waren die Schäferhunde mit der Testapparatur erfolgreich. Im Training bedienten auch drei der sechs Wölfe die Apparatur. Ihr individuelles Ziehverhalten, das durch kontrolliertes, dosiertes Ziehen unter aufmerksamer Beobachtung der Klappenbewegungen gekennzeichnet war, legt nahe, dass sie die grundlegende Funktionsweise des Versuchsaufbaus verstanden hatten. Bei ihnen kam es allerdings nie zum gleichzeitigen Ziehen an beiden Seilen, so dass sich den Wölfen keine Gelegenheit bot, das den Tests zugrunde liegende Kooperationsprinzip zu erfassen.

Position der Testapparatur im Gehege

Als Standort für die Testapparatur war das Gehegeabteil 2 gewählt worden, in dem sich die Wölfe vor dem Aufbau der Apparatur bevorzugt aufhielten (persönliche Beobachtung). Hier ruhten sie gewöhnlich, und auch der größte Teil des Sozialverhaltens spielte sich in diesem sowie dem angrenzenden dritten Gehegeviertel ab. Wie Daten einer bereits durchgeführten Studie deutlich machten, mieden die Tiere jedoch mit Beginn der Nutzung der Testapparatur das Testviertel in Ruhephasen (PLAGMANN 2003). Zum bevorzugten Ruheplatz wurde das Gehegeviertel 1. Erst im Verlauf der Testreihe aus dem Jahr 2003 gewann das Testviertel wieder an Bedeutung als zentraler Aufenthaltsort außerhalb der Tests. Mit dem Einbringen der Apparatur, vor der die Wölfe zunächst Scheu zeigten, ging offenbar eine bedeutende Störung am bevorzugten Ruheplatz einher. Dies könnte dazu geführt haben, dass das Testabteil für die Tiere negativ belegt war, was wiederum einen negativen Einfluss auf die Leistungen der Wölfe in den Tests gehabt haben könnte.

Weiterhin gilt es zu bedenken, dass die tägliche Fütterung ausschließlich in den Gehegeabteilen 1 und 4 erfolgte. Das Testabteil hatte daher für die Wölfe keine Bedeutung in Hinblick auf Nahrung. Da die Funktionsweise der Testapparatur jedoch auf der Belohnung durch Futter basierte, wäre es möglich, dass die von ihr ausgehende Motivation an dem gewählten Standort nicht die erwünschte Wirkung auf die Wölfe hatte.

Da die Wölfe die Testapparatur im Training erfolgreich verwendeten und sich auch während der Kooperationstests stets damit beschäftigten, erscheint die Position der Testapparatur im Gehege als Erklärung für das Ausbleiben der Kooperation dennoch als sehr unwahrscheinlich.

Gehegepopulation

Die Gruppe der getesteten Wölfe geht auf wenige Individuen zurück, die vor ca. 50 Jahren aus dem Balkangebiet an die Universität Kiel kamen. In der Folge wurden lediglich zwei weitere Individuen eingekreuzt. Es ist vorstellbar, dass die „Gründerindividuen“ über eine geringe Disposition zur Kooperation verfügten und diese Eigenschaft im Laufe der folgenden Generationen infolge von Inzucht und fehlender positiver Selektion auf kooperatives Jagdverhalten durch die Gehegehaltung noch weiter abnahm.

Sozialstruktur

Bei der getesteten Wolfsgruppe handelte es sich um eine Familiengruppe aus einem Elternpaar und deren Nachkommen. Damit entsprach ihre Sozialstruktur der Definition eines Rudels. Allerdings ist zu berücksichtigen, dass die jüngeren Rüden mit einem Alter von vier bzw. fünf Jahren das üblicherweise für die Dispersion angegebene Alter

von zwei bis drei Jahren bereits überschritten hatten. Die hohe Frequenz agonistischer Interaktionen in einigen Dyaden lässt vermuten, dass unter Freilandbedingungen der eine oder andere Rüde die Familie verlassen hätte. Diese Möglichkeit bestand jedoch aufgrund der Gehegehaltung nicht, so dass sich die gesteigerte Spannung innerhalb der Gruppe vermutlich auf die Leistungen der Tiere auswirkte.

Hinzu kam, dass die Tests zur Kooperation Ende November und Anfang Dezember und damit zur Zeit der Vorranz stattfanden. In der Paarungszeit und den ihr vorhergehenden Monaten treten Spannungen innerhalb der Gruppe besonders deutlich hervor (ZIMEN 1971, MECH 1999). Insbesondere unter den Männchen kommt es infolge der männlichen Strategie zur Sicherung des Reproduktionsmonopols durch Unterdrückung rangniederer Männchen und gezielte Verhinderung der Paarung zu einem stark erhöhten Anteil agonistischer Auseinandersetzungen (DERIX et al. 1993, MECH und BOITANI 2003). Da die Gruppe fast ausschließlich aus Rüden bestand, war dieser Effekt besonders deutlich.

In der Testsituation selbst waren allerdings keine Anzeichen interindividueller Spannungen unter den Tieren, die sich im Bereich der Testapparatur aufhielten, zu beobachten. Dennoch ist es möglich, dass sich beispielsweise der junge Rüde Oblomow den Seilen nicht näherte, weil der ranghöchste Rüde Mischa in der Nähe war. Dieser Ansatz bietet jedoch keine Erklärung dafür, weshalb Mischa selbst nicht aktiv wurde und an den Seilen zog, solange Lara sich mit diesen beschäftigte. Diese beiden Wölfe waren seit mehreren Jahren verpaart, und ihre Beziehung beruhte auf ausschließlich sozio-positivem Verhalten.

Motivation

Die Tiere wurden in der Testphase wie gewöhnlich mit Ausnahme eines Tages pro Woche einmal täglich am Vormittag gefüttert. Die Futtermenge wurde dabei nicht zum Zwecke der Motivationssteigerung reduziert, um durch Futterneid verursachte Aggressionen zu vermeiden. Zur Testzeit am frühen Nachmittag lag die Fütterungszeit nicht lange zurück. Die Annahme, dass den Tieren dadurch möglicherweise die Motivation fehlte, für die geringe Futtermenge zu arbeiten, konnten durch die Beobachtungen während der Tests allerdings nicht bestätigt werden. Die Fähe Lara ging bei Testbeginn stets direkt zur Testapparatur und zog an den Seilen. Ihre Ziehhäufigkeit pro Test ließ im Testverlauf erst allmählich nach. Während die beiden potenziellen Kooperationspartner nie an den Seilen zogen, so lange die Fähe sich mit diesen beschäftigte, waren sie doch gewöhnlich in den ersten Minuten jedes Tests im Bereich der Testapparatur zugegen und beobachteten die Fähe. Gegen Ende der Testreihe nutzte der Rüde Mischa die entstehenden Freiräume und zog mit abnehmender Ziehhäufigkeit Laras vermehrt selbst. Mangelnde Motivation ist daher nicht als hauptsächliche Ursache für das Ausbleiben der Kooperation unter den Wölfen anzusehen.

Alter

Trotz der für Wölfe fremden Wirkungsweise der Testapparatur hatten drei der sechs Wölfe diese im Training erfolgreich bedient. In den Kooperationstests bestand der einzige deutlich sichtbare Unterschied zum letzten Trainingsschritt darin, dass statt nur eines Seiles nun zwei Seile verfügbar waren. An nur einem dieser Seile zu ziehen, führte hier nicht zum Erfolg. Da sich Wölfe im Bereich des Problemlösens als sehr ausdauernd erwiesen haben (FRANK und FRANK 1982, 1985, FRANK et al. 1989), war

anzunehmen, dass die Tiere, nachdem sie erkannten, dass einseitiges Ziehen das Problem nicht löste, neue Strategien austesten würden. Da sie das Ziehen am Seil als bisher erfolgreiche Lösung kannten, war zu vermuten, dass die Wölfe, die sich gewöhnlich im Bereich der Testapparatur aufhielten und beobachteten, nun ihrerseits versuchen würden, das Problem auf die ihnen bekannte Art zu lösen. Durch die daraus resultierende gleichzeitige Manipulation beider Seile war ein zunächst zufälliger Erfolg durch gleichzeitiges Ziehen zu erwarten.

Generalisten, zu denen Wölfe, aber etwa auch Rabenvögel und Greifvögel gehören, nutzen vielfältige Lebensräume und unterschiedlichste Nahrungsquellen. Trotz der Ausbildung von Präferenzen sind sie darauf angewiesen, sich auf wechselnde Umweltbedingungen einstellen und verschiedenste Ressourcen ausbeuten zu können. Insofern ist es nicht erstaunlich, dass gerade bei diesen Arten das Explorationsverhalten sehr stark ausgeprägt ist, das es ihnen ermöglicht, neue Gegebenheiten zu erkunden und neue Optionen aufzutun.

Das Explorationsverhalten ist so eng mit dem Neugier- und Spielverhalten sowie dem Lernen verknüpft, dass diese Verhaltensbereiche oft als ein gemeinsamer, zusammenhängender Komplex behandelt werden (EIBL-EIBESFELDT 1967, FRANCK 1985). Diesen Verhaltensbereichen ist gemein, dass sie besonders stark während der Jugendentwicklung ausgeprägt sind, einer Phase der ontogenetischen Entwicklung, in der sowohl das Zentralnervensystem als auch das Verhalten besonders formbar sind (BEKOFF 1976) und in der besonders leicht gelernt wird. Innerhalb der Jugendentwicklung lassen sich zudem sogenannte sensible Phasen eingrenzen, in denen in bestimmten Verhaltensbereichen besonders gut und nachhaltig gelernt wird. So gibt es bei Wölfen etwa zwischen der 3. und 14. Lebenswoche eine sensible Phase, in der sich das Sozialverhalten besonders schnell entwickelt (Sozialisierungsphase; FEDDERSEN-PETERSEN 2004b). Fehlen in dieser Phase die entsprechenden Reize, etwa durch eine zu frühe Trennung des Jungtieres von Artgenossen, so stellen sich Defizite in der Verhaltensentwicklung ein. Diese sind reversibel, d. h. das Verhalten kann sich auch noch später durch das Einwirken der benötigten Reize entwickeln, dies dauert jedoch wesentlich länger.

Möglicherweise gibt es analog zu der sensiblen Phase für die Entwicklung des Sozialverhaltens auch für das kooperative Jagdverhalten eine sensible Phase in der Jugendentwicklung, in der die Tiere adäquaten Reizen ausgesetzt sein müssen, um angeborene Fähigkeiten weiter entwickeln zu können. DREA und CARTER (2009) vermuten, dass bei Tüpfelhyänen Wiederholung bzw. soziale Bahnung („*social facilitation*“) bei der Aneignung kooperativen Verhaltens eine Rolle spielen. Eventuell müssen Wölfe im juvenilen Alter an gemeinschaftlichen Jagden teilnehmen, um Fähigkeiten wie die Anpassung des eigenen Verhaltens an das der anderen Jagdteilnehmer zu entwickeln und zu verfeinern. Zu Beginn tragen sie zwar noch nicht zum Jagderfolg bei, haben aber die Gelegenheit, durch Beobachten zu lernen, und sind außerdem zugegen, um die Beute schneller zu verwerten.

Mit zunehmendem Alter nehmen Spiel-, Neugier- und Explorationsverhalten in ihrer Häufigkeit ab (MEYER-HOLZAPFEL 1956, FAGEN 1981, SEGER 1997), so dass ältere Tiere weniger flexibel auf neue Situationen reagieren. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit legen nahe, dass das Alter der hier untersuchten Wölfe einer der Gründe war, weshalb sich die Tiere so wenig explorativ gegenüber der veränderten Testsituation zeigten und keine Lösung für das kooperative Problem entwickelten. Zwei der im Training erfolgreichen Tiere waren zum Zeitpunkt der Kooperationstests zwölf Jahre alt. Angesichts einer Lebenserwartung von zwölf bis 15 Jahren in menschlicher Obhut

befanden sich die beiden Tiere damit im fortgeschrittenen Alter. Tatsächlich verstarb der Rüde etwa zwei Monate nach dem Ende der Testreihe, und die Fähe musste ein Jahr später aufgrund eines Tumors eingeschläfert werden. Das dritte an den Seilen kompetente Tier war mit einem Alter von vier Jahren zwar deutlich jünger, hatte die juvenile Phase aber ebenfalls bereits hinter sich gelassen.

Spezielle Untersuchungen zum Einfluss des Alters auf den Erfolg in kooperativen Aufgaben gibt es bisher nicht. Doch wo sich Alter und Erfolg ermitteln ließen, zeigte sich, dass in den Studien entweder generell junge Tieren untersucht wurden oder junge Tiere besonders häufig an Erfolgen beteiligt waren. So waren die Tüpfelhyänen bei DREA und CARTER (2009) zum Zeitpunkt der Tests zwischen einem und zwei Jahren alt (Lebenserwartung in menschlicher Obhut: 40 Jahre). Eine Diplomarbeit zum Kooperationsverhalten bei Australischen Dingos dokumentierte Erfolge ausschließlich bei juvenilen Tieren (WÖLM 2010). Die für die vorliegende Studie eingesetzten Haushunde waren mit weniger als einem Jahr ebenfalls jung und kooperierten erfolgreich.

Toleranz

Ein Charakteristikum im Verhalten der Wölfe war die Tatsache, dass sich in den ersten Testminuten zwar meist mindestens zwei Tiere im Bereich der Testapparatur aufhielten, sich jedoch nie mehr als ein Wolf zur gleichen Zeit in Reichweite eines der Seile befand. Anwesende Wölfe beschränkten sich auf das Beobachten des aktiven Tieres aus meist zwei bis vier Metern Entfernung und zeigten keine Motivation, sich dem zweiten Seil zu nähern. Erst, wenn die an den Seilen aktivste Fähe Lara den Versuchsaufbau verließ, näherte sich mitunter eines der beiden anderen kompetenten Tiere den Seilen, der ranghöchste Rüde Mischa öfter als der Rüde Oblomow. Selten zog Mischa dann auch einmal an einem der Seile. Dieses Verhalten des Beobachtens, während ein Rudelmitglied arbeitet, ist inkongruent mit dem Verhalten von Wölfen in freier Wildbahn. Möglicherweise handelt es sich dabei um ein Phänomen der untersuchten Gruppe, die von einigen wenigen Individuen abstammen, die sich seit Jahrzehnten in menschlicher Obhut befinden. In den Generationen der Zucht und Inzucht sowie durch den Wegfall der Notwendigkeit der selbstständigen Futterbeschaffung gingen unter Umständen wesentliche Fähigkeiten kooperativen Verhaltens verloren.

Ähnliches beobachtete CHENEY (1982) in einem Versuch zum Lernverhalten bei Wölfen: Nur der dominante von drei gemeinsam getesteten Wölfen löste die Aufgabe. Die anderen beiden Tiere kamen zwar häufig mit in den Versuchsbereich, waren oft in der Nähe, wenn das andere Tier das Problem löste, und sie untersuchten gelegentlich den Testaufbau, zeigten aber niemals selbst das erforderliche Verhalten. CHENEY (1982) stellte fest, dass sie Angst vor dem Versuchsaufbau hatten, vor allem aber wurden sie klar vom dritten Wolf dominiert. Dieser duldete nicht, dass sie sich mit dem Versuchsaufbau beschäftigten. Toleranz spielt demnach eine wesentliche Rolle bei derartigen Versuchen, dies umso mehr in Tests, die die Zusammenarbeit mehrerer Tiere erfordern.

Welche Bedeutung Toleranz in Tests zur Kooperation etwa bei Schimpansen haben kann, zeigten MELIS et al. (2006b). Sie untersuchten die Leistung von Dyaden in Abhängigkeit von dem Level an Toleranz und stellten fest, dass Paare aus untereinander toleranten Individuen sehr erfolgreich kooperierten. Individuen aus diesen erfolgreichen Dyaden stellten aber die Kooperation ein, wenn sie mit einem Artgenossen getestet wurden, mit dem sie eine weniger tolerante Beziehung verband.

In einem höheren generellen Toleranzniveau sehen HARE et al. (2007) auch die Ursachen für bessere Leistungen von Bonobos gegenüber Schimpansen. TOMASELLO (2009) vermutet als essenzielle Vorstufe zur heute existenten menschlichen „Hyperkooperativität“ gesteigerte Toleranz zwischen den Mitgliedern einer Gruppe. Er führt zum Vergleich die gemeinsame Jagd bei Schimpansen an, wie sie von BOESCH und BOESCH (1989) bzw. BOESCH (2002) beschrieben wurde. Die Beute wird von mehreren Tieren gleichzeitig verfolgt, aber letztlich von einem einzelnen Jäger erlegt. Andere an der Jagd beteiligten Tiere sind in der Nähe, erreichen den erfolgreichen Jäger zuerst und bekommen meist einen Teil der Beute. Es wurde vermutet, dies geschehe in einem Prozess aktiven Teilens als Belohnung für ihren Anteil an der Jagd. TOMASELLO (2009) Auffassung nach jedoch jagen die Schimpansen zwar gemeinsam, aber jeder für sich (vgl. hierzu NOË 2006). Außerdem teilt der erfolgreiche Jäger seine Beute nicht freiwillig, sondern weicht den Artgenossen nach Möglichkeit aus und lässt nur zu, dass sich die am hartnäckigsten bettelnden Tiere etwas von der Beute nehmen (GILBY 2006).

In den Versuchsreihen zur vorliegenden Arbeit beschäftigte sich in erster Linie die Fähe Lara mit der Testapparatur. Es ließen sich während der Tests keine Anzeichen erkennen, die darauf hindeuteten, dass die Fähe die Nähe der anderen Tiere zum Versuchsaufbau nicht tolerierte. So war weder agonistische Kommunikation im Bereich der Testapparatur zu verzeichnen, noch zeigte die Fähe sonstige Reaktionen auf Abstandsveränderungen der Rüden in Bezug auf den Versuchsaufbau. Natürlich ist nicht auszuschließen, dass die Kommunikation derart subtil erfolgte, dass sie für den menschlichen Beobachter nicht wahrnehmbar war. Berücksichtigt man aber die sozialen Beziehungen der Fähe zu den beiden beobachtenden Rüden, die auf ausschließlich sozio-positivem Verhalten beruhten, bietet mangelnde Toleranz keine Erklärung dafür, dass die Rüden den Seilen fernblieben.

Denkbar wäre weiterhin eine Hemmung unter den beiden Rüden, die sich meist gemeinsam mit Lara an der Apparatur aufhielten. Die Beziehung zwischen den beiden war stark von der Unterdrückung des jüngeren Rüden Oblomow durch den ranghöchsten Rüden Mischa geprägt. Dieses Verhalten war allerdings stark ritualisiert, und die Beziehung beinhaltete mit dem Gesichtlecken, das Mischa gegenüber Oblomow zeigte, außerdem ein kohäsives Verhalten, das für diese Dyade charakteristisch war. Obwohl die beiden Rüden während der Tests die meiste Zeit gemeinsam innerhalb des begrenzten Testbereiches verbrachten, waren denn auch keine agonistischen Interaktionen zu verzeichnen. Keiner der Beiden reagierte erkennbar auf Abstandsveränderungen des jeweils Anderen. Insofern ist weder anzunehmen, dass Mischa den jüngeren Oblomow gezielt auf Abstand hielt, noch dass dieser sich aufgrund der Anwesenheit Mischas von den Seilen fernhielt.

Anders als bei den meisten Primaten ist die gemeinsame Nahrungsaufnahme bei Wölfen die Regel. Normalerweise frisst das ganze Rudel gemeinsam an der Beute, die nicht gegen Rudelmitglieder verteidigt wird (ZIMEN 1971, MECH 1991). Wölfe weisen demnach am Futter ein hohes Maß an sozialer Toleranz auf. Demgegenüber ist die Toleranz am Futter unter Haushunden meist geringer. So vermutete ZIMEN (1971) zeitweise die Etablierung einer Futterangordnung unter Haushunden, konnte seine Ergebnisse später allerdings nicht bestätigen. Auch in der vorliegenden Arbeit kam es zu keinen derartigen Beeinträchtigungen: Die Schäferhunde kooperierten erfolgreich, und Aggressionen an der Testapparatur blieben aus.

Insgesamt ist die Tatsache, dass sich stets nur ein Wolf zur Zeit mit den Seilen beschäftigte, nicht auf fehlende Toleranz gegenüber der Anwesenheit von Artgenossen zurückzuführen.

„Aufeinanderbezogensein“

Die Schäferhunde achteten sehr stark auf das Verhalten der Gruppenmitglieder. Sie beobachteten ein an den Seilen aktives Tier und ließen von eigenen Aktionen am Seil oft ab, wenn ein Hund am anderen Seil zog. Darüber hinaus handelten die Tiere aber auch gleichzeitig und unabhängig voneinander, so dass schließlich zwei Tiere gleichzeitig an den beiden Seilen zogen und erfolgreich waren.

Auch die Wölfe waren sehr stark aufeinander bezogen und beobachteten das jeweils aktive Tier. Im Unterschied zu den Hunden handelten sie aber niemals gleichzeitig und unabhängig voneinander an der Testapparatur, indem sie das Beobachten aufgaben und selbst aktiv wurden. Die dokumentierten Ergebnisse lassen vermuten, dass gerade das starke „Aufeinanderbezogensein“ der Wölfe deren kooperativen Erfolg in der gestellten Aufgabe negativ beeinflusste. Andererseits bedingt die starke Orientierung aneinander gute Voraussetzungen für Kooperation, indem sie dazu führte, dass die Dauer des gemeinsamen Aufenthalts an der Testapparatur im gesamten Testverlauf hoch war. Diese gemeinsame Ausrichtung ist als erster Schritt zur Kooperation anzusehen („*audience effect*“; DREA und CARTER 2009). Zur Auslösung gleichzeitigen Verhaltens fehlten dann vermutlich Schlüsselreize der „Beute“, so dass kooperatives Verhalten im Wechselspiel zwischen der Ausrichtung auf die Beute und auf andere Jagdteilnehmer erfolgt.

Allerdings ist zu bedenken, dass in der vorliegenden Arbeit nur ein einzelner Testaufbau verwendet wurde, so dass die gemeinsame Ausrichtung möglicherweise nicht aus einer Orientierung an den Artgenossen resultierte, sondern an der gemeinsamen, weil einzigen „Beute“. Die Hauptbeute des Wolfes sind gruppenlebende Huftiere, so dass sich die Jäger bei der gemeinschaftlichen Jagd auf ein Beutetier festlegen müssen. Oft werden schwache oder kranke Tiere ausgewählt, indem die gesamte Gruppe der Beutetiere eine kurze Strecke gejagt und das anfälligste Tier herausgesucht wird. Hier wäre eine gemeinsame Jagd auf dieselbe Beute allein durch Ausrichtung auf die langsamste Beute denkbar.

Eine gesicherte Aussage darüber, ob sich die Tiere an den Artgenossen oder an der „Beute“ ausrichten, wäre nach Einführung einer zweiten Testapparatur möglich. Nur wenn sich zwei „Jäger“ am gleichen Versuchsaufbau ausrichten, ist kooperative „Jagd“ möglich. DREA und CARTER (2009) konnten auf diese Weise zeigen, dass sich Tüpfelhyänen aneinander orientieren, und dass erfahrene Tüpfelhyänen ihr Verhalten an das Verhalten naiver Tiere anpassen, indem sie ihnen folgen.

4.2.2. Kognitive Mechanismen der Kooperation

Eine der dieser Studie zugrunde liegenden Hypothesen lautete, dass sowohl Wölfe als auch Haushunde bei der Erarbeitung von Futter kooperieren würden, die Fähigkeit dazu aber bei den Haushunden im Vergleich zu den Wölfen reduziert wäre, da die Kooperation mit Artgenossen für Haushunde keine bedeutende Rolle spielt. Diese Annahme wird durch die vorliegenden Ergebnisse nicht unterstützt. Während die Wölfe keine Kooperation zeigten, kooperierten drei der fünf Schäferhunde, davon zwei äußerst erfolgreich.

Möglicherweise beruht das kooperative Jagdverhalten freilebender Wölfe auf weit weniger komplexen kognitiven Mechanismen als vielfach angenommen und beschränkt sich auf die gleichzeitige, gemeinsame Ausrichtung auf dieselbe Beute. Die für die vorliegende Arbeit beobachteten Wölfe zeigten, indem nie mehr als ein Wolf zur selben

Zeit an die Seile ging, nicht einmal Ansätze eines Verhaltens, das zur – vorerst rein zufälligen – Lösung des Problems geeignet gewesen wäre. Es liegt daher nahe, dass die Ursachen für das Ausbleiben der Kooperation bei den untersuchten Wölfen nicht, jedenfalls nicht ausschließlich, in fehlenden kognitiven Fähigkeiten von Wölfen begründet liegen. Mögliche Ursachen für das Verhalten der untersuchten Wölfe wurden bereits diskutiert. Für die hier weiterhin vertretene Annahme, dass Wölfe über die kognitiven Voraussetzungen zur Kooperation an einer Testapparatur verfügen, spricht auch, dass in einer ähnlichen Studie mit Timberwölfen (*Canis lupus occidentalis*) im Tiergarten Schönbrunn zwei von drei Wölfen beim Nahrungserwerb kooperierten (MÖSLINGER et al. 2009).

Als weitere Ursache für die Unterschiede zwischen den für die vorliegende Arbeit beobachteten Wölfen und Haushunden wäre denkbar, dass Haushunde ihre kooperativen Fähigkeiten erst im Laufe der Domestikation entwickelten (COPPINGER und COPPINGER 2002). Haushunde wurden auf die Zusammenarbeit mit Menschen, das heißt in Anpassung an die „Hyperkooperativität“ des Menschen (TOMASELLO 2009) stark auf kooperatives Verhalten gezüchtet. Dabei entwickelten Haushunde erstaunliche kommunikative Fähigkeiten mit dem Menschen (SOPRONI et al. 2001, 2002), die bei nicht-menschlichen Primaten in weit geringerem Maße auftreten (HARE und TOMASELLO 1999, 2005, HARE et al. 2002). Aufgrund dieser Befunde sprechen einige Autoren sogar von menschenähnlichen sozialen Fähigkeiten beim Hund (HARE und TOMASELLO 2005), die bei „Gebrauchsrassen“ (z. B. Hütehunde, Schlittenhunde), die besonders eng mit dem Menschen zusammenarbeiten, offenbar besonders stark ausgeprägt sind (WOBBER et al. 2005).

Ein möglicher Nebeneffekt der Selektion auf verbesserte Kommunikation und Kooperation mit dem Menschen könnte die Entwicklung vergleichbarer Fähigkeiten in Bezug auf Artgenossen gewesen sein. Eine solche parallele Entwicklung ist jedoch nicht vorauszusetzen. So stellten HARE und TOMASELLO (1999) fest, dass Hunde sowohl Menschen als auch Artgenossen als Informationsquelle für verstecktes Futter nutzen können, wenn diese neben der Futterquelle stehen. Müssen die Hunde aber zwischen wissenden und nicht-wissenden Informanten unterscheiden, die ihnen eine Futterquelle anzeigen, sind sie in der Lage, diese Unterscheidung in Bezug auf Menschen zu treffen, nicht jedoch in Bezug auf Artgenossen (COOPER et al. 2003).

Vergleichbare Untersuchungen gibt es für Wölfe nicht. Wölfe verfügen jedoch über kognitive Fähigkeiten, die ihnen Planung und Verhaltensabstimmung bei der kooperativen Jagd ermöglichen können. So verwenden sie zur räumlichen Orientierung kognitive Karten der ihnen vertrauten Umgebung (PETERS 1979) und weisen hochentwickelte Fertigkeiten der Problemlösung auf (CHENEY 1982, FRANK und FRANK 1982, 1985, FRANK et al. 1989, HIESTAND 1989). Zudem gibt es Hinweise auf Vorhersehen, Verständnis und Planen bei Wölfen (MECH 2007). VIRÁNYI et al. (2008) und UDELL und WYNNE (2008) vermuten als Grundlage für die domestikationsbedingten kognitiven Entwicklungen des Haushundes spezifische kognitive Adaptationen seiner wölfischen Vorfahren.

Das völlige Fehlen von Kooperation der in der vorliegenden Studie getesteten Wölfe ist daher nicht als repräsentativ für die Art Wolf, sondern als ein Phänomen der hier untersuchten Wölfe anzusehen, dessen mögliche Ursachen bereits diskutiert wurden. Es wird weiterhin davon ausgegangen, dass Haushunde ihre Fähigkeiten zu synchronisiertem und kooperativem Verhalten vom Wolf bzw. dem gemeinsamen Vorfahren geerbt haben.

Ziehrate

Die gemeinsame Ausrichtung auf die Testapparatur, die sowohl bei den Deutschen Schäferhunden als auch, wenn auch weniger stark ausgeprägt, bei den Wölfen zu beobachten war, stellt eine erste Voraussetzung für Kooperation dar (DREA und CARTER 2009). In freier Wildbahn jagen Rudelbewohner Carnivoren wie Wölfe, Afrikanische Wildhunde oder Hyänen große Huftiere gewöhnlich gemeinsam. In der Regel sind diese deutlich größer und schwerer als der einzelne Jäger, so dass die fliehende Beute zu Fall gebracht wird, indem sich nach und nach mehrere Jäger zunächst in der Flanke und den Extremitäten und schließlich auch im Hals des Opfers verbeißen. Einen einzelnen Jäger kann die Beute relativ leicht abschütteln, daher sollten auf die Beute bezogene Aktionen wie Verbeißen bevorzugt dann stattfinden, wenn Artgenossen in der Nähe sind, die zeitnah ebenfalls angreifen können.

In der Testsituation dieser Studie entsprach das Ziehen am Seil dem Verbeißen in die Beute. Sofern die Tiere die Position von Artgenossen berücksichtigten, sollte die Ziehrate in Anwesenheit von Artgenossen im Testbereich höher sein als jene in deren Abwesenheit. Entsprechende Ergebnisse, die auf ein „Verständnis“ („*understanding*“) für die Bedeutung des Partners bei der Lösung der Aufgabe hindeuten, sind von nicht-menschlichen Primaten (Schimpanse: CHALMEAU 1994, CHALMEAU und GALLO 1996a, b; Orang-Utan: CHALMEAU et al. 1997a; Gehaubter Kapuziner: MENDRES und DE WAAL 2000; Lisztaffe: CRONIN et al. 2005) sowie von Tüpfelhyänen (DREA und CARTER 2009) bekannt.

Tatsächlich konnte in der vorliegenden Arbeit der erwartete Effekt nachgewiesen werden. Sowohl die Wölfe als auch die Haushunde zogen häufiger, wenn sich mindestens ein weiteres Tier im Testbereich aufhielt, als wenn sie sich allein an der Testapparatur befanden. Dieser Effekt war selbst bei den Wölfen zu beobachten, obwohl diese niemals erfolgreich kooperierten und demzufolge die Bedeutung der Anwesenheit von Artgenossen für einen Erfolg nicht lernen konnten. Ob dieser Effekt auf einem angeborenem Verständnis für die Bedeutung der Anwesenheit von Artgenossen in Situationen, die mit dem Nahrungserwerb zu tun haben, oder auf sozialer Verstärkung („*audience effect*“, „*social facilitation*“) beruht, bleibt offen. Es stellt in jedem Fall einen ersten Schritt zur Kooperation dar (DREA und CARTER 2009), der auch für die hier untersuchten Wölfe gezeigt werden konnte.

Die unterschiedlichen Ziehraten in An- bzw. Abwesenheit von Artgenossen waren bei den Deutschen Schäferhunden ausgeprägter als bei den Wölfen. Individuen, die sich allein an der Testapparatur befanden, zogen in beiden Gruppen ähnlich selten. Befand sich jedoch mindestens ein weiteres Tier im Testbereich, lag die Ziehrate der Hunde deutlich höher als die der Wölfe. Ein Vergleich der Ziehraten, während sich ein zweites Tier sogar in Reichweite des freien Seiles befand, konnte nicht angestellt werden, da diese Bedingung bei den Wölfen nicht auftrat. Für die Schäferhunde ist hervorzuheben, dass diese Ziehrate noch einmal deutlich höher war als jene bei bloßer Anwesenheit eines anderen Hundes im Testbereich. Die Steigerung der Ziehraten der Wölfe entsprach in der Größenordnung derjenigen diverser untersuchter Primaten (Gehaubter Kapuziner: MENDRES und DE WAAL 2000, Lisztaffe: CRONIN et al. 2005). Noch wesentlich deutlicher ausgeprägt waren diese Unterschiede bei den Haushunden.

Im Gegensatz zu den Wölfen waren die Hunde regelmäßig erfolgreich und konnten die Bedeutung der Position von Artgenossen für einen Erfolg erkennen bzw. lernen. Im Testverlauf steigerten die Hunde ausschließlich die Ziehrate für die Bedingung

„weiteres Tier in Reichweite“, während die Ziehrate allein im Testbereich befindlicher Hunde gleich blieb. Dies bedeutet, dass die Tiere nicht aufgrund von Erfolgen die allgemeine Ziehhäufigkeit erhöhten, sondern selektiv nur jene Ziehhäufigkeit in der meistversprechenden Situation. Sie haben demnach ein Verständnis für die Position von Artgenossen für einen Erfolg und passen ihr Verhalten aneinander an. Ähnliches fanden DREA und CARTER (2009) in ihrer Studie an Tüpfelhyänen. Die Autoren unterschieden zwischen den Ziehraten in An- bzw. Abwesenheit von Artgenossen an der Testapparatur. Inwieweit sich der Artgenosse in Reichweite des Seiles befand, unterschieden sie dabei nicht. Allerdings betrug der für „Anwesenheit“ entscheidende Radius nur einen Meter (in der vorliegenden Arbeit bedeutete „anwesend“ innerhalb eines Umkreises von vier Metern) um die Testapparatur, so dass sich eine anwesende Tüpfelhyäne auch in Reichweite des zweiten Seiles befunden haben dürfte. Auch Schimpansen (CHALMEAU 1994), Orang-Utans (CHALMEAU et al. 1997a) und Gehaubte Kapuziner (MENDRES und DE WAAL 2000) steigerten selektiv die Ziehrate in Anwesenheit eines potenziellen Partners.

Zeitliche Zusammenhänge

Die Position von Artgenossen beeinflusste in der vorliegenden Untersuchung die Aktionen der Wölfe und der Haushunde, indem sie ihr Verhalten darauf abstimmten und bei größerer Nähe eines anderen Tieres eher aktiv wurden. Um erfolgreich zu sein, mussten die anwesenden Artgenossen nun ihrerseits ihr Verhalten zeitlich an das des Artgenossen anpassen und auf den „Angriff“ des ersten Tieres hin möglichst bald eingreifen, indem sie an dem freien Seil zogen.

In freier Wildbahn könnten bestimmte von der Beute ausgehende Reize, etwa gewisse Bewegungsmuster, einen gleichzeitigen Angriff der Jagdteilnehmer auslösen. Ebenso wäre es denkbar, dass die Beute durch das zuerst angreifende Tier so stark verlangsamt wird, dass diese Verlangsamung einen auslösenden Reiz darstellt. Die Jäger könnten sich so ausschließlich an der Beute ausrichten, ohne das Verhalten der Artgenossen zu berücksichtigen. An der hier verwendeten Testapparatur änderte sich durch das Ziehen des ersten Tieres nichts, so dass eine Abstimmung nicht an der Beute, sondern ausschließlich am Verhalten des Artgenossen stattfinden konnte. Durch die klare Trennung dieser beiden Variablen konnte analysiert werden, ob ohne Einflüsse der „Beute“ eine Verhaltensabstimmung zwischen den Tieren stattfand. Wenn also ein Tier B, das sich beim Ziehen eines Tieres A in Reichweite des freien Seiles befand, zeitnah ebenfalls zog, und die Häufigkeit hierfür im Testverlauf zunahm, war anzunehmen, dass eine zeitliche Abstimmung des Verhaltens stattfand.

Im Gegensatz zu den Wölfen lernten die Hunde, sich zeitlich aufeinander abzustimmen. Die Wölfe befanden sich nie gleichzeitig in Reichweite der Seile, so dass die zu analysierende Situation dort nicht auftrat. Bei den Hunden dagegen nahm die Häufigkeit des zeitnah nachfolgenden Ziehens eines weiteren Tieres aus einer Position in Reichweite des anderen Seiles deutlich zu. Die Tiere lernten also, ihr Verhalten zeitlich aufeinander abzustimmen, wie es unter anderem auch für Schimpansen (CHALMEAU 1994) und Orang-Utans (CHALMEAU et al. 1997a) gezeigt wurde. Bei den Haushunden war dieser Lernerfolg vor allem in der ersten Hälfte der Testreihe sichtbar, während spätere Steigerungen nicht signifikant waren. Insgesamt erfolgte eine derartige zeitliche Abstimmung der Hunde am Ende der Testreihe in weit mehr als der Hälfte der Ziehereignisse. Ein noch besseres Ergebnis wurde wohl dadurch verhindert, dass von den beiden hauptsächlich aktiven Hunden nur die Hündin

Benda die Bedeutung der Verhaltensabstimmung erkannt hatte. So war bei dem Rüden Bens kaum erkennbar, dass er sein Verhalten auf das seiner Partnerin abstimmte. Er wechselte gewöhnlich bereits nach kurzem Ziehen immer wieder die Seite und verdrängte dabei mitunter die Hündin vom Seil. Er hatte keine Vorstellung davon, dass sich für einen Erfolg auf jeder Seite ein Hund am Seil befinden musste. Im Gegensatz dazu tauschte die Hündin nach Ziehversuchen zwar häufig mit dem Rüden die Seite, gewöhnlich wechselte sie aber erst zum anderen Seil, nachdem der Rüde sich von dort aus bereits in Bewegung gesetzt hatte. Meist ging sie dann direkt und möglichst schnell zu dem Seil, an dem der Rüde gerade gezogen hatte, und fasste es. Sie hielt es dann häufig so lange fest, bis der Rüde auf der anderen Seite ebenfalls zog.

BROSNAN und DE WAAL (2002) berichteten von ganz ähnlichen individuellen Unterschieden bei Kapuzinern: Auch hier war nur eine Dyade erfolgreich, und nur eines der beiden beteiligten Tiere erkannte die Bedeutung des Partners. Dieses Tier hatte einen niedrigen sozialen Status. Bei den Deutschen Schäferhunden beruhten die beobachteten Unterschiede zwischen den beiden Tieren der erfolgreichen Dyade wahrscheinlich ebenfalls auf ihrem unterschiedlichen Status in der Gruppe. Tiere mit hohem Status müssen das Verhalten von Artgenossen generell nicht so stark beachten und ihr eigenes Verhalten daran ausrichten wie Tiere mit niedrigem Status, da mögliche Konsequenzen für erstere in der Regel harmloser ausfallen als für letztere. So ist bekannt, dass unter Haushunden, die zu mehreren in einem Haushalt leben, Tiere mit einem hohen Dominanzrang weniger gut durch Beobachten eines Artgenossen lernen als jene mit einem niedrigen Status (PONGRÁCZ et al. 2008). Hierin unterschieden sich die für die vorliegende Studie untersuchten Haushunde von Schimpansen: Zwar kooperierten auch bei den Primaten aus einer sechsköpfigen Gruppe fast ausschließlich zwei Individuen, jedoch war es hier das ranghöchste Männchen, das im Gegensatz zu seinem bevorzugten Kooperationspartner lernte, sein Verhalten auf das des Partners abzustimmen (CHALMEAU 1994).

In der vorliegenden Studie hatte neben der Tatsache, dass nur einer der Hunde die Bedeutung der Verhaltensabstimmung erkannt hatte, ein technischer Aspekt einen weiteren negativen Einfluss auf den Lernerfolg der Hunde. Da die Seile der Testapparatur nicht in die Ausgangsposition zurückkehrten, wenn daran gezogen worden war, war die Strategie der Hündin, das Seil nur zu fassen und es festzuhalten, bis der Rüde am anderen Ende zog, nur dann erfolgreich, wenn das betreffende Seil bereits zuvor bis zum Anschlag gezogen worden war. Andernfalls reichte das Ziehen allein des Rüden für einen Erfolg nicht aus. Hier wäre Abhilfe etwa durch Federn nötig, die das Seil stets wieder in die Ausgangsposition bringen, so dass die Voraussetzungen bei jedem Zug gleich sind.

Räumlich-zeitliche Zusammenhänge

Im Tai National Park beobachtete Schimpansen beginnen die gemeinschaftliche Jagd mitunter aus unterschiedlichen Positionen oder passen ihre Position oder Geschwindigkeit an die der Artgenossen an (BOESCH und BOESCH 1989). Löwen verwenden eine Jagdtechnik, bei der sich einige Tiere in einem gewissen Abstand von der Beute im Gras verbergen, während andere Löwen rechts und links einen Bogen um die Beute herum schlagen und sich dieser von der entgegengesetzten Seite nähern (STANDER 1992a, b). Die Jäger stimmen ihr Verhalten also nicht nur zeitlich, sondern auch räumlich aufeinander ab. Auch bei einer Hetzjagd ist eine solche Abstimmung des

Verhaltens vorteilhaft, da sich die Teilnehmer selten alle zugleich auf gleicher Höhe mit der Beute befinden. Im Moment des ersten Angriffs sollten die übrigen Jäger aufzuschließen versuchen, um eingreifen zu können. So sind bei Löwen koordinierte, das heißt unter zeitlicher und räumlicher Abstimmung des Verhaltens stattfindende Jagden besonders erfolgreich (STANDER 1992b). Entsprechende Daten über das Jagdverhalten von Wölfen fehlen bislang.

Bezieht man die Erkenntnisse aus dem Jagdverhalten von Schimpansen und Löwen auf die für die vorliegende Studie untersuchten Wölfe und Haushunde und die verwendete Testapparatur, sollte sich eine räumlich-zeitliche Abstimmung der Tiere darin äußern, dass ein Tier B, das sich beim Ziehen eines Tieres A im Testbereich, aber nicht in Reichweite des freien Seiles befindet, innerhalb weniger Sekunden herankommt und an dem freien Seil zieht. Obwohl die Voraussetzungen bei den Wölfen gegeben waren, indem sich in den meisten Fällen mindestens ein Wolf B im Testbereich aufhielt, wenn ein Wolf A am Seil zog, führte dies niemals dazu, dass Wolf B innerhalb der definierten fünf Sekunden an dem freien Seil zog. Ein Antizipieren der Funktionsweise der Apparatur konnte nicht erwartet werden. Aufgrund des ausbleibenden Erfolges war auch ein Lernen bzw. „Begreifen“ der Funktionsweise nicht möglich. So lösten Aktionen eines Tieres bei den Artgenossen kein geeignetes Verhalten in Form von Annäherung an die Testapparatur und eigenem Ziehen aus.

Anders verhielt es sich bei den Haushunden. Sie waren regelmäßig erfolgreich und hatten so Gelegenheit zu erkennen, dass gemeinsame, gleichzeitige Aktionen an den Seilen zum Erfolg führten. Doch während die Verhaltensabstimmung auf der zeitlichen Ebene bei ihnen zu beobachten war und im Testverlauf immer häufiger wurde, kam es nur in drei von insgesamt 190 möglichen Fällen dazu, dass dem Ziehen des einen Hundes eine Annäherung des anderen Hundes an den Versuchsaufbau einschließlich eigenem Ziehens zeitnah folgte. Eine räumlich-zeitliche Abstimmung konnte also nur in Ausnahmefällen dokumentiert werden. Möglicherweise war die dafür veranschlagte Zeit von fünf Sekunden zu knapp bemessen, um den beobachtenden Tieren zu erlauben, das Ziehen zu registrieren, zum Seil zu gehen, es zu fassen und unter Spannung zu bringen. Allerdings betrug die Ziehedauer bei den beiden hauptsächlich aktiven und erfolgreichen Hunden durchschnittlich weniger als vier Sekunden. Folglich hätte ein Hund, der sein Verhalten räumlich-zeitlich auf das des potenziellen Partners abstimmte, sogar schneller das Seil erreichen und ziehen müssen, um zum Erfolg zu kommen, als es der gewählte Zeitrahmen erlaubte. Dies erkannten die Tiere jedoch nicht, so dass festzuhalten ist, dass Haushunde ihr Verhalten zwar zeitlich, nicht jedoch räumlich-zeitlich aufeinander abstimmen.

Angeboren vs. erlernt

Wie die vorliegenden Ergebnisse zeigten, verbesserten die Schäferhunde ihre Leistungen in den Kooperationstests, indem sie ihr Verhalten immer stärker aufeinander abstimmten. Auch nach mehr als dreihundert Erfolgen unter immer wieder gleichen Voraussetzungen waren jedoch noch deutliche Verbesserungsmöglichkeiten in Hinblick auf die Dauer bis zum Erreichen des Erfolges und die Verhaltensabstimmung zu erkennen. Mögliche Gründe hierfür, die auf individuellen Unterschieden im Lernverhalten beruhten, wurden bereits erörtert. Übertragen auf das Jagdverhalten der Stammart Wolf lassen diese Ergebnisse das reine Erlernen kooperativen Verhaltens bei der Jagd, die immer wieder neue Situationen in Hinblick auf die Zusammensetzung der Jagdgesellschaft, die Art der Beute und nicht zuletzt die

Gegebenheiten des Terrains umfasst, unwahrscheinlich wirken. Das richtige Verhalten für jede mögliche Situation zu lernen, ist schwierig bis unmöglich und ohne eine starke Prädisposition oder „biological preparedness“ (CUMMINS und CUMMINS 1999) für kooperatives Jagdverhalten kaum zu erklären. Zudem gibt es Meinungen, denen zufolge Wölfe trotz langer Jugendzeit und Verbleib im Natalrudel nicht genügend Zeit miteinander verbringen, um kooperative Aktionen zu lernen und zu üben (MIKLÓSI 2007). Die Annahme, dass Voraussetzungen in Form von kognitiven Anpassungsleistungen vorhanden sind und die Tiere die wesentlichen Elemente ihres gemeinsamen Jagdverhaltens verstehen, ist weniger kompliziert und aufwändig als die Vermutung, kooperatives Verhalten beruhe vollständig auf Lernvorgängen (vgl. GOULD und GOULD 1997). Zu diesen kognitiven Anpassungsleistungen gehört auch, eine Vorstellung von dem gemeinsamen Ziel zu haben, die Absichten der Artgenossen einschätzen und planen zu können, wie es für Löwen von entscheidender Bedeutung ist (STANDER 1992a, b). Für Haushunde wurde gezeigt, dass sie einschätzen können, was der Sozialpartner Mensch gesehen hat oder weiß, und dass sie eine gewisse Vorstellung von dessen Absichten haben („*Theory of Mind*“; CALL et al. 2003, BRÄUER et al. 2004, GÁCSI et al. 2004, VIRÁNYI et al. 2004, 2006). Inwieweit sich diese Fertigkeiten auch auf Artgenossen erstrecken, steht noch ebenso aus wie vergleichbare Untersuchungen an Wölfen.

Sicherlich können kognitive Voraussetzungen nur die Basis bilden, auf der aufbauend Lernprozesse eine Vervollkommnung der Fähigkeiten ermöglichen. So weist LUDWIG (2006) in seiner Studie an Rothunden (*Cuon alpinus*) darauf hin, dass unentwickelter geborene Jungtiere, wie sie neben den Rothunden auch Wölfe gebären, eine verlängerte Aufzuchtspanne bei verlängerter Lernphase implizierten, was gerade im Falle sozialer Spezies nicht übersehen werden dürfe. Für Tüpfelhyänen etwa ist belegt, dass sie bei der gemeinsamen Jagd mit zunehmender Erfahrung effektiver werden (HOLEKAMP et al. 1997). Es ist möglich, in einem Verbreitungsgebiet anhand unterschiedlicher Jagdeigenarten verschiedene Rudel einer bestimmten Canidenart verlässlich voneinander zu unterscheiden (Wolf: HABER 1996; Afrikanischer Wildhund: MALCOLM und VAN LAWICK 1975), was auf ein Tradieren dieser Jagdeigenarten innerhalb des Rudels hinweist. Mit zwei bis drei Jahren ist die Jugendphase der Wölfe sehr lang, so dass viel Zeit zum Lernen und Verfeinern dieser Fähigkeiten zur Verfügung steht. Zunächst begleiten junge Wölfe das Rudel auf der Jagd nur, wobei sie vermutlich bereits durch Beobachten lernen (zum Lernen durch Beobachten beim Haushund vgl. ADLER und ADLER 1977, SLABBERT und RASA 1997).

Wahrscheinlich basiert organisiertes kooperatives Jagdverhalten sozialer Carnivoren auf einer Kombination von angeborenen kognitiven Mechanismen und darauf aufbauenden Lernprozessen, die möglicherweise während einer sensiblen Phase in der Jugendentwicklung erfolgen müssen, damit die Tiere ihre kooperativen Fähigkeiten voll entwickeln können.

4.2.3. Soziale Mechanismen der Kooperation

Die gemeinsame Jagd wildlebender Carnivoren sollte zwischen allen Individuen unabhängig von der Qualität ihrer sozialen Beziehung funktionieren. Es wäre dem Jagderfolg abträglich, wenn die soziale Beziehung zwischen den Teilnehmern ihre Bereitschaft zu einem bestimmten Beitrag zur Jagd beeinträchtigt. Es ist gleichwohl anzunehmen, dass die Rudelmitglieder unterschiedlich gut miteinander harmonieren und daher Unterschiede in der Effizienz ihrer Zusammenarbeit bestehen.

Tiere, die eine sozio-negative Beziehung verbindet, interagieren im sozialen Bereich vorwiegend auf der Ebene von Konkurrenz und Konkurrenz, was sich in Verhaltensweisen aus den Bereichen Imponierverhalten und Agonistik ausdrückt. Ihre Interessen sind nicht auf ein gemeinsam zu erreichendes Ziel ausgerichtet, das sie nur erreichen können, indem sie ihre Anstrengungen synergetisch verbinden. Vielmehr wollen die Konkurrenten ihr jeweils eigenes Ziel erreichen, meist auf Kosten des Gegenübers. Damit steht das Verhalten in einer solchen Dyade kooperativem Verhalten diametral entgegen, und es ist zu vermuten, dass sich dies in einem Modell, in dem die Tiere die Wahl unter potenziellen Kooperationspartnern haben, in der Häufigkeit ihrer Kooperation niederschlägt.

Demgegenüber basieren sozio-positive Beziehungen auf distanzverringendem Verhalten, zu dem Soziale Annäherung, Submission und Spiel gehören. Insbesondere dem Sozialspiel kommt dabei eine große Bedeutung im Zusammenhang mit kooperativem Verhalten zu, denn um miteinander zu spielen, müssen Tiere einander fair behandeln und immer wieder neu kommunizieren, dass sie spielen wollen (BEKOFF 1995, 2001, 2008). Sozialspiel vereint Elemente von Kooperation, Kommunikation und Lernen (BEKOFF und ALLEN 2002). Da viele spielerische Verhaltensweisen solchen aus dem agonistischen Kontext ähneln, muss für die am Spiel beteiligten Tiere eindeutig sein, dass es sich bei der jeweiligen Interaktion um Spiel handelt. Dazu müssen die Akteure gewisse Regeln einhalten, sonst ist das Spiel beendet. Die Spielenden müssen einen Konsens finden zwischen dem, was sie selbst wollen, und dem, was der Partner will (MITCHELL und THOMPSON 1991, BEKOFF 2004, 2008). Dies setzt eine gewisse Vorstellung von den Zielen des Spielpartners voraus und eine Anpassung des eigenen Verhaltens an gemeinsame Ziele und Wünsche (BEKOFF und ALLEN 2002). Beziehungspartner, die dies besonders effektiv umsetzen, sollten in anderen Bereichen ebenfalls gut miteinander harmonieren und beispielsweise im verwendeten Test besonders häufig kooperieren. Obwohl Spiel vor allem unter jungen Tieren auftritt, ist es bei gegebenen Voraussetzungen (z. B. „entspanntes Feld“ nach MEYER-HOLZAPFEL 1956) oft auch bei adulten Tieren zu beobachten, so auch bei Wölfen (CORDONI 2009).

Ausgehend von der Qualität der Sozialbeziehung waren in der vorliegenden Studie die meisten Kooperationen zwischen dem Rüden Bens und der Hündin Cini zu erwarten gewesen, deren Beziehung ausgesprochen sozio-positiv und vor allem durch einen hohen Anteil von Spiel gekennzeichnet war. Für die Dyade Cini – Dom, die in etwas geringerem Maße von sozio-positivem Verhalten geprägt war, war ebenfalls ein hoher Anteil an den Erfolgen vorherzusehen gewesen. Entgegen der Erwartungen entfielen auf die Kombinationen mit stark sozio-positiven Beziehungen sehr wenige Kooperationen. So betrug der Anteil der Erfolge von Bens und Cini weniger als ein Prozent, während Cini und Dom niemals kooperierten.

Auf der anderen Seite war aufgrund der sozialen Beziehung für die Dyaden Dagi – Dom, Bens – Dom und Cini – Dagi eine überaus geringe Beteiligung an kooperativen Erfolgen anzunehmen. Auch die Beziehung zwischen Benda und Bens fiel so stark sozio-negativ aus, dass der erwartete Anteil an kooperativen Erfolgen gering war. Während in den Kombinationen Dagi – Dom, Bens – Dom und Cini – Dagi erwartungsgemäß keine Kooperationen dokumentiert wurden, waren jedoch Benda und Bens die bei weitem erfolgreichste Dyade. Eine Korrelation zwischen der Qualität der Sozialbeziehung zweier Tiere und der Häufigkeit ihrer Kooperation konnte folglich nicht bestätigt werden.

Als eine der Grundvoraussetzungen für erfolgreiche Kooperation wird interindividuelle Toleranz angesehen (DREA und CARTER 2009, HARE et al. 2007). Bei

Tüpfelhyänen kooperieren Dyaden mit hochrangigen Individuen weniger erfolgreich und brauchen länger bis zum Erfolg als solche mit niederrangigen Individuen (DREA und CARTER 2009). Da diese Erscheinung mit dem Level an Aggression zwischen den Tieren korreliert, gehen die Autoren davon aus, dass sich die jeweils rangniedere Tüpfelhyäne gegen Kooperation entscheidet. Auch für die im Vergleich zu Schimpansen höhere Kooperativität unter Bonobos wird deren höheres Maß an Toleranz als Erklärung herangezogen (HARE et al. 2007). Die für diese Studie untersuchten Haushunde wiesen sehr unterschiedliche Toleranz-Level zueinander auf, charakterisiert durch die unterschiedlichen Anteile sozio-negativen Verhaltens in den Dyaden. Anders als in den Sozialbeziehungen bewiesen die Hunde im Testbereich allerdings durchgehend ein hohes Maß an Toleranz untereinander. Agonistische Auseinandersetzungen konnten während der Tests an der Testapparatur äußerst selten dokumentiert werden. Vor allem aber gab es auch am erarbeiteten Futter keine Konfrontationen. Die soziale Toleranz hatte bei den Haushunden demnach keinen Einfluss auf das Verhalten am Futter und spielt keine bedeutende Rolle bei ihrer Bereitschaft zur Kooperation.

Ein weiterer Faktor, der die potenzielle Bedeutung der Sozialbeziehung für die Bereitschaft zur Kooperation mit einem bestimmten Partner beeinflusste, lag darin, dass die Wahl des jeweiligen Partners eingeschränkt war. So standen in der vorliegenden Studie als potenzielle Kooperationspartner nur diejenigen Tiere zur Verfügung, die regelmäßig an den Seilen zogen. Dies waren zu Beginn der Testreihe im Wesentlichen drei der fünf Tiere, unter denen es dann auch in unterschiedlichem Maße zu Erfolgen kam. Die ersten Kooperationen kamen zwischen Benda und Cini zustande, bevor bald ausschließlich Benda und Bens erfolgreich miteinander kooperierten. Kennzeichnend für die beiden letztgenannten Hunde war ihre langsame und kontrollierte Ziehetechnik. Beide Hunde beobachteten beim Ziehen aufmerksam die Klappen mit dem darauf liegenden Futter und zogen, sobald sich die Klappen bewegten, noch so lange an den Seilen, bis die Klappen weit genug hochgezogen waren und die Belohnung herunterglitt. Bewegten sich die Klappen nicht, weil einer der beiden Hunde allein zog, hielt dieser das Seil normalerweise einige Sekunden auf Spannung, bevor er es wieder losließ. Demgegenüber bestand die Ziehetechnik des dritten Tieres, Cinis, darin, sich aus dem Sprung heraus an das Seil zu hängen und dieses sofort bei der Landung loszulassen. Erst anschließend erfolgte eine optische und olfaktorische Erfolgskontrolle. Die durchschnittliche Ziehedauer betrug für Cini etwa eine Sekunde gegenüber drei bis fünf Sekunden bei Benda und Bens, so dass die Wahrscheinlichkeit, dass zwei Hunde gleichzeitig zogen, zwischen den beiden kontrolliert ziehenden Tieren deutlich höher war als bei einer Beteiligung Cinis.

Die Zahl der Erfolge zwischen Benda und Bens nahm schnell zu. Meist gelang es Cini, die stets in der Nähe war und aufmerksam beobachtete, sich einen Teil der Belohnung zu nehmen, und sie zog mit der Zeit immer seltener selbst am Seil. Die Konstellation der Erfolge verselbständigte sich, indem jeder eine „Rolle“ fand, in der er am Erfolg teilhaben konnte: Benda und Bens als „Produzenten“ und Cini als „Schmarotzer“. Interessant ist, dass sich Cini nicht auf ihre Rolle festlegte, sondern Freiräume nutzte und freiwerdende Rollen übernahm. So gab sie ihre Beobachterrolle auf und zog selbst an den Seilen, wenn sich entweder Benda oder Bens für eine Weile nicht mit diesen beschäftigten. Das Verhalten der Hündin war damit theoretisch geeignet, einen kooperativen Erfolg herbeizuführen, obwohl einer der beiden Hunde, die sonst die Erfolge erzielten, nicht anwesend war. Ein vergleichbares individuelles Einnehmen unterschiedlicher Rollen und damit verbundenes Aufrechterhalten der

Chance auf einen Jagderfolg ist vom Jagdverhalten bei Löwen bekannt (STANDER 1992a). Einzelne Löwinnen füllen bevorzugt bestimmte Positionen in der Jagdgesellschaft aus, übernehmen aber bei Bedarf freiwerdende Positionen und Aufgaben innerhalb des Rudels.

Der Einfluss der Sozialbeziehung auf die Kooperationsfähigkeit bzw. -bereitschaft ist weitaus geringer als angenommen bzw. wird von anderen Faktoren, etwa individuell divergierenden kognitiven Fähigkeiten, überlagert.

4.3. Fazit

Ausgehend von der Annahme, der Mensch sei in seinen kognitiven Fähigkeiten einzigartig unter den Tieren, benannten frühe Naturwissenschaftler verschiedene Fähigkeiten, die den Menschen von den übrigen Tieren abgrenzen sollten. So ging man etwa lange davon aus, dass Werkzeuggebrauch und Werkzeugherstellung einzig den Menschen kennzeichne (vgl. WASHBURN 1959, ALCOCK 1968). Die vergleichende Kognitionsforschung, die auf den Beitrag zum Verständnis von Informationsverarbeitung, Denken, Gedächtnis und phylogenetischer Entwicklung des Verstandes bei Tier und Mensch abzielt (BOYSEN und HIMES 1999), hat in den letzten Jahren jedoch immer wieder gezeigt, dass viele dieser scheinbar einzigartig menschlichen Fertigkeiten auch bei nicht-menschlichen Primaten und auch bei Nicht-Primaten vorkommen, so etwa Werkzeuggebrauch bei Kapuzinern (LAVALLEE 1999), Seeottern (HALL und SCHALLER 1964) und Schmutzgeiern (THOULESS et al. 1987) oder Werkzeugherstellung und deren Gebrauch bei Schimpansen (BOESCH und BOESCH 1990) und Corviden (HUNT 1999).

Auch die hoch entwickelten kooperativen Fähigkeiten des Menschen werden mitunter als einzigartig menschlich angesehen (STEVENS et al. 2005). Kooperation ist beim Menschen in vielen Verhaltensbereichen so stark ausgeprägt, dass TOMASELLO (2009) von „Hyperkooperativität“ beim Menschen spricht. Es gibt eine Reihe von Untersuchungen zu proximalen Aspekten der Kooperation zur Futterbeschaffung bei nicht-menschlichen Primaten, deren Ergebnisse sehr unterschiedlich ausfielen. Nur wenige Arten scheinen beispielsweise ein Verständnis für die Bedeutung des Partners zu besitzen (Schimpanse: CHALMEAU und GALLO 1996a, b, Orang-Utan: CHALMEAU et al. 1997, Gehaubter Kapuziner: MENDRES und DE WAAL 2000). Dabei ist zu bedenken, dass die Futterbeschaffung bei den meisten Primaten gewöhnlich keiner Kooperation bedarf. So ist nur für Schimpansen bekannt, dass sie gelegentlich gemeinsam Jagd, etwa auf Stummelaffen, machen und dabei ihr Verhalten aufeinander abstimmen (BOESCH und BOESCH 1989). Dagegen kommt kooperative Jagd bei sozialen Carnivoren wie Wölfen, Afrikanischen Wildhunden, Hyänen oder Löwen regelmäßig vor, und Verhaltensmerkmale, die bei nicht-menschlichen Primaten nicht oder nur schwach ausgeprägt sind, lassen sich in experimentellen Studien bei sozialen Carnivoren nachweisen. So stimmen etwa Tüpfelhyänen ihr Verhalten zeitlich und räumlich aufeinander ab und passen ihr Verhalten an die Erfahrung ihres potenziellen Partners an (DREA und CARTER 2009), und Löwen übernehmen unterschiedliche, einander ergänzende Rollen (STANDER 1992a). In beiden Arten wird die erbeutete Nahrung anschließend von den Jägern gemeinsam konsumiert.

In der vorliegenden Arbeit wurde mittels einer Testapparatur die kooperative Futterbeschaffung bei Wölfen und Haushunden untersucht. Obwohl Kooperation von der untersuchten Gruppe von Wölfen nicht gezeigt wurde, lassen die Beobachtungen

auf gute Voraussetzungen und eine Prädisposition für Kooperation schließen. So hielten sich die Wölfe trotz fehlender Erfolge fast stets zu mehreren im Testbereich auf, und ihre Ziehrate war in Anwesenheit von Artgenossen höher, als wenn sie sich allein an der Testapparatur befanden.

Im vergangenen Jahrzehnt wurde der Haushund für die vergleichende Kognitionsforschung wiederentdeckt. Doch während in diversen Studien verschiedene Aspekte der Kommunikation von Primaten und Haushunden mit dem Menschen vergleichend untersucht wurden, gab es bisher keine Untersuchungen zur Kooperation unter Artgenossen beim Haushund, so dass die vorliegende Arbeit in dieser Hinsicht ein Novum darstellt. Die Hunde lernten sehr schnell, effektiv zu kooperieren, sie stimmten ihr Verhalten zeitlich aufeinander ab und zeigten ein Verständnis für die Bedeutung des Partners.

Bei den Wölfen konnte dagegen keine Kooperation dokumentiert werden. Möglicherweise entstand und entwickelte sich die Kooperationsfähigkeit des Hundes erst durch Selektion auf Zusammenarbeit mit dem Menschen und die Rückübertragung auf Artgenossen. Allerdings ist eine solche Rückübertragung nicht selbstverständlich (COOPER et al. 2003) und bei Haushunden in anderen Verhaltensbereichen, in denen Wölfe typischerweise kooperatives Verhalten zeigen, etwa bei der gemeinsamen Jungenaufzucht, nicht zu beobachten. Außerdem ist zu bedenken, dass nur wenige Wölfe getestet wurden. Während die grundsätzliche Existenz einer Fähigkeit an wenigen Individuen belegt werden kann, darf das Fehlen bei wenigen untersuchten Individuen nicht als grundsätzliches Fehlen dieser Fähigkeit interpretiert werden. In einer anderen Studie konnte Kooperation beim Wolf dokumentiert werden (MÖSLINGER et al. 2009). Es ist daher anzunehmen, dass das Fehlen von Kooperation unter den Wölfen in der vorliegenden Arbeit nicht auf mangelnde kognitive Fähigkeiten des Wolfes zurückzuführen, sondern als Besonderheit der hier untersuchten Wölfe anzusehen ist.

4.4. Ausblick

Die vorliegende Arbeit liefert erste Erkenntnisse und detaillierte Ergebnisse zu kognitiven und sozialen Mechanismen der Kooperation bei Wölfen und Haushunden, die in weiterführenden Untersuchungen zu vertiefen sind. Im Hinblick auf die Wölfe sind dabei Studien nötig, in denen aufzuzeigen ist, unter welchen Bedingungen Kooperation zustande kommt. Erst dann ist es möglich, einzelne Aspekte genauer zu untersuchen. So wäre etwa interessant, ob bei Wölfen soziale Mechanismen anders als bei Haushunden einen Einfluss auf die Bereitschaft zur Kooperation bzw. auf die Effizienz der Kooperation haben, wie dies für Tüpfelhyänen gilt (DREA und CARTER 2009).

Weiterhin interessant ist, wie weit das Verständnis um die Bedeutung des Partners für den kooperativen Erfolg reicht und ob bei einer kooperativ zu lösenden Aufgabe potenzielle Partner zum Handeln aufgefordert werden, wie Schimpansen dies tun (MELIS et al. 2006a). So kommunizieren Haushunde ihren Besitzern über Blicke, wo Futter verborgen ist, das in Abwesenheit des Besitzers außerhalb der Reichweite des Hundes versteckt wurde, und fordern sie so zum Helfen auf (CSÁNYI 2005). Analog wäre zu ermitteln, wie sich die Hunde in einer Situation verhalten, die ihrer Erfahrung nach nur gemeinsam mit einem Artgenossen gelöst werden kann, dieser jedoch nicht willens oder fähig ist, seinen Beitrag zur Lösung zu erbringen.

Darüber hinaus sind Untersuchungen an weiteren kooperativ jagenden Arten erforderlich, insbesondere bei Afrikanischen Wildhunden, die noch stärker als andere soziale Carnivoren auf die Zusammenarbeit bei Jagd und Jungenaufzucht angewiesen sind, um genauere Aussagen über die zugrundeliegenden Unterschiede und Gemeinsamkeiten kognitiver und sozialer Mechanismen treffen zu können.

5. Literaturverzeichnis

5. Literaturverzeichnis

- Adler, L. L. und H. E. Adler (1977): Ontogeny of observational learning in the dog (*Canis familiaris*). *Developmental Psychology* **10**, 3: 267-271.
- Alcock, J. (1968): Evolution of tool using behavior. *American Anthropologist* **70**: 56-66.
- Althaus, T. (1982): Die Welpenentwicklung beim Siberian Husky. Dissertation, Universität Bern.
- Altmann, J. (1974): Observational study of behaviour: Sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.
- Ballard, W. B., J. S. Whitman und C. L. Gardner (1987): Ecology of an exploited wolf population in south-central Alaska. *Wildlife Monographs* **98**: 1-54.
- Barton, R. A. (1996): Neocortex size and behavioural ecology in primates. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* **263**: 173-177.
- Barton, R. A. und R. I. M. Dunbar (1996): Evolution of the social brain. In: Machiavellian Intelligence II (Hrsg. A. Whiten und R. W. Byrne). Cambridge University Press, Cambridge: 240-263.
- Bekoff, M. (1972): The development of social interaction, play, and metacommunication in mammals: An ethological perspective. *Quarterly Review of Biology* **47**: 412-434.
- Bekoff, M. (1976): Animal play: Problems and perspectives. In: Perspectives in Ethology, Vol. 3 (Hrsg. P. P. G. Bateson und P. H. Klopfer). 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 behavior: Cooperation, fairness, trust, and the evolution of morality. *Journal of Consciousness Studies* **8**, 2: 81-90.
- Bekoff, M. (2004): Wild justice, cooperation, and fair play: Minding manners, being nice, and feeling good. In: The Origins and Nature of Sociality (Hrsg. R. Sussman und A. Chapman). Aldine, Chicago: 53-79.
- Bekoff, M. (2008): The Emotional Lives of Animals. New World Library, Novato, Kalifornien.
- Bekoff, M. und C. Allen (2002): The evolution of social play: Interdisciplinary analyses of cognitive processes. In: The Cognitive Animal (Hrsg. M. Bekoff, C. Allen und G. M. Burghardt). MIT Press, Cambridge, Massachusetts: 429-435.
- Benecke, N. (1994): Der Mensch und seine Haustiere. Theiss, Stuttgart.
- Bibikow, D. I. (1990): Der Wolf. 2. Auflage, Ziemsen, Wittenberg.
- Boesch, C. (2002): Cooperative hunting roles among Tai chimpanzees. *Human Nature* **13**, 1: 27-46.
- Boesch, C. und H. Boesch (1989): Hunting behavior of wild chimpanzees in the Tai National Park. *American Journal of Physical Anthropology* **78**: 547-573.
- Boesch, C. und H. Boesch (1990): Tool use and tool making in wild chimpanzees. *Folia Primatologica* **54**: 86-99.
- Bond, A. B., A. C. Kamil und R. P. Balda (2003): Social complexity and transitive inference in corvids. *Animal Behaviour* **65**: 479-487.
- Boyd, D. K. und M. D. Jimenez (1994): Successful rearing of young by wild wolves without mates. *Journal of Mammalogy* **75**, 1: 14-17.

- Boysen, S. T. und G. T. Himes (1999): Current issues and emerging theories in animal cognition. *Annual Review of Psychology* **50**: 683-705.
- Bräuer, J., J. Call und M. Tomasello (2004): Visual perspective taking in dogs (*Canis familiaris*) in the presence of barriers. *Applied Animal Behaviour Science* **88**: 299-317.
- Bräuer, J., J. Kaminski, J. Riedel, J. Call und M. Tomasello (2006): Making inferences about the location of hidden food: social dog, causal ape. *Journal of Comparative Psychology* **120**, 1: 38-47.
- Brainerd, S. M., H. Andrén, E. E. Bangs, E. H. Bradley, H. Elizabeth, J. A. Fontaine, W. Hall, Y. Iliopoulos, M. D. Jimenez, E. A. Jozwiak, O. Liberg, C. M. Mack, T. J. Meier, C. C. Niemeyer, H. C. Pedersen, H. Sand, R. N. Schultz, D. W. Smith, P. Wabakken, A. P. Wydeven (2008): The effects of breeder loss on wolves. *The Journal of Wildlife Management* **72**, 1: 89-98.
- Brosnan, S. F. und F. B. M. de Waal (2002): A proximate perspective on reciprocal altruism. *Human Nature* **13**: 129-152.
- Burish, M. J., H. Y. Kueh und S. S. H. Wang (2004): Brain architecture and social complexity in modern and ancient birds. *Brain, Behavior and Evolution* **63**, 2: 107-124.
- Burmeister, C. (2005): Funktionen des Sozialspiels in einer Gruppe europäischer Wölfe (*Canis lupus lupus* L.). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Byrne, R. W. und A. Whiten (1988): Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans. Oxford University Press, Oxford.
- Call, J., J. Bräuer, J. Kaminski und M. Tomasello (2003): Domestic dogs (*Canis familiaris*) are sensitive to the attentional state of humans. *Journal of Comparative Psychology* **117**, 3: 257-262.
- Caro, T. M. und C. M. Fitzgibbon (1992): Large carnivores and their prey: The quick and the dead. In: Natural Enemies (Hrsg. M. J. Crawley). Blackwell Scientific Publications, Oxford: 117-142.
- Chalmeau, R. (1994): Do chimpanzees cooperate in a learning task? *Primates* **35**, 3: 385-392.
- Chalmeau, R. und A. Gallo (1996): Cooperation in primates: Critical analysis of behavioural criteria. *Behavioural Processes* **35**, 1-3: 101-112.
- Chalmeau, R. und A. Gallo (1996): What chimpanzees (*Pan troglodytes*) learn in a cooperative task. *Primates* **37**, 1: 39-48.
- Chalmeau, R., K. Lardeux, P. Brandibas und A. Gallo (1997a): Cooperative problem solving by orangutans (*Pongo pygmaeus*). *International Journal of Primatology* **18**, 1: 23-32.
- Chalmeau, R., E. Visalberghi und A. Gallo (1997b): Capuchin monkeys (*Cebus apella*) fail to understand a cooperative task. *Animal Behaviour* **54**: 1215-1225.
- Cheney, C. D. (1982): Probability learning in captive wolves. In: Wolves of the World (Hrsg. F. H. Harrington und P. C. Paquet). Noyes, Park Ridge, New Jersey: 272-281.
- Clutton-Brock, J. (1984): Dog. In: Evolution of Domesticated Animals (Hrsg. I. L. Mason). Longman, London: 198-210.
- Clutton-Brock, J. (1995): Origins of the dog: Domestication and early history. In: The Domestic Dog: Its Evolution, Behaviour, and Interactions with People (Hrsg. J. Serpell). Cambridge University Press, Cambridge: 7-20.
- Conover, W. J. (1999): Practical Nonparametric Statistics. 3. Auflage, Wiley, New York.

- Cooper, J. J., C. Ashton, S. Bishop, R. West, D. S. Mills und R. J. Young (2003): Clever hounds: Social cognition in the domestic dog (*Canis familiaris*). *Applied Animal Behaviour Science* **81**, 3: 229-244.
- Coppinger, R. und L. Coppinger (2002): Dogs: A New Understanding of Canine Origin, Behavior, and Evolution. University of Chicago Press, Chicago.
- Cordoni, G. (2009): Social play in captive wolves (*Canis lupus*): Not only an immature affair. *Behaviour* **146**: 1363-1385.
- Cowan, I. MacT. (1947): The timberwolf in the Rocky Mountain national parks of Canada. *Canadian Journal of Research D* **25**: 139-174.
- Crawford, M. P. (1937): The co-operative solving of problems by young chimpanzees. *Comparative Psychology Monographs* **14**: 1-88.
- Creel, S. (1997): Cooperative hunting and group size: Assumptions and currencies. *Animal Behaviour* **54**: 1319-1324.
- Creel, S. und N. M. Creel (1995): Communal hunting and pack size in African wild dogs, *Lycaon pictus*. *Animal Behaviour* **50**: 1325-1339.
- Crisler, L. (1956): Observations of wolves hunting caribou. *Journal of Mammalogy* **37**: 337-346.
- Cronin, K. A., A. V. Kurian und C. T. Snowdon (2005): Cooperative problem solving in a cooperatively breeding primate (*Saguinus oedipus*). *Animal Behaviour* **69**: 133-142.
- Csányi, V. (2005): If Dogs Could Talk: Exploring the Canine Mind. North Point Press, New York.
- Cummins, D. D. und R. Cummins (1999): Biological preparedness and evolutionary explanation. *Cognition* **73**: B37-B53.
- Deaner, R. O., C. L. Nunn und C. P. van Schaik (2000): Comparative tests of primate cognition: Different scaling methods produce different results. *Brain, Behavior and Evolution* **55**: 44-52.
- Derix, R., J.A.R.A.M. van Hooff, H. de Vries, J. Wensing (1993): Male and female mating competition in wolves: Female suppression vs. male intervention. *Behaviour* **127**, 1-2: 141-174.
- de Waal, F. B. M. (1982): Chimpanzee Politics: Power and Sex among Apes. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- de Waal, F. B. M. und M. L. Berger (2000): Payment for labour in monkeys. *Nature* **404**: 563.
- de Waal, F. B. M. und J. M. Davis (2003): Capuchin cognitive ecology: Cooperation based on projected returns. *Neuropsychologia* **41**: 221-228.
- Drea, C. M. und L. G. Frank (2003): The social complexity of spotted hyenas. In: Animal Social Complexity (Hrsg. F. B. M. de Waal und P. L. Tyack). Harvard University Press, Cambridge: 123-148.
- Drea, C. M. und A. N. Carter (2009): Cooperative problem solving in a social carnivore. *Animal Behaviour* **78**: 967-977.
- Dugatkin, L. A. (1997): Cooperation among Animals: An Evolutionary Perspective. Oxford University Press, New York.
- Dunbar, R. I. M. (1992): Neocortex size as a constraint on group size in primates. *Journal of Human Evolution* **22**: 469-493.
- Dunbar, R. I. M. (1998): The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology*, **6**, 5: 178-190.
- Dunbar, R. I. M. und J. Bever (1998): Neocortex size predicts group size in carnivores and some insectivores. *Ethology* **104**: 695-708.

- Eibl-Eibesfeldt, I. (1967): Grundriß der vergleichenden Verhaltensforschung. Piper, München.
- Eisfeld, D. (1966): Verhaltensbeobachtungen an einigen Wildcaniden. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **174**: 226-289.
- Emery, N. J. und N. S. Clayton (2009): Comparative social cognition. *Annual Review of Psychology* **60**: 87-113.
- Fagen, R. (1981): Animal Play Behavior. Oxford University Press, New York.
- Feddersen, D. (1978): Ausdrucksverhalten und soziale Organisation bei Goldschakalen, Zwergpudeln und deren Gefangenschaftsbastarden. Dissertation, Universität Kiel.
- Feddersen-Petersen, D. (1991): The ontogeny of social play and agonistic behavior in selected canid species. *Bonner zoologische Beiträge* **42**, 2: 97-114.
- Feddersen-Petersen, D. (1994): Ethologische Untersuchungen zu Fragen des Normalverhaltens, zur Ermittlung sozialer Umweltansprüche und zur Präzisierung des Begriffes der „tiergerechten Haltung“ von Haushunden, *Kleintierpraxis* **39**: 669-684.
- Feddersen-Petersen, D. (1996): Zur Ethologie des Haushundes (*Canis lupus f. familiaris*). *Acta Biol. Benrodis*, Suppl. **3**: 7-20.
- Feddersen-Petersen, D. (2004a): Communication in wolves (*Canis lupus* L.) and dogs (*Canis lupus f. familiaris*). In: Encyclopedia of Animal Behavior (Hrsg. M. Bekoff). Greenwood Press, Portsmouth.
- Feddersen-Petersen, D. (2004b): Hundepsychologie, Sozialverhalten und Wesen, Emotionen und Individualität. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- Feddersen-Petersen, D. und F. Ohl (1995): Ausdrucksverhalten beim Hund. Fischer, Jena.
- Finarelli, J. A. und J. J. Flynn (2009): Brain-size evolution and sociality in Carnivora. *PNAS* **106**, 23: 9345-9349.
- Fletcher, P., F. Happe, U. Frith, S. C. Baker, R. J. Dolan, R. S. J. Frakowiak, C. D. Frith (1996): Other minds in the brain: A functional imaging study of "theory of mind" in story comprehension. *Cognition* **57**, 2: 109-128.
- Fox, M. W. (1969): The anatomy of aggression and its ritualization in Canidae: a developmental and comparative study. *Behaviour* **35**: 242-258.
- Fox, M. W. (1971): Socio-infantile and socio-sexual signals in canids: a comparative and ontogenetic study. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **28**: 185-210.
- Franck, D. (1985): Verhaltensbiologie. dtv/Thieme, Stuttgart.
- Frank, H. und M. G. Frank (1982): Comparison of problem-solving performance in six-week-old wolves and dogs. *Animal Behaviour* **30**: 95-99.
- Frank, H. und M. G. Frank (1985): Comparative manipulation-test performance in ten-week-old wolves (*Canis lupus*) and Alaskan Malamutes (*Canis familiaris*). A Piagetian interpretation. *Journal of Comparative Psychology* **99**: 266-274.
- Frank, H., M. G. Frank, L. M. Hasselbach und D. M. Littleton (1989): Motivation and insight in wolf (*Canis lupus*) and Alaskan malamute (*Canis familiaris*): Visual discrimination learning. *Bulletin of the Psychonomic Society* **27**, 5: 455-458.
- Gácsi, M., Á. Miklósi, O. Varga, J. Topál und V. Csányi (2004): Are readers of our face readers of our minds? Dogs (*Canis familiaris*) show situation-dependent recognition of human's attention. *Animal Cognition* **7**: 144-153.
- Gilby, I. C. (2006): Meat sharing among the Gombe chimpanzees: Harassment and reciprocal exchange. *Animal Behaviour* **71**: 953-963.

- Ginsberg, B. E. (1987): The wolf pack as a socio-genetic unit. In: Man and Wolf (Hrsg. H. Frank). Dr W. Junk Publishers, Dordrecht: 401-413.
- Golani, I. (1966): Observations on the behavior of the jackal, *Canis aureus*. *Israel Journal of Zoology* **15**: 27-32.
- Gould, J. L. und C. G. Gould (1997): Bewusstsein bei Tieren. Ursprünge von Denken, Lernen und Sprechen. Spektrum, Heidelberg.
- Haber, G. C. 1996. Biological, conservation, and ethical implications of exploiting and controlling wolves. *Conservation Biology* **10**: 1068-1081.
- Hall, K. R. L. und G. B. Schaller (1964): Tool-using behavior of the California sea otter. *Journal of Mammalogy* **45**: 287-298.
- Hamilton, W. D. (1964): The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* **7**: 1-52.
- Harcourt, A. H. (1991): Help, cooperation and trust in animals. In: Cooperation and Prosocial Behaviour (Hrsg. R. A. Hinde und J. Groebel). Cambridge University Press, Cambridge: 15-26.
- Hare, B., M. Brown, C. Williamson und M. Tomasello (2002): The domestication of social cognition in dogs. *Science* **298**: 1634-1636.
- Hare, B., A. P. Melis, V. Woods, S. Hastings und R. Wrangham (2007): Tolerance allows bonobos to outperform chimpanzees on a cooperative task. *Current Biology* **17**, 7: 619-623.
- Hare, B., I. Plyusnina, N. Ignacio, O. Schepina, A. Stepika, R. Wrangham und L. Trut (2005): Social cognitive evolution in captive foxes is a correlated by-product of experimental domestication. *Current Biology* **15**: 226-230.
- Hare, B., A. Rosati, J. Kaminski, J. Bräuer, J. Call und M. Tomasello (2010): The domestication hypothesis for dogs' skills with human communication: A response to Udell et al. (2008) and Wynne et al. (2008). *Animal Behaviour* **79**: e1-e6.
- Hare, B. und M. Tomasello (1999): Domestic dogs (*Canis familiaris*) use human and conspecific social cues to locate hidden food. *Journal of Comparative Psychology* **113**: 173-177.
- Hare, B. und M. Tomasello (2005): Human-like social skills in dogs? *Trends in Cognitive Sciences* **9**, 9: 439-444.
- Harrington, F. H., L. D. Mech und S. H. Fritts (1983): Pack size and wolf pup survival: Their relationship under varying ecological conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **13**: 19-26.
- Heine, C. (2000): Verhaltensontogenese von Welpen der Rasse Border Collie in den ersten acht Lebenswochen. Dissertation, Tierärztliche Hochschule Hannover.
- Herre, W. und M. Röhrs (1990): Haustiere - zoologisch gesehen. Urban und Fischer, München.
- Hiestand, L. (1989): A comparison of problem-solving and spatial orientation in the wolf (*Canis lupus*) and dog (*Canis familiaris*). Ph. D. Thesis, University of Connecticut.
- Hinde, R. A. (1976): Interactions, relationships and social structure. *Man* **11**: 1-17.
- Hinde, R. A. (1987): Das Verhalten der Tiere. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Holekamp, K. E., E. E. Boydston, M. Szykman, I. Graham, K. J. Nutt, S. Birch, A. Piskiel und M. Singh (1999): Vocal recognition in the spotted hyaena and its possible implications regarding the evolution of intelligence. *Animal Behaviour* **58**, 2: 383-395.

- Holekamp, K. E., L. Smale, R. Berg und S. M. Cooper (1997): Hunting rates and hunting success in the spotted hyena (*Crocuta crocuta*). *Journal of Zoology* **242**, 1: 1-15.
- Humphrey, N. K. (1976): The social function of intellect. In: Growing Points in Ethology (Hrsg. P. P. G. Bateson und R. A. Hinde). Cambridge University Press, Cambridge: 303-321.
- Hunt, G. R. (1999): Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian Crows. *Nature* **379**: 249-251.
- Immelmann, K. (1982): Wörterbuch der Verhaltensforschung. Kindler, München.
- Immelmann, K. (1983): Einführung in die Verhaltensforschung. 3. Auflage, Parey, Berlin.
- Jedrzejewski, W., B. Jedrzejewska, H. Okarma, K. Schmidt, K. Zub und M. Musiani (2000): Prey selection and predation by wolves in Bialowieza Primeval Forest, Poland. *Journal of Mammalogy* **81**, 1: 197-212.
- Jedrzejewski, W., K. Schmidt, J. Theuerkauf, B. Jedrzejewska, N. Selva, K. Zub und L. Szymura (2002): Kill rates and predation by wolves on ungulate populations in Bialowieza Primeval Forest (Poland). *Ecology* **83**, 5: 1341-1356.
- Jolly, A. (1966): Lemur social behavior and primate intelligence. *Science* **153**: 501-506.
- Kaiser, J. (2005): Untersuchungen zum Bindungsverhalten bei Wölfen in einer altersstrukturierten Gruppe. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Körordnung des Vereins für Deutsche Schäferhunde (SV) e.V. (2009): http://www.schaeferhund.de/site/fileadmin/download/satzungen/so_dir-816_koerordnung.pdf. Heruntergeladen am 17.02.2010
- Krebs, J. R. und N. B. Davies (1993): An Introduction to Behavioural Ecology. 3. Auflage, Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Kruuk, H. (1975): Functional aspects of social hunting by carnivores. In: Function and Evolution in Behaviour (Hrsg. G. Baerends, C. Beer und A. Manning). Clarendon Press, Oxford: 119-141.
- Kubinyi, E., Á. Miklósi, J. Topál und V. Csányi (2003a): Social mimetic behaviour and social anticipation in dogs: Preliminary results. *Animal Cognition* **6**, 1: 57-64.
- Kubinyi, E., J. Topál, Á. Miklósi und V. Csányi (2003b): Dogs (*Canis familiaris*) learn from their owners via observation in a manipulation task. *Journal of Comparative Psychology* **117**, 2: 156-165.
- Kubinyi, E., Z. Virányi und Á. Miklósi (2007): Comparative social cognition: From wolf and dog to humans. *Comparative Cognition and Behavior Reviews* **2**: 26-46.
- Kudo, H. und R. I. M. Dunbar (2001): Neocortex size and social network size in primates. *Animal Behaviour* **62**, 4: 711-722.
- Kummer, H. (1971): Primate Societies. Aldine, Chicago.
- Lamprecht, J. (1978): The relationship between food competition and foraging group size in some larger carnivores. A hypothesis. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **46**: 337-343.
- Lavallee, A. C. (1999): Capuchin (*Cebus apella*) tool use in a captive naturalistic environment. *International Journal of Primatology* **20**, 3: 399-414.
- Lehner, P. N. (1996): Handbook of Ethological Methods. 2. Auflage. Cambridge University Press, Cambridge.

- Leonard, J. A., R. K. Wayne, J. Wheeler, R. Valadez, S. Guillén und C. Vilà (2002): Ancient DNA evidence for old world origin of new world dogs. *Science* **298**: 1613-1616.
- Lorenz, K. (1963): Das sogenannte Böse. Borotha-Schoeler, Wien.
- Ludwig, W. (2006): Zum Sozialverhalten des Rothundes (*Cuon alpinus* PALLAS, 1811) unter Gehegebedingungen - Strategien von Kohäsion und Suppression. Dissertation, Universität Kassel.
- Lyons, C. A., P. M. Ghezzi und C. D. Cheney (1982): Reinforcement of cooperative behavior in captive wolves. In: *Wolves of the World* (Hrsg. F. H. Harrington und P. C. Paquet). Noyes, Park Ridge, New Jersey: 262-271.
- Malcolm, J. R. und H. van Lawick (1975): Notes on wild dogs (*Lycaon pictus*) hunting zebras. *Mammalia* **39**: 231-240.
- Marakov, S. V. und I. S. Koslovskij (1986): Verletzungen bei Wölfen, die sich auf Elche als Beute spezialisiert haben. Russisch, zit. in: Bibikow, D. I. (1990): *Der Wolf*. 2. Auflage, Ziemsen, Wittenberg.
- Marino L. (1996): What dolphins can tell us about primate evolution. *Evolutionary Anthropology* **5**: 81-86.
- Mech, L. D. (1966): *The Wolves of Isle Royale*. U. S. Fauna Series **7**, Washington.
- Mech, L. D. (1970): *The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species*. Natural History Press, Garden City.
- Mech, L. D. (1991): *The Wolf: The Ecology and Behavior of an Endangered Species*. 7. Auflage, University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Mech, L. D. (1992): *Auf der Fährte der Wölfe*. Frederking und Thaler, München.
- Mech, L. D. (1999): Alpha status, dominance, and the division of labor in wolf packs. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 1196-1203.
- Mech, L. D. (2000): A record large wolf, *Canis lupus*, pack in Minnesota. *Canadian Field Naturalist* **114**, 3: 504-505.
- Mech, L. D. (2007): Possible use of foresight, understanding, and planning in wolves hunting muskoxen. *Arctic* **60**, 2: 145-149.
- Mech, L. D. und L. Boitani (2003): Wolf social ecology. In: *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation* (Hrsg. L. D. Mech und L. Boitani). University of Chicago Press, Chicago: 1-34.
- Mech, L. D., P. C. Wolf und J. M. Packard (1999): Regurgitative food transfer among wild wolves. *Canadian Journal of Zoology* **77**: 1192-1195.
- Melis, A. P., B. Hare und M. Tomasello (2006a): Chimpanzees recruit the best collaborators. *Science* **311**, 5765: 1297-1300.
- Melis, A. P., B. Hare und M. Tomasello (2006b): Engineering cooperation in chimpanzees: tolerance constraints on cooperation. *Animal Behaviour* **72**, 2: 275-286.
- Melis, A. P., B. Hare und M. Tomasello (2009): Chimpanzees coordinate in a negotiation game. *Evolution and Human Behavior* **30**: 381-392.
- Mendres, K. A. und F. B. M. de Waal (2000): Capuchins do cooperate: The advantage of an intuitive task. *Animal Behaviour* **60**: 523-529.
- Meyer-Holzappel, M. (1956): Das Spiel bei Säugetieren. *Handbuch der Zoologie* **8**: 1-36.
- Miklósi, Á. (2007): *Dog Behaviour: Evolution and Cognition*. Oxford University Press, Oxford.

- Miklósi, Á., E. Kubinyi, J. Topál, M. Gácsi, Z. Virányi und V. Csányi (2003): A simple reason for a big difference: Wolves do not look back at humans, but dogs do. *Current Biology* **13**: 763-766.
- Miklósi, Á., J. Topál und V. Csányi (2004): Comparative social cognition: What can dogs teach us? *Animal Behaviour* **67**: 995-1004.
- Mitchell, R. W. und N. S. Thompson (1991): Projects, routine and enticements in dog-human play. In: *Perspectives in Ethology*, Vol. 9 (Hrsg. P. P. G. Bateson und P. H. Klopfer). Plenum Press, New York, London: 189-216.
- Möslinger, H., K. Kotrschal, L. Huber, F. Range, Z. Virányi (2009): Cooperative string-pulling in wolves (*Canis lupus*). *Journal of Veterinary Behavior: Clinical Applications and Research* **4**, 2: 99.
- Murie, A. (1944): The Wolves of Mount McKinley. United States National Park Service Fauna Series **5**.
- Noë, R. (2006): Cooperation experiments: Coordination through communication versus acting together apart. *Animal Behaviour* **71**: 1-18.
- Okarma, H. (1997): Der Wolf. Ökologie, Verhalten, Schutz. Parey, Blackwell, Berlin.
- Osthaus, B., S. E. G. Lea und A. M. Slater (2005): Dogs (*Canis lupus familiaris*) fail to show understanding of means-end connections in a string-pulling task. *Animal Cognition* **8**, 1: 37-47.
- Pawlowski, B., C. B. Lowen und R. I. M. Dunbar (1998): Neocortex size, social skills and mating success in primates. *Behaviour* **135**: 357-368.
- Peichl, L. (1992): Topography of ganglion cells in the dog and wolf retina. *Journal of Comparative Neurology* **324**: 603 - 620.
- Perry, S., H. C. Barrett und J. H. Manson (2003): White-faced capuchin monkeys show triadic awareness in their choice of allies. *Animals Behaviour* **67**, 1: 165-170.
- Peters, R. (1978): Communication, cognitive mapping, and strategy in wolves and hominids. In: *Wolf and Man: Evolution in Parallel* (Hrsg. R. L. Hall and H. S. Sharp). Academic Press, New York: 95-108.
- Peters, R. (1979): Mental maps in wolf territoriality. In: *The Behavior and Ecology of Wolves* (Hrsg. E. Klinghammer). Garland, New York: 119-152.
- Peters, R. und L. D. Mech (1975): Behavioral and intellectual adaptations of selected mammalian predators to the problem of hunting large animals. In: *Socioecology and the Psychology of Primates* (Hrsg. R. H. Tuttle). Mouton Publishers, The Hague: 279-300.
- Peterson, R. O. und P. Ciucci (2003): The wolf as a carnivore. In: *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation* (Hrsg. L. D. Mech und L. Boitani). University of Chicago Press, Chicago: 104-130.
- Petit, O., C. Desportes und B. Thierry (1992): Differential probability of "coproduction" in two species of macaque (*Macaca tonkeana*, *M. mulatta*). *Ethology* **90**: 107-120.
- Pezzo, F., L. Parigi und R. Fico (2003): Food habits of wolves in central Italy based on stomach and intestine analyses. *Acta Theriologica* **48**, 2: 265-270.
- Plagmann, S. (2003): Untersuchungen zum Lernverhalten von Wölfen (*Canis lupus* L.). Unveröffentlichte Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Poggenberg, M. (2005): Beschwichtigungsverhalten bei Wölfen (*Canis lupus* L.) einer sozialen Gruppe: Begriffsbestimmung und Funktionen. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Pongrácz, P., Á. Miklósi, E. Kubinyi, K. Gurobi, J. Topál und V. Csányi (2001): Social learning in dogs: The effect of a human demonstrator on the performance of dogs in a detour task. *Animal Behaviour* **62**: 1109-1117.

- Pongrácz, P., Á. Miklósi, A. Dóka und V. Csányi (2003a): Successful application of video-projected human images for signalling to dogs. *Ethology* **109**: 809-821.
- Pongrácz, P., Á. Miklósi, E. Kubinyi, J. Topál und V. Csányi (2003b): Interaction between individual experience and social learning in dogs. *Animal Behaviour* **65**: 595-603.
- Pongrácz, P., Á. Miklósi, K. Timár-Geng und V. Csányi (2003c): Preference for copying unambiguous demonstrations in dogs (*Canis familiaris*). *Journal of Comparative Psychology* **117**, 3: 337-343.
- Pongrácz, P., V. Vida, P. Banhegyi und Á. Miklósi (2008): How does dominance rank status affect individual and social learning performance in the dog (*Canis familiaris*)? *Animal Cognition* **11**: 75-82.
- Räber, H. (1993): Enzyklopädie der Rassehunde. Ursprung, Geschichte, Zuchtziele, Eignung und Verwendung. Franckh-Kosmos, Stuttgart.
- Robinson, M. H. (1990): Ethology: Field studies versus zoo studies. In: 45th Annual International Union of Directors of Zoological Gardens, Kopenhagen, Dänemark: 119-164.
- Rutter, R. J. und D. H. Pimlott (1968): The World of the Wolf. Lippincott, Philadelphia.
- Savolainen, P., Y. Zhang, J. Luo, J. Lundeberg und T. Leitner (2002): Genetic evidence for an east asian origin of domestic dogs. *Science* **298**: 1610-1613.
- Schaller, G. B. und G. R. Lowther (1969): The relevance of carnivore behavior to the study of early hominids. *Southwestern Journal of Anthropology* **25**: 307-341.
- Schenkel, R. (1947): Ausdrucks-Studien an Wölfen, Gefangenschaftsbeobachtungen. *Behaviour* **1**: 81-129.
- Schleidt, W. M. und M. D. Shalter (2003): Co-evolution of humans and canids. An alternative view of dog domestication: Homo Homini Lupus?. *Evolution and Cognition* **9**, 1: 57-72.
- Schröder, I. (2002): The evolutionary origins of sociality in canids and humans. Beitrag zur First European Conference on Behavioural Biology der European Societies for Behavioural Biology in Münster, Deutschland.
- Seger, J. (1997): Der Falklandkarakara. Die Neue Brehm-Bücherei, Bd. 644. Westarp Wissenschaften, Magdeburg.
- Silk, J. B. (1999): Male bonnet macaques use information about third-party rank relationships to recruit allies. *Animal Behaviour* **58**: 45-51.
- Slabbert J. M. und A. Rasa (1997): Observational learning of an acquired maternal behaviour pattern by working dog pups: an alternative training method? *Applied Animal Behavioral Science* **53**: 309-316.
- Soproni, K., Á. Miklósi, J. Topál und V. Csányi (2001): Comprehension of human communicative signs in pet dogs. *Journal of Comparative Psychology* **115**, 2: 122-126.
- Soproni, K., Á. Miklósi, J. Topál, und V. Csányi (2002): Dogs' (*Canis familiaris*) responsiveness to human pointing gestures. *Journal of Comparative Psychology* **116**, 1: 27-34.
- Stander, P. E. (1992a): Cooperative hunting in lions: The role of the individual. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**: 445-454.
- Stander, P. E. (1992b): Foraging dynamics of lions in a semi-arid desert. *Canadian Journal of Zoology* **70**: 8-21.
- Stevens, J. R., F. A. Cushman und M. D. Hauser (2005): Evolving the psychological mechanisms for cooperation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**: 499-518.

- Stockhaus, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung* **3**, 1-2: 157-258.
- Talacek, K. (2005): Dominanzverhalten unter juvenilen Wölfen in einer gewachsenen, alterstrukturierten Gruppe. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Tembrock, G. (1957): Spielverhalten beim Rotfuchs. *Zoologische Beiträge* **3**: 423-496.
- Thompson, P. R. (1975): A cross-species analysis of carnivore, primate, and hominid behavior. *Journal of Human Evolution* **4**: 113-124.
- Thouless, C. R., J. H. Fanshawe und C. R. Bertram (1987): Egyptian vultures *Neophron percnopterus* and ostrich *Struthio camelus* eggs: The origins of stone-throwing behaviour. *Ibis* **131**: 9-15.
- Tinbergen, N. (1972): Einleitung zu H. Kruuk: The Spotted Hyena. University of Chicago Press, Chicago.
- Tomasello, M. (2000): Primate cognition: Introduction to the issue. *Cognitive Science* **24**, 3: 351-362.
- Tomasello, M. (2009): Die Ursprünge der menschlichen Kommunikation. Suhrkamp, Frankfurt am Main.
- Topál, J., R. Byrne, Á. Miklósi und V. Csányi (2007): Reproducing human actions and action sequences: "Do as I do!" in a dog. *Animal Cognition* **9**: 355-367.
- Topál, J., M. Gácsi, Á. Miklósi, E. Kubinyi und V. Csányi (2006): Attachment to humans: a comparative study on hand-reared wolves and differently socialized dog puppies. *Animal Behaviour* **70**: 1367-1375.
- Topál, J., G. Gergely, Á. Erdohegyi, G. Csibra und Á. Miklósi (2009): Differential sensitivity to human communication in dogs, wolves, and human infants. *Science* **325**: 1269-1272.
- Topál, J., E. Kubinyi, M. Gácsi und Á. Miklósi (2005): Obeying social rules: a comparative study on dogs and humans. *Journal of Cultural and Evolutionary Psychology* **3**, 3- 4: 213-237.
- Trivers, R. I. (1971): The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* **46**: 35-57.
- Trokovicz, L. (1980): Tropienie wilków w Dolinie Biebrzy (On the wolf tract in the Biebrza river valley). *Przegląd Zoologiczny* **24**, 1: 137-145.
- Udell, M. A. R. und C. D. L. Wynne (2008): A review of domestic dogs' (*Canis familiaris*) human-like behaviors: Or why behavior analysts should stop worrying and love their dogs. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* **89**, 2: 247-261.
- Udell, M. A. R. und C. D. L. Wynne (2010): Ontogeny and phylogeny: Both are essential to human-sensitive behaviour in the genus *Canis*. *Animal Behaviour* **79**: e9-e14.
- Vauk, G. (1955): Rassenvergleichende Beobachtungen über die Entwicklung angeborener Verhaltensweisen an Junghunden bis zum Alter von zwei Monaten. Dissertation, Universität Kiel.
- Vignal, C., N. Mathevon und S. Mottin (2004): Audience drives male songbird response to partner's voice. *Nature* **430**: 448-451.
- Vilà, C., P. Savolainen, J. E. Maldonado, I. R. Amorim, J. E. Rice, R. L. Honeycutt, K. A. Crandall, J. Lundeberg und R. K. Wayne (1997): Multiple and ancient origins of the domestic dogs. *Science* **276**: 1687-1689.

- Virányi, Z., M. Gácsi, E. Kubinyi, J. Topál, B. Belenyi, D. Ujfalussy und Á. Miklósi (2008): Comprehension of human pointing gestures in young human-reared wolves (*Canis lupus*) and dogs (*Canis familiaris*). *Animal Cognition* **11**: 373-387.
- Virányi, Z., J. Topál, M. Gácsi, Á. Miklósi und V. Csányi (2004): Dogs respond appropriately to cues of humans' attentional focus. *Behavioural Processes* **66**: 161-172.
- Virányi, Z., J. Topál, M. Gácsi, Á. Miklósi und V. Csányi (2006): A nonverbal test of knowledge attribution: a comparative study on dogs and children. *Animal Cognition* **9**: 13-26.
- Visalberghi, E., B. Pellegrini Quarantotti und F. Tranchida (2000): Solving a cooperation task without taking into account the partner's behavior. The case of capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology* **114**: 297-301.
- Washburn, S. L. (1959): Speculations on the interrelations of the history of tools and biological evolution. *Human Biology* **31**: 21-31.
- Wasmund, U. (1967): Vergleichende Untersuchungen an Blutproteinen einiger Arten der Familie Canidae Gray 1821. *Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie* **176**, 3/4: 331-378.
- Wayne, R. K., J. A. Leonard und C. Vilá (2006): Genetic analysis of dog domestication. In: Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms (Hrsg. M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller und B. D. Smith), University of California Press, Berkeley: 279-293.
- Weidemann, W. (1970): Die Beziehungen von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgeneration N1 und N2. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **35**: 238-247.
- Werdenich, D. und L. Huber (2002): Social factors determine cooperation in marmosets. *Animal Behaviour* **64**, 5: 771-782.
- Wobber, V. und B. Hare, J. Koler-Matznick, R. Wrangham und M. Tomasello (2009): Breed differences in domestic dogs' (*Canis familiaris*) comprehension of human communicative signals. *Interaction Studies* **10**, 2: 206-224.
- Wölm, G. (2010): Untersuchungen zum Problemlöseverhalten von Australischen Dingos (*Canis lupus dingo*). Unveröffentlichte Diplomarbeit, CAU Kiel.
- Young, S. P. und E. A. Goldman (1944): The Wolves of North America. Part I: Their History, Life Habits, Economic Status, and Control. Dover Publications, New York.
- Zimen, E. (1971): Wölfe und Königspudel. Piper, München.
- Zimen, E. (1976): On the regulation of pack size in wolves. *Zeitschrift für Tierpsychologie* **40**: 300-341.
- Zimen, E. (1978): Der Wolf. Mythos und Verhalten. Meyster, Wien, München.
- Zimen, E. (1988): Der Hund. Abstammung - Verhalten - Mensch und Hund. C. Bertelsmann, München.
- Zollitsch, H. (1969): Metrische Untersuchungen an Schädeln adulter Wildwölfe und Goldschakale. *Zoologischer Anzeiger* **182**: 153-182.

6. Anhang

6. Anhang

Tab. 10: Anzahl ausgewerteter Tests und Anzahl erfolgreich beendeter Tests beim **Wolf**.

Test-tage	Anzahl durchgeführter Tests	Anzahl erfolgreicher Tests
1 - 17	51	0

Tab. 11: Anzahl ausgewerteter Tests und Anzahl erfolgreich beendeter Tests beim **Deutschen Schäferhund**.

Test-tage	Anzahl durchgeführter Tests	Anzahl erfolgreicher Tests
1 - 10	67	55
11 - 20	98	97
21 - 30	100	100
31 - 40	92	89
41 - 43	10	1

Tab. 12: Dauer bis zum Erfolg beim **Deutschen Schäferhund**.

Test-tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]	Test-tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]	Test-tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]
2	06:01	7	01:11	11	00:46
2	04:17	7	00:21	12	00:28
3	02:34	7	01:30	12	01:20
3	01:11	7	00:56	12	00:39
3	00:16	7	00:42	12	00:18
3	00:41	8	01:29	12	00:49
3	00:24	9	03:08	12	00:21
3	00:51	9	00:49	12	00:58
4	01:23	9	00:58	12	00:40
4	00:47	9	01:23	12	00:55
4	00:38	9	00:52	13	00:40
4	00:17	9	00:29	13	01:16
4	07:16	9	00:44	13	00:22
5	01:15	10	00:51	13	00:41
5	06:16	10	00:27	13	01:17
5	02:52	10	00:32	13	00:42
5	01:37	10	00:10	13	00:25
5	01:23	10	00:20	13	00:37
5	02:27	10	00:47	14	01:03
6	01:10	10	00:14	14	03:11
6	00:27	10	00:15	14	00:50
6	00:32	10	00:27	14	00:22
6	00:27	10	00:10	14	01:11
6	01:23	11	00:31	14	00:33
6	00:16	11	01:15	14	00:47
6	01:28	11	00:34	14	00:29
6	00:51	11	00:13	14	00:49
6	00:34	11	00:21	14	01:11
6	00:27	11	00:16	15	00:22
7	00:46	11	00:29	15	00:13
7	00:53	11	01:05	15	00:20
7	00:47	11	00:59	15	01:10

Fortsetzung **Tab. 12** (Dauer bis zum Erfolg beim **Deutschen Schäferhund**.)

Test- tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]	Test- tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]	Test- tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]
15	00:26	21	00:38	26	00:44
15	00:14	21	00:44	26	00:29
15	00:22	21	02:26	26	00:55
15	01:06	21	00:16	26	00:20
15	00:20	21	01:01	27	01:02
15	00:27	21	00:19	27	00:18
16	00:22	21	00:49	27	00:16
16	00:33	21	00:33	27	00:26
16	00:30	21	00:34	27	00:14
16	00:26	21	00:42	27	00:22
16	00:22	22	01:04	27	00:29
16	00:50	22	01:34	27	00:30
16	00:09	22	00:44	27	00:28
16	00:26	22	01:14	27	00:28
16	00:19	22	00:45	28	01:20
16	00:36	22	03:59	28	00:34
17	00:37	22	00:39	28	01:27
17	00:35	22	00:44	28	01:13
17	00:26	22	01:41	28	00:32
17	00:16	22	01:02	28	00:30
17	00:30	23	00:53	28	02:37
17	00:18	23	01:09	28	01:04
17	00:24	23	00:30	28	00:37
17	00:19	23	00:38	28	00:47
17	00:16	23	00:44	29	00:40
17	00:41	23	01:15	29	00:18
18	01:22	23	00:21	29	01:17
18	00:27	23	01:32	29	00:15
18	00:27	23	00:49	29	00:56
18	00:14	23	00:30	29	00:15
18	01:11	24	01:14	29	00:33
18	00:12	24	00:36	29	00:25
18	00:23	24	00:35	29	00:31
18	00:20	24	00:18	29	00:13
18	00:14	24	00:44	30	00:39
18	00:24	24	00:32	30	00:54
19	00:52	24	00:12	30	00:18
19	00:20	24	00:30	30	00:24
19	00:17	24	00:39	30	00:16
19	00:17	24	00:25	30	01:01
19	00:27	25	01:38	30	00:33
19	00:38	25	00:35	30	00:23
19	00:38	25	00:57	30	01:04
19	00:17	25	00:28	31	01:17
19	00:36	25	00:32	31	01:30
19	00:29	25	00:36	31	00:27
20	02:28	25	00:57	31	00:52
20	01:10	25	00:23	31	00:39
20	00:16	25	01:45	31	00:58
20	00:48	25	00:49	31	00:27
20	00:14	26	00:49	31	00:49
20	00:33	26	00:41	31	00:44
20	00:43	26	00:19	31	00:36
20	00:22	26	00:42	32	00:51
20	00:15	26	00:38	32	00:29
20	00:25	26	00:39	32	00:23

Fortsetzung **Tab. 12** (Dauer bis zum Erfolg beim **Deutschen Schäferhund**.)

Test- tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]	Test- tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]	Test- tag	Dauer bis zum Erfolg [mm:ss]
32	00:18	34	00:19	37	00:21
32	00:35	35	00:36	37	00:48
32	00:44	35	00:39	37	00:21
32	00:30	35	00:23	37	00:32
32	00:23	35	00:23	37	00:22
32	01:06	35	00:52	38	02:13
32	00:23	35	00:43	38	01:13
33	00:28	35	00:37	38	00:47
33	00:37	35	00:36	38	00:25
33	00:28	35	00:29	38	00:30
33	00:52	35	07:04	38	01:11
33	00:23	36	00:37	38	00:32
33	00:27	36	01:00	38	00:21
33	00:15	36	00:35	38	00:22
33	00:21	36	00:41	38	00:56
33	00:19	36	00:46	39	00:32
33	00:31	36	00:42	39	01:22
34	00:46	36	00:57	39	01:42
34	00:56	36	00:36	39	00:21
34	00:16	36	00:47	39	00:35
34	00:21	36	01:32	39	00:23
34	00:31	37	01:29	39	00:23
34	00:34	37	00:47	39	00:43
34	00:27	37	00:45	39	00:59
34	00:19	37	00:29	42	00:40
34	00:35	37	00:23		

Tab. 13: Ziehrate in Abhängigkeit von der Position der Artgenossen beim **Wolf**. „allein“ = Das ziehende Tier befand sich allein im Testbereich (4 m um die Testapparatur). „anwesend“ = Bei dem Ziehereignis befand sich mindestens ein weiterer Artgenosse im Testbereich.

Phase	Stich- proben- Nr.	Dauer "allein" [mm:ss]	Anzahl Zieh- ereignisse "allein"	Dauer "anwesend" [mm:ss]	Anzahl Zieh- ereignisse "anwesend"
Beginn	1	00:29	2	00:31	5
Beginn	2	00:23	1	00:37	4
Beginn	3	00:01	0	00:59	4
Beginn	4	00:00	0	01:00	1
Beginn	5	00:07	0	00:53	3
Beginn	6	00:21	2	00:39	2
Beginn	7	00:38	2	00:22	1
Beginn	8	00:21	1	00:39	0
Beginn	9	00:33	0	00:27	2
Beginn	10	00:00	0	01:00	4
Mitte	1	00:09	0	00:51	3
Mitte	2	00:06	0	00:54	4
Mitte	3	00:14	1	00:46	3
Mitte	4	00:44	1	00:16	1
Mitte	5	00:08	0	00:52	0
Mitte	6	00:15	1	00:45	2
Mitte	7	01:00	5	00:00	0
Mitte	8	00:38	1	00:22	1
Mitte	9	00:04	0	00:56	3
Mitte	10	00:20	1	00:40	3
Ende	1	00:13	0	00:47	2
Ende	2	00:15	0	00:45	3
Ende	3	00:00	0	01:00	3
Ende	4	00:39	2	00:21	1
Ende	5	00:00	0	01:00	3
Ende	6	00:42	1	00:18	1
Ende	7	00:32	1	00:28	1
Ende	8	00:10	0	00:50	2
Ende	9	00:00	0	01:00	3
Ende	10	00:00	0	01:00	3

Tab. 14: Ziehrate in Abhängigkeit von der Position der Artgenossen beim **Deutschen Schäferhund**. „allein“ = Das ziehende Tier befand sich allein im Testbereich (4 m um die Testapparatur). „anwesend“ = Bei dem Ziehereignis befand sich mindestens ein weiterer Artgenosse im Testbereich. „in Reichweite“ = Bei dem Ziehereignis befand sich ein Artgenosse in Reichweite des freien Seiles.

Phase	Stich- proben- Nr.	Dauer "allein" [mm:ss]	Anzahl Zieh- ereignisse "allein"	Dauer "anwesend" [mm:ss]	Anzahl Zieh- ereignisse "anwesend"	Dauer "in Reichweite" [mm:ss]	Anzahl Zieh- ereignisse "in Reichweite"
Beginn	1	00:01	0	00:32	5	00:27	9
Beginn	2	00:00	0	00:34	4	00:26	7
Beginn	3	00:20	2	00:28	3	00:12	4
Beginn	4	00:30	1	00:30	3	00:00	0
Beginn	5	00:08	0	00:30	4	00:22	3
Beginn	6	00:12	1	00:41	4	00:07	0
Beginn	7	00:02	0	00:22	2	00:36	7
Beginn	8	00:00	0	00:33	4	00:27	7
Beginn	9	00:12	2	00:46	5	00:02	1
Beginn	10	00:13	1	00:34	2	00:13	3
Mitte	1	00:05	0	00:45	3	00:10	3
Mitte	2	00:02	0	00:39	2	00:19	8
Mitte	3	00:04	1	00:42	5	00:14	4
Mitte	4	00:02	0	00:40	6	00:18	5
Mitte	5	00:03	0	00:33	3	00:24	8
Mitte	6	00:09	0	00:39	1	00:12	8
Mitte	7	00:00	0	01:00	6	00:00	0
Mitte	8	00:02	0	00:45	5	00:13	5
Mitte	9	00:00	0	00:42	5	00:18	7
Mitte	10	00:06	0	00:39	3	00:15	10
Ende	1	00:22	1	00:26	1	00:12	4
Ende	2	00:09	0	00:43	7	00:08	4
Ende	3	00:03	0	00:49	8	00:08	2
Ende	4	00:08	1	00:40	3	00:12	6
Ende	5	00:07	0	00:39	3	00:14	9
Ende	6	00:21	0	00:34	1	00:05	3
Ende	7	00:00	0	00:36	1	00:24	10
Ende	8	00:13	0	00:39	6	00:08	5
Ende	9	00:02	0	00:44	4	00:14	6
Ende	10	00:10	0	00:28	1	00:22	10

Tab. 15: Gemeinsame Ausrichtung auf die Testapparatur beim **Wolf** und beim **Deutschen Schäferhund** (DSH): Dauer des gemeinsamen Aufenthaltes mindestens zweier Tiere an der Testapparatur.

Phase	Stich- proben-Nr.	Wolf	DSH
Beginn	1	00:31	00:59
Beginn	2	00:37	01:00
Beginn	3	00:59	00:40
Beginn	4	01:00	00:30
Beginn	5	00:53	00:52
Beginn	6	00:39	00:48
Beginn	7	00:22	00:58
Beginn	8	00:39	01:00
Beginn	9	00:27	00:48
Beginn	10	01:00	00:47
Mitte	1	00:51	00:55
Mitte	2	00:54	00:58
Mitte	3	00:46	00:56
Mitte	4	00:16	00:58
Mitte	5	00:52	00:57
Mitte	6	00:45	00:51
Mitte	7	00:00	01:00
Mitte	8	00:22	00:58
Mitte	9	00:56	01:00
Mitte	10	00:40	00:54
Ende	1	00:47	00:38
Ende	2	00:45	00:51
Ende	3	01:00	00:57
Ende	4	00:21	00:52
Ende	5	01:00	00:53
Ende	6	00:18	00:39
Ende	7	00:28	01:00
Ende	8	00:50	00:47
Ende	9	01:00	00:58
Ende	10	01:00	00:50

Tab. 16: Zeitliche Zusammenhänge der Ziehereignisse beim **Deutschen Schäferhund**: Anzahl der Ziehereignisse mit einem Tier B in Reichweite des freien Seiles sowie Anzahl nachfolgender Ziehereignisse an diesem Seil durch Tier B innerhalb von 3 s.

Phase	Stich- proben-Nr.	Anzahl Ziehereignisse "in Reichweite"	Anzahl nachfolgender Ziehereignisse
Beginn	1	9	2
Beginn	2	6	2
Beginn	3	4	1
Beginn	4	0	0
Beginn	5	3	0
Beginn	6	0	0
Beginn	7	7	1
Beginn	8	7	1
Beginn	9	1	0
Beginn	10	3	0
Mitte	1	2	1
Mitte	2	6	3
Mitte	3	2	1
Mitte	4	3	1
Mitte	5	4	2
Mitte	6	5	3
Mitte	7	1	0
Mitte	8	2	2
Mitte	9	4	4
Mitte	10	6	4
Ende	1	3	1
Ende	2	1	1
Ende	3	1	0
Ende	4	3	3
Ende	5	4	4
Ende	6	2	1
Ende	7	6	5
Ende	8	3	2
Ende	9	5	2
Ende	10	5	3

Tab. 17: Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen beim **Wolf**.

Wolf	Anzahl der Ziehereignisse, bei denen das Tier anwesend war
Ekki	12
Gont.	25
Lara	2
Mischa	137
Obl.	165
Pjotr	3
Anzahl der Ziehereignisse insgesamt	331

Tab. 18: Anwesenheit der Individuen bei Ziehereignissen beim **Deutschen Schäferhund**.

DSH	Anzahl der Ziehereignisse, bei denen das Tier anwesend war
Benda	1443
Bens	772
Cini	2082
Dagi	0
Dom	174
Anzahl der Ziehereignisse insgesamt	2571

Tab. 19: Vergleich der Ziehereignisse in Anwesenheit von Artgenossen beim **Wolf** und beim **Deutschen Schäferhund** (DSH).

Abschnitt	Wolf		DSH	
	Anzahl der Ziehereignisse	Anzahl der Ziehereignisse, bei denen mind. ein weiteres Tier anwesend war	Anzahl der Ziehereignisse	Anzahl der Ziehereignisse, bei denen mind. ein weiteres Tier anwesend war
1	33	21	257	226
2	33	21	257	255
3	33	20	257	256
4	33	29	257	251
5	33	32	257	249
6	33	9	257	250
7	33	19	257	249
8	33	24	257	254
9	33	30	257	254
10	33	24	257	190

Tab. 20: Ziehbeteiligung: Ziehereignisse auf die Individuen beim **Wolf**. Auf die nicht aufgeführten Individuen entfielen keine Ziehereignisse.

Testtag	Lara	Mischa
1 - 5	142	0
6 - 10	101	3
11 - 15	59	11
16 + 17	8	7

Tab. 21: Ziehbeteiligung: Ziehereignisse auf die Individuen beim **Deutschen Schäferhund**. Auf die nicht aufgeführten Individuen entfielen keine Ziehereignisse.

Testtag	Benda	Bens	Cini	Dom
1 - 10	181	522	234	6
11 - 20	156	250	25	4
21 - 30	164	347	47	0
31 - 40	130	329	7	0
41 - 43	0	66	61	39

Tab. 22: Kooperationspartner: kooperativen Erfolge auf die Dyaden beim **Deutschen Schäferhund**. Auf die nicht aufgeführten Dyaden entfielen keine kooperativen Erfolge.

Testtag	Benda - Bens	Benda - Cini	Bens - Cini
1 - 10	50	3	2
11 - 20	97	0	0
21 - 30	99	0	0
31 - 40	89	0	0
41 - 43	1	0	0

Tab. 23: Liste der Abkürzungen für die Erstbeschreiber der im Folgenden aufgelisteten Verhaltensweisen. Verhaltensweisen, für die keine passende Beschreibung in der Literatur gefunden wurde, werden direkt unter der jeweiligen Tabelle beschrieben.

Abk. Autor (Jahr)

A	Althaus (1982)
Bu	Burmeister (2005)
E	Eisfeld (1966)
Fe	Feddersen (1978)
Fo	Fox (1969)
Fo	Fox (1971)
G	Golani (1966)
H	Heine (2000)
K	Kaiser (2005)
Po	Poggenberg (2005)
S	Schenkel (1947)
Ta	Talacek (2005)
Te	Tembrock (1957)
Z	Zimen (1971)

Tab. 24: Verhaltensweisen der Sozialen Annäherung

Autor Verhaltensweise

Z	Analwittern
Z	Beknabbern
Z	Drängeln
Z	Fellbeißen
S	Fell-Lecken
Z	Fellwittern
Z	Folgen
U	Freundliche Annäherung
Z	Freundliches Umeinanderlaufen
Z	Genitalwittern, -lecken, -beißen
Z	Ins-Fell-Stoßen
E	Kontaktliegen
S	Kopf-Reiben
S	Querstehen
Z	Schnauzenkontakt
S	Schnauzenzärtlichkeit
Z	Sich-Aneinanderreiben
	Sich-Dazusetzen oder -legen mit Körperkontakt
	Sich-Dazusetzen oder -legen in weniger als einer Körperlänge
	Abstand (ohne Körperkontakt)
	Sich-Zuwenden
K	Unter-dem-Schwanz-Durchschieben
Z	Violwittern
Z	Vorlaufen

Sich-Dazusetzen oder -legen mit Körperkontakt: Ein Tier setzt oder legt sich neben einen Interaktionspartner, wodurch es zum Körperkontakt kommt.

Sich-Dazusetzen oder -legen in weniger als einer Körperlänge Abstand (ohne

Körperkontakt): Ein Tier setzt oder legt sich in maximal einer Körperlänge Entfernung neben einen Interaktionspartner, ohne dass es zum Körperkontakt kommt.

Sich-Zuwenden: Ein Tier wendet seine Ausdrucksstrukturen auf den Interaktionspartner.

Tab. 25: Verhaltensweisen der Submission

Autor	Verhaltensweise
S	Aktive Unterwerfung
Z	Auf-den-Boden-Drücken
Z	Auf-den-Rücken-Rollen
	Auf-die-Schulter-Legen
Z	Eigene-Schnauze-Lecken
Z	freundlich-demütige Annäherung
Z	Freundlich-demütiges Umeinanderlaufen
Ta	Heben beider Vorderpfoten
E	Heben einer Vorderpfote
Fo	Inguinal Response
E	Kopf-Wegdrehen
Fo	Licking Intention
S	Mundwinklecken
Z	Schnauzenlecken
S	Schnauzenstoßen
	Sich-Hinsetzen in submissiver Körperhaltung
Bu	Sich-Kleinmachen
Z	Über-die-Schnauze-Beißen in submissiver Haltung
HW	Unter-dem-Kopf-Durchschieben
Z	Vorne Hochspringen
nach A	Weggehen in submissiver Körperhaltung
nach A	Wegrennen in submissiver Körperhaltung

Sich-Hinsetzen in submissiver Körperhaltung: Ein Tier setzt sich hin, wobei es den Kopf zwischen die Schultern zieht und vom Interaktionspartner wegdreht. Die Mimik ist submissiv ausgeprägt.

Tab. 26: Verhaltensweisen des Sozialspiels inkl. Spielaufforderung

Autor	Verhaltensweise
Te	Aufforderungslaufen
Z	Beckenstöße
Z	Beißschütteln
Z	Buckelrennen
Z	Fellziehen
Te	Folgelauf
Te	Frontalstehen
	gemeinsame Objekthandhabung
Z	Heben des Kopfes
Z	Hochspringen
Z	Hoppelgalopp
Z	Hopsen
Z	Im-Kreis-Springen

Fortsetzung **Tab. 27:** (Verhaltensweisen des Sozialspiels inkl. Spielaufforderung)

Autor	Verhaltensweise
Te	Kopf-Hochwerfen
Te	Kopfschleudern
Te	Körperschleudern
Z	Maul weit offen
H	Objekt-Wegnehmen
Z	Pfote Wegziehen
Z	Plötzliches Losrennen
Z	Rennen
Z	Spielbeißen
	Spielerische Abwehr
Z	Spielerische Abwehr auf dem Rücken
	Spielerische Abwehr mit der Vorderpfote
Z	Spielerische Annäherung
Z	Spielerische Annäherung
	Spielerischer Ringkampf
Z	Spielerischer Überfall
	Spielerisches Abwehrbeißen
Z	Spielerisches AnrempeIn
	Spielerisches Auf-den-Rücken-Rollen
Z	Spielerisches Aufreiten
	Spielerisches Ausweichen
Z	spielerisches Heben der Vorderpfote
Z	Spielerisches Hinterteilzudrehen
Te	Spielerisches Hinwerfen
	Spielerisches Kopf-Auflegen
Z	Spielerisches Niederdrücken
	Spielerisches Pfote-auf-den-Rücken-des-Gegners-Legen
Te	Spielerisches Pfotenschlagen
	Spielerisches Rammen
Z	Spielerisches Schieben
	Spielerisches Schnappen
Z	Spielerisches Tragen, Schleppen, Zerren
	Spielerisches Über-dem-Gegner-Stehen
Z	Spielerisches Über-den-Rücken-Beißen
	Spielerisches Über-die-Schnauze-Beißen
	Spielerisches Umklammern
Z	Spielerisches Vorne-Hochspringen
Z	Spielerisches Vorstoßen
	Spielerisches Wegspringen
Te	Spielscharren oder Schaufeln
Z	Spiel-Vorderbeinstoßen
	Spielwälzen
Z	Überrollen
Te	Überspringen
Z	Umklammern
Z	Unten-herum-Beißen
Z	Vorderkörpertiefstellung
A	Vorderpfote-Auflegen
Z	Vorne-Hochschleudern
Z	Zick-Zack-Galopp

Tab. 28: Verhaltensweisen des Sexualverhaltens

Autor	Verhaltensweise
Ta	Auffordern
S	Aufreiten
nach E	Flehmen
E	Herandrängen
P	Paarlauf im sexuellen Kontext
E	Präsentieren

Tab. 29: Verhaltensweisen des Imponierverhalten

Autor	Verhaltensweise
Z	Demonstrieren
Ta	Demonstrieren einseitig
Z	Halsdarbieten
Fe	Imponierdrohen
Z	Imponierscharren
Z	Imponiertragen
S	Schwanzschlagen
Z	Überfall

Tab. 30: Verhaltensweisen des Dominanzverhaltens

Autor	Verhaltensweise
Z	Anspringen
E	Fixieren
Z	Imponierjagen
Z	Imponierschieben
Fo	Kopf-Auflegen
Z	Pfote-auf-den-Rücken-des-Gegners-Legen
Z	Queraufreiten
Z	Runterdrücken
G	T-Stellung (Wegverstellen)
Z	Über-dem-Gegner-Stehen
Z	Über-die-Schnauze-Beißen in Imponierhaltung

Tab. 31: Verhaltensweisen des agonistischen Verhaltens: offensiv-aggressives Verhalten

Autor	Verhaltensweise
E	Anrempeln
Z	Anschleichen
S	Beißdrohstellung
Z	Schieben
Z	Über-den-Rücken-Beißen
S	Überfallsdrohung
Z	Umstellen des Gegners
Z	Verbellen
Z	Verfolgen
Z	Vorderbeinstoßen
Z	Vorn-Zähneblecken
Z	Vorstoßen

Tab. 32: Verhaltensweisen des agonistischen Verhaltens: defensiv-aggressives Verhalten

Autor	Verhaltensweise
Z	Abstandhalten
E	Abwehr auf dem Rücken
P	Abwehr im Sitzen
Z	Abwehr mit gekrümmtem Hals
Z	Abwehrbeißen
S	Abwehdrohen
Z	Abwehrkreisel
Z	Abwehrschnappen
Z	Abwehrstoßen
	Ausweichen
Z	Flucht
S	Gebißklappen
E	Hinterteil-Zukehren
Z	Maulaufreißen
Z	Über-die-Schnauze-Beißen mit Defensivem Drohen
Z	Voll-Zähneblecken
	Zurückziehen

Ausweichen: Ein Tier bewegt sich entweder nur mit dem Vorderkörper oder mit dem gesamten Körper vom Interaktionspartner weg.

Zurückziehen: Ein Tier zieht einen oder mehrere Körperteile vom Interaktionspartner weg, ohne dabei den übrigen Körper von der Stelle zu bewegen.

Tab. 33: Verhaltensweisen des agonistischen Verhaltens: mischmotiviertes Verhalten

Autor	Verhaltensweise
P	Mischmotiviertes Drohen

Mischmotiviertes Drohen: Mischmotive entstehen aus Überlagerungen sowohl der Angriffs- als auch der Fluchtelemente vieler Drohbewegungen und -stellungen (LORENZ 1963, ZIMEN 1978, IMMELMANN 1983). Beim Mischmotivierten Drohen sind entweder die Ausdruckselemente im Übergangsbereich zwischen offensivem und defensivem Ausdruck ausgeprägt oder einzelne Ausdruckselemente weisen einen offensiven, andere einen defensiven Ausdruck auf (vgl. Abb. 21).

Tab. 34: Verhaltensweisen des agonistischen Verhaltens: freies aggressives Verhalten

Autor	Verhaltensweise
Z	Angriff
Z	Beißschütteln
Z	Ernstkampf

Tab. 35: Verhaltensweisen des agonistischen Verhaltens: weiteres agonistisches Verhalten

Autor	Verhaltensweise
E	Beißen
Z	Beißerei
Ta	Lokomotion mit Beeinflussung des Rezipienten
nach Z	Protestdrohen
Z	Ringkampf
Z	Über-die-Schnauze-Beißen

Tab. 36: Verhaltensweisen der Distanzvergrößerung

Autor	Verhaltensweise
S	Entziehen
H	Sich-Abwenden
H	Sich-etwas-Anderem-Zuwenden
A	Weggehen
A	Weglaufen

Tab. 37: Weitere Verhaltensweisen

Autor	Verhaltensweise
A	Sich-Abwenden
	Aufstehen
	Sich-Aufrichten
	Sich-Aufsetzen
	Sich-Bewegen
A	Weggehen

Aufstehen: Ein Tier erhebt sich aus liegender oder sitzender Position und stellt sich auf alle vier Füße. Meist nach submissivem Verhalten bei nachlassendem Druck durch den imponierenden Interaktionspartner.

Sich-Aufrichten: Ein Tier kommt aus liegender Position in die Bauchlage. Meist nach submissivem Verhalten bei nachlassendem Druck durch den imponierenden Interaktionspartner.

Sich-Aufsetzen: Ein Tier erhebt sich aus liegender Position in die sitzende Haltung, wobei die Vorderfüße aufgestellt werden. Meist nach submissivem Verhalten bei nachlassendem Druck durch den imponierenden Interaktionspartner.

Sich-Bewegen: Ein Tier beginnt sich aus submissiver Bewegungslosigkeit zu lösen. Meist nach Über-dem-Gegner-Stehen des Interaktionspartners.

Tab. 38: Häufigkeit der Funktionskreise in den Dyaden und in der gesamten Gruppe sowie Beteiligung der Dyaden an den Interaktionen beim **Wolf**. Zu den Abkürzungen der Individuen s. Tab. 1.

Dyade	Agonistik	Imponier- verhalten	Sexual- verhalten	Soziale Annäherung	Spiel	Sub- mission	Summe
EG	508	12	0	11	12	2	545
EL	3	0	13	33	0	7	56
EM	5	101	0	7	0	48	161
EO	13	2	0	16	3	4	38
EP	10	4	0	26	14	1	55
GL	0	0	5	31	0	6	42
GM	4	95	0	6	1	35	141
GO	18	5	0	29	14	2	68
GP	17	18	0	25	31	0	91
LM	0	0	81	112	0	0	193
LO	0	0	2	59	0	2	63
LP	0	0	7	88	0	10	105
MO	3	397	0	8	1	35	444
MP	2	35	0	29	0	62	128
OP	108	28	0	71	23	6	236
Gruppe	691	697	108	551	99	220	2366

Tab. 39: Häufigkeit der Funktionskreise in den Dyaden und in der gesamten Gruppe sowie Beteiligung der Dyaden an den Interaktionen beim **Deutschen Schäferhund**. Zu den Abkürzungen der Individuen s. Tab. 2.

Dyade	Agonistik	Imponier- verhalten	Sexual- verhalten	Soziale Annäherung	Spiel	Sub- mission	Summe
BdBs	25	48	1	8	0	13	95
BdC	0	47	0	16	1	15	79
BdDg	0	0	0	0	0	0	0
BdDm	4	4	1	2	0	2	13
BsC	9	18	9	32	52	6	126
BsDg	1	6	0	4	0	0	11
BsDm	31	235	0	12	0	21	299
CDg	0	96	0	3	0	0	99
CDm	1	16	5	18	2	0	42
DgDm	3	14	0	4	0	1	22
Gruppe	74	484	16	99	55	58	786

Tab. 40: Initiativen zur Interaktion beim **Wolf**. Differenzen zur Gesamtanzahl der Interaktionen in der Dyade beruhen auf nicht sicher zu beurteilenden Initiativen.

		Initiator					
		Ekki	Gont.	Lara	Mischa	Obl.	Pjotr
Interaktions- partner	Ekki	-	168	15	96	16	18
	Gont.	134	-	6	93	42	59
	Lara	43	34	-	80	44	66
	Mischa	43	28	96	-	22	75
	Obl.	16	14	14	326	-	45
	Pjotr	28	15	33	49	147	-

Tab. 41: Initiativen zur Interaktion beim **Deutschen Schäferhund**.

		Initiator				
		Benda	Bens	Cini	Dagi	Dom
Interaktions- -partner	Benda	-	85	67	0	6
	Bens	5	-	69	0	20
	Cini	10	86	-	2	12
	Dagi	0	11	91	-	19
	Dom	6	264	30	3	-

Tab. 42: Beendigung von Interaktionen beim **Wolf**. Differenzen zur Gesamtanzahl der Interaktionen in der Dyade beruhen auf nicht sicher zu beurteilenden Beendigungen.

Interaktionspartner		Beendigung durch:		
A	B	A	B	weiteres Tier
Ekki	Gont.	129	229	69
Ekki	Lara	32	15	11
Ekki	Mischa	53	96	15
Ekki	Obl.	15	17	3
Ekki	Pjotr	22	20	10
Gont.	Lara	19	16	8
Gont.	Mischa	41	86	13
Gont.	Obl.	30	29	10
Gont.	Pjotr	20	47	20
Lara	Mischa	69	98	6
Lara	Obl.	20	45	2
Lara	Pjotr	33	54	14
Mischa	Obl.	313	88	21
Mischa	Pjotr	63	57	9
Obl.	Pjotr	122	77	23

Tab. 43: Beendigung von Interaktionen beim **Deutschen Schäferhund**.

Interaktionspartner		Beendigung durch:		
A	B	A	B	weiteres Tier
Benda	Bens	5	70	20
Benda	Cini	12	41	26
Benda	Dagi	0	0	0
Benda	Dom	7	4	2
Bens	Cini	58	62	6
Bens	Dagi	9	0	2
Bens	Dom	262	13	24
Cini	Dagi	59	0	40
Cini	Dom	17	15	10
Dagi	Dom	3	15	4

Tab. 44: Dominanzverhalten beim **Wolf**.

		Initiator					
		Ekki	Gont.	Lara	Mischa	Obl.	Pjotr
Interaktions- partner	Ekki	-	7	2	54	1	0
	Gont.	44	-	0	44	6	1
	Lara	2	0	-	0	0	1
	Mischa	0	0	0	-	0	0
	Obl.	1	0	0	190	-	1
	Pjotr	0	0	0	11	14	-

Tab. 45: Reaktion auf Dominanzverhalten beim **Wolf**. Differenzen zur Gesamtanzahl des empfangenen Dominanzverhaltens beruhen auf nicht sichtbaren bzw. nicht erkennbaren Reaktionen.

Initiator	Rezipient	Reaktion des Rezipienten				
		Agonistik	Soziale Annäherung	Spiel	Submission	Distanz- vergrößerung
Ekki	Gont.	19			1	14
Gont.	Ekki	3			2	
Ekki	Lara					
Lara	Ekki					2
Ekki	Mischa					2
Mischa	Ekki	4	1		44	2
Ekki	Obl.					1
Obl.	Ekki					1
Ekki	Pjotr					
Pjotr	Ekki					1
Gont.	Lara					
Lara	Gont.					
Gont.	Mischa					
Mischa	Gont.	2			32	4
Gont.	Obl.					
Obl.	Gont.	2		1		2
Gont.	Pjotr					
Pjotr	Gont.					
Lara	Mischa					
Mischa	Lara		4	1		1
Lara	Obl.					
Obl.	Lara					
Lara	Pjotr					
Pjotr	Lara					
Mischa	Obl.	35			119	
Obl.	Mischa					
Mischa	Pjotr				10	
Pjotr	Mischa					
Obl.	Pjotr	5		2	6	
Pjotr	Obl.	1				

Tab. 46: Dominanzverhalten beim **Deutschen Schäferhund**.

		Initiator				
		Benda	Bens	Cini	Dagi	Dom
Interaktions- -partner	Benda	-	25	14	0	0
	Bens	0	-	7	0	0
	Cini	0	12	-	0	0
	Dagi	0	0	5	-	1
	Dom	3	53	4	0	-

Tab. 47: Reaktion auf Dominanzverhalten beim **Deutschen Schäferhund**. Differenzen zur Gesamtanzahl des empfangenen Dominanzverhaltens beruhen auf nicht sichtbaren bzw. nicht erkennbaren Reaktionen.

		Reaktion des Rezipienten				
		Agonistik	Soziale Annäherung	Spiel	Submission	Distanz- vergrößerung
Initiator	Rezipient					
Bens	Benda	5	1		7	1
Cini	Benda				9	
Dagi	Benda					
Dom	Benda					
Benda	Bens					
Cini	Bens				6	
Dagi	Bens					
Dom	Bens					
Benda	Cini					
Bens	Cini				8	3
Dagi	Cini					
Dom	Cini					
Benda	Dagi					
Bens	Dagi					
Cini	Dagi				5	
Dom	Dagi				1	
Benda	Dom				3	
Bens	Dom	16			32	
Cini	Dom				4	
Dagi	Dom					

Tab. 48: Subdominanzverhalten beim **Wolf**.

		Initiator					
		Ekki	Gont.	Lara	Mischa	Obl.	Pjotr
Interaktions- partner	Ekki	-	90	2	0	1	1
	Gont.	16	-	1	0	0	0
	Lara	22	12	-	0	14	23
	Mischa	297	246	5	-	1213	179
	Obl.	5	28	1	0	-	107
	Pjotr	2	1	1	0	0	-

Tab. 49: Subdominanzverhalten beim **Deutschen Schäferhund**.

		Initiator				
		Benda	Bens	Cini	Dagi	Dom
Interaktions- -partner	Benda	-	0	0	0	5
	Bens	77	-	41	1	273
	Cini	76	33	-	13	18
	Dagi	0	0	0	-	0
	Dom	3	0	0	13	-

Tab. 50: *Submissive Kontaktaufnahme* beim **Wolf**.

		Initiator					
		Ekki	Gont.	Lara	Mischa	Obl.	Pjotr
Interaktions- partner	Ekki						
	Gont.						
	Lara	5	6			2	10
	Mischa	32	23			11	50
	Obl.	2	1				1
	Pjotr						

Tab. 51: *Submissive Kontaktaufnahme* beim **Deutschen Schäferhund**.

		Initiator				
		Benda	Bens	Cini	Dagi	Dom
Interaktions- -partner	Benda					
	Bens			1		5
	Cini	6	5			
	Dagi					
	Dom	1				

Danksagung

Eine solche Arbeit ist ohne die mentale und tatkräftige Unterstützung zahlreicher Personen überhaupt nicht denkbar. Auch ich hatte das Glück, viele hilfreiche Menschen um mich zu haben, bei denen ich mich hier bedanken möchte.

Herrn Prof. Dr. Günther Hartl gebührt mein Dank für die Überlassung dieses spannenden Themas sowie die Gelegenheit, diese Doktorarbeit im Tiergarten des Instituts für Haustierkunde (heute zum Zoologischen Institut gehörig) anfertigen zu können.

Frau Dr. Dorit Feddersen-Petersen danke ich sehr herzlich für die Möglichkeit, meine Arbeit in einer Einrichtung durchführen zu können, wie es sie in Deutschland kein zweites Mal gab, gibt und geben wird, für ihre fachkundige Betreuung, anspruchsvolle Kritik und ergiebige Diskussionen.

Frau PD Dr. Juliane Seger gilt mein herzlicher Dank für diverse anregende Fachgespräche und Diskussionen sowie kritische und hilfreiche Nachfragen und Anmerkungen.

Herrn Stephan Bootsmann danke ich für seine Geduld gegenüber immer wieder vorgetragenen Wünschen der Optimierung des Materials, seine kreativen Ideen zur Umsetzung dieser Wünsche sowie die tatkräftige Hilfe bei denselben.

Meinen Mitstreitern Eva, Chris, Christina, Judith, Katka, Mirja, Heike, Marco, Imke, Antonia, Annika und Gesa herzlichen Dank für die gemeinsame Arbeit in angenehmer Atmosphäre im „Haustiergarten“.

Beim Verein für Deutsche Schäferhunde (SV) e. V., insbesondere bei seinem ehemaligen Geschäftsführer Herrn Clemens Lux, bedanke ich mich für die Finanzierung eines Teils dieser Arbeit. Herrn Leopold Bucher bin ich zu Dank verpflichtet für die vorübergehende Überlassung seiner Schäferhunde.

Für finanzielle Unterstützung danke ich außerdem der Dr. W. Hunke-Stiftung der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.

Isa, Kommilitonin und Freundin vom ersten Studientag an, hat mir vor allem in den größten Frustphasen dieser Arbeit sehr geholfen. Dafür danke ich Dir von Herzen!

Dank Conny und Peter bin ich im Uni-Alltag auch mal unter Leute gekommen. Besonders in der Endphase der Arbeit taten mir die Gespräche mit Conny gut.

Stina, Dir danke ich für aufbauende und ablenkende Unterhaltungen y muchas gracias, Jorge, por mostrarme el bosque entre los arboles que yo no habia visto.

Ganz besonders danke ich meiner Familie, meinen Eltern und meinen Schwestern, die meine Dissertation sehr geduldig begleitet haben und immer für mich da waren. Danke für Eure Unterstützung!!!

Erklärung

Hiermit erkläre ich, dass die vorliegende Dissertation abgesehen von der Beratung durch meine wissenschaftlichen Betreuer nach Inhalt und Form meine eigene Arbeit ist.

Diese Arbeit hat weder im Ganzen noch in Teilen bei einer anderen Stelle im Rahmen eines Prüfungsverfahrens vorgelegen, noch wurde sie veröffentlicht oder zur Veröffentlichung eingereicht.

Die Arbeit ist unter Einhaltung der Regeln guter wissenschaftlicher Praxis der Deutschen Forschungsgemeinschaft entstanden.

Kiel, den

Lebenslauf

Persönliche Daten

Name: Silke Plagmann
Staatsangehörigkeit: deutsch
Geburtsdatum: 12.06.1977
Geburtsort: Bad Segeberg

Ausbildung

seit 05/2004 **Dissertation** am Zoologischen Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
08/2003 **Diplom im Studiengang Biologie**, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
06/1996 **Abitur**, Städtisches Gymnasium, Bad Segeberg

Praktische Tätigkeiten

seit 10/2008 **Zoo-Biologin** im Tierpark Gettorf
seit 01/2006 **Referentin** für CANIS – Zentrum für Kynologie
seit 09/2005 **Referentin** für den Landestierschutzverband Schleswig-Holstein
04/2007 – 09/2008 **Zoolotsin** im Tierpark Gettorf
03/2007 – 02/2008 **Wissenschaftliche Angestellte** am Zoologischen Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
10/2004 – 01/2005 **Wissenschaftliche Zeitangestellte** am Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
10/2001 – 02/2003 **Wissenschaftliche Hilfskraft** am Zoologischen Institut der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
12/2000 – 02/2002 **Wissenschaftliche Hilfskraft** am GEOMAR, Institut für Marine Geowissenschaften, Kiel
08/2000 – 09/2000 **Praktikum** im TierPark Neumünster

Tagungsbeiträge

09/2005 **Vortrag „Cooperative Problem-Solving Behaviour in Wolves“** 79. Jahrestagung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V., Essen.
Subterrane Säugetiere/Sinnesökologie/Carnivora.
08/2004 **Poster “Learning Behaviour in Wolves” (S. Plagmann & D. Feddersen-Petersen)**. 2nd European Conference on Behavioral Biology, Groningen (NL).
Changes During Life Time.