



universität
wien

MASTERARBEIT / MASTER'S THESIS

Titel der Masterarbeit / Title of the Master's Thesis

„Soziale Interaktion weiblicher Japanmakaken
(*Macaca fuscata*) innerhalb und außerhalb deren Matrilinie“

verfasst von / submitted by
Rebecca Kastlunger BEd

angestrebter akademischer Grad / in partial fulfilment of the requirements for the degree of
Master of Education (MEd)

Wien, 2024 / Vienna 2024

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

UA 199 502 525 02

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

Masterstudium Lehramt Sek (AB)
Unterrichtsfach Biologie und Umweltbildung
Unterrichtsfach Psychologie und Philosophie

Betreut von / Supervisor:

Assoz. Prof. Mag. Dr. Bernard Wallner, Privatdoz.

Mitbetreut von / Co-Supervisor:

Dipl.-Biol. Lena Pflüger, PhD

Danksagung

Mit dieser Arbeit schließe ich ein wichtiges Kapitel meines akademischen Weges ab. In diesem Zusammenhang möchte ich meine aufrichtige Dankbarkeit gegenüber all jenen zum Ausdruck bringen, die mich während meiner Masterarbeit unterstützt und ermutigt haben. Einigen von ihnen möchte ich ganz besonders danken:

Mein vorrangiger Dank gilt meiner Betreuerin Dipl.-Biol. Lena Pflüger für ihre außerordentlich hilfreiche Unterstützung über die gesamte Dauer des Semesters hinweg. Insbesondere schätze ich ihre großzügige Aufnahme am Affenberg und ihre umfassende Einführung in die Feldarbeit mit den Japanmakaken. Ihr konstruktives, lehrreiches und detailliertes Feedback hat maßgeblich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Mein aufrichtiger Dank gilt auch Roy Hammer, der mich nicht nur beim Erlernen des Umgangs mit den Affen unterstützt hat, sondern auch bei der Analyse der Daten. Sein außergewöhnliches Engagement und Enthusiasmus für die Japanmakaken waren äußerst motivierend für mich.

Vielen Dank auch an meinen Betreuer, Prof. Dr. Bernard Wallner, für die Bewertung meiner Masterarbeit sowie insbesondere für die Einführung in die Arbeit mit Japanmakaken im Bereich der Verhaltensbiologie.

Herzlichen Dank an Svenja und Peter Gaubatz, die mir die Möglichkeit geboten haben, diese Studie mit den Affen am Affenberg Landskron durchzuführen.

Ein besonderes Lob möchte ich meinen Kolleginnen Angela Stojan und Pia Böhm aussprechen. Ihre stetige Verfügbarkeit und Unterstützung, insbesondere im Bereich der Affenerkennung, haben maßgeblich zu meinem Wohlbefinden beigetragen.

Ebenfalls gebührt ein Dank dem gesamten Team des "Affenberg Landskron", das mir die Gelegenheit geboten hat, mit den Affen zu arbeiten und ihre Verhaltensmuster zu erforschen.

Abschließend richte ich ein herzliches Dankeschön an meine Familie und meinen Partner. Ihre beständige Unterstützung während meines gesamten Studiums, ihre ermutigenden Worte und ihre stets offenen Ohren haben einen maßgeblichen Beitrag zu meinem Erfolg geleistet.

Zusammenfassung

Die vorliegende Studie untersuchte den Zusammenhang zwischen dem Alter und den sozialen Interaktionen mit sowohl verwandten als auch nicht verwandten Individuen in weiblichen Japanmakaken (*Macaca fuscata*). Es wurde eine semi-freilebende Population von Japanmakaken untersucht (Affenberg Landskron). Dabei wurden rangbedingte Unterschiede in der Stärke der sozialen Interaktionen unter geschlechtsreifen Weibchen analysiert. Dreiundneunzig weibliche Japanmakaken wurden in drei Untergruppen nach Dominanzrang (hoher, mittlerer und niedriger Rang) aufgeteilt.

Die Ergebnisse deuten darauf hin, dass die Anzahl der sozialen Partnerinnen mit zunehmendem Alter steigt. Außerdem interagieren sie mit fortschreitendem Alter häufiger mit nicht-verwandten weiblichen Individuen, während gleichzeitig die Intensität dieser sozialen Interaktionen abnimmt. In Bezug auf den sozialen Rang zeigte sich kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Anzahl der sozialen Interaktionen, sei es mit verwandten oder nicht verwandten Weibchen. Darüber hinaus konnte beobachtet werden, dass niederrangige Weibchen stärkere Beziehungen zu verwandten Japanmakaken aufbauen als ihre höherrangigen Artgenossinnen.

Abstract

The present study investigated the correlation between age and social interactions with both related and unrelated individuals in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*) living under semi-free conditions (Affenberg Landskron). Furthermore, rank-related differences in the intensity of social interactions among sexually mature females were explored. Ninety-three female Japanese macaques were categorized into three subgroups based on their dominance rank (high, medium, and low).

The results suggest that the number of social partners increases with age. Additionally, there is a growing trend of interactions with unrelated females as age advances. However, the social relationships with unrelated females tend to weaken with age. Concerning social rank, no significant correlation was observed between the number of social interactions, whether with related or unrelated females. Furthermore, the present findings also indicate that low-ranking females tend to form stronger relationships with related females than high-ranking females.

Inhaltsverzeichnis

<i>Danksagung</i>	0
<i>Zusammenfassung</i>	0
<i>Abstract</i>	0
Inhaltsverzeichnis	0
1 Einführung	1
1.1 Das Reich der Japanmakaken	1
1.1.1 Lebensraum und Morphologie	1
1.1.2 Sozialstruktur und Sexualität	2
1.1.3 Dominanzstruktur bei Japanmakaken	4
1.2 Soziale Interaktionen	4
1.2.1 Die soziale Körperpflege (<i>Grooming</i>) bei nichtmenschlichen Primaten	4
1.2.2 <i>Grooming</i> und soziale Beziehungen bei weiblichen Japanmakaken	6
1.3 Ziel und Hypothesen der eigenen Studie	11
1.3.1 Ziel und Fragestellung	11
1.3.2 Hypothesen	11
2 Methode	13
2.1 Ethische Aussage	13
2.2 Beobachtungsort und Tiere	13
2.2.1 Beobachtungsort – Affenberg Landskron	13
2.2.2 Fokustiere	14
2.3 Verhaltensbeobachtung	16
2.3.1 Beobachtungsmethode	16
2.4 Datenanalyse	18
2.4.1 Composite Sociality Index	18
2.4.2 Statistik	18
3 Ergebnisse	20
3.1 Stichprobenzusammensetzung	20
3.2 Alter und soziale Interaktionen	21
3.3 Rang und soziale Interaktionen	23
4 Diskussion	25
4.1 Conclusio	29
4.2 Ausblick	29
5 Literaturverzeichnis	31
5.1 Abbildungsverzeichnis	40
5.2 Tabellenverzeichnis	40
6 Anhang	41
6.1 Allgemeines Ethogramm – 2023	41
6.2 Rangordnung Matrilinearität	47
6.3 Gehege	48

1 Einführung

1.1 Das Reich der Japanmakaken

1.1.1 Lebensraum und Morphologie

In den letzten Jahren haben Fortschritte in der Primatologie die Ansicht gestärkt, dass nichtmenschliche Primaten uns einen Einblick in menschliches Verhalten, Biologie und Sozialität aus evolutionärer Perspektive ermöglichen (Kappeler und Silk 2009; van Schaik 2016).

Primaten dienen nicht nur als aufschlussreiches Modell, um die menschliche Evolution besser zu verstehen, sondern können auch Informationen und Einblicke in eine Vielzahl praktischer Fragen unserer Gesellschaft liefern, von der Förderung von Kooperation bis zur Prävention von Krankheitsübertragungen (Romano et al. 2016).

Derzeit existieren über 500 lebende Primatenarten (Deutsches Primatenzentrum 2017), und seit 1990 wurden insgesamt 124 neue Primatenarten identifiziert und beschrieben (Mittermeier & Rylands 2021). Makaken zählen mit 20–30 Arten zu den erfolgreichsten Primatenradiationen und weisen die weiteste geografische Verbreitung aller Taxa auf (Fleagle 2013; Thierry 2007; Thierry et al. 2004). Die Gattung *Macaca* ist Teil der Familie der Meerkatzenverwandten (*Cercopithecidae*) (Gron 2007; Hamada & Yamamoto 2010). Zu dieser Gattung gehören unter anderem Arten wie der Langschwanzmakake (*Macaca fascicularis*), der Rhesusmakake (*Macaca mulatta*) oder der Berbermakake (*Macaca sylvanus*).

Die Japanmakaken (*Macaca fuscata*), auch als Rotgesichtsmakaken bekannt (Gutleb et al. 2014), zeichnen sich während der reproduktiven Phase in den Wintermonaten durch eine ausgeprägte rötliche Färbung der haarlosen Hautpartien aus (Wallner et al. 2011). Diese Primaten sind in subtropischen oder subalpinen Laub-, Misch- und immergrünen Wäldern beheimatet (Nishikawa et al. 2014) und ihre natürliche Verbreitung erstreckt sich über drei südliche Hauptinseln Japans, nämlich Honshu, Shikoku und Kyushu, sowie einige kleinere Inseln. Unter den nichtmenschlichen Primaten sind sie weltweit in den höchsten Breitengraden verbreitet (Fooden & Aimi 2005).

Die subalpine Zone der japanischen Alpen, in der die Makaken leben (Höhenlage 1500-1600 m), stellt eine der kältesten und anspruchsvollsten Winterumgebungen dar, die von nichtmenschlichen Primaten bewohnt werden (Izumiyama 1999; Milner et al. 2021).

Die Morphologie und die Ernährung der Makaken variierten abhängig von ihrem Lebensraum. Japanmakaken in kälteren Regionen sind im Durchschnitt größer als ihre Artgenoss:innen in wärmeren Gebieten und verfügen über ein dichteres Fell (Fooden und Aimi 2005; Gron 2007).

Japanmakaken weisen einen deutlichen Sexualdimorphismus auf, bei dem die Männchen in der Regel größer und massiver sind als ihre weiblichen Artgenossinnen. Männliche Japanmakaken haben durchschnittlich ein Gewicht von 11,3kg und eine Größe von 57cm, während weibliche Japanmakaken durchschnittlich 8,4kg wiegen und eine Größe von 52,3cm aufweisen (Fooden und Aimi 2005). Darüber hinaus besitzen die Männchen im Vergleich zu den Weibchen längere Eckzähne. Die Lebenserwartung beträgt für Männchen bis zu 28 Jahre und für die Weibchen bis zu 32 Jahren (Fedigan & Pavelka 2001; Nakamichi et al. 1995).

Die Ernährung der Rotgesichtsmakaken ist teilweise abhängig von ihrem Lebensraum, und sie gelten als Omnivoren. Neben pflanzlichen Nahrungsquellen wie Früchten von Frühjahr bis Herbst (Izumiyama 2012; Nakagawa 1997) nehmen sie auch tierische Proteine in Form von Landinsekten zu sich (Tsuji et al. 2012).

Die durchschnittliche Gruppengröße beträgt 41 Individuen, kann jedoch zwischen 10 und 161 Individuen variieren (Fooden & Aimi 2005). In versorgten Gruppen sind sie in der Regel größer als in freier Wildbahn. Japanmakaken sind tagaktiv, dennoch schwankt ihre täglichen Aktivitäten sowohl mit den Jahreszeiten als auch mit dem Lebensraum (Alaasam et al. 2021; Hanya et al. 2018). In kälteren Gebieten während des Sommers und Herbsts, wenn Nahrung reichlich vorhanden ist, zeigen sie diskretere tägliche Aktivitätsmuster mit geringeren Schwankungen. Im Winter und im Frühjahr, wenn die Nahrung knapp ist, sinkt das Aktivitätsniveau, und es gibt erhebliche tägliche Variationen (Hanya et al. 2018; Yotsumoto 1976).

1.1.2 Sozialstruktur und Sexualität

Japanmakaken zählen zusammen mit den Rhesusmakaken und den Langschwanzmakaken zu den als despotisch-nepotistisch eingestuften Arten innerhalb der Gattung *Macaca* (Thierry 2000). In dieser Hierarchie wird die Position der meisten Weibchen maßgeblich durch die mütterliche Abstammung eines Individuums bestimmt. Als semiterrestrische Primaten bilden Japanmakaken mehrmännliche und mehrweibliche Gruppen (Thierry 2007; Yamagiwa 2010). Die Gebiete, in denen diese Gruppen leben, überlappen sich oft mit den Nachbargruppen.

Weibliche Japanmakaken bleiben ein Leben lang bei ihren Geburtsgruppen, während die geschlechtsreifen Männchen auswandern (Fukuda 2004). Indem die Weibchen dauerhafte Beziehungen zu ihren Verwandten aufbauen, die Matrilinearitäten bilden, gelingt es ihnen ein Zusammenleben von mehreren Generationen in derselben Gruppe zu führen. Während sich der Dominanzstatus der Männchen im Laufe ihres Lebens aufgrund von Veränderungen in ihren Wettbewerbsfähigkeiten ändert, bleiben die Positionen der Weibchen in den Hierarchien aufgrund von verwandschaftsbasierten Allianzen recht stabil (Koyama 1967; Thierry 2007). Somit sind alle Mitglieder einer bestimmten Matrilinearität höher eingestuft als alle Mitglieder einer niedriger eingestuften Matrilinearität. Durchschnittlich beträgt die Gruppenzusammensetzung etwa 18% geschlechtsreife Männchen (≥ 4.5 Jahre), 32% geschlechtsreife Weibchen (≥ 3.5 Jahre), 35% Jugendliche (> 1 Jahr aber $< 3.5/4.5$ Jahre) und 15% Säuglinge (< 1 Jahr) (Fooden & Aimi 2005; Takahata 1980). Die Männchen wandern in der Regel im Alter von fünf oder sechs Jahren aus ihrer ursprünglichen Gruppe ab und werden somit mit einem Alter von neun Jahren sozial erwachsen (Takahata 1980). Männchen, die abgewandert sind, können jahrelang in einer neuen Gruppe verweilen oder kehren zur Ursprungsgruppe zurück (Fukuda 1982).

Japanmakaken durchlaufen einen saisonalen Fortpflanzungszyklus, bei dem die sexuelle Aktivität hauptsächlich von Herbst bis zum Sommer auftritt. Dabei gehen sie Kurzzeitbeziehungen, die auch als *consortships* bekannt sind, ein (Manson 1997). Die Anzahl der Partner:innen und die Dauer der Partner:innenschaften variieren sowohl zwischen verschiedenen Makakenarten (Dixon 2012) als auch zwischen Individuen derselben Art. Einige Weibchen wechseln ihre Partner:innen mehrmals am Tag, während andere mehrere Tage lang bei einem:r bevorzugten Partner:in bleiben oder sogar mehrmals während einer Paarungszeit mit demselben:derselben Partner:in zusammenkommen (Takahata et al. 2002).

Die Hauptgeburtszeit erstreckt sich vom Frühling bis zum Sommer, wobei es in seltenen Fällen zu Geburten auch im Spätsommer kommen kann (Wallner et al. 2011). Während der Paarungszeit verwenden geschlechtsreife Weibchen verschiedene visuelle Signale, um ihre Attraktivität zu signalisieren. Insbesondere die Rötung der nackten Gesichtshaut, der Brustwarzen und der Hinterhand spielt dabei eine zentrale Rolle (Anderson und Bielert 1994; Wallner et al. 2011). Zudem konnten Pflüger et al. (2014) feststellen, dass sexuell aktive männliche Japanmakaken Farbpräferenzen ausdrücken, wenn sie mit weiblichen Gesichtsbildern konfrontiert werden. Dies äußert sich in einer längeren Aufmerksamkeit und verstärktem Annäherungsverhalten seitens der Männchen. Des Weiteren lösen Farbkontraste auch bei den männlichen Makaken eine selektive Orientierung zu einem intensiv gefärbten

Gesicht aus. Dabei wurde deutlich, dass die rote Farbsättigung eine herausragende Rolle spielt, um anhaltendes Interesse seitens der Männchen zu wecken.

Letztlich ist es das Weibchen, das die Entscheidung trifft, ob es zur Paarung kommt oder nicht (Gartland et al. 2021; Soltis et al. 1997).

1.1.3 Dominanzstruktur bei Japanmakaken

Japanmakaken gelten als eine der despotisch-nepotistischsten Arten innerhalb der Gattung *Macaca* (Thierry 2000). Die hierarchische Position der meisten Weibchen wird durch die mütterliche Abstammung eines Individuums bestimmt.

Die soziale Struktur der männlichen Japanmakaken ist hingegen von einer klaren Rangordnung geprägt, in der ein Alphamännchen die Spitze einnimmt und seinen Status in der Regel durch den Tod oder Verlust eines vorherigen Alpha-Männchens erlangt (Pflüger et al. 2021).

Diese Rangordnung lässt sich nicht allein durch die Anzahl von Angriffen bestimmen, da der Rang nicht zwangsläufig mit der Aggressivität korreliert (Eaton 1976). Vielmehr basiert sie auf dem Respekt, den das Alpha-Männchen von sowohl anderen Männchen als auch den Weibchen erhält (Eaton 1976). Zusätzlich trägt die Beziehung zwischen dominanten Männchen und dominanten Weibchen zur Stabilität der männlichen Hierarchie bei (Gartland et al. 2021; Kutsukake & Hasegawa 2005; Nakamichi et al. 1995). Im Gegensatz dazu herrscht bei den weiblichen Japanmakaken eine stabile Rangordnung, da die weiblichen Nachkommen in der Regel einen ähnlichen Rang wie ihre Mutter einnehmen (Chapais 1988; Wolfe 1984). Die Jüngere unter den weiblichen Geschwistern hat in der Regel den höchsten Rang (Gartland et al. 2021; Koyama 1967). Letztlich zeigt sich ein ausgeprägter Zusammenhalt innerhalb höherrangiger Matrilinearitäten, was zu geclusterten Hierarchien beiträgt und den Gesamtzusammenhalt der Gruppe stärkt (Koyama 2003; Kutsukake 2000).

1.2 Soziale Interaktionen

1.2.1 Die soziale Körperpflege (*Grooming*) bei nichtmenschlichen Primaten

Bei nichtmenschlichen Primaten ist die soziale Körperpflege die häufigste Form des affiliativen Verhaltens (Goosen 1987). Es wurden verschiedene Erklärungen für ihre Funktion vorgeschlagen. So könnte sie beispielsweise dazu dienen, Ektoparasiten zu entfernen (Boccia 1983; McKenna 1978), soziale Bindungen zu entwickeln und zu erhalten (Hutchins & Barash 1976; McKenna 1978), Spannungen abzubauen (Terry 1970) und Beziehungen nach Konflikten wiederherzustellen (Muroyama 1991). Folglich trägt die soziale Körperpflege nicht nur zur

sozialen Dynamik der Gruppe bei, sondern spielt auch eine entscheidende Rolle bei der Pflege sozialer Beziehungen und der Förderung der Harmonie innerhalb der Gruppe.

Weiterhin stellt die soziale Körperpflege, im Folgenden als "Grooming" bezeichnet, eine klar messbare Verhaltensweise dar und wird am häufigsten verwendet, um den Grad der Zugehörigkeit zwischen Paaren von Individuen zu bestimmen. Da *Grooming* bis zu 20 % des täglichen Zeitbudgets beanspruchen kann und trotz anderer Anforderungen (z.B. Nahrungssuche) aufrechterhalten wird, deutet darauf hin, dass es eine große biologische Bedeutung für die beteiligten Tiere hat (Henazi & Barrett 1999; Sussman et al. 2011).

Grooming wird entweder als Mittel zur Bindung von Individuen betrachtet oder als "Tauschmittel", die Individuen gegen andere Leistungen eintauschen. Beide Sichtweisen verfolgen das Ziel, die Koalitionsunterstützung bei konkurrierenden Interaktionen sicherzustellen (Dunbar 2018; Dunbar & Sharman 1984; Seyfarth 1977).

Demnach wird angenommen, dass die in *Grooming* investierte Zeit genutzt werden kann, um die Stärke der Beziehung zu messen. Es wird auch als Mittel herangezogen, um die Wahrscheinlichkeit zukünftiger Unterstützung durch die Koalition einzuschätzen. Henazi und Barrett (1999) gehen davon aus, dass *Grooming* direkt gegen koalitionäre Unterstützung in einer reziproken Weise ausgetauscht wird. In diesem Fall werden die Vorteile des *Groomings* (Entfernung von Parasiten [Boccia 1983; McKenna 1978], Produktion von Endorphinen [Keverne et al. 1989]) gegen den Vorteil der Unterstützung während der Wettbewerbsinteraktion eingetauscht. Folglich wird eine direkte Beziehung zwischen der aufgewandten Zeit für das *Grooming* und dem Umfang der Unterstützung, die ein Individuum erhalten würde, postuliert (Henazi und Barrett 1999).

Verschiedene Theorien wurden vorgeschlagen, um die beobachteten Muster des *Grooming* zu erklären. Eine Erklärung beruht auf dem Konzept des *reziproken Altruismus* (Schino et al. 2007; Trivers 1971). Diese Theorie geht davon aus, dass ein:e *Groomer:in* eine:n Partner:in bevorzugt, bei dem die Wahrscheinlichkeit besteht, dass er:sie die soziale Körperpflege erwidert. Der reziproke Altruismus soll zu einem gegenseitigen *Grooming* führen, bei dem das *Grooming* auf Gegenseitigkeit beruht. Des Weiteren wurde das Konzept des Altruismus durch die sogenannte *biologische Markttheorie* (Biological Market Theory [BMT]) (Anza et al. 2021; Noë & Hammerstein 1995) erweitert, welche es den Individuen ermöglicht, das *Grooming* nicht nur auf Gegenseitigkeit zu basieren, sondern auch gegen andere Vorteile einzusetzen. Folglich betrachtet die biologische Markttheorie (BMT) die Kooperation zwischen

nichtmenschlichen Primaten als einen gegenseitig vorteilhaften „Austausch von Gütern“, vergleichbar mit den Interaktionen auf menschlichen Wirtschaftsmärkten (Noë & Hammerstein 1995). Dabei ist es wichtig, dass die „Ware“ monopolisierbar ist und nicht durch Gewalt erlangt werden kann. Deswegen entwickeln Individuen alternative Strategien, um Konflikte zu vermeiden und Zugang zur erwünschten „Ware“ zu erhalten (Lewis 2002).

Diese Vorteile, die vor allem von höherrangigen Individuen erbracht werden (bsp. Nahrungstoleranz oder geringere Aggression), können das häufig beobachtete Muster des *Grooming* in der sozialen Hierarchie erklären (Henazi & Barrett 1999; Seyfarth 1977).

Entgegen etablierten Annahmen über das *Grooming*, bei der das aktive Tier Kosten in Form von Zeit und Energie aufbringt, während der Empfänger davon profitiert, deuten neuere Überlegungen darauf hin, dass diese soziale Interaktion nicht nur altruistisch ist, sondern durch verschiedene Faktoren beeinflusst wird (Henazi & Barrett 1999). Die Zeit und die Energie, die in das *Grooming* investiert werden, könnten somit alternativ für die Partnersuche oder die Nahrungssuche genutzt werden. Daher wird erwartet, dass Individuen bevorzugt Partner:innen *groomen*, die bestimmte Vorteile bieten, wie zum Beispiel Paarungspartner:innen oder hochrangige Individuen, die möglicherweise bei Wettbewerbsinteraktionen Unterstützung bieten können (Roubová et al. 2015).

Eine auf der Theorie der *Verwandtenselektion* (Charnov 1977; Hamilton 1964) basierende Erklärung würde beispielsweise vorhersagen, dass Individuen ihre eigenen Verwandten gegenüber Nicht-Verwandten bevorzugen, um ihre indirekte Fitness zu steigern. Trotzdem zeigen Studien (Schino & Aureli 2010; West et al. 2007), dass die Verwandtschaft allein nicht ausreicht, um die Verteilung des *Grooming* innerhalb von Primatengruppen zu erklären.

1.2.2 *Grooming* und soziale Beziehungen bei weiblichen Japanmakaken

Weibliche Primaten sind in der Lage, starke und langfristige affiliative Beziehungen aufzubauen (Nakamichi & Yamada 2007; Seyfarth et al. 2014). Diese Beziehungen stehen in Verbindung mit einer erhöhten individuellen Fitness (Schino & Aureli 2010), einschließlich einer gesteigerten Langlebigkeit (Silk et al. 2010b).

Darüber hinaus wurde mehrmals berichtet (Nakamichi & Yamada 2007; Seyfarth et al. 2014; Silk 2009; Widdig et al. 2001), dass affiliative Beziehungen zwischen Weibchen und Männchen von mehreren Faktoren beeinflusst werden, wie zum einen die mütterliche und väterliche Verwandtschaft (De Moor et al. 2020; Nakamichi 2003; Silk 2009) und zum anderen Alter und Rang (Nakamichi 2003; Nakamichi & Yamada 2007; Silk et al. 2010a; Widdig et al. 2001).

Die Vielschichtigkeit dieser sozialen Beziehungen lenkt den Fokus auf die zentrale Bedeutung sozialer Körperpflege in Primatengesellschaften, die maßgeblich zum sozialen Zusammenhalt der Gruppe beiträgt (Henzi et al. 1997; Silk et al. 2009; Silk et al. 2010). In diesem Zusammenhang passt sich das *Grooming*-Verhalten der Primaten flexibel an die Gruppengröße und -zusammensetzung an. Es wurde festgestellt, dass Primaten ihre *Grooming*-Aktivität mit der Gruppengröße erhöhen, bis ökologische Anforderungen oder kognitive Zwänge sie zu einem Kompromiss zwingen (Lehmann et al. 2007).

Die Erkenntnisse von Silk et al. (2006) unterstreichen, dass starke soziale Bindungen, insbesondere durch die soziale Körperpflege, eine bedeutende Rolle im Leben von Weibchen spielen. Sowohl bei Japanmakaken als auch bei Rhesusmakaken findet mehr als die Hälfte der *Grooming*-Einheiten in Gruppen unter Verwandten statt (Nakamichi 2003). Dabei sind Mutter-Tochter *Grooming*-Einheiten am häufigsten zu beobachten (Fujimoto & Takeshita 2007; Nakamichi & Shizawa 2003; Abbildung 1).

Es wurde in Gruppen einiger Pavianarten (*Papio* sp.) sowie bei Japanmakaken beobachtet, dass über die Hälfte der erwachsenen Weibchen in einer Gruppe mehr als die Hälfte ihrer *Grooming*-Interaktionen mit einem bestimmten Individuum teilte. Interessanterweise waren die meisten dieser bevorzugten *Grooming*-Partnerinnen in der Regel eng verwandte Weibchen. Trotz einer potenziell steigenden Anzahl verfügbarer weiblicher Gruppenmitglieder zeigt sich, dass die Anzahl der individuellen weiblichen *Grooming*-Partnerinnen nicht proportional zunimmt. Dies legt nahe, dass es offenbar eine Obergrenze für die Anzahl der Individuen gibt, mit denen jedes Weibchen *Grooming*-Beziehungen unterhalten kann (Henzi et al. 1997; Nakamichi & Shizawa 2003). Auch unter einer begrenzten Anzahl von *Grooming*-Partnerinnen stellen eng verwandte Weibchen die häufigsten *Grooming*-Partnerinnen eines Individuums dar. Demnach ist die Anzahl der *Grooming*-Einheiten zwischen nicht verwandten Partnerinnen in der Regel gering. Angesichts dessen sollten nicht verwandte *Grooming*-Partnerinnen als bedeutend betrachtet werden (Nakamichi & Yamada 2007).



Abbildung 1 Groomig zwischen fünf Generationen einer mütterlichen Verwandtschaftslinie.
©Rebecca Kastlunger

Ausgehend von de Waal und Luttrell (1986) Ähnlichkeitsprinzip, neigen weibliche Affen dazu, Bindungen mit Artgenoss:innen einzugehen, die ihnen in Bezug auf Alter und Dominanzrang sowie Verwandtschaft ähnlich sind.

Seyfarth's (1977) einflussreiches und stark umstrittenes „Model of Female Grooming“ (de Waal & Luttrell 1986; Sambrook et al. 1995; Silk 1982), welches den Einfluss des Dominanzranges auf *Grooming*-Beziehungen in Primatengruppen zu erklären versucht geht davon aus, dass dominante Weibchen als *Grooming*-Partnerinnen attraktiver sind und eine bessere Koalitionsunterstützung bieten. Infolgedessen streben rangniedrigere Weibchen das *Groomen* von ranghöheren Weibchen an, was gemäß dem Modell zu einer generellen Tendenz führen sollte, hierarchisch höhergestellte Weibchen zu *groomen*. Dennoch geht das Modell davon aus, dass aufgrund des erschwerten Zugangs zu den ranghöheren Weibchen vermehrt gleichrangige Weibchen *gegroomt* werden (Seyfarth 1977).

Insgesamt hat Seyfarth's (1977) „Model of Female Grooming“ einen erheblichen Einfluss auf die Erklärung sozialer Strukturen bei Primaten gehabt. Dennoch wurde es aufgrund der begrenzten Belege (Schino 2001) kritisch hinterfragt. Ähnlich wurde das Modell in Frage gestellt, da es nicht berücksichtigt, dass das Verhalten eines Individuums vom Verhalten anderer abhängen und beeinflusst werden kann (Henzi & Barrett 1999; Sambrook et al. 1995).

Darüber hinaus gelten neben dem Grooming auch andere spezifische Verhaltensindikatoren wie *Proximity* und *Cofeeding* als entscheidende Maßstäbe für die Beschreibung grundlegender sozialer Beziehungen zwischen Gruppenmitgliedern (Nakamichi, 1996). Hierbei wird die verbrachte Zeit in unmittelbarer Nähe zu einem anderen Individuum (1m-Radius; *Proximity*) (Nakamichi 1996; Takahata 1982) sowie das Näheverhältnis bei der Nahrungsaufnahme als Maß für die Toleranz gegenüber Nahrung (*Cofeeding*) (Belisle & Chapais 2001; Ventura et al. 2006) als bedeutsame Indikatoren für die sozialen Beziehungen innerhalb der Gruppe betrachtet (Nakamichi 1996).

In Anlehnung an Nakamichi (2003) wird angenommen, dass eine altersbedingte Veränderung im Sozialverhalten bei Japanmakaken von Dominanz und Verwandtschaft beeinflusst wird. Eine Untersuchung von Veenema et al. (2001) an Langschwanzmakaken verdeutlichte, dass Makaken im Laufe ihres Lebens vermehrt dazu neigen, ihre sozialen Interaktionen mit unbekannten Artgenoss:innen zu verringern. Dies ist auch als fortschreitendes Phänomen der sozialen Isolation bekannt (Nakamichi 1984). Bei vertrauten Individuen zeigt sich diese Neigung jedoch nicht in gleichem Maße. Diese Tendenz scheint bei rangniedrigen Weibchen noch deutlicher ausgeprägt zu sein. Die Untersuchung von Hauser und Tyrrell (1984) an Stummelschwanzmakaken (*Macaca arctoides*) und Japanmakaken lieferte ähnliche Erkenntnisse. Die Studie zeigte, dass ältere Weibchen im Vergleich zu jungen geschlechtsreifen Weibchen generell weniger aktiv waren und seltener in soziale Interaktionen verwickelt waren. In der Regel vermieden ältere Weibchen den Kontakt zu anderen Individuen oder hielten ausreichenden Abstand, um die Wahrscheinlichkeit einer Interaktion zu minimieren. Die soziale Isolation älterer Weibchen wurde dabei sowohl auf eine abnehmende Bedeutung von Sozialität als auch auf allgemeine physiologische Veränderungen zurückgeführt (Hauser & Tyrrell 1984).

Des Weiteren berichtete Kato (1999), dass ältere Weibchen mit höherem Rang tendenziell häufiger mit nicht verwandten geschlechtsreifen Weibchen interagierten im Vergleich zu ihren niederrangigen Altersgenossinnen. Ältere Weibchen mit höherem sozialen Rang konnten ihre Attraktivität in sozialen Interaktionen genauso effektiv aufrechterhalten wie jüngere hochrangige Weibchen (Kato 1999; Nakamichi 2003).

Diese Erkenntnisse verdeutlichen, dass das Altern bei sozialen Tieren einen Einfluss auf ihr Verhalten ausübt. Lane (2000) erklärte, dass die Verhaltensprozesse von nichtmenschlichen Primaten durchaus mit denen von Menschen vergleichbar sind. Insbesondere bei Makaken sind altersbedingte Verhaltensweisen festzustellen, die Parallelen zu menschlichen Verhaltensmustern aufweisen (Schino & Pinzaglia 2018). Frühere Studien legen nahe, dass

ältere wildlebende Rhesusmakaken sich auf wenige Partner:innen konzentrieren, mit denen sie intensivere Bindungen eingehen (Liao et al. 2018). Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass geschlechtsreife weibliche Rhesusmakaken mit zunehmendem Alter bewusst die Größe ihrer sozialen Netzwerke einschränken und bevorzugt Partnerinnen auswählen, die bestimmte Fitnessvorteile bieten, wie beispielsweise Verwandtschaftsbeziehungen (Siracusa 2022).

Im Hinblick auf die Auswirkungen des Alters auf die Anzahl der sozialen Partner:innen bei nichtmenschlichen Primaten zeigen zahlreiche Studien, dass Affen im Alter eine Verringerung der Anzahl ihrer Sozialpartner:innen aufweisen (Almeling et al. 2016; Schino & Pinzaglia 2018). Es wurde wiederholt nachgewiesen (Lane 2000; Schino & Pinzaglia 2018), dass der Alterungsprozess sowohl beim Menschen als auch bei nichtmenschlichen Primaten Veränderungen im Sozialverhalten hervorrufen kann. Daher könnte die Erforschung des Alterungsprozesses bei Primatenarten wertvolle Einblicke in altersbedingte Probleme beim Menschen liefern. Trotzdem bleibt der Zusammenhang zwischen Alterung und Verhaltensmustern bei nichtmenschlichen Primaten bisher unzureichend erforscht. Um diese Wissenslücke zu schließen, konzentrierte sich die vorliegende Studie auf altersbedingte Unterschiede in der sozialen Interaktion bei weiblichen Japanmakaken in einem semifreilebenden Lebensraum. Hierbei wurden sowohl die Anzahl der sozialen Partnerinnen der erwachsenen Weibchen als auch die Intensität ihrer sozialen Interaktionen betrachtet. Die Stärke der Interaktionen wurde gemäß Silk et al. (2013) durch den sogenannten *Composite Sociality Index* (CSI) gemessen (Ishizuka & Inoue 2023; Silk et al. 2006). Dieser Index, von Sapolsky (1997) entwickelt, vereint verschiedene Arten sozialer Interaktionen. Die berücksichtigten Interaktionen müssen positiv miteinander korrelieren, was bedeutet, dass sie häufig gemeinsam auftreten, und sie müssen nicht-aggressive Interaktionen sein. Die Messgröße berücksichtigt auch die Verhältnisse oder Proportionen dieser Interaktionen im Vergleich zu anderen Verhaltensweisen. Ursprünglich wurde der CSI entwickelt, um den Grad der sozialen Integration von Individuen zu messen. In einem späteren Zeitpunkt wurde er modifiziert, um die Stärke dyadischer affiliativer Beziehungen zu quantifizieren.

1.3 Ziel und Hypothesen der eigenen Studie

1.3.1 Ziel und Fragestellung

Angesichts der begrenzten Forschung zu altersbedingten Unterschieden in der sozialen Interaktion bei weiblichen Japanmakaken, besteht ein Bedarf darin zu ermitteln, mit welchen Artgenossinnen geschlechtsreife Weibchen in Abhängigkeit von ihrem Alter vermehrt interagieren und wie intensiv dies geschieht. Dies könnte dazu beitragen, das fortschreitende Phänomen der sozialen Isolation im Zusammenhang mit zunehmendem Alter besser zu verstehen (Nakamichi 1984). Ziel dieser Studie war die Analyse der Verbindung zwischen Dominanzrang und Verwandtschaft, um die altersbedingten Unterschiede im sozialen Verhalten weiblicher Japanmakaken umfassender zu erfassen.

Die Fragestellung bezieht sich darauf, ob ältere weibliche Japanmakaken ähnlich intensive soziale Kontakte wie ihre jüngeren Artgenossinnen pflegen und ob ranghohe Weibchen vermehrt Interaktionen mit verschiedenen sozialen Partnerinnen zeigen im Vergleich zu ihren rangniedrigeren Artgenossinnen. Es wurde angenommen, dass es Unterschiede in der sozialen Interaktion zwischen jungen und älteren weiblichen Japanmakaken gibt, insbesondere in Bezug auf ihre Interaktionen mit verwandten und nicht verwandten Tieren. Außerdem ging man davon aus, dass sich Unterschiede in der Rangordnung bezüglich der Stärke der sozialen Interaktion ergeben.

1.3.2 Hypothesen

H1: Es gibt einen negativen Zusammenhang zwischen dem Alter und Rang der weiblichen Japanmakaken und der sozialen Interaktion.

Es wird folglich angenommen, dass eine altersbedingte Veränderung im Sozialverhalten bei Japanmakaken Weibchen von Dominanz (Nakamichi 2003) und Alter (Hauser & Tyrrell 1984; Zhang et al. 2023) beeinflusst wird.

H2: Es gibt einen negativen Zusammenhang zwischen dem Alter weiblicher Japanmakaken und deren Anzahl an sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Artgenossinnen.

Makaken zeigen im Verlauf ihres Lebens tendenziell eine zunehmende Zurückhaltung in ihren sozialen Interaktionen mit unbekannten Artgenoss:innen. Im Gegensatz dazu ist diese Neigung

bei vertrauten Individuen nicht in gleicher Weise ausgeprägt (Nakamichi 2003; Roubová et al. 2015; Veenema et al. 2001).

H3: Weibliche Japanmakaken aus niederrangen Linien interagieren stärker mit verwandten Tieren als weibliche Japanmakaken aus höherrangigen Linien.

Weibliche Japanmakaken fokussieren ihre Interaktion mit steigendem Alter vermehrt auf verwandte Artgenossinnen, wenn sie mit anderen Weibchen interagieren. Diese Tendenz scheint bei rangniedrigen Weibchen noch ausgeprägter zu sein. Zusätzlich konnte gezeigt werden, dass ältere Weibchen mit höherem Rang ihre soziale Attraktivität ebenso gut bewahren können wie jüngere hochrangige Weibchen (Kato 1999; Nakamichi 2003).

2 Methode

2.1 Ethische Aussage

Diese Forschung basiert auf rein nichtinvasiven Verhaltensbeobachtungen und hielt sich an die gesetzlichen Anforderungen Österreichs und an die Prinzipien der American Society of Primatologists für die ethische Behandlung nichtmenschlicher Primaten (siehe <https://www.asp.org/society/resolutions/EthicalTreatmentOfNonHumanPrimates.cfm>).

2.2 Beobachtungsort und Tiere

2.2.1 Beobachtungsort – Affenberg Landskron

Im August 1996 wurden 38 Japanmakaken von der freilebenden Minoo-H-Gruppe in der Nähe von Minoo City, Präfektur Osaka, Japan (GPS: 34.6937° 135.50216°), nach Landskron, Kärnten, Südösterreich (GPS: 46.6439014° 13.8994263°), verlegt (Kawamura 1958; Pflüger et al. 2021). Ursprünglich bestand die Gruppe aus 23 Weibchen unterschiedlichen Alters und 15 Männchen, die nicht älter als 4 Jahre waren. In den darauffolgenden Jahren, bis zum Jahre 2023, wuchs die Gruppengröße auf 184 Individuen an. Die ursprünglichen 38 Japanmakaken wurden nach einer 12-tägigen Quarantäne für medizinische Untersuchungen in ein vier Hektar großes Gehege mit Naturwald entlassen, das von einem elektrischen Zaun umgeben war. Im Jahr 1997 wurde das Gelände offiziell, als der touristische Affenpark Affenberg Landskron eröffnet (Gutleb et al. 2014; Pflüger et al. 2019; Pflüger et al. 2021).

Das Affengehege besteht aus einem natürlichen Mischwald mit Laub- und Nadelbäumen, Büschen, Gras, einem kleinen Bach und einem Teich. Für die Beschreibung wird das Gehege in einem zentralen Bereich (sieben C-Bereiche) und einem peripheren Bereich (sechs P-Bereiche) unterteilt (Hammer et al. 2023; siehe Anhang). In dieser natürlichen Umgebung haben die Affen die Möglichkeit, sich frei von Einschränkungen zu ernähren. Um die Umwelt vor übermäßiger Nahrungsaufnahme zu schützen, werden die Affen das ganze Jahr über täglich mit regionalen Gemüse- (hauptsächlich Karotten und Kartoffeln), Obst- (hauptsächlich Äpfel) und Weizenvorräten versorgt. Die tägliche Futterverteilung erfolgt im Sommer zweimal am Tag (um 9 Uhr und um 18 Uhr) und im Winter ausschließlich am Vormittag über eine große Fläche im Gehege (Pflüger et al. 2021). Um das Wachstum der Gruppe zu kontrollieren, wurde bei bestimmten Weibchen seit dem Jahr 2000 eine Tuballigatur durchgeführt.

Die Affenberg Zoobetriebsgesellschaft strebt zudem an, Eingriffe in die Population auf ein Minimum zu beschränken, und sämtliche wissenschaftliche Arbeiten an der Population werden

auf nichtinvasive Weise durchgeführt (Pflüger et al. 2021).

Die Affenberg Zoobetriebsgesellschaft mbH Landskron öffnet von April bis Oktober für Besucher. Während dieser Monate ist der Zugang zum Lebensraum ausschließlich im Rahmen beaufsichtigter Führungen gestattet, bei denen jegliche Form von Fütterung, Berührung oder Interaktion mit den Affen untersagt ist. Ein Drittel des Habitats ist öffentlich, zugänglich, um den Besuchern Einblick zu gewährleisten, während der übrige Bereich den Affen genügend Raum bietet, um Interaktionen mit den Besuchern zu vermeiden (Pflüger et al. 2019; Pflüger et al. 2021).

2.2.2 Fokustiere

Gemäß den Erkenntnissen von Pflüger et al. (2021) zeigte das jährliche sozionomische Geschlechterverhältnis (SSR) im untersuchten Zeitraum eine Spanne von 12,5 bis 84,38 (Mittel $\pm$ SD = 63,08 $\pm$ 19,69). Über die Jahre hinweg setzte sich die Gruppenzusammensetzung durchschnittlich aus 41,61% sexuell reifen Weibchen ($\geq$ 3,5 Jahre), 26,44% sexuell reifen Männchen ($\geq$ 4,5 Jahre) und 31,95% subadulte Individuen zusammen.

Zu Beginn dieser Studie (2023, Oktober 12) zählte die Gruppe insgesamt 184 Individuen. Diese umfasste 73 geschlechtsreife Weibchen ($\geq$ 3,5 Jahre), davon 5 adoleszente Weibchen (3,5–4,5 Jahre); 63 geschlechtsreife Männchen ($\geq$ 4,5), davon 27 adoleszente Männchen (4,5–9,5 Jahre), sowie 45 Juvenile ($>$ 1 Jahr, aber $<$ 3,5/4,5 Jahre) und 10 Neugeborene ($<$ 1 Jahr), die im Jahr 2023 geboren wurden (Nishida 1966; Sugiyama 1976).

Die aktuelle Population am Affenberg besteht aus insgesamt 11 intakten Matrilinearitäten (Pflüger et al. 2021). Für diese spezifische Untersuchung wurden sechs Matrilinearitäten ausgewählt, die jeweils verschiedenen Rangordnungen angehören: zwei hochrangige Familien („Pauline-Linie“ und „Maridi-Linie“), zwei mittelmäßig rangige („Nicky-Linie“ und „Sissy-Linie“) sowie zwei niederangige Familien („Amanda-Linie“ und „Ines-Linie“). Die Mitgliederzahl in den Matrilinearitäten variiert zwischen 2 („Maridi-Linie“) und 11 („Nicky-Linie“) weiblichen Individuen.

Unter den 73 geschlechtsreifen, semi-frei gehaltenen weiblichen Japanmakaken wurden 39 als Fokustiere für die Studie ausgewählt (Tabelle 1). Diese wurden nach einem zweiwöchigen Training anhand von Gesichtsmarkmalen und andere Eigenschaften individuell identifiziert. Durchschnittlich waren die beobachteten Weibchen 13 Jahre alt (Mittel $\pm$ SD = 13 $\pm$ 5,89), wobei die jüngsten Weibchen ein Alter von vier Jahren aufwiesen. Das älteste Fokustier

namens „Amanda“ war 31 Jahre alt und gehörte noch zur japanischen Stammesgruppe Minoo-H-Gruppe, die 1996 nach Österreich übersiedelt wurde.

Tabelle 1 Fokustiere. 39 geschlechtsreife weibliche Japanmakaken (*Macaca fuscata*).

Name	Geburtsdatum	Derzeitiges Alter	Rangnummer nach Pflüger et al. 2021
Alice	28.03.09	14	7
Amanda	01.01.93	31	10
Amy	18.04.14	9	11
Barbara	08.04.00	23	1
Bumbum	27.05.02	21	2
Chanel	14.05.09	14	6
Clara	07.07.17	6	10
Ellen	27.04.17	6	6
Eva	19.05.12	11	11
Florentine	21.04.09	14	11
Friderike	27.05.06	17	6
Grace	01.05.15	8	11
Greta	16.05.15	8	6
Heidi	11.05.07	16	1
Hilde	08.05.06	17	7
Hildegard	22.05.17	6	11
Ilvy	21.04.07	16	6
Ingeborg	13.06.18	6	7
Iris	06.05.01	22	1
Janis	19.04.14	9	7
Jessy	09.05.10	13	1
Kate	15.04.11	12	1
Kurt	22.04.14	9	1
Lucy	25.04.13	10	6
Marianne	19.05.04	19	1
Marlene	01.05.15	8	6
Marylin	16.05.14	9	1
Maya	03.05.07	16	10
Montana	18.05.10	13	1
Nilsgerlos	26.05.02	21	6
Osaka	21.04.19	4	10
Pippi	04.04.16	7	2
Rosalind	28.05.17	6	11
Sailormoon	03.05.16	7	6
Suzana	22.04.10	13	6
Uschi	06.04.12	11	7
Zarah	19.04.15	8	7
Zoey	24.04.11	12	6

2.3 Verhaltensbeobachtung

2.3.1 Beobachtungsmethode

Es wurden zwischen dem 12. Oktober 2023 und dem 5. Dezember 2023 Verhaltensdaten von 23 geschlechtsreifen Weibchen gesammelt. Als Beobachtungsmethode wurde die Fokustiermethode (Martin & Bateson 2007) verwendet. Laut Silk et al. (2013) sind Fokustier-Daten, bei denen ein einzelnes Individuum für eine vorher festgelegte Zeitspanne beobachtet wird und das Verhalten kontinuierlich überwacht wird, besonders nützlich für die Untersuchung von Dyadenbeziehungen.

In der vorliegenden Studie wurden pro Fokustier 278,2–300 Beobachtungsminuten erhoben. Dies ergibt eine Summe von insgesamt 6558,66 Beobachtungsminuten. Es ist wichtig zu betonen, dass während der gesamten Datenaufnahmeperiode keine Fokustiere verstorben sind oder aus der Studie entfernt wurden.

Es wurden 20-minütige Fokustier-Einheiten durchgeführt. Pro Tag wurden ungefähr 10–12 Individuen beobachtet, und die Reihenfolge der Beobachtungen wurde zufällig gewählt. Dadurch wurde sichergestellt, dass jedes Individuum maximal einmal pro Tag zu verschiedenen Tageszeiten (Vormittag bis 12:00 Uhr und Nachmittag ab 12:00 Uhr) beobachtet wurde.

Mit der Fokustiermethode wurden Verhaltensvariablen des allgemeinen Ethogramms der Affenberg Research Station (Universität Wien) erhoben und analysiert (siehe Anhang).

2.3.2 Variablen

Soziale Interaktion

Die Stärke der sozialen Interaktionen unter den weiblichen Individuen wurde in dieser Untersuchung durch die Berechnung des CSI erfasst (Silk et al. 2006). Hierfür wurden die Variablen Nähe (*proximity*), soziale Körperpflege (*grooming*) und Näheverhältnis bei der Nahrungsaufnahme (*cofeeding*) gemäß dem Ethogramm in Tabelle 2 verwendet. Diese spezifischen Verhaltensweisen wurden herangezogen, um den CSI zu ermitteln, der als Maß für die Gesamtstärke der sozialen Interaktionen dient.

Tabelle 2 Definitionen der Verhaltenskategorien für die Berechnung des Composite Sociality Index (CSI).
Allgemeines Ethogramm – Affenberg Research Station (Universität Wien).

Verhaltenskategorie	Definition
Proximity	Focal is within 1 meter of another individual and is not passing by.
Grooming	Focal touches and strokes another individual's fur with one or both hands, accompanied by periodic hand contact with its own mouth. Focal plays close attention to the recipient's fur.
Cofeed	Focal is feeding/ foraging with another feeding/foraging individual while being within 1 meter from each other.

Rangordnung

Gemäß Pflüger et al. (2021) lagen aus früheren Studien keine Informationen zum sozialen Rang der Weibchen vor. Daher erfolgte eine grobe Klassifizierung des matrilinearen Rangs in Abstimmung mit erfahrenen Student:innen, die im Winter 2019/2020 Verhaltensbeobachtungen durchführten, sowie langjährigen Mitarbeiter:innen des Affenberg Zoobetriebsgesellschaft Landskron. Die geschätzte Rangfolge der weiblichen Matrilinien erstreckt sich von 1 (ranghöchste Matriline, „Esther-Linie“) bis 17 (niedrigste Matriline, „Tanja-Linie“) (siehe Anhang Matrilinien Affenberg) (Pflüger et al., 2021).

Alter

In dieser Studie wurden ausschließlich geschlechtsreife Weibchen ($\geq 3,5$ Jahre) beobachtet (siehe Tabelle 1). Die ältesten hochrangigen und niedrigrangigen Weibchen waren 23 bzw. 31 Jahre alt.

2.4 Datenanalyse

2.4.1 Composite Sociality Index

Die zugrunde liegende Formel für den CSI lautet wie folgt:

$$CSI: \frac{\left(\frac{PA \rightarrow PB}{OTA + OTB} \right) \frac{Px}{P_x} + \left(\frac{GA \rightarrow GB}{OTA + OTB} \right) \frac{Gx}{G_x} + \left(\frac{CA \rightarrow CB}{OTA + OTB} \right) \frac{Cx}{C_x}}{3}$$

$P_A \rightarrow B$: Dauer des Aufenthalts in der Nähe (*proximity*) von A $\rightarrow$ B

$G_A \rightarrow B$: Dauer des *Groomings* von A $\rightarrow$ B

$C_A \rightarrow B$: Dauer des *Co-Feeding* von A $\rightarrow$ B

OTA : Beobachtungszeit A (*observation time A*)

OTB : Beobachtungszeit B (*observation time B*)

P_x : Mittlerer Anteil der Dauer in der Nähe aller Dyaden
(*mean proportion of duration in proximity of all dyades*)

G_x : Mittlerer Anteil der Dauer des Groomings aller Dyaden
(*mean proportion of grooming duration of all dyades*)

C_x : Mittlerer Anteil der Dauer des Co-Feeding aller Dyaden
(*mean proportion of duration of co-feeding for all dyads*)

Ein hoher CSI-Wert deutet darauf hin, dass Dyaden (Paare von Individuen) in ihrer Gruppe häufigere und/oder längere affiliative Interaktionen aufweisen als der Durchschnitt. Im Gegensatz dazu stehen niedrige Werte für Dyaden, die weniger häufige und/oder kürzere affiliative Interaktionen haben als der Durchschnitt in ihrer Gruppe. Ein hoher CSI-Wert spiegelt somit eine stärkere soziale Beziehung zwischen den beiden Individuen wider (Silk et al. 2013).

2.4.2 Statistik

Alle Daten wurden handschriftlich erhoben und anschließend im Tabellenkalkulationsprogramm Excel von Microsoft Office 365 ProPlus übertragen, sowie den CSI berechnet. Für weiterführende statistische Auswertungen wurde die Statistiksoftware R

(Version 3.6.1; R Core Team, 2023) verwendet.

Ansichts der metrisch skalierten Variablen Alter und sozialer Interaktionen wurde eine Pearson-Korrelation durchgeführt, um mögliche Zusammenhänge zwischen dem Alter und der Anzahl der sozialen Interaktionspartnerinnen zu analysieren. Die Spearman-Korrelation wurde hingegen genutzt, um die Beziehung zwischen dem sozialen Rang der Individuen und der Anzahl sozialer Interaktion zu untersuchen. Die Stärke der vorhandenen Beziehungen wurde anhand des CSI gemessen und in Relation zum Alter sowie dem sozialen Rang gesetzt. Aufgrund der Nichtnormalverteilung der CSI-Daten ($p < 2,2e-16$), des sozialen Ranges ($p = 0,0002672$) und des Alters ($p = 0,01789$) wurde die Kruskal-Wallis-ANOVA durchgeführt. Ziel dieser Analyse war es, mögliche Unterschiede zwischen rangniedrigeren und ranghohen Weibchen hinsichtlich ihrer sozialen Aktivität mit verwandten oder nicht-verwandten weiblichen Japanmakaken zu testen. Wenn signifikante Effekte gefunden wurden, wurden Post-hoc-Tests (Mann-Whitney U-Test) durchgeführt. Das Signifikanzniveau wurde mit $p \leq 0,05$ festgelegt.

3 Ergebnisse

3.1 Stichprobenzusammensetzung

Die vorliegende Untersuchung richtete ihren Fokus auf 39 geschlechtsreife weibliche Japanmakaken, die semi-frei leben und damit etwa die Hälfte der Gesamtpopulation von 73 weiblichen Individuen repräsentieren. Die ausgewählten Individuen stammen aus sechs unterschiedlichen Matrilinearitäten, die jeweils verschiedene Rangordnungen innerhalb der Hierarchie der Gruppe angehören, wie in Abbildung 2A dargestellt. Diese Matrilinearitäten weisen eine variable Anzahl von Mitgliedern auf, reichend von 2 bis 11 weiblichen Individuen. Die Altersspanne reicht von vier bis 31 Jahren und kann als repräsentativ betrachtet werden (Abb. 2B).

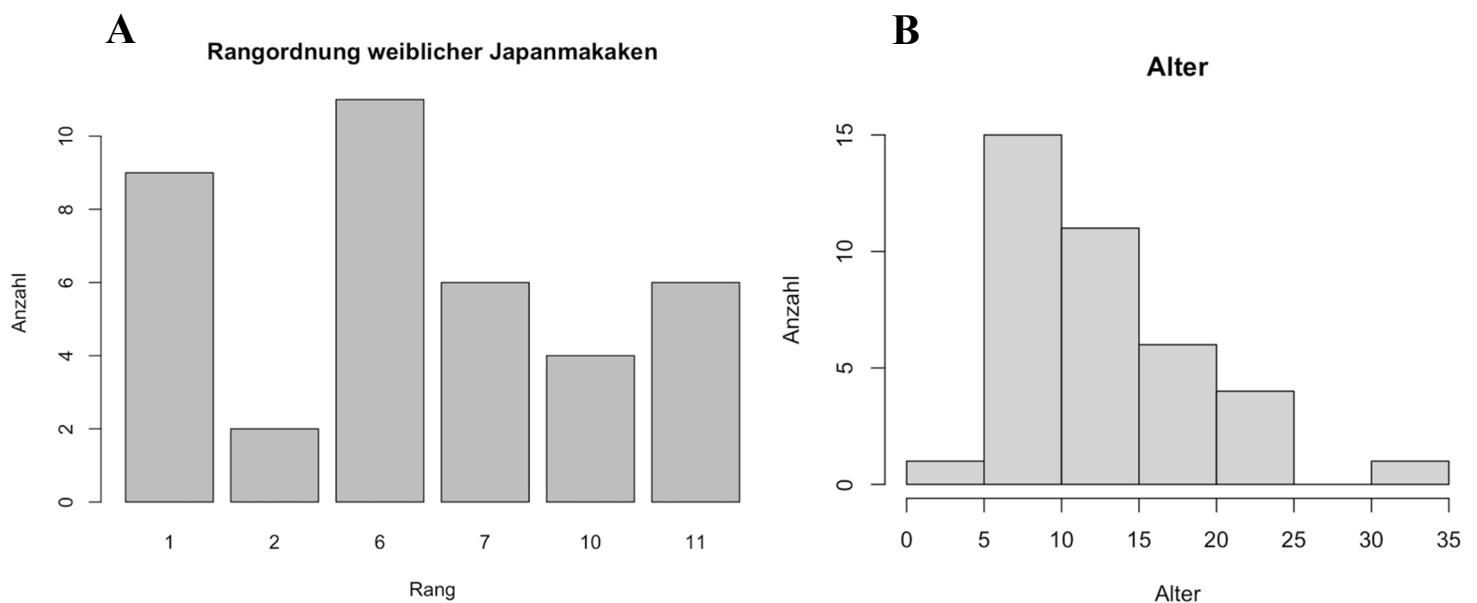


Abbildung 2 Stichprobenbeschreibung.

3.2 Alter und soziale Interaktionen

Die Pearson-Produkt-Moment-Korrelation wurde angewendet, um die Beziehung zwischen der Anzahl der sozialen Partnerinnen und dem Alter der weiblichen Japanmakaken zu analysieren. Die Korrelation deutet darauf hin, dass es einen moderaten signifikanten positiven Zusammenhang zwischen der Anzahl der sozialen Partnerinnen und dem Alter der untersuchten Individuen gibt ($r = 0,4827$, $p = 0,0021$, $N = 39$). Folglich kann angenommen werden, dass mit zunehmendem Alter tendenziell auch die Anzahl der sozialen Partnerinnen zunimmt (Abb.3).

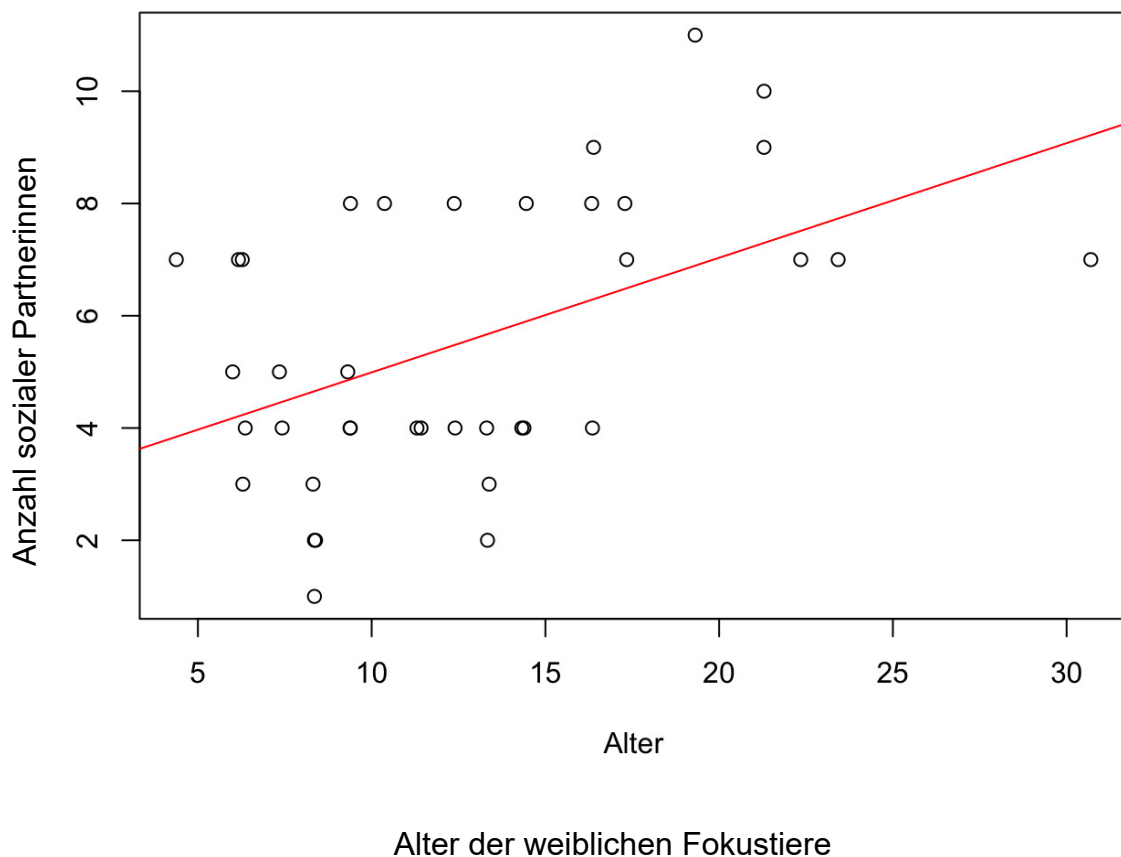


Abbildung 3 Korrelation zwischen dem Alter weiblicher Japanmakaken und deren Anzahl an sozialen Partnerinnen ($r = 0,4827$, $p = 0,0021$, $N = 39$).

Bei der Differenzierung zwischen nicht-verwandten und verwandten Individuen, zeigt sich jedoch, dass die positive Korrelation zwischen Alter und soziale Partnerinnen durch die Anzahl nicht verwandten Individuen bedingt ist. Hier zeigt sich, dass die Anzahl nicht-verwandter sozialer Partnerinnen mit dem Alter leicht ansteigt ($r = 0,3225$, $p = 0,0482$, $N=39$; Abb.4), die Anzahl der verwandten sozialen Partnerinnen jedoch nicht ($r = 0,2964$, $p = 0,0706$, $N=39$).

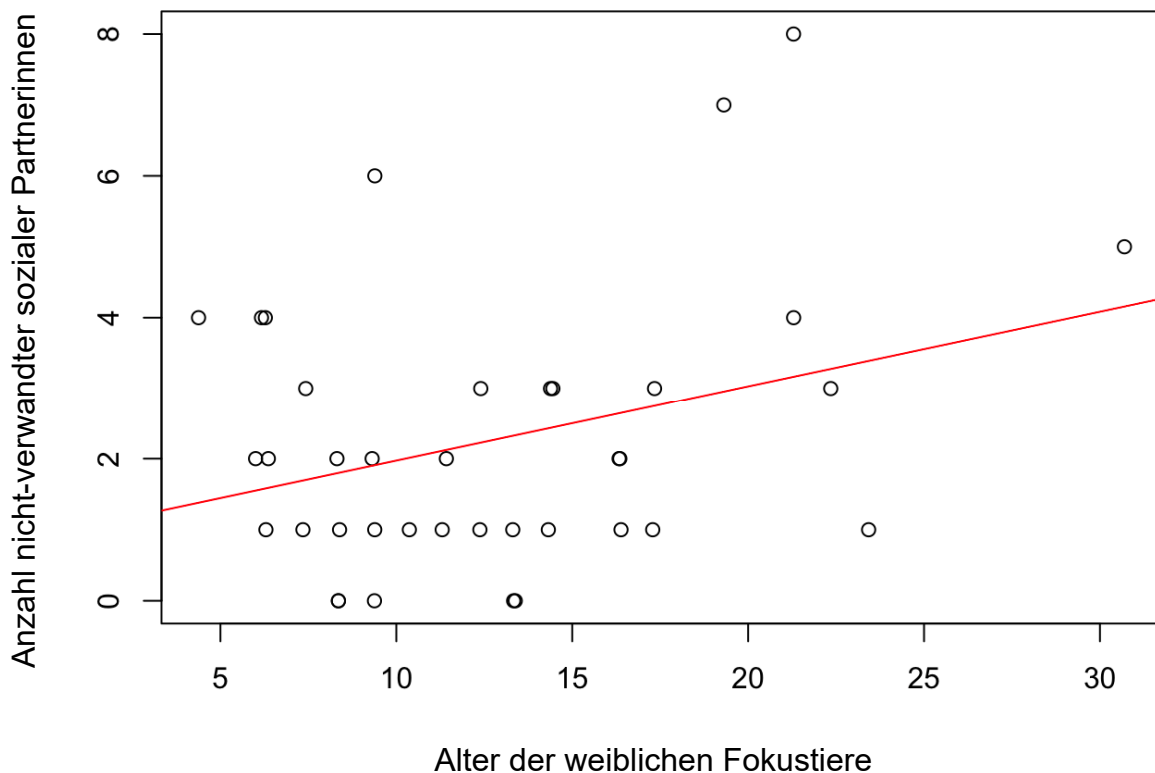


Abbildung 4 Korrelation zwischen dem Alter der weiblichen Fokustiere und der Anzahl nicht-verwandter sozialer Partnerinnen der weiblichen Japanmakaken ($r = 0,3225$, $p = 0,0482$, $N=39$).

In Bezug auf die Frage, ob weibliche Japanmakaken mit zunehmendem Alter stärkere Interaktionen (gemessen anhand des CSI-Wertes) mit anderen weiblichen Tieren zeigen, konnte keine signifikante Korrelation unter den 39 geschlechtsreifen Weibchen festgestellt werden (Pearson-Produkt-Moment-Korrelation, $r = -0,057$, $p = 0,4121$, $N=39$).

Des Weiteren deuten die Ergebnisse darauf hin, dass kein signifikanter Zusammenhang zwischen dem Alter der Weibchen und der Intensität der sozialen Interaktionen mit Verwandten besteht ($r = -0,013$, $p = 0,8887$). Hingegen wurde ein negativer signifikanter Zusammenhang zwischen dem Alter und der Stärke der sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten weiblichen Fokustieren beobachtet ($r = -0,267$, $p = 0,01309$, $N=39$; Abb.5).

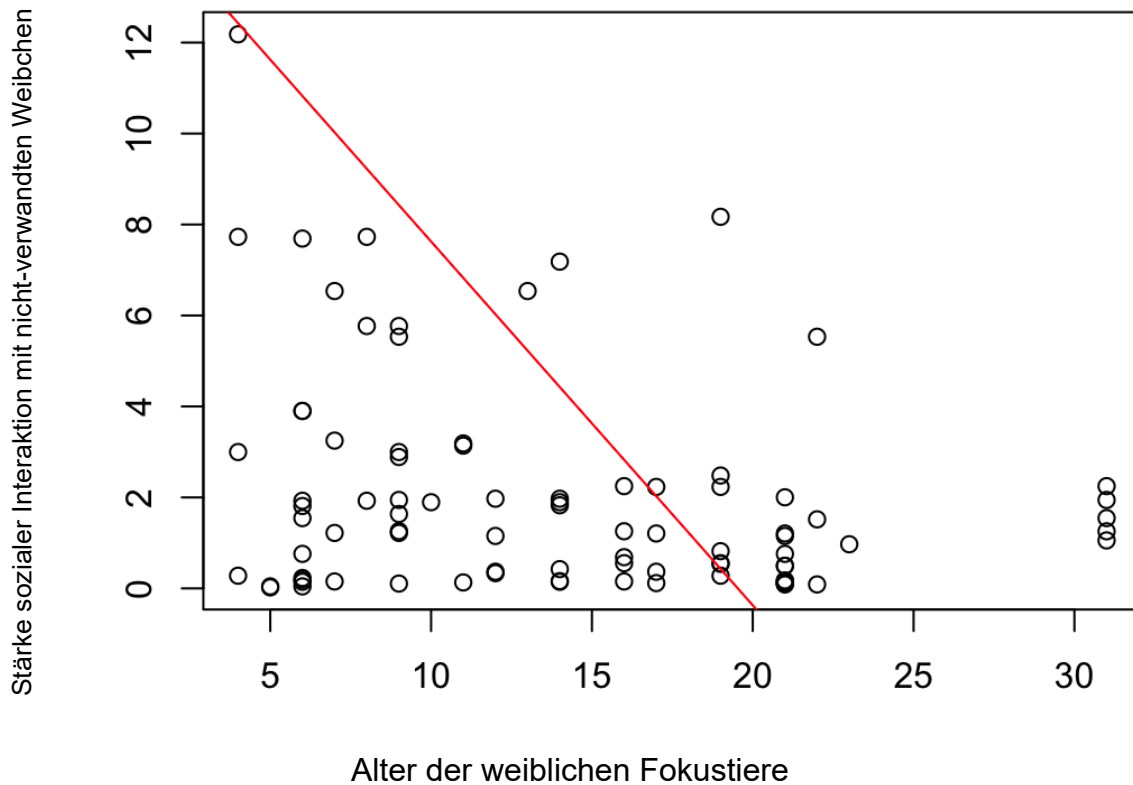


Abbildung 5 Korrelation zwischen dem Alter der weiblichen Fokustiere und der Stärke der sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Partnerinnen ($r = -0,267$, $p = 0,01309$, $N = 39$).

3.3 Rang und soziale Interaktionen

Die Untersuchung mittels der Rangkorrelation nach Spearman ergab keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der Anzahl der sozialen Partnerinnen und dem Rang der untersuchten Weibchen ($r = -0,1380$, $p = 0,4084$).

In Bezug auf die Stärke der sozialen Beziehungen zu unterschiedlichen Partnerinnen unterschieden sich nieder- („Amanda-Linie“; „Ines-Linie“), mittel- („Nicky-Linie“; „Sissy-Linie“) und hochrangigen („Pauline-Linie“; „Maridi-Linie“) weiblichen Japanmakaken nicht signifikant (Kruskal-Wallis-ANOVA, $p = 0,1327$).

Hinsichtlich der Annahme, dass weibliche Japanmakaken aus niederrangigen Linien stärker mit verwandten Tieren als weibliche Japanmakaken aus höherrangigen Linien interagieren, ergab die Analyse ein signifikantes Ergebnis (Kruskal-Wallis-ANOVA, $p = 0,001386$). Aufgrund der Signifikanz dieses Tests wurde daraufhin der Mann-Whitney U-test zwischen den einzelnen Gruppen durchgeführt.

Dabei wurde ersichtlich, dass hochrangige weibliche Japanmakaken sich signifikant hinsichtlich der Stärke der sozialen Interaktionen mit Verwandten von niederrangigen

Weibchen unterscheiden ($p= 0,013$; Abb.6). Hingegen zeigten sich keine signifikanten Unterschiede zwischen hoch- und mittlerrangigen Weibchen ($p= 0,09264$).

Zwischen mittel- und niederrangigen Weibchen zeichnete sich zwar ein Trend bezüglich der Stärke der sozialen Interaktionen ab, dieser war jedoch nicht signifikant ($p= 0,05604$).

Darüber hinaus unterschieden sich Weibchen mit unterschiedlichem Rang nicht signifikant hinsichtlich der Stärke der sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Individuen (Kruskal-Wallis-ANOVA, $p= 0,4143$).

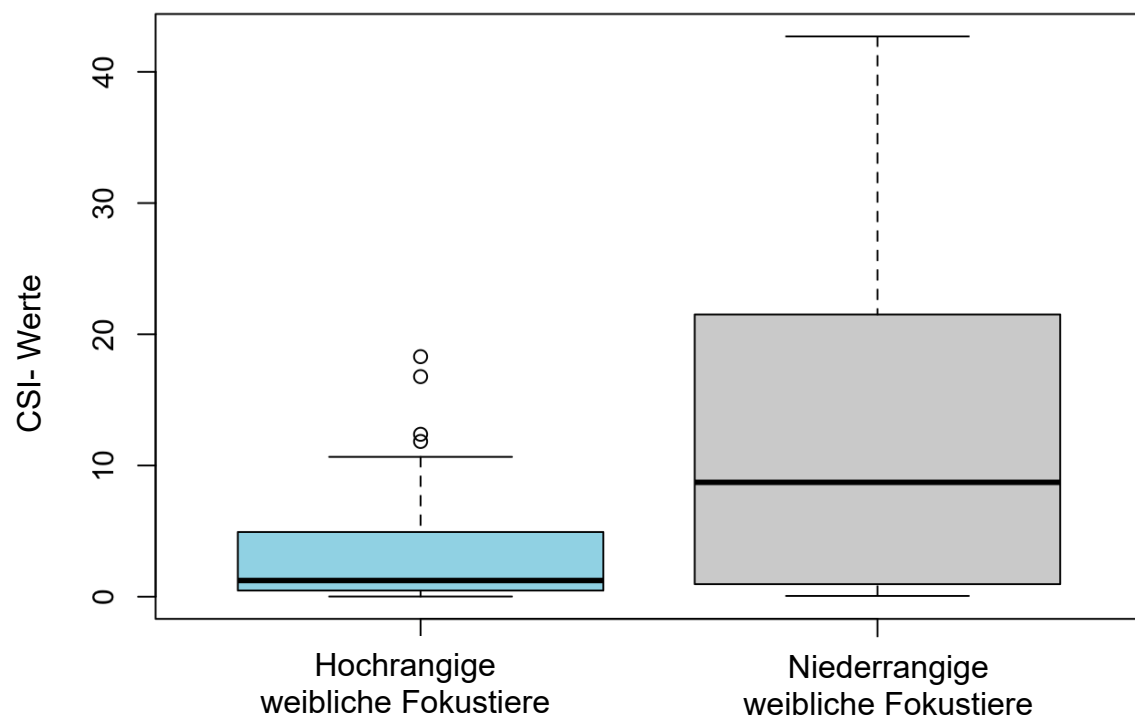


Abbildung 6 Unterschied zwischen hochrangige und niederrangige weibliche Japanmakaken hinsichtlich der Stärke der sozialen Beziehungen mit unterschiedlichen weiblichen Partnerinnen ($p= 0,013$, $N=39$).

4 Diskussion

Das Altern des Menschen ist mit einem Rückgang sozialer Aktivitäten und einer Einschränkung der sozialen Netzwerke verbunden (Fung et al. 2008). Im Verlauf ihres Lebens neigen Menschen dazu, ihre sozialen Kreise zu verkleinern und sich verstärkt auf emotionale, bedeutungsvolle Beziehungen wie enge Freundschaften und familiäre Bindungen zu konzentrieren (Charles & Carstensen 2010). Um ein tieferes Verständnis für die sozialen Auswirkungen des Alterns zu gewinnen, können Untersuchungen an nichtmenschlichen Primaten wichtige vergleichende Einsichten darüber bieten, wie der Alterungsprozess das soziale Leben beeinflusst (Almeling et al. 2017). Forschungen haben gezeigt, dass weibliche nichtmenschliche Primaten im Laufe ihres Lebens dazu neigen, Bindungen mit Artgenossinnen einzugehen, die ähnlich in Bezug auf Alter, Dominanzrang und Verwandtschaft sind (de Waal & Luttrell 1986).

Vor diesem Hintergrund widmete sich die vorliegende Studie der Untersuchung von Unterschieden in der sozialen Interaktion von weiblichen Japanmakaken in Bezug auf Verwandtschaftsverhältnisse. Insbesondere wurde analysiert, ob sich diese Interaktionen mit dem Alter und dem Rang der Tiere variieren.

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung zeigten eine klare Abweichung von früheren Erkenntnissen. Entgegen der Annahme, die auf früheren Studien basieren, zeigte sich, dass mit steigendem Alter der weiblichen Japanmakaken eine deutliche Zunahme der sozialen Partnerinnen einherging. Diese Beobachtung widerspricht das fortschreitende Phänomen der sozialen Isolation mit zunehmendem Alter, wie in früheren Untersuchungen berichtet (Nakamichi 1984; Veenema et al. 1997). Die Ergebnisse weisen außerdem auf eine signifikant positive Korrelation zwischen der Anzahl sozialer Interaktionen mit nicht-verwandten Individuen und dem Alter hin. Dies legt nahe, dass mit steigendem Alter auch die Anzahl der sozialen Beziehungen zu nicht-verwandten weiblichen Makaken zunimmt. Interessanterweise zeigt sich jedoch, dass die sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Weibchen mit fortschreitendem Alter schwächer werden. Dies legt nahe, dass ältere weibliche Japanmakaken zwar ein größeres soziales Netzwerk aufbauen, dieses jedoch hauptsächlich aus weniger intensiven Beziehungen besteht. Einen ähnlichen Zusammenhang konnte hingegen bei der Interaktion mit verwandten Weibchen nicht beobachtet werden.

Folglich weichen die vorliegenden Ergebnisse dieser Untersuchung von früheren Studien ab (Veenema et al. 2001), die darauf hindeuteten, dass Makaken im Laufe ihres Lebens dazu

neigen, ihre Interaktionen mit unbekannten Artgenossinnen zu verringern. Des Weiteren brachte die Analyse keine signifikanten Zusammenhänge in den Rangverhältnissen der Weibchen hervor, wenn es um die Anzahl der sozialen Interaktion mit verwandten weiblichen Individuen ging. Dies könnte darauf hindeuten, dass der Einfluss des Rangs auf die Anzahl der sozialen Beziehungen bei verwandten Artgenossinnen weniger ausgeprägt ist oder andere Faktoren eine Rolle spielen.

Dennoch wurden Unterschiede in der Stärke der sozialen Interaktionen zwischen nieder- und hochrangigen Weibchen festgestellt, insbesondere im Hinblick auf Kontakte mit verwandten Artgenossinnen. Niederrangige weibliche Japanmakaken zeigten dabei signifikant stärkere soziale Beziehungen mit verwandten Tieren. Diese Erkenntnisse bestätigen frühere Studien (Nakamichi 2003), die darauf hinweisen, dass rangniedrige weibliche Japanmakaken im Laufe ihres Lebens vermehrt ihre Interaktionen auf verwandte Weibchen ausrichten. Hinsichtlich der Stärke der sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Individuen hingegen zeigten Weibchen unterschiedlichen Rangs keine signifikanten Unterschiede.

Almeling et al. (2017) beobachteten einen allgemeinen Rückgang der körperlichen Aktivitäten bei weiblichen Berbermakaken, welche auf die Verschlechterung des körperlichen Zustands zurückzuführen sind, sowie eine veränderte Motivation zur Ausübung sozialer Interaktionen. Dennoch berichten sie keine Abnahme der gesamten aktiven *Grooming*-Zeit, wo die einzelnen *Grooming*-Einheiten bei älteren weiblichen Japanmakaken im Durchschnitt länger waren als bei jüngeren.

Die beobachtete Zunahme der sozialen Interaktionen bei älteren Weibchen deuten darauf hin, dass ältere Primaten nicht nur weiterhin an ihrem sozialen Umfeld interessiert sind (Schino & Sciarretta 2016), sondern auch an der Zugehörigkeit. Ähnlich wie die beobachteten Ergebnisse dieser Studie belegte Pavelka (1990) eine positive Korrelation zwischen dem Alter weiblicher Japanmakaken und dem Verhalten, welches den Wunsch nach sozialem Kontakt anzeigt. Dies könnte daran liegen, dass ältere Weibchen in einer sozialen Interaktion seltener Partnerinnen oder die Aktivität wechseln, aber länger diese ausüben (Pavelka 1990; Veenema et al. 2001). In Bezug auf frühere Theorien, wie die der *Verwandtenselektion* (Charnov 1977; Hamilton 1964), die zu erklären versucht, dass Individuen ihre eigenen Verwandten gegenüber Nicht-Verwandten bevorzugen, um ihre indirekte Fitness zu steigern, kann die Analyse der folgenden Studie berichten, dass die Verwandtschaft allein nicht ausreicht, um die Verteilung der sozialen Interaktionen innerhalb von Primatengruppen zu erklären (Schino & Aureli 2010; West et al. 2007).

Die vorliegende Untersuchung hat sich nicht im Detail damit auseinandergesetzt, welches Individuum die Interaktion initiierte. Dies hat zur Folge, dass das einflussreiche Modell von Seyfarth (1977), das davon ausgeht, dass dominante Weibchen als *Grooming*-Partnerinnen attraktiver sind und eine bessere Koalitionsunterstützung bieten, nicht kritisch überprüft werden konnte. Trotz dieser Einschränkung kann das Modell an sich in Frage gestellt werden, da das Verhalten der Makaken nicht nur von individuellen Merkmalen abhängt, sondern auch stark von den Handlungen und Verhaltensweisen anderer Gruppenmitglieder beeinflusst werden kann, wie in Studien von Henzi und Barrett (1999) und Sambrook et al. (1995) herausgestellt wurde.

Hauser und Tyrrell (1984) kamen in ihrer Beobachtung des Verhaltens von Stummelschwanzmakaken und Japanmakaken zu dem Schluss, dass ältere Weibchen im Allgemeinen weniger aktiv sind und an weniger sozialen Interaktionen teilnehmen als ihre jüngeren Artgenossinnen. Diese Beobachtung begründeten sie damit, dass der aktive Rückzug aus sozialen Interaktionen höchstwahrscheinlich auf einen Rückgang des Nutzens von Sozialität sowie auf allgemeine physiologische Veränderungen zurückzuführen ist. Entgegen der Annahme, dass ältere Weibchen sich aufgrund steigender Kosten für den Aufbau und die Pflege sozialer Beziehungen aus solchen Interaktionen zurückziehen, zeigen die vorliegenden Ergebnisse, dass ältere Weibchen ihre sozialen Interaktionen steigern. Diese sind nicht ausschließlich auf Verwandte beschränkt. Diese Ergebnisse weichen von den Erkenntnissen der Studie von Hauser und Tyrrell (1984) ab. Daher sollte diese Thematik in zukünftiger Forschung weiter eingehend untersucht werden.

Trotz dieser Erkenntnisse könnte die vermehrte Bildung nicht-verwandter Beziehungen bei Weibchen darauf zurückzuführen sein, dass ihre Matriline möglicherweise kleiner ist und somit die Auswahl an verwandten Tieren begrenzter ausfällt. Es sei jedoch angemerkt, dass die vorliegende Studie die Größe der Matriline nicht berücksichtigt hat. Diese variiert von zwei („Maridi-Linie“) bis zu elf („Nicky-Linie“) weiblichen Individuen pro Linie. Dieser Aspekt sollte in zukünftigen Studien gezielt kontrolliert werden.

In Makakengruppen, insbesondere bei despotischen Arten wie den Japanmakaken, Rhesusmakaken und Langschwanzmakaken, spielen die mütterliche Verwandtschaft und der Dominanzrang eine entscheidende Rolle in den sozialen Beziehungen zwischen den Weibchen (Call et al. 1996; Thierry 1990; Widdig et al. 2001). In Analogie zu den Ergebnissen der Studie von Nakamichi (2003) konnte die vorliegende Untersuchung keine signifikante Abnahme der

sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Tieren bei niederrangigen Japanmakaken feststellen, wie sie zuvor von Veenema et al. (1997) beschrieben wurde. Eine mögliche Erklärung für diese Abweichung könnte darin liegen, dass die in dieser Studie untersuchten Japanmakaken semi-frei lebten – ein Aspekt, der sich von den Bedingungen in früheren Freilandstudien unterscheidet.

In Fortsetzung dieser Erkenntnisse über die Dominanzhierarchie unter geschlechtsreifen Weibchen bei Japanmakaken, die als streng und vergleichsweise stabil beschrieben wird (Aureli et al. 1997), erfolgte die Klassifizierung des matrilinearen Rangs der Makakenpopulation des Affenberg Landskron ausschließlich auf Basis von Beobachtungen erfahrener Student:innen im Winter 2019/2020 sowie langjähriger Mitarbeiter:innen des Affenberg Zoobetriebsgesellschaft Landskron (Pflüger et al. 2021). Trotz dieser scheinbaren Beständigkeit könnte es jedoch zu Verschiebungen in der Rangordnung der Matrilinearitäten gekommen sein, weshalb eine erneute Überprüfung der Ranghierarchie der weiblichen Japanmakaken erforderlich erscheint.

Um die Daten für die anschließende Analyse zu erfassen, wurde die Fokustiermethode angewendet (Martin & Bateson 2007). Fokustier Daten erweisen sich als besonders nützlich für die Untersuchung von Dyadenbeziehungen (Silk et al. 2013). Die Fokustiermethode liefert Informationen über die Form, Häufigkeit und Abfolge sozialer Ereignisse wie Annäherung und Lautäußerungen sowie über die Dauer sozialer Zustände wie *grooming* oder *proximity*. Beobachter:innen können somit feststellen, welches Individuum soziale Ereignisse oder Zustände initiiert und welches Individuum für deren Beendigung verantwortlich ist. Zudem kann die kontinuierliche Überwachung des Aktivitätszustands und des Standorts während der Stichproben nützliche Informationen über den Kontext liefern, in dem die Interaktionen stattfinden.

Zusammenfassend legen die Ergebnisse dieser Studie nahe, dass die Anzahl der sozialen Partnerinnen mit zunehmendem Alter ansteigt. Zudem zeigt sich, dass ältere Weibchen verstärkt mit nicht verwandten weiblichen Individuen interagieren, wobei diese Interaktionen mit steigendem Alter an Intensität abnehmen. Darüber hinaus konnte gezeigt werden, dass niederrangige Weibchen im Alter stärkere Beziehungen zu verwandten Japanmakaken aufbauen als ihre höherrangigen Artgenossinnen. Diese Ergebnisse werfen ein neues Licht auf Daten zu Verhaltensmustern in altersabhängigen Kontexten bei nichtmenschlichen Primaten und könnten dazu beitragen, die Auswirkungen des Alterns auf den Menschen besser zu verstehen. Zukünftige Forschungen könnten sich darauf konzentrieren, wie ältere Affen während ihrer sozialen Interaktionen die Partner:innenwahl abwägen.

4.1 Conclusio

Die vorliegende Studie verdeutlicht, dass die Anzahl der sozialen Partnerinnen bei semi-freilebenden weiblichen Japanmakaken mit zunehmendem Alter steigt. Besonders auffällig ist, dass mit fortschreitendem Alter der Weibchen die Anzahl der Interaktionen mit nicht-verwandten Individuen zunimmt, während gleichzeitig die Intensität dieser sozialen Interaktionen abnimmt. In Bezug auf den sozialen Rang besteht kein signifikanter Zusammenhang zwischen der Anzahl der sozialen Partnerinnen, sei es mit verwandten oder nicht-verwandten Weibchen. Hinsichtlich der Stärke der sozialen Interaktionen mit verwandten Artgenossinnen ergab sich jedoch ein signifikanter Unterschied zwischen niederrangige und hochrangigen weiblichen Japanmakaken.

Obwohl bekannt ist, dass die sozialen Interaktionen in vielen Makakengruppen verwandtschaftsorientiert und hierarchisch nach oben gerichtet sind (Fujimoto & Takeshita 2007; Nakamichi & Shizawa 2003), zeigen die beobachteten Fokustiere in der vorliegenden Japanmakakengruppe ein Verhalten, das der allgemeinen Tendenz zur sozialen Interaktion entgegengesetzt ist.

Bislang haben nur wenige Studien über altersbedingte Unterschiede in der sozialen Interaktion bei weiblichen Japanmakaken berichtet. Daher besteht ein Bedarf in weiteren Untersuchungen zu ermitteln, mit welchen Artgenossinnen geschlechtsreife Weibchen in Abhängigkeit von ihrem Alter und Rangordnung vermehrt interagieren und wie intensiv dies geschieht. Längsschnittbeobachtungen könnten möglicherweise wertvolle Informationen über Alterungsprozesse liefern, insbesondere über individuelle Unterschiede, um zu klären warum einige Makaken erfolgreicher sozial altern als andere.

4.2 Ausblick

Mit Blick auf zukünftige Forschungsperspektiven eröffnet die vorliegende Studie die Möglichkeit, tiefgreifendere Einblicke in die sozialen Interaktionen älterer weiblicher Japanmakaken zu gewinnen. Ein interessanter Fokus könnte dabei auf der Untersuchung der Arealpräferenzen älterer Weibchen, insbesondere in Bezug auf ihre Positionierung in peripheren oder zentralen Zonen innerhalb der Gruppe, liegen. Es stellt sich die Frage, ob diese Präferenzen möglicherweise vom sozialen Rang beeinflusst werden und welche Auswirkungen dies auf ihre Interaktionen hat. Die Komplexität und Dynamik der sozialen Struktur der Makakenpopulation am Affenberg Landskron machen die gesamte Thematik besonders faszinierend. Eine tiefgreifende Analyse dieser sozialen Struktur könnte nicht nur Einblicke in

die spezifischen Verhaltensweisen älterer Weibchen bieten, sondern auch allgemeinere Muster innerhalb der Gruppe enthüllen.

Ein weiterer vielversprechender Forschungsbereich wäre die Untersuchung der individuellen Gründe, warum bestimmte Weibchen bevorzugt mit bestimmten Artgenossinnen sozial interagieren, während andere Verbindungen eher gemieden werden. Eine detaillierte Analyse der zugrunde liegenden Ursachen für die Entscheidungsfindung in sozialen Interaktionen könnte wertvolle Einblicke in die Mechanismen des Sozialverhaltens liefern.

Abschließend könnte es von Interesse sein, unabhängig vom sozialen Rang, herauszufinden, welche Weibchen als sozial attraktiver gelten und warum. Die Identifikation von Merkmalen oder Verhaltensweisen, die bestimmte Weibchen für ihre Artgenossinnen ansprechender machen, könnte zur weiteren Aufklärung der sozialen Dynamiken in der Makakenpopulation beitragen.

5 Literaturverzeichnis

- Alaasam, V. J., Liu, X., Niu, Y., Habibian, J. S., Pieraut, S., Ferguson, B. S., Zhang, Y., & Ouyang, J. Q. (2021). Effects of dim artificial light at night on locomotor activity, cardiovascular physiology, and circadian clock genes in a diurnal songbird. *Environmental Pollution* (1987), 282, 117036. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.117036>
- Almeling, L., Hammerschmidt, K., Sennhenn-Reulen, H., Freund, A. M., & Fischer, J. (2016). Motivational shifts in aging monkeys and the origins of social selectivity. *Current Biology*, 26(12), 1744–1749. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.04.066>
- Almeling, L., Sennhenn-Reulen, H., Hammerschmidt, K., Freund, A. M., & Fischer, J. (2017). Social interactions and activity patterns of old Barbary macaques: Further insights into the foundations of social selectivity. *American Journal of Primatology*, 79(11), e22711–n/a. <https://doi.org/10.1002/ajp.22711>
- Anza, S., Demuru, E., & Palagi, E. (2021). Sex and grooming as exchange commodities in female bonobos' daily biological market. *Scientific Reports*, 11(1), 19344. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-98894-w>
- Aureli F., Das M., Veenema H.C. (1997). Differential kinship effect on reconciliation in three species of macaques (*Macaca fascicularis*, *M. fuscata*, and *M. sylvanus*). *J Comp Psychol*, 111, 91–99. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.111.1.91>
- Belisle, P., & Chapais, B. (2001). Tolerated co-feeding in relation to degree of kinship in Japanese macaques. *Behaviour*, 138(4), 487–509. <https://doi.org/10.1163/156853901750382124>
- Boccia, M. L. (1983). A functional analysis of social grooming patterns through direct comparison with self-grooming in rhesus monkeys. *International Journal of Primatology*, 4, 399–418. <https://doi.org/10.1007/BF02735602>
- Call, J., Judge, P. G., & de Waal, F. B. M. (1996). Influence of kinship and spatial density on reconciliation and grooming in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 39(1), 35–45. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)39:1<35::AID-AJP3>3.0.CO;2-T](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)39:1<35::AID-AJP3>3.0.CO;2-T)
- Chapais, B. (1988). Rank maintenance in female japanese macaques: Experimental evidence for social dependency. *Behaviour*, 104(1-2), 41–58. <https://doi.org/10.1163/156853988X00593>
- Charles, S., & Carstensen, L. L. (2010). Social and emotional aging. *Annual Review of Psychology*, 61, 383–409. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.093008.100448>
- Charnov, E. L. (1977). An elementary treatment of the genetical theory of kin-selection. *Journal of Theoretical Biology*, 66(3), 541–550. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90301-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90301-0)
- De Moor, D., Roos, C., Ostner, J., & Schülke, O. (2020). Female Assamese macaques bias their affiliation to paternal and maternal kin. *Behavioral Ecology*, 31, 493–507. <https://doi.org/10.1093/beheco/arz213>

- de Waal, F. B., & Luttrell, L. M. (1986). The similarity principle underlying social bonding among female rhesus monkeys. *Folia Primatol (Basel)*, 46(4), 215–234. <https://doi.org/10.1159/000156255>
- Dixon, A. F. (2012). *Primate sexuality: Comparative studies of the prosimians, monkeys, apes, and humans*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:osobl/9780199544646.001.0001>
- Dunbar, R. I. M. (2018). Social structure as a strategy to mitigate the costs of group living: A comparison of gelada and guereza monkeys. *Animal Behaviour*, 136, 53–64. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.12.005>
- Dunbar, R. I., & Sharman, M. (1984). Is social grooming altruistic? *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 64(2), 163–173. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1984.tb00357.x>
- Eaton, G. G. (1976). The Social Order of Japanese Macaques. *Scientific American*, 235, 96–107. <https://doi.org/10.1038/scientificamerican1076-9>
- Fedigan, L. M., & Pavelka, M. S. M. (2001). Is there adaptive value to reproductive termination in Japanese macaques? A test of maternal investment hypotheses. *Int J Primatol*, 22(2), 109–125. <https://doi.org/10.1023/A:1005618312088>
- Fleagle, J. G. (2013). *Primate adaptation and evolution* (3. Aufl.). Academic.
- Fooden, J., & Aimi, M. (2005). Systematic review of Japanese macaques, *Macaca fuscata* (Gray, 1870). *Fieldiana Zoology*, 1–198. [https://doi.org/10.3158/0015-0754\(2005\)104\[1:SROJMM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.3158/0015-0754(2005)104[1:SROJMM]2.0.CO;2)
- Fujimoto, M., & Takeshita, H. (2007). Analysis of behavioral sequences in grooming interactions between adult females in the Arashiyama-E group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Japanese Journal of Animal Psychology*, 57(2), 61–71. <https://doi.org/10.2502/janip.57.2.4>
- Fukuda, F. (1982). Relationship between age and troop shifting in male Japanese monkeys. *Jap J Ecol*, 32(4), 491–8. https://doi.org/10.18960/seitai.32.4_491
- Fukuda, F. (2004). Dispersal and environmental disturbance in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Prim Rep*, 68, 53–69. https://doi.org/doi:10.1007/978-4-431-53886-8_5
- Fung, H. H., Stoeber, F. S., Yeung, D. Y., & Lang, F. R. (2008). Cultural specificity of socioemotional selectivity: Age differences in social network composition among Germans and Hong Kong Chinese. *The Journals of Gerontology Series B: Psychological Sciences and Social Sciences*, 63(3), 156–164. <https://doi.org/10.2190/1ABL-9BE5-M0x2-LR9V>
- Gartland, K. N., Biggs, N., Shreeve, C. M., & White, F. J. (2021). Dominance rank, female choice, and reproductive success in semi-free ranging adult male Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 83(8), e23294–n/a. <https://doi.org/10.1002/ajp.23294>
- Goosen, C. (1987). Social grooming in primates. In G. Mitchell & J. Erwin (Hrsg.), *Comparative primate biology. Behavior, cognition, and motivation*. New York.

- Gron, K. J. (2007, April 26). Primaten-Factsheets: Japanese macaques (*Macaca fuscata*) taxonomy, morphology and ecology. <https://primate.wisc.edu/primate-info-net/pin-factsheets/pin-factsheet-japanese-macaque/>
- Gutleb, D. R., Pflüger, L. S., & Wallner, B. (2014). Semi-freie und wilde Japanmakaken – eine Meta-Analyse. *Carinthia II*, 204(124), 433–442. Klagenfurt.
- Hamada, Y., & Yamamoto, A. (2010). Morphological characteristics, growth, and aging in Japanese Macaques. *The Japanese macaques*, 27–52. https://doi.org/10.1007/978-4-431-53886-8_2
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 7(1), 1–16. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
- Hammer, R., Stribos, M. S., Boehm, P. M., Pink, K. E., Herzele, J., Wallner, B., Huffman, M. A., Massen, J., & Pflüger, L. S. (2023). A novel methodological approach for group classification during fission of a semi-free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 85(2), e23463–n/a. <https://doi.org/10.1002/ajp.23463>
- Hanya, G., Otani, Y., Hongo, S., Honda, T., Okamura, H., & Higo, Y. (2018). Activity of wild Japanese macaques in Yakushima revealed by camera trapping: Patterns with respect to season, daily period and rainfall. *PloS One*, 13(1), e0190631. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190631>
- Hashimoto-Gotoh, A., Yoshikawa, R., Nakagawa, S., Okamoto, M., & Miyazawa, T. (2020). Phylogenetic analyses reveal that simian foamy virus isolated from Japanese Yakushima macaques (*Macaca fuscata yakui*) is distinct from most of Japanese Hondo macaques (*Macaca fuscata fuscata*). *Gene*, 734, 144382. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2020.144382>
- Hauser M. D., Tyrrell G. (1984). Old age and its behavioral manifestations: a study on two species of macaque. *Folia Primatol (Basel)*, 43(1), 24–35. <https://doi.org/10.1159/000156168>
- Henazi, S. P., & Barrett, L. (1999). The value of grooming to female primates. *Primates*, 40(1), 47–59. <https://doi.org/10.1007/bf02557701>
- Henzi, S. P., Lycett, J. E., & Piper, S. E. (1997). Fission and troop size in a mountain baboon population. *Animal Behaviour*, 53(3), 525–535. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0302>
- Hutchins, M., & Barash, D. P. (1976). Grooming in primates: Implications for its utilitarian function. *Primates*, 17, 145–150. <https://doi.org/10.1007/BF02382848>
- Ishizuka, S., & Inoue, E. (2023). Sex-specific effects of juvenile offspring on their mothers' social relationships with other females in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) on Shodoshima Island. *International Journal of Primatology*, 44(3), 500–516. <https://doi.org/10.1007/s10764-023-00355-w>
- Izumiyama, S. (1999). Effect of meteorological condition in snowy term and seasonal traveling distance of Japanese macaque, Kamikochi. *Primate Res.*, 15, 343–352. <https://doi.org/10.2354/PSJ.15.343>

- Izumiyama, S. (2012). Selection of snowy sleeping site of Japanese macaque in Kamikochi, Northern Japan Alps. *Bull Shinshu Univ. AFC*, 10, 75–84. <https://doi.org/20123145093>
- Kappeler, P. M., & Silk, J. B. (2009). *Mind the gap: Tracing the origins of human universals*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-642-02725-3>
- Kato, E. (1999). Effects of age, dominance, and seasonal changes on proximity relationships in female Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in a free-ranging group at Katsuyama. *Primates*, 40(2), 291–300. <https://doi.org/10.1007/bf02557553>
- Kawamura, S. (1958). The matriarchal social order in the Minoo-B Group. *Primates*, 1, 149–156. <https://doi.org/10.1007/BF01813701>
- Keverne, E. B., Martensz, N. D., & Tuite, B. (1989). Beta-endorphin concentrations in cerebrospinal fluid of monkeys are influenced by grooming relationships. *Psychoneuroendocrinology*, 14(1–2), 155–161. [https://doi.org/10.1016/0306-4530\(89\)90065-6](https://doi.org/10.1016/0306-4530(89)90065-6)
- Koyama, N. F. (1967). On dominance rank and kinship of a wild Japanese monkey troop in Arashiyama. *Primates*, 8, 189–216. <https://doi.org/10.1007/BF01731037>
- Koyama, N. F. (2001). The long-term effects of reconciliation in Japanese macaques *Macaca fuscata*. *Ethology*, 107(11), 975–987. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2001.00731.x>
- Koyama, N. F. (2003). Matrilineal cohesion and social networks in *Macaca fuscata*. *International Journal of Primatology*, 24(4), 797–812. <https://doi.org/10.1023/A:1024676705433>
- Kutsukake, N. (2000). Matrilineal rank inheritance varies with absolute rank in Japanese macaques. *Primates*, 41(3), 321–335. <https://doi.org/10.1007/BF02557601>
- Kutsukake, N., & Hasegawa, T. (2005). Dominance turnover between an alpha and a beta male and dynamics of social relationships in Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 26(4), 775–800. <https://doi.org/10.1007/s10764-005-5308-4>
- Lane, M. A. (2000). Nonhuman primate models in biogerontology. *Experimental Gerontology*, 35(4), 533–541. [https://doi.org/10.1016/s0531-5565\(00\)00102-9](https://doi.org/10.1016/s0531-5565(00)00102-9)
- Lehmann, J., Korstjens, A. H., & Dunbar, R. I. M. (2007). Group size, grooming and social cohesion in primates. *Animal Behaviour*, 74(6), 1617–1629. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.10.025>
- Lewis, R. J. (2002). Beyond dominance: The importance of leverage. *The Quarterly Review of Biology*, 77(2), 149–164. <https://doi.org/10.1086/343899>
- Liao, Z., Sosa, S., Wu, C., & Zhang, P. (2018). The influence of age on wild rhesus macaques' affiliative social interactions. *American Journal of Primatology*, 80(1), e22733. <https://doi.org/10.1002/ajp.22733>
- Manson, J. H. (1997). Primate consortships: A critical review. *Current Anthropology*, 38(3), 353–374. <https://doi.org/10.1086/204623>

- Martin, P., & Bateson, P. (2007). *Measuring behaviour: An introductory guide*. Cambridge.
- Matheson, M. D., & Bernstein, I. S. (2000). Grooming, social bonding, and agonistic aiding in rhesus monkeys. *American Journal of Primatology*, 51(3), 177–186. [https://doi.org/10.1002/1098-2345\(200007\)51:3<177::AID-AJP2>3.0.CO;2-K](https://doi.org/10.1002/1098-2345(200007)51:3<177::AID-AJP2>3.0.CO;2-K)
- McKenna, J. J. (1978). Biosocial functions of grooming behavior among the common Indian langur monkey (*Presbytis entellus*). *American Journal of Physical Anthropology*, 48(4), 503–509. <https://doi.org/10.1002/ajpa.1330480409>
- Milner, A. M., Wood, S. A., Docherty, C., Biessy, L., Takenaka, M., & Tojo, K. (2021). Winter diet of Japanese macaques from Chubu Sangaku National Park, Japan incorporates freshwater biota. *Scientific Reports*, 11(1), 23091. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01972-2>
- Mittermeier, R. A., & Rylands, A. B. (2021). IUCN/SSC Primate Specialist Group. http://www.primate-sg.org/new_species/
- Muroyama, Y. (1991). Mutual reciprocity of grooming in female Japanese Macaques (*Macaca Fuscata*). *Behaviour*, 119(3-4), 161–170. <https://doi.org/10.1163/156853991X00427>
- Nakagawa, N. (1997). Quantified food lists of the Japanese monkeys in Kinkazan Island. *Primate Res.*, 13, 73–89. <https://doi.org/10.2354/PSJ.13.73>
- Nakamichi, M. (1984). Behavioral characteristics of old female Japanese monkeys in a free-ranging group. *Primates*, 25, 192–203 <https://doi.org/10.1007/BF02382391>
- Nakamichi, M. (1996). Proximity relationships within a birth cohort of immature Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) in a free-ranging group during the first four years of life. *American Journal of Primatology*, 40(4), 315–325. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)40:4<315::AID-AJP2>3.0.CO;2-0](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)40:4<315::AID-AJP2>3.0.CO;2-0)
- Nakamichi, M. (1996). Proximity relationships within a birth cohort of immature Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) in a free-ranging group during the first four years of life. *American Journal of Primatology*, 40, 315–325. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1098-2345\(1996\)40:4<315::AID-AJP2>3.0.CO;2-0](https://doi.org/10.1002/(SICI)1098-2345(1996)40:4<315::AID-AJP2>3.0.CO;2-0)
- Nakamichi, M. (2003). Age-related differences in social grooming among adult female Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Primates*, 44(3), 239–246. <https://doi.org/10.1007/s10329-003-0036-x>
- Nakamichi, M., & Shizawa, Y. (2003). Distribution of grooming among adult females in a large, free-ranging group of Japanese macaques. *International Journal of Primatology*, 24(3), 607–625. <https://doi.org/10.1023/A:1023744515134>
- Nakamichi, M., & Yamada, K. (2007). Long-term grooming partnerships between unrelated adult females in a free-ranging group of Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *American Journal of Primatology*, 69(6), 652–663. <https://doi.org/10.1002/ajp.20379>
- Nakamichi, M., Kojima, Y., Itoigawa, N., Imakawa, S., & Machida, S. (1995). Interactions among adult males and females before and after the death of the alpha male in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, 36(3), 385–396. <https://doi.org/10.1007/BF02382861>

- Nishida, T. (1966). A sociological study of solitary male monkeys. *Primates*, 7(2), 141–204. <https://doi.org/10.1007/BF01730789>
- Nishikawa, M., Suzuki, M., & Sprague, D. S. (2014). Activity and social factors affect cohesion among individuals in female Japanese macaques: A simultaneous focal-follow study. *Am. J. Primatol.*, 76(7), 694–703. <https://doi.org/10.1002/ajp.22263>
- Noë, R., & Hammerstein, P. (1995). Biological markets. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(8), 336–339. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)89123-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)89123-5)
- Pflüger, L. S., Pink, K. E., Wallner, B., Radler, C., Dorner, M., & Huffman, M. A. (2021). Twenty-three-year demographic history of the Affenberg Japanese macaques (*Macaca fuscata*), a translocated semi-free-ranging group in southern Austria. *Primates*, 62(5), 761–776. <https://doi.org/10.1007/s10329-021-00928-4>
- Pflüger, L. S., Valuch, C., Gutleb, D. R., Ansorge, U., & Wallner, B. (2014). Colour and contrast of female faces: attraction of attention and its dependence on male hormone status in *Macaca fuscata*. *Animal Behaviour*, 94, 61–71. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.05.022>
- Rodrigues, M. A., & Boeving, E. R. (2019). Comparative social grooming networks in captive chimpanzees and bonobos. *Primates*, 60(3), 191–202. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0670-y>
- Romano, V., Duboscq, J., Sarabian, C., et al. (2016). Modeling infection transmission in primate networks to predict centrality-based risk. *Am J Primatol*, 78, 767–779. <https://doi.org/10.1002/ajp.22542>
- Roubová, V., Konečná, M., Šmilauer, P., & Wallner, B. (2015). Whom to groom and for what? Patterns of grooming in female Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *PLoS One*, 10(2), e0117298. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0117298>
- Sambrook, T. D., Whiten, A., & Strum, S. C. (1995). Priority of access and grooming patterns of females in a large and a small group of olive baboons. *Animal Behaviour*, 50(6), 1667–1682. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)80020-4](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)80020-4)
- Sapolsky, R. M., Alberts, S. C., & Altmann, J. (1997). Hypercortisolism associated with social subordination or social isolation among wild baboons. *Archives of General Psychiatry*, 54(12), 1137–1143. <https://doi.org/10.1001/archpsyc.1997.01830240097014>
- Schino, G. (2001). Grooming, competition and social rank among female primates: a meta-analysis. *Animal Behaviour*, 62(2), 265–271. <https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1750>
- Schino, G., & Aureli, F. (2010). Relative roles of kinship and reciprocity in explaining primate altruism. *Ecology Letters*, 13(1), 45–50. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01396.x>
- Schino, G., & Sciarretta, M. (2016). Patterns of social attention in mandrills, *Mandrillus sphinx*. *International Journal of Primatology*, 37(6), 752–761. <https://doi.org/10.1002/ajp.1350160106>

- Schino, G., & Pinzaglia, M. (2018). Age-related changes in the social behavior of tufted capuchin monkeys. *American Journal of Primatology*, 80(1), e22746. <https://doi.org/10.1002/ajp.22746>
- Schino, G., Polizzi di Sorrentino, E., & Tiddi, B. (2007). Grooming and coalitions in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology* (1983), 121(2), 181–188. <https://doi.org/10.1037/0735-7036.121.2.181>
- Seyfarth, R. M. (1977). A model of social grooming among adult female monkeys. *Journal of Theoretical Biology*, 65(4), 671–698. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(77\)90015-7](https://doi.org/10.1016/0022-5193(77)90015-7)
- Seyfarth, R. M., Silk, J. B., & Cheney, D. L. (2014). Social bonds in female baboons: The interaction between personality, kinship, and rank. *Animal Behaviour*, 87, 23–29. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2013.10.008>
- Silk, J. B. (1982). Altruism among female *Macaca Radiata*: Explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour*, 79(2-4), 162–188. <https://doi.org/10.1163/156853982X00238>
- Silk, J. B., Altmann, J., & Alberts, S. C. (2006). Social relationships among adult female baboons (*Papio cynocephalus*) I. Variation in the strength of social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61(2), 183–195. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0249-2>
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2009). The benefits of social capital: Close social bonds among female baboons enhance offspring survival. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1660), 3099–3104. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0681>
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010). Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20(15), 1359–1361. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.067>
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010a). Female chacma baboons form strong, equitable, and enduring social bonds. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 64, 1733–1747. <https://doi.org/10.1007/s00265-010-0986-0>
- Silk, J. B., Beehner, J. C., Bergman, T. J., Crockford, C., Engh, A. L., Moscovice, L. R., Wittig, R. M., Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2010b). Strong and consistent social bonds enhance the longevity of female baboons. *Current Biology*, 20, 1359–1361. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.05.067>
- Silk, J., Cheney, D., & Seyfarth, R. (2013). A practical guide to the study of social relationships. *Evolutionary Anthropology*, 22(5), 213–225. <https://doi.org/10.1002/evan.21367>
- Siracusa, E. R., Negron-Del Valle, J. E., Phillips, D., Platt, M. L., Higham, J. P., Snyder-Mackler, N., & Brent, L. J. N. (2022). Within-individual changes reveal increasing social selectivity with age in rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 119(2), e2209180119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2209180119>

- Soltis, J., Mitsunaga, F., Shimizu, K., Nozaki, M., Yanagihara, Y., Domingo-Roura, X., & Takenaka, O. (1997). Sexual selection in Japanese macaques II: Female mate choice and male–male competition. *Animal Behaviour*, 54(3), 737–746. <https://doi.org/10.1006/anbe.1997.0568>
- Sugiyama, Y. (1976). Life history of male Japanese monkeys. *Advances in the Study of Behavior*, 7(C), 255–284. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60169-2](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60169-2)
- Sussman, R. W., Garber, P. A., & Cheverud, J. M. (2011). Reply to lawler: Feeding competition, cooperation, and the causes of primate sociality. *American Journal of Primatology*, 73(1), 91–95. <https://doi.org/10.1002/ajp.20889>
- Takahata, Y. (1980). The reproductive biology of a free-ranging troop of Japanese monkeys. *Primates*, 21(3), 303–329. <https://doi.org/10.1007/BF02390462>
- Takahata, Y. (1982). Social relations between adult males and females of Japanese monkeys in the Arashiyama B troop. *Primates*, 23, 1–23. <https://doi.org/10.1007/BF02381434>
- Takahata, Y., Huffman, M. A., & Bardi, M. (2002). Long-term trends in matrilineal inbreeding among the Japanese macaques of Arashiyama B troop. *International Journal of Primatology*, 23(2), 399–410. <https://doi.org/10.1023/A:1013843814131>
- Terry, R. L. (1970). Primate Grooming as a Tension Reduction Mechanism. *The Journal of Psychology*, 76(1), 129–136. <https://doi.org/10.1080/00223980.1970.9916830>
- Thierry, B. (1990). Feedback loop between kinship and dominance: The macaque model. *Journal of Theoretical Biology*, 145(4), 511–522. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(05\)80485-0](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(05)80485-0)
- Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. In F. Aureli, F.B. de Waal (Hrsg.) *Natural conflict resolution* (1. Aufl., S. 106–128). University of California Press, Berkeley.
- Thierry, B. (2007). Unity in diversity: Lessons from macaque societies. *Evol. Anthropol.*, 16(6), 224–238. <https://doi.org/10.1002/evan.20147>
- Thierry, B., Singh, M., & Kaumanns, W. (2004). *Macaque societies: A model for the study of social organization*. Cambridge University Press.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46(1), 35–57. <https://doi.org/10.1086/406755>
- Tsuji, Y., Wada, K., & Watanabe, K. (2012). Non-woody plant diet of wild Japanese macaques: Herbaceous plants, ferns, fungi, seaweeds, and animal matter. *Primate Res.*, 28, 21–48. <https://doi.org/10.2354/psj28.010>
- Van Schaik, C. P. (2016). *The primate origins of human nature*. Wiley-Blackwell.
- Veenema H.C., Spruijt B.M., Gispen W.H., van Hooft J.A. (1997). Aging, dominance history and social behavior in Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Neurobiol Aging*, 18, 509–515. [https://doi.org/10.1016/s0197-4580\(97\)00107-3](https://doi.org/10.1016/s0197-4580(97)00107-3)

- Veenema, H. C., van Hooff, J. A., Gispen, W. H., & Spruijt, B. M. (2001). Increased rigidity with age in social behavior of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Neurobiology of Aging*, 22(2), 273–281. [https://doi.org/10.1016/S0197-4580\(00\)00204-9](https://doi.org/10.1016/S0197-4580(00)00204-9)
- Ventura, R., Majolo, B., Koyama, N. F., Hardie, S., & Schino, G. (2006). Reciprocation and interchange in wild Japanese macaques: grooming, cofeeding, and agonistic support. *American Journal of Primatology*, 68(12), 1138–1149. <https://doi.org/10.1002/ajp.20314>
- Wallner, B., Aspernig, D., Millesi, E., & Machatschke, I. H. (2011). Non-lactating versus lactating females: A comparison of sex steroids, sexual coloration, and sexual behavior in Japanese macaques. *Primates*, 52, 69–75. <https://doi.org/10.1007/s10329-010-0221-7>
- Watanabe, K. (1979). Alliance formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates*, 20, 459–474. <https://doi.org/10.1007/BF02373429>
- West, S., Griffin, A., & Gardner, A. (2007). Social semantics: Altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 20(2), 415–432. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>
- Widdig, A., Nürnberg, P., Krawczak, M., Streich, W. J., & Bercovitch, F. B. (2001). Paternal relatedness and age proximity regulate social relationships among adult female rhesus macaques. *Proceedings of the National Academy of Sciences - PNAS*, 98(24), 13769–13773. <https://doi.org/10.1073/pnas.241210198>
- Wolfe, L. D. (1984). Female rank and reproductive success among Arashiyama B Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *International Journal of Primatology*, 5(4), 333–352. <https://doi.org/10.2307/1380591>
- Yamagiwa, J. (2010). Research history of Japanese macaques in Japan. In N. Nakagawa, M. Nakamichi, & H. Sugiura (Hrsg.), *The Japanese macaques* (S. 3–25). Springer.
- Yates, K., Stanley, C. R., & Bettridge, C. M. (2022). The effects of allogrooming and social network position on behavioural indicators of stress in female lion-tailed macaques (*Macaca silenus*). *Behavioural Processes*, 202, 104740. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2022.104740>
- Yotsumoto, N. (1976). The daily activity rhythm in a troop of wild Japanese monkey. *Primates*, 17(2), 183–204. <https://doi.org/10.1007/BF02382850>
- Zhang, T., Liu, S.-Q., Xia, Y.-N., Li, B.-W., Wang, X., & Li, J.-H. (2023). Aging-related behavioral patterns in tibetan macaques. *Biology*, 12(10), 1325. <https://doi.org/10.3390/biology12101325>

5.1 Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1 Grooming zwischen fünf Generationen einer mütterlichen Verwandtschaftslinie (eigene Aufnahme).....	8
Abbildung 2 Stichprobenbeschreibung.....	20
Abbildung 3 Korrelation zwischen dem Alter weiblicher Japanmakaken und deren Anzahl an sozialen Partnerinnen.....	21
Abbildung 4 Korrelation zwischen dem Alter der weiblichen Fokustiere und der Anzahl nicht-verwandter sozialer Partnerinnen der weiblichen Japanmakaken.....	22
Abbildung 5 Korrelation zwischen dem Alter der weiblichen Fokustiere und der Stärke der sozialen Interaktionen mit nicht-verwandten Partnerinnen	23

5.2 Tabellenverzeichnis

Tabelle 1 Fokustiere. 39 geschlechtsreife weibliche Japanmakaken (<i>Macaca fuscata</i>).	15
Tabelle 2 Definitionen der Verhaltenskategorien für die Berechnung des Composite Sociality Index (CSI). Allgemeines Ethogramm – Affenberg Research Station (Universität Wien).	17

6 Anhang

6.1 Allgemeines Ethogramm – 2023

General Ethogram

Affenberg Field Research Station - University of Vienna

General application

This is the general ethogram used at the Affenberg field research of the University of Vienna. This list of variables has been created to form a long-term database that contains general behavioural data that can be applied to several different research topics. This ethogram will form the basis for any research that occurs at the Affenberg and uses focal sampling as an observation method. This means that these variables have to be included in such studies. For specific research questions additional and more specific variables may be added to a project-specific ethogram but should not replace existing variables in the general ethogram.

Spatial information

Combination of:

Area: Area number + centre or periphery (e.g. 4c)

Environment events: Conflict, feeding, guided tour, veterinary, construction site, bird of prey, other events

Height: 0 m / 1-3m / 4-10 m / + 10 m

Weather: Sunny / Sun with clouds / Cloudy / Rain / Mist / Snowfall / Snow
(Snow indicates presence of snow on the ground. It can be combined with any other weathertype.)

Durational labels:

These labels indicate the durational characteristics of a behaviour and in which column the behavioural variables should be digitalised in the focal templates:

Durational movement = DM

Durational behaviour = DB

Event behaviour = EB

Ten-second rule:

When a durational movement/behaviour (DM's & DB's) is interrupted for less than 10 seconds, it is still the same bout. Interruptions longer than 10 seconds mean a new bout has started (e.g.: a pause between grooming longer than 10 seconds, means two different bouts happened). If the observer feels confident enough to include shorter interruptions between bouts, the ten-second rule does not have to be applied.

Behavioural variables

Active encouragement (EB): Focal looks at the individual who mounts them and/or grabs behind (on hip, leg, genital region) or pulls the arm or other body part of another individual while being mounted.

Active solicitation (EB): Focal actively grabs or pulls the arm or other body parts of an individual to invite it for mounting or being mounted.

Consort sit:

Close consort sit (DB): Focal is sitting in body contact with a partner in a context where other sexual variables are displayed (e.g.: active solicitation, mount). Focal can sit directly in front of the partner (i.e.: back touches belly of the partner); or sit directly behind the partner (i.e.: belly touches back of the partner). If possible, indicate position in notes (F=front; B=behind). If the focal holds the buttocks or hips of another individual from behind (either shortly or for longer duration), note down 'Hold Bottom' additionally. Mutually exclusive with body contact.

Loose consort sit (DB): Focal is sitting within an arm-length reach of a partner in a context where other sexual variables are displayed (e.g.: active solicitation, mount). Focal can sit directly in front of the partner (i.e.: back directed towards belly of the partner); or sit directly behind the partner (i.e.: belly directed towards back of the partner). If possible, indicate position in notes (F=front; B=behind). If the focal holds the buttocks or hips of another individual from behind (either shortly or for longer duration), note down 'Hold Bottom' additionally. Loose consort sit is mutually exclusive with proximity.

Consort interruption:

Aggressive consort interruption (EB): Focal interrupts a consortship by aggressively trying to displace one or both consort partners or make them split their proximity. Possibly with body contact (hit/bite/grab) or without (chase/lunge/threat).

Non-aggressive consort interruption (EB): Focal interrupts consort without showing aggressive behaviour but displacing one or both consorting partners or make them split their proximity.

Copulation call (EB/DB): Focal vocalizes towards a (potential) sexual partner. Can be continuous when pauses between copulation calls are shorter than 10 seconds (then digitalised in the DB-column).

Curl up (DM): Focal sits hunched forwards, head tilted towards chest, arms and legs tight at body core.

Cofeed (DB): Focal is feeding/foraging with another feeding/foraging individual while being within 1 meter from each other.

Cower (EB): Focal shows a lateral flexion of the spine, away from another individual, human or environmental event.

Cry for support (EB): Focal makes a high pitch vocalization accompanied by hectic looking and searching for another individual during or after an aggressive encounter.

Displace (EB): Focal approaches another individual who then leaves, after which the focal remains within 1m radius where the other animal used to stay.

Embrace (DB): Focal holds another individual in its arms (can be combined with huddle).

General Ethogram

Affenberg Field Research Station - University of Vienna

- Face to face (EB):** Focal pushes its own face close to the face of another individual. Usually involves grabbing the face of the other individual and pulling it towards its own.
- Feed (DB):** Focal takes repeated bites of the same food item (e.g.: potato; pine cone) without having to search for that item.
- Forage (DB):** Focal moves slowly while looking for food on the ground or focal is sitting while looking for food on the ground.
- Follow (DB):** Focal walks behind another individual in the same direction and stays within a radius of 5 meters.
- Fear grin (EB):** Focal retracts lips and the teeth become visible. May be accompanied with partly opened jaws.
- Flee (EB):** Focal runs away from another individual after being approached/chased/lunged by that individual.
- Grab (EB):** Focal holds body parts of another individual with one or two hands for a few seconds.
- Groom (DB):** Focal touches and strokes another individual's fur with one or both hands, accompanied by periodic hand contact with its own mouth. Focal pays close attention to the recipient's fur.
- Ground hit (EB):** Focal hits or wipes the floor with the hand.
- Groom displace (EB):** Focal displaces one monkey in a grooming dyad to form a new grooming dyad with the remaining monkey. Is always accompanied with 'groom (passive)' of the remaining monkey.
- Grunt (EB):** Focal makes a low-pitched rumbling vocalization in an aggressive context or in direction of a conflict. Could be with clear focus towards another individual.
- Hit (EB):** Focal slaps another individual by hand.
- Huddle (DB):** Focal is in body contact to another individual and rests its head on this individual (mutually exclusive with body contact; can be combined with embrace).

Intervention:

- Aggressive intervention (EB):** Focal enters a conflict and displays aggressive behaviours (e.g. lung, threat, physical attacks, chase). Focal was not involved at the start of the conflict. If focal displays aggressive behaviours on the side of one specific individual, note support instead (see below).
- Non-aggressive intervention (EB):** Focal enters a conflict and displays non-aggressive behaviours. Focal was not involved at the start of the conflict.

Leave (EB):	This behavioural variable occurs in the following contexts: 1) Focal stops being in proximity with another individual by moving away (if the 1-meter radius is left through a change position (passive), write change position instead); 2) Focal walks away after having displayed aggressive or dominance behaviours (e.g.: face to face; grab; threat) to another individual; 3) Focal walks away after having received aggressive or dominance behaviours (e.g.: face to face; grab; threat) from another individual. Might result in leaving proximity but is not required.
Lie down (DM):	Focal is lying down, either on side, belly or back.
Lip smack (EB):	Focal pouts and repeatedly opens and closes the lips.
Lunge (EB):	Focal jumps a maximum of two body lengths forwards towards another Individual.
Mate (EB):	Focal mounts and ejaculates, which is indicated by a pause before dismounting and/or the appearance of visible semen.
Masturbate (DB):	Focal rubs own genitalia with fingers, on objects or on the ground.
Mock leave (EB):	Focal walks away from another individual while turning around at least once to lunge/scream/threat the other individual.
Mock flee (EB):	Focal runs away from another individual while turning around at least once to lunge/scream/threat the other individual. Mock flee is not the same as fleeing while crying for support.
Mount (EB):	Focal climbs on another individual with its hands on the receivers back or rump. Note whether it involves thrusts.
Muzzle contact (EB):	Focal brings its own mouth region close to another individual's mouth region.
Nurse (DB):	Focal enables infant to breastfeed.
Object interaction (DB):	Focal uses objects in movements that serve no obvious, immediate purpose.
Pass by (EB):	Focal enters a radius of 1 meter around another individual and leaves this radius within the same movement without displaying any other social behaviours (to distinguish from approach definition #3 (see above)).
Physical attack (EB):	Focal aggresses another individual with repeated and consecutive physical aggressive behaviours (e.g.: a succession of grab, hit and/or bite).
Present (EB):	Focal displays its rump and/or anogenital region to another individual by bowing forward and/or raising hindquarter. Focal might also sit in front of a potential partner and displays the back towards another individual. Could involve hitting the ground.
Proximity (DB):	Focal is within 1 meter of another individual and is not passing by.

General Ethogram

Affenberg Field Research Station - University of Vienna

Play face (EB):	Focal opens mouth with open jaws without retracting lips towards another individual. Focal makes no vocalisations.
Refusal (EB):	Focal leaves or changes position away from the partner without aggression while the partner shows interest in mounting (through presentation, holding bottom or active solicitation).
Rejection (EB):	Focal leaves or changes position away from the partner with aggression while another individual shows interest in mounting (through presentation, holding bottom or active solicitation).
Redirection (EB):	Focal that was involved in a conflict displays aggression to another, not previously involved individual within 10 seconds after the conflict (e.g. threats and/or physical aggression/chase/lunge).
Scratch (EB):	Focal uses finger(s) or foot to rake across own skin.
Scream (EB/DB):	Focal utters high pitched, intense vocalization. Can be continuous when focal screams every 10 seconds (then digitalised in the DB-column).
Sit (DM):	Focal rests in a posture supported by the buttocks or thighs.
Sunbathe (DB):	Focal sits upright with chest turned towards the sun.
Stand (DM):	Focal stands on four legs.
Social play (DB):	Focal displays behaviours of physical aggression (e.g. hit, grab or bite) with other individuals without vocalizations and with less intensity than regular physical aggression. Can be accompanied by playface.
Stare (EB):	Focal looks intensively at another individual with a straight back and raised eyebrows.
Startle (EB):	Focal jerks or twitches in response to an event or another individual that has approached while the focal individual was occupied with another activity.
Support (EB):	Focal actively approaches another individual who is in a conflict and together they display joined aggression towards one opponent. When a juvenile is supported, the juvenile might leave the conflict while the focal is chasing.
Threat (EB):	Focal moves its head with an O-shaped mouth and raised eyebrows towards another individual.
Travel (DM):	Focal walks or runs around.
Touch (EB):	Focal makes gentle and short body contact with another individual.
Travel together (DB):	Focal travels parallel to another individual. Distance between the individuals is less than 3 meters.
Tree shake (EB):	Focal holds a tree or object and shakes its body intensively.

Vigilance (EB/DB): Focal has a tense body posture and looks around with hasty movements of head and/or eyes without an imminent reason. Might be accompanied by standing on the hind legs. Can be continuous when focal is vigilant for more than 10 seconds (then digitalised in the DB-column).

Vocalization (EB/DB): Focal utters a vocalization that is not a copulation call, grunt or scream. Can be continuous when focal vocalizes every 10 seconds (then digitalised in the DB-column).

Yawn (EB): Focal opens mouth wide and inhales intensely, which can be seen by the expansion of the chest.

References:

Berman C, Ionica C, Li J. 2004. Dominance Style Among *Macaca thibetana* on Mt. Huangshan, China.

Int J Primatol. 25:1283-1312.

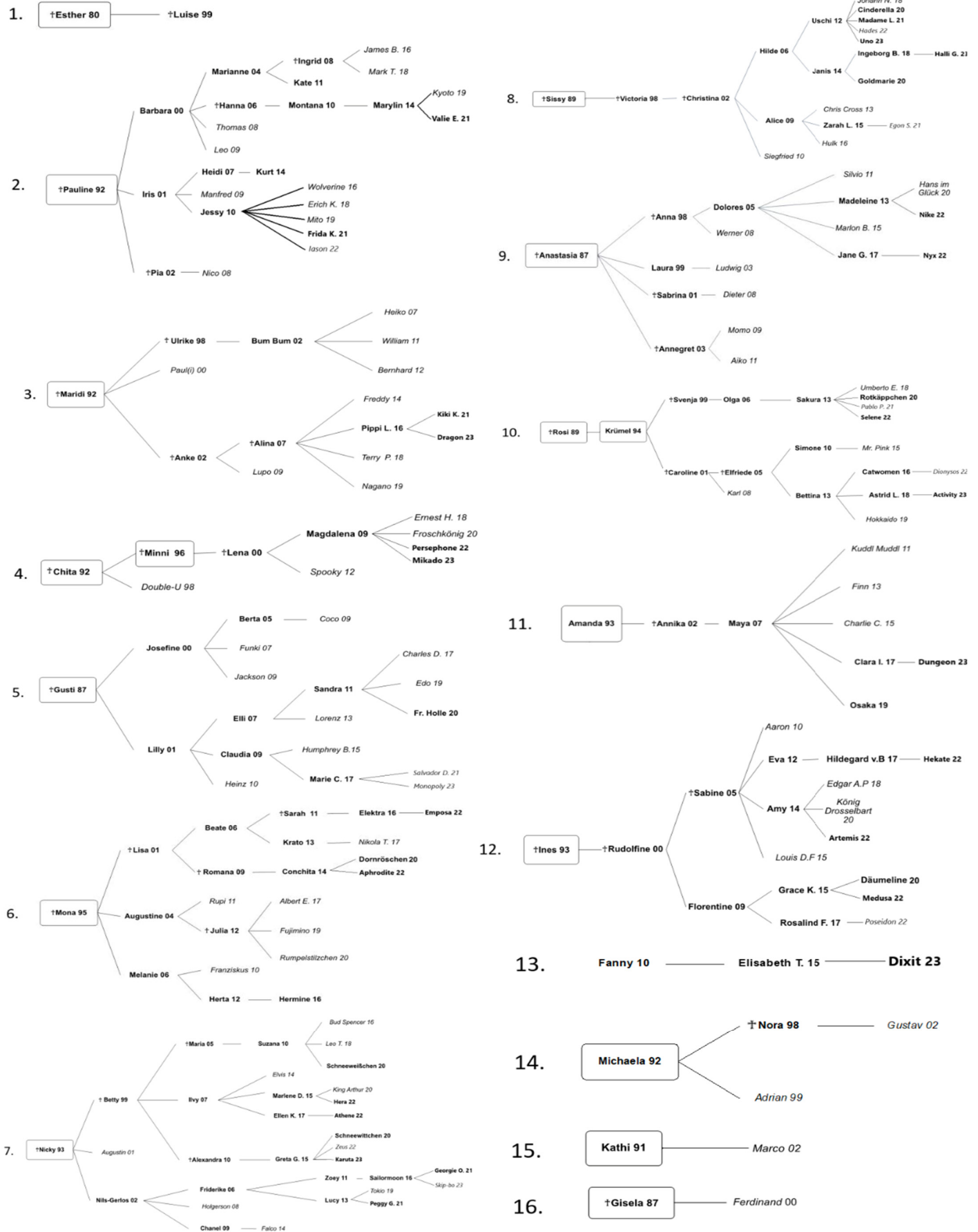
Cooper M, Bernstein I. 2008. Evaluating Dominance Styles in Assamese and Rhesus Macaques. Int J Primatol. 29:225-243.

Deag J. 1974. A study of the social behavior and ecology of the wild Barbary macaque (*Macaca sylvanus*). Bristol: University of Bristol.

Gunst N, Leca J-B, Vasey P. 2015. Influence of Sexual Competition and Social Context on Homosexual Behavior in Adolescent Female Japanese Macaques. American Journal of Primatology 77:502-515

Takahata, Y., 1980. The reproductive biology of a free-ranging troop of Japanese monkeys. Primates 21, 303–329

6.2 Rangordnung Matrilinearitäten



6.3 Gehege



Acronyms:

FL = Field Lab
(Has to be placed as the
current red dot covers
up OE)

OE = Old Enclosure

NE = New Enclosure

Covers NE,
but this can be removed



0 12.5 25 50 75 100 Meters

Drohnenbefliegung Affenberg
Auflösung: 3cm/Pixel

23. März 2023