



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

„Verwandtenerkennung bei Kolkraben (*Corvus corax*)“

verfasst von

Kathrin Weigerstorfer

angestrebter akademischer Grad

Magistra der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Wien, 2013

Studienkennzahl lt. Studienblatt: A 439

Studienrichtung lt. Studienblatt: Diplomstudium Zoologie

Betreuerin / Betreuer: V.-Prof. Mag. Dr. Thomas Bugnyar

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	4
1.1	Leben in Gruppen	4
1.2	Kommunikation	5
1.3	Individuelle Erkennung	8
1.4	Langzeitgedächtnis	10
1.5	Akustische Signale	10
1.6	Corviden	12
1.7	Akustische Erkennung bei Corviden	14
1.8	Fragestellungen & Hypothesen	15
2	Material & Methoden	17
2.1	Elternerkennung (Experiment 1)	17
2.1.1	Datennahme und Tiere	17
2.1.2	Rufauswahl	18
2.1.3	Durchführung	18
2.2	Nachkommenerkennung (Experiment 2)	20
2.2.1	Datennahme und Tiere	20
2.2.2	Rufauswahl	20
2.2.3	Durchführung	21
2.3	Extraktion der Rufe	21
2.4	Playbacks	22
2.5	Allgemeiner Ablauf	24
2.6	Datenanalyse	27
2.6.1	Videoauswertung	27
2.6.2	Statistische Analyse	29
3	Ergebnisse	30
3.1	Reaktionen auf Playback (Fragestellung 1)	30
3.1.1	Experiment 1	30
3.1.2	Experiment 2	31
3.2	Unterschied bekannte und unbekannte Vögel (Fragestellung 2)	33
3.2.1	Experiment 1	33
3.2.2	Experiment 2	34
4	Diskussion	35
	Danksagung	38

Literaturverzeichnis	39
Appendix.....	52
Zusammenfassung.....	52
Abstract	52
Abbildungsverzeichnis	53
Tabellenverzeichnis	53
Lebenslauf.....	54

1 Einleitung

1.1 Leben in Gruppen

Die Vorteile vom Leben in einer Gruppe sind zahlreich und umfassen etwa Schutz vor Prädatoren (Alexander 1974), bessere Verteidigung von Futter-Ressourcen (Stacey 1986), schnelleres Entdecken von Prädatoren (Pulliam 1973, Hamilton 1971), besseres Verstecken vor Prädatoren (Vine 1971), höhere Effizienz der Futtersuche (Murton 1971, Rubenstein et al. 1977, Krebs 1974), Profitieren durch Informationsteilung (Silk et al. 2006) und kooperatives Aufziehen der Brut (Gaston 1978). Dieses Leben hält aber auch mögliche Nachteile bereit, wie automatisch erhöhter Konkurrenzdruck (Alexander 1974), erhöhte Gefahr von Parasitenbefall (Poulin 1991), erhöhte Sichtbarkeit für Prädatoren und höhere Chance auf falsch gerichtete elterliche Fürsorge (Hoogland & Sherman 1976, Rubenstein 1978).

Gruppen können sich sowohl in Größe, Stabilität und Alters- bzw. Geschlechter-Zusammensetzung unterscheiden (Schaik 1999). Des Weiteren kann man noch Unterschiede in ihrer Bildung, ihrem Bestehen und ihrer Struktur definieren. Gruppen können sich bilden, indem sich Individuen zufällig aggregieren, beispielsweise während der Futtersuche (Parrish & Edelstein-Keshet 1999). Oder die Individuen schließen sich zu sozialen Gruppen zusammen, in denen sie miteinander interagieren und Beziehungen knüpfen (Whitehead 1997). Gruppen können in ihrem Bestehen als „geschlossen“ oder „offen“ angesehen werden, je nachdem, ob sich ihre Zusammensetzung und Größe verändert (z.B. durch „Fission & Fusion“, d. h. durch Aufteilen in Subgruppen und anschließendem Wiederverschmelzen; Aureli et al. 2008) oder nicht. Außerdem kann in der Gruppenstruktur zwischen sozialen Beziehungen und sozialen Kasten (Oster & Wilson 1978), in denen jedes Individuum eine spezielle Aufgabe erfüllt, unterschieden werden.

Die Struktur von Gruppen wird bestimmt durch die Summe von sozialen Beziehungen innerhalb einer Gruppe. Heterogene soziale Beziehungen führen zu Veränderungen des Musters, der Verteilung und der Funktion sozialer Interaktionen auf Gruppenniveau (Kutsukake 2009). Hinde (1979) benutzte den Ausdruck „soziale Beziehung“, um die Art, das Muster und die Qualität von Interaktionen zwischen zwei Individuen zu beschreiben. Eine funktionellere Perspektive kam 1978 von Kummer, der Beziehungen als vorteilhaft für die darin involvierten Individuen ansah.

Die Qualität einer Beziehung umfasst laut Cords & Aureli (2000) drei verschiedene Komponenten: Den Wert der Beziehung (direkte Vorteile durch eine Beziehung, wie Unterstützung in agonistischen Auseinandersetzungen oder Teilen von Nahrung), Kompatibilität (Toleranzlevel zwischen Individuen) und Sicherheit (Vorhersagbarkeit von Interaktionen zwischen Partnern oder ihre Beständigkeit).

Komplexe Gesellschaften werden durch vielfache interindividuelle Beziehungen von Dominanz und Allianz charakterisiert, die nicht immer strikt determiniert sind, sondern sich abhängig von vielen Faktoren verändern können (Kondo et al. 2010). Eine Möglichkeit die Komplexität zu fassen ist der Grad von „Fission & Fusion“ (Aureli et al. 2008). Der Ausdruck wurde erstmals von Kummer (1971) verwendet, um das soziale System einiger weniger Taxa nichtmenschlicher Primaten zu beschreiben, wie Schimpansen, Blutbrustpaviane und Mantelpaviane, die ihre Gruppengröße durch Teilen (Fission) und Verbinden (Fusion) von Subeinheiten verändern. Das machen sie entsprechend ihrer Aktivität und der Verfügbarkeit und Verteilung von Ressourcen.

Die „Social brain“-Hypothese wurde aufgestellt, um die ungewöhnlich großen Gehirne von Primaten zu erklären (Humphrey 1976, Dunbar 1992). Sie besagt, dass die kognitiven Anforderungen eines Lebens in komplex verbundenen sozialen Gruppen zu einer Vergrößerung des Gehirns – hauptsächlich des Neocortex – geführt haben (Dunbar 2003). Bei anderen Säugern und Vögeln wiederum werden große Gehirne mit grundsätzlichen Unterschieden im Paarungssystem assoziiert, wobei Arten mit paargebundenen Fortpflanzungssystemen die größten Gehirne besitzen (Dunbar 2009).

1.2 Kommunikation

Signale werden von Sendern (Krebs & Dawkins 1984) gegeben, um den Empfänger zu beeinflussen und dadurch ihre Fitness zu erhöhen. Gleichzeitig benutzen die Empfänger Signale, um wiederum ihre eigene Fitness zu erhöhen (Halliday 1983). Dieses Übertragen, Empfangen, und schlussendlich Reagieren auf Signale macht Kommunikation im Tierreich aus. Die ausgesendeten Signale müssen nicht unbedingt „ehrlich“ sein, jedoch ausreichend oft korrekt, damit der Empfänger auf eine Reaktion selektiert wird (Maynard Smith & Harper 2003). Als ein nicht ehrliches Signal kann beispielsweise die Bates'sche Mimikry angesehen werden, bei der ein essbares Beutetier einem nicht essbaren äußerlich durch Anwendung von Warnfarben ähnelt, und somit mögliche Beutegreifer abschreckt. Enquist (1985) führte

den Begriff des erfolgsabhängigen Signals (*performance-based signal*) ein, demzufolge die Verlässlichkeit garantiert ist, da ein Zusammenhang zwischen dem Grund der Kommunikation und der tatsächlichen Leistung besteht. In seinen Beispielen ist die Struktur der Tierrufe direkt verbunden mit der Größe des Signalgebers (siehe auch Davies & Halliday 1978, Clutton-Brock & Albon 1979, Thapar 1986). Maynard Smith & Harper (2003) nannten solch ein unverfälschliches Signal „index“, während Zahavi (1975) die Bezeichnung „handicap“ für ein Signal einführte, dessen Verlässlichkeit auf der kostspieligen Produktion beruht (siehe auch Bradbury & Vehrencamp 1998).

Krebs und Dawkins (1984) verglichen das Signalisieren mit einem Wettrüsten zwischen den Signalgebern als „Manipulatoren“ und den Empfängern als „Gedankenlesern“. Laut ihrem Verständnis müssen beide Partner im Durchschnitt gleich oft vom Austausch profitieren, sonst würde das System des Signalisierens nicht funktionieren.

Des Weiteren muss noch zwischen Signalen und Hinweisen (*cues*) unterschieden werden. Lorenz verwendete diesen Begriff das erste Mal 1939. Die Tatsache, dass ein Signal sich auf Grund seines Effekts auf andere Individuen entwickelt, unterscheidet es von einem Hinweis. Eine andere Sichtweise (Maynard Smith & Harper 2003, Wiley 1983, Johnstone 1997) unterscheidet zwischen Signal und Hinweis in vier Punkten: Signale tendieren dazu, auffälliger, mehr redundant und stereotyp zu sein, und sie werden oft durch Alarmieren vorangekündigt.

In Anbetracht der Signalevolution ist es sinnvoll, zwischen Inhalt und Struktur eines Signals zu unterscheiden (Endler 1993), wie auch zwischen Inhalt und Wirksamkeit (Guilford & Dawkins 1991, 1993, Johnstone 1997). Wirksamkeit beschreibt, wie stark ein Signal den Empfänger beeinflusst, und ist somit ein Maß für den Erfolg eines Signals (Guilford & Dawkins 1991). Im Jahr 1983 stellt Arnold die Unterscheidung zwischen Morphologie, Leistung und Fitness auf. Wälzt man dies auf den Signalbegriff um, so ist Struktur äquivalent zu Morphologie und Wirksamkeit zu Leistung. Darüber hinaus besteht die Wirksamkeit aus zwei Komponenten, der Effizienz und der Effektivität (Arnold 1983). Effizienz beschreibt, wie gut ein übertragenes Signal empfangen wird, bezogen auf die Kosten der Signalproduktion (Arnold 1983). Sie wird beeinflusst durch die Eigenschaften des Senders, die Signalumgebung und die Signalrezeptoren des Empfängers. Sobald ein Signal aufgespürt und empfangen wurde, wird es sich in Effektivität ihrer Beeinflussung des Verhaltens des Empfängers unterscheiden. Somit kann Effektivität als Maß der Wahrscheinlichkeit, dass ein

empfangenes Signal das Verhalten des Empfängers verändert, angesehen werden (Arnold 1983).

Der Inhalt ist das, worüber kommuniziert wird, oder die Information, mit deren Hilfe der Empfänger eine Entscheidung fällt. Die Information wird erst dadurch zu einer solchen, wenn sie durch einen Überträger zum Empfänger transportiert wird, und die Verschlüsselung des Überträgers die Information bereitstellt (Arnold 1983). Solche Überträger (auch Kanäle genannt) können Licht, Geräusch, Vibration, Veränderungen des elektrischen Feldes oder chemische Verbindungen sein (Campbell & Reece 2005). Effekte auf den Empfänger sind abhängig von (Espmark et al. 2000): der genetischen Qualität des Senders, der physiologischen Verfassung des Senders, den Umgebungszuständen während des Empfangs, der Aufmerksamkeit des Empfängers, der Entscheidungsbereitschaft des Empfängers, den Entscheidungskriterien des Empfängers, dem Ausmaß der kurzzeitigen Fitness-Konsequenzen der Entscheidung, sowie dem Ausmaß der lebenslangen Fitness-Konsequenzen der Entscheidung (Endler & Basolo 1998).

Kommunikation kann durch verschiedene Sinneskanäle der Tiere stattfinden, es werden visuelle, akustische, olfaktorische und taktile Sinne beansprucht. Je nach Lebensart und –raum einer Tierart wird ein entsprechendes Signal gewählt (Campbell & Reece 2005): Beispielsweise sind die meisten am Land lebenden Säugetiere nachtaktiv, was visuelle Signale relativ unwirksam macht. Chemische und auditive Signale hingegen funktionieren auch im Dunkeln. Vögel zum Vergleich sind meist tagaktiv und haben einen relativ schlecht entwickelten Geruchssinn. Sie kommunizieren hauptsächlich durch visuelle und akustische Signale

Zu den wichtigsten und am häufigsten benutzten Signalen gehören die chemischen und auditiven. Bei der chemischen Signalgebung kommunizieren Tiere intraspezifisch oft mit Hilfe von Pheromonen (Free 1987, Johnston 2003). Diese chemischen Botenstoffe wurden von Karlson & Lüscher 1959 ursprünglich als „Substanzen, die von einem Individuum abgegeben und von einem zweiten Individuum der selben Art, in dem sie eine spezifische Reaktion hervorrufen, zum Beispiel ein besonderes Verhalten (Auslöser-Pheromon, *releaser pheromone*) oder einen Entwicklungsprozess (*primer pheromone*), empfangen werden“ (siehe auch Wyatt 2003). Pheromone werden meist von Säugetieren und Insekten benutzt und hängen oft mit Reproduktionsverhalten zusammen (Beispiele: Fische: Liley 2011,

Goldhamster: Johnston 1990, Hymenoptera: Ayasse et. al 2001, Wilson 1962). Die Gesänge der meisten Vogelarten sind zumindest teilweise erlernt (Campbell & Reece 2005). Im Gegensatz dazu beinhalten die Paarungs-Rituale vieler Insektenarten charakteristische Gesänge, die prinzipiell unter direkter genetischer Kontrolle stehen (Campbell & Reece 2005). Diese und viele andere Tierarten bedienen sich akustischer Kommunikation (wie etwa Grillen: Huber & Thorson 1985, Vögel: Thorpe 1961, Frösche: Lemon 1971, Kelley 2004, Affen: Rowell & Hinde 2009). Dabei ist die Qualität der Kommunikation mittels akustischer Signale stark abhängig von den Umweltbedingungen, wie zum Beispiel die vom Habitat abhängigen Eigenschaften akustischer Übertragung abhängig von Mikroklima und Vegetationsbeschaffenheit (Wiley & Richards 1982). Zusätzlich spielen Hintergrundgeräusche eine wichtige Rolle, da das Aufspüren und Erkennen von Signalen wesentlich vom Verhältnis von Signal zu Geräusch abhängt (Klump 1996). In einer natürlichen Umgebung sehen sich vokalisierende Tiere einer Vielzahl von Geräuschquellen gegenüber, die sowohl abiotisch (windinduzierte Bewegung der Vegetation, Regen, fließendes Wasser etc.) wie auch biotisch (z.B. Störgeräusche durch andere Tiere) sein können (Brumm 2004).

1.3 Individuelle Erkennung

Komplexe Gesellschaften werden durch zahlreiche, nicht unbedingt konstante Beziehungen von Dominanz und Allianz charakterisiert (Kondo et al. 2010). Eine andere Eigenschaft sozialer Komplexität ist die soziale Gruppengröße (Dunbar & Shultz 2007). Für Tiere, die in solchen Gesellschaften leben, ist es notwendig, Individuen zu erkennen, um Beziehungen von und zu Gruppenmitgliedern zu stabilisieren, Beziehungen der anderen Tiere und die Kenntnisse anderer zu verstehen (Byrne & Whiten 1988, de Waal & Tyack 2003, Wilson 1975, Colgan 1983). Individuelle Erkennung ist evolutiv bedeutsam, wenn sie das Überleben, den Fortpflanzungserfolg und somit die Fitness jedes Individuums sichert (Charrier et al. 2009). Laut Reeve (1989) und Nowak & Sigmund (1998) könnte individuelle Erkennung selektiv vorteilhaft sein, um Betrüger zu bestrafen bzw. einen guten Ruf als hervorragender Futtersucher oder Rastplatzaufsucher aufzubauen (Berg et al. 2011).

Innerhalb eines sozialen Systems kann es vorteilhaft sein, Brutpartner, Eltern, Nachkommen, Geschwister, andere Gruppenmitglieder, Nachbarn oder andere Bekannte zu erkennen (Nakagawa & Waas 2004). Man kann hier zwei Erkennungsklassen unterscheiden:

Gruppenklassifizierung (*class-level recognition*) und echte individuelle Erkennung. „Wahre“ individuelle Erkennung findet statt, wenn ein Individuum (Empfänger) ein anderes (Sender) anhand seiner individuell markanten Eigenschaften, die es zuvor gelernt und nun mit ihm assoziiert hat, identifiziert (Tibbetts & Dale 2007, Scheiber et al. 2011). Eine Möglichkeit der *class-level recognition* ist die Verwandtschaftserkennung (Tibbetts & Dale 2007). Verwandtschaftserkennung ist die Fähigkeit eines Tieres, zwischen nahen Verwandten und Nicht-Verwandten (*kin* und *non-kin*) zu unterscheiden (Sayigh et al. 1998). Allerdings wird oft nicht so genau zwischen individueller und Gruppen-Erkennung differenziert.

Einige Studien zeigten, dass Vögel ihre Hilfe bevorzugt verwandten Tieren anbieten (Tibbetts 2002, Tricarico et al. 2011). Es gibt drei große Bereiche der Verwandtenerkennung: (1) Eltern-Nachkommen Erkennung (Draganoiu et al. 2006), (2) Nachkommen-Eltern Erkennung und (3) Geschwister Erkennung (Nakagawa & Waas 2004). Die größte Aufmerksamkeit wurde dabei bisher der Eltern-Nachkommen Erkennung in kolonial brütenden Vögeln zuteil (Beecher 1988). Es gibt mehrere Vorteile von Eltern-Nachkommen Erkennung (Trivers 1974): Das Vermeiden von falsch gerichteter elterlicher Fürsorge und vergeudeter Energie; das Limitieren des Verletzungsrisikos bei Annäherung der Jungtiere an „falsche“ Eltern und somit eine Erhöhung der Überlebensrate der Nachkommen.

Die meisten wissenschaftlichen Arbeiten zur individuellen Erkennung haben sich somit auf drei Hauptgebiete konzentriert: Territorialität, aggressives Konkurrenzverhalten und elterliche Fürsorge. Grasmücken (*Wilsonia citrina*) können sich beispielsweise nach der Überwinterung in den Tropen noch an ihre Nachbarn der vorigen Brutsaison erinnern (Tibbetts & Dale 2007). Erkennung von Eltern und Nachkommen ist wahrscheinlich bei Arten, die in großen, dichten Kolonien mit zeitgleichem Nisten vorkommen, mit verringerter Chance, Individuen auf Grund ihrer Position zu erkennen. Bekannte Beispiele beinhalten Seevögel (Aubin et al. 2000, Buckley & Buckley 1972), Robben (Charrier et al. 2003) und Fledermäuse (Balcombe 1990). So können beispielsweise Königspinguine (*Aptenodytes patagonicus*) ihre Jungtiere nach Monaten der Trennung unter tausenden von potentiellen Kandidaten wiederfinden (Aubin & Jouventin 1998). Eltern-Nachkommen Erkennung kommt ebenso bei Schafen (*Ovis aries*) (Searby & Jouventin 2003) und wahrscheinlich generell bei in Herden lebenden Tieren vor (Tibbetts & Dale 2007).

1.4 Langzeitgedächtnis

Für Tiere, die in sozialen Gruppen leben, ist es vorteilhaft, andere Individuen zu erkennen und sich an Gruppenmitglieder zu erinnern (Nakagawa & Waas 2004). Das Hauptaugenmerk von Studien über Langzeitgedächtnis lag bisher bei Säugetieren: Schafe (*Ovis aries*) erinnern sich zwei Jahre lang an Gesichter ihrer Artgenossen (Kendrick et al. 2001). Vier Jahre konnte das Langzeitgedächtnis bei Robbenjungen (*Callorhinus ursinus*) nachgewiesen werden, die nach dieser Zeit noch die Rufe ihrer Muttertiere unterscheiden konnten (Insley 2000). Manche Singvögel erinnern sich über acht Monate an territoriale Nachbarn (Godard 1991), Nist- und Futterplätze (Martin 1995). In Gruppen mit einem hohen Grad an Fission und Fusion (relativ offene Gruppen, in denen sich die Gruppenzusammensetzung und –größe oft ändert) erscheint es besonders wichtig, sich lange an bestimmte Artgenossen erinnern zu können (Dunbar 1992). Wenn die Individuen zwar regelmäßig, aber nach unvorhersagbarer Trennungsdauer aufeinandertreffen, ist es beispielsweise vorteilhaft, sich die sozialen Beziehungen zu zeitweise abwesenden Gruppenmitgliedern zu merken (Dunbar 1992). Damit auch in großen Gruppen situationsadäquate Reaktionen gegeben werden können, sollte die Erinnerung an vorherige Interaktionen und Erkennung von Gruppenmitgliedern auf individueller Basis stattfinden (Dunbar 1992).

1.5 Akustische Signale

Individuelle Erkennung durch akustische Signale ist ein zentraler Aspekt bei der tierischen Kommunikation und wurde bereits in zahlreichen Spezies untersucht (Falls 1982, Halliday 1983, Tibbetts & Dale 2007). Rufe sind komplexe akustische Signale, die oft eine Vielzahl von Eigenschaften des Senders gleichzeitig übertragen (Blumstein & Munos 2005, Nelson & Poesel 2007, Charlton et al. 2009). Neben Geschlecht, Alter und sozialer Klasse kann auch die individuelle Identität übermittelt werden (Tibbetts & Dale 2007, Boeckle et al. 2012). In zahlreichen Säugetierarten wurden durch akustische Analysen Rufeigenschaften nachgewiesen, die mit der Individualität der Rufer korrelieren (Rehe, *Capredus capredus*: Reby et al. 1999; Großer Tümmler, *Tursiops truncatus*: Janik 1999; Seekühe *Trichechus inunguis*: Sousa-Lima et al. 2002; Krallenaffe, *Callithrix jacchus*: Jones et al. 1993 etc.). Vokalisationen sind die am häufigsten benutzten Signale im Erkennungssystem der Vögel (Stokesbury et al. 2004, Hill & Braun 2001), wobei die Effizienz von akustischen Signalen als

verlässliche Erkennungsmerkmale davon abhängig ist, wie sie erlangt werden (Stokesbury et al. 2004, Hill & Braun 2001, Ekstrom 2004, Teo et al. 2004). Die Fortpflanzungsstrategie vieler Vögel, wenige aber leistungsfähige Nachkommen zu produzieren (Lack 1968), führt zu einer erhöhten elterlichen Fürsorge. Dies führte zur Evolution der Eltern-Nachkommen Erkennung vieler Arten, deren Jungtiere sich untereinander vermischen während sie noch vom Füttern der Eltern abhängig sind (Kondo et al. 2010).

Akustische Eltern-Nachkommen Erkennung wurde besonders bei Arten nachgewiesen, die starken umweltbedingten Einschränkungen unterliegen: hoch koloniale Arten wie z.B. Seelöwen (Trillmich 1981, Aubin & Jouventin 2002), Arten mit zeitlich begrenzten Trennungen von Eltern und Nachkommen wie z.B. Pinguine (Aubin & Jouventin 2002, Charrier et al. 2001, Torriani et al. 2006), und Arten mit mobilem Nachwuchs wie z.B. Schwalben (Beecher et al. 1981, Holmes & Sherman 1982, Jones et al. 1987, Sayigh et al. 1998, Draganoiu et al. 2006, Janik et al. 2006, Charrier et al. 2009).

Besonders in jenen komplexen Gesellschaften, in denen Kommunikation über weite Distanzen bestehen, ist das Kommunizieren durch akustische Signale ein effizienter Weg, um soziale Informationen auszutauschen, inklusive Individualität (Kondo et al. 2010). Voraussetzung dafür kann die akustische Individualität von bestimmten Ruftypen, eine sogenannte Signatur, sein, in der die eigene Identität verschlüsselt wird (Kondo et al. 2010, Beecher 1982). Signaturen erscheinen besonders wichtig, wenn Individuen einander in beengten, geräuschvollen oder gefährlichen Kontexten identifizieren müssen (wie z.B.: Wiedervereinigung von Paaren und Nachkommen in nistenden Seevögel-Kolonien, siehe Beer 1970, Falls 1982, kolonial nistende Schwalbenarten, zusammengefasst in Medvin et al. 1993). Um als Auszeichnung für eine Identität zu funktionieren, muss die Variation der Rufe eines Individuums konsistent eine Art Basislevel bezogen auf jenes der kompletten Variation überschreiten. (Beecher 1989, Bradbury & Vehrencamp 1998). Indem komplexe Signale produziert werden, die die individuelle Information und Variabilität erhöhen, können etwa Individuen in großen Gruppen einander leichter individuell erkennen (Pollard & Blumstein 2011). Darüber hinaus muss die Variation die Unterscheidungsfähigkeit der Empfänger beanspruchen, damit diese die Rufe lernen und in Zukunft darauf reagieren können (Sherman et al. 1997). Eine ausreichende Hörschärfe ist dabei eine Voraussetzung für Erkennung. Der Motivationszustand des Empfängers kann jedoch als ein ebenso wichtiger

Faktor für die Reaktionsraten angesehen werden (Searcy & Yasukawa 1996, Stoddard 1996, Berg et al. 2011).

Rufe können in vielen verschiedenen Kontexten verwendet werden. Sogenannte Kontaktrufe koordinieren in vielen sozialen Tieren die Aktivitäten zwischen zwei oder mehr Individuen (Kondo & Watanabe 2009). Sie werden verwendet, um soziale Artgenossen wieder zu vereinen (Kondo & Watanabe 2009). Eine ihrer wichtigsten Funktionen ist es, den Rufer zu identifizieren (Kondo & Watanabe 2009). Im Speziellen umfassen ihre Funktionen den Gruppenzusammenhalt während Standortwechsel (Delphine: Janik & Slater 1998, Primaten: Snowdon & Cleveland 1980, Vögel: Farnsworth & Lovette 2005), Fission-Fusion mehrerer Gruppen während Futtersuche und Brüten (Fledermäuse: Willis & Brigham 2004, Papageien: Balsby & Bradbury 2009) und Koordination der Abläufe zwischen Eltern und Nachkommen (Pinguine: Jouventin & Aubin 2002, Schwalben: Beecher et al. 1986, Seekühe: Sousa-Lima et al. 2002).

Eine andere Klasse von akustischen Signalen, die sogenannten funktionell referierenden Signale (Macedonia & Evans 1993, Evans et al. 1997), übertragen nicht nur Informationen über die physikalischen Eigenschaften oder den Motivationszustand des Senders, sondern auch Information über Objekte in der Umgebung (Marler et al. 1992). Als Beispiel seien Futterrufe genannt, die bei vielen Primaten (Clay & Zuberbühler 2009) und Vögeln (Evans 1982, Soma & Hasegawa 2003, Mahurin & Freeberg 2008) beschrieben wurden. Mit diesen Rufen werden für gewöhnlich Artgenossen an eine Stelle gelockt, an welcher der Sender gerade frisst (Heinrich & Marzluff 1991, Bugnyar et al. 2001). Information, die die Empfänger durch individuelle Erkennung der rufenden Tiere ziehen, kann durchaus profitabel sein (Bugnyar et al. 2001, Bugnyar & Kotrschal 2001). Besonders Informationen über die Verlässlichkeit des Senders, den genauen Ort und/oder die Qualität des Futters zu signalisieren (Bugnyar & Kotrschal 2001, Bugnyar et al. 2001), über seine Identität und die Hierarchie der Individuen, die in Bezug zum Sender stehen, können die Fitness des Empfängers erhöhen (Boeckle et al. 2012).

1.6 Corviden

Die 120 Arten der Corvidenfamilie umfassen unter anderem Krähen, Raben, Elstern und Häher. Die Corviden stellen eine Vogelfamilie mit großen Gehirnen – bezogen auf ihre Körpergröße – dar (Emery 2006). Sie zeigen häufig Ähnlichkeiten zu Primaten bezüglich ihres

Verhaltens und ihrer kognitiven Leistungen (z.B. episodisches Gedächtnis: Clayton & Dickinson 1998; Zukunft planen: Raby et al. 2007; kooperative Problemlösung: Seed et al. 2008; Erfinden neuer Werkzeuge für Problemlösung: Weir et al. 2002; taktischer Schwindel: Bugnyar & Kotrschal 2002b; Fraser & Bugnyar 2010), obwohl sie phylogenetisch über nahezu 300 Millionen Jahre getrennt sind.

Kolkraben (*Corvus corax*) sind eine der größten Vertreter der Corviden (Grzimek 1979) mit dem größten Verbreitungsgebiet (Goodwin 1976, Preston 2005). Sie haben eine der längsten soziokognitiven Entwicklungsphasen aller Vögel und werden oft erst mit etwa fünf Jahren geschlechtsreif (Fraser & Bugnyar 2010). Nachdem sie mit ca. 6 Monaten von den Eltern unabhängig geworden sind, treten juvenile Raben nichtbrütenden Gruppen bei (von Blotzheim & Bauer 1993, Ratcliffe 1997), was ihnen einen Vorteil gegenüber territorialen Paaren bezüglich limitierten Futter-Ressourcen verschaffen kann (Marzluff & Heinrich 1991). Diese nichtbrütenden Gruppen juveniler Raben leben in relativ offenen Gruppen, sogenannten „Fission & Fusion“-Systemen (Heinrich 1989, Braun et al. 2012). Um in diesem ständigen Kommen und Gehen in der Lage zu sein, nützliche Beziehungen zu knüpfen, ist es vorteilhaft, ein Langzeitgedächtnis zu besitzen (Boeckle & Bugnyar 2012). Rabenpaare, die in in Langzeit-Monogamie leben, verteidigen ihr gewähltes Territorium (Gwinner 1964). Es kann jedoch vorkommen, dass auch die eigentlich ortsansässigen Brutpaare kurzzeitig nichtbrütenden Gruppen beitreten (Marzluff & Heinrich 1991), wobei sich wiederum das Langzeitgedächtnis als nützlich erweisen sollte (Boeckle & Bugnyar 2012).

Raben zeigen besondere kognitive Fähigkeiten bezüglich ihres Fressverhaltens (Lorenz 1935, Heinrich & Pepper 1998, Bugnyar & Kotrschal 2002a, b, Bugnyar & Heinrich 2005), aber auch im sozialen Umgang: Sie lernen rasch sozial (Schwab et al. 2008) und individuell (Range et al. 2006), erkunden neue Objekte (Stöwe et al. 2006), passen ihre Aufmerksamkeit der Situation an (Scheid et al. 2007) und zeigen verschiedene Formen des Konflikt Managements (Fraser & Bugnyar 2011).

Sie besitzen ein großes Repertoire unterschiedlicher Rufe (Enggist-Düblin & Pfister 2002, Gwinner 1964, Dorn 1972, Goodwin 1976, Brown 1974, Conner 1985, Pfister 1988, Heinrich 1989, Marzluff & Heinrich 1991). Juvenile Raben beispielsweise rufen, wenn ihre Eltern von der Futtersuche zurückkehren (Gwinner 1964), subadulte und adulte Nichtbrüter rufen bei

Futterkonkurrenz durch dominante Artgenossen (Heinrich & Marzluff 1991). Erwachsene Tiere rufen wenn das Futter potentiell gefährlich ist und von Prädatoren verteidigt wird, außerdem geben paargebundene Weibchen Bettellaute an ihre Partner ab (Goodwin 1976, Heinrich 1988, Heinrich & Marzluff 1991, Bugnyar et al. 2001).

Es gibt mehrere Arten von Futterrufen, die sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung der Raben stark verändern:

- „Haa“-Rufe (lange Rufe) werden meist von umherwandernden Subadulten und Adulten an Futterquellen abgegeben (Heinrich 1988). Sie können als funktionelle referentielle Signale dienen (Bugnyar et al. 2001).
- „Who“-Rufe (kurze Rufe) geben vorrangig dominante Adulte ab, wenn sie sich Futter nähern (Heinrich & Marzluff 1991, Bugnyar & Kotrschal 2001, Bugnyar et al. 2001).
- „Chii“-Rufe (hohe, lange Rufe) werden den Juvenilen zugeordnet und entwickeln sich zu „Haa“-Rufen der (Sub-)Adulten innerhalb des ersten Lebensjahres (Heinrich & Marzluff 1991, Gwinner 1964).

Während also die Futterrufe der Jungtiere aus eher hochfrequenten „Chii“-Lauten bestehen, rufen (Sub-)Adulte mit niedriger frequenten „Haa“-Lauten. Man nimmt an, dass sich die „Haa“-Rufe aus Bettelrufen der Jungtiere entwickeln (Heinrich & Marzluff 1991). Sie werden von Elterntieren genutzt, um ihre Nachkommen zu lokalisieren. Innerhalb des ersten Lebensjahres der Rabenjungen verändern sich die Futterrufe also in hohem Ausmaß (Heinrich & Marzluff 1991, Gwinner 1964).

Das Herbeirufen von anderen kann sowohl für den Sender (bessere Verteidigung der Futter-Ressource: Marzluff & Heinrich 1991, Stehlen von Futtevvorräten: Bugnyar & Kotrschal 2002a, b) wie auch den Empfänger (Information über Futterort: Heinrich & Marzluff 1991, Information über Sender) Vorteile haben.

1.7 Akustische Erkennung bei Corviden

Untersuchungen an einigen Corviden haben ergeben, dass sie Individuen basierend auf verschiedenen sozialen Kategorien einordnen können. Geschwister von Saatkrähen (*Corvus frugilegus*) erkennen sich anhand ihrer Rufe bevor sie flügge werden (Røskoft & Espmark 1984). Graubrusthäher (*Aphelocoma ultramarina*) können Rufe ihrer eigenen Gruppe von denen einer nahen Gruppe unterscheiden (Hopp et al. 2001), brütende Nacktschnabelhäher (*Gymnorhinus cyanocephalus*) die Rufe ihrer Partner (Marzluff 1988). Territoriale Kolkraben

unterscheiden anhand von Rufen zwischen einem Nachbarn und einem Fremden (Pfister 1995). Nacktschnabelhäher (*Gymnorhinus cyanocephalus*) sind zu einer beidseitigen Eltern-Nachkommen Erkennung fähig, bevor die Jungtiere nach 21 Tagen das Nest verlassen (McArthur 1982). Dies alles unterstreicht, dass Corviden bereits sehr früh in ihrer Entwicklung beginnen, einander zu erkennen (Clayton & Emery 2007), und das Erkennen bestimmter Artgenossen sehr wichtig ist. Viele Corvidenarten besitzen demnach die Fähigkeit, verschiedene Individuen (Geschwister, Partner, Eltern, Nachkommen) anhand unterschiedlicher akustischer Signale zu erkennen. In den meisten Fällen ist jedoch unklar, wie lange sie diese Individuen nach einer Trennung wiedererkennen können. Vor kurzem konnte an Kolkraben gezeigt werden, dass sie ehemalige Gruppenmitglieder bis zu drei Jahre später akustisch unterscheiden konnten (Boeckle & Bugnyar 2012). Im Zuge dieser Diplomarbeit wurde die Eltern-Nachkommen Erkennung bei Kolkraben in menschlicher Haltung untersucht. Dafür wurden mit Hilfe von Playbacks sowohl den Eltern als auch den Nachkommen Rufe voneinander vorgespielt, wie auch zum Vergleich Rufe unbekannter Raben gleichen Geschlechts und Alters.

1.8 Fragestellungen & Hypothesen

Das Ziel dieser Studie war die Untersuchung der Fähigkeit von Kolkraben, die Rufe von Eltern bzw. Nachkommen von denen unbekannter Raben zu unterscheiden. Dafür wurden Territorialrufe der Eltern und Futterrufe der Nachkommen verwendet.

Die grundsätzliche Frage war, ob die Vögel generell auf die Playbacks reagieren würden, also ob sich ihr Verhalten verändern würde, sobald ihnen ein Stimulus vorgespielt wurde. Die spezifische Frage lautete, ob sie des Weiteren noch zwischen verwandten, also bekannten, und unbekannten Rabenrufen unterscheiden konnten.

Die erste Hypothese besagte, dass man eine Verhaltensänderung beobachten sollte, wenn die Playbacks vorgespielt werden im Vergleich zu einer Kontrollbeobachtung direkt davor. Die Lebensweise von nichtbrütenden Kolkraben führt dazu, dass sich manche Individuen regelmäßig, andere wiederum nur nach längeren Trennungsphasen wiedersehen. Diese dynamische Struktur der Gruppen weist darauf hin, dass es für die Tiere von Vorteil wäre, sich lange an Individuen erinnern zu können. Besonders in Bezug auf die Studie von Boeckle & Bugnyar (2012) wurde daher angenommen, dass sich sowohl die Eltern als auch die Nachkommen aneinander erinnern konnten. Es wurde erwartet, dass sie beispielsweise ein

differenziertes Komfort- und Rufverhalten, wie auch unterschiedliche direkte Reaktionen (Hinsehen, Hinfliegen etc.) auf das Playback zeigen. Außerdem wurde bei den Eltern die Möglichkeit angenommen, dass sie in Reaktion auf die Futterrufe ihrer Kinder anfangen könnten, Futter zu manipulieren.

2 Material & Methoden

2.1 Elternerkennung (Experiment 1)

2.1.1 Datennahme und Tiere

Die Untersuchung bezüglich der Elternerkennung (im Folgenden *Experiment 1*) fand ausschließlich an der Forschungsstation Haidlhof in Niederösterreich statt (siehe Abb. 1). Diese wurde im November 2010 eröffnet und beinhaltet drei Außenvolieren für Corviden (Raben, Krähen) mit einer Gesamtfläche von etwa 680 m². Alle drei Corviden-Volieren sind mittels Gängen aus Maschendraht miteinander verbunden, in abgetrennten Test-Kompartments können Verhaltens- sowie akustische Experimente durchgeführt werden. Die Volieren sind ausgestattet mit Ästen als Sitzmöglichkeiten sowie (Hackschnitzel und Kies als Bodenbelag. Die Tiere werden zweimal täglich gefüttert, morgens vegetarisch mit Obst, Topfen und Semmelstücken, und mittags bzw. nachmittags mit Fleisch. Wasser ist zu jeder Zeit frei verfügbar. Im Rahmen unserer Playback Experimente wurde nur eine Corviden-Voliere benutzt, in der das jeweilige Tier von den anderen separiert wurde. Im Untersuchungszeitraum (von Dezember 2011 bis Mai 2012) gab es zwei voneinander getrennte Rabengruppen zu je 8 Tieren, eine hand- und eine elternaufgezogene. Alle Tiere waren individuell farbig beringt. Die Experimente am Haidlhof wurden nur mit der elternaufgezogenen Gruppe durchgeführt, die aus 5 weiblichen und 3 männlichen Individuen beziehungsweise 4 Geschwistergruppen bestand. Die Geschlechterverteilung und Anzahl der Geschwister sind in Tabelle 2 näher beschrieben. Alle Individuen wurden 2010 geboren und bezogen im September 2010 ihre Voliere am Haidlhof. Somit lagen zwischen der Trennung von den Eltern und dem Beginn der Experimente im Dezember 2011 etwa eineinhalb Jahre. Zu Beginn wurden die Tiere in jeweils zwei Geschwistergruppen innerhalb einer Voliere abgetrennt, nach etwa 6 Wochen wurden sie zusammengeführt. Zum Zeitpunkt der Untersuchung waren die Tiere bereits daran gewöhnt, gefilmt zu werden, und kannten alle Personen, die daran beteiligt waren, schon seit mehreren Monaten.

Als Vergleichstiere zu den Eltern wurden unbekannte Raben von ungefähr gleichem Alter und gleichem Geschlecht wie das jeweilige Playbacktier herangezogen. Die Nachkommen kannten diese Individuen nicht und konnten sie aufgrund der großen lokalen Distanz (über 200 km) noch nie gehört haben.

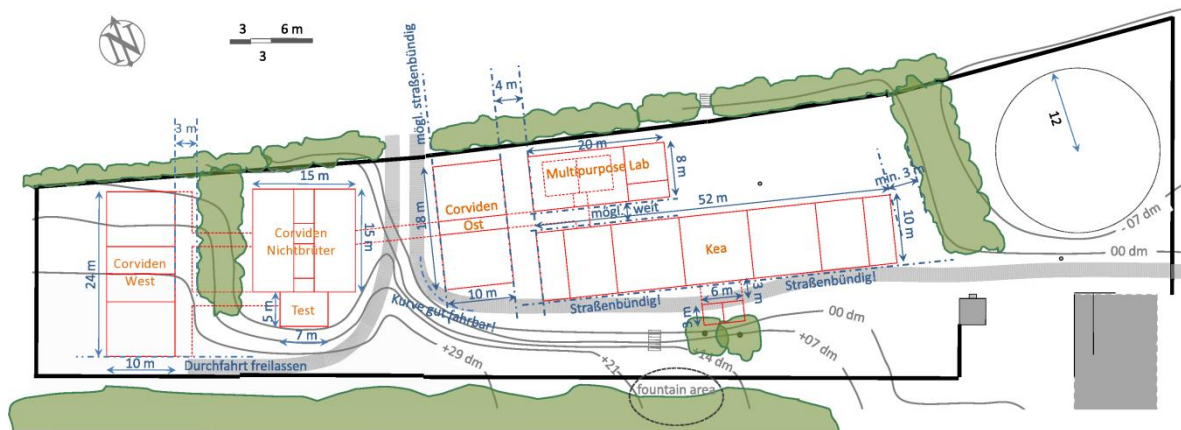


Abb. 1: Plan der *Haidlhof Research Station*. Die nicht-handaufgezogenen Raben, mit denen die Untersuchungen zur Elternerkennung durchgeführt wurden, stammten aus der Voliere „Corviden Nichtbrüter“, und wurden während der Experimente einzeln in der Voliere „Corviden West“ untergebracht. (Zeichnung von Dr. Gyula Gajdon)

2.1.2 Rufauswahl

Für Experiment 1 wurden Territorialrufe, die zu den weitreichenden Rufen (*Long Distance Calls*) gehören, der Elterntiere verwendet. Territorialrufe werden hauptsächlich von Brutpaaren innerhalb ihres Territoriums abgegeben. Diese wurden im Jahr 2009 aufgenommen (Audiorecorder: Marantz PMD660, 48 kHz, 16 bit; siehe Boeckle & Bugnyar 2012). Es wurden solche Territorialrufe eines Individuums ausgewählt, die sich untereinander sehr ähnlich waren, um passende Stimuli erzeugen zu können.

Die Nachkommen konnten Territorialrufe ihrer Eltern hören, während sie bei ihnen aufwuchsen. Seit der letzten Möglichkeit, die elterlichen Territorialrufe zu hören (Mitte des Jahres 2010), bis zum Beginn der Experimente im Dezember 2011 waren knapp 1,5 Jahre vergangen.

2.1.3 Durchführung

Experiment 1 fand an der Forschungsstation Haidlhof statt. Für die Versuche wurde jeweils ein separiertes Tier in einer eigenen Voliere platziert, und mit den Playbacks konfrontiert. Jedem der acht Nachkommen wurden zwei Playbacks vorgespielt, in denen je die Rufe eines Elternteils und eines nichtverwandten Raben zu hören waren. Es wurde darauf geachtet, dass jede mögliche Reihenfolge der Playbacks präsentiert wurde (*counterbalanced design*, siehe Tab. 2 und 3). Es befand sich je eine Person mit Kamera bei dem separierten Individuum als auch zur Kontrolle bei der handaufgezogenen Gruppe, aus der das Individuum kam, um eventuelle Reaktionen auf Rufe o. Ä. beiderseits aufnehmen zu können.

Es wurde ein zusätzlicher, dritter Lautsprecher verwendet, der – hinter einer Bastmatte und in einer Tasche versteckt – während der Versuchsdauer Weißes Rauschen in Richtung der Gruppe abspielte (siehe Abbildung 2).

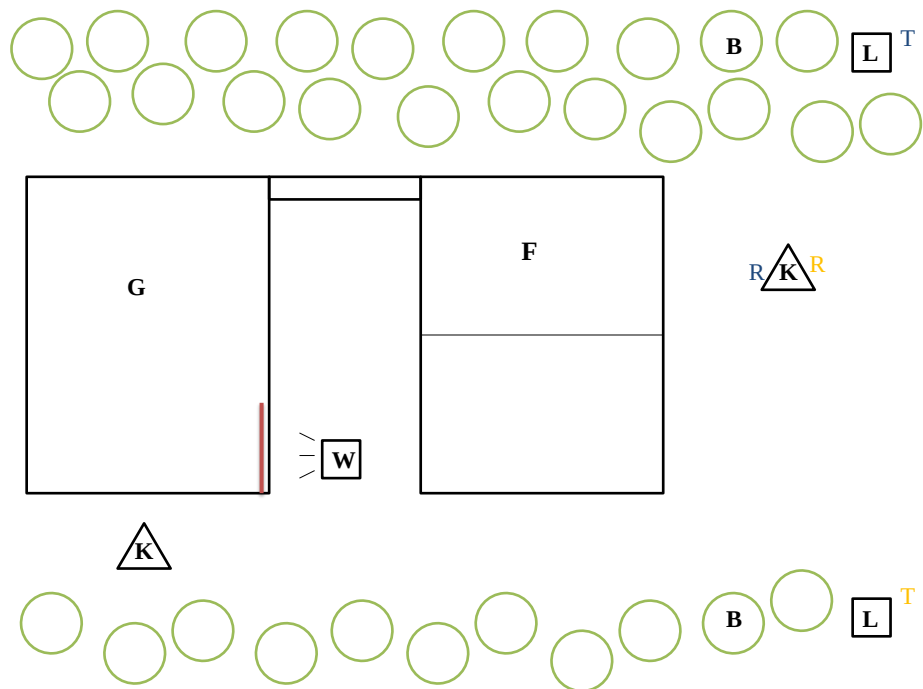


Abb. 2: Schematische Zeichnung des Versuchsaufbaus am Haidlhof. Zwei Kameralleute (K) stehen vor dem separierten Individuum (F) und vor der restlichen Gruppe (G). Derjenige, der vor dem einzelnen Individuum steht, kann mit den zwei Transmittern (T) und einem Ipod (nicht im Bild) steuern, an welchen Receiver (R) und somit Lautsprecher (L) das Playback gesendet wird. Ein Audiorecorder (nicht im Bild) wurde zur zusätzlichen Aufnahme der Rufe verwendet. Die zwei Lautsprecher sind in etwa 10 Metern Entfernung vom einzelnen Tier hinter Bäumen (B) versteckt. Ein dritter Lautsprecher (W) spielt für die Dauer der Versuche Weißes Rauschen in Richtung der Gruppe, deren Voliere zusätzlich mit einem Sichtschutz ausgestattet ist.

2.2 Nachkommenerkennung (Experiment 2)

2.2.1 Datennahme und Tiere

Die Playback-Versuche zur Nachkommenerkennung (im Folgenden *Experiment 2*) fanden mit 5 Elternpaaren von 4. bis 8.12.2011 in Grünau im Almtal, Wels, Bayrischer Wald und Innsbruck, sowie am 3. und 4.3. in Weidling bei Klosterneuburg statt. Die 4 Geschwisterpaare der elternaufgezogenen Gruppe am Haidlhof sind Nachkommen dieser Elternpaare, sowie ein Geschwisterpaar der zweiten, handaufgezogenen Gruppe, von dem Rufe des männlichen Individuums verwendet wurden. Die Individuen werden sowohl in Zoos (Bayerwald-Tierpark, Alpenzoo Innsbruck, Tiergarten Wels), bei Privathaltern (Weidling) wie auch in einer Forschungsstation (Konrad Lorenz Forschungsstelle Grünau im Almtal) gehalten. Das weibliche Tier im Alpenzoo Innsbruck ist als einziges ein nicht leiblicher Elternteil, da das leibliche Muttertier bereits verstorben war. Zur Erkennung dienten wiederum farbige Beringungen an ihren Beinen. Die Elterntiere nahmen bereits an einigen Experimenten teil, unter anderem an einer vorangegangenen Playback Untersuchung.

Auch hier wurden zur Kontrolle Rufe von Tieren mit ungefähr gleichem Alter und gleichem Geschlecht verwendet.

2.2.2 Rufauswahl

Im zweiten Experiment wurden Futterrufe der Nachkommen verwendet. Futterrufe sollten im Zusammenleben mit den Elterntieren in den ersten Lebensmonaten der Raben eine wichtige Rolle spielen, da sie helfen, die Jungtiere zu lokalisieren, und als Bettellaute verwendet werden (Heinrich & Marzluff 1991). Da sie sich innerhalb des ersten Lebensjahres stark verändern (Heinrich & Marzluff 1991), waren die letzten Futterrufe, die die Eltern gehört haben konnten, strukturell stark verschieden zu jenen, die etwa eineinhalb Jahre später während der Experimente verwendet wurden.

Um genügend Futterrufe zu erhalten, wurden Videos von vergangenen Experimenten durchgesehen und geeignete Rufe extrahiert. Bei der Aufnahme dieser Videos war die verwendete Videokamera mit einem externen Mikrophon verbunden, um die Qualität der aufgenommenen Rufe zu verbessern.

Am Haidlhof wurden zusätzlich Sozialprotokolle der Raben vier Mal pro Woche aufgenommen, wobei jedes Tier für 5 Minuten gefilmt wurde. Diese Videos wurden ebenfalls angesehen. Zusätzlich wurden die Tiere noch mit unerreichbarem Futter nach einem Tag Futterabstinenz gereizt, um genügend Rufe zu sammeln.

Für die Aufnahmen dienten zwei Kameras der Marke Canon (Legria HF S10, Legria HF S30), Sennheiser Richtmikrophone *K6-Me 67*, Audiorecorder (*Zoom H4n*) sowie Gorilla Pods.

2.2.3 Durchführung

Experiment 2 wurde im Vergleich zu Experiment 1 in einer wesentlich kürzeren Zeitspanne von 4 geblockten Tagen plus 2 Tagen ein paar Monate danach durchgeführt, in denen je ein Elternpaar pro Tag getestet wurde (bis auf das letzte Elternpaar, das an zwei Tagen je einmal getestet wurde). Der Zeitpunkt der Studie wurde so gewählt, dass die Elterntiere sich noch vor der Brutphase befanden, um eventuellen Veränderungen in Verhalten und Rufen vorzubeugen. Für die genaue Anzahl und Anordnung der Rufe während der Experimente, siehe „Ablauf“. Die Elterntiere filmten zwei Personen gleichzeitig, wobei sich eine auf das weibliche, die andere auf das männliche Tier konzentrierte. So wurde gewährleistet, dass beide Tiere über den gesamten Versuchszeitraum aufgenommen wurden.

2.3 Extraktion der Rufe

Für beide Experimente wurden die Rufe auf die gleiche Art extrahiert und bearbeitet. Zuerst mussten die Audiospuren aus den Videodateien extrahiert werden. Dazu wurde *Adobe Soundbooth CS5* benutzt. Anschließend wurden die Audiodateien in *Praat* importiert (mittels *Open long sound file*). Eine Liste der in der Audiodatei vorkommenden Tiere wurde angelegt, um beim Extrahieren die Rufe dem richtigen Individuum zuordnen zu können (*Annotate – To Text Grid – Tier Names*). Dann wurde das Spektrogramm auf die benötigten Rufe hin untersucht. Mit Hilfe eines zuvor angefertigten Skripts konnten die gefundenen Rufe einzeln als wav-Dateien gespeichert werden. Zuletzt wurde noch der Bereich von 0-100 Hz (*Filter – stop Hann band*) gefiltert, da die Rufe in diesem Frequenzbereich noch nicht ansetzten und so eventuelle Störgeräusche vermindert werden konnten. Es wurde versucht, im Idealfall 25 Rufe pro Individuum zu extrahieren. Bei den meisten Individuen wurde diese Zahl nicht

erreicht, von dem Muttertier aus Weidling wurde die geringste Anzahl verwendet (2 Rufe; siehe Tabelle 1).

Tab. 1: Anzahl der extrahierten Rufe der Nachkommen (a), Individuum 1-9) und der Elterntiere (b), Elternpaare 2-5). Obwohl Experiment 1 nur mit 8 Nachkommen durchgeführt wurde, wurden wie bereits erwähnt von einem weiteren Individuum aus der handaufgezogenen Gruppe Rufe für Experiment 2 benötigt. Rufe des Elternpaares 1 aus Grünau wurden nicht benötigt, da ihre Nachkommen in der besagten handaufgezogenen Gruppe sind, mit der keine Separationsversuche durchgeführt wurden. Die Anzahl der Rufe, die gewonnen werden konnten, schwankte stark zwischen 0 und dem idealen Wert von 25. In dem Fall des Individuums 4, von dem keine Rufe erhalten wurden, wurde auf ein Playback verzichtet, stattdessen wurden Rufe der beiden Geschwister als Playback verwendet.

a)	Individuum	Anzahl Rufe	b)	Elternpaar	Anzahl Rufe
Heidi	1	24	lo	2 ♂	25
Anton	2	7	thea	2 ♀	19
jakob	3	20	gwaihir	3 ♂	11
klara	4	0	nemo	3 ♀	16
elen	5	23	paul	4 ♂	18
sophie	6	9	flora	4 ♀	24
lena	7	14	rudi	5 ♂	13
jonas	8	18	roa	5 ♀	2
thor	9	18			

Die Stimuli und Playbacks wurden in *Adobe Soundbooth CS5* angefertigt. Die Lautstärke aller Einzelrufe wurde mittels Lautstärkekorrektur einer Lautstärkenspitze von -6 dB angeglichen. Ein Stimulus bestand aus 5 Einzelrufen (zusammengefügt in einer neuen Mono 16 bit wav-Datei mit 48000 Hz) mit einem jeweiligen Abstand von 2-4 ms (Experiment 1) bzw. 1 s +/- 10% (Experiment 2) zueinander. Beim Erstellen der Stimuli wurde darauf geachtet, dass die einzelnen Rufe randomisiert wurden (mit Hilfe von *Microsoft Office Excel 2007*). *Fade-Ins* und *Fade-Outs* wurden am Anfang und Ende der Stimuli eingefügt, um einen sanfteren Übergang von Stille zu Playback zu gewährleisten und ungewollte Störgeräusche verhindern zu können. Pro Individuum wurden 5 solcher Stimuli zusammengestellt, die im Playback anschließend Abstände von 58-62 s (Experiment 1) bzw. 54-66 s (Experiment 2) zueinander hatten. So ergab sich die Gesamtsumme von 25 Rufen pro Individuum. Für jedes Einzelexperiment wurde ein Playback eines bekannten (Elternteil oder Nachkomme) und eines unbekannten Raben verwendet, diese wurden in einem *multitrack file* auf je einem *track* zusammengeführt. Zwischen den beiden Playbacks gab es eine Pause von 15 Minuten, vor dem ersten und nach dem zweiten wiederum eine Pause von 10 Minuten. All diese

stillen Pausen von unterschiedlicher Länge wurden in *Audacity 1.3 Beta* erzeugt, als 16-bit PCM wav-Dateien exportiert und in *Adobe Soundbooth CS5* eingefügt. Die fertigen Playbacks wurden einerseits als Stereo wav-Dateien und andererseits als asnd-Dateien gespeichert, da sich bei diesen noch die Möglichkeit ergab, weitere Änderungen vorzunehmen.

Demnach ergibt sich für jeden Durchgang der Experimente folgender Ablauf in Kurzfassung: 10 Minuten Stille (Baseline) – Playback 1 – 15 Minuten Stille – Playback 2 – 10 Minuten Stille (Baseline).

Die beiden Playbacks bestanden dabei entweder aus weiblich unbekannt/Muttertier und männlich unbekannt/Vatertier (Experiment 1) bzw. aus männlich unbekannt/männlicher Nachkomme und weiblich unbekannt/weiblicher Nachkomme (Experiment 2).

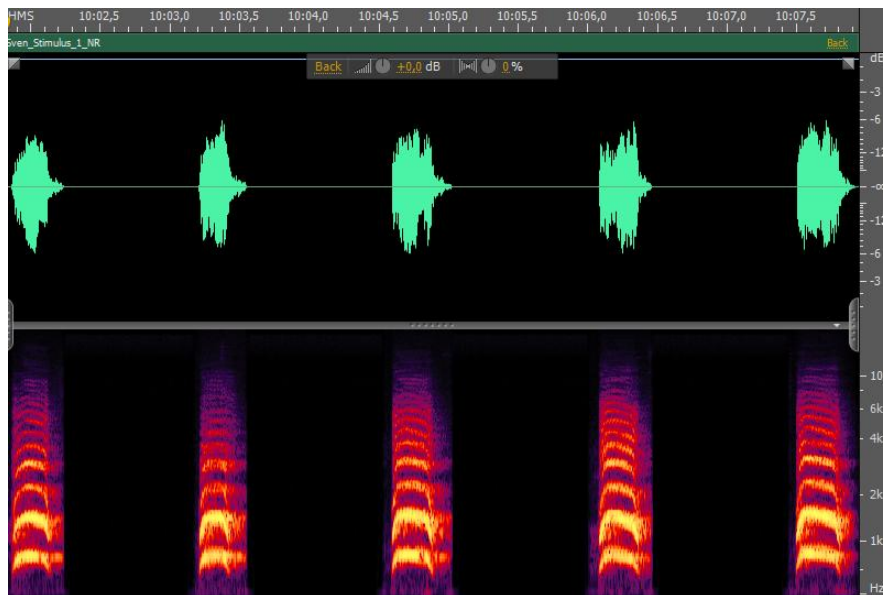


Abb. 3: Beispiel eines Stimulus mit Futterrufen von Individuum 8. Der Stimulus besteht aus 5 Einzelrufen mit Abständen von je ca. 1 Sekunde. Im oberen Teil sieht man auf der y-Achse die Lautstärke [dB] sowie die Zeit [s] auf der x-Achse. Den unteren Teil des Bildes bezeichnet man als Spektrogramm. Auf der x-Achse ist die Zeit [s], auf der y-Achse die Frequenz [Hz] abgebildet. (Screenshot aus *Adobe Soundbooth CS5*)

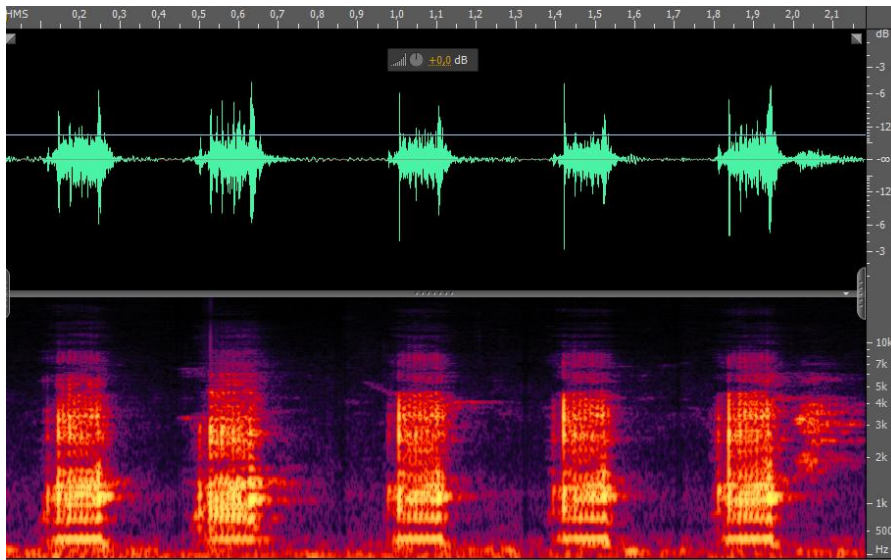


Abb. 4: Stimulus mit Territorialrufen des männlichen Tieres von Elternpaar 2. Die Abstände zwischen den 5 Einzelrufen betragen hier etwa 3 Millisekunden. Die x- und y-Achsen sind definiert wie in Abb. 2. (Screenshot aus *Adobe Soundbooth CS5*)

2.5 Allgemeiner Ablauf

Bei beiden Experimenten wurde auf eine randomisierte Präsentation (*counterbalanced design*) Wert gelegt, sodass es beispielsweise innerhalb der Geschwistergruppen zu keiner gleichen Playbackabfolge kam und die weiblichen bzw. männlichen Tiere gleich oft als erstes Playback abgespielt wurden (siehe Tabellen 2 und 3).

Für die Experimente wurden ein Schallpegelmesser (Voltcraft SL-100), 2 Sennheiser Funksender ew112-pG3, 4 Lautsprecher LD-Roadboy 6.5, Kameras (JVC HD Everio GZ-HM30, Sony DCR-SX65, Canon FS200, mit mehreren Akkus und Aufladegeräten), 4 SDHC 16GB Karten (Transcend), 2 Digitalrecorder (Zoom H4n), 2 Sennheiser Richtmikrophone K6-Me 67, aufladbare Batterien AA *Sanyo Eneloop*, externe Festplatten, Schutzhüllen für die Kameras, 2 Gorilla Pods und ein Ipod Classic, von dem die Playbacks abgespielt wurden, benötigt.

Die beiden Lautsprecher, die konkret für die Playbacks benötigt wurden, wurden in einem Abstand (etwa 10 Meter) in unterschiedlichen Richtungen von der betreffenden Voliere hinter Bäumen oder anderen Hindernissen versteckt. So konnten die aufgenommenen Rufe der jeweils zwei Individuen pro Durchgang aus unterschiedlichen Richtungen abgespielt werden. Zum oder vom Versteck transportiert wurden die Lautsprecher in Rucksäcken. Es wurde je ein Empfänger der verwendeten Funksender an einen Lautsprecher angeschlossen. Jedes Mal vor Versuchsbeginn wurde ein Scan der freien Kanäle durchgeführt, um nicht mit etwaigen Funkgeräten in der Umgebung in Konkurrenz zu treten. Außerdem wurde mit Hilfe

des Schallpegelmessers die richtige Grundeinstellung der Lautsprecherlautstärke festgestellt, um etwa 80 dB zu erreichen – in unserem Fall wurde das *Master Volume* auf 11 gestellt.

Eine Person (bei Experiment 1 diejenige, die beim separierten Tier stand) hatte den Ipod und die Transmitter der Funkgeräte bei sich. Um zu erkennen, welcher Transmitter bzw. Receiver zusammen gehörten, und um somit nicht die Richtungen zu verwechseln, wurden die Funkgeräte mit farbigem Klebeband markiert. Mit den Transmittern war es ohne weitere Kabel möglich, das gewünschte Playback an einen der zwei Lautsprecher zu senden. Außerdem konnte die Lautstärke auch während der Versuche noch geändert werden, falls nötig.

Beim eigentlichen Versuchsablauf wurden zunächst die Lautsprecher, Funkgeräte, Audiorecorder (44,1 kHz Abtastrate, 16 bit) und der Ipod eingeschaltet, dann die beiden Kameras synchronisiert. Dazu wurden sie gleichzeitig eingeschaltet, woraufhin ein akustisches Signal (Fingerschnipsen) mit beiden Kameras und dem Audiorecorder aufgezeichnet wurde. Anschließend begab sich jeder der Filmer auf seine Position, und das Playback wurde gestartet. Es folgte der erste Durchgang mit 10 Minuten Baseline, dem ersten Playback, 15 Minuten Pause, dem zweiten Playback sowie abschließend wieder 10 Minuten Baseline. In den 15 Minuten Pause musste das Verbindungskabel zwischen Ipod und Transmitter – ohne dabei das laufende Playback zu unterbrechen – in den zweiten Transmitter gesteckt werden, um die Lautsprecherseite zu wechseln. Ipod und Transmitter wurden vom Experimentator während des gesamten Versuchs am Körper getragen, so wurde gewährleistet, dass das Verhalten der Tiere so gering wie möglich durch Hantieren am Experimentmaterial beeinflusst wurde.

Das ergab insgesamt eine ungefähre Dauer von 45 Minuten. Vor dem zweiten Durchgang wurde eine Pause von mindestens 45 Minuten eingehalten. Wenn im ersten Durchgang beispielsweise einem Nachkommen das Muttertier und ein weiblicher unbekannter Rabe vorgespielt wurden, hörte dieser Nachkomme im zweiten Durchgang das Vattertier und einen männlichen unbekannten Raben.

Tab. 2: Auflistung der Playbackzusammenstellung für Experiment 1. Zu sehen sind die vier Geschwistergruppen (schwarz, grün, blau, rot). Die Geschwister schwarz stammen ursprünglich aus dem Alpenzoo Innsbruck, Geschwister grün aus dem Bayrischen Wald und Geschwister blau aus Weidling bei Klosterneuburg. Geschwistergruppe rot (aus Wels) bestand ursprünglich aus zwei Individuen, das zweite verstarb allerdings kurz vor Beginn des Experiments. Insgesamt wurde mit drei männlichen und fünf weiblichen Tieren getestet, und betrachtet man die Durchgänge (a = erster Durchgang, b = zweiter Durchgang) als Einzelversuche, wurden 16 Gesamtversuche mit den Nachkommen durchgeführt. Das ergab je vier Mal die Möglichkeit, ein weibliches bzw. männliches Tier beim ersten Durchgang vorzuspielen. Davon je zwei Mal der leibliche Elternteil zuerst und zweimal Unbekannt, dies kann wiederum in je ein Mal zuerst rechter Lautsprecher und ein Mal zuerst linker Lautsprecher unterteilt werden. Durch diese Tabelle wurde also festgelegt, ob Playback 1 des jeweiligen Durchgangs vom linken (L) oder rechten (R) Lautsprecher, mit Elternteil (E) oder Unbekannt (N) und mit weiblich (W) oder männlich (m) abgespielt wurde. Beispiel: Individuum 1 hörte im ersten Durchgang vom linken Lautsprecher das Muttertier, und anschließend vom rechten Lautsprecher einen unbekannten weiblichen Raben. Beim zweiten Durchgang war das erste Playback für dieses Individuum ein unbekannter männlicher Rabe vom rechten Lautsprecher, das zweite der Vater vom linken Lautsprecher.

Individuum	Durchgang	L	R	E	N	W	M
1 ♀ schwarz	a	x		x		x	
	b		x		x		x
2 ♂ schwarz	a		x	x			x
	b	x			x	x	
3 ♂ grün	a	x			x	x	
	b		x	x			x
4 ♀ grün	a	x			x		x
	b		x		x	x	
5 ♀ grün	a		x	x		x	
	b	x		x			x
6 ♀ blau	a		x		x		x
	b	x		x		x	
7 ♀ blau	a		x		x	x	
	b	x			x		x
8 ♂ rot	a	x		x			x
	b		x	x		x	

Tab. 3: Auflistung der Playbackzusammenstellung für Experiment 2. Abkürzungen siehe Tab. 2. Elternpaar 1 wurde in Grünau besucht, Elternpaar 2 in Wels, Elternpaar 3 im Bayrischen Wald, Elternpaar 4 in Innsbruck und Elternpaar 5 in Weidling. Elternpaar 1 hörte in beiden Durchgängen den selben männlichen Nachkommen, da wir vom weiblichen Nachkommen nicht genug Rufe bekamen. Elternpaar 2 wurden zwei verschiedene männliche Nachkommen vorgespielt, Elternpaar 5 zwei verschiedene weibliche Nachkommen. Die Playbacks für die Elternpaare 3 und 4 wurden mit je einem weiblichen und einem männlichen Nachkommen zusammengestellt.

Elternpaar	Durchgang	L	R	E	N	W	M
1	a		x	x			x
	b		x		x		x
2	a		x		x		x
	b		x	x			x
3	a	x		x		x	
	b		x		x		x
4	a		x		x	x	
	b	x		x			x
5	a	x			x	x	
	b	x		x		x	

2.6 Datenanalyse

2.6.1 Videoauswertung

Bevor mit der Videoauswertung begonnen wurde, wurden die zusammengehörigen Videos erst in ein gemeinsames, synchronisiertes Video umgewandelt, um die Datenanalyse zu erleichtern. Hierzu wurde *Adobe Premiere Pro CS5* verwendet. So konnten die jeweils zwei Videos pro Durchgang (zwei Elternteile bzw. Einzeltier und Gruppe) zusammengeführt werden, indem mit Hilfe eines Markers das akustische Signal Fingerschnipsen in beiden Videos gekennzeichnet wurde, und die beiden Marker daraufhin genau übereinander gelegt wurden. Damit wurden die ursprünglich zwei Videos als ein synchronisiertes Video gespeichert (Einstellungen: *Format H.264, You Tube Widescreen HD, Frame width 1.920, Frame height 1.080, TV Standard PAL, Level 5.1, Frame Rate 25, Square Pixels, Bitrate Encoding VBR 1 Pass, Bitrate 192*)

Die Auswertung der Videos fand anschließend mit *Solomon Coder* statt. Es wurden hierzu vier Kategorien erstellt, und zwar „Phase“, „Reaktion“, „Verhalten“ und „Rufe“. Innerhalb

dieser Kategorien wurden ein bis acht mögliche Antworten definiert (siehe Tabelle 4). Außerdem wurde eine *Subject list* von zwei Individuen angelegt (1. weiblich, 2. männlich) um bei Experiment 2 die Phase zeitgleich für beide Individuen eintragen zu können. Alle anderen Antworten wurden nur für das jeweilige Individuum eingetragen.

Tab. 4: Auflistung der innerhalb der vier Kategorien möglichen Antworten des Individuums. Die Taste *Playback* wurde immer gedrückt, sobald ein Stimulus, also ein 5er Block von Rufen, zu hören war. Die Nummern 1-3 der Kategorie *Reaktion* wurden nur innerhalb von 10 Sekunden nach Beginn des Playbacks eingetragen, 4 und 5 dagegen jederzeit. *Am Gitter suchen* wurde eingetragen, falls sich das Individuum bei Start des Playbacks bereits am Gitter befand. Die Verhaltensweisen *Schütteln* (*Shake*, Individuum schüttelt ganzen Körper, den Kopf, Schwanz oder die Flügel), *Strecken* (*Stretch*, Flügel und/oder Beine werden gestreckt), *Kratzen* (*Scratch*, Individuum kratzt sich mit einem Fuß), *Schnabelwischen* (*Beak Wipe*, Putzen des Schnabels an einem Gegenstand wie etwa einem Ast), *Selber Putzen* (*Autopreening*), und *Anderen putzen* (*Allopreening*, definiert als Putzen von Fell oder Federn anderer Individuen mittels Händen, Schnauze oder Schnabel (Lazaro-Perea et al. 2004) galten als mögliches Komfortverhalten. Die Verhaltensweise *Futter manipulieren* (*Food Manipulation*, Individuum frisst oder manipuliert Futter auf andere Weise) war besonders wichtig bei Experiment 2. *Außer Sicht* (*Out of Sight*) galt, wenn das Individuum nicht mehr am Video zu sehen war. *Futterrufe* umfassten solche bei Annähern an eine Futterquelle und Bettelrufe (*begging calls*), *Defensivrufe* würden bei Konflikten mit einem dominanten zweiten Individuum abgegeben werden, *Langstreckenrufe* (*long distance calls*) wurden als alle lauten Rufe außer den ersten beiden Möglichkeiten definiert, ein *schwacher Ruf* (*soft call*) war ein leiser Ruf, der kein SAD war, *Spielrufe* (*play calls*) konnten im nichtaggressiven Umgang mit einem anderen Individuum vorkommen, ein *SAD* (*Self-Agrandizing* bzw. *Self-Assertive Display*) musste eine Flügelbewegung und mögliches Aufplustern beinhalten und war ebenfalls leise. Als *unbekannt* galt ein Ruf, wenn er entweder zu keinem in der Liste angeführten Ruf passte, oder Unklarheit bestand.

Phase	Reaktion	Verhalten	Rufe
Playback	1 keine Reaktion	Schütteln	Futterruf
	2 Kopf heben	Strecken	Defensivruf
	3 in Richtung schauen	Kratzen	Langstreckenruf
	4 in Richtung bewegen	Schnabelwischen	schwacher Ruf
	5 in äußerste Richtung bewegen	Selber putzen	Spielruf
	6 am Gitter suchen	Anderen putzen	SAD
		Futter manipulieren	unbekannt
		Außer Sicht	

Ein Spektrogramm wurde während des Auswertens aktiviert, damit schon ein paar Sekunden im Vorfeld erahnt werden konnte, ob ein Ruf o.Ä. nahte. Die Abtastfrequenz (*sample rate*) betrug 8.000 Hz, als Zeitformat wurden Sekunden mit einer Auflösung von 0,2 Sekunden gewählt. Sobald alle Reaktionen und Verhaltensweisen codiert worden waren, wurden noch die Häufigkeit, Dauer und Latenzzeit einiger Elemente analysiert. Die Häufigkeit wurde von allen Elementen (außer dem Playback) gemessen, ebenso die Latenzzeit vom Start der Playbacks bis zu den jeweiligen Elementen. Als maximale Latenz wurden 57 Sekunden

gewählt, da nach etwa 60 Sekunden das nächste Playback startete. Die Dauer der Elemente wurde bei „Selber Putzen“, „Anderen Putzen“, „Kopf heben“ und „in Richtung schauen“ festgestellt. Bei den *Output preferences* wurde eingestellt, dass vom Nullpunkt gespeichert, überlappende Elemente als eines angesehen und die Datei als csv abgespeichert wird. Zusätzlich zu dieser csv-Datei wurde nach Fertigstellung eines Videos das Kodierblatt (*coding sheet*) als arch-file gespeichert.

2.6.2 Statistische Analyse

Alle im *Solomon Coder* codierten Verhaltensweisen wurden in Excel-Dateien eingefügt, und in Nachkommen- bzw. Elternerkennung sowie Häufigkeit (*Frequency*), Dauer (*Duration*) und Latenzzeit (*Latency*) aufgeteilt. Zusätzliche Informationen wie Datum, Uhrzeit, Geschlecht des vorgespielten und aufgenommenen Individuums, Durchgang und Seite des Playbacks wurden ebenfalls in die Tabellen mit aufgenommen. Um die Anzahl der Variablen zu reduzieren, wurden außerdem die Kategorien „Komfortverhalten“ (Schütteln, Strecken, Kratzen, Sich oder Anderen Putzen und Schnabelwischen) und „Anzahl Rufe“ definiert. Mit Hilfe von Pivot-Tabellen wurden die individuellen Mittelwerte aller Verhaltensweisen gebildet.

Dann wurde zunächst untersucht, ob die Tiere generell auf die Playbacks reagiert haben, indem ein Friedman-Test mit k-verbundenen Stichproben (*k-related samples*) durchgeführt wurde, indem die Mittelwerte der Verhaltensweisen gegenüber bekannt, unbekannt und während der Kontrollphase (Baseline) miteinander verglichen wurden. Daraufhin folgte der Wilcoxon-Test für 2 verbundene Stichproben, um herauszufinden, ob ein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Playbackphasen known und unknown bestand, oder zwischen der Baseline und einer der Playbackphasen. Bei den Verhaltensweisen, die nur innerhalb der Playback-Phasen codiert wurden (Reaktionen 1-6), wurde nur der Wilcoxon-Test durchgeführt. Dadurch konnte die zweite Fragestellung beantwortet werden, ob die Raben zwischen Rufen von bekannten und unbekannten Artgenossen unterscheiden können. Alle statistischen Tests wurden im Programm *SPSS* berechnet (Signifikanzniveau $\alpha=0,05$).

3 Ergebnisse

3.1 Reaktionen auf Playback

3.1.1 Experiment 1

Bei der Elternerkennung zeigte sich, dass die Nachkommen signifikant weniger häufig Komfortverhalten zeigten, wenn sie einen akustischen Stimulus hörten (Wilcoxon: Baseline-bekannt: $df=1$, $Z=-2,240$, $p=0,025$; Baseline-unbekannt: $df=1$, $Z=-2,380$, $p=0,017$; siehe Abb. 5). Dabei spielte es keine Rolle, ob der Stimulus von einem bekannten oder unbekannten Tier stammte. Ebenso reduzierten sie die Anzahl ihrer Rufe, wenn sie einen Artgenossen durch das Playback hörten (Friedman: $N=8$, $df=7$, $\chi^2=12$, $p=0,002$; Wilcoxon: Baseline-bekannt: $df=1$, $Z=-2,521$, $p=0,012$; Baseline-unbekannt: $df=1$, $Z=-2,521$, $p=0,012$; siehe Abb. 6).

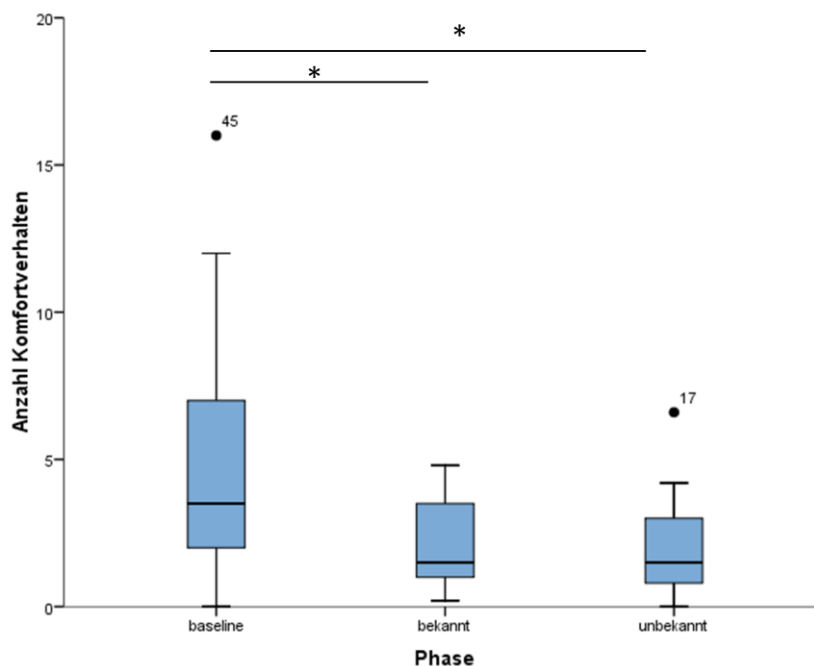


Abb. 5: Anzahl des Komfortverhaltens (in Mittelwerten) der Nachkommen während der drei Phasen Baseline, Playback von bekannten und unbekannten Artgenossen. Signifikante Unterschiede bestehen sowohl zwischen der Baseline und bekannt, wie auch zwischen Baseline und unbekannt.

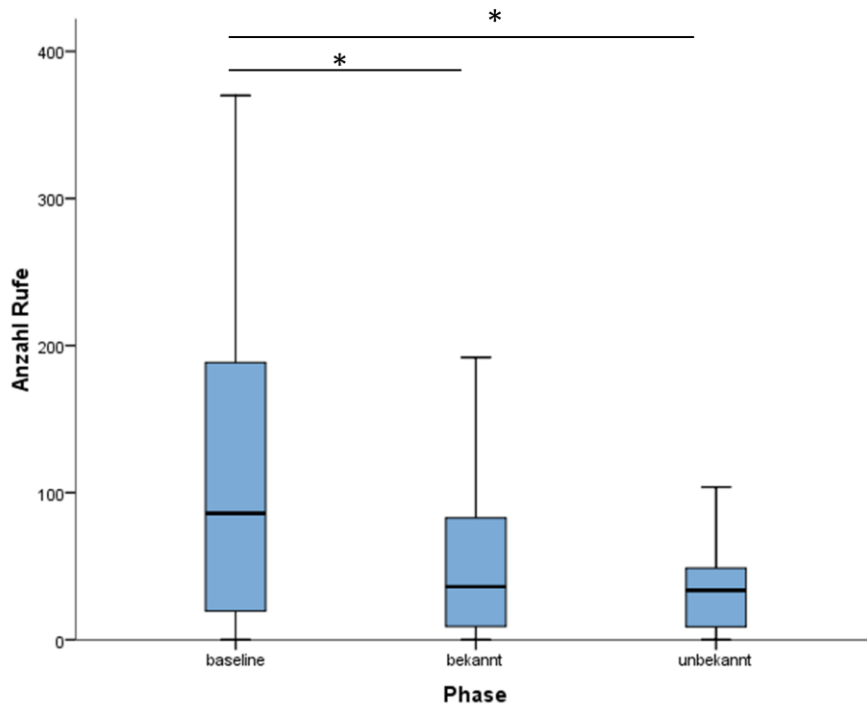


Abb. 6: Häufigkeiten der Ruf-Mittelwerte der Nachkommen während der Baseline sowie den beiden Playbacktypen. Es bestehen signifikante Unterschiede zwischen der Baseline und den beiden anderen Phasen.

3.1.2 Experiment 2

Die Untersuchungen zur Nachkommenerkennung ergaben ähnliche Ergebnisse. Eltern zeigten weniger Komfortverhalten und riefen weniger häufig, wenn sie ein Playback hörten. Beim Komfortverhalten der Eltern wurden signifikante Unterschiede gefunden (Friedman: $N=10$, $df=9$, $\chi^2=7,4$, $p=0,025$; Wilcoxon: Baseline-bekannt: $df=1$, $Z=-2,497$, $p=0,013$; Baseline-unbekannt: $df=1$, $Z=-2,701$, $p=0,007$; siehe Abb. 7). Bei der Anzahl ihrer Rufe zeigten sich ebenso signifikante Unterschiede (Wilcoxon: Baseline-bekannt: $df=1$, $Z=-1,988$, $p=0,047$; Baseline-unbekannt: $df=1$, $Z=-2,701$, $p=0,007$; siehe Abb. 8).

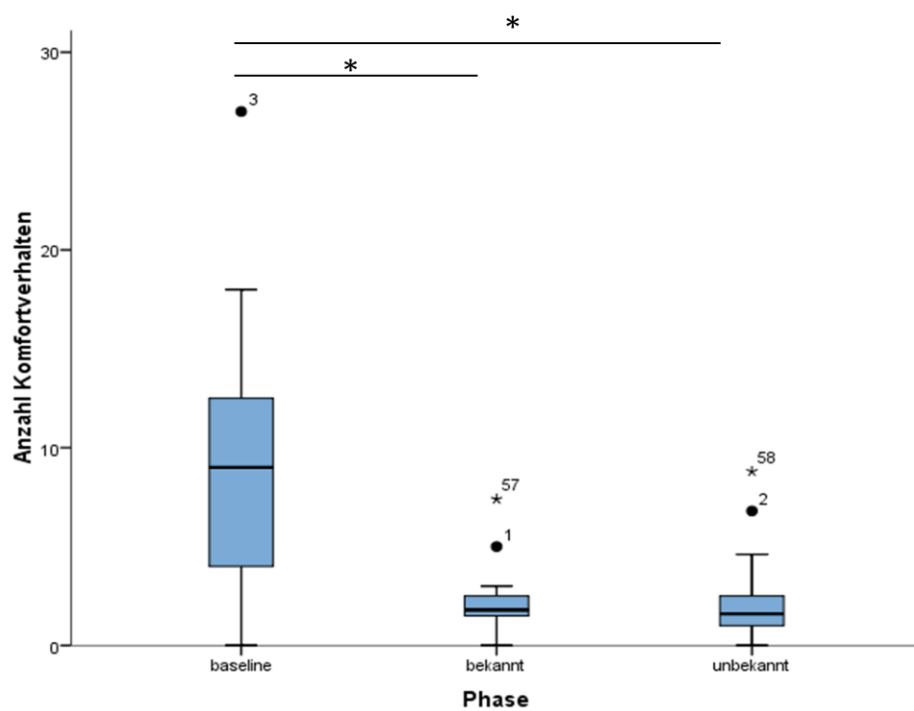


Abb. 7: Anzahl des Komfortverhaltens (in Mittelwerten) der Eltern während der drei Phasen Baseline, Playback von bekannten und unbekannten Artgenossen. Signifikante Unterschiede bestehen sowohl zwischen der Baseline und bekannt, wie auch zwischen Baseline und unbekannt.

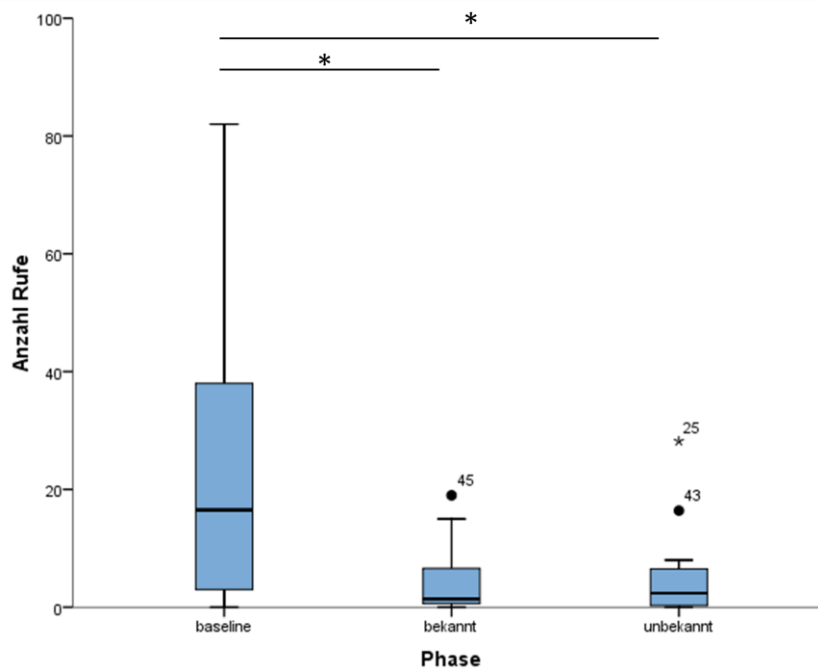


Abb. 8: Häufigkeiten der Ruf-Mittelwerte der Eltern während der Baseline sowie den beiden Playbacktypen. Es bestehen signifikante Unterschiede zwischen der Baseline und den beiden anderen Phasen.

3.2 Unterschied zwischen den Reaktionen auf bekannte und unbekannte Vögel

3.2.1 Experiment 1

Die Nachkommen hoben signifikant häufiger den Kopf, wenn sie ein Playback ihrer Elterntiere vorgespielt bekamen im Vergleich zu einem Playback von anderen Raben, die nicht ihre Eltern waren (Wilcoxon: $df=1$, $Z=-2,201$, $p=0,028$; siehe Abb. 9). Zusätzlich wurde dieses Kopfhoben mit größerer Verzögerung nach Playbackbeginn gezeigt, wenn die akustischen Stimuli von den Eltern stammten (Wilcoxon: $df=1$, $Z=-2,100$, $p=0,036$; siehe Abb. 10).

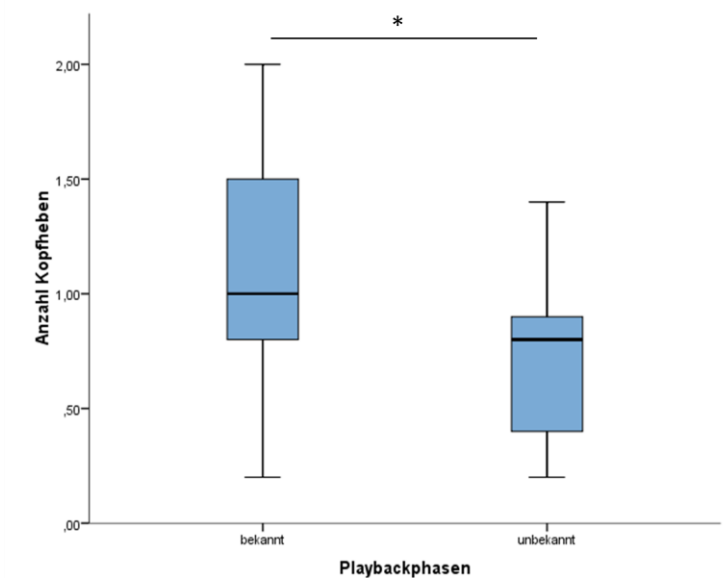


Abb. 9: Mittelwerte der Häufigkeit des Kopfhobens bei den Experimenten zur Elternerkennung in den zwei Playbackphasen bekannt (eigene Eltern) und unbekannt (Eltern von anderen Raben).

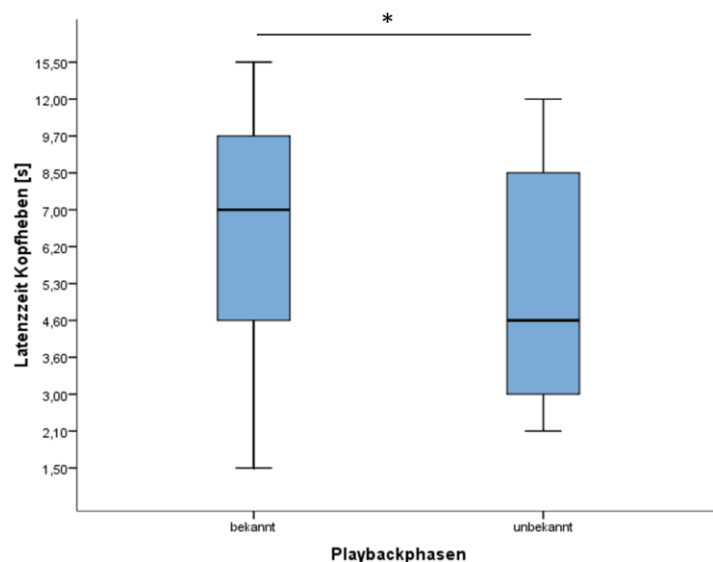


Abb. 10: Zeit (in Sekunden) zwischen Playbackbeginn von bekannten (eigene Eltern) und unbekannten (Eltern von anderen Raben) Stimuli und Auftreten der Verhaltensweise Kopfhoben.

3.2.2 Experiment 2

In der Verhaltensweise Futtermanipulation zeigten sich signifikante Unterschiede bei den Eltern sowohl im Vergleich von Baseline und Playback mit unbekannten Jungtieren wie auch im Vergleich Playback mit eigenen und Playback mit unbekannten Jungtieren. So manipulierten die Eltern häufiger in der Baseline Futter, als wenn sie den Stimulus eines unbekannten Jungraben hörten (Wilcoxon: $df=1$, $Z=-2,035$, $p=0,042$; siehe Abb. 11). Außerdem konnte man öfter Futtermanipulation von ihnen beobachten, wenn ihnen die Futterrufe eines ihrer Nachkommen vorgespielt wurde als ein Unbekannter (Wilcoxon: $df=1$, $Z=-2,041$, $p=0,041$; siehe Abb. 11).

Die Elterntiere flogen schneller in die Richtung des akustischen Stimulus, wenn dieser von ihren Nachkommen stammte (Wilcoxon: $df=1$, $Z=-2,201$, $p=0,028$; siehe Abb. 12).

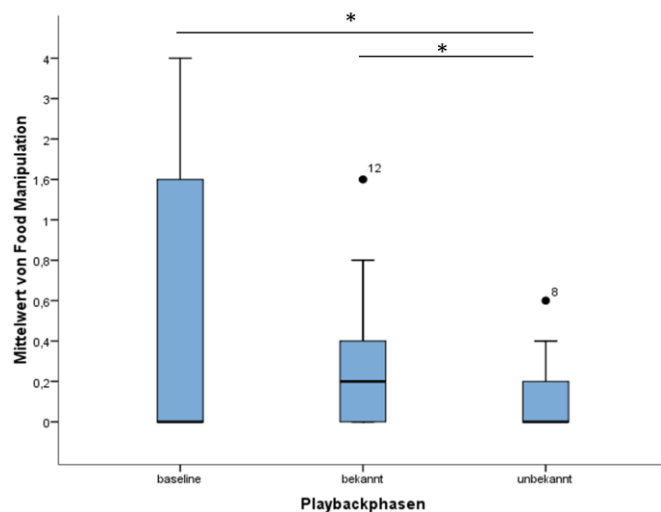


Abb. 11: Anzahl der Mittelwerte von Futtermanipulationen der Eltern nach den Playback-Stimuli ihrer Nachkommen (bekannt) und der unbekannten Nachkommen anderer Raben.

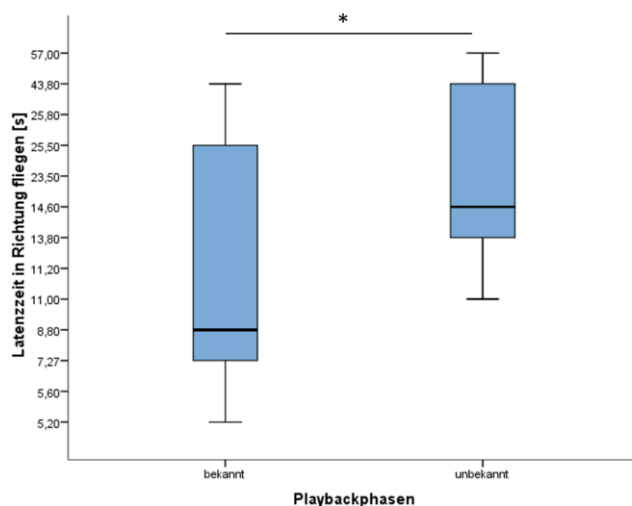


Abb. 12: Verzögerung (in Sekunden) zwischen Beginn der Playbacks der bekannten und unbekannten Artgenossen und Auftreten der Reaktion „in Richtung fliegen“.

4 Diskussion

Anhand dieser Diplomarbeit konnten wir zeigen, dass Kolkraben im Rahmen von Playback-Experimenten nach etwa 1,5 Jahren Trennung in der Lage sind, zwischen Rufen von bekannten – Nachkommen bzw. Eltern – und gleichaltrigen und –geschlechtlichen aber unbekannten Artgenossen zu unterscheiden. Die Nachkommen waren nach den vorgespielten Rufen ihrer Eltern aufmerksamer, während die Eltern rascher in Richtung der Stimuli flogen und vermehrt Futtermanipulation zeigten. Zudem änderten sie sowohl ihr Komfort- wie auch ihr Rufverhalten, wenn sie einen akustischen Stimulus hörten.

Akustische Eltern-Nachkommen Erkennung spielt eine wichtige Rolle bei hoch kolonialen Arten (Trillmich 1981, Aubin & Jouventin 2002), Arten mit zeitlich begrenzten Trennungen von Eltern und Nachkommen (Aubin & Jouventin 2002, Charrier et al. 2001, Torriani et al. 2006), und Arten mit mobilem Nachwuchs (Beecher et al. 1981, Holmes & Sherman 1982, Jones et al. 1987, Sayigh et al. 1998, Draganoiu et al. 2006, Janik et al. 2006, Charrier et al. 2009). Vor allem die letzten beiden Punkte sollten wichtige Faktoren für die evolutionäre Entwicklung von Eltern-Nachkommen Erkennung bei Raben sein. Die ersten Lebensmonate verbringen Raben mit ihren territorial lebenden Eltern, die ihren Nachwuchs zur Futtersuche oft kurzzeitig verlassen (von Blotzheim & Bauer 1993, Fraser & Bugnyar 2010). Nach etwa 6 Monaten verlassen die Jungen ihre Eltern, und treten mit anderen juvenilen Raben nichtbrütenden Gruppen bei (von Blotzheim & Bauer 1993, Ratcliffe 1997). Diese nichtbrütenden Gruppen juveniler Raben leben in einer Art „Fission & Fusion“-System (Clayton & Emery 2007), das durch Aufteilungen in Subeinheiten und erneutes Verschmelzen in die Gruppe charakterisiert ist (Kummer 1971). Um in diesem System nützliche Beziehungen knüpfen zu können, ist es vorteilhaft, ein Langzeitgedächtnis zu besitzen (Boeckle & Bugnyar 2012). Obwohl Rabenpaare ihr gewähltes Territorium verteidigen (Fraser & Bugnyar 2010), kann es jedoch vorkommen, dass sie kurzzeitig nichtbrütenden Gruppen beitreten (Marzluff & Heinrich 1991), wobei sich wiederum das Langzeitgedächtnis v.a. für ihre Nachkommen als nützlich erweisen sollte (Boeckle & Bugnyar 2012).

Während dieser gesamten Entwicklungs- und Lebensstadien der Raben spielt akustische Kommunikation eine große Rolle (Gwinner 1964, Pfister 1995). Junge Raben geben Bettellaute ab, wenn ihre Eltern von der Futtersuche zurückkehren (Gwinner 1964). Die Futter-bezogenen Rufe der juvenilen Raben werden auch als „Chii“-Rufe bezeichnet, sie

klingen hochfrequent und lang (Gwinner 1964, Heinrich & Marzluff 1991). Subadulte und adulte Tiere geben an Futterquellen sogenannte „Haa“-Rufe ab (Heinrich 1988), die die Futterquellen als potentiell gefährlich kennzeichnen oder Futterkonkurrenz durch dominante Artgenossen anzeigen können (Heinrich 1988, Heinrich & Marzluff 1991). Es wird angenommen, dass sich die „Haa“-Rufe der (Sub)Adulten innerhalb des ersten Lebensjahres aus den Bettelrufen der Jungtieren entwickeln (Heinrich & Marzluff 1991). Besonders in dieser Zeit also unterliegen die futterbezogenen Rufe der Raben starken Veränderungen. Selbst für Menschen sind deutliche Unterschiede im Vergleich der Rufe von Jungtieren („Chii“) zu denen der selben Tiere nach dem ersten Lebensjahr („Haa“) zu hören.

Umso bemerkenswerter sind die Ergebnisse der akustischen Nachkommenerkennung. Die Jungtiere schlüpften 2010 und noch im September des selben Jahres bezogen sie ihre Voliere am Haidlhof. Die Playbackexperimente zur akustischen Erkennung starteten im Dezember 2011, somit lagen etwa 1,5 Jahre zwischen der Trennung von den Eltern und dem Beginn der Experimente. Die Futterrufe, die die Eltern während der Aufzucht von ihren Nachkommen gehört haben, hatten eine andere Struktur und klangen damit völlig anders als jene, die als Stimuli für die Experimente verwendet wurden. Nichtsdestotrotz flogen die Eltern rascher in die Richtung des Stimulus und manipulierten häufiger Futter, wenn sie die „neuartigen“ Futterrufe ihrer Kinder hörten. Dies lässt darauf schließen, dass die Eltern trotz der starken Veränderungen in den Futterrufen ihrer Nachkommen in der Lage waren, sie zu erkennen. Besonders die vermehrte Häufigkeit der Futtermanipulation kann als Anzeichen dafür gesehen werden, da die Eltern auch während der gemeinsamen Zeit mit dem Nachwuchs auf Futterrufe ihrer Jungtiere reagieren sollten, indem sie sie beispielsweise aufgrund von Bettelrufen füttern. Zwar lässt nicht mit Sicherheit sagen, ob es sich bei den Ergebnissen um echte individuelle Erkennung, oder um *class-level recognition* – in diesem Fall Verwandtschaftserkennung – handelt. Für den sicheren Nachweis von individueller Erkennung wäre eine *cross-modal* Studie (Kondo, Izawa & Watanabe 2012, Gottfried et al. 2004, Proops, McComb & Reby 2009) hilfreich, die etwa akustische und visuelle Stimuli verbindet. Jedoch haben diese Ergebnisse, auch ausgehend von Verwandtschaftserkennung, also Unterscheidung zwischen verwandt und nicht-verwandt (Sayigh et al. 1998), einen hohen Stellenwert, da sie zum ersten Mal experimentell gezeigt werden konnten.

Neben den Futterrufen spielen für Raben die sogenannten *long distance calls* eine ähnlich große Rolle. Diese Rufe sind sehr variabel, individuell charakteristisch und zeigen sogar

regionale Dialekte (Enggist-Dueblin & Pfister 2002). Territorialrufe, die hauptsächlich von Brutpaaren innerhalb ihres Territoriums abgegeben werden, gehören zu den *long distance calls*. Bereits 1995 konnte Pfister nachweisen, dass territoriale Kolkraben akustisch zwischen einem Nachbarn und einem Fremden unterscheiden können. Für den Nachweis der Elternerkennung wurden im Jahr 2009 aufgenommene Territorialrufe der Elterntiere als Stimuli verwendet. Die Experimente zeigten, dass die Nachkommen signifikant häufiger, allerdings mit längerer Verzögerung den Kopf hoben, nachdem sie Stimuli mit den elterlichen Rufen gehört hatten. Die längere Verzögerung lässt sich eventuell dadurch erklären, dass die Tiere zwar durch die Rufe der Eltern generell aufmerksamer wurden, sich aber weniger gestört oder gar gestresst fühlten und daher erst später hochsahen. Eine alternative Erklärung wäre, dass sie eine längere Zeit benötigten, um die Rufe der Eltern einzuordnen.

Bei diesem Experiment sollte die Verwendung der Territorialrufe eventuell hinterfragt werden, da diese zu Beginn ihrer Entwicklung für die Nachkommen eine untergeordnete Rolle spielen, in Anbetracht der Tatsache, dass sie nicht in der direkten Eltern-Nachkommen Beziehung verwendet werden. Eine Alternative zu den Territorialrufen wären beispielsweise *Soft Calls*, da diese in Eltern-Kind Interaktionen häufig gegeben werden, allerdings nur auf kurzer Distanz. Problematisch ist daher, dass diese in einer zu hohen und damit unnatürlichen Lautstärke vorgespielt werden müssten, da sie von den Raben wesentlich leiser abgegeben werden. Es ist also positiv hervorzuheben, dass sich trotz dieser schwierigen Umstände auch für die Elternerkennung signifikante Ergebnisse zeigten.

In beiden Experimenten nahm die Häufigkeit des gezeigten Komfortverhaltens und der abgegebenen Rufe ab, sobald die Tiere ein akustisches Playback hörten. Dabei spielte es keine Rolle, ob es sich um Rufe von bekannten oder unbekannten Artgenossen handelte. Dieses Ergebnis bestätigte die Erwartung, dass die untersuchten Tiere allgemein ihr Verhalten ändern würden, wenn sie einen Stimulus hören. Die Abnahme der Häufigkeit ließe sich dadurch erklären, dass die Raben mit erhöhter Aufmerksamkeit auf die Stimuli reagierten.

Unsere Ergebnisse passen in die Reihe der zuletzt veröffentlichten wissenschaftlichen Arbeiten, die zeigten, dass Raben zwischen unbekannten Individuen anhand ihrer Futterrufe (Boeckle et al. 2012) bzw. Territorialrufe (Boeckle & Bugnyar 2012 subm.) unterscheiden können, sowie in der Lage sind, sich drei Jahre lang an ihre ehemaligen Gruppenmitglieder zu erinnern (Boeckle & Bugnyar 2012). Es konnte hiermit nicht nur ein Langzeitgedächtnis

von drei Jahren bezüglich ihrer Gruppenmitglieder (Boeckle & Bugnyar 2012), sondern auch ein eineinhalbjähriges Erinnerungsvermögen gegenüber ihren Verwandten nachgewiesen werden. Dies kann als wichtige Grundlage für Studien im Freiland angesehen werden, denen Annahmen über Verwandtschaftserkennung und –gedächtnis zugrunde liegen.

Von besonderer Bedeutung ist diese Erkenntnis im Experiment zur Nachkommenerkennung, wo die Eltern trotz deutlicher Veränderung der Futterrufe ihrer Kinder dazu fähig waren, sie zu erkennen. Die getesteten Individuen lebten während ihres gesamten Lebens in Volieren, und somit in relativ stabilen Bedingungen. So konnte sichergestellt werden, dass die Individuen die Kontrolltiere niemals, beziehungsweise ihre Verwandten nach der Trennung nicht mehr gesehen oder gehört haben. Nachdem nun gezeigt wurde, dass die Eltern nach eineinhalb Jahren die weiterentwickelten Futterrufe ihrer Kinder erkennen konnten, wäre es für zukünftige Forschungsarbeiten von Interesse herauszufinden, anhand welcher Rufstrukturen dies möglich war. Obwohl sich die Rufe so stark veränderten, enthalten sie dem Anschein nach bestimmte Faktoren, die es den Eltern dennoch ermöglichten, sie wieder zu erkennen.

Danksagung

Zuerst möchte ich meinem Betreuer Prof. Thomas Bugnyar danken, der mir diese Diplomarbeit überhaupt ermöglichte. Ein besonders großer Dank gebührt Markus Böckle, der mir mit schier unendlich großer Geduld alles erklärte, was ich wissen wollte. Außerdem will ich allen danken, die mir bei meinen Experimenten hilfreich zur Seite standen, also die Mitarbeiter und Studenten am Haidlhof und am Department der Kognitionsbiologie. Meiner Familie und meinen Freunden, und insbesondere Florian, Danke für Eure Unterstützung und dafür, dass Ihr mir immer beisteht. Finanziell wurde die Arbeit unterstützt durch das START Programm Y 366-B17. Die hervorragenden Testbedingungen am Haidlhof wurden durch die Kooperation der Universität Wien mit der Veterinärmedizinischen Universität Wien ermöglicht. Des Weiteren möchte ich noch allen Zoos und Privathaltern für ihre Unterstützung danken.

Literaturverzeichnis

- Alexander, R. D.** 1974: The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 325–383.
- Arnold, K. E. & Owens, I. P. F.** 1998: Cooperative breeding in birds: a comparative test of the life history hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London*, 265, 739–745.
- Arnold, S. J.** 1983: Morphology, performance and fitness. *American Zoologist*, 23, 437–361.
- Aubin, T. & Jouventin, P.** 1998: Cocktail-party effect in king penguin colonies. *Proceedings of the Royal Society of London*, 265, 1665–1673.
- Aubin, T. & Jouventin, P.** 2002: How to identify vocally a kin in a crowd? The penguin model. *Advances in the Study of Behavior*, 31, 243–277.
- Aubin, T., Jouventin, P. & Hildebrand, C.** 2000: Penguins use the two-voice system to recognize each other. *Proceedings of the Royal Society of London*, 267, 1081–1087.
- Aureli, F., Schaffner, Colleen M., Boesch, C., Bearder, Simon K., Call, J., Chapman, Colin A., Connor, R., Fiore, Anthony D., Dunbar, Robin I. M., Henzi, S. P., Holekamp, K., Korstjens, Amanda H., Layton, R., Lee, P., Lehmann, J., Manson, Joseph H., Ramos-Fernandez, G., Strier, Karen B. & Schaik, Carel P. V.** 2008: Fission-Fusion Dynamics: New Research Frameworks. *Current Anthropology*, 49, 627–654.
- Ayasse, M., Paxton, R. J. & Tengo, J.** 2001: Mating behavior and chemical communication in the order hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 46, 31–78.
- Balcombe, J. P.** 1990: Vocal recognition of pups by mother Mexican free-tailed bats, *Tadarida brasiliensis mexicana*. *Animal Behaviour*, 39, 960–966.
- Balsby, T. J. & Bradbury, J. W.** 2009: Vocal matching by orange-fronted conures (*Aratinga canicularis*). *Behavioural Processes*, 82, 133–139.
- Beecher, M. D.** 1989: Signalling systems for individual recognition: an information theory approach. *Animal Behaviour*, 38, 248–261.
- Beecher, M. D., Beecher, I. M. & Hahn, S.** 1981: Parent–offspring recognition in bank swallows (*Riparia riparia*): II. development and acoustic basis. *Animal Behaviour*, 29, 95–101.
- Beecher, M. D., Medvin, M. B., Stoddard, P. K. & Loesche, P.** 1986: Acoustic adaptations for parent-offspring recognition in swallows. *Experimental Biology*, 45, 179.
- Beecher, M. D.** 1982: Signature systems and kin recognition. *American Zoologist*, 22, 477–490.
- Beecher, M. D.** 1988: Kin recognition in birds. *Behavior Genetics*, 18, 465–482.

- Beer, C. G.** 1970: Individual recognition of voice in the social behaviour of birds. *Advances in the Study of Behavior*, 3, 27–74.
- Berg, K. S., Delgado, S., Okawa, R., Beissinger, S. R. & Bradbury, J. W.** 2011: Contact calls are used for individual mate recognition in free-ranging green-rumped parrotlets, *Forpus passerinus*. *Animal Behaviour*, 81, 241–248.
- Blumstein, D. T. & Munos, O.** 2005: Individual, age and sex-specific information is contained in yellow-bellied marmot alarm calls. *Animal Behaviour*, 69, 353–361.
- Boeckle, M. & Bugnyar, T.** 2012: Long-term memory for affiliates in ravens. *Current Biology*, 22, 801–806.
- Boeckle, M. & Bugnyar, T.** 2012 ,submitted: Ravens discriminate long distance calls of unknown individuals in a habituation-dishabituation experiment. *Ethology*.
- Boeckle, M., Szapl, G. & Bugnyar, T.** 2012: Who wants food? Individual characteristics in raven yells. *Animal Behaviour*, 84, 1–8.
- Bossema, I.** 1979: Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour*, 70, 1–117.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L.** 1998: Principles of animal communication. *Behavioral Ecology*, Sinauer Associates, Sunderland.
- Braun, A., Walsdorff, T., Fraser, O. N. & Bugnyar, T.** 2012: Sozialized sub-groups in a temporary stable raven flock? *Journal of Ornithology*, 153, 97-104.
- Brown, R. N.** 1974: Aspects of vocal behavior of the raven (*Corvus corax* L.) in interior Alaska. Master thesis, *University of Alaska*.
- Brumm, H.** 2004: The impact of environmental noise on song amplitude in a territorial bird. *Journal of Animal Ecology*, 73(3), 434–440.
- Buckley, P.A. & Buckley, F.G.** 1972: Individual egg and chick recognition by adult royal terns (*Sterna maxima maxima*). *Animal Behaviour*, 20, 457–462.
- Bugnyar, T. & Heinrich, B.** 2005: Ravens, *Corvus corax*, differentiate between knowledgeable and ignorant competitors. *Proceedings of the Royal Society B*, 272, 1641–1646.
- Bugnyar, T. & Kotrschal, K.** 2001: Movement coordination and signalling in ravens (*Corvus corax*): an experimental field study. *Acta Ethologica*, 3, 101–109.
- Bugnyar, T. & Kotrschal, K.** 2002a: Scrounging tactics in free-ranging ravens, *Corvus corax*. *Ethology*, 108, 993–1009.
- Bugnyar, T. & Kotrschal, K.** 2002b: Observational learning and the raiding of food caches in ravens, *Corvus corax*: is it ‘tactical’ deception? *Animal Behaviour*, 64, 185–195.

- Bugnyar, T., Kijne, M. & Kotrschal, K.** 2001: Food calling in ravens: are yells referential signals? *Animal Behaviour*, 61, 949–958.
- Byrne, R. & Whiten, A.** 1988: Machiavellian intelligence, social expertise and the evolution of intellect in monkeys, apes, and humans. *Oxford University Press*.
- Campbell, N. A. & Reece, J. B.** 2005: Biology. Seventh edition. *Pearson Education*.
- Charlton, B., Zhihe, Z. & Snyder, R.** 2009: The information content of giant panda, *Ailuropoda melanoleuca*, bleats: acoustic cues to sex, age and size. *Animal Behaviour*, 78, 893–898.
- Charrier I., Pitcher B. J. & Harcourt R. G.** 2009: Vocal recognition of mothers by Australian sea lion pups: individual signature and environmental constraints. *Animal Behaviour*, 78, 1127–1134.
- Charrier, I., Mathevon, N. & Jouventin, P.** 2003: Vocal signature recognition of mothers by fur seal pups. *Animal Behaviour*, 65, 543–550.
- Charrier, I., Mathevon, N., Jouventin, P. & Aubin, T.** 2001: Acoustic communication in a black-headed gull colony: how do chicks identify their parents? *Ethology*, 107, 964–974.
- Clay, Z. & Zuberbühler, K.** 2009: Food-associated calling sequences in bonobos. *Animal Behaviour*, 77, 1387–1396.
- Clayton, N. S. & Dickinson, A.** 1998: Episodic-like memory during cache recovery by scrub jays. *Nature*, 395, 272–274.
- Clayton, N. S. & Emery, N. J.** 2007: The social life of corvids. *Current Biology*, 17(16), 652–656.
- Clutton-Brock, T. H. & Albon, S. D.** 1979: The roaring of red deer and the evolution of honest advertisement. *Behaviour*, 69(3/4), 145–170.
- Colgan, P.** 1983: Comparative social recognition. *Wiley & Sons, New York*.
- Conner, R. N.** 1985: Vocalizations of the common raven in Virginia. *Condor*, 87, 379–388.
- Cords, M. & Aureli, F.** 2000: Reconciliation and relationship qualities. *Natural Conflict Resolution*, 177–198. University of California Press.
- Davies, N. B. & Halliday, T. R.** 1978: Deep croaks and fighting assessment in toads *Bufo bufo*. *Nature*, 274, 683–685.
- de Waal, F.B.M. & Tyack, P.L.** 2003: Animal social complexity. Intelligence, culture, and individualized societies. *Harvard University Press*.

- Dorn, J. L.** 1972: The common raven in Jackson Hole, Wyoming. Master thesis, *University of Wyoming*.
- Draganoiu, T. I., Nagle, L., Musseau, R. & Kreutzer, M.** 2006: In a songbird, the black redstart, parents use acoustic cues to discriminate between their different fledglings. *Animal Behaviour*, 71, 1039–1046.
- 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. & Shultz, S.** 2007. Evolution in the social brain. *Science*, 317, 1344–1347.
- Dunbar, R. I. M.** 2003: The social brain: Mind, language, and society in evolutionary perspective. *Annual Review of Anthropology*, 32, 163–181.
- Dunbar, R. I. M.** 2009: The social brain hypothesis and its implications for social evolution. *Annals of Human Biology*, 36(5), 562–572.
- Ekstrom, P. A.** 2004: An advance in geolocation by light. *Memoirs of National Institute of Polar Research*, 58, 210–226.
- Emery N. J. & Clayton N. S.** 2004: The mentality of crows: Convergent evolution of intelligence in corvids and apes. *Science*, 306, 1903–1907.
- Emery, N. J.** 2006: Cognitive ornithology: the evolution of avian intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 361, 23–43.
- Endler, J. A. & Basolo A. L.** 1998: Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 415–420.
- Endler, J. A.** 1993: Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 340, 215–225.
- Enggist-Düblin, P. & Pfister, U.** 2002: Cultural transmission of vocalizations in ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 64, 831–841.
- Enquist, M.** 1985: Communication during aggressive interactions with particular reference to variation in choice of behaviour. *Animal Behaviour*, 33, 1152–1161.
- Espmark, Y., Amundsen, T. & Rosenqvist, G.** 2000: Animal signals. Signalling and signal design in animal communication. *Tapir Academic Press*.
- Evans, C., Owings, D., Beecher, M. & Thompson, N.** 1997: Referential signals. *Perspectives in Ethology*, 12, 99–143.
- Evans, R. M.** 1982: Foraging-flock recruitment at a black-billed gull colony: implications for the information center hypothesis. *The Auk*, 24–30.

- Falls, J. B.** 1982: Individual recognition by sounds in birds. *Acoustic Communication in Birds*, 2, 237–278.
- Farnsworth, A. & Lovette, I. J.** 2005: Evolution of nocturnal flight calls in migrating wood-warblers: apparent lack of morphological constraints. *Journal of Avian Biology*, 36, 337–347.
- Fraser, O. N. & Bugnyar, T.** 2010: The quality of social relationships in ravens. *Animal Behaviour*, 79, 927–933.
- Fraser, O. N. & Bugnyar, T.** 2011: Ravens reconcile after aggressive conflicts with valuable partners. *PLoS ONE*, 6, e18118.
- Free, J. B.** 1987: Pheromones of social bees. *Springer Verlag*
- Fritz, J. & Kotrschal, K.** 1999: Social learning in common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 57, 785–793.
- Gaston, A. J.** 1978: The evolution of group territorial behavior and cooperative breeding. *The American Journalist*, 112(988), 1091–1100.
- Gibson, B. & Kamil, A.** 2008: The synthetic approach to the study of spatial memory: Have we properly addressed Tinbergen’s “four questions”? *Behavioural Processes*, 80, 278–287.
- Godard, R.** 1991: Long-term-memory of individual neighbors in a migratory songbird. *Nature*, 350, 228–229.
- Goodwin, D.** 1976: Crows of the world. *Cornell University Press*.
- Gottfried, J. A., Smith, A. P. R., Rugg, M. D. & Dolan, R. J.** 2004: Remembrance of Odors Past: Human Olfactory Cortex in Cross-Modal Recognition Memory. *Neuron*, 42(4), 687–695.
- Grzimek, B.** 1979: Grzimeks Tierleben, Enzyklopädie des Tierreichs. *Deutscher Taschenbuch Verlag München*.
- Guilford, T. & Dawkins, M. S.** 1991: Receiver psychology and the evolution of animal signals. *Animal Behaviour*, 42, 1–14.
- Guilford, T. & Dawkins, M. S.** 1993: Receiver psychology and the design of animal signals. *Trends in Neurosciences*, 16, 430–436.
- Gwinner, E.** 1964: Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkraben (*Corvus corax corax* L.). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 21, 657–748.
- Haffer, J.** 1993: *Corvus corax*: Kolkrabe. In: *Handbuch der Vögel Mitteleuropas* (Ed. by U. N. Glutz von Blotzheim & K. M. Bauer), 1375–2023. *Aula Verlag*.

- Halliday, T.** 1983: Information and communication. *Animal Behaviour*, Communication 2, 43–81.
- Hamilton, W. D.** 1971: Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295–311.
- Heinrich, B. & Pepper, J. W.** 1998: Influence of competitors on caching behaviour in the common raven, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 56, 1083–1090.
- Heinrich, B.** 1988: Winter foraging at carcasses by three sympatric corvids, with emphasis on recruitment by the raven, *Corvus corax*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 141–156.
- Heinrich, B.** 1989: Ravens in winter. *Simon & Schuster press New York*.
- Heinrich, B. & Marzluff, J.** 1991: Do common ravens yell because they want to attract others? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 28, 13–21.
- Hill, R. D. & Braun, M. J.** 2001: In: Electronic tagging and tracking in marine fisheries. *Kluwer Academic Publishers*, 315–330.
- Hinde, R. A.** 1979: Towards understanding relationships. *European monographs in social psychology*, 18, 367.
- Holmes, W. G. & Sherman, P. W.** 1982: The ontogeny of kin recognition in two species of ground squirrels. *American Zoologist*, 22, 491–517.
- Hoogland J. L. & Sherman P. W.** 1976: Advantages and disadvantages of bank swallow (*Riparia riparia*) coloniality. *Ecological Monographs*, 46, 33–58.
- Hopp, S. L., Jablonski, P. & Brown, J.** 2001: Recognition of group membership by voice in Mexicanjays, *Aphelocoma ultramarina*. *Animal Behaviour*, 62(2), 297–303.
- Huber, F. & Thorson, J.** 1985: Cricket auditory communication. *Scientific American*, 60–68. in *Bird*, 2, 237–278.
- Huber, B.** 1991: Bildung, Alterzusammensetzung und Sozialstruktur von Gruppen nichtbrütender Kolkraben (*Corvus corax* L.). *Mettelener Schriftenreihe Naturschutz*, 2, 45–59.
- Humphrey, N. K.** 1976: The social function of intellect. *Growing Points in Ethology*, 303–317.
- Hurlbert, S. H.** 1984: Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54, 187–211.
- Insley, S.** (2000): Long-term vocal recognition in the northern fur seal. *Nature*, 406, 404–405.
- Janik, V. M. & Slater, P. J.** 1998: Context-specific use suggests that bottlenose dolphin signature whistles are cohesion calls. *Animal Behaviour*, 56, 829–838.

Janik, V. M. 1999: Pitfalls in the categorization of behaviour: a comparison of dolphin whistle classification methods. *Animal Behaviour*, 57, 133–143.

Janik, V. M., Sayigh, L. S. & Wells, R. S. 2006: Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 8293–8297.

Johnston, R. E. 1990: Chemical communication in golden hamsters: From behavior to molecules and neural mechanisms. *Comparative Psychology*, 381–409.

Johnston, R. E. 1993: Chemical communication in rodents: from pheromones to individual recognition, *Journal of Mammalogy*, 84(4), 1141–1162.

Johnstone, R. A. 1997: The evolution of animal signals. *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, 155–178.

Jones, B. S., Harris, D. H. R. & Catchpole, C. K. 1993: The stability of the vocal signature in phee calls of the common marmoset, *Callithrix jacchus*. *American Journal of Primatology*, 31, 67–75.

Jones, I. L., Falls, J. B. & Gaston, A. J. 1987: Vocal recognition between parents and young of ancient murrelets, *Synthliboramphus antiquus* (Aves: Alcidae). *Animal Behaviour*, 35, 1405–1415.

Jouventin, P. & Aubin, T. 2002: Acoustic systems are adapted to breeding ecologies: Individual recognition in nesting penguins. *Animal Behaviour*, 64, 747–757.

Karlson, P. & Lüscher, M. 1959: ‘Pheromones’: a new term for a class of biologically active substances. *Nature*, 183, 55–56.

Kelley, D. B. 2004: Vocal communication in frogs. *Current Opinion in Neurobiology*, 14, 751–757.

Kendrick, K.M., da Costa, A.P., Leigh, A.E., Hinton, M.R., and Peirce, J.W. (2001): Sheep don't forget a face. *Nature*, 414, 165–166.

Klump, G. M. 1996: Bird communication in the noisy world. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, 321–338.

Kondo, N. & Watanabe, S. 2009: Contact calls: information and social function. *Japanese Psychological Research*, 51, 197–208.

Kondo, N., Izawa, E.-I. & Watanabe, S. 2010: Perceptual mechanism for vocal individual recognition in jungle crows (*Corvus macrorhynchos*): contact call signature and discrimination. *Behaviour*, 147, 1051–1072.

Kondo, N., Izawa, E.-I. & Watanabe, S. 2012: Crows cross-modally recognize group members but not non-group members. *Proceedings Of The Royal Society B-Biological Sciences*, 279, 1937-1942.

Krebs, J. R. & Dawkins, R. 1984: Animal signals: mindreading and manipulation. *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* 2nd edition, 380–402.

Krebs, J. R. 1974: Colonial nesting and social feeding as strategies for exploiting food resources in the great blue heron (*Ardea herodias*). *Behaviour*, 51, 99–134.

Kummer, H. 1971: Primate societies: group techniques of ecological adaptation. *Aldine-Atherton*, Chicago.

Kummer, H. 1978: On the value of social relationships to nonhuman primates: A heuristic scheme. *Social Science Information*, 17, 687–705.

Kutsukake, N. 2009: Complexity, dynamics and diversity of sociality in group-living mammals. *Ecological Research*, 24, 521–531.

Lack, D. 1968: Ecological adaptations for breeding in birds. *Methuen press London*.

Lazaro-Perea, C., Arruda, M. de F. & Snowdon, C. T. 2004: Grooming as a reward? Social function of grooming between females in cooperatively breeding marmosets. *Animal Behaviour*, 67, 627–636.

Lemon, R. E. 1971: Vocal communication by the frog *Eleutherodactylus martinicensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 49(2), 211–217.

Liley, N. R. 2011: Chemical communication in fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(1), 22–35.

Lorenz, K. 1939: Vergleichende Verhaltensforschung. *Zoologischer Anzeiger*, Supplementband, 12, 69-102.

Lorenz, K. Z. 1935: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *Journal für Ornithologie*, 83, 137–215.

Macedonia, J. M. & Evans, C. S. 1993: Essay on contemporary issues in ethology: variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. *Ethology*, 93, 177–197.

Mahurin, E. J. & Freeberg, T. M. 2008: Chick-a-dee call variation in Carolina chickadees and recruiting flockmates to food. *Behavioral Ecology*, 20, 111–116.

Marler, P., Evans, C. S. & Hauser, M. D. 1992: Animal signals: motivational, referential, or both? *Nonverbal Vocal Communication: Comparative and Developmental Approaches*, 66–86.

- Martin, T.E.** 1995: Avian life history evolution in relation to nest sites, nest predation, and food. *Ecological Monographs*, 65, 101-127.
- Marzluff, J. M. & Heinrich, B.** 1991. Foraging by common ravens in the presence and absence of territory holders: an experimental analysis of social foraging. *Animal Behaviour*, 42, 755-770.
- Marzluff, J. M.** 1988: Vocal recognition of mates by breeding pinyon jays, *Gymnorhinus cyanocephalus*. *Animal Behaviour*, 36(1), 296-298.
- Maynard Smith, J. & Harper, D.** 2003: Animal signals. *Oxford Series in Ecology and Evolution*, Oxford University Press.
- McArthur, P. D.** 1982: Mechanisms and development of parent-young vocal recognition in the piñon jay (*Gymnorhinus cyanocephalus*). *Animal Behaviour*, 30, 62-74.
- Medvin, M. B., Stoddard, P. K. & Beecher, M. D.** 1993: Signals for parent-offspring recognition: a comparative analysis of the begging calls of cliff swallows and barn swallows. *Animal Behaviour*, 45, 841-850.
- Murton, R. K.** 1971: Why do some birds feed in flocks? *Ibis*, 113, 534-536.
- Nakagawa, S. & Waas, J.R.** 2004: 'O sibling, where art thou?' - a review of avian sibling recognition with respect to the mammalian literature. *Biological Reviews*, 79, 101-119.
- Nelson, D. A. & Poesel, A.** 2007: Segregation of information in a complex acoustic signal: individual and dialect identity in white-crowned sparrow song. *Animal Behaviour*, 74, 1073-1084.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K.** 1998: Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature*, 393, 573-577.
- Oster, G. F. & Wilson, E. O.** 1978: Caste and ecology in the social insects. *Princeton University Press*.
- Parrish, J. K. & Edelstein-Keshet, L.** 1999: Complexity, pattern and evolutionary trade-offs in animal aggregation. *Science*, 284, 99-101.
- Pfister, U.** 1988: Zur Morphologie, Ontogenese und Funktion der Rufe von Kolkraben. Master thesis, *University of Bern*.
- Pfister, U.** 1995: Kolkrabekommunikation. Inauguraldissertation der Philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der *Universität Bern*.
- Pollard, K. A. & Blumstein, D. T.** 2011: Social group size predicts the evolution of individuality. *Current Biology*, 21, 413-417.

- Poulin, R.** 1991: Group-living and the richness of the parasite fauna in Canadian freshwater fishes. *Oecologia*, 86(3), 390–394.
- Pravodusev, V. V.** 1985: Search for and storage of food by *Parus cinctus lapponicus* and *P. montanus borealis* (Paridae). *Zoologicheskii Zhurnal*, 64, 1036–1043.
- Preston, M. I.** 2005: Factors affecting winter roost dispersal and daily behaviour of common ravens (*Corvus corax*) in Southwest Alberta. *Northwestern Naturalist Winter*, 123–130.
- Proops, L., McComb, K. & Reby, D.** 2009: Cross-modal individual recognition in domestic horses (*Equus caballus*). *PNAS*, 106, 947–951.
- Pulliam, H. R.** 1973: On the advantages of flocking. *Journal of Theoretical Biology*, 38, 419–422.
- Raby, C. R., Alexis, D. M., Dickinson, A. & Clayton, N. S.** 2007: Planning for the future by western scrub-jays. *Nature*, 445, 919–921.
- Range, F., Bugnyar, T., Schloegl, C. & Kotrschal, K.** 2006: Individual and sex differences in learning abilities of ravens. *Behavioural Processes*, 73, 100–106.
- Ratcliffe, D.** 1997: The raven. *Academic Press San Diego*.
- Reby, D., Cargnelutti, B., Joachim, J. & Aulagnier, S.** 1999: Spectral acoustic structure of barking in roe deer (*Capreolus capreolus*). Sex-, age and individual-related variations. *Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences*, 322, 271–279.
- Reeve, H. K.** 1989: The evolution of conspecific acceptance thresholds. *American Naturalist*, 133, 407–435.
- Røskaft, E. & Espmark, Y.** 1984: Sibling recognition in the rook (*Corvus frugilegus*). *Behavioural Processes*, 9(2/3), 223–230.
- Rowell, T. E. & Hinde, R. A.** 2009: Vocal communication by the Rhesus Monkey (*Macaca mulatta*). *Proceedings of the Zoological Society of London*, 138, 279–294.
- Rubenstein, D. I.** 1978: On predation, competition, and the advantages of group living. *Perspectives in Ethology*, 3, 205–231.
- Rubenstein, D. I., Barnett, R. J., Ridgely, R. S. & Klopfer, P. H.** 1977: Adaptive advantages of mixed-species feeding flocks among seed-eating finches in Costa Rica. *Ibis*, 119, 10–21.
- Sayigh, L. S., Tyack, P. L., Wells, R. S., Solow, A. R., Scott, M.D., & Irvine, A. B.** 1998: Individual recognition in wild bottlenose dolphins: a field test using playback experiments. *Animal Behaviour*, 57, 41–50.
- Schaik, C. P.** 1999: The socioecology of fission-fusion sociality in Orangutan. *Primates*, 40, 69–86.

- Scheiber, I. B. R., Hohnstein, A., Kotrschal, K. & Weiß, B. M.** 2011: Juvenile greylag geese (*Anser anser*) discriminate between individual siblings. *PLoS ONE* 6(8): e22853. doi:10.1371/journal.pone.0022853
- Scheid, C., Range, F. & Bugnyar, T.** 2007: When, what, and whom to watch? Quantifying attention in ravens (*Corvus corax*) and jackdaws (*Corvus monedula*). *Journal of Comparative Psychology*, 121, 380–386.
- Schwab, C., Bugnyar, T., Schloegl, C. & Kotrschal, K.** 2008: Enhanced social learning between siblings in common ravens, *Corvus corax*. *Animal Behaviour*, 75, 501–508.
- Searby, A. & Jouventin, P.** 2003: Mother-lamb acoustic recognition in sheep: a frequency coding. *Proceedings of the Royal Society of London*, 270, 1765–1771.
- Searcy, W. A. & Yasukawa, K.** 1996: Song and female choice. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, 454–473.
- Seed, A. M., Clayton, N. S. & Emery, N. J.** 2008: Cooperative problem solving in rooks (*Corvus frugilegus*). *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 1421–1429.
- Sharp, S. P., McGowan, A., Wood, M. J. & Hatchwell, B. J.** 2005: Learned kin recognition cues in a social bird. *Nature*, 434, 1127–1130.
- Sherman, P. W., Reeve, H. K. & Pfennig, D. W.** 1997: Recognition systems. *Behavioural Ecology*, 69–96.
- Silk, J. B., Alberts, S. C. & Altmann, J.** 2006: Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) II. Variation in the quality and stability of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 197–204.
- Snowdon, C. T. & Cleveland, J.** 1980: Individual recognition of contact calls by pygmy marmosets. *Animal Behaviour*, 28, 717–727.
- Soma, M. & Hasegawa, T.** 2003: Formation of foraging flocks with recruitment calls in jungle crows, *Corvus macrorhynchos*. *Japanese Journal of Ornithology*, 52, 97–106.
- Sousa-Lima, R. S., Paglia, A. P. & Da Fonseca, G. A. B.** 2002: Signature information and individual recognition in the isolation calls of Amazonian manatees, *Trichechus inunguis* (Mammalia: Sirenia). *Animal Behaviour*, 63, 301–310.
- Stacey, P. B.** 1986: Group size and foraging efficiency in yellow baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18(3), 175–187.
- Stoddard, P. K.** 1996: Vocal recognition of neighbors by territorial passerines. *Ecology and Evolution of Acoustic Communication in Birds*, 356–374.

- Stokesbury, M. J. W., Teo, S. L. H., Seitz, A., O'Dor, R. K. & Block, B. A.** 2004: Movement of atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) as determined by satellite tagging experiments initiated off New England. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 1976–1987.
- Stöwe, M., Bugnyar, T., Loretto, M. C., Schloegl, C., Range, F. & Kotrschal, K.** 2006: Novel object exploration in ravens (*Corvus corax*): effects of social relationships. *Behavioural Processes*, 73, 68–75.
- Swanberg, P. O.** 1951: Food storage, territory, and song in the thick-billed nutcracker. *Proceedings of the International Ornithological Congress 1950*, 545–554.
- Teo, S. L. H., Boustany, A., Blackwell, S., Walli, A., Weng, K. C. & Block, B. A.** 2004: Validation of geolocation estimates based on light level and sea surface temperature from electronic tags. *Marine Ecology Progress Series*, 283, 81–98.
- Thapar, V.** 1986: Tiger, portrait of a predator. *Collins Press*.
- Thorpe, W. H.** 1961: Bird-song: the biology of vocal communication and expression in birds. *Oxford University Press*.
- Tibbetts, E. A. & Dale, J.** 2007: Individual recognition: it is good to be different. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 529–537.
- Tibbetts, E. A.** 2002: Visual signals of individual identity in the wasp *Polistes fuscatus*. *Proceedings of the Royal Society of London*, 269, 1423–1428.
- Tomback, D. F.** 1977: Foraging strategies of Clark's nutcracker. *Living Bird*, 16, 123–161.
- Torriani, M. V. G., Vannoni, E. & McElligott, A. G.** 2006: Mother–young recognition in an ungulate hider species: a unidirectional process. *American Naturalist*, 168, 412–420.
- Tricarico, E., Borrelli, L., Gherardi, F. & Fiorito, G.** 2011: I know my neighbour: individual recognition in *Octopus vulgaris*. *PLoS One*, 6, e18710. doi:10.1371/journal.pone.0018710.
- Trillmich, F.** 1981: Mutual mother–pup recognition in Galapagos fur seals and sea lions: cues used and functional significance. *Behaviour*, 78, 21–42.
- Trivers, R. L.** 1974: Parent–offspring conflict. *American Zoologist*, 14, 177–192.
- Turcek, F. J. & Kelso, L.** 1968: Ecological aspects of food transportation in the Corvidae. *Communications in Behavioral Biology*, Part A 1, 277–297.
- Vander Wall, S. B. & Balda, R. P.** 1977: Coadaptations of the Clark's nutcracker and the pinon pine for efficient seed harvest and dispersal. *Ecological Monographs*, 47, 89–111.
- Verbeek, N. A. M. & Butler, R. W.** 1981: Cooperative breeding of the northwestern crow *Corvus caruinus* in British Columbia. *Ibis*, 123(2), 183–189.

- Vine, I.** 1971: Risk of visual detection and pursuit by a predator and the selective advantage of flocking behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 30, 405–422.
- von Blotzheim, G. U. N. & Bauer, K. M.** 1993: Handbuch der Vögel Mitteleuropas. *Aula-Verlag Wiesbaden*.
- Weir, A. A. S., Chappell, J. & Kacelnik, A.** 2002: Shaping of hooks in New Caledonian crows. *Science*, 297, 981.
- Whitehead, H.** 1997: Analysing social animal structure. *Animal Behaviour*, 53, 1053-1067.
- Wiley, R. H. & Richards, D. G.** 1982: Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *Acoustic Communication in Birds*, 1, 131–181.
- Wiley, R. H.** 1983: The evolution of communication: information and manipulation. *Animal Behaviour*, 2, 82–113.
- Wiley, R.H. & Richards, D.G.** 1982: Adaptations for acoustic communication in birds: sound transmission and signal detection. *Acoustic Communication in Birds*, 1, 131–181.
- Willis, C. K. R. & Bringham, R. M.** 2004: Roost switching, roost sharing and social cohesion: forest-dwelling big brown bats, *Eptesicus fuscus*, conform to the fission-fusion model. *Animal Behaviour*, 68, 495–505.
- Wilson, E. O.** 1975: Sociobiology : The new synthesis. *Harvard University Press*.
- Wilson, E. W.** 1962: Chemical communication among workers of the fire ant *Solenopsis saevissima* (Fr. Smith). The organization of mass-foraging. *Animal Behaviour*, 10, 134–138.
- Woelfenden, G. E. & Fitzpatrick, J. W.** 1984: The Florida scrub jay. Demography of a cooperative-breeding bird. *Princeton University Press*.
- Wyatt, T. D.** 2003: Pheromones and animal behaviour. Communication by smell and taste. *Cambridge University Press*.
- Zahavi, A.** 1975: Mate selection: selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology*, 53, 205–214.

Appendix

Zusammenfassung

Leben in sozialen Gruppen bietet eine Vielzahl an Vor- aber auch Nachteilen. Um mit dem komplexen Leben in solchen Gruppen besser umgehen zu können, ist es oft hilfreich, Individuen anhand ihrer charakteristischen Eigenschaften zu erkennen. Das Ziel dieser Studie war es, herauszufinden, ob Kolkraben (*Corvus corax*) dazu fähig sind, Rufe von unbekannten und bekannten Artgenossen, die sie über ein Jahr nicht mehr getroffen haben, zu unterscheiden. Bei den bekannten Rufen handelte es sich um jene ihrer Eltern (Territorialrufe) bzw. Nachkommen (Futterrufe). Den Tieren wurden akustische Playbacks vorgespielt, und anschließend die Videos ihrer Reaktionen darauf ausgewertet. Die statistische Analyse ergab, dass sowohl die Eltern als auch Nachkommen in der Lage waren, bekannte und unbekannte Tiere akustisch zu unterscheiden. Die Eltern zeigten häufiger Manipulation von Futter und flogen rascher in die Richtung der akustischen Stimuli ihrer Nachkommen. Die Nachkommen hoben häufiger, jedoch später ihren Kopf nach den Playbacks der Elternrufe. Diese Ergebnisse zeigen, dass Kolkraben auch nach etwa eineinhalb Jahren Trennung dazu fähig sind, ihre Nachkommen bzw. Eltern zu erkennen.

Abstract

Living in social groups holds many advantages but also disadvantages. To be able to cope with the complexities in such groups, it's helpful to recognize individuals by their unique characteristics. The aim of this study was to investigate whether Common Ravens (*Corvus corax*) are able to differentiate between calls of unknown and known conspecifics after a long period of separation. They were confronted with acoustic playbacks (territorial calls of their parents respectively food calls of their offspring) and their responses were recorded. The statistical analysis showed that both parents and offspring were able to differentiate between calls from known and unknown individuals. Parents manipulated food more often and flew more quickly to the direction of their offspring's calls than to the calls of other young ravens. Offspring lifted their head more often but later after their parents' calls. These results indicate that Common Ravens are able to recognize their offspring or parents acoustically even after about 1.5 years of separation.

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Plan der *Haidlhof Research Station*.

Abbildung 2: Beispiel eines Stimulus mit Futterrufen von Individuum 8.

Abbildung 3: Stimulus mit Territorialrufen des männlichen Tieres von Elternpaar 2.

Abbildung 4: Schematische Zeichnung des Versuchsaufbaus am Haidlhof.

Abbildung 5: Anzahl des Komfortverhaltens der Nachkommen während der drei Phasen Baseline, Playback von bekannten und unbekannten Artgenossen.

Abbildung 6: Häufigkeiten der Rufe der Nachkommen während der Baseline sowie den beiden Playbacktypen.

Abbildung 7: Anzahl des gezeigten Komfortverhaltens der Eltern während der Baseline und den beiden Playback-Phasen.

Abbildung 8: Anzahl der Rufe der Eltern während der Playbackphasen und der Kontrollphase.

Abbildung 9: Mittelwerte der Häufigkeit des Kopfhebens bei den Experimenten zur Elternerkennung in den zwei Playbackphasen bekannt und unbekannt.

Abbildung 10: Zeit (in Sekunden) zwischen Playbackbeginn von bekannten und unbekannten Stimuli und Auftreten der Verhaltensweise Kopfheben.

Abbildung 11: Anzahl der Mittelwerte von Futtermanipulationen der Eltern nach den Stimuli ihrer Nachkommen und unbekannter Raben.

Abbildung 12: Verzögerung (in Sekunden) zwischen Beginn der Playbacks der bekannten und unbekannten Artgenossen und Auftreten der Reaktion „in Richtung fliegen“.

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Anzahl der extrahierten Rufe der Nachkommen (Individuum 1-9) und der Elterntiere (Elternpaare 2-5).

Tabelle 2: Auflistung der Playbackzusammenstellung für Experiment 1.

Tabelle 3: Auflistung der Playbackzusammenstellung für Experiment 2.

Tabelle 4: Auflistung der innerhalb der vier Kategorien möglichen Antworten des Individuums.

Lebenslauf

Kathrin Weigerstorfer

Schönbrunnerstraße 273/15

1120 Wien

Telefon: 0699/11050948

e-mail: k.weigerstorfer@hotmail.com



Persönliche Angaben

Geburtstag: 11. September 1987

Geburtsort: Kirchdorf an der Krems

Eltern:

Weigerstorfer Manfred, AHS-Lehrer

Weigerstorfer Ursula, geb. Sinnhuber, Volksschul- und
Hauptschul-Lehrerin

Ausbildung

09/1995 - 07/1998	Grundschule, Sipbachzell
09/1999 - 06/2006	AHS, Stiftsgymnasium Kremsmünster
seit 10/06	Diplomstudium Biologie an der Universität Wien mit Schwerpunktsetzungen Zoologie und Verhaltensbiologie

seit 10/10	Lehramtsstudium Biologie und Umweltkunde & Deutsch an der Universität Wien
------------	--

Arbeitserfahrung

2006-2010	Sommer-Ferialarbeit in der Firma Greiner Bio- One
Juli 2008	Praktikum am Forschungs- und Technologiezentrum Westküste (FTZ) in Büsum, Norddeutschland
2009-2012	Mitarbeit in Sommerakademien der Stiftung Talente an der HLSF St. Florian und HLFS Elmberg
2011, 2012	je 4 Wochen Ferialpraktikum im Zoo Schönbrunn
seit 02/2013	Geringfügige Mitarbeit im Zoo Schönbrunn (Geburtstagsparty-Team)
Sonstiges:	2 Wochen Servicemitarbeiterin in der Gastronomie

Projektpraktika an der Universität Wien

„Farb- und Formdiskrimination bei Waldrapp (*Geronticus eremita*) und Huhn (*Gallus gallus domesticus*)“, Ethologisches PP an der Konrad Lorenz Forschungsstelle (KLF) Grünau (2010) unter der Leitung von Univ.-Prof. Dr. Kurt Kotrschal

„Conflict Management in Wild Crows“ (2010), PP Lernexperimente unter der Leitung von V.-Prof. Dr. Thomas Bugnyar

„Stressbelastung des europäischen Ziesels (*Spermophilus citellus*) durch anthropogene Einflüsse“ (2011), Verhaltensphysiologisches PP unter der Leitung von Dr. Ilse Hoffman