# Artendiversität bei Mausmakis:
# die Bedeutung der akustischen Kommunikation

Von dem Fachbereich Biologie der Universität Hannover

zur Erlangung des Grades
Doktor der Naturwissenschaften
Dr. rer. nat.

genehmigte Dissertation

von
Dipl.-Biol. Vera Zietemann
geboren am 12.06.1971 in München

2000

Referentin: Prof. Dr. E. Zimmermann
Korreferent: Prof. Dr. G. Neuweiler

Tag der Promotion: 21.12.2000

*M. murinus* als Besucher der Volieren in Ampijoroa
(Photo von V. Zietemann)

“Repertoire study – perhaps more than any other type of investigation of avian vocalizations - is immensely complicated because everything is connected with everything else. This fact leaves one with the distinct impression that one can never know enough about the whole to be truly certain of any one part”.

Hailman & Ficken 1996, S. 159

## Abstract

Die Studie der akustischen Kommunikation kann wichtige Hinweise auf das Vorhandensein verschiedener Arten oder Unterarten liefern und Informationen zur Entstehung von Unterschieden geben.

In zwei ca. 400 km entfernt liegenden Gebieten an der Westküste Madagaskars wurde das akustische Repertoire jeweils zwei sympatrisch lebender Mausmakiarten (Ampijoroa: *Microcebus murinus* & *M. ravelobensis*; Kirindy: *M. murinus* & *M. myoxinus*) untersucht. Der Untersuchungszeitraum dieser Freilandstudie (1997 und 1998 zwischen April und Dezember) umfaßte auch die Paarungszeit der Mausmakis. Die Tiere wurden gefangen, individuell markiert und vermessen. Insgesamt 196 Individuen wurden für etwa fünf Tage in Volieren beobachtet und die Vokalisation wurde mit Informationen zum lautbegleitenden Verhalten und der Identität des Rufers auf Band aufgenommen.

Das Repertoire der drei Arten weist generell große Ähnlichkeiten auf. Tsäk-Laute, pfiffartige Laute und Grunzer konnten von allen Arten aufgezeichnet werden, Triller und breitbandige Zips wurden nur von *M. murinus* in beiden Gebieten während der Paarungszeit erhalten. Ein ‚trillerartiger Laut' konnte aber auch von *M. ravelobensis* aufgenommen werden.

Deutliche Unterschiede in der akustischen Kommunikation zwischen den sympatrischen Arten beider Gebiete konnten im Auftreten einzelner Lautformen, Übergänge von Lautformen und dem Auftreten einzelner Lautformen in verschiedenen Verhaltenskontexten festgestellt werden. Auch in der Struktur einzelner Lautformen konnten Unterschiede insbesondere bei den sympatrischen Arten in Ampijoroa beobachtet werden. Die beiden roten Arten der Westküste *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* dagegen zeigten tendenziell größere Übereinstimmungen im Repertoire zueinander als zu *M. murinus.* Unterschiede wurden aber sowohl im Repertoire als auch in der Struktur einzelner Lautformen gefunden. Die beiden *M. murinus* Populationen zeigten die größte Ähnlichkeit in der akustischen Kommunikation. Signifikante Abweichungen konnten fast nur in Lauten, die in der Paarungszeit auftraten, gefunden werden. Diese Befunde der akustischen Kommunikation und die Ergebnisse der morphometrischen Daten deuten darauf hin, daß *M. murinus* von den Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* deutlich getrennt werden können. Die beiden roten Arten scheinen enger miteinander verwandt zu sein als mit *M. murinus.*

Die Unterschiede in der akustischen Kommunikation konnten nicht mit Unterschieden in den Körpermaßen erklärt werden. Generell deuten die Befunde der Tsäk-Laute auf eine höhere innere Erregung in allen Verhaltenskontexten bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* im Vergleich zu *M. murinus* hin. Einige Unterschiede bei Lauten, die in Konfliktsituationen abgegeben wurden, könnten erklärt werden, wenn bei *M. murinus* ein anderes Verhalten beim Auftreten von Konflikten ausgebildet ist als bei *M. ravelobensis*. Strukturelle Unterschiede zwischen den beiden *M. murinus* Populationen in einigen Lauten könnten auf Unterschiede in der Habitat-Akustik zwischen den beiden Gebieten hinweisen.

Diese Arbeit bestätigt, daß man anhand akustischer Merkmale zumindest Arten voneinander abgrenzen kann. Erstmalig wurden viele verschiedene Erklärungsansätze untersucht, um die Ursache von gefundenen Unterschieden zu klären.

Schlagworte: *Microcebus spp.*, akustische Kommunikation, Taxonomie

## Abstract

The study of acoustic communication can provide important information not only on the existence of different species or subspecies but also on the evolution of species-specific differences.

The acoustic repertoires of sympatric mouse lemur species have been studied in two areas on the west-coast of Madagascar (Ampijoroa: *Microcebus murinus* & *M. ravelobensis*; Kirindy: *M. murinus* & *M. myoxinus*). The study areas are about 400 km apart. The field study was conducted in 1997 and 1998 between April and December and included the breeding season of the mouse lemurs. The animals were captured and marked individually. Altogether 196 individuals were observed in cages for about five days each. Vocalizations, behaviors and identities of the callers were monitored. Morphometric data were also collected.

The vocal repertoires of the three species were very similar. Tsak-calls, whistle calls and grunts could be recorded form each species. Trills and broadband calls were only obtained from *M. murinus* and were produced during breeding season in both areas. A trill-like call was also recorded from *M. ravelobensis*.

Clear differences in the acoustic communication of the sympatric species of both areas were found in the frequency of occurrence of particular calls and transitions between calls, and in the behavioral context of some calls. Also, differences in the structure of particular calls were found to occur especially between the two sympatric species at Ampijoroa. On the other hand, the vocal repertoire of the two red species from the west-coast, i.e. *M. ravelobensis* and *M. myoxinus*, show greater similarity to each other than to *M. murinus*, although the red species also differ in the repertoire and in the structure of particular calls. The two *M. murinus* populations were particularly similar showed the smallest differences. Significant differences occurred almost only between calls uttered during the breeding season. The acoustic data together with the morphometric data suggest that *M. murinus* from the two study areas can be clearly separated from *M. ravelobensis* and *M. myoxinus.* The two red species seem to be more closely related to each other than to *M. murinus.*

The differences in the acoustic communication cannot be explained clearly by morphometric differences. Generally, the results from the tsak-calls suggest a higher internal arousal by *M. ravelobensis* and *M. myoxinus* at all contexts in comparison to *M. murinus.* Differences in calls used during agonistic situations suggest that *M. murinus* and *M. ravelobensis* differ in their behavior at conflict situations. Differences between the two *M. murinus* populations in particular calls could be explained by differences in the habitat acoustic.

This study confirms the usefulness of acoustic traits for discrimination of species. For the first time several different models were analyzed to explain the cause of differences found.



Key words: *Microcebus spp.*, acoustic communication, taxonomy

# Inhaltsverzeichnis


1. Einleitung ……1

**1.1. Zur Art und einer nicht-invasiven Methode ihrer Bestimmung..... ..1**
1.1.1. Artbegriff, Artbildung und die Voraussetzungen für Taxonomie-bestimmungen ..... ..1
1.1.2. Akustische Kommunikation als Methode zur Arterkennung bei Primaten .... ..3

**1.2. Modelle zur Erklärung gefundener akustischer Unterschiede zwischen Individuen, Populationen und Arten ..... ..4**
1.2.1. Lautstruktur und Morphologie – das„Gewichts-/Körpergrößen-Modell“ ..... ..4
1.2.2. Lautstruktur und innerer Zustand – das „Motivations-Modell“ ..... ..5
1.2.3. Lautstruktur und Kontext – das „Kontext-Modell“ ..... ..6
1.2.4. Lautstruktur, Komplexität des Lautrepertoires und Sozialsystem – das „Sozialsystem-Modell“ ..... ..7
1.2.5. Lautstruktur und Habitat – das „Habitat-Modell“ ..... 9
1.2.6. Lautstruktur und Wahrnehmung – das „Wahrnehmungs-Modell“ ..... 11

**1.3. Das evolutionsbiologische Experiment ‚Mausmakis‘..... 12**
1.3.1. Taxonomische Einordnung ..... 12
1.3.2. Lebensweise ..... 14
1.3.3. Sozialverhalten ..... 15
1.3.4. Kommunikation ..... 17

**1.4. Fragestellung ..... 19**

2. Material und Methoden ……20

**2.1. Untersuchungsgebiete und Untersuchungszeitraum ..... 20**
2.1.1. Ampijoroa ..... 21
2.1.2. Kirindy ..... 22

**2.2. Datenaufnahme und Verarbeitung ..... 24**
2.2.1. Fangen ..... 24
2.2.2. Morphometrische Datenerfassung und Artbestimmung ..... 24
2.2.3. Akustische Datenerfassung, Verhaltenskontext und Datenverarbeitung ..... 26
2.2.3.1. Tierhaltung ..... 26
2.2.3.2. Lautaufnahmebedingungen ..... 28
2.2.3.3. Lautanalysesystem ..... 29
2.2.3.4. Erfassung und Einteilung der Lautformen und Definition der Meßparameter ..... 29
2.2.3.5. Übersicht über die aufgezeichneten Lautformen pro Individuum ..... 39
2.2.3.6. Erfassung und Einteilung der Verhaltenskontexte ..... 43

**2.3. Statistische Datenanalyse ..... 44**
2.3.1. Lautrepertoire ..... 44
2.3.1.1. Charakterisierung des Auftretens der Lautformen ..... 44
2.3.1.2. Analyse zum Auftreten verschiedener Lautformen je nach Verhaltenskontext ..... 45
2.3.1.3. Analyse zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis zwischen den Individuen einer Population und zwischen den sympatrischen Arten ..... 45
2.3.2. Lautstruktur und morphometrische Datenanalyse ..... 46
2.3.2.1. Analyse zur Charakterisierung der Strukturmerkmale der Laute und der morphometrischen Merkmale ..... 46
2.3.2.2. Korrelation von Rufmerkmalen und Körpermerkmalen ..... 48
2.3.2.3. Analyse des Einflusses des Verhaltenskontextes ..... 48
2.3.2.4. Analyse zur Variabilität der Laute der Individuen und Populationen .. 48

3. Ergebnisse ..... 50

**3.1. Morphometrische Charakterisierung der untersuchten Individuen ..... 50**

**3.2. Lautrepertoire der vier Populationen und drei Arten ..... 55**
3.2.1. Charakterisierung des Auftretens der Lautformen ..... 55
3.2.2. Untersuchung des Verhaltenskontextes ..... 60
3.2.2.1. Tsäk-Laute ..... 60
3.2.2.2. Pfiffartige Laute ..... 63
3.2.2.3. Grunz-Laute ..... 66
3.2.3. Analyse zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis zwischen den Individuen einer Population und zwischen den sympatrischen Arten ..... 69

**3.3. Tsäk-Laute ..... 73**
3.3.1. Charakterisierung der Chevron-Tsäks ..... 73
3.3.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen ..... 78
3.3.3. Untersuchung des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Rufstruktur der Chevron-Tsäks ..... 79
3.3.4. Untersuchung der Variabilität der Chevron-Tsäks ..... 85

**3.4. Pfiffartige Laute ..... 88**
3.4.1. Charakterisierung der pfiffartige Laute ..... 88
3.4.1.1. Pfiffe ..... 88
3.4.1.2. Zips ..... 92
3.4.1.3. KFM-Laute ..... 96
3.4.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen ..... 99
3.4.3. Untersuchung des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Rufstruktur der pfiffartigen Laute ..... 100
3.4.4. Untersuchung der Variabilität der pfiffartigen Laute ..... 106
3.4.4.1. Pfiffe ..... 106
3.4.4.2. Zips ..... 107
3.4.4.3. KFM-Laute ..... 108

**3.5. Grunz-Laute ..... 110**

**3.6. Trillerartige Laute ..... 112**
3.6.1. Charakterisierung der trillerartigen Laute ..... 112
3.6.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen ..... 116
3.6.3. Untersuchung der Variabilität der Triller ..... 117

**3.7. Breitbandige Zips ..... 119**
3.7.1. Charakterisierung der breitbandigen Zips ..... 119
3.7.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen ..... 121
3.6.3. Untersuchung der Variabilität der breitbandigen Zips ..... 122

4. Diskussion ..... 123

**4.1. Morphometrische Charakterisierung ..... 123**

**4.2. Hinweise zu den Kommunikations-Modellen angewendet auf Mausmakis .... 125**
4.2.1. Gewichts-/ Körpergrößen-Modell ..... 125
4.2.2. Habitat-Modell ..... 125
4.2.3. Wahrnehmungs-Modell ..... 127

**4.3. Charakterisierung des Lautrepertoires ..... 128**
4.3.1. Unterschiede zwischen den Populationen und Arten ..... 128
4.3.2. Erklärungsansätze zu den Befunden des Repertoires der vier Populationen .. 131
4.3.2.1. Kontext-Modell ..... 131
4.3.2.2. Motivations-Modell ..... 136
4.3.2.3. Sozialsystem-Modell ..... 137
4.3.2.4. Habitat-Modell ..... 138
4.3.2.5. Wahrnehmungs-Modell ..... 139
4.3.3. Analyse zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis zwischen den Individuen einer Population und zwischen den sympatrischen Arten ..... 140

**4.4. Tsäk-Laute ..... 141**
4.4.1. Unterschiede in der Struktur der Tsäk-Laute zwischen den Populationen und Arten ..... 141
4.4.2. Erklärungsansätze zu den Befunden der Struktur der Tsäk-Laute ..... 142
4.4.2.1. Gewichts- / Körpergrößen-Modell ..... 142
4.4.2.2. Motivations-Modell ..... 142
4.4.2.3. Sozialsystem-Modell ..... 143
4.4.2.4. Wahrnehmungs-Modell ..... 144

**4.5. Pfiffartige Laute ..... 146**
4.5.1. Unterschiede in der Struktur der pfiffartigen Laute der vier Populationen .... 146
4.5.2. Erklärungsansätze zu den Befunden der Struktur der pfiffartigen Laute ..... 147
4.5.2.1. Pfiffe ..... 147
4.5.2.2. Zips ..... 150
4.5.2.3. KFM-Laute ..... 151
4.5.2.4. Hinweise durch das Auftreten der Variationen ..... 152

**4.6. Grunz-Laute ..... 153**

**4.7. Trillerartige Laute ..... 154**
4.7.1. Unterschiede in der Struktur der Triller..... 154
4.7.2. Erklärungsansätze zu den Befunden der Struktur der Triller ..... 155
4.7.2.1. Gewichts- / Körpergrößen-Modell ..... 155
4.7.2.2. Kontext-Modell ..... 155
4.7.2.3. Habitat-Modell ..... 155
4.7.2.4. Wahrnehmungs-Modell ..... 155

**4.8. Breitbandige Zips ..... 156**

**4.9. Zusammenfassung der Befunde und Beantwortung der Fragestellung ..... 157**

5. Ausblick .....167

6. Zusammenfassung .....169

7. Literaturverzeichnis .....171

8. Anhang .....186

Anhang 1. Morphometrische Charakterisierung ..... 187
Anhang 2. Charakterisierung der Lautrepertoires ..... 188
Anhang 3. Tsäk-Laute..... 192
Anhang 4. Pfiffartige Laute ..... 203
Anhang 5. Grunz-Laute ..... 213
Anhang 6. Trillerartige Laute ..... 215
Anhang 7. Breitbandige Zips ..... 218

## Abkürzungsverzeichnis

| | |
|---|---|
| Frq. | Frequenz |
| *M. mur.* | *M. murinus* |
| *M. rav.* | *M. ravelobensis* |
| *M. myo.* | *M. myoxinus* |
| MurA | *M. murinus* von Ampijoroa |
| MurK | *M. murinus* von Kirindy |
| RavA | *M. ravelobensis* von Ampijoroa |
| MyoK | *M. myoxinus* von Kirindy |

# 1. Einleitung

## 1.1. Zur Art und einer nicht-invasiven Methode ihrer Bestimmung

### 1.1.1. Artbegriff, Artbildung und die Voraussetzungen für Taxonomiebestimmungen

Was ist eine Art? In der Literatur sind verschiedene Definitionen zu finden und die Artkonzepte variieren abhängig von ihrer Absicht und werden auch heute noch äußerst kritisch diskutiert (Mayr, 1975 & 1979; Endler, 1989; Albrecht & Miller, 1993). Grob können zwei Artkonzepte unterschieden werden. Das ‚Reproduktive Artkonzept' (Biologisches Artkonzept) umfaßt das Isolations- und das Erkennungskonzept. Das ‚Kohäsions-Artkonzept' betont die genetische und phänotypische Kohäsion innerhalb der Individuen. Die Bestimmung einer Art zeigt sich als ausgesprochen problematisch und oft liegt es im Ermessen des Forschers, ob eine neue Art oder Unterart in der Literatur beschrieben wird (Cracraft, 1989; Albrecht & Miller, 1993). So vielfältig wie der Artbegriff ist auch die Definition der Artbildung (Endler, 1989). Dabei sollte Artbildung generell als ein Prozeß angesehen werden, nicht als ein Ereignis (Templeton, 1981). Da der Prozeß noch immer stattfindet, können „schlechte" Arten, d.h. Arten, die sich deutlich unterscheiden aber Hybride bilden, gefunden werden.

Allgemein wird die allopatrische Artbildung (Artbildung durch geographische Isolation) bei Säugern als der wahrscheinlichere Mechanismus angesehen (Grant & Grant, 1989; Jones, 1997). Hinweise auf sympatrische Artbildung (Artbildung ohne geographische Isolation) konnten bei heterogener Umwelt mit stark unterschiedlichen Nischen und großer Variabilität innerhalb der Population bei Vögeln beobachtet werden (Grant & Grant, 1989). Nahe verwandte Arten, die gemeinsam (sympatrisch) in einem Gebiet vorkommen, sollten Mechanismen besitzen, die eine Fortpflanzung zwischen verschiedenen Arten behindern (Becker, 1982; Miller, 1982; Otte, 1989). Die Definition der Merkmalsverschiebung (‚character displacement') besagt, daß Arten, die sympatrisch leben, aufgrund von Konkurrenz größere Unterschiede, geringere Variabilität und größere Komplexität in ihren Signalen aufweisen sollten, als dieselben Arten, wenn sie allopatrisch (allein) leben (Otte, 1989; Jones, 1997). Sympatrisch lebende Arten, die nicht hybridisieren, stellen nach Templeton (1989) „gute Arten" dar. Doch auch Arten, die miteinander hybridisieren, repräsentieren oft reale biologische Einheiten in morphologischem, ökologischem, genetischem und evolutionärem Sinne (Templeton, 1989).

Bei der Evolution von reproduktiven Isolations- und/oder Erkennungsmechanismen spielt der Einfluß der Umwelt eine wichtige Rolle (Endler, 1989). Dabei werden alle Sinneskanäle solchen Arterkennungssignalen nutzbar gemacht. Die natürliche Selektion fördert die maximale Wahrnehmung von Signalen gegen Hintergrundgeräusche und eine minimale Degradierung, um die Erkennung des arteigenen Geschlechtspartners zu verbessern (Endler, 1992). Bei ausreichender Heterogenität der Umwelt steuert die Evolution das Sinnessystem in eine bestimmte Richtung („sensory drive"). Dabei können Partnerwahl, Raubfeinddruck, Futterwahrnehmung und Umweltcharakteristik auf die Entwicklung von Signalen einwirken. Die Benutzung möglichst vieler Sinnesmodalitäten zur Charakterisierung einer Art ist vorteilhaft, doch abhängig von der Umweltcharakteristik sind in verschiedenen Habitaten unterschiedliche Modalitäten effizient. Bei nachtaktiven Arten, die in dichtem Blätterwerk leben und solitär auf Nahrungssuche gehen, ist besonders die akustische und olfaktorische Kommunikation zur Übermittlung von Signalen geeignet (Bearder, 1987; Endler, 1992; Perret, 1995; Jones, 1997).

Lange Zeit erfolgte die Beschreibung von Arten nur aufgrund von morphologischen Untersuchungen. Doch die Morphologie ist nur eine Komponente der Erscheinung (Mayr, 1979; Jones, 1997). ‚Kryptische Arten' werden definiert als Zwillingsarten, die morphologisch ähnliche oder gleiche Populationen bilden, aber reproduktiv isoliert sind. Diese Definition bezieht sich auf menschliche visuelle Leistungen und mißachtet dabei die Sinneswahrnehmungen des zur Untersuchung stehenden Individuums (Bearder et al. 1996; Jones, 1997). Werden nur morphometrische Charakteristika zur Bestimmung von Arten herangezogen, so wird insbesondere die Anzahl verschiedener nachtaktiver, kryptischer Arten unterschätzt (Bearder et al., 1995). Zum Beispiel können morphologisch kaum zu unterscheidende Fledermauspopulationen anhand signifikanter Unterschiede in ihrer akustischen Kommunikation voneinander getrennt werden (Jones, 1997). Das Studium des akustischen Repertoires hat sich auch bei Primaten als brauchbare Methode erwiesen, um die mögliche Existenz von verschiedenen Arten zu beschreiben (siehe Abschnitt 1.1.2.).

Die Problematik, die sich bei morphometrischen Untersuchungen ergibt (Albrechts & Miller, 1993), ist jedoch auch bei der Analyse der akustischen Daten gegeben (vgl. Oates & Trocco, 1983; Bearder et al., 1995; Nietsch, 1999):
Ab welchen Unterschieden spricht man von einer ‚eigenen Art', einer ‚Unterart' oder einer Art mit verschiedenen Dialekten bei verschiedenen Populationen?

Ebenso wie morphometrische geographische Variationen ein universales Phänomen darstellen (Albrecht & Miller, 1993), so sind auch etliche Hinweise auf Unterschiede in der akustischen Kommunikation bei verschiedenen Populationen von Primaten zu finden (siehe Übersicht bei Hafen, 1998, S. 6). Bei zwei *Hylobates agilis* Populationen von verschiedenen Gebieten konnten einige Unterschiede in den Gesängen festgestellt werden (Mitani, 1987). Bei Play-Back-Versuchen wurden die Gesänge jedoch nicht unterschiedlich beantwortet. *H. muelleri* und *H. agilis* dagegen wiesen deutliche Unterschiede in ihren Lauten auf, die auch im Play-Back-Versuch unterschiedlich beantwortet wurden (Mitani, 1987). Bearder et al. (1995) wiesen bei ihren Studien zu verschiedenen Galagoarten darauf hin, daß nur dann Laute als ‚vocal fingerprint' angesehen werden können, wenn die Laute einer Art auch bei separierten Populationen weitestgehend übereinstimmen. Diese Beispiele zeigen deutlich, daß bei taxonomischen Untersuchungen zur Art stets sowohl verschiedene Arten als auch verschiedene Populationen einer Art (geographische Variationen) untersucht werden müssen (vgl. Albrecht & Miller, 1993). Nur wenn diese Voraussetzung erfüllt ist, kann entschieden werden, ob es sich um verschiedene Arten oder Unterarten handeln könnte. Vergleichende Studien an verschiedenen Primatenarten und Populationen, durchgeführt von einer Person mit einer Materialausstattung unter vergleichbaren Beobachtungsbedingungen sind selten zu finden (vgl. Gouzoules & Gouzoules, 2000). Art- und / oder populationsspezifische Vergleiche sollten jedoch nur unter diesen Voraussetzungen durchgeführt werden, da nur dann sichergestellt werden kann, daß die Unterschiede nicht durch verschiedene Untersuchungsbedingungen bewirkt wurden (Zimmermann, 1995a; Hailman & Ficken, 1996).

Zur Artbestimmung sollten, wenn möglich, genetische, morphometrische und verhaltensbiologische Studien herangezogen werden (Mayr, 1979; Albrecht & Miller, 1993; Kimbel & Martin, 1993; Bearder et al., 1995). Die Untersuchung der akustischen Kommunikation besitzt gegenüber anderen Methoden folgende Vorteile:

1. Es handelt sich um eine nicht-invasive Methode, die insbesondere bei stark gefährdeten Arten und bei Arten, die nicht gut gefangen werden können, ihren Einsatz finden sollte.
2. Mechanismen, die zur Artbildung geführt haben könnten, können erforscht werden, da die Folgen der Selektion in der Rufstruktur und der Rufnutzung erkennbar sind.

### 1.1.2. Akustische Kommunikation als Methode zur Arterkennung bei Primaten

Im Folgenden werden einige Studien erwähnt, die wichtige Hinweise zur Taxonomie der untersuchten Arten durch die Analyse der akustischen Kommunikation geliefert haben. Auf mögliche Schwierigkeiten bei der Studie der Kommunikation wird in einigen Arbeiten hingewiesen.

An Buschbabys (*Galago ssp.*) wurden umfangreiche artvergleichende akustische Studien durchgeführt (Clark, 1988; Zimmermann et al., 1988; Zimmermann, 1990; Masters, 1991; Bearder et al., 1996). Aufgrund der nachtaktiven und solitären Lebensart in dichten Wäldern stammen fast alle Lautaufnahmen von Individuen, die im Labor gehalten wurden. Qualitativ gute Aufnahmen, die einzelnen Individuen und einem entsprechenden Verhalten zugeordnet werden können, sind von freilebenden Tieren schwer zu erhalten (Masters, 1991). Bei einer vergleichenden bioakustischen Untersuchung an Duetten von Koboldmakis (*Tarsius ssp.*) konnten in Sulawesi drei verschiedene Populationen unterschieden werden, die vermutlich alle getrennte Arten darstellen (Nietsch, 1999).

Bei Neuweltaffen sind Daten von Krallenaffen (*Leontopithecus*: Snowdon et al., 1986) und Brüllaffen (*Alouatta*: Whitehead, 1995) erhoben worden. Bei der Feldarbeit wurde darauf hingewiesen, daß oft die Qualität der Aufnahmen sehr schlecht war und die Rufe den einzelnen Individuen nicht zugeordnet werden konnten (Whitehead, 1995).

Vergleichende Studien zu verschiedenen Arten liegen von *Cercopithecus* vor (Marler, 1973; Gautier & Gautier-Hion, 1988). Während bei Gautier & Gautier-Hion nicht ersichtlich ist, ob die Rufe den Individuen zugeordnet werden konnten, geht aus der Arbeit von Marler (1973) hervor, daß der Rufer identifiziert wurde, doch meist das begleitende Verhalten nicht erkannt werden konnte. Bei Schwarz-Weiß-Colobus-Affen wurde das Vorhandensein von fünf Arten von Oates & Trocco (1983) beschrieben. Ihre Analyse geht allerdings auf eine kleine Anzahl verschiedener Individuen zurück und die Aufnahmebedingungen stimmten bei den untersuchten Gebieten nicht überein (verschiedene Beobachter, verschiedene Geräte).

Lautaufnahmen sowohl vom Freiland als auch von Gefangenschaft sind von Gibbons (*Hylobates*) vorhanden. Ergebnisse zur Systematik findet man bei Geissmann (1993, 1995; 1997) und Mitani (1985 & 1987). Bei Mitani & Gros-Louis (1995) ergaben Feldstudien, daß sich anhand von Lauten Schimpansen (*Pan troglodytes*) und Bonobos (*Pan paniscus*) voneinander unterscheiden.

## 1.2. Modelle zur Erklärung gefundener akustischer Unterschiede zwischen Individuen, Populationen und Arten

Unterschiede in der Struktur von Lauten wurden für viele Arten und Populationen beschrieben. Die Ursachen dieser Unterschiede aufzuklären ist dagegen ein schwierigeres Unterfangen. Viele verschiedene Erklärungsansätze sind in der Literatur zu finden, sie sind in einer Übersicht auf den nächsten Seiten dargestellt.

### 1.2.1. Lautstruktur und Morphologie – das „Gewichts-/ Körpergrößen-Modell“

Physikalisch besteht ein Zusammenhang zwischen der Kehlkopfmorphologie und der Höhe der Grundfrequenz der produzierten Laute. Individuen mit kurzen Stimmbändern sind nicht in der Lage so tiefe Frequenzen zu produzieren wie Individuen mit langen Stimmbändern (Morton, 1977; Wiley & Richards, 1982; Fitch & Hauser, 1995). Eine Studie über die Korrelation zwischen Grundfrequenz und Gewicht bei nichtmenschlichen Primaten bestätigte, daß kleinere Arten generell in ihrem Lautrepertoire höhere Frequenzen benutzten als größere Arten (Hauser, 1993). Bei Untersuchungen an nahe verwandten Arten konnten Gewichtsunterschiede als Erklärung für gefundene Unterschiede allerdings nur in einigen Fällen herangezogen werden (Hauser, 1993; Mitani, 1999). In der Mehrzahl der Studien wurde kein Zusammenhang zwischen Körpergröße / Körpergewicht und der Höhe der Grundfrequenz nachgewiesen (Zimmermann, 1990; Hauser, 1993; Fitch & Hauser, 1995; Nietsch, 1999).

Das Gewicht ist häufig mit dem Alter korreliert. Jungtiere zeigen in Rufen, die den Rufen der adulten Tiere homolog sind, meist eine höhere Frequenz (z.B. *Macaca sinica*: Dittus, 1988; *Microcebus murinus*: Kuhn, 1989). Bei älteren Erwachsenen kann unabhängig vom Gewicht die verminderte Spannung der Stimmbänder zu einer Abnahme der Frequenz führen (Inoue, 1988). Durch Absenkung des Kehlkopfes und Vorwölbung der Lippen kann die Ruffrequenz aktiv gesenkt und somit eine größere Körpergröße „vorgetäuscht“ werden (Fitch & Hauser, 1995). Die Rufdauer, die bei größerem Lungenvolumen und zumeist größerer Körpergröße länger sein sollte, kann durch die Ausbildung von Luftsäcken manipuliert werden.

**Vorhersagen des „Gewichts- / Körpergrößen - Modells“ zur Lautstruktur**

a) Große Arten => tiefe Grundfrequenz, lange Dauer;

b) Kleine Arten => hohe Grundfrequenz, kurze Dauer;

### 1.2.2. Lautstruktur und innerer Zustand – das „Motivations-Modell“

Die Rolle des inneren Zustandes auf die Struktur von Rufen untersuchte Morton an Vögeln und Säugern und stellte anhand der Beobachtungen testbare Regeln auf (Morton, 1977 & 1982). Diese Regeln besagen, daß Rufe, die in aggressiver, feindlicher Stimmung abgegeben werden, eine niedrige Grundfrequenz besitzen, einen rauschhaften Charakter haben und eine abfallende Frequenzmodulation aufweisen. Dies steht in Übereinstimmung mit der Korrelation zwischen Ruffrequenz und Körpergröße, wobei eine tiefere Frequenz eine größere Körpergröße demonstriert. Rufe, die bei Furcht, Fluchttendenz oder in freundlicher Absicht abgegeben werden, sind dagegen von hoher Grundfrequenz, haben tonalen Charakter und weisen eine aufsteigende Frequenzmodulation auf. Somit gleichen diese Rufe den Lauten von Jungtieren und kleinen Individuen und sollen die Aggressivität des Empfängers reduzieren.

Diese Regeln konnte Jürgens (1979) durch elektrische Hirnstimmulationen an Totenkopfaffen (*Saimiri*) bestätigten. Zusätzlich zeigte er, daß die Frequenzbandbreite der Rufe ebenfalls wichtige Informationen über den inneren Zustand der Individuen liefert. Je größer die Bandbreite der Rufe, desto größer die Aversion des Rufers (Jürgens, 1982). Das „Morton-Jürgens-Modell“ wurden in vielen Arbeiten an verschiedenen Arten diskutiert und in den meisten Fällen bestätigt (vgl. Charles-Dominique, 1977; Brown, 1982; Cleveland & Snowdon, 1982; Robinson, 1984; Gouzoules & Gouzoules, 1990b; Macedonia, 1990; Hauser, 1991 & 1993). Die meisten Laute verschiedener Arten besitzen arttypische Unterschiede, obwohl sie den Regeln von Morton entsprechen (Owings & Morton, 1998). Dagegen sollen Schreie (‚screams‘) nach Owings & Morton (1998) nicht arttypisch ausgebildet sein, da sie oft bei zwischenartlichen Konflikten eingesetzt werden. Marler (1992) weist auf die Schwierigkeit hin, Motivation und Verhaltenskontext voneinander zu trennen. Er nimmt an, daß Signale immer sowohl Kontext- als auch Motivationsinformation codieren (Marler et al. 1992).

**Vorhersagen des „Motivations - Modells“ zur Lautstruktur**

a) Angriffs-Motivation => rauschhafte Rufe, tiefe Grundfrequenz, geringe Frequenzbandbreite, abfallende Frequenzmodulation;

b) Flucht-Motivation / freundliche Absicht => tonale Rufe, hohe Grundfrequenz, große Frequenzbandbreite, aufsteigende Frequenzmodulation;

### 1.2.3. Lautstruktur und Kontext – das „Kontext-Modell“

In vielen Arbeiten wird auf die Bedeutung des Einflusses des Kontextes auf die Rufstruktur hingewiesen. Rufe, die ähnliche Struktur haben, können verschiedene Funktionen innerhalb einer Art als auch verschiedene Funktionen bei verwandten Arten besitzen (z.B. Byrne, 1982; Zimmermann, 1985 a & b; Biben & Symmes, 1991; Norcross & Newman, 1993; Fischer et al., 1995; Fischer, 1998; Norcross et al. 1999). Andererseits können Rufe mit gleichem Kontext verschiedene Strukturen besitzen (z.B. Cheney & Seyfarth, 1988; Aich et al., 1990; Biben & Symmes, 1991; Macedonia & Evans, 1993). Dies zeigt die Notwendigkeit, daß mit den Lauten stets auch das dazugehörige Verhalten aufgezeichnet werden muß. Unterschiede zwischen verschiedenen Kontexten, gefunden bei Analysen an verschiedenen Individuen, sollten jedoch kritisch betrachtet werden, da gefundene Unterschiede auf Unterschieden zwischen den Individuen beruhen könnten.

Die Rufstruktur kann sich bei gleichem Kontext auch mit dem Abstand zwischen Rufer und Empfänger ändern, wobei die Rufe entweder noch der gleichen Rufform zugesprochen werden oder aber ein fließender Übergang zwischen verschiedenen Rufformen auftreten kann (Robinson, 1982; Schrader & Todt, 1993). Die Rufe sind dabei so strukturiert, daß sie bei geringem Abstand zwischen Sender und Empfänger schwer zu lokalisieren sind, bei großem Abstand dagegen leicht lokalisiert werden können (Masataka & Thierry, 1993).

Bei Waldbewohnern sollte der Kontext klarer in der Rufstruktur kodiert sein als bei Savannenbewohnern, bei denen neben der akustischen Kommunikation auch noch visuelle Signale den Kontext vermitteln können (Snowdon et al. 1983). Ob überhaupt Rufe in bestimmten Kontexten abgegeben werden, ist wiederum stark mit dem Sozialsystem der Tiere verknüpft.

**Vorhersagen zur Lautstruktur kann das „Kontext - Modell“ nicht liefern**.
Doch für die Einschätzung von homologen Lauten bei verschiedenen Arten ist nicht nur die Kenntnis des gesamten Repertoires nötig, sondern auch die Kenntnis des Verhaltenskontextes.

### 1.2.4. Lautstruktur, Komplexität des Lautrepertoires und Sozialsystem – das „Sozialsystem – Modell“

Da Rufe der Kommunikation dienen, können Unterschiede im sozialen System und in der Größe des Aktionsraumes in Unterschieden der akustischen Kommunikation reflektiert sein (Emlen, 1972; Marler & Mitani, 1988; Masataka & Thierry, 1993).

Ein Zusammenhang von **Aktionsraumgröße** und Lautstruktur bzw. Lautstärke konnte an Vögeln (Hunter & Krebs, 1979; Wiley & Richards, 1982) und Affen (Waser & Waser, 1977; Brown, 1989) nachgewiesen werden. Bei größeren Aktionsräumen wurden tiefere Frequenzen für Territorialrufe verwendet als bei kleineren Aktionsräumen. Die Kommunikation sollte auf die notwendige Reichweite beschränkt bleiben, um unnötige Energieverschwendung und Feindanlockung zu vermeiden (Wiley & Richards, 1982; Krebs & Davies, 1993). Bei Arten, bei denen die Empfänger der Laute hauptsächlich innerhalb einer Gruppe liegen und diese eng zusammen bleibt, sollten die Rufe nicht so weit reichen wie bei Arten, die sich z.B. in mehrere Untergruppen aufspalten und eine Kommunikation mit Individuen in anderen Gruppen von Bedeutung ist (Waser, 1982).

Fernkommunikationslaute (‚loud‘ oder ‚long calls‘) von Männchen dienen als Territorialverteidigung zwischen Männchen (Mitani, 1985; Masataka & Thierry, 1993; Geissmann, 1999), als Gruppenzusammenhalt während Gruppenbewegungen (Robinson, 1982; Mitani & Nishida, 1993; Norcross & Newman, 1993; Sugiura, 1998) und Kontaktsuche beim Verlust der Gruppe (Waser, 1982; Snowdon, 1986). **Fern-Werbungsrufe** von Männchen, die einer Anlockung von Weibchen dienen, wurden oft vermutet, konnten jedoch meist nicht nachgewiesen werden (Marler & Mitani, 1988; Mitani, 1992). Bei Arten, die permanent in gemischtgeschlechtlichen Gruppen leben, sind weitreichende Rufe zur Anlockung von Geschlechtspartnern nicht erforderlich, dagegen sollten sie bei solitären oder sexuell getrennt lebenden Arten ausgebildet sein, um Zeit- und Energieverlust durch Suchen nach Geschlechtspartnern zu verhindern (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Wenn vermehrt Werbungsrufe bei Weibchen vorhanden sind, so deutet dies auf erhöhte Konkurrenz der Weibchen um die Aufmerksamkeit von Männchen hin (Langmore & Davies, 1997). Diese Konkurrenz ist bei monogamen Arten nicht gegeben, so daß bei diesen deutliche Signale zur Östrus-Anzeige fehlen sollten (Hrdy & Whitten, 1987).

Rufe können ein Werkzeug zur Manipulation von Sozialpartnern darstellen, insbesondere in Zeiten von **Konflikten** (Dittus, 1988). Arten, die ein komplexeres Sozialsystem besitzen, sollten ein komplexeres Lautrepertoire haben, in welchem innere Zustände durch hohe Variabilität in Kontaktrufen feiner dargestellt sind (Morton, 1977; Marler & Mitani, 1988). Die Arbeiten von Masataka & Thierry (1993) und Gouzoules & Gouzoules (2000) zeigen den Zusammenhang von akustischem Repertoire mit den Mustern von agonistischen Interaktionen (verletzend oder nicht) innerhalb von Gruppen verschiedener Makaken-Arten. An ‚loud calls‘ von männlichen Mangaben wurde demonstriert, daß Unterschiede in der Rufstruktur Unterschiede in der Natur des Männchen-Wettbewerbs bei verschiedenen Arten reflektieren können (Waser, 1982). Konfliktlösungsstrategien können also im akustischen Repertoire widergespiegelt sein. Die Rufstruktur kann auch vom Rangverhältnis zwischen Sender und Empfänger beeinflußt werden (Gouzoules & Gouzoules, 1990b; Rendall et al., 1999). Bei Sozialsystemen, in denen sich Hierarchien ausbilden, ist der Rang oft in der Rufstruktur oder in der Rufhäufigkeit codiert (z.B. Harcourt et al., 1986; Zimmermann & Lerch, 1993; Harcourt & Stewart, 1996).

Rufe, die im Zusammenhang mit **Futter** abgegeben werden, sind von Vögeln und Primaten bekannt (Dittus, 1984; Dittus, 1988). Bei vielen Arten konnte beobachtet werden, daß Futterrufe nur bei übermäßigem Futterangebot abgegeben wurden und vermutlich der Anlockung von Artgenossen dienen (Hauser & Wrangham, 1987; Dittus, 1988; Elowson, 1991; Clark & Wrangham, 1993). Bei Futterrufen von Jungtieren wird auch eine Reduktion der Aggression von adulten Individuen diskutiert (Roush & Snowdon, 1999).

Bei **Alarmrufen** können drei funktionelle Kategorien unterschieden werden (Klump & Shalter, 1983). Die ‚Warning-Calls' sollen Gruppenmitglieder warnen, die Detektion des Rufers soll dabei minimiert sein. Die ‚Mobbing-Calls' sollen andere „Beutetiere" anlocken, sie sind gegen den Räuber gerichtet. Die ‚Perception-Advertisement-Calls' sollen den Räuber darüber informieren, daß er bemerkt wurde. Die Benutzung von Alarmrufen ist bei gruppenlebenden und bei solitären Arten beschrieben worden, wobei die Funktion und die Struktur der Alarmrufe je nach Sozialsystem und Art des Räubers verschieden sein kann (z.B. Zimmermann, 1985 a & b; Cheney & Seyfarth, 1990; Macedonia, 1990; Goodmann et al., 1993; Blumenstein & Armitage, 1997; Greene & Meagher, 1998).

**Vorhersagen des „Sozialsystem - Modells"**
**zur Komplexität des Repertoires und der Lautstruktur**

| | |
|---|---|
| 1. a) Große Aktionsräume | => tiefe Ruffrequenzen zur Fernkommunikation; |
| b) Kleine Aktionsräume | => hohe Ruffrequenzen zur Fernkommunikation; |
| 2. Komplexes Sozialsystem | => komplexes Lautrepertoire; |
| 3. a) Gruppenlebende Arten | => Rufe im Futterkontext; |
| b) Sexuell getrennt lebende Arten | => „Fern-Werbungsrufe"; |

### 1.2.5. Lautstruktur und Habitat – das „Habitat-Modell“

Informationen, die über weite Distanzen übermittelt werden, können wesentlich durch Umwelteinflüsse verändert werden. Insbesondere Fernkommunikationsrufe sollten daher durch Selektionswirkung an die Umweltbedingungen optimal angepaßt sein (Morton, 1975). Der Einfluß der Umwelt auf die Rufstruktur ist ausgesprochen komplex, so daß allgemeine Regeln nur schwer aufzustellen sind (Michelsen & Larsen, 1983). Dennoch soll hier ein Überblick zum Einfluß der Umwelt auf Laute vermittelt werden.

Das Habitat beeinflußt die Stärke der Abnahme der **Intensität.** Unabhängig vom Habitat steigt die Abschwächung der Amplitude mit zunehmender Frequenz (Waser & Waser, 1977; Richards & Wiley, 1980; Wiley & Richards, 1982; Brown & Gomez, 1992). Allerdings werden Laute, die nahe des Bodens abgegeben werden, im Frequenzbereich zwischen ca. 1 kHz und 3 kHz am geringsten abgeschwächt (Morton, 1975; Marten & Marler, 1977; Marten et al. 1977). An Vögeln konnte gezeigt werden, daß waldbewohnende Arten ihre Hauptenergie in einem niederfrequenteren Bereich einsetzten und ein geringeres Frequenzband aufwiesen als nahe verwandte Arten, die in Savannen oder Grassland lebten (Morton, 1975; Hunter & Krebs, 1979; Gish & Morton, 1981). Andere Studien, die keine Anpassung der Laute an das Habitat nachweisen konnten, gehen dagegen davon aus, daß die Veränderung der Laute durch das Habitat die Distanzabschätzung ermöglicht (Fotheringham et al., 1997). Bei Betrachtung der Laute bezüglich ihrer Anpassung an das Habitat sollte die Funktion der Laute berücksichtigt werden. Sehr hochfrequente Rufe, die sehr schnell in der Luft abgeschwächt werden, könnten dem Schutz vor Räubern dienen (Hunter & Krebs, 1979; Gould, 1983; Dempster & Perrin, 1991; Zimmermann, 1998).

Das Habitat hat auch wesentlichen Einfluß auf die Veränderung der **Rufstruktur** über größere Distanz. In Waldgebieten treten insbesondere starke Reflektionen der Schallwellen an Blättern auf, wodurch hochfrequente Amplitudenmodulationen und schnelle, wiederholte Frequenzmodulationen maskiert werden. In offenen Gebieten dagegen maskieren irreguläre Amplitudenschwankungen besonders niederfrequente Amplitudenmodulationen (Wiley & Richards, 1978; Richards & Wiley, 1980). Savannenhabitate bewirken bei größerer Distanz eine größere Verzerrung in der Zeit- und Frequenzdomäne als Regenwaldhabitate (Brown & Gomez, 1992). Der Grad der Verzerrung eines Rufes ist stark von seiner Struktur abhängig. Einfache Signale mit langsam sich verändernden Motiven sind insgesamt weniger anfällig für Verzerrungen als komplexe Signale (Brown & Gomez, 1992; Dabelsteen et al., 1993). Triller werden bis ca. 60 Meter stärker im Regenwald, über ca. 60 Meter dagegen stärker in der Savanne verzerrt (Brown & Waser, 1988; Brown & Gomez, 1992). Bei waldlebenden Vogelarten konnte beobachtet werden, daß schnelle Frequenzmodulationen in Fernrufen vermieden wurden, obwohl Playback-Studien bewiesen, daß verzerrte Gesänge mit und ohne Triller gleiche Antworten in den untersuchten Populationen hervorriefen (Wiley & Richards, 1982; Doutrelant et al., 1999). Waldbewohner zeigen meist ein diskreteres und mehr stereotypes Lautrepertoire als Savannenbewohner (Marler, 1973 & 1975; Gautier & Gautier, 1977; Waser, 1982; Brown, 1986). Untersuchungen an Altweltaffen zeigten, daß die im Regenwald lebenden Individuen eine gute Anpassung an die akustischen Anforderungen des Habitats besaßen, die in der Savanne lebenden Affen dagegen keine Anpassung an die Habitat-Akustik aufwiesen (Brown et al., 1995). Dieser Befund wurde damit erklärt, daß bei Savannenbewohnern neben der akustischen auch noch die visuelle Kommunikation eingesetzt werden kann.

Auf die Variabilität der Rufe wirken auch der **Hintergrundgeräuschpegel** und der **Artenreichtum** der Umwelt ein (Marler, 1973; Emlen, 1982; Wiley, 1983; Brown & Waser, 1988; Wiley, 1994; Doutrelant et al., 1998; Mitani et al. 1999). Bei einem hohen Geräuschpegel und / oder vielen nahe verwandten sympatrischen Arten sollte ein limitiertes Repertoire mit stereotypen Lauten, vielen Wiederholungen und einem ‚Eingangssignal' vorhanden sein (Becker, 1982; Wiley & Richards, 1982).

Bei Untersuchungen zur Akustik sollte stets beachtet werden, daß die Anpassung an das Habitat dazu führen kann, daß nicht nahe verwandte Arten ähnliche Lautstrukturen besitzen, während nahe verwandte Arten in verschiedenen Gebieten bemerkenswerte Unterschiede aufweisen können (Herzog & Hohmann, 1984; Blumstein & Daniel, 1997).

**Vorhersagen des „Habitat-Modells" zur Lautstruktur**

1. Fernkommunikation => Energie in tieffrequenten Bereichen ,
2. a) Waldbewohner => rauschhafte Laute, tiefe Ruffrequenz,
   geringe Frequenzbandbreite, stereotype Laute,
   langsame Frequenzmodulationen & Wiederholungsraten;
   b) Savannenbewohner => hohe Ruffrequenz,
   hohe Frequenzbandbreite, variable Laute;
   schnelle Frequenzmodulationen & Wiederholungsraten
3. a) Artenreiche Umwelt => wenig Variabilität in den Lauten;
   b) Artenarme Umwelt => höhere Variabilität in den Lauten;

### 1.2.6. Lautstruktur und Wahrnehmung – das „Wahrnehmungsmodell“

Für das **Richtungshören** sind zwei Grundprinzipien entscheidend, Zeit- und Intensitätsdifferenz. Dabei können bei großen Individuen nur tiefe Töne zur Richtungswahrnehmung durch Zeitdifferenz herangezogen werden. Große Individuen können nicht nur tiefere Frequenzen produzieren als kleinere Individuen, sondern diese auch besser wahrnehmen (Gould, 1983). Hohe Töne dagegen werden durch den Kopf stärker abgeschwächt und die Methode der Intensitätsdifferenz zur Richtungswahrnehmung findet besonders dann ihre Anwendung. Die Lokalisierbarkeit des Rufers wird erleichtert durch eine große Frequenzbandbreite, eine lange Rufdauer, hochrepetitive Amplituden- und Frequenzmodulationen und eine nicht zu niedrige Ruffrequenz (Waser & Waser, 1977; Wiley & Richards, 1982; Wehner & Gering, 1990; Norcross & Newman, 1993). Ob ein Rufer anhand seiner Laute lokalisiert werden will oder nicht, kann vom Sozialsystem und vom Kontext abhängig sein (Scherer & Kappas, 1988).

Um die Aufmerksamkeit eines Empfängers zu erhöhen, können sogenannte ‚alerting signals‘ (**Wachsamkeits-Signale**) ausgebildet sein (Wiley & Richards, 1982). Dabei wird zuerst ein spezielles, einfaches Signal abgegeben und erst danach die Hauptinformation gesendet. Wenn viel Information in einer kurzen Zeit übermittelt werden muß, sollten höhere Frequenzen verwendet werden, da die Rezeptoren eine schnellere zeitliche Antwort bei hohen Frequenzen besitzen (Okanoya & Dooling, 1988; in Endler, 1992).

Die Selektion wirkt nicht nur auf das lautproduzierende System, sondern auch auf das **Wahrnehmungssystem**, um die akustische Kommunikation unter bestimmten Umweltbedingungen zu fördern (Brown, 1986; Brown & Waser, 1988). Bei tonalen Signalen, die nur eine kleine Frequenzbandbreite und daher mehr Energie pro Frequenz besitzen, kann eine Anpassung des Rezeptors an diese Frequenz (‚tuned receptor‘) das Signal-Rausch-Verhältnis wesentlich verbessern (Wiley & Richards, 1978; Endler, 1992). Dieses ‚receptor signal matching‘ konnte z.B. bei Vögeln, Fröschen und Fledermäusen nachgewiesen werden (Brown, 1973; Horn, 1982; Wiley & Richards, 1982; Neuweiler et al., 1984; Ryan, 1990). Besonders bei stark verrauschter Umwelt sollten Individuen mit Signalen, die am besten an die Frequenz des Rezeptors angepaßt sind, bevorzugt werden (Ryan & Rand, 1990; Ryan et al., 1990). Dooling et al. (1992) zeigten, daß einige Vogelarten ihre eigenen Rufe besser unterscheiden konnten als die Rufe anderer Arten. Bei zwei Primatenarten (*Cercopithecus, Cercocebus*) konnte Brown (1986) nachweisen, daß diese bei arteigenen Lauten gegenüber Hintergrundrauschen sensitiver waren als bei artfremden Lauten. Auffallend war, daß sich die Hörkurve der beiden Arten nicht unterschied.

Ob Unterschiede zwischen verschiedenen Lauten überhaupt wahrgenommen werden, hängt nicht nur von der Zeit- und Frequenzunterscheidungsfähigkeit ab, sondern auch von der biologischen Bedeutung der Merkmale. So können Individuen einer Art z.B. besser Höchstfrequenzen unterscheiden, Individuen einer anderen Art besser Steigungen (Becher et al., 1979; Zoloth et al., 1979; Petersen, 1982). Diese artspezifischen Unterschiede basieren vermutlich auf einer selektiven Aufmerksamkeit, wobei verschiedene Arten verschiedene Merkmale als biologisch bedeutsam einstufen (Petersen, 1982; Stebbins & Moody, 1994). Ob Laute kategorisch oder kontinuierlich wahrgenommen werden, kann sogar von Population zu Population einer Art verschieden sein (Fischer, 1996).

**Vorhersagen des „Wahrnehmungs – Modells“ zur Lautstruktur**

1. a) gut lokalisierbar => große Bandbreite, lange Dauer, hochrepetetive Amplituden- / Frequenzmodulation
   b) schlecht lokalisierbar => konstantfrequent, kurze Dauer, keine Wiederholungen
2. Verrauschte Umwelt => konstantfrequente Laute, Wachsamkeits-Signal; ‚receptor-signal-matching‘;

## 1.3. Das evolutionsbiologische Experiment ‚Mausmaki‘

Umfangreiche Arbeiten zum Thema Artbildung, welche die akustische Kommunikation untersuchen, sind nur von Insekten und Vögeln von vielen Arten vorhanden. Bei Primaten dagegen sind nur wenige ausführliche Studien zu finden. In vielen Arbeiten wird meist nur auf ein oder zwei der zuvor beschriebenen Modelle zur Erklärung der Rufstruktur eingegangen. Oftmals ist die Anzahl der Individuen, die in die Analyse eingehen, äußerst gering, so daß auf die individuelle Varianz innerhalb der Population oder Art gar nicht eingegangen werden kann. Individuelle Unterschiede innerhalb einer Population wurden oft berichtet (z.B. Macedonia, 1986; Zimmermann & Lerch, 1993; Riede, 1997; Teixidor & Byrne, 1999), so daß populations- und artvergleichende Arbeiten, bei denen nur wenige Individuen untersucht wurden, kritisch betrachtet werden müssen. Der Unterschied zwischen den Arten muß größer sein als die individuellen Variationen innerhalb einer Population, um als artspezifische Vokalisation erkannt zu werden. Insbesondere in Gebieten, in denen mehrere Arten sympatrisch leben, sollten sich Rufe zwischen den Arten wesentlich unterscheiden (Otte, 1989).

Bei nachtaktiven Arten besitzt die akustische Kommunikation auf Grund der sinnesökologischen Bedingungen eine besondere Bedeutung. Sie eignen sich daher besonders zur Untersuchung der Artbildung anhand von akustischen Merkmalen. Die Primaten von Madagaskar liefern ein natürliches Experiment der Evolution (Ganzhorn & Kappeler, 1993). Mausmakis (*Microcebus*) stellen ein hervorragendes Untersuchungsobjekt zur Analyse der Bedeutung der akustischen Kommunikation für die Aufklärung der Artendiversität und Evolution von Arten dar, da sie:

1. nachtaktiv sind;
2. in einigen Gebieten sympatrisch vorkommen;
3. in geographisch isolierten Populationen derselben Arten über einen weiten Bereich verbreitet sind (*M. murinus* an der Westküste, *M. rufus* an der Ostküste);
4. in ihrem jeweiligen Verbreitungsgebiet in genügend hoher Anzahl vorkommen, so daß die nötige Stichprobengröße für statistische Vergleiche erreicht werden kann.

### 1.3.1 Taxonomische Einordnung

Mausmakis lassen sich systematisch folgendermaßen einordnen:

**Klasse: Säugetiere**
**Ordnung: Primaten**
**Subordnung: Strepsirhini (Feuchtnasenprimaten)**
**Infra-Ordnung: Lemuriformes**
**Familie: Cheirogaleidae**
**Gattung: *Microcebus***

(nach Tattersall, 1982; Purvis, 1995)

#### Morphometrische Studien

Trotz umfangreicher Forschungen herrscht noch immer keine eindeutige Klarheit über die Arteinteilung und die Verbreitung der Mausmakis. Generell ist der graue Mausmaki (*M. murinus*) entlang der Westküste und der rote Mausmaki (*M. rufus*) entlang der Ostküste zu finden (Petter, 1962; Martin, 1972a; Harcourt & Thornback, 1990; Mittermeier et al., 1994). Im Südosten (Mandena: Tolanaro) wurden *M. murinus* und *M. rufus* sympatrisch

nachgewiesen (Martin, 1972a). Bei der Verbreitung im Norden wird vermutet, daß die beiden Arten sympatrisch in Sambirano (Ankarana, Nordwesten) vorkommen (Hartcourt & Thornback, 1990). Im Ambato-Gebiet konnte *M. rufus* dagegen nicht gefunden werden (Colquhoun, 1998). Von mehreren Forschern wurden an verschiedenen Orten entlang der Westküste neben der grauen Form (*M. murinus*) jedoch auch rote Mausmakiformen gefunden (Peters, 1852; Petter, 1962; Petter et al., 1977; Martin, 1995; Thalmann & Rakotoarison, 1995), über deren Artstatus an vielen Orten noch immer Unklarheit herrscht. Beobachtungen von „kleinen Mausmakis“ ziehen sich von Toliar (Südwesten; Peters, 1852) über Morondava (Westen; Schmid & Kappeler, 1994) bis hin zur Baly Bay Area (südlich von Mahajanga; Thalmann & Rakotoarison, 1995; Ausilio & Raveloanrinoro, 1998; Hawkins et al., 1998; Thalmann et al., 1999). Schmid & Kappeler (1994) entdeckten im Gebiet des Kirindy (Westmadagaskar) den von Peters (1852) beschriebenen *M. myoxinus* wieder. Dieser unterscheidet sich von dem sympatrisch vorkommenden *M. murinus* durch seine rote Fellfärbung, seine geringere Größe und seinem in Bezug zum Körpergewicht längeren Schwanz. Ein Vergleich zu *M. rufus* aus Ranomafana (Südostküste) ergab, daß *M. myoxinus* leichter und kleiner ist und einen relativ längeren Schwanz besitzt (Atsalis et al., 1996). An der Nordwestküste (Ankarafantsika) entdeckte Petter 1962 zwei sympatrische Formen, wobei die graue Form recht häufig zu finden war, die sehr aktive und aggressive rote Form dagegen selten. Zimmermann et al. (1998) beschrieben nach systematischen Fangaktionen im Ankarafantsika-Gebiet eine rote Form als eigene Art (*M. ravelobensis*), wobei es sich bei dieser vermutlich um die von Petter (1962) entdeckte rote Form handelt. *M. ravelobensis* unterscheidet sich von der sympatrisch vorkommenden Art *M. murinus* durch die rote Fellfarbe, einen längeren und dünneren Schwanz und längere Hinterbeine (Zimmermann et al., 1998). *M. rufus* aus der Gegend von Andasibe (Ostküste) zeigte Unterschiede zu *M. ravelobensis* in fast allen Körpermaßen. *M. myoxinus* scheint eine kleinere Körpergröße zu besitzen als *M. ravelobensis* (Zimmermann et al., 1998). Rote Formen, die in der Größe nicht deutlich von *M. murinus* abweichen, sind bis jetzt nur in Ankarafantsika (Mahajanga, Nordwesten) beobachtet worden (Petter, 1962; Zimmermann et al., 1998). Es ist unklar, ob es ein Überlappungsgebiet der beiden bis jetzt gefundenen roten Arten an der Westküste gibt. Der Name ***M. myoxinus*** wird in dieser Arbeit für die Form in Kirindy beibehalten, obwohl Anzeichen gefunden wurden, daß es sich um eine *andere Art* handelt (Rasoloarison, 2000).

**Genetische Studien**

Genetische Untersuchungen mit unterschiedlichen Methoden führten zu dem Ergebnis, daß unter der Familie der Cheirogaleidae die Gattungen *Cheirogaleus*, *Microcebus*, *Mirza*, *Allocebus* und *Phaner* zusammengefaßt werden sollten (Purvis, 1995; Yoder, 1997; Pastorini et al., eingereicht). Innerhalb dieser Familie trennen sich genetisch als erstes *Phaner*, *Allocebus* und *Cheirogaleus* ab, *Microcebus* und *Mirza* sind sich genetisch gesehen am nächsten. Studien an Mausmakis von Schmid et al. (1995) und Tomiuk et al. (1998) bestätigten, daß es sich bei *M. murinus, M. myoxinus* und *M. rufus* um verschiedene genetisch getrennte Arten handelt. Samersiki (1996) stellte erstmals einen Stammbaum von *M. murinus, M. myoxinus* und *M. rufus* auf, der eine nähere Verwandtschaft von *M. myoxinus* zu *M. rufus* nahelegte. Neueste Untersuchungen von Pastorini et al. (2000) zeigen, daß *M. ravelobensis* mit *M. rufus* näher verwandt ist als *M. murinus* mit diesen beiden roten Formen. Diese genetischen Untersuchungen lassen vermuten, daß die an der Westküste lebenden roten Arten eine nähere Verwandtschaft zu der roten Art der Ostküste haben, als zur grauen Art der Westküste.

### 1.3.2. Lebensweise

Umfangreiche Studien im Freiland wurden bis jetzt zu *M. murinus* durchgeführt (vgl. Martin, 1972a & 1973; Barre et al., 1988; Pages-Feuillade, 1988; Corbin & Schmid, 1995; Fietz, 1995; Radespiel et al., 1998). Generell können Mausmakis als nachtaktiv bezeichnet werden und sie werden überwiegend solitär im Wald bei der Futtersuche angetroffen (Martin, 1972a; Mittermeier et al., 1994; Kappeler, 1997). *M. murinus* verbringt den Tag meist in Baumhöhlen, selten werden sie auch in Nestern gefunden (Martin, 1972a; Fietz, 1995; Radespiel et al., 1998). In der Nutzung dieser Schlafplätze treten geschlechtsspezifische Unterschiede auf. Weibchen sind oft in Weibchen-Gruppen zu finden und benutzen ihre Schlafplätze über längere Zeit (Radespiel et al., 1998; Sarikaya, 1999). Männchen sind dagegen meist allein im Schlafplatz anzutreffen und wechseln diesen häufig (Radespiel et al., 1998; Peters, 1999). Bei *M. ravelobensis* bilden beide Geschlechter oft Schlafgruppen von mindestens zwei bis drei Tieren, die meist in Nestern oder in dichtem Gestrüpp anzutreffen sind (Randrianambinina, 1997; Ehresmann, 2000). *Microcebus ravelobensis* Individuen wechseln ihre Schlafplätze häufiger als Individuen von *M. murinus* (Ehresmann, 2000). *M. myoxinus* verbringt die Tage meist alleine in dichtem Geäst (Schwab, 1998a & 2000). Vermutlich wechseln Weibchen häufiger ihre Schlafplätze als Männchen und es deutet sich an, daß beide Geschlechter insgesamt den Schlafplatz häufig wechseln (mdl. Mitt., D. Schwab). *Microcebus rufus* Weibchen konnten in Ranomafana beim Bau von Nestern in Bodennähe (1-3 Meter über dem Boden) beobachtet werden (Wright & Martin, 1995)

Informationen zur Ernährung sind von *M. murinus* und *M. rufus* bekannt (vgl. Martin, 1973; Hladik et al., 1980; Corbin & Schmid, 1995; Atsalis, 1999a). Sie können als „Allesfresser“ bezeichnet werden, denn ihre Nahrung reicht von Früchten, Blüten, Blättern über Baumsäfte und Sekreten von Insektenlarven bis zu Insekten (besonders Käfer), Spinnen, kleinen Reptilien und Amphibien. Während sich die Mausmakis zur Lokomotion und zum Rasten je nach Habitatstruktur in unterschiedlicher Höhe aufhalten (im Sekundärwald meist in 0 bis 10 Metern Höhe, im Primärwald zwischen 15 und 30 Metern Höhe), beobachtet man unabhängig vom Habitat, daß sie zum Jagen von Insekten oft auf den Boden gehen (Martin, 1973). Das Nahrungsangebot zeigt starke saisonale Schwankungen, mit einem reichen Angebot in der Regenzeit und einem geringeren Angebot in der Trockenzeit.

In Kirindy konnte bei *M. murinus* Weibchen festgestellt werden, daß sie während der Trockenzeit über längere Zeit in Torpor gehen, während die meisten Männchen von *M. murinus* keine längeren Torporphasen durchlaufen (Kappeler, 1997; Schmid, 1997; Schmid & Kappeler, 1998). Bei *M. myoxinus* konnte kein saisonaler lang andauernder Torpor beobachtet werden (Kappeler, 1997; Schwab, 2000), die Fähigkeit zum täglichen Torpor wird aber nicht ausgeschlossen (Schmid & Kappeler, 1998). Im Gebiet von Ampijoroa konnten bisher keine langen Torporphasen bei *M. murinus* festgestellt werden, obwohl auch hier *M. murinus* die Möglichkeit besitzt, Fett im Schwanz einzulagern (Zimmermann et al., 1998; Ehresmann, 2000). Bei *M. ravelobensis* dagegen konnten keine Fetteinlagerungen festgestellt werden und es besteht kein Hinweis darauf, daß diese in Torpor gehen (Zimmermann et al., 1998; Ehresmann, 2000). Bei *M. rufus* lagern beide Geschlechter Fett in den Schwanz ein (Wrigth & Martin, 1995; Atsalis, 1999b). Insbesondere die Weibchen gehen während der Trockenzeit für ungefähr einen Monat in Torpor, bei den Männchen vermutet die Autorin, daß die aktiv bleibenden Individuen wandern (Atsalis, 1999b).

### 1.3.3. Sozialverhalten

Lange Zeit glaubte man, daß *M. murinus* einen Populationskern mit einem Überschuß an Weibchen und dominanten Männchen ausbildet, während sich unterlegene Männchen in der Peripherie aufhalten und reproduktiv unterdrückt sind (Martin, 1972a; Perret, 1992). Neuere Untersuchungen ergaben ein anderes Bild. Bei allen bisher durchgeführten Studien konnten bei Männchen größere **Aktionsräume** bestimmt werden als bei Weibchen (*M. murinus*: Barre, 1988; Pages-Feuillade, 1988; Fietz, 1995; Radespiel, 1998; Fietz, 1999; *M. ravelobensis*: Ehresmann, 2000; *M. myoxinus*: Schwab, 2000). Dabei überlappen die Aktionsräume der Männchen stark mit denen anderer Männchen und mit denen der Weibchen, d.h. mehrere Männchen haben Zugang zu mehreren Weibchen. Bei Fietz (1999) und Sarikaya (1999) wird darauf hingewiesen, daß sich die Aktionsräume von *M. murinus* Weibchen, die in verschiedenen Schlafgruppen sind, nicht stark miteinander überlappen. Das Paarungssystem von *M. murinus* wird als promisk angesehen (Fietz, 1995; Kappeler, 1997). Nach der Studie von Radespiel (1998 & 2000) besitzt *M. murinus* ein **disperses Mehr-Männchen-Mehr-Weibchen-System** mit einer individualisierten Nachbarschaft, und die Ergebnisse von Ehresmann (2000) weisen auch für *M. ravelobensis* auf ein derartiges Sozialsystem hin.

Die Bestimmung der Populationsdichte ergab je nach Gebiet und Art sehr verschiedene Ergebnisse. Bei *M. murinus* wurden im Westen 3-4 Individuen pro Hektar bestimmt (Petter, 1978; Hladik, 1980), im Nordwesten 0,4-1,9 Individuen pro Hektar (Ganzhorn, 1988; Rendigs, 1999). Die Populationsdichte von *M. ravelobensis* unterscheidet sich stark innerhalb von Ampijoroa. Im Gebiet, in denen *M. murinus* und *M. ravelobensis* sympatrisch vorkommen, beträgt die Populationsdichte 0,7 Individuen pro Hektar, im Gebiet, in welchem *M. ravelobensis* exklusiv vorkommt, ist dagegen eine Populationsdichte von sechs Individuen pro Hektar ermittelt worden (Rendigs, 1999). Die Bestimmung der Populationsdichte ist jedoch insgesamt problematisch, da das Vorkommen von Torpor bekannt ist und oft verschiedene Methoden zur Bestimmung verwendet werden (Harcourt & Thornback, 1990).

In allen Gebieten und bei allen Arten wurde übereinstimmend beobachtet, daß die Hoden der Männchen während der Trockenzeit reduziert sind, vor dem Östrus der Weibchen dann stark zunehmen (Martin, 1972a; Fietz, 1995; Radespiel, 1998; Schmid & Kappeler, 1998; Schwab, 2000). Eine vergleichende Studie der Variation der Hodengröße bei Lemuren zeigte, daß *M. murinus* relativ zu seiner Körpergröße überdurchschnittliche Hoden besitzt (Kappeler, 1996). Dies läßt auf eine Spermakonkurrenz zwischen Männchen schließen. Bis jetzt wurden im Freiland keine ernsthaften Verletzungen bei *M. murinus* Männchen während der Paarungszeit beobachtet (Pages-Feuillade, 1988; Fietz, 1995; Schmid & Kappeler, 1998). Bei den Weibchen ist die Vagina zur Trockenzeit geschlossen, sie schwillt dann synchron bei allen Weibchen gegen Ende der Trockenzeit stark an und öffnet sich für ca. 9 Tage, wobei meist in den ersten 3 Tagen die Ovulation erfolgt (Martin, 1972a & 1973; Glatston, 1979; Perret, 1986; Radespiel & Zimmermann, 1997; Radespiel & Zimmermann, 2000).

Der Paarungszeitraum ist je nach Gebiet und Art verschieden (Martin, 1972a). Bei *M. murinus* liegt der erste Paarungszeitraum im Nordwesten und im Süden im September (Martin, 1972a; Radespiel, 1998; Zimmermann et al., 1998; Sarikaya, 1999), im Westen dagegen erst im Oktober (Martin, 1972a; Fietz, 1995; Schmid & Kappeler, 1998). Bei *M. ravelobensis* (Nordwesten) beginnt der erste Paarungszeitraum bereits im August (Randrianambinina, 1997; Zimmermann et al., 1998; Ehresmann, 2000), bei *M. myoxinus* (Westen) im November (Schwab, 1998 & 2000). *Microcebus rufus* zeigt ebenfalls einen saisonalen Reproduktionszyklus, obwohl im Regenwald die saisonalen Schwankungen nicht so stark ausgeprägt sind wie im Trockenwald (Martin, 1973; Wrogemann et al., in press). Von

Tieren in Gefangenschaft wird von zwei Würfen pro Jahr berichtet (Andriantsiferana et al., 1974). Für *M. murinus* wird im Süden (Martin, 1972a & b) und Nordwesten (Lutermann, mdl. Mitt.) auch im Freiland davon ausgegangen.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sowohl Ähnlichkeiten als auch Unterschiede sowohl zwischen den Arten als auch bei der geographisch getrennten Art *M. murinus* (Westen und Nordwesten von Madagaskar) beobachtet wurden. Dies kann ein Hinweis auf Unterschiede in der Verfügbarkeit und Verteilung von Ressourcen sein, welche modifizierend auf die soziale Organisation einwirken könnten (Hartcourt, 1987; Perret, 1992;). In Tabelle 1 sind Ähnlichkeiten und Unterschiede in der Soziobiologie der verschiedenen Arten und Populationen im Überblick zusammengestellt.

Tab. 1: Überblick über Ähnlichkeiten und Unterschiede verschiedener Mausmakiarten

| | ***M. murinus*** | ***M. ravelobensis*** | ***M. myoxinus*** | *M. rufus* |
|---|---|---|---|---|
| Vorkommen | Gesamter Westen | Nordwesten (Ampijoroa) | Mittelwesten (Kirindy) | Gesamter Osten |
| Farbe | grau | rot | rot | rot |
| Größe | groß | groß | klein | mittel |
| Schlafplatz | meist Höhlen [2&4] | Nester, Gestrüpp [7] | Gestrüpp [8] | Nester? |
| Schlafgruppen | ♂: Solitär<br>♀: Gruppen [4] | ♀ & ♂: Gruppen [7] | ♀ & ♂: Solitär [8] | ? |
| Schlafplatz-wechsel | ♂: häufig<br>♀: selten [2&4] | ♀ & ♂: häufig [7] | (♀ & ♂: häufig;<br>♀ seltener als ♂[8]) | ? |
| Langdauernder Torpor | Kirindy: ♂: selten<br>♀: Ja; [3]<br>Ampij.: NEIN; [7] | NEIN [7] | NEIN [8] | ♂: selten<br>♀: Ja[6] |
| Aktionsräume (ca.) | ♂: 3 ha<br>♀: 1,5 ha [2&4] | ♂: 6 ha<br>♀: 2,5 ha [7] | ♂: 6 ha<br>♀: 1,2 ha [8] | ? |
| Populations-dichte | Kirindy: 3 - 4 [1]<br>Ampij.: 0,4 - 1,9 [5] | 0,7-6 [5] | ? | ? |
| Paarungs-zeitraum | Kirindy: Oktober [2]<br>Ampij.: September[4] | August [7] | November [8] | ? |

Ampij.: Ampijoroa;
[1]: Hladik, 1980; [2]: Fietz, 1995 (Kirindy; Westen); [3]: Schmid, 1997 (Kirindy, Westen);
[4]: Radespiel et al., 1998 (Ampij., Nordwesten); [5]: Rendigs, 1999 (Ampij., Nordwesten)
[6]: Atsalis (Ranomafana) ; [7]: Ehresmann, 2000; [8]: Schwab, 2000;
Nähere Angaben siehe Text.

### 1.3.4. Kommunikation

Obwohl Mausmakis nachtaktiv sind, sollte ihr **visueller Sinn** nicht unterschätzt werden (Pariente, 1979). Nachtaktive Lemuren können sowohl nachts als auch am Tag gut sehen. Mausmakis verfügen (wie fast alle Prosimier) über ein Tapetum lucidum, welches ihnen ermöglicht, auch einen Teil des ultravioletten Spektrums zu registrieren. Sie besitzen ein totales visuelles Gesichtsfeld von über 230°, welches ihnen die Wahrnehmung von Räubern und Artgenossen frühzeitig ermöglicht (Le Grand, 1956). Nachtaktiven Prosimiern fehlt allerdings eine gut entwickelte Fovea, so daß eine selektive Analyse von spezifischen Raumzonen nicht möglich ist (Pariente, 1979). Auch fehlen ihnen verschieden differenzierte Zapfen, so daß sie verschiedene Farben nicht unterscheiden können. Die Bedeutung der Fellfarbe sollte dennoch auch bei nachtaktiven, farbenblinden Individuen nicht unterschätzt werden. Für die Augen von nachtaktiven Arten sind in einem Wald, der nicht zu schwach beleuchtet ist (z.B. bei Vollmond und im Trockenwald) graugefärbte Individuen besser sichtbar als rotgefärbte Arten. Bei schwacher Beleuchtung stellt eine Rotfärbung eine ausgesprochen gute Tarnung dar (Pariente, 1979). Diskriminierung eng verwandter Arten anhand visueller Signale konnte bei Primaten bereits nachgewiesen werden (Fooden, 1975; Fujita, 1987). Untersuchungen zur visuellen Kommunikation liegen bei Mausmakis noch nicht vor. Bei sympatrisch vorkommenden Mausmakiarten, die sich in ihrer Fellfärbung und / oder in morphometrischen Merkmalen unterscheiden, sollte nicht ausgeschlossen werden, daß sie sich mit Hilfe des visuellen Sinns unterscheiden können.

*M. murinus* besitzen neben einem funktionsfähigen Vomeronasalorgan und einem gut entwickelten Geruchssinn auch ein vielfältiges Markierungsverhalten, was auf die Wichtigkeit der **Chemokommunikation** hinweist (Glatston, 1979; Schilling & Perret, 1987 Schilling et al., 1990; Perret, 1992; Schilling & Perret 1993 & 1995). Durch Urinwaschen, Anogenitalreiben und Reiben am Mundbereich werden Fäkalien, Urin und Speichel auf dem Substrat plaziert (Glatston, 1979; Büsching et al., 1998). Im Labor wurde nachgewiesen, daß dominante Männchen bzw. Weibchen mehr Markierungsverhalten zeigen als subdominante Männchen bzw. Weibchen und daß das Markierungsverhalten in der Paarungszeit verstärkt auftritt (Glatston, 1979; Perret, 1992 & 1995; Büsching, 1995). Laborstudien an *M. murinus* von Perret (1985 & 1992) deuten an, daß dominante Männchen die sexuelle Aktivität der unterlegenen Männchen durch ihren Urin unterdrücken können, d.h. daß der Dominanzstatus nicht nur in der Markierhäufigkeit, sondern auch in der Urinzusammensetzung demonstriert wird. Diese Ergebnisse konnten jedoch nicht in anderen Labor- und Freilandstudien bestätigt werden (Fietz, 1995; Lindemann, 1996; Radespiel, 1998). Mit Hilfe von Testosteron-untersuchungen bei Männchen in Laborstudien konnte demonstriert werden, daß der Urin der Weibchen einen Anzeiger des Östruszustandes besitzen muß (Perret, 1992). Dies wird durch die Beobachtung von Martin (1972) an Weibchen im Östrus bestätigt, der gerade zu diesem Zeitpunkt einen moschusähnlichen Geruch an Weibchen registrierte. Büsching (1995) stellte zum Zeitpunkt des Östrus ein verstärktes Markierverhalten der *M. murinus* Weibchen fest. Peters (1999) konnte beobachten, daß *M. murinus* Männchen während der Paarungszeit die Höhlen der Weibchen absuchten und diese geruchlich inspizierten. Wichtige Informationen zur Funktion z.B. als Territorialverhalten (erkennbar durch verstärkte Markierung des Aktionsraumrandes; Schilling et al., 1984; Epple, 1986) können nur durch Beobachtungen aus dem Freiland gewonnen werden. Hierzu liegen erste Daten von Sarikaya (1999) zu *M. murinus* Weibchen vor. Sie konnte beobachten, daß insbesondere der Schlafplatz und die Futterplätze markiert wurden, eine verstärkte Markierung des Randes des Aktionsraumes wurde dagegen nicht registriert. Dies kann jedoch auch durch die erschwerte Beobachtung sich schnell bewegender Mausmakis außerhalb von Ruhen und Fressen hervorgerufen sein. Sarikaya (1999) und Peters (1999) sprechen anhand ihrer Beobachtungen der Olfaktorik nicht nur eine wichtige Rolle im Reproduktionskontext zu (vgl. Büsching 1995), sondern allgemein

eine Rolle zur individuellen Verständigung zwischen den Tieren. Untersuchungen, ob sich verschiedene Mausmakiarten anhand ihres Geruches unterscheiden können, liegen bis jetzt nicht vor. Epple et al. (1993) konnten aber an mehreren Primatenarten zeigen, daß eine Unterscheidung von verschiedenen Arten und sogar Unterarten anhand von olfaktorischen Signalen möglich ist.

Wie bei allen nachtaktiven Primaten spielen auch bei Mausmakis **akustische Signale** eine wesentliche Rolle im Sozialverhalten. Eine direkte Verständigung zwischen Individuen, die nicht in unmittelbarer Nähe zueinander in Waldgebieten auf Futtersuche gehen, ist durch akustische Signale möglich (Charles-Dominique, 1974, 1977 & 1978; Stanger, 1995; Zimmermann, 1995a & b). Obwohl Mausmakis häufig vokalisieren, sind sie unter natürlichen Bedingungen nur schwer wahrzunehmen. Viele Rufe von *M. murinus* liegen im Ultraschallbereich oder sind aus dem Geräuschpegel, der insbesondere durch Insekten hervorgerufen wird, nicht leicht heraus zu hören (Petter, 1962; Martin, 1972). *M. murinus* selbst zeigen eine gute Anpassung an diese hohen Laute, ihre Hörkurve besitzt im Frequenzbereich von 10 bis 24 kHz ihre höchste Empfindlichkeit, aber auch Laute über 40 kHz werden wahrgenommen (Niaussat & Petter, 1980).

Erste Beschreibungen des akustischen Repertoires anhand von Sonagrammen erfolgten von Petter und Charles-Dominique (1979) an *M. murinus* und von Glatston (1979) an Laborindividuen von *M. rufus* und *M. murinus.* Die Aufnahmen zeigten, daß zumindest *M. murinus* über ein sehr komplexes Lautrepertoire verfügt, welches sowohl aus rauschhaften als auch aus tonalen Rufen aufgebaut ist. Die Rufe können konstantfequent, frequenzmoduliert oder aber eine Kombination aus beiden sein. Detaillierte Analysen des akustischen Repertoires mit Angaben zum lautbegleitenden Verhalten erfolgten bis jetzt an *M. murinus* im Labor (z.B. Glatston, 1979; Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Zimmermann, 1995a & b). Generell stimmen die Einteilungen der Lautformen und Kontexte der verschiedenen Forscher überein. Das Vorhandensein von Übergängen zwischen Lautformen und das Auftreten von strukturhomologen Lauten in verschiedenen Kontexten führte jedoch teilweise zu leicht voneinander abweichenden Ansichten (vgl. Glatston, 1979; Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Zimmermann, 1995a). Umfangreiche Laborstudien zur Struktur und Funktion erfolgten am Soziallaut „Triller“ von *M. murinus* (Lerch, 1991; Kugel, 1993; Zimmermann & Lerch, 1993; Büsching, 1995; Lindemann, 1996; Hafen, 1998). Dieser sehr komplex strukturierte Laut ist insbesondere während der Paarungszeit zu hören und beinhaltet Informationen zum Geschlecht, Alter, Individualität und Populationszugehörigkeit. Untersuchungen zum Triller im Freiland (Westmadagaskar) zeigten, daß sich bei morphologisch und genetisch nicht trennbaren Populationen Dialekte ausgebildet haben (Hafen, 1998; Hafen et al., 1998).

Zu *M. rufus* liegen Informationen aus Laborstudien zu einzelnen Lauten von wenigen Individuen vor (Glatston, 1979; Bunte, 1998; Zimmermann et al., 2000). Detaillierte Angaben zum Lautrepertoire mit Beobachtungen zum lautbegleitenden Verhalten basierend auf vielen Individuen sind außer von *M. murinus* für keine weitere Mausmakiart vorhanden. Von *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* gibt es bis jetzt keine Lautaufnahmen, weder aus Labor- noch aus Freilandstudien.

Umfangreiche vergleichende Untersuchungen zur akustischen Kommunikation bei sympatrischen Arten, allopatrischen Arten und geographisch getrennt lebenden Mausmakipopulationen liegen bis jetzt noch nicht vor. In dieser Arbeit wurden Angaben aus der Literatur zur Erklärung von Unterschieden zwischen Arten und Populationen zusammengestellt und diese werden anhand des Modells Mausmaki erstmalig vollständig bei einer Gattung diskutiert.

## 1.4. Fragestellung

Ziel dieser Arbeit ist es, am Modell der Gattung Mausmaki (*Microcebus*) die akustische Kommunikation auf Unterschiede zwischen Arten bzw. Populationen hin zu untersuchen und diese Unterschiede in ihrer Ausprägung zu beschreiben. Zudem sollen mit dieser Arbeit Kenntnisse über die Ursachen von Unterschieden in der akustischen Kommunikation zwischen verschiedenen Populationen und Arten erlangt werden. Mausmakis haben noch viele ursprüngliche Merkmale der frühen Primatenevolution bewahrt und können durch ihre weite Verbreitung auf Madagaskar wichtige Informationen zur Primatenradiation liefern. Durch ihre nachtaktive Lebensweise, ihr sympatrisches Vorkommen in einigen Gebieten, ihre Häufigkeit und ihre hochvokale Lebensweise sind Mausmakis ein optimales Untersuchungsobjekt zum Studium der Mechanismen, die zu Unterschieden in der akustischen Kommunikation zwischen verschiedenen Populationen oder Arten führen können. Zudem kann diese Arbeit zur Klärung der kontrovers diskutierten Artendiversität bei Mausmakis beitragen.

Vor diesem Hintergrund wurde in zwei Gebieten, in denen jeweils zwei Mausmakiarten sympatrisch vorkommen, die Studie durchgeführt. Dabei ist eine der drei untersuchten Arten (*M. murinus*) in beiden Gebieten anzutreffen, so daß auch auf geographische Variationen innerhalb einer Art eingegangen werden kann.

**Gebiet 1 (Ampijoroa, Nordwesten):** ***M. murinus* & *M. ravelobensis***
**Gebiet 2 (Kirindy, Westen):** ***M. murinus* & *M. myoxinus***

Folgende Fragestellungen wurden bearbeitet:

- **In welchem Ausmaß unterscheiden sich sympatrische Arten, allopatrische Arten und geographisch getrennte Populationen in morphometrischen Merkmalen?**

Im Rahmen dieser Arbeit wurden morphometrische Daten aller vier Populationen (von drei Arten) aufgenommen. Dies ermöglicht eine Untersuchung auf art- und / oder populationsspezifische Unterschiede **(Ergebnisteil 3.1.)**.

- **In welchem Ausmaß unterscheiden sich sympatrische Arten, allopatrische Arten und geographisch getrennte Populationen im akustischen Repertoire und in welchen Lauten und durch welche Struktur sind diese Unterschiede charakterisiert?**

Im Rahmen dieser Arbeit wurde das akustische Repertoire aller vier Populationen (von drei Arten) innerhalb und außerhalb der Paarungszeit aufgezeichnet. Als erstes wird auf das gesamte Repertoire und mögliche Unterschiede im Auftreten verschiedener Lautformen bei den verschiedenen Populationen eingegangen (**Ergebnisteil 3.2.**). Im Anschluß wird auf mögliche Unterschiede zwischen den Populationen in der Struktur der einzelnen Lautformen untersucht (**Ergebnisteil 3.3. bis 3.7.**).

- **Inwiefern lassen sich gefundene Unterschiede anhand der in der Literatur genannten Modelle erklären?**

Anhand der morphometrischen Daten kann das Gewichts- / Körpergrößen-Modell getestet werden. Durch die Aufzeichnung des lautbegleitenden Verhaltens kann der Einfluß des Verhaltenskontextes analysiert und entsprechend das Motivations-, Kontext- und Sozialsystem- Modell diskutiert werden. Durch die Analyse der Variation der Laute innerhalb eines Individuums und zwischen den Populationen bzw. Arten kann das Habitat- und Wahrnehmungsmodell diskutiert werden.

# 2. Material und Methoden

## 2.1. Untersuchungsgebiete und Untersuchungszeitraum

Die Studie wurde in zwei laubabwerfenden Trockenwaldgebieten durchgeführt (Abb.1), in Ampijoroa (Nordwest-Madagaskar) und Kirindy (West-Madagaskar). Sie liegen ca. 400 km voneinander entfernt an der Westküste Madagaskars. Das Klima in diesen Gebieten zeichnet sich durch einen Wechsel zwischen Trocken- und Regenzeit aus und ist somit stark saisonal. In der Trockenzeit (weniger als 50mm Niederschlag im Monat) verlieren viele Bäume ihre Blätter und die mittlere Temperatur liegt ca. 5°C niedriger als in der Regenzeit (Kappeler & Ganzhorn, 1993). In der Trockenzeit sind die Tage fast 3 Stunden kürzer als in der Regenzeit.

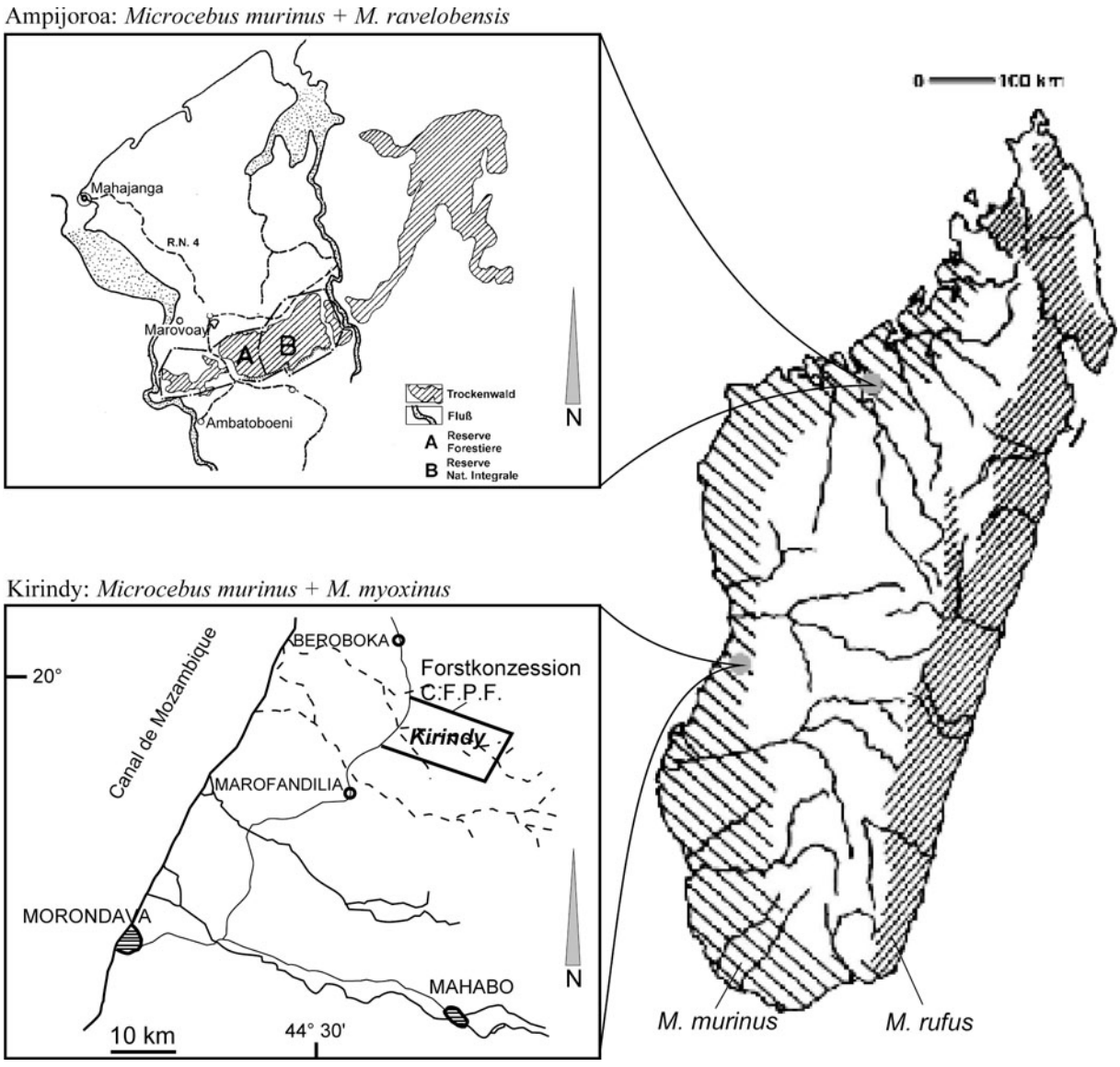


Abb. 1: Geographische Verbreitung der untersuchten Mausmakipopulationen und die Lage der Untersuchungsgebiete

### 2.1.1. Ampijoroa

**Geographische Lage**

Das Waldgebiet des ‚Forêt d'Ankarafantsika' (Ankarafantsika-Wald, Abb. 1) liegt an der Nordwestküste Madagaskars (16°19' südlicher Breite und 46°48' östlicher Länge), ca. 100 km südöstlich von Mahajanga entfernt. Es umfaßt insgesamt ca. 140.000 ha und besteht aus dem ‚Réserve naturelle intégral no.7' (Naturschutzgebiet Nr. 7) und dem ‚Réserve forestière d'Ampijoroa' (Forstreservat Ampijoroa). Die Untersuchungen wurden in zwei Gebieten in Ampijoroa durchgeführt, die ca. 2 km voneinander entfernt und durch eine belebte Straße und dem See Ravelobe voneinander getrennt sind (vgl. Abb. 2).

- **Gebiet 1** (östlich von JBA = Jardin Botanique A, Länge 1000 Meter; vgl. Rendigs, 1998): in diesem Gebiet kommen *M. murinus* und *M. ravelobensis* sympatrisch vor.
- **Gebiet 2** (JBB = Jardin Botanique B; Größe von ca. 6 ha): in diesem Gebiet kommt *M. ravelobensis* exklusiv vor.

Es konnten keine deutlichen morphometrischen noch akustischen Unterschiede zwischen den Populationen von Gebiet 1 und Gebiet 2 gefunden wurden, daher wurden Ergebnisse zu *M. ravelobensis* beider Gebiete zusammen dargestellt. Daß Individuen von Gebieten mit ca. 3 km Abstand noch im genetischen Austausch miteinander stehen, konnte Hafen nachweisen (1998).

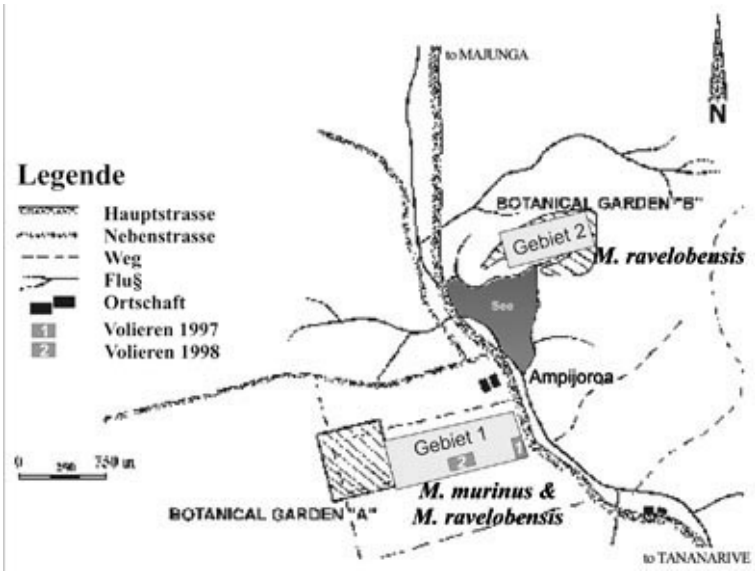


Abb. 2: Untersuchungsgebiete in Ampijoroa

**Klima**

In der Trockenzeit (April bis Oktober) liegt die durchschnittliche Maximaltemperatur bei ca. 30°C und die durchschnittliche Minimaltemperatur bei ca. 18°C (Rendigs, 1999). Minimaltemperaturen unter 10°C treten nur selten auf. Von Mai bis September fällt fast kein Regen, im April und Oktober liegt die Niederschlagsmenge im Monat bei ca. 50 mm (Razafy Fara, 1987). In der Regenzeit (November bis März) fällt zwischen 100 bis 500 mm Niederschlag im Monat und die Durchschnittstemperatur liegt in der Nacht meist über 20°C und am Tag bei ca.32°C (Razafy Fara, 1987, Rendigs, 1999).

**Fauna**

Neben den beiden Mausmakiarten *M. murinus* und *M. ravelobensis* zählen auch der Fettschwanzmaki (*Cheirogaleus medius*), der Edwards Wieselmaki (*Lepilemur edwardsi*) und der Westliche Wollmaki (*Avahi occidentalis*) zu den nachtaktiven Lemuren im Ampijoroa-Wald. Eine kathemerale Lebensweise zeigen der Braune Maki (*Eulemur fulvus fulvus*) und der Mongozmaki (*Eulemur mongoz*). Dagegen ist der Coquerels Kronensifaka (*Propithecus verreauxi coquereli*) streng tagaktiv (Ganzhorn, 1988; Mittermeier et al., 1994; Zimmermann et al., 1998).

Zu den potentiellen Prädatoren der Mausmakis gehören die Fossa (*Cryptoprocta ferox*), verschiedene Eulenarten (z.B. *Tyto alba*), Habichte (*Accipiter henstii*) und verschiedene Schlangenarten (*Acrantophis madagascariensis, Ithycyphus miniatus*) (Albignac, 1973; Goodman et al., 1993a, b & c; Glaw & Vences, 1994).

**Untersuchungszeitraum**

In Ampijoroa wurde 1997 von Mitte April bis Oktober untersucht, 1998 von Juli bis Mitte Oktober. Die Paarungszeit von *M. murinus* und *M. ravelobensis* liegt im Beobachtungszeitraum.

### 2.1.2. Kirindy

**Geographische Lage**

Das Waldgebiet des ‚Centre de Formation Professionelle Forestière de Morondava' (C.F.P.F., Abb. 1) liegt an der Westküste Madagaskars (20°04' südlicher Breite, 44°39' östlicher Länge), ca. 60 km nordöstlich von Morondava. Es umfaßt insgesamt ca. 12.500 ha und beinhaltet den ‚Forêt de Kirindy'. Die Untersuchung dieser Studie beschränkte sich auf ein Waldstück, welches örtlich als CS5 bekannt ist, etwa 25 ha umfaßt und an das Camp anschließt (Abb. 3). Das Waldgebiet rund um das Camp wurde ebenfalls abgefangen, einige dieser Individuen gingen auch in größerer Entfernung in CS5 in die Fallen. In CS5 kommen *M. murinus* und *M. myoxinus* sympatrisch vor, direkt am Camp konnten nur *M. murinus* gefangen werden.

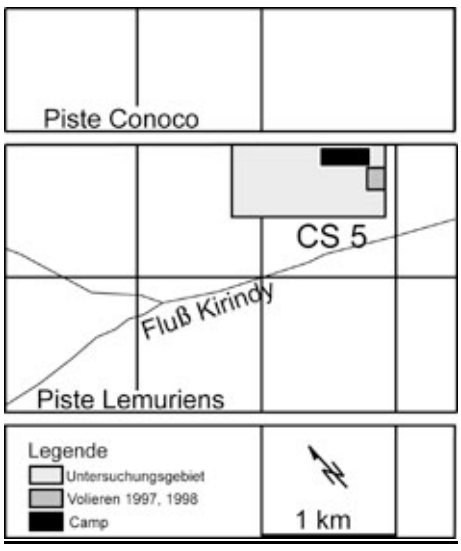


Abb. 3: Untersuchungsgebiet in Kirindy

**Klima**

In der Trockenzeit (April bis November) liegt die durchschnittliche Maximaltemperatur bei über 30°C und die durchschnittliche Minimaltemperatur bei ca. 15°C (Schmid, 1997), wobei die Minimaltemperaturen regelmäßig unter 10°C fallen (Ganzhorn, 1995; Schmid & Kappeler, 1998). Unterschiede zwischen Tag- und Nachttemperaturen sind extrem hoch und können bis zu 26°C erreichen (Hafen, 1998). Die Trockenzeit ist fast niederschlagsfrei. In der Regenzeit (Dezember bis März / April) kann die Niederschlagsmenge stark von Jahr zu Jahr schwanken (Ganzhorn et al., 1990; Kappeler & Ganzhorn, 1993). Die Temperaturen liegen am Tag bei 33°C und fallen in der Nacht selten unter 25°C (Schmid, 1997).

**Fauna**

Neben den beiden Mausmakiarten *M. murinus* und *M. myoxinus* zählen auch der Fettschwanzmaki (*Cheirogaleus medius*), der Katzenmaki (*Mirza coquereli*), der Wieselmaki (*Lepilemur ruficaudatus*) und der Gabelstreifenmaki (*Phaner furcifer*) zu den nachtaktiven Lemuren im Kirindy-Wald. Eine kathemerale Lebensweise zeigt der Rotstirnmaki (*Eulemur fulvus rufus*), dagegen ist der Larvensifaka (*Propithecus verreauxi verreauxi*) streng tagaktiv (Mittermeier et al., 1994; Ostner et al. 1999).

Zu den potentiellen Prädatoren der Mausmakis gehören die Fossa (*Cryptoprocta ferox*), die Streifenmanguste (*Mungotictis decemlineata*), verschiedene Eulenarten (darunter *Tyto alba* und *Asio madagaskariensis*), Habichte (*Accipiter henstii*) und verschiedene Schlangenarten (darunter *Sanzinia madagascariensis* und *Acrantophis madagascariensis*) (Albignac, 1973; Petter et al., 1977; Goodman et al., 1993a, b & c; Glaw & Vences, 1994; Rasoloarison et al., 1995).

**Untersuchungszeitraum**

In Kirindy wurde 1997 von Oktober bis Mitte November untersucht, 1998 von Mai bis Juli und Ende Oktober bis Anfang Dezember. Der Beobachtungszeitraum beinhaltet die Paarungszeit von *M. murinus* und *M. myoxinus.*

## 2.2. Datenaufnahme und Verarbeitung

### 2.2.1. Fangen

Mausmakis wurden in den bereits genannten Gebieten mit Sherman-Fallen (7.7x7.7x30.5 cm) gefangen, die auf Ästen in ein bis zwei Metern Höhe aufgestellt wurden und mit Banane bestückt waren. Die Fallenzahl pro Nacht betrug zwischen 70 und 120 Fallen in einem Gebiet. Die gefangenen Individuen wurden stets an dem Ort wieder freigelassen, an dem sie gefangen wurden. Die Fangaktionen erfolgten in Abhängigkeit vom Fangerfolg. Ziel war es, mindestens 10 Untersuchungsindividuen in passendem Geschlechtsverhältnis und von verschiedenen Arten zu erhalten. Es wurde darauf geachtet, daß nicht mehr als drei Fangtage hintereinander in einem Gebiet stattfanden. Sowohl in Ampijoroa als auch in Kirindy wurden daher unterschiedliche Gebiete abwechselnd abgefangen, um einzelne Individuen nicht zu oft hintereinander in die Falle zu bekommen. Die Anzahl der Fangaktionen änderte sich je nach Reproduktionszustand der Mausmakis. Außerhalb der Paarungszeit wurden ca. sechs Fangtage pro Monat durchgeführt, in der Paarungszeit wurde ca. zwei mal in der Woche gefangen.

Die Fangaktionen wurden häufig in Zusammenarbeit mit anderen Projekten an Mausmakis durchgeführt, um die Anzahl der Fangtage möglichst gering zu halten. In Ampijoroa stellte mir teilweise Blanchard Randrianambinina seine gefangenen Tiere vom Gebiet 2 zur Verfügung. Im Jahr 1997 erfolgten im Kirindy-Gebiet gemeinsame Fangaktionen mit Manfred Eberle und im Jahr 1998 erhielt ich im Mai teilweise von Jutta Schmid gefangene Tiere für meine Untersuchungen.

### 2.2.2. Morphometrische Datenerfassung und Artbestimmung

Es wurden nur Daten von erwachsenen Individuen erhoben. Die Wahl der Meßparameter erfolgte nach Schmid & Kappeler (1994) und Zimmermann et al. (1998). Insgesamt wurden 10 verschiedene Merkmale erhoben, die mit einer Präzisionsschublehre (Kanon, 0,1 mm Genauigkeit) bzw. bei größerer Länge mit dem Lineal erfaßt wurden (Kopflänge, Kopfbreite, Ohrlänge, Ohrbreite, Schnauzenlänge, Zehenlänge, Hinterfußlänge, Unterschenkellänge, Schwanzlänge, Körperlänge). Das Körpergewicht wurde mit einer Federwaage (Pesola, 1g Genauigkeit) bestimmt. Da Schmid und Kappeler (1998) deutliche Gewichtsunterschiede zwischen Trockenzeit und Regenzeit nachwiesen, wurden die Gewichtsdaten von April bis Juli (Beginn der Trockenzeit) und von August bis November (Ende der Trockenzeit) jeweils zusammengefaßt. Nur Daten, die aus dem gleichen Zeitraum stammten, wurden miteinander verglichen. Zudem wurde vermerkt, ob Fett im Schwanz gespeichert war oder nicht und welche Fellfarbe die Individuen besaßen. In Ampijoroa erhielten die Mausmakis individuelle Ohrschnitte als Markierung (vgl. Radespiel, 1998, Abb.5), wodurch Gewebe von den Mausmakis für genetischen Analysen zur Verfügung stehen. Die Mausmakis von Kirindy (erhalten von J. Schmid und M. Eberle) und die von B. Randrianambinina (Ampijoroa Gebiet 2) waren von diesen mit Transpondern zur Erkennung versehen worden, die mir ebenfalls als individuelles Erkennungsmerkmal dienten (vgl. Radespiel, 1998). Zur eindeutigen Erkennung des Individuums in der Voliere dienten Haarrasuren am Schwanz (vgl. Albignac, 1981).

Zur Artbestimmung wurden von mir folgende Merkmale herangezogen:

**Ampijoroa mit den sympatrischen Arten *M. murinus* und *M. ravelobensis* (Abb. 4)**

*M. murinus* ist grau im Kopfbereich, am Schwanz und an der Körperrückseite und weiß an der Frontalseite. Er besitzt am Schwanzende eine dichte, kurze Behaarung. *M. ravelobensis* ist rot im Kopfbereich, am Schwanz und an der Körperrückseite und hellgelb an der Frontalseite. *M. ravelobensis* besitzt einen deutlich längeren Schwanz als *M. murinus* und am Schwanzende eine lange Behaarung (Zimmermann et al., 1998).

**Kirindy mit den sympatrischen Arten *M. murinus* und *M. myoxinus* (Abb. 5)**

*M. murinus* ist grau im Kopfbereich, am Schwanz und an der Körperrückseite und weiß an der Frontalseite. *M. myoxinus* ist rot im Kopfbereich, am Schwanz und an der Körperrückseite und hat einen dunklen Streifen über den Rücken. *M. murinus* ist größer und schwerer als *M. myoxinus* (Schmid & Kappeler, 1994).

Abb. 4: Sympatrische Mausmakiarten von Ampijoroa. *M. murinus* ist links abgebildet, *M. ravelobensis* rechts (Photo von V. Zietemann).

Abb. 5: Sympatrische Mausmakiarten von Kirindy. *M. murinus* ist links abgebildet, *M. myoxinus* rechts (Photo von U. Walbaum).

## 2.2.3. Akustische Datenerfassung, Verhaltenskontext und Datenverarbeitung

### 2.2.3.1. Tierhaltung

Nur von gesunden erwachsenen Tieren wurden Laute in die Datenanalyse aufgenommen. Zur Lautaufnahme wurden die Mausmakis für ca. fünf Tage in Volieren (ca. 1.0m x 0.7m x 0.5m) gehalten, die gegen die Sonne geschützt waren und viele Äste zum Klettern enthielten. Insgesamt dienten in Ampijoroa 13 Volieren, in Kirindy 14 Volieren der Haltung der Tiere. Die Volieren waren meist zu Vierergruppen formiert, die aneinander anschlossen. Tiere in benachbarten Volieren nahmen selten für mich sichtbaren Kontakt zueinander auf. Um Verletzungen durch Kämpfe unter den Mausmakis auszuschließen, wurden Tiere nur dann länger zusammen gehalten, wenn während eines Zeitraums von mindestens zwei Stunden nur soziale Verhaltensweisen (Groomen) und keine Auseinandersetzungen zwischen den Individuen beobachtet wurden. Die Tiere wurden mit Bananen gefüttert und mit Wasser versorgt, zusätzlich bekamen sie je nach Angebot Insekten und kleine Waldfrüchte dargereicht (Abb. 6). Als Schlafplatz dienten den Mausmakis in Ampijoroa Bambusrohre und große Blätter und in Kirindy Holzboxen. Die Volieren wurden in der Nähe der Fangorte aufgestellt, d.h. in Ampijoroa waren die Volieren in der Nähe des Gebietes 1 (Abb. 2), in Kirindy waren die Volieren beim Camp (Abb. 3). Einzige Ausnahme stellten *M. ravelobensis* von Gebiet 2 dar, die ebenfalls im Gebiet 1 beobachtet wurden. Der Beobachtungszeitraum war zwischen $17^{30}$Uhr und $4^{00}$Uhr. Wenn Kopulationen bei Weibchen in den Volieren beobachtet wurden, so wurden diese Weibchen von mir in derselben Nacht am Fangort freigelassen, um ihnen die Möglichkeit zu geben, mit „freilaufenden“ Männchen zu kopulieren.

Abb. 6: Mausmaki in einer Voliere auf einem Bambusrohr beim Fressen eines Käfers. (Photo von P. Ehresmann)

Die Mausmakis wurden sowohl einzeln als auch in wechselnden Paarkombinationen gehalten. Die Beobachtungszeit pro Paarkombination betrug zwischen 30 und 60 Minuten. Bei *M. murinus* und *M. ravelobensis* wurde jedes Individuum jede Nacht zwischen einer und zwei Stunden beobachtet. Bei *M. myoxinus* war die Beobachtungszeit pro Individuum etwa doppelt so lang, da insgesamt nur wenige Individuen gefangen werden konnten. Es wurden unterschiedliche Paarkombinationen gebildet, abhängig davon, wie viele Individuen und welche Art von Individuen zur Beobachtung gefangen worden waren.

Die Paarkombinationen waren Weibchen mit Weibchen, Männchen mit Männchen und Weibchen mit Männchen. Jeweils zwei Individuen entweder der gleichen Art oder Individuen verschiedener Arten wurden zusammengesetzt und nach ca. 30 bis 60 Minuten wurden neue Kombinationen mit anderen Partnern beobachtet (Tab. 2). Dabei wurden besonders während des Paarungszeitraumes viele gemischtgeschlechtliche Kombinationen gebildet, um mögliche Rufe, die der Werbung um einen Geschlechtspartner dienen könnten, aufzeichnen zu können. Tiere aus weit voneinander entfernt liegenden Gebieten wurden während der Paarungszeit aber nicht in gemischtgeschlechtlichen Kombinationen gehalten, um keine Paarung von Individuen aus verschiedenen Gebieten zu ermöglichen. Außerhalb des Paarungszeitraumes wurde jede Kombination meist nur einmal zusammengesetzt, während des Paarungszeitraumes wurden Kombinationen teilweise an weiteren Tagen wiederholt, wenn das Weibchen eine offene Vagina hatte.

Tab. 2: Überblick über die Zusammensetzungen der verschiedenen Paarkombinationen

Paarkombinationen in Ampijoroa

| | *M. mur.* ♂ | *M. mur.* ♀ | *M. rav.* ♂ | *M. rav.* ♀ |
|---|---|---|---|---|
| *M. mur.* ♂ | 17 | 70 | 26 | 25 |
| *M. mur.* ♀ | 70 | 13 | 48 | 32 |
| *M. rav.* ♂ | 26 | 48 | 28 | 83 |
| *M. rav.* ♀ | 25 | 32 | 83 | 32 |

Paarkombinationen in Kirindy

| | *M. mur.* ♂ | *M. mur.* ♀ | *M. myo.* ♂ | *M. myo.* ♀ |
|---|---|---|---|---|
| *M. mur.* ♂ | 8 | 60 | 22 | 50 |
| *M. mur.* ♀ | 60 | 19 | 16 | 41 |
| *M. myo.* ♂ | 22 | 16 | 4 | 13 |
| *M. myo.* ♀ | 50 | 41 | 13 | 7 |

Pro Paarkombination wurden die Individuen über 30 bis 60 min beobachtet;
Jede Kombination ist in dieser Tabelle einmal aufgeführt;
Grau hinterlegt: innerartliche Paarkombination;
*M. mur.*: *M. murinus*; *M. rav.*: *M. ravelobensis*; *M. myo.*: *M. myoxinus.*

### 2.2.3.2. Lautaufnahmebedingungen

Die Rufe der Mausmakis wurden mit einem Nagra IV-SJ Tonbandgerät aufgezeichnet. Es wurde eine Bandgeschwindigkeit von 38,1 cm/sec verwendet und so ein flacher Frequenzgang im Bereich von 25Hz bis 40kHz erreicht (±3dB). BASF Tonbänder und zwei 1/2 " Bruel & Kjaer Mikrophone (Type 4133) mit Verstärker dienten zur Aufnahme (flacher Frequenzgang von 3Hz bis 40kHz, ± 0,8dB). Ein Mikrophon wurde in ca. 30 cm Entfernung in Richtung zur „Fokusvoliere" befestigt, das zweite Mikrophon wurde auf einem Stock festgebunden und konnte somit von mir direkt auf den jeweiligen Rufer gerichtet werden. Es war daher gewährleistet, daß alle Rufer nicht mehr als 1,5 Meter entfernt waren.

Die Methode des „behaviour-sampling" wurde durchgeführt (Martin & Bateson, 1986), wobei das Tonbandgerät nur eingeschaltet wurde, wenn eine Lautabgabe zu erwarten war (aus Energiemangel durch die Feldbedingung). Bewegungen der Flanken und des Maules wurden als Kriterium herangezogen, um das Tonbandgerät einzuschalten und die Rufe den Individuen zuzuweisen. Nur die Laute wurden analysiert, die den Mausmakis eindeutig zugewiesen werden konnten. Wenn akustisches Verhalten bei Mausmakis auftrat, so wurde dieses kontinuierlich aufgezeichnet (Martin & Bateson, 1986). Gleichzeitig mit den Lauten wurde das Verhalten beider Mausmakis in der Voliere mit Hilfe eines Handmikrophons mit auf Band gesprochen, so daß zu jedem Laut eindeutig das rufende Individuum und die entsprechende Situation zugeordnet werden konnte.

Die Volieren wurden auch von ‚freilaufenden' Mausmakis aufgesucht, die mir meist anhand der individuellen Haarrasuren am Schwanz bekannt waren (Abb. 7). Somit lagen von einigen Individuen Laute vor, die sowohl in Volierensituation als auch im Freien abgegeben wurden. Auf diesen Punkt wird im Ausblick kurz eingegangen.

Abb. 7: *M. murinus* als Besucher an den Volieren, links in Ampijoroa (Photo von V. Zietemann), rechts in Kirindy (Photo von M. Eberle).

### 2.2.3.3. Lautanalysesystem

Die Digitalisierung und Auswertung der Rufe erfolgte mit dem Lautanalysesystem Avisoft (Avisoft-SASLabPro 2,75; Specht). Die analogen Lautsignale wurden vom Tonbandgerät mit 1/2 Bandgeschwindigkeit (19,05 cm/s) in den Computer überspielt. Entsprechend dem Abtasttheorem wurde eine Abtastfrequenz von 48 kHz und ein Zeitfaktor von zwei gewählt, um den ursprünglichen Signalverlauf des Analogsignals ohne Verluste rekonstruieren zu können. Alle Zeit- und Frequenzparameter wurden an Sonagrammen (Frequenz-Zeit-Spektren) vermessen, die mit dem FFT-Algorithmus (Fast Fourier Transformation) berechnet wurden. Die FFT-Länge betrug 512 Punkte bei einer Rahmenlänge von 100%. Als Fenstertyp wurde das Hammingfenster gewählt, da es den besten Kompromiß zwischen Frequenzauflösung und Störunterdrückung bot. Durch eine Überlappung der Signalausschnitte eines vorliegenden Zeitsignals von 75% wurde die optische Auflösung erhöht. Die Frequenzauflösung betrug 447Hz, die Zeitauflösung 1,45 ms.

Im Sonagramm des Avisoftprogramms werden Zeit-, Frequenz- und Amplitudenparameter angegeben. Bei der Vermessung der Laute wurde darauf geachtet, daß die Amplitudenwerte der Laute am vermessenen Ort vergleichbare Werte besaßen und mindestens 10dB über dem Hintergrundrauschen lagen. Genaue Intensitätsmessungen wurden nicht in die Auswertung einbezogen, da sich der Schalldruck in Abhängigkeit vom Abstand und der Position des rufenden Tieres zum Mikrophon stark verändert (Michelsen, 1983). Das Nagra-Tonbandgerät ermöglichte eine stufenweise Abschwächung der Lautstärke während der Aufnahme (je 10dB pro Stufe), wodurch eine Übersteuerung der Aufnahme bei lauten Rufen vermieden werden konnte. Entsprechend der Höhe der Abschwächung wurden von mir grobe Lautstärkeklassen definiert (leise, normale und große Lautstärke), die in der Diskussion zur Interpretation der Rufe mit herangezogen, jedoch nicht systematisch analysiert wurden.

### 2.2.3.4. Erfassung und Einteilung der Lautformen, Definition der Meßparameter

Die Festlegung des Repertoires einer Art kann durch unterschiedliche Kategoriebildung von Forscher zu Forscher wesentlich abweichen (Goedeking, 1988; Zimmermann, 1995a). Da die Zusammenfassung von Lauten auf der Basis von gemeinsamen strukturellen Merkmalen die Klassifikation von strukturell variablen Lauten erleichtert (Newman et al., 1983), wurden von mir vier Lautformen (Tsäk-Laute, pfiffartige Laute, Grunz-Laute, trillerartige Laute) unterschieden. In dieser Arbeit wird bei der Definition verschiedener Lautformen weitgehend Bezug auf die Definitionen bereits bestehender Arbeiten genommen (Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Stanger, 1992; Zimmermann, 1995a; Bunte, 1998). Da meine Arbeit eine in sich geschlossene Studie mit gleichen Beobachtungs- und Aufnahmebedingungen darstellt, wird auf Lautformen, die in der Literatur erwähnt wurden, doch in meiner Studie bei keiner der Populationen aufgetreten waren, nur kurz in der Diskussion eingegangen. Fließende Übergänge zwischen verschiedenen Lautformen sind in der Literatur beschrieben (Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Stanger, 1992; Zimmermann, 1995a). In Anlehnung an die Arbeit von Fischer (1996), die bei Berberaffen (*Macaca sylvanus*) eine kategorielle Perzeption von Lauten nachwies, wurde in dieser Arbeit überwiegend auf Laute eingegangen, die an den „äußeren Enden der kontinuierlichen strukturellen Variationen“ lagen (Stanger, 1992).

Es wurden in dieser Freilandarbeit bei allen Lautformen nur die Grundfrequenzen analysiert, die bei den untersuchten Lautformen auch die meiste Energie besaßen. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß möglicherweise Unterschiede zwischen den verschiedenen Populationen im Auftreten von Obertönen oder in nicht vermessenen Parametern vorliegen könnten (vgl. Snowdon et al., 1983). In Anlehnung an viele andere Arbeiten wurden einige Parameter vermessen, andere Parameter aus den vermessenen Daten errechnet (vgl. Hafen, 1998; Mitani et al., 1999; Nietsch, 1999; Norcross et al., 1999).

2.2.3.4.1. Tsäk-Laute

Insgesamt wurden von mir 45394 Tsäk-Laute vermessen. Tsäk-Laute besitzen zuerst einen frequenzaufsteigenden Teil, der in einen frequenzabsteigenden Teil übergeht (Abb. 8). Tsäk-Laute sind harmonische Laute und werden immer in Serie abgegeben, d.h. mehrere Tsäk-Laute erfolgen in kurzen Abständen hintereinander (zwischen fünf und ca. 500 Tsäk-Lauten in Serie). Folgende Parameter des Tsäk-Lautes wurden vermessen (Abb. 9): Anfangsfrequenz und Anfangszeit, Höchstfrequenz und Zeitpunkt der Höchstfrequenz, Endfrequenz und Endzeit. Berechnet wurden aus diesen Daten die Dauer des Lautes, die überstrichene Frequenzbandbreite und die durchschnittliche Minimalfrequenz. Auf die Berechnung von Intervallabständen wurde verzichtet, da sie stark abhängig vom Abstand des anderen Individuums zu sein schienen. Im Ergebnisteil wurde nur auf die Tsäk-Laute eingegangen, bei denen sich Anfangs- und Endfrequenz um nicht mehr als 2 kHz unterschieden, da Laute dieser Form mehr als 50% der Tsäk-Serien bei den verschiedenen Mausmakipopulationen ausmachten. Sie wurden aufgrund ihrer Form im weiteren Chevron-Tsäks genannt. Um redundante Information zu vermeiden (die zwangsläufig entsteht, wenn die Anfangsfrequenz der Endfrequenz gleicht), wurde eine durchschnittliche Minimalfrequenz aus der Anfangs- und Endfrequenz berechnet.

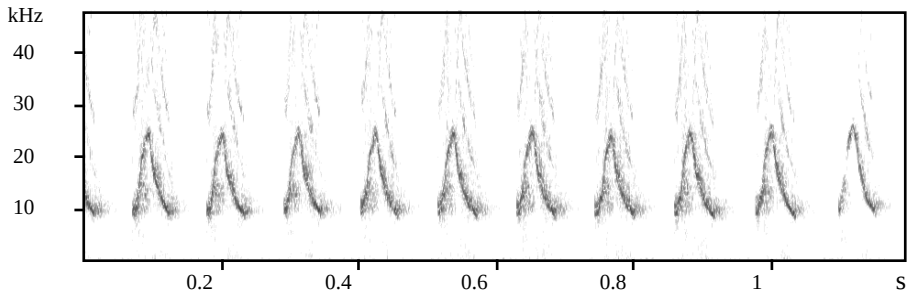


Abb. 8: Repräsentatives Sonagramm einer Tsäk-Laut-Serie von *M. ravelobensis*

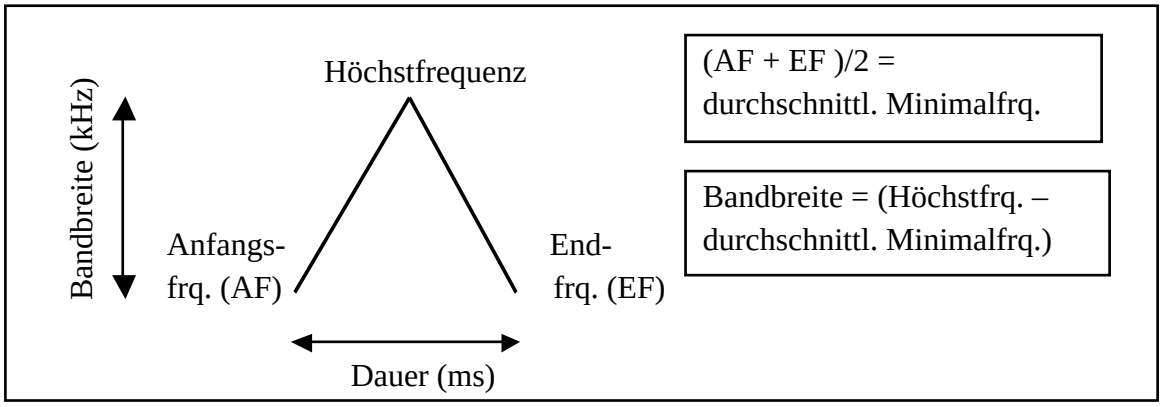


Abb. 9: Schematische Darstellung eines Tsäk-Lautes im Sonagramm und Angabe der Vermessungsmerkmale

Die einzelnen Rufe pro Individuum wurden bei allen Populationen zufällig aus den Serien ausgewählt, der erste und letzte Laut in der Serie wurde nicht in die Analysen aufgenommen. Es wurden meist fünf Laute aus einer Serie in die Analysen integriert. Meist waren sie an verschiedene Individuen gerichtet (verschiedene Paarkombinationen) und wurden sogar an verschiedenen Tagen abgegeben. Die einzelnen Tsäk-Laute konnten daher als unabhängig voneinander angesehen werden. Abweichungen zu der ausgeglichenen Form mit gleicher Betonung des aufsteigenden und absteigenden Astes und Besonderheiten wie zusammenhängende Tsäk-Laute (Mehrfach-Tsäks) wurden, um den Rahmen der Arbeit nicht zu sprengen, nur in der Diskussion angesprochen (Abb. 10).

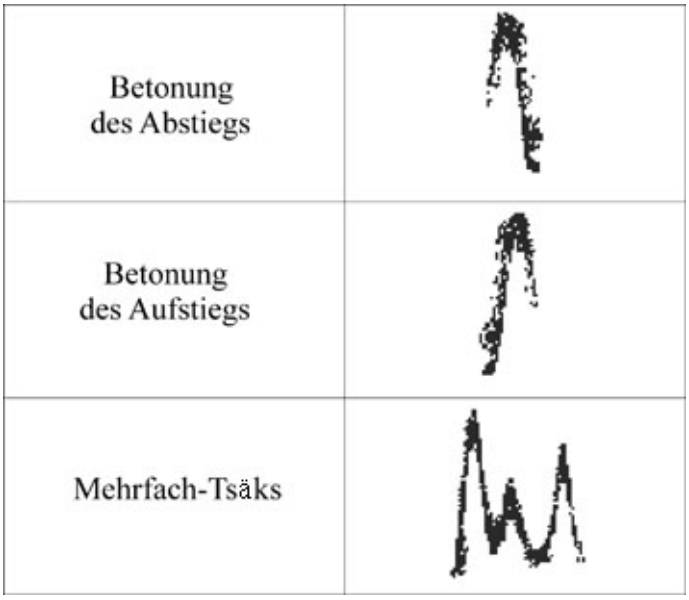


Abb. 10: Darstellung der selten auftretenden Variationen der Tsäk-Laute als Sonagramme

2.2.3.4.2. Pfiffartige Laute

Wie Pfiffe klingende Rufe wurden als pfiffartige Laute bezeichnet. Insgesamt wurden von mir 40383 Laute vermessen. Pfiffartige Laute sind harmonisch aufgebaut, sie werden stets in Serie abgegeben (mindestens 10 Rufe bis über 500) und sind sowohl in ihrer Länge als auch in ihrer Form variabel.

Im Gegensatz zu der Einteilung in Langpfiffe und Kurzpfiffe mit fließenden Übergängen, wie es in der Literatur meist zu finden ist (Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Zimmermann, 1995a), erfolgte in dieser Arbeit eine Einteilung in rein konstantfrequente Laute (Pfiffe, Abb. 11), rein frequenzmodulierte Laute (Zips, Abb. 12) und eine Kombination aus konstantfrequent und frequenzmodulierten Lauten (KFM-Laut, Abb. 13). Während die Bezeichnungen Pfiffe und Zips von der Literatur über Mausmakis übernommen wurden, wurde die dritte Variante (KFM-Laute) bis jetzt nur beschrieben (oder ist an Sonagrammen zu erkennen), besaß aber noch keinen „Namen". In Anlehnung an ihre Form (**k**onstantfrequent – **f**requenz**m**oduliert) und nach Beschreibungen von Fledermauslauten (vgl. Kanwal et al., 1994), erhielt sie von mir die Abkürzung KFM-Laut. Die Definitionen der verschiedenen Lautformen in dieser Arbeit wurden zum einen in Anlehnung an die Arbeit an Soziallauten bei Fledermäusen getroffen (Kanwal et al., 1994), zum anderen wurden Befunde von Arterkennungsmerkmalen bei Vögeln berücksichtigt (Becker et al. 1980; Becker, 1982). Diese Untersuchungen zeigten, daß die Länge des Gesangs, Intensitätsänderungen und Harmonische keine wesentliche Rolle spielten. Dauer der Intervalle, Frequenzband der Laute und die Feinstruktur der Frequenzmodulationen dagegen waren bei vielen Arten zur Arterkennung wesentlich. Auftretende Frequenzänderungen im Laut konnten von konstantfrequenten Lauten gut unterschieden werden, die Richtung der Frequenzänderung war dabei ebenfalls entscheidend.

Folgende Parameter wurden von mir daher vermessen (Abb. 14 und Tab. 3): Anfangsfrequenz und Anfangszeit, Endfrequenz und Endzeit und bei KFM-Lauten Frequenz und Zeitpunkt, an welchem sich eine deutliche Änderung im Frequenzverlauf zeigte (vgl. Abb. 14). Berechnet wurden aus den Daten die Dauer des Lautes, der Abstand zwischen den Lauten (Intervalle), die überstrichene Frequenzbandbreite und die durchschnittliche Frequenz bei Pfiffen (Anfangsfrequenz und Endfrequenz unterschieden sich weniger als 2 kHz, d.h. beide Werte korrelieren stark miteinander). Um die Intervalle zwischen den Lauten errechnen zu können, wurden für jedes Individuum Häufigkeitsverteilungen betrachtet. Anhand dieser Häufigkeiten war es möglich zu entscheiden, bis zu welchem Abstand Laute noch zu einer Serie gezählt werden konnten.

Tab. 3: Definition der Variationen der pfiffartigen Laute

| Variante | Definition |
|---|---|
| Pfiffe | die Frequenz bleibt über den gesamten Zeitraum weitestgehend konstant, d.h. die überstrichene Frequenzbandbreite beträgt weniger als 2 kHz; |
| Zips | die Frequenz nimmt stetig ab bzw. stetig zu, d.h. der Laut ist frequenzmoduliert, dabei beträgt die überstrichene Frequenzbandbreite zwischen 2 und 8 kHz;<br>**Absteigende Zips**: Anfangsfrequenz > Endfrequenz<br>**Aufsteigende Zips**: Anfangsfrequenz < Endfrequenz |
| KFM | es ist zuerst ein deutlicher konstantfrequenter Teil und anschließend ein frequenzmodulierter absteigender Teil vorhanden; |

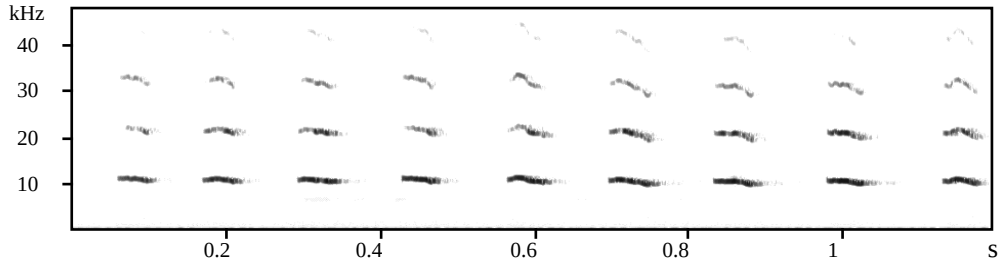


Abb. 11: Repräsentatives Sonagramm von Pfiffen von *M. ravelobensis*

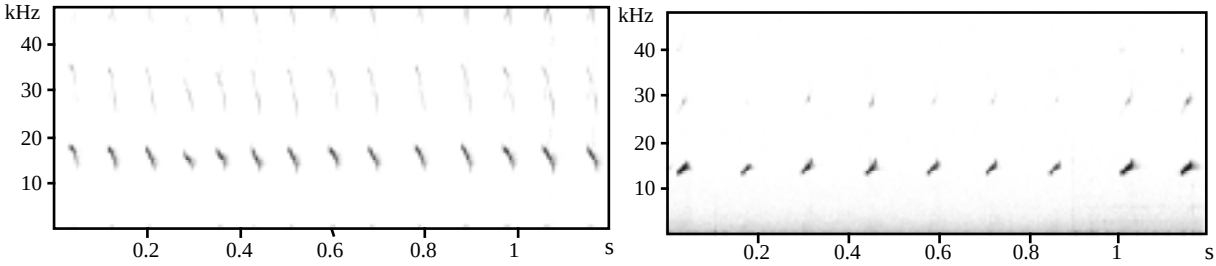


Abb. 12: Repräsentative Sonagramme von Zips (links absteigende Zips von *M. ravelobensis*, rechts aufsteigende Zips von *M. murinus* von Ampijoroa)

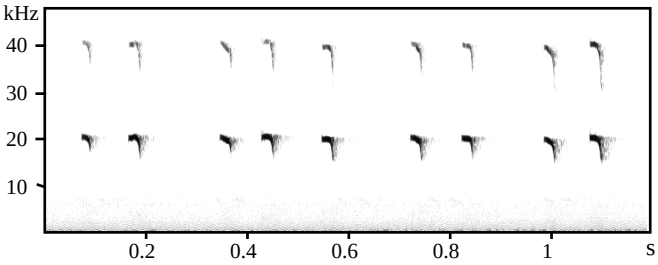


Abb. 13: Repräsentatives Sonagramm von KFM-Lauten (von *M. murinus* von Kirindy)

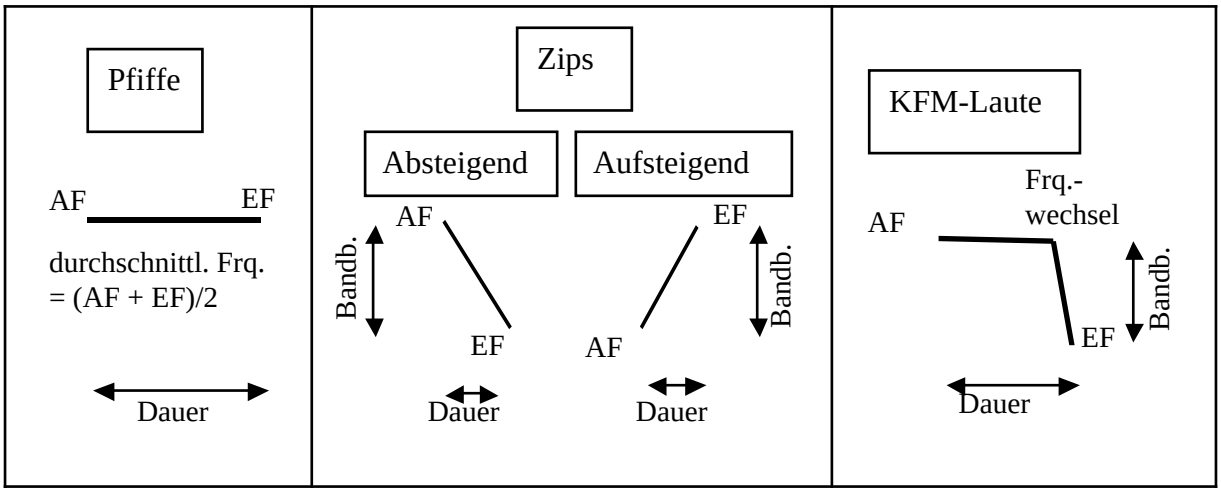


Abb. 14: Schematische Darstellung der pfiffartigen Laute im Sonagramm und Angabe der Vermessungsmerkmale.

Pfiffartige Laute mit abweichender Form der hier beschriebenen Variationen (z.B. zuerst absteigender und dann konstantfrequenter Teil oder zuerst konstantfrequenter und dann aufsteigender Teil) wurden von nur wenigen Tieren in einheitlicher Form aufgezeichnet und daher nicht weiter besprochen. Wie bei den Tsäk-Lauten wurden pro Individuum zufällig einzelne Laute ausgewählt, dabei wurde jeweils der erste und letzte Laut einer Serie nicht mit berücksichtigt. Es gingen meist fünf Laute pro Serien in die Analyse ein. Meist stammten die Laute sogar von verschiedenen Tagen und daher konnten sie als unabhängig voneinander angesehen werden.

2.2.3.4.3. Grunz-Laute

Grunzer werden ebenfalls meist in Serie abgegeben (zwischen fünf und ca. 20 Rufen) und haben eine rauschhafte Struktur (siehe Abb. 15). Insgesamt wurden 3270 Laute von mir vermessen. Neben quantitativen Vermessungsdaten wurden auch qualitative Daten aufgenommen. Vermessene Daten sind (Abb. 16): Anfangs- und Endzeit und oberste Frequenz bei Anfangs- und Endzeitpunkt. Berechnet wurde daraus die Dauer des Lautes und die oberste durchschnittliche Frequenz (im Folgenden nur oberste Frequenz genannt). Mit aufgezeichnet wurden folgende Merkmale: ob die Grunzer aus deutlichen Klicks aufgebaut sind oder nur rauschhaft, so daß keine Klicks im Sonagramm sichtbar waren und ob zwei verschiedene Grunz-Formen (breitbandige und schmalbandige) in Folge abgegeben wurden (vermutlich gebildet, wenn Grunzer sowohl beim Einatmen als auch beim Ausatmen abgegeben wurden). Vermessen wurde nur der breitbandige Grunzer. Auf die Bestimmung des Intervallabstandes wurde verzichtet, da bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* selten längere Serien abgegeben wurden und eine Bestimmung daher nicht sinnvoll war.

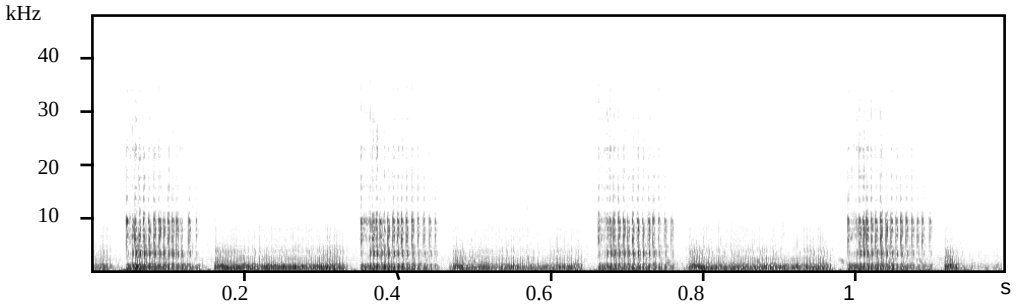


Abb. 15: Repräsentatives Sonagramm von Grunz-Lauten von *M. murinus* von Ampijoroa

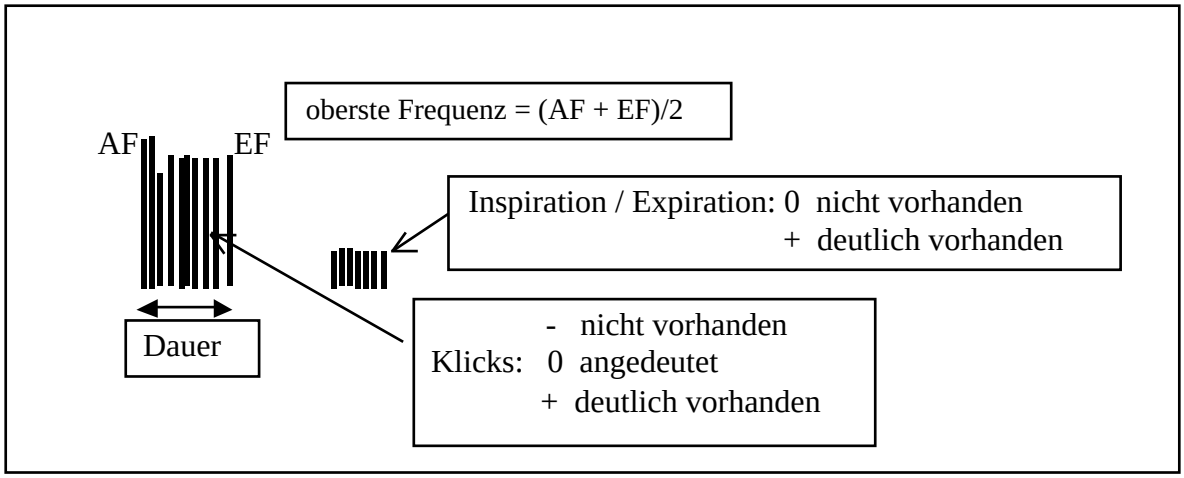


Abb. 16: Schematische Darstellung der Grunz-Laute im Sonagramm und Angabe der Vermessungsmerkmale.

2.2.3.4.4. Triller

Triller sind tonale Laute von komplizierter Struktur (Abb. 17). Grob können drei Abschnitte voneinander unterschieden werden: ein Anfangspfiff, eine Steigung und ein frequenzmodulierter Endabschnitt (vgl. Abb. 18). Die Vermessung des Trillers erfolgte weitestgehend analog zu der Arbeit von Hafen (1998). Es wurden insgesamt von 1206 Trillern jeweils 18 Punkte vermessen: Anfangsfrequenz & -zeit, Frequenz und Zeit bei Beginn der Steigung, Frequenz und Zeit der nächsten 8 Modulationen (d.h. jeweils der Punkt, bei welchem sich die Steigung in die entgegengesetzte Richtung ändert) und Endfrequenz und Endzeit. Zudem wurde die Anzahl der Modulationen (d.h. der Schwingungen) gezählt. Eine Modulation wurde definiert als beginnend mit einer aufsteigenden Frequenz, übergehend in die absteigende Frequenz bis hin zur neuen aufsteigenden Frequenz (also vom aufsteigenden bis zum nächsten aufsteigenden Teil). Die Anzahl der Modulationen wurde festgelegt anfangend nach dem Abschnitt der Steigung bis zur letzten Modulation. Das Ende des Rufes war von Individuum zu Individuum sehr verschieden und variabel (ansteigend, konstantfrequent, absteigend). In Tabelle 4 sind die 20 Merkmale zusammengestellt, die aus den vermessenen Datenpunkten erhalten wurden und die in die Analysen eingingen.

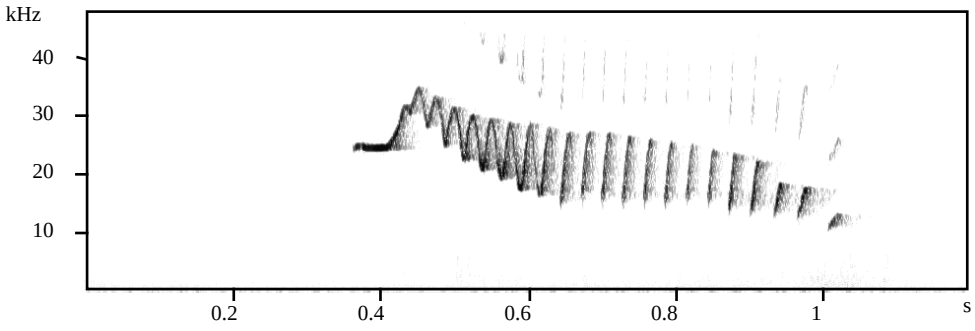


Abb. 17: Repräsentatives Sonagramm eines Trillers von *M. murinus* von Kirindy

Tab. 4: Beschreibung der Merkmale der Triller

| Merkmal | Definition und Berechnung des Merkmals |
|---|---|
| Höchstfrequenz | Maximalfrequenz des Lautes |
| Anfangsfrequenz Pfiff | Frequenz, an welcher der Laut beginnt |
| Endfrequenz Pfiff | Frequenz, an welcher der Pfiff endet und in eine deutliche Steigung übergeht |
| Bandbreite Pfiff | Endfrequenz Pfiff – Anfangsfrequenz Pfiff |
| Bandbreite Steigung | Höchstfrequenz – Endfrequenz Pfiff |
| Mittlere Minimalfrequenz Modulationen | Summe der Minimalfrequenzen der 1. bis 7. Modulation / 7 |
| Mittlere Höchstfrequenz Modulationen | Summe der Maximalfrequenzen der 1. bis 7. Modulation / 7 |
| Bandbreite der 1. bis 7. Modulation (getrennte Analyse der Bandbreite von Modulation 1 bis Modulation 7) | Maximalfrequenz jeder dieser Modulationen – Minimal-frequenz jeder dieser Modulationen |
| Bandbreite der ersten 7 Modulationen | Summe der Bandbreiten der ersten sieben Modulationen / 7 |
| Modulationen | Anzahl der Schwingungen ab der ersten bis zur vorletzten Modulation |
| Gesamtdauer | Endzeitpunkt – Anfangszeitpunkt |
| Pfiffdauer | Zeit bei Ende des Pfiffs - Anfangszeitpunkt |
| Steigdauer | Zeitpunkt Höchstfrequenz – Zeitpunkt bei Beginn der Steigung |
| Modulationsdauer | Zeitpunkt der Maximalfrequenz der 7. Modulation – Zeitpunkt der Minimalfrequenz der 1. Modulation |

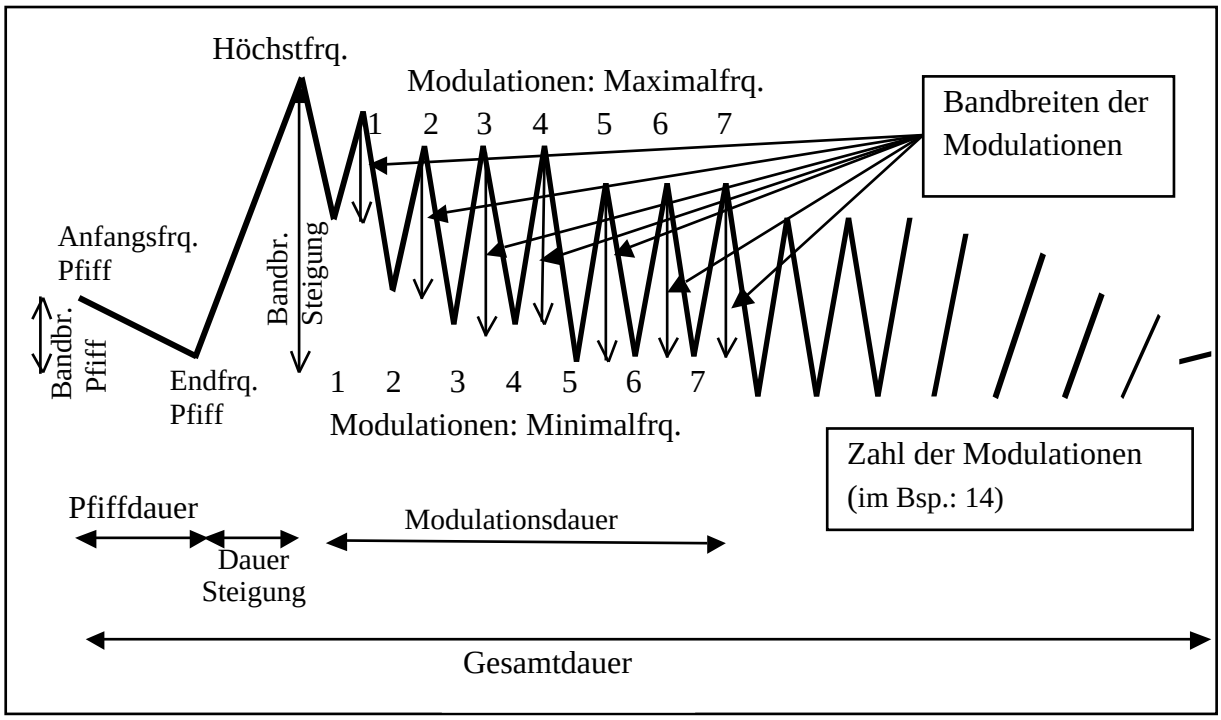


Abb. 18: Schematische Darstellung des Trillers im Sonagramm und Angabe vermessener Merkmale.

2.2.3.4.5. Breitbandige Zips

Als Sonderform, da sie nicht immer in Serien auftraten und nur während der Paarungszeit aufgenommen wurden, werden hier noch „breitbandige Zips“ definiert (Abb. 19). Insgesamt wurden 971 dieser Laute vermessen. Es handelt sich um Rufe mit einer steil abfallenden Frequenz, wobei die Rufe in sehr hohem Frequenzbereich beginnen und eine große Bandbreite (mehr als 10 kHz, während Zips eine Bandbreite von weniger als 8 kHz aufweisen) besitzen. Diese Rufe wurden nur bei *M. murinus* Paarkombinationen aufgezeichnet und traten zwischen Trillern auf. Sie dem Repertoire der Mausmakis zuzusprechen erfolgte aufgrund des Auftretens dieser Laute ausschließlich im Zusammenhang mit Trillern und niemals in Überlappung mit diesen und aufgrund der Beschreibung dieser Laute an *M. murinus* in Gefangenschaft (Bunte, 1998, dort nur als „Zips“ bezeichnet). Bei vier untersuchten Paaren konnten Weibchen als Verursacher der breitbandigen Zips ausgeschlossen werden, da sie während registrierter breitbandiger Zips Grunz-Laute abgaben. Es ist daher wahrscheinlich, daß breitbandige Zips nur von Männchen abgegeben wurden. Ihre Vermessung erfolgte analog zu der Vermessung der absteigenden Zips der pfiffartigen Laute (Abschnitt 2.2.3.4.2.). Von diesen verschieden sind sie durch die wesentlich höhere Anfangsfrequenz und die größere Bandbreite.

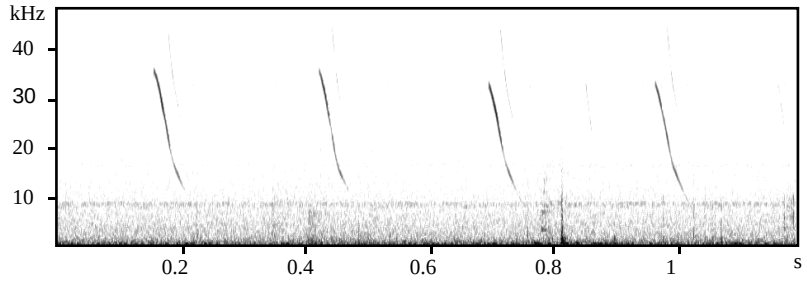


Abb. 19: Repräsentatives Sonagramm von breitbandigen Zips von *M. murinus* von Ampijoroa.

2.2.3.5. Übersicht über die aufgezeichneten Lautformen pro Individuum

In den folgenden Tabellen (Tab. 5 bis 8) wird ein Überblick über die aufgetretenen Lautformen nach Individuen getrennt gegeben. Es wurden nur solche Lautformen für ein Individuum als vorhanden („+“) gewertet, wenn mindestens 20 Laute (Tsäk-Laute, pfiffartige Laute) bzw. mindestens 10 Laute (Grunzer, Triller, breitbandige Zips) diesem Individuum sicher zugeordnet werden konnten. Wie die Tabellen zeigen, konnten von einigen Individuen mehrere verschiedene Lautformen aufgezeichnet werden, bei anderen Individuen dagegen nicht. Im weiteren Verlauf dieser Arbeit wird immer auf diese Tabellen Bezug genommen, d.h. sie zeigen die Stichprobengröße (n), die angibt, von wie vielen verschiedenen Individuen bestimmte Lautformen abgegeben wurden.

Tab. 5: Übersicht über die aufgezeichneten Lautformen pro Individuum bei

***M. murinus* von Ampijoroa**

| Männchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | | | + | | |
| 2 | + | | | | |
| 3 | + | | + | | |
| 4 | + | | | + | + |
| 5 | + | + | + | + | + |
| 6 | + | | + | | |
| 7 | + | + | | | |
| 8 | + | | + | | |
| 9 | + | + | | + | + |
| 10 | + | + | | + | + |
| 11 | + | + | | + | |
| 12 | + | + | | + | + |
| 13 | + | + | + | + | |
| 14 | + | + | | + | + |
| 15 | + | | + | | |
| 16 | + | | + | + | + |
| 17 | + | | | | |
| 18 | + | + | | + | |
| 19 | + | | | | |
| 20 | | | + | | |
| Σ20 | 18 | 9 | 9 | 10 | 7 |
| Beobachtete Individuen: 26 | | | | | |

| Weibchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | + | + | + | | |
| 2 | + | + | + | | |
| 3 | + | + | | | |
| 4 | + | | + | | |
| 5 | + | | | | |
| 6 | + | | | | |
| 7 | + | | | | |
| 8 | + | | + | | |
| 9 | + | | + | | |
| 10 | + | | + | | |
| 11 | + | | | | |
| 12 | + | | + | | |
| 13 | + | | + | | |
| 14 | | + | + | | |
| 15 | | | + | | |
| 16 | | | + | | |
| 17 | | | + | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| Σ17 | 13 | 4 | 12 | ? | - |
| Beobachtete Individuen: 21 | | | | | |

Ind.: Nummer des Individuums;
Ts.: Tsäk-Laute; Pf: Pfiffartige Laute; Gr. Grunz-Laute; Tr: Trillerartige Laute; BZ: Breitbandige Zips;
+ : mindestens 20 Laute (Tsäk-Laute, pfiffartige Laute), bzw. mindestens 10 Laute (Grunz-Laute, trillerartige Laute, breitbandige Zips) registriert;
?: Laut nicht sicher einem Individuum zuzuordnen;

Von *M. murinus* Weibchen von Ampijoroa wurden Triller aufgenommen, aber es war nicht sicher, welches Individuum die Triller abgegeben haben könnte. Es wurde daher nicht weiter auf mögliche Triller von Weibchen von Ampijoroa eingegangen. Von sechs Männchen und vier Weibchen wurden keine bzw. sehr wenig Laute aufgenommen.

Tab. 6: Übersicht über die aufgezeichneten Lautformen pro Individuum bei ***M. ravelobensis* von Ampijoroa**

| Männchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | + | + | | | |
| 2 | + | | | | |
| 3 | + | | + | | |
| 4 | + | + | + | | |
| 5 | + | | | | |
| 6 | + | + | | | |
| 7 | + | + | | | |
| 8 | + | | + | | |
| 9 | | | | | |
| 10 | + | + | | | |
| 11 | + | + | | | |
| 12 | + | | | | |
| 13 | + | + | | | |
| 14 | + | + | | | |
| 15 | + | + | | | |
| 16 | | + | | | |
| 17 | | + | | | |
| 18 | + | + | | | |
| 19 | | + | | | |
| 20 | | + | | | |
| 21 | + | + | | | |
| 22 | + | + | | | |
| 23 | + | + | + | | |
| 24 | + | | | | |
| 25 | + | + | | | |
| 26 | + | | | | |
| 27 | + | + | | | |
| 28 | + | | | | |
| 29 | + | | | | |
| 30 | + | + | | | |
| 31 | + | + | | | |
| 32 | + | | | | |
| 33 | + | + | | | |
| 34 | + | | | | |
| 35 | + | + | | | |
| 36 | | + | | | |
| 37 | + | + | | | |
| 38 | | + | | | |
| 39 | | + | | | |
| 40 | + | | | | |
| Σ40 | 32 | 27 | 4 | ? | ? |
| Beobachtete Individuen: 46 | | | | | |

| Weibchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | | + | | | |
| 2 | | + | | | |
| 3 | | + | | | |
| 4 | | + | | | |
| 5 | | + | | | |
| 6 | + | | | | |
| 7 | + | + | | | |
| 8 | + | + | + | | |
| 9 | + | | + | | |
| 10 | + | + | | | |
| 11 | + | + | | | |
| 12 | + | | | | |
| 13 | + | + | | | |
| 14 | + | | | | |
| 15 | | + | | | |
| 16 | | + | + | | |
| 17 | | + | | | |
| 18 | + | | + | | |
| 19 | + | | | | |
| 20 | + | | + | | |
| 21 | + | | | | |
| 22 | + | + | | | |
| 23 | + | + | | | |
| 24 | + | | | | |
| 25 | + | | | | |
| 26 | + | + | | | |
| Σ26 | 18 | 16 | 5 | ? | - |
| Beobachtete Individuen: 36 | | | | | |

Ind.: Nummer des Individuums;
Ts.: Tsäk-Laute; Pf: Pfiffartige Laute; Gr. Grunz-Laute; Tr: Trillerartige Laute; BZ: Breitbandige Zips;
+ : mindestens 20 Laute (Tsäk-Laute, pfiffartige Laute), bzw. mindestens 10 Laute (Grunz-Laute, trillerartige Laute, breitbandige Zips) registriert;
?: Laut nicht sicher einem Individuum zuzuordnen;

Bei einer Paarkombination von einem Männchen und einem Weibchen von *M. ravelobensis* konnte ein Laut aufgezeichnet werden, der mit einem Triller vergleichbar ist. Es konnte nicht eindeutig erkannt werden, von welchem Individuum er abgegeben wurde. Der Laut wird unter Kapitel 3.6. näher beschrieben. Von sechs beobachteten Männchen und zehn Weibchen konnten keine bzw. nur sehr wenig Laute aufgenommen werden.

Tab. 7: Übersicht über die aufgezeichneten Lautformen pro Individuum bei

***M. murinus* von Kirindy**

| Männchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | + | + | + | + | |
| 2 | + | + | | + | |
| 3 | + | | | | |
| 4 | + | | | + | |
| 5 | + | + | | | |
| 6 | + | + | | + | |
| 7 | + | | | + | |
| 8 | + | | + | | |
| 9 | + | + | | + | |
| 10 | + | + | | + | |
| 11 | + | | | + | |
| 12 | + | + | | | |
| 13 | + | + | + | + | |
| 14 | + | + | | + | + |
| 15 | + | + | | + | + |
| 16 | + | + | | + | + |
| 17 | + | + | | + | |
| 18 | + | + | | + | |
| 19 | + | + | | + | |
| 20 | + | + | | + | |
| 21 | + | + | | + | + |
| 22 | + | + | | + | + |
| 23 | | + | | | |
| Σ23 | 22 | 18 | 3 | 18 | 5 |
| Beobachtete Individuen: 27 | | | | | |

| Weibchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | | | + | | |
| 2 | + | | + | | |
| 3 | + | | | | |
| 4 | + | + | + | | |
| 5 | + | + | + | | |
| 6 | + | | | | |
| 7 | + | | | | |
| 8 | + | | + | | |
| 9 | + | + | + | | |
| 10 | + | | | | |
| 11 | + | | | | |
| 12 | + | | | | |
| 13 | + | + | + | | |
| 14 | + | | + | | |
| 15 | + | + | | | |
| 16 | + | + | | | |
| 17 | + | + | | | |
| 18 | + | + | | | |
| 19 | + | + | + | | |
| 20 | | + | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| Σ20 | 18 | 10 | 9 | ? | - |
| Beobachtete Individuen: 23 | | | | | |

Ind.: Nummer des Individuums;
Ts.: Tsäk-Laute; Pf: Pfiffartige Laute; Gr. Grunz-Laute; Tr: Trillerartige Laute; BZ: Breitbandige Zips;
+ : mindestens 20 Laute (Tsäk-Laute, pfiffartige Laute), bzw. mindestens 10 Laute (Grunz-Laute, trillerartige Laute, breitbandige Zips) registriert;
?: Laut nicht sicher einem Individuum zuzuordnen;

Von *M. murinus* Weibchen wurden Triller während eines Streites in einer Voliere aufgezeichnet, in welcher nur Weibchen gehalten wurden. Welches Weibchen es war, konnte nicht geklärt werden. Bei zwei Paarkombinationen von Weibchen mit Männchen wurden Triller aufgezeichnet, die miteinander überlappten. Dabei konnten bestimmte Triller sicher den Männchen zugeordnet werden, bei den anderen ist es möglich, daß es sich um Triller von Weibchen handelte. Auf sie wurde in dieser Arbeit aber nicht weiter eingegangen. Vier der beobachteten Männchen und drei der beobachteten Weibchen gaben keine oder nur sehr wenig Laute von sich.

Tab. 8: Übersicht über die aufgezeichneten Lautformen pro Individuum bei

***M. myoxinus* von Kirindy**

| Männchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | + | | + | | |
| 2 | + | | | | |
| 3 | + | | | | |
| 4 | + | | | | |
| 5 | + | | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| | | | | | |
| Σ5 | 5 | - | 1 | - | - |
| Beobachtete Individuen: 5 | | | | | |

| Weibchen | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| Ind. | Ts | Pf | Gr | Tr | BZ |
| 1 | + | | | | |
| 2 | + | | | | |
| 3 | + | | + | | |
| 4 | + | + | | | |
| 5 | + | | + | | |
| 6 | + | | | | |
| 7 | + | + | | | |
| 8 | + | | | | |
| 9 | + | | | | |
| 10 | + | | | | |
| 11 | + | | | | |
| Σ11 | 11 | 2 | 2 | - | - |
| Beobachtete Individuen: 12 | | | | | |

Ind.: Nummer des Individuums;
Ts.: Tsäk-Laute; Pf: Pfiffartige Laute; Gr. Grunz-Laute; Tr: Trillerartige Laute; BZ: Breitbandige Zips;
+ : mindestens 20 Laute (Tsäk-Laute, pfiffartige Laute), bzw. mindestens 10 Laute (Grunz-Laute, trillerartige Laute, breitbandige Zips) registriert;
?: Laut nicht sicher einem Individuum zuzuordnen;

Von *M. myoxinus* konnten insgesamt nur 17 verschiedene Individuen gefangen werden. Von einem beobachteten Weibchen konnten keine oder nur wenige Laute aufgezeichnet werden. Aufgrund dieser im Vergleich zu den anderen Populationen geringen Stichprobengröße wurden mit prozentualen Angaben zum Auftreten einzelner Lautformen bei dieser Art keine statistischen Analysen durchgeführt.

Da bestimmte Laute nur während des Paarungszeitraumes bei Anwesenheit von östrischen Weibchen abgegeben wurden, ist die Anzahl der untersuchten östrischen Weibchen und die Anzahl der beobachteten Männchen mit östrischen Weibchen pro Population in Tabelle 9 zusammengefaßt. Dabei wurden zu östrischen Weibchen hintereinander (mit kurzen Zwischenpausen) jeweils verschiedene Männchen gesetzt, um eine hohe Anzahl möglicher Laute im Paarungskontext zu erhalten.

Tab. 9: Anzahl der beobachteten Individuen während des Paarungszeitraumes bei Anwesenheit östrischer Weibchen.

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| Geschlecht | *M. murinus* | *M. ravelobensis* | *M. murinus* | *M. myoxinus* |
| Männchen | 15 | 20 | 23 | 1 |
| Weibchen | 7 | 5 | 19 | 2 |

### 2.2.3.6. Erfassung und Einteilung der Verhaltenskontexte

Die Methode des „behaviour-sampling“ ermöglichte die direkte Zuordnung der Rufe zu bestimmten Verhaltenssituationen und Individuen (Martin & Bateson, 1986). Rufe wurden in verschiedenen Kontexten abgegeben, in Tabelle 10 sind sie definiert.

Tab. 10: Definitionen der Verhaltenskontexte

| Kontext | Definition des Verhaltens |
|---|---|
| Futterkontext | Das rufende Individuum nähert sich dem Futter (Banane oder Insekt) oder es gibt Laute zwischen dem Fressen ab; |
| Paarungskontext | Die Rufe werden unmittelbar vor, während oder nach einer Paarung abgegeben oder treten im Zusammenhang mit östrischen Weibchen auf; |
| Anblicken | Das rufende Individuum beobachtet ruhig sitzend ein anderes Individuum ohne Verbindung zu Angriff oder Verteidigung; |
| Schlafplatzkontext | Das rufende Individuum sitzt in der Schlafhöhle (Box, Bambus, Blatt), die Rufe können in Bezug zu einem sich nähernden Individuum stehen (agonistische Interaktion, d.h. Verteidigung des Schlafplatzes), oder ohne Bezug zu einem anderen Individuum auftreten; |
| Verteidigungs-/ Fluchtkontext | Das rufende Individuum richtet sich ausweichend gegen ein anderes Individuum (d.h. sitzt gegen eine Wand gedrückt oder bewegt sich, abgesehen von kurzen Scheinangriffen, rückwärts) oder flüchtet vor ihm (agonistische Interaktion), Submissor; |
| Angriffskontext | Das rufende Individuum nähert sich einem anderen Individuum und greift es an (agonistische Interaktion), Aggressor; |
| Beobachtung (Scanning) | Das rufende Individuum sitzt ruhig auf einem höher liegenden Ast und beobachtet die Umgebung; |

## 2.3. Statistische Datenanalyse

Für alle nachfolgenden Analysen wurde folgende Literatur als Richtlinie herangezogen: Martin & Bateson, 1986; Siegel & Castellan, 1988; Zöfel, 1988; Lamprecht, 1992; StatSoft, 1995; Beyerbach et al., 1999. Soweit nicht anders vermerkt, wurden alle statistischen Analysen mit dem Programmpaket STATISTICA für Windows (Version 5,0; StatSoft) durchgeführt. Statistische Unterschiede wurden auf einem Niveau von $p<0,05$ als signifikant, bei $p<0,01$ als hochsignifkant und bei $p<0,001$ als höchstsignifikant bezeichnet. Ob der statistisch gefundene Unterschied auch einen biologisch relevanten Unterschied darstellen könnte, wird in der Diskussion unter dem Titel „Wahrnehmung“ erörtert (vgl. Martin & Bateson, 1986). Da bei akustischen Daten oft große Varianzen vorhanden sind, wurden im Feld so viel Daten wie möglich sowohl von einem Individuum (wenn möglich mindestens 50 Laute pro Lautform) als auch von vielen verschiedenen Individuen (wenn möglich mindestens 35 Individuen pro Population) gesammelt, um eine große Güte des Testes trotz möglicherweise großer Streuung zu ermöglichen (Martin & Bateson, 1986; Siegel & Castellan, 1988). Auch für die Diskriminanzanalyse ist ein großer Stichprobenumfang für eine gute Zuordnungsregel notwendig (Deichsel & Trampisch, 1985).

### 2.3.1. Lautrepertoire

#### 2.3.1.1. Charakterisierung des Auftretens der Lautformen

Alle Individuen wurden für ca. fünf Tage in Volieren gehalten und jeden Tag ein bis zwei Stunden meist mit zwei verschiedenen Partnern beobachtet. Da es sich in dieser Arbeit um eine Freilandstudie handelt und nicht immer alle Individuen im „passenden Geschlechter- und Artenverhältnis“ zur „passenden Zeit“ gefangen werden konnten, stimmt die Anzahl der beobachteten Paarkombinationen bei den verschiedenen Individuen der Populationen nicht exakt überein. Die Individuen wurden aber etwa mit gleich vielen anderen Individuen verschiedener Arten und verschiedenen Geschlechts beobachtet. Auf Grund der großen Anzahl beobachteter Individuen (*M. murinus* von Ampijoroa: 47 Individuen; *M. ravelobensis*: 82 Individuen; *M. murinus* von Kirindy: 50 Individuen; *M. myoxinus*: 17 Individuen) und der großen Anzahl von Paarkombinationen (374 Paarkombinationen in Ampijoroa, 270 Paarkombinationen in Kirindy) konnten bei *M. murinus* und *M. ravelobensis* Aussagen über das prozentuale Auftreten bestimmter Lautformen bei einzelnen Individuen getroffen werden. *M. myoxinus* wurde aus den Analysen ausgeschlossen, da bei nur 17 Individuen bereits bei einem Individuum mehr oder weniger die Prozentzahlen viel zu starken Veränderungen unterliegen.

Der Anteil der rufenden Individuen berechnet sich aus der Anzahl der Individuen, die diesen Laut abgaben, zur Gesamtzahl der beobachteten Individuen. Originaldaten sind aus den Tabellen 5 bis 8 im Methodenteil zu entnehmen. Aus der gerade genannten Tabelle ist auch ersichtlich, welche Individuen welche Lautformen abgegeben haben.

Zur Beurteilung der Häufigkeitsverteilungen wurden nichtparametrische Verfahren verwendet (**Chi-Quadrat-Teste**, Lamprecht, 1992). Bei diesen Verfahren wird jeweils ein Erwartungswert ermittelt, der gegen den Befund getestet wird. Beim Einstichprobentest wurde der Chi-Quadrat-Anpassungstest durchgeführt, wobei bei einem Freiheitsgrad von eins (Vergleich der Geschlechter) eine Stetigkeitskorrektur durchgeführt wurde (Lamprecht, 1992). Beim Vergleich von zwei Stichproben kam der Chi-Quadrat-Test zum Einsatz. Bei Mehrfachvergleichen wurde der entsprechende „Chi-Quadrat-Test für mehrere Stichproben“ verwendet, der bereits die Mehrfachvergleiche mit berücksichtigt (Lamprecht, 1992). Die Werte wurden anhand der in Lamprecht (1992) dargestellten Formeln berechnet. Bei Mehrfachvergleichen wurde eine Bonferroni-Adjustierung durchgeführt.

#### 2.3.1.2. Analyse zum Auftreten verschiedener Lautformen je nach Verhaltenskontext

In Anhang 2 (Tab. 49) findet sich eine detaillierte Zusammenstellung der einzelnen Individuen aufgeschlüsselt nach einzelnen Lautformen und deren Verwendung in den verschiedenen Verhaltenskontexten. Anhand dieser Zusammenstellung sind die Anzahl der Individuen pro Lautform und die Anzahl der in diese Analyse eingehenden Daten je nach Verhaltenskontext verdeutlicht. Jede Lautform wurde bei den Berechnungen unabhängig von den anderen Lautformen betrachtet. Aufgeschlüsselt nach Population und Geschlecht wurde die Anzahl der verschiedenen Individuen aufsummiert, die in einem bestimmten Verhaltenskontext die entsprechende Lautform verwendeten. Dies wurde für alle Verhaltenskontexte durchgeführt. Die Zahlenwerte bei den verschiedenen Verhaltenskontexten wurden summiert und daraus die prozentualen Anteile der Lautform in den verschiedenen Verhaltenskontexten errechnet. Einige Individuen, die einzelne Lautformen in mehreren Verhaltenskontexten verwendeten, gingen in diese Analyse mit mehreren Datenpunkten ein, doch pro Verhaltenskontext und Lautform ging pro Individuum nur ein Wert in die Analyse ein. Durch diese Vorgehensweise ging eine größere Anzahl von Werten in die Analyse ein als verschiedene Individuen untersucht wurden. Ein Beispiel soll die Berechnung verdeutlichen. Bei *M. murinus* Männchen von Ampijoroa wurden Tsäk-Laute von 11 verschiedenen Männchen im Paarungskontext, von einem Männchen im Schlafplatzkontext, von 11 Männchen im Angriff, und von 17 Männchen in der Verteidigung abgegeben. Insgesamt traten also in 40 Fällen Tsäk-Laute in verschiedenen Kontexten auf. Der Prozentsatz der Tsäk-Laute im Paarungskontext betrug somit 27% (11 dividiert durch 40). Diese Daten basierten auf 18 verschiedenen Männchen, wobei mehrere dieser Individuen in vielen verschiedenen Kontexten Tsäk-Laute verwendeten. Eine Analyse des Auftretens der verschiedenen Lautformen in den Verhaltenskontexten bei den untersuchten Populationen erfolgte mit dem Chi-Quadrat-Test (Lamprecht, 1992).

#### 2.3.1.3. Analysen zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis zwischen den Individuen einer Population und zwischen den sympatrischen Arten

Die Analysen zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis erfolgten mit Hilfe der Lautform, die bei direkten Konfliktsituationen auftritt, dem Tsäk-Laut. Bei jeder Paarkombination wurde überprüft, ob ein Individuum ein anderes mit Tsäk-Lauten angriff und / oder sich ein Individuum gegen das andere mit dieser Lautform verteidigte. Angriffe oder Verteidigungen ohne Lautäußerungen traten selten auf, daher kann die hier durchgeführte Analyse als Hinweis zum Dominanzverhältnis dienen. Die Prozentzahlen in den Tabellen 15 bis 18 ergaben sich aus der Anzahl der Paarkombinationen, in denen die entsprechenden Tsäk-Laute abgegeben wurden dividiert durch die Anzahl der verschiedenen Paarkombinationen (siehe Tab. 2 im Methodenteil). Ein Beispiel soll nochmals die Berechnung verdeutlichen. Insgesamt wurden 17 mal zwei *M. murinus* Männchen in Ampijoroa gemeinsam in der Voliere beobachtet (Tab. 2). Es traten in 10 Fällen Tsäk-Laute im Angriff auf, die von einem Männchen an das andere Männchen gerichtet waren. Der Prozentwert in der Tabelle im Ergebnisteil beträgt demnach 59%, d.h. in 59% der untersuchten Paarkombinationen mit zwei *M. murinus* Männchen von Ampijoroa in der Voliere wurden von einem Männchen Tsäk-Laute zum Angriff gegen das andere verwendet.

### 2.3.2. Lautstrukturen und morphometrische Datenanalyse

#### 2.3.2.1. Analysen zur Charakterisierung der Strukturmerkmale der Laute und der morphometrischen Merkmale

Testen der **Lautmerkmale** auf **Normalverteilung** erfolgte mit dem Shapiro-Wilks-Test und durch „graphische Überprüfung“ (Zöfel, 1988; Beyerbach et al., 1999). Testen auf **Varianzhomogenität** wurde mit dem Levene-Test durchgeführt, der dem Bartlett-Test entspricht, jedoch robuster gegenüber Verletzungen der Normalverteilung ist (StatSoft, 1996). Während einige Merkmale der Laute den Anforderungen für parametrisches Testen entsprachen, zeigten andere Merkmale Abweichungen von den Anforderungen. Die Durchführung von Transformationen zeigte auch in dieser Arbeit wenig Verbesserung der Verteilung (vgl. Daniel & Blumstein, 1998; Teixidor & Byrne, 1999) und so werden in dieser Arbeit Ergebnisse dargestellt, die auf nicht transformierten Daten beruhen. Durch die meist große Stichprobengröße (Anzahl der Individuen pro Population meist >25, Anzahl der Rufe pro Individuum meist >50) und die Abwesenheit von zweigipfligen Verteilungen in fast allen untersuchten Merkmalen kann davon ausgegangen werden, daß auch parametrische Tests angewendet werden können, selbst wenn keine Normalverteilung bei diesem Merkmal vorliegt (mdl. Mitt. K. Rohn, mdl. Mitt. L. Kreienbrock). Wenn entsprechende nichtparametrische Tests zur Verfügung standen, so kamen diese dennoch in dieser Arbeit zur Anwendung, um auf der „sicheren Seite“ zu stehen.

Einige statistische Verfahren sind nur für normalverteilte Daten vorhanden (Martin & Bateson, 1986). Es wurde in dieser Arbeit darauf geachtet, die Verfahren zu wählen, die am unempfindlichsten für eine Verletzung der Annahmen sind. Da sowohl parametrische als auch nichtparametrische Verfahren in dieser Arbeit zur Anwendung kommen, sind die Mittelwerte mit Standardabweichung meist in Tabellen, Mediane mit Interquartilabständen und Minimal- und Maximalwerte meist in Box-Plots angegeben. Ein Vergleich der beiden Verteilungsformen zeigt, daß Mittelwert und Median selten in relevanter Größe voneinander abweichen.

Da die meisten der in dieser Arbeit behandelten Laute in Serien von vielen Lauten abgegeben wurden, wurde pro Individuum der Mittelwert für jedes untersuchte Merkmal gebildet, der die Laute dieses Individuums gut charakterisiert. Bei den Populationsvergleichen wurde dieser Mittelwert verwendet, somit ging jedes Individuum stets nur mit einem Wert in die Analysen ein. Die in dem Ergebnisteil angegebenen **Stichprobengrößen „n“ sind die Anzahlen der Individuen**, die in die Populationsanalysen eingingen. Im Anhang findet sich dagegen die **pro Individuum vorhandene Anzahl von untersuchten Lauten** (**N**), die die Grundlage der Merkmale pro Laut pro Individuum gebildet haben. Zur Absicherung von populationsvergleichenden Analysen mit den Mittelwerten pro Individuum (Mann-Whitney-U-Test; Tukey-Test) wurde auch eine genestete Varianzanalyse (**nested ANOVA**) mit allen Lauten aller Individuen durchgeführt. Diese Analyse erfolgte mit dem SAS-Programm unter der Anleitung von Herrn K. Rohn (Institut für Biometrie, Epidemiologie und Informationsverarbeitung der Tierärztlichen Hochschule Hannover). Diese Analyse berücksichtigt die Varianz innerhalb und zwischen den Gruppen, d.h. es wird getestet, ob die Varianz innerhalb einer Gruppe (von Individuum zu Individuum) unterschiedlich ist zu der Varianz zwischen den Gruppen. Normalerweise findet dieser Test insbesondere Anwendung, wenn man nur wenig verschiedene Individuen hat oder die Laute nur einer „Gruppe“, nicht aber einem Einzelindividuum zusprechen kann. Es handelt sich um einen parametrischen Test und in dieser Arbeit dient er der zusätzlichen Kontrolle der Ergebnisse der anderen Tests, die mit Mittelwerten pro Individuum rechnen.

Bei **Mehrfachvergleichen** (Vergleichen von mehreren Populationen, Vergleichen von mehreren Merkmalen eines Lautes) erfolgte zur Reduzierung des Typ I Fehlers stets für jeden Test eine **α-Adjustierung nach Bonferroni** (Bakeman & Gottman, 1986; Sokal & Rolf, 1995). Alle in dieser Arbeit angegebenen statistischen Unterschiede bei Mehrfachvergleichen wurden entsprechend korrigiert. Im Ergebnisteil und im Anhang sind stets die korrigierten Signifikanzen angegeben.

Vergleiche von nur zwei Stichproben (z.B. zwischen den Geschlechtern) wurden mit dem nichtparametrischen **Mann-Whitney-U-Test** durchgeführt. Beim Vergleich von mehreren Stichproben (z.B. Vergleich zwischen den Populationen) wurde eine nichtparametrische **Kruskal-Wallis-ANOVA Varianzanalyse** angewendet. Merkmale, die in der Kruskal-Wallis-ANOVA nach der α-Adjustierung signifikante Unterschiede zeigten, wurden für weitere multivariate Analysen eingesetzt. Beim paarweisen Testen von mehr als zwei Stichproben wurden Post-Hoc-Tests verwendet, da diese eine Korrektur für die Anzahl der Vergleiche vornehmen (StatSoft, 1995). Als Post-Hoc-Test wurde der **Tukey-HSD-Test** für ungleiche Stichprobengrößen verwendet, da er ziemlich robust gegenüber Abweichungen von der Normalverteilung ist (Statsoft, 1995; mdl. Mitt. G. Rasser). Zusätzlich wurde die **genestete ANOVA** mit allen Lauten der Individuen durchgeführt. Weil es sich bei beiden Tests um parametrische Tests handelt, wurde auch der **Mann-Whitney-U-Test mit α-Adjustierung** zur Kontrolle der Ergebnisse angewendet.

Für die **Diskriminanz- und Clusteranalyse** wurden die Daten durch eine z-Transformation skaleninvariant gemacht, da die euklidische Distanz von der Maßeinheit bestimmt wird. Insgesamt wurde darauf geachtet, daß nur Merkmale in die Analyse eingingen, die den Ruf deutlich charakterisieren, redundante Merkmale wurden vermieden. Es wurde auf Korrelationen zwischen verschiedenen Merkmalen getestet (Spearman-Rang-Korrelation) und bei hoher Korrelation ($r_s$>0,95) nur eines der Merkmale mit in die Analyse aufgenommen, da die Bildung von Hauptkomponenten in diesem Fall nicht sinnvoll ist (mdl. Mitt. L. Kreienbrock; Gouzoules & Gouzoules, 2000). Nur Merkmale mit einem signifikanten F-Wert bei den Populationsvergleichen wurden in die Analysen integriert.

Die Clusteranalyse ist ein Verfahren, daß zur Suche nach Gruppenstrukturen eingesetzt wird (Deichsel & Trampisch, 1985). In dieser Arbeit wurde sie zur Erkennung von möglichen „Populationsgruppen“ oder „Kontextgruppen“ eingesetzt. Als Distanzmaß wurde die quadrierte euklidische Distanz berechnet, ein agglomeratives, hierarchisches Clusterverfahren (unweighted pair group average) wurde eingesetzt. Bei den Clusterverfahren sollte stets berücksichtigt werden, daß es je nach durchgeführter Analyse andere Gruppierungen ergeben kann, es gibt keine „Wahrheit“ bei diesen Analysen, sondern nur „Hinweise“, die diskutiert werden können (mdl. Mitt. L. Kreienbrock).

Die Diskriminanzanalyse ist ein Verfahren, welches dazu dient, die Merkmale zu finden, die mehrere Gruppen voneinander trennen können (Deichsel & Trampisch, 1985). Sie wurde in dieser Arbeit dazu verwandt, um die mögliche Trennung verschiedener Populationen und Arten bzw. verschiedener Kontexte durch bestimmte Merkmale der Laute zu verdeutlichen. Die Diskriminanzanalyse setzt eine Normalverteilung voraus, doch sind Verstöße gegen diese Annahme nicht fatal (StatSoft, 1995). Bei der Diskriminanzananlyse wurde das Verfahren „schrittweise vorwärts“ durchgeführt, dabei wurden Schritt für Schritt die zur Diskriminierung wichtigen Merkmale ausgewählt. Die Bedingungen dafür wurden berücksichtigt (Deichsel & Trampisch, 1985). Die Anzahl der Variablen betrug höchstens 10. Eine Kreuzvalidierung mit Lern- und Teststichprobe diente dem Testen der Zuverlässigkeit und Stabilität der Diskriminanzfunktion. Als Entscheidungskriterium für die Aufnahme eines Merkmals wurde ein F-Wert von 5,0 und ein Toleranzwert von 0,1 gewählt.

Bei der Analyse der Merkmale der Grunz-Laute, welche nur auf nominaler Ebene vorlagen (vgl. Abschnitt 2.2.3.4.3.), wurden zur Beurteilung der Häufigkeitsverteilungen nichtparametrische Verfahren verwendet (**Chi-Quadrat-Teste**, Lamprecht, 1992).

Zur **morphometrischen Charakterisierung** der Populationen wurden Mittelwerte und Standardabweichungen, Mediane und Minimal- und Maximalwerte für die einzelnen Körpermerkmale angegeben. Analog zu den Analysen der akustischen Daten wurde eine Kruskal-Wallis-Analyse durchgeführt und ein Tukey-HSD-Test für die paarweisen Vergleiche verwendet. Eine Diskriminanzanalyse und Clusteranalyse verdeutlicht die Unterschiede zwischen den Populationen.

#### 2.3.2.2. Korrelation von Rufmerkmalen und Körpermerkmalen

Bei der Analyse wurde jeweils Mittelwert und Standardabweichung der Lautmerkmale pro Population gegen Mittelwert und Standardabweichung der Rumpflänge aufgetragen (das Gewicht unterliegt bei Mausmakis durch die Einlagerung von Fett großen saisonalen Schwankungen). Da nur vier Populationen in diese Arbeit eingingen, ist eine statistische Bewertung der Korrelation nicht aussagekräftig. Ob eine Korrelation vorliegen könnte oder nicht, wurde durch Betrachtung der Abbildungen entschieden.

#### 2.3.2.3. Analyse des Einflusses des Verhaltenskontextes

Der **Vergleich gepaarter Stichproben** ist bei der Analyse des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Rufstruktur erforderlich. In diesem Zusammenhang war es wesentlich, daß Verhaltenskontexte nur dann miteinander verglichen wurden, wenn es sich um die Rufe desselben Individuums handelte, da sonst der Unterschied auch auf Unterschieden der untersuchten Individuen basieren könnte. Für den Vergleich wurde der nichtparametrische Vorzeichentest verwendet. Es wurde jeweils bei den Individuen aller Populationen analysiert, ob sich die Werte der Merkmale abhängig vom Verhaltenskontext in die gleiche Richtung veränderten. Die Werte wurden anhand der in Lamprecht (1992) dargestellten Formeln berechnet.

#### 2.3.2.4. Analyse zur Variabilität der Laute der Individuen und Populationen

**Variabilität der Lautmerkmale innerhalb eines Individuums**

Um einen Anhaltspunkt zu erhalten, wie variabel die Laute eines Individuums sind, d.h. wie stark sie zueinander von Laut zu Laut abweichen, muß jedes Merkmal für sich für jedes einzelne Individuum betrachtet werden. Die Variabilität eines Merkmals in den Lauten eines Individuums ist durch den **Variationskoeffizienten** charakterisiert (Lamprecht, 1992). Dieser ist folgendermaßen definiert:

Variationskoeffizient = (Standardabweichung / Mittelwert) mal 100

Je größer dieser Koeffizient ist, desto mehr weichen die Laute eines Individuums in diesem Merkmal voneinander ab. Die Angabe dieses Variationskoeffizienten diente bereits in mehreren Studien zur Darstellung der Variabilität von Lautstrukturen (vgl. Emlen, 1972; Oates & Trocco, 1983; Gautier & Gautier-Hion, 1988; Nelson, 1989; Marshall et al., 1999; Mitani et al., 1999; Teixidor & Byrne, 1999). Die Darstellung der Variationskoeffizienten

mehrerer Individuen einer Population mit Hilfe von Median, Interquartilabstand und Spannweite kann einen wichtigen Anhaltspunkt geben, ob die verschiedenen Populationen sich in der Variabilität unterscheiden. In dieser Arbeit wurde ein Vergleich der Variationskoeffizienten der verschiedenen Populationen mit Hilfe der Kruskal-Wallis-ANOVA und dem Mann-Whitney-U-Test durchgeführt, um eine Information über mögliche Unterschiede zu erhalten.

**Variabilität der Lautmerkmale zwischen verschiedenen Individuen einer Population**

Neben der Information, wie stark die Laute innerhalb eines Individuums voneinander abweichen, ist auch die Information wichtig, wie stark die Laute von Individuum zu Individuum innerhalb einer Population abweichen. Der **Levene-Test** gibt Auskunft darüber, ob die Variabilität in einer Gruppe größer ist als in einer anderen Gruppe. Dieser Test vergleicht, ob Lautmerkmale der Individuen einer Population stärker voneinander abweichen als Lautmerkmale der Individuen einer anderen Population. Ein nicht-signifikantes Ergebnis besagt, daß die Lautmerkmale der Individuen der verschiedenen Populationen gleich stark bzw. schwach von einem Mittelwert abweichen (Varianzhomogenität). Der Levene-Test hat wie der Bartlett-Test die Forderung auf normalverteilte Daten, doch er ist robuster als der Bartlett-Test bei Verletzung der Forderung und wurde daher in dieser Arbeit verwendet (StatSoft, 1996).

# 3. Ergebnisse

## 3.1. Morphometrische Charakterisierung der untersuchten Individuen

Die Artbestimmung auf Grund von morphometrischer Charakterisierung der Individuen lag für die von mir untersuchten Gebiete bereits vor (Ampijoroa: Zimmermann et al., 1998; Kirindy: Schmid & Kappeler, 1994). In Anlehnung an diese Arbeiten erfolgte von mir die Bestimmung der Art gleich vor Ort. Eine Studie zum morphometrischen Vergleich der *M. murinus* Populationen in beiden Untersuchungsgebieten wurde bis jetzt noch nicht durchgeführt. In diesem Kapitel werden die Individuen, von denen Laute dargestellt wurden, morphometrisch charakterisiert. Neben den in der Tabelle 11 enthaltenen morphometrischen Daten können folgende Charakteristika der einzelnen Arten genannt werden:

**Fellfarbe:**
*M. murinus* zeigte unabhängig vom Untersuchungsgebiet eine graue Fellfärbung, mit zum Teil rötlichen Färbungen über den Augen. *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* zeigten eine rote Fellfärbung an Kopf und Rückenpartie.

**Fetteinlagerung:**
Während der Trockenzeit konnte in beiden Gebieten bei *M. murinus* Fetteinlagerungen im Schwanzbereich festgestellt werden. Weder bei *M. ravelobensis* noch bei *M. myoxinus* wurde von mir eine Fetteinlagerung registriert.

In Tabelle 11 sind die morphometrischen Daten für die einzelnen Populationen bzw. Arten aufgelistet. Von den morphometrischen Daten sind vor allem die **Rumpflängen- und Gewichtsunterschiede** bedeutsam, da diese Merkmale zur Überprüfung des Gewichts- / Körpergrößen-Modells benötigt wurden. Da zwischen den Geschlechtern einer Population nur in zwei Fällen signifikante Unterschiede auftraten, wurden die Geschlechter für die weiteren Analysen zusammengefaßt (siehe Anhang 1, Tab. 46).

Eine Kruskal-Wallis-ANOVA ergab für alle 10 untersuchten Merkmalen ein höchst-signifikantes Ergebnis (Kruskal-Wallis-ANOVA; $N=162$; $H>22,3$; $FG=3$; $p<0,001$; siehe Anhang 1, Tab. 46). Daher wurde mit allen morphometrischen Merkmalen eine Post-hoc-Analyse durchgeführt. Der paarweise Vergleich (Tukey HSD-Test) gibt nähere Auskunft darüber, in welchen Merkmalen sich welche Populationen unterschieden (Tab. 12).

Die vorliegenden morphometrischen Ergebnisse bestätigten die bereits in der Literatur beschriebenen Unterschiede zwischen den verschiedenen Arten. Die drei untersuchten Arten unterschieden sich in mindestens 5 Merkmalen signifikant, wobei je nach untersuchter Paarkombination andere Merkmalskombinationen unterschiedlich ausgeprägt waren. Beim paarweisen Vergleich unterschieden sich Kopflänge, Unterschenkellänge und Hinterfußlänge bei allen Arten signifikant. Sowohl zu Beginn als auch am Ende der Trockenzeit hatte ***M. myoxinus*** in allen aufgenommenen Merkmalen die kleinsten Werte und unterschied sich signifikant von den Individuen der anderen Arten. Männchen und Weibchen waren stets signifikant leichter als die Individuen der anderen Arten. Es konnten keine signifikanten Unterschiede im Gewicht und in der Rumpflänge zwischen ***M. ravelobensis*** und *M. murinus* von Ampijoroa gefunden werden. Die Rumpflänge von *M. murinus* von Kirindy war nur auf signifikantem Niveau größer als die von *M. ravelobensis*. ***M. murinus*** von Kirindy besaßen eine längere Rumpflänge als *M. murinus* von Ampijoroa, sie waren insgesamt tendenziell größer.

Tab. 11: Morphometrische Charakterisierung von 3 Mausmakiarten in 2 Gebieten.

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n = 37) | *M. ravelobensis* (n = 66) | *M. murinus* (n = 45) | *M. myoxinus* (n = 16) |
| Kopflänge (mm) | 34 ± 1,9<br>34 (28-38) | 36 ± 1,3<br>36 (33-40) | 35 ± 1,5<br>35 (33-37) | 31 ± 0,9<br>31 (29-33) |
| Kopfbreite (mm) | 21 ± 1,0<br>21 (19-23) | 22 ± 1,5<br>22 (19-26) | 22 ± 1,2<br>22 (20-24) | 19 ± 1,2<br>19 (17-21) |
| Ohrlänge (mm) | 25 ± 1,5<br>25 (21-27) | 24 ± 1,6<br>24 (18-27) | 24 ± 1,4<br>25 (22-27) | 18 ± 0,7<br>19 (16-20) |
| Ohrbreite (mm) | 16 ± 1,5<br>16 (14-18) | 15 ± 1,0<br>15 (13-18) | 17 ± 0,9<br>17 (15-18) | 13 ± 0,7<br>13 (11-14) |
| Schnauzenlänge (mm) | 9 ± 0,6<br>9 (8-10) | 10 ± 0,7<br>10 (8-12) | 10 ± 1,0<br>10 (9-12) | 8 ± 0,7<br>9 (7-9) |
| Unterschenkellänge (mm) | 39 ± 2,0<br>39 (29-41) | 42 ± 1,8<br>42 (38-45) | 40 ± 1,5<br>41 (37-44) | 35 ± 2,3<br>36 (30-38) |
| Hinterfußlänge (mm) | 31 ± 1,2<br>31 (29-33) | 34 ± 1,4<br>35 (31-37) | 32 ± 1,3<br>32 (29-34) | 29 ± 1,0<br>29 (16-31) |
| Schwanzlänge (mm) | 126 ± 5,8<br>127 (120-145) | 152 ± 6,2<br>152 (140-170) | 130 ± 6,5<br>130 (120-140) | 120 ± 6,9<br>120 (110-135) |
| Rumpflänge (mm) | 76,7 ± 49<br>80,0 (650-850) | 80,4 ± 52<br>80,0 (700-950) | 84,7 ± 71<br>85,0 (750-1000) | 64,4 ± 54<br>65,0 (500-700) |
| Gewicht: Beginn Trockenzeit[1] (g) | 54 ± 7,6<br>54 (44-75) | 61 ± 10,0<br>61 (43-81) | 65 ± 16,7<br>59 (40-112) | 32 ± 5,4<br>31 (22-43) |
| Gewicht: Ende Trockenzeit[1] (g) | 57 ± 6,4<br>58 (44-66) | 58 ± 7,6<br>58 (41-70) | 60 ± 8,3<br>58 (47-82) | 33 ± 2,6<br>34 (28-36) |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max);
[1]: Stichprobengröße abweichend (siehe Anhang 1, Tab. 46);
Beginn Trockenzeit: April bis Juli; Ende Trockenzeit: August bis Dezember

Tab. 12: Populationsspezifische Unterschiede in morphometrischen Merkmalen

| | *M. mur.* A. - *M. rav.* A. | *M. mur.* K. - *M. myo.* K. | *M. mur.* A. - *M. mur.* K. | *M. rav.* A. - *M. myo.* K. | *M. mur.* A. - *M. myo.* K. | *M. rav.* A. - *M. mur.* K. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Kopflänge | *** | *** | n.s. | *** | *** | * |
| Kopfbreite | ** | *** | n.s. | *** | *** | n.s. |
| Ohrlänge | n.s. | *** | n.s. | *** | *** | n.s. |
| Ohrbreite | n.s. | *** | n.s. | *** | *** | *** |
| Schnauzenl. | *** | ** | *** | *** | n.s. | n.s. |
| Unterschl. | *** | *** | * | *** | *** | ** |
| Hinterfußl. | *** | *** | n.s. | *** | *** | *** |
| Schwanzl. | *** | *** | n.s. | *** | n.s. | *** |
| Rumpfl. | n.s. | *** | ** | *** | *** | * |
| Gewicht: BT | n.s. | ** | n.s. | ** | ** | n.s. |
| ET | n.s. | ** | n.s. | ** | ** | n.s. |

Tukey HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
n.s. $p>0,05$; *$0,01< p<0,05$; ** $0,001<p<0,01$; ***$p<0,001$;
BT: Beginn Trockenzeit (April bis Juli); ET: Ende Trockenzeit (August bis Dezember);

Mit einer Diskriminanzanalyse wurde überprüft, welcher Anteil der Populationen korrekt klassifiziert werden kann. Da der Korrelationskoeffizient keine hohen Korrelationen zwischen den morphometrischen Daten aufzeigte (Spearman-Rang-Korrelation: $r_s<0,76$), wurden alle Merkmale in die Analyse integriert. Die Diskriminanzanalyse wählte sechs der 10 Merkmale für eine Klassifizierung der verschiedenen Populationen aus (Tabelle 13). Die Merkmale „Schwanzlänge", „Ohrlänge" und „Rumpflänge" wurden als die ersten drei Merkmale in die Analyse aufgenommen, doch auch „Schnauzenlänge", „Fußlänge" und „Ohrbreite" dienten der Klassifizierung der einzelnen Populationen. Die korrekte Klassifikation betrug 93%. Das Ergebnis der Kreuzvalidierung betrug 94% und 86% korrekte Zuordnung, so daß von einer zuverlässigen Diskriminanzfunktion mit einer guten Klassifikationsgüte auszugehen ist. „Schwanzlänge" und „Ohrlänge" dienten bei allen Analysen als wichtigste Diskriminierungsmerkmale.

Die Klassifikation zeigte, daß hauptsächlich Individuen der beiden *M. murinus* Populationen der Population des anderen Gebietes zugeordnet wurden. Zwei von insgesamt 82 *M. murinus* wurden *M. ravelobensis* zugewiesen. Diese falschen Zuordnungen von *M. murinus* zu *M. ravelobensis* basierten auf morphometrischen Vermessungen. Aufgrund ihrer Fellfärbung (die nicht in die Analysen eingegangen war) waren die von mir in dieser Arbeit dargestellten Individuen stets eindeutig einer Art zuzuordnen. Die Individuen der beiden roten Arten wurden zu sehr hohem Prozentsatz (98% und 100%) der eigenen Art zugeordnet.

Tab. 13: Populationsspezifische Klassifizierung der Individuen durch morphometrische Merkmale

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % korrekt | *M. murinus* Ampijoroa | *M. ravelobensis* Ampijoroa | *M. murinus* Kirindy | *M. myoxinus* Kirindy |
|---|---|---|---|---|---|
| *M. mur.* Amp. | 89 | **33** | 1 | 3 | 0 |
| *M. rav.* Amp. | 98 | 0 | **65** | 1 | 0 |
| *M. mur.* Kir. | 84 | 6 | 1 | **38** | 0 |
| *M. myo.* Kir. | 100 | 0 | 0 | 0 | **16** |
| Gesamt | **93** | 39 | 67 | 42 | 16 |

Populationsspezifische Klassifikation der Individuen durch die Merkmale „Schwanzlänge" (Wilk's $\Lambda=0,198$; $F_{3,157}=211,28$; $p<0,001$), „Ohrlänge" (Wilk's $\Lambda=0,082$; $F_{6,312}=129,53$; $p<0,001$), „Rumpflänge" (Wilk's $\Lambda=0,055$; $F_{9,377}=96,01$; $p<0,001$), „Schnauzenlänge" (Wilk's $\Lambda=0,044$; $F_{12,407}=76,34$; $p<0,001$), „Fußlänge" (Wilk's $\Lambda=0,037$; $F_{15,422}=64,84$; $p<0,001$) und „Ohrbreite" (Wilk's $\Lambda=0,032$; $F_{18,430}=56,36$; $p<0,001$). *M. mur.: M. murinus; M.rav.: M. ravelobensis; M. myo.: M. myoxinus*

Auch die hierarchische Darstellung der morphometrischen Variabilität in einem Dendrogramm mit den sechs Merkmalen, die bei der Diskriminanzanalyse der Klassifikation dienten, bestätigten die Befunde der Diskriminanzanalyse (Abb. 20). Der erste Cluster bestand vollständig aus *M. myoxinus* Individuen. Bei einer quadrierten euklidischen Distanz von 11 trennte sich ein zweiter Cluster ab, welcher von *M. ravelobensis* gebildet wurde. In diesem fanden sich auch zwei *M. murinus* Individuen. Die restlichen Cluster wurde von *M. murinus* aus beiden Gebieten gebildet, wobei die beiden Populationen keine deutliche Trennung aufwiesen.

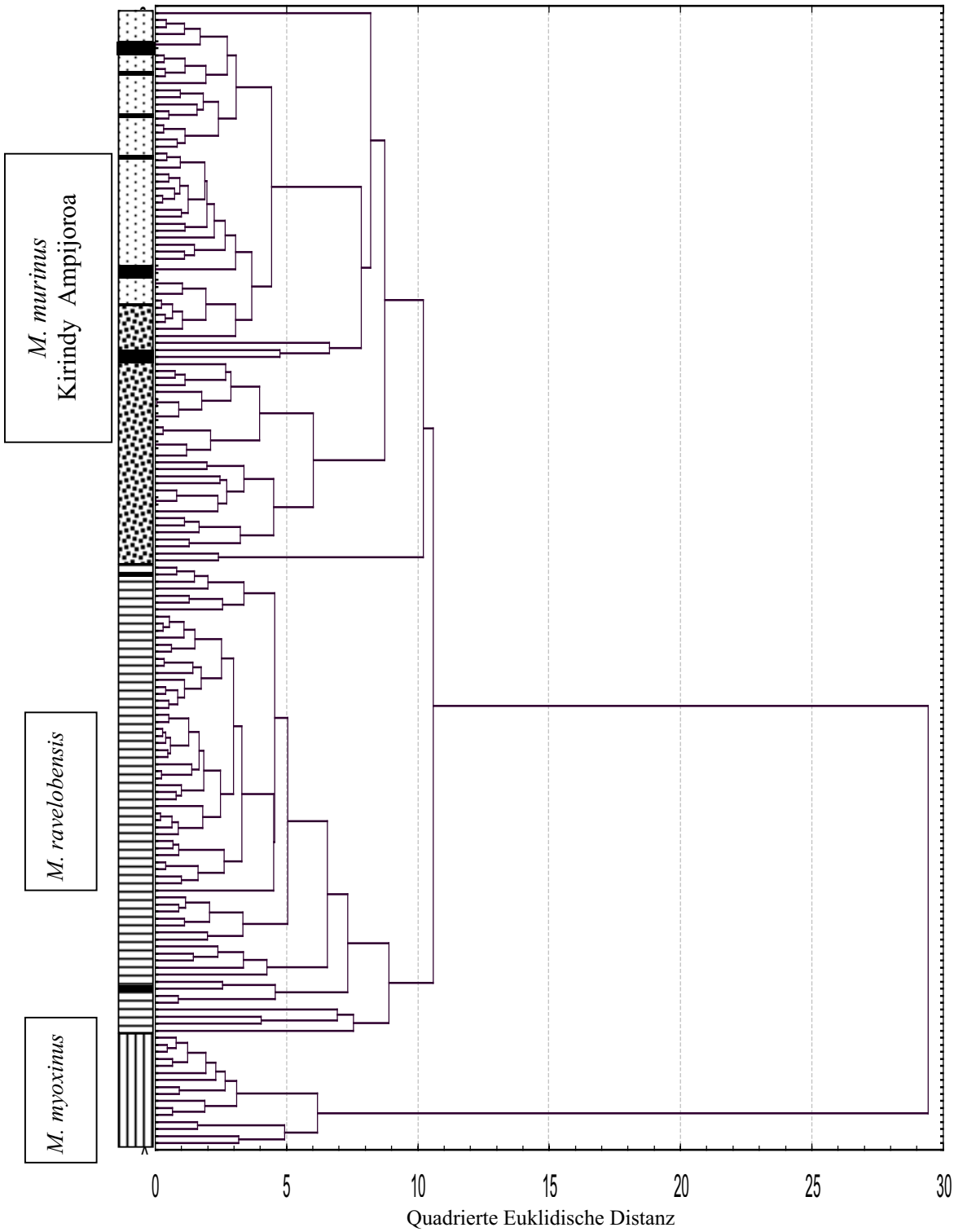


Abb.20: Hierarchische Darstellung der morphometrischen Ähnlichkeiten: Dendrogramm für 16 *M.myoxinus*, 66 *M.ravelobensis*, 45 *M.murinus* aus Kirindy und 37 *M.murinus* aus Ampijoroa. Jede Linie am unteren Ende repräsentiert ein Individuum. Das Dendrogramm ist das Ergebnis einer Unweighted-Pair-Group-Average-Clusteranalyse mit den Merkmalen „Schwanzlänge“, „Ohrlänge“, „Rumpflänge“, „Schnauzenlänge“, „Fußlänge“ und „Ohrbreite“.
Schwarze Balken: Im Cluster von *M. ravelobensis* sind zwei *M. murinus* vorhanden, in den Clustern von *M. murinus* der beiden Gebieten sind jeweils *M. murinus* aus dem anderen Gebiet zu finden.

Zusammenfassend läßt sich zu der morphometrischen Charakterisierung der untersuchten Individuen sagen, daß *M. myoxinus* Individuen sich durch ihre geringe Größe deutlich von den Individuen der anderen beiden Arten abgrenzten. *M. ravelobensis* Individuen zeigten neben ihrer Rotfärbung noch deutliche körperliche Charakteristika, mit denen sie sich von der Art *M. murinus* abgrenzten. Die beiden *M. murinus* Populationen der Gebiete Ampijoroa und Kirindy ließen sich anhand morphometrischer Charakteristika trennen, doch unterschieden sie sich nicht so deutlich, wie dies zwischen den Arten der Fall war.

Anhand dieser Daten konnten die von mir untersuchten Individuen von *M. myoxinus*, *M. ravelobensis* und *M. murinus* als verschiedene Arten angesehen werden. Bei *M. murinus* Individuen der beiden Gebieten war dagegen davon auszugehen, daß sie an Hand der morphometrischen Merkmale höchstens Unterart-Status haben könnten.

## 3.2. Lautrepertoire der vier Populationen von drei Arten

In diesem Kapitel wird das Auftreten der verschiedenen Lautformen bei den verschiedenen Populationen auf Unterschiede hin analysiert. In den folgenden Kapiteln wird auf die Struktur der einzelnen Lautformen näher eingegangen.

### 3.2.1. Charakterisierung des Auftretens der Lautformen

Generell fanden sich große Übereinstimmungen der vorhandenen Lautformen bei den drei untersuchten Arten in den zwei Untersuchungsgebieten. Der in der Literatur beschriebene Triller konnte jedoch nur von *M. murinus* aufgezeichnet werden. Abgesehen von Grunz-Lauten, die rauschhafte Laute darstellen, sind alle anderen Lautformen von *Microcebus* harmonisch. Dabei traten konstantfrequente Laute (Pfiffe) ebenso auf wie frequenzmodulierte Laute (Zips, Tsäk-Laute, breitbandige Zips). Die komplex aufgebauten Triller und die KFM-Laute bestehen aus einer Kombination von konstantfrequenten und frequenzmodulierten Abschnitten.

Im Folgenden wurde auf das Auftreten der einzelnen Lautformen abhängig von der Population und dem Geschlecht näher eingegangen, um mögliche Unterschiede zwischen den Populationen zu analysieren. Da jedes Individuum von *M. murinus* und *M. ravelobensis* in etwa vergleichbaren Verhältnissen mit anderen Individuen verschiedenen Geschlechts und verschiedener Art beobachtet wurde und viele verschiedene Individuen in die Analyse eingehen konnten (*M. murinus* Ampijoroa: Männchen: n=26; Weibchen: n=21; *M. ravelobensis*: Männchen: n=46; Weibchen: n=36; *M. murinus* Kirindy: Männchen: n=27; Weibchen: n=23), wurde eine Berechnung des Auftretens der verschiedenen Lautformen durchgeführt (vgl. Methoden 2.3.1.1.). Bei *M. myoxinus* wurden dagegen nicht genug Individuen gefangen (*M. myoxinus*: Männchen: n=5; Weibchen: n=12), so daß die gefangenen Individuen länger und mit einer größeren Anzahl verschiedener anderer Individuen beobachtet wurden. Daher sollte das prozentuale Auftreten der verschiedenen Lautformen bei *M. myoxinus* tendenziell höher liegen, da die einzelnen Individuen mehr „Gelegenheit“ hatten, die Laute abzugeben, während sie beobachtet wurden. Auf *M. myoxinus* wurde bei den statistischen Analysen nicht weiter eingegangen.

Beim Triller bezieht sich die Prozentzahl auf die Anzahl beobachteter Individuen während der Paarungszeit (Tab. 9). In Abbildung 21 ist dargestellt, wieviel Prozent der beobachteten Individuen pro Population und Geschlecht die entsprechenden Laute in ihrem Repertoire verwendeten, in Anhang 2 (Tab. 47) sind die Werte zusammengestellt.

#### Vergleich der Geschlechter innerhalb einer Population

**Tsäk-Laute** wurden bei allen Populationen häufiger von Männchen abgegeben als von Weibchen (ca. 73% der Männchen und 63% der Weibchen). Diese Unterscheidung war jedoch bei allen Populationen nicht signifikant ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$<3,3; n.s.).

Bei den **pfiffartigen Lauten** waren es ebenfalls Männchen, bei denen diese Lautform in allen Populationen häufiger auftrat (ca. 53% der Männchen und 35% der Weibchen). Diese Unterscheidung war bei den *M. murinus* Populationen signifikant ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=4,75; p<0,05), aber nicht bei *M. ravelobensis* ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=2,2; n.s.).

**Grunz-Laute** wurden dagegen bei allen Populationen mehr von Weibchen eingesetzt (ca. 18% der Männchen; 37% der Weibchen). Dieser Unterschied war bei *M. murinus* signifikant ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>5,3; p<0,05), bei *M. ravelobensis* nicht signifikant ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=1,1; n.s.).

**Triller** konnten bei beiden *M. murinus* Populationen nur von Männchen sicher mit größerer Häufigkeit aufgezeichnet werden. Das Auftreten von Trillern war bei *M. murinus* Weibchen sehr selten.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß bei beiden *M. murinus* Populationen pfiffartige Laute signifikant mehr bei Männchen auftraten, Grunzer dagegen mehr bei Weibchen. Bei *M. ravelobensis* fand sich kein signifikanter geschlechtsspezifischer Unterschied im Auftreten der Laute, doch es waren die gleichen Tendenzen vorhanden wie bei *M. murinus.* Auch bei *M. myoxinus* zeigten sich diese Tendenzen für die Tsäk-Laute und Grunz-Laute.

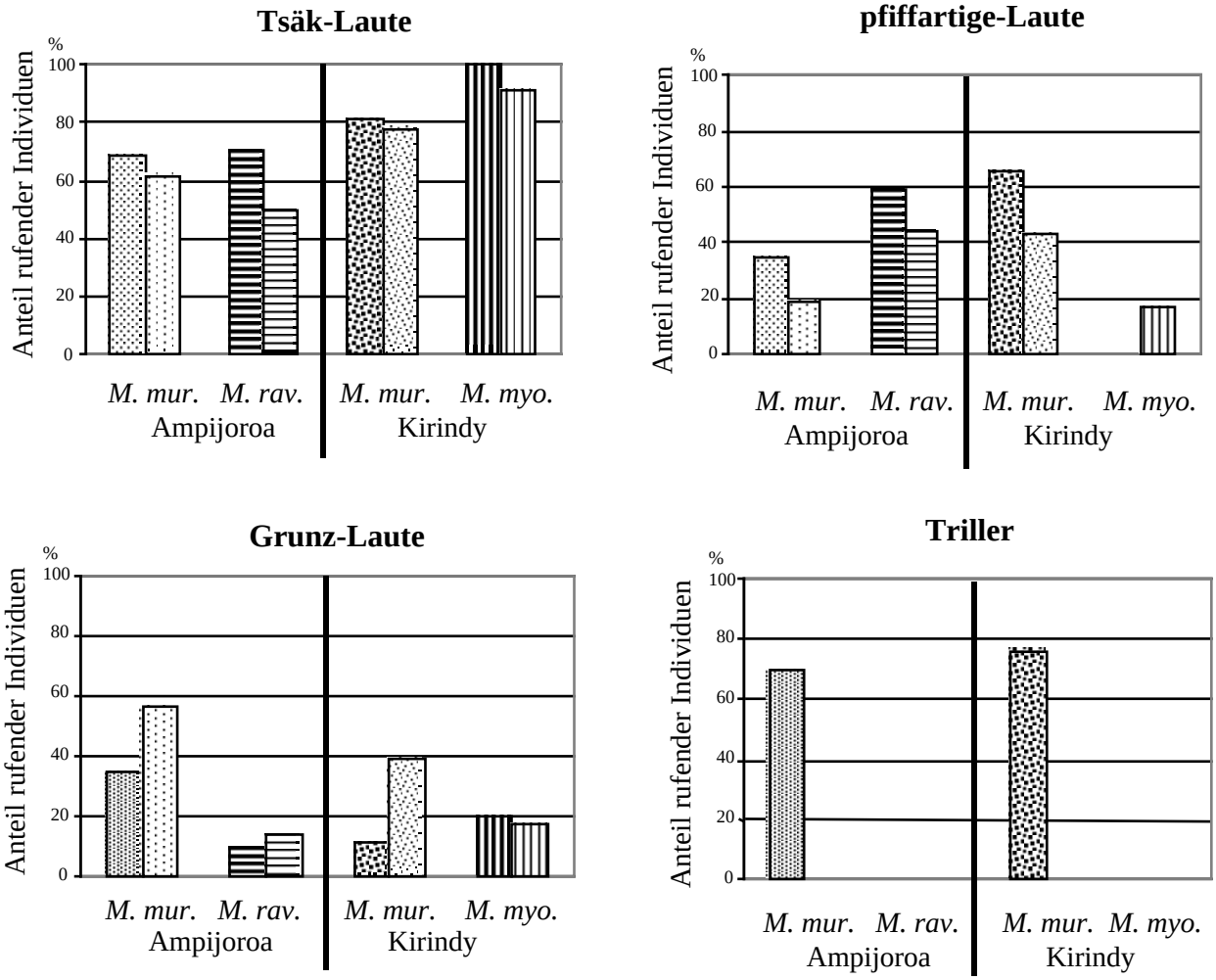


Abb. 21: Anteil rufender Individuen an der Gesamtzahl beobachteter Individuen.
Männchen sind jeweils links dargestellt, Weibchen rechts.
*M. mur.*: *M. murinus*; *M. rav.*: *M. ravelobensis*; *M. myo.*: *M. myoxinus*
Stichprobengröße: *M. murinus* Ampijoroa: ♂: n=26; ♀: n=21; *M. ravelobensis*: ♂: n=46; ♀: n=36;
*M. murinus* Kirindy: ♂: n=27; ♀: n=23; *M. myoxinus*: ♂: n= 5; ♀: n=12;

**Vergleich der Populationen**

**Tsäk-Laute** wurden in Kirindy von einem größeren Anteil der Individuen abgegeben als in Ampijoroa (über 50% der untersuchten Individuen gaben Tsäk-Laute ab), insgesamt war diese Lautform eine der am häufigsten aufgenommenen. Für die Männchen konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen nachgewiesen werden ($\chi^2$-Test; FG=2; $\chi^2$=1,2; n.s.). Bei den Weibchen fand sich ein Unterschied ($\chi^2$-Test; FG=2; $\chi^2$=6,2; p<0,05), er bestand zwischen *M. murinus* von Kirindy und *M. ravelobensis* ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=6,1; p<0,05). In Kirindy gaben mehr Weibchen diese Lautform ab.

**Pfiffartige Laute** wurden am häufigsten von *M. murinus* Individuen von Kirindy und von *M. ravelobensis* abgegeben (27% der *M. murinus* von Ampijoroa, 51% der *M. ravelobensis*, 54% der *M. murinus* von Kirindy). Das Auftreten dieser Lautform bei den verschiedenen Populationen unterschied sich hochsignifikant bei beiden Geschlechtern ($\chi^2$-Test; FG=2; $\chi^2$>9,9; p<0,01). Die *M. murinus* Populationen untereinander als auch *M. murinus* von Ampijoroa und *M. ravelobensis* unterschieden sich in beiden Geschlechtern mindestens auf signifikantem Niveau ($\chi^2$-Test; FG=1; Ampijoroa: ♀: $\chi^2$=6,1; p<0,05; ♂: $\chi^2$=9,9; p<0,01; *M. murinus* Populationen: $\chi^2$>9,3; p<0,01). Es fand sich dagegen kein signifikanter Unterschied zwischen *M. murinus* von Kirindy und *M. ravelobensis* ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$<0,4; n.s.).

**Grunzer** wurden von weniger Individuen bei *M. ravelobensis* aufgezeichnet als bei den Individuen der *M. murinus* Populationen (46% der *M. murinus* von Ampijoroa, 11% der *M. ravelobensis*; 25% der *M. murinus* von Kirindy). Dieser Unterschied zwischen den Populationen war bei beiden Geschlechtern höchstsignifikant ($\chi^2$-Test; FG=2; $\chi^2$>22,6; p<0,001). Paarweise Vergleiche zeigten, daß sich die Weibchen von *M. murinus* der beiden Gebiete nicht signifikant unterschieden ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=3,3; n.s.). Die Weibchen von *M. ravelobensis* dagegen unterschieden sich von beiden *M. murinus* Populationen ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>11,8; p<0,001). Bei den Männchen traten höchstsignifikant mehr Grunzer bei *M. murinus* von Ampijoroa im Vergleich zu *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy auf ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>12,5; p<0,001).

Bei den **Trillern** konnten keine Unterschiede bei *M. murinus* der beiden Gebiete bei Berücksichtigung der zur Paarungszeit vorhandenen Individuen gefunden werden ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>0,1; n.s.). Bei *M. ravelobensis* war auffallend, daß trotz der Beobachtung von fünf Weibchen mit 20 Männchen nur von einem Individuum trillerartige Laute abgegeben wurden. Da keine Kopulationen bei *M. ravelobensis* im Gegensatz zu *M. murinus* beobachtet wurden, sind keine endgültigen Aussagen zur Abgaben von Trillern möglich. Zu *M. myoxinus* lassen sich auf Grund der kleinen Stichprobengröße zur Paarungszeit keine Aussagen machen.

Der Vergleich zwischen den Populationen zeigte, daß sich diese am wenigsten im Auftreten der Tsäk-Laute unterschieden, etwas mehr im Auftreten der pfiffartigen Laute und wesentlich im Auftreten der Grunz-Laute. Dabei wurden insbesondere von *M. ravelobensis* (und auch *M. myoxinus*) Weibchen weniger Grunz-Laute im Repertoire verwendet als von *M. murinus* Weibchen. Zu den Trillern konnten keine endgültigen Aussagen getroffen werden.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß alle Populationen generell die Lautformen geschlechtspezifisch vergleichbar einsetzten, bei den roten Formen der Westküste jedoch der rauschhafte Grunz-Laut im Vergleich zu *M. murinus* seltener auftrat.

**Übergänge zwischen Tsäk-Lauten und anderen Lautformen**

Übergänge wurden bei allen Populationen gefunden. In Abbildung 22 sind repräsentative Übergänge zwischen Tsäks und pfiffartigen Lauten, zwischen Tsäks und Grunz-Lauten und zwischen Trillern und Tsäks in Sonagrammen dargestellt.

In Tabelle 14 wurde auf das Auftreten dieser Übergänge bei den einzelnen Populationen eingegangen, in Anhang 2 (Tab. 48) findet sich eine detaillierte Aufstellung mit Trennung der Geschlechter. Da nur Übergänge von Tsäk-Lauten zu anderen Lautformen gefunden wurden, beziehen sich die Prozentzahlen auf die Anzahl der Individuen, von denen Tsäk-Laute erhalten wurden. Der Prozentsatz des Auftretens der Übergänge im Verhältnis zu allen beobachteten Individuen war entsprechend geringer.

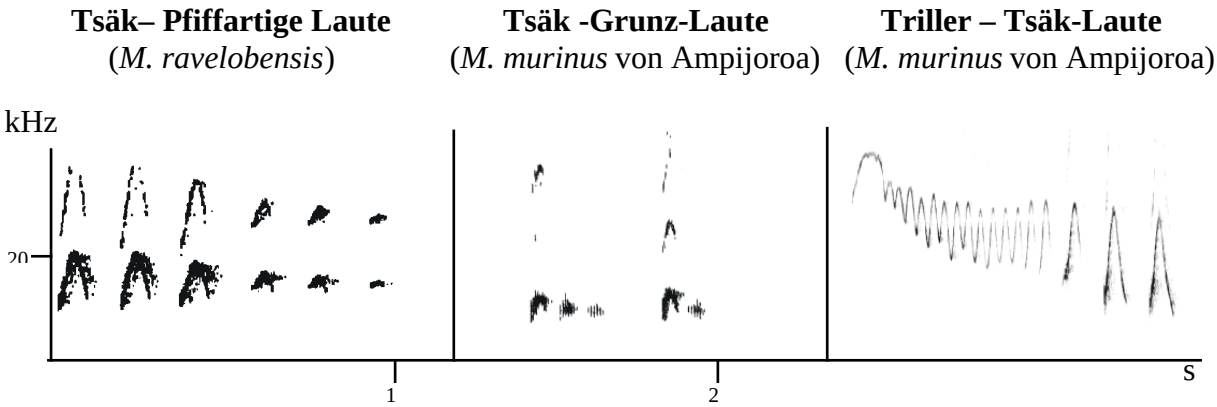


Abb. 22: Repräsentative Sonagramme von Übergängen von Tsäk-Lauten zu anderen Lautformen

Tab. 14: Prozentuales Auftreten der Übergänge bei den verschiedenen Populationen

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n = 31) | *M. ravelobensis* (n = 50) | *M. murinus* (n = 40) | *M. myoxinus* (n = 16) |
| Tsäk - Pfiff-Laute | 6 | 30 | 5 | 6 |
| Tsäk - Grunz-Laute | 55 | 0 | 38 | 0 |
| Triller - Tsäk-Laute | 28 | - | 23 | - |

Der Unterschied des Auftretens der Übergänge zwischen Tsäks und pfiffartigen Lauten und Tsäks und Grunz-Lauten war zwischen den verschiedenen Populationen höchstsignifikant ($\chi^2$-Test; FG=3; $\chi^2$=97,0; p<0,001).

Beide *M. murinus* Populationen besaßen Übergänge zwischen **Tsäk-Lauten und Grunz-Lauten**, dagegen trat dieser Übergang weder bei *M. ravelobensis* Individuen noch bei *M. myoxinus* Individuen auf. Dieser Unterschied war höchstsignifikant ($\chi^2$-Test; $\chi^2$=99,0; FG=3; p<0,001). Bei *M. ravelobensis* besaßen 30% der Individuen, die Tsäk-Laute abgaben, Übergänge zwischen **Tsäk-Lauten und pfiffartigen Lauten**. Bei den anderen beiden Arten wurde dagegen dieser Übergang nur bei 6% der untersuchten Individuen aufgezeichnet. Auch dieser Unterschied war höchstsignifikant ($\chi^2$-Test; $\chi^2$=37,8; FG=3; p<0,001). Zum Unterschied des Auftretens von Übergängen zwischen **Trillern und Tsäk-Lauten** läßt sich keine Aussage machen, da weder von *M. ravelobensis* noch von *M. myoxinus* Triller aufgezeichnet werden konnten.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die untersuchten Arten *M. murinus, M. ravelobensis* und *M. myoxinus* sich im Auftreten von Übergängen zwischen Tsäk-Lauten mit anderen Lautformen signifikant unterschieden. Dabei fanden sich bei *M. murinus* insbesondere Übergänge zu Grunz-Lauten, bei *M. ravelobensis* insbesondere Übergänge zu pfiffartigen Lauten.

### 3.2.2. Untersuchung des Verhaltenskontextes

Eine detaillierte tabellarische Zusammenstellung über die abgegebenen Lautformen in Bezug zum lautbegleitenden Verhalten ist für jedes Individuum im Anhang 2 (Tab. 49) zu finden. Abbildung 23 bis 25 verdeutlichen das Auftreten der einzelnen Lautformen in verschiedenen Verhaltenskontexten bei den verschiedenen Populationen. Jedes Individuum ging pro Verhaltenskontext mit jeweils einem Wert ein, wenn dieses Individuum diese Lautform in diesem Verhaltenskontext verwendet hatte (vgl. Methoden 2.3.1.2.). Hier zeigte sich, daß bei einigen Individuen bestimmte Lautformen in verschiedenen Verhaltenskontexten auftraten, bei andere Individuen dagegen nur in einem bestimmten Verhaltenskontext. Die hier dargestellte Analyse gibt Informationen darüber, welche Lautformen in welchen Verhaltenskontexten überwiegend Verwendung fanden.

**„Triller“** wurden nur von *M. murinus* und nur während des Paarungskontextes abgegeben, daher wurden sie in dieser Analyse nicht berücksichtigt.

#### 3.2.2.1. Tsäk-Laute

In Abbildung 23 ist die prozentuale Verteilung der Tsäk-Laute auf die entsprechenden Verhaltenskontexte aufgetragen. Die Prozentzahlen beziehen sich auf die Summe der Verhaltenskontexte, in denen die entsprechende Lautform auftrat, in Klammer ist die Anzahl der verschiedenen Individuen angegeben (siehe Methoden 2.3.1.2.):

| | | |
|---|---|---|
| Ampijoroa: | *M. murinus*: | Männchen: 40 (18); Weibchen: 23 (13); |
| | *M. ravelobensis*: | Männchen: 34 (32); Weibchen: 23 (18); |
| Kirindy: | *M. murinus*: | Männchen: 39 (22); Weibchen: 37 (18); |
| | *M. myoxinus*: | Männchen: 8 ( 5); Weibchen: 23 (11); |

**Allgemeine Aussagen**

Tsäk-Laute wurden von allen Populationen ausschließlich in agonistischen Verhaltenskontexten abgegeben, d.h. bei der Verteidigung, beim Angriff und bei der Verteidigung des Schlafplatzes gegen ein sich näherndes anderes Individuum. Bei *M. murinus* fanden sich Tsäk-Laute auch im Paarungskontext, d.h. bei Kopulationsversuchen oder Kopulationen von Männchen und sie traten bei beiden Geschlechtern auf. Bei *M. murinus* Individuen benutzten 65% Tsäk-Laute meist in mehreren Kontexten, bei *M. ravelobensis* waren es dagegen nur 24%, bei *M. myoxinus* 31%.

**Vergleich der Geschlechter innerhalb einer Population**

Bei allen Populationen verwendeten **Männchen** ihre Tsäk-Laute mehr zur Verteidigung als Weibchen ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>5,6; p<0,05). Dagegen traten sie bei allen Populationen bei **Weibchen** mehr im Angriff und bei der Verteidigung ihres Schlafplatzes auf als bei Männchen. Beim Angriff war dieser Unterschied bei allen Populationen außer der *M. murinus* Population von Kirindy signifikant ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>5,6; p<0,05). Bei der Verteidigung des Schlafplatzes fand sich dieser Geschlechtsunterschied signifikant bei beiden *M. murinus* Populationen ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>10,0; p<0,01), aber nicht bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$<1,2; n.s.).

**Vergleich der Populationen**

Tsäk-Laute im Paarungskontext wurden nur bei *M. murinus* aufgezeichnet, doch auch nur bei dieser Art wurden Kopulationen beobachtet. Während bei beiden *M. murinus* Populationen Tsäk-Laute etwa im gleichen Verhältnis zum Angriff und zur Verteidigung verwendet wurden (*M. murinus* von Ampijoroa: Angriff: 39,5%; Verteidigung: 28%; *M. murinus* von Kirindy: Angriff: 18,5; Verteidigung: 21), traten sie bei beiden roten Arten mehr bei der Verteidigung als beim Angriff auf (*M. ravelobensis*: Angriff: 25%; Verteidigung: 71,5; *M. myoxinus:* Angriff: 23,5%; Verteidigung: 51%). Höchstsignifikante Unterschiede zwischen den Populationen fanden sich sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen ($\chi^2$-Test; FG=9; $\chi^2$>141; p<0,001). Eine paarweise Untersuchung ergab, daß zwischen allen untersuchten Gruppen (Ampijoroa, Kirindy, Graue Art, Rote Arten) Unterschiede vorhanden waren ($\chi^2$-Test; FG=3; $\chi^2$>18,6; p<0,001). Bei der genauen Betrachtung des $\chi^2$-Wertes fiel auf, daß dieser Wert bei der Untersuchung innerhalb eines Gebietes wesentlich höhere Werte annahm (Ampijoroa: Männchen: $\chi^2$=45 ; Weibchen: $\chi^2$=59; Kirindy: Männchen: $\chi^2$=57; Weibchen: $\chi^2$=47) als innerhalb der grauen Art und der roten Arten (Graue Art: Männchen: $\chi^2$=19; Weibchen: $\chi^2$=20; Rote Arten: Männchen: $\chi^2$=20; Weibchen:$\chi^2$=21). Dies gibt einen Hinweis darauf, daß die Unterschiede zwischen den Arten in den beiden untersuchten Gebieten wesentlich höher waren als die Unterschiede innerhalb der Art *M. murinus* und der beiden roten Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus.*

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß Tsäk-Laute bei allen untersuchten Arten im agonistischen Kontext abgegeben wurden. Sie traten bei Weibchen mehr im Angriff auf, bei Männchen mehr zur Verteidigung. Während bei *M. murinus* Tsäk-Laute in etwa gleichem Verhältnis bei Angriff und Verteidigung zur Anwendung kamen, wurden sie bei den roten Arten dagegen besonders zur Verteidigung verwendet.

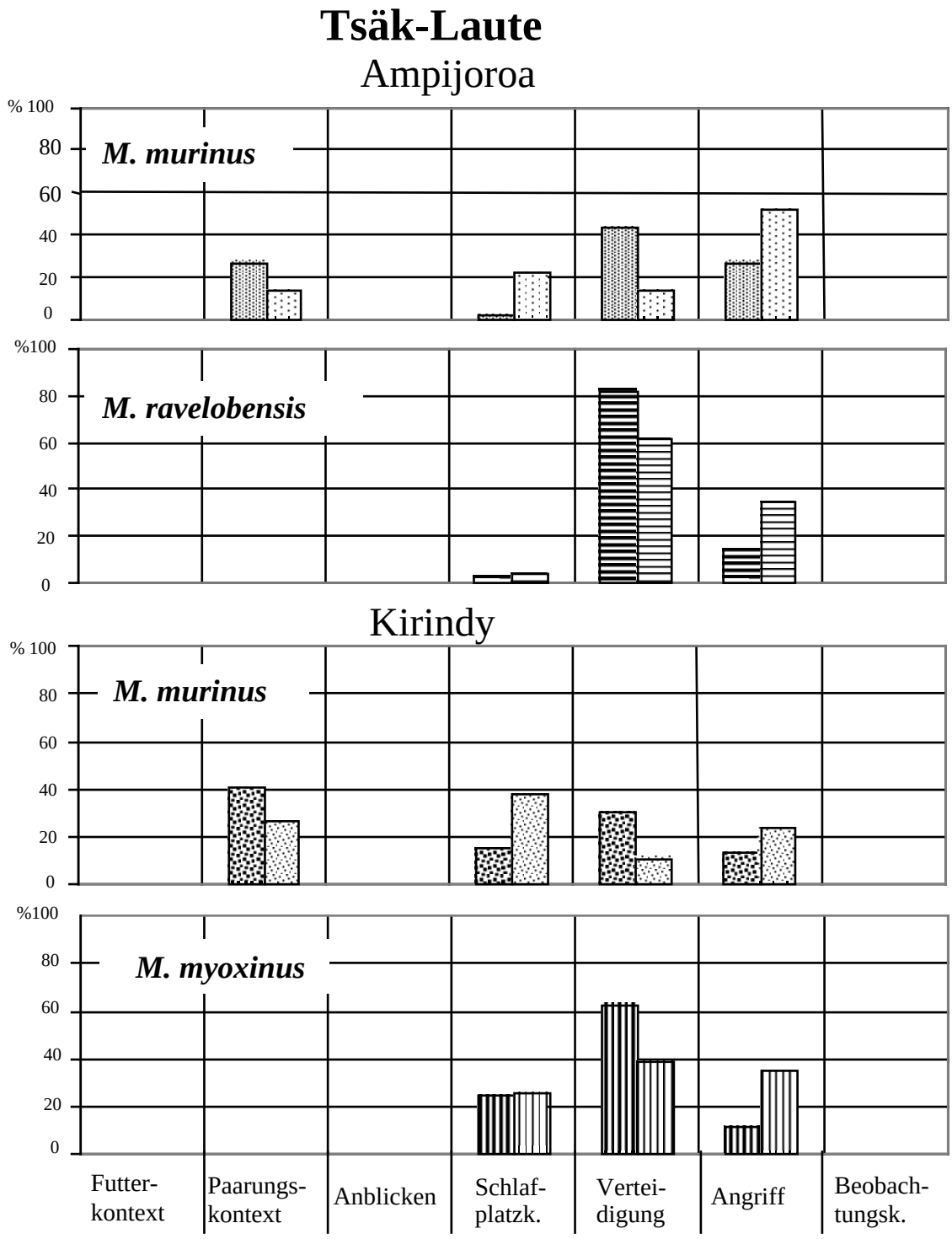


Abb. 23: Auftreten der Tsäk-Laute in verschiedenen Verhaltenskontexten.

Jedes Individuum ging pro Verhaltenskontext nur mit einem Wert in diese Analyse ein. Links sind jeweils die Männchen, rechts jeweils die Weibchen innerhalb eines Kontextes dargestellt.
Stichprobengrößen:
Ampijoroa: *M. murinus*: ♂: 40 (18); ♀: 23 (13); *M. ravelobensis*: ♂: 34 (32); ♀: 23 (18);
Kirindy: *M. murinus*: ♂: 39 (22); ♀: 37 (18); *M. myoxinus*: ♂: 8 ( 5); ♀: 23 (11);

Bei allen Populationen traten Tsäk-Laute im agonistischen Kontext auf (Verteidigung des Schlafplatzes, Verteidigung und Angriff). Da nur bei *M. murinus* Paarungen beobachtet wurden, waren sie auch nur bei diesen feststellbar. Eine Homologisierung der Tsäk-Laute entsprechend dem Kontext ist möglich.

3.2.2.2. Pfiffartige Laute

In Abbildung 24 ist die prozentuale Verteilung der pfiffartigen Laute auf die entsprechenden Verhaltenskontexte aufgetragen. Die Prozentzahlen beziehen sich auf die Summe der Verhaltenskontexte, in denen die entsprechende Lautform auftrat, in Klammer ist die Anzahl der verschiedenen Individuen angegeben (siehe Methoden 2.3.1.2.):

Ampijoroa: *M. murinus*: Männchen: 12 ( 9); Weibchen: 9 ( 4);
*M. ravelobensis*: Männchen: 45 (27); Weibchen: 31 (16);
Kirindy: *M. murinus*: Männchen: 29 (18); Weibchen: 18 (10);
*M. myoxinus*: Männchen: 0 ; Weibchen: 6 ( 2);

Zu *M. murinus* Weibchen von Ampijoroa und *M. myoxinus* ließen sich keine aussagekräftigen statistischen Analysen auf Grund der geringen Stichprobengrößen (vier bzw. zwei Individuen) durchführen. Sie wurden daher nicht weiter diskutiert.

**Allgemeine Aussagen**

Pfiffartige Laute wurden bei allen untersuchten Populationen in sehr variablen Verhaltenskontexten abgegeben. Teilweise konnte der Empfänger erahnt werden (bei Angriff, Verteidigung und Anblicken), teilweise konnten die Rufe an verschiedene Individuen gerichtet sein (bei Paarungskontext und Futterkontext), teilweise wurde der Auslöser für die Rufe nicht von mir registriert (Schlafplatzkontext und Beobachtung). Über 50% der Individuen gaben pfiffartige Laute nur in einem Verhaltenskontext ab, wobei dieser Kontext von Individuum zu Individuum verschieden sein konnte. Bei *M. murinus* von Ampijoroa traten sie bei 69% der Individuen nur in einen Kontext auf, bei *M. murinus* von Kirindy waren es 54% und bei *M. ravelobensis* waren es 56%.

**Vergleich der Geschlechter innerhalb einer Population**

Geschlechtsunterschiede, die bei allen untersuchten Populationen die gleiche Tendenz zeigten, waren bei den pfiffartigen Lauten nicht vorhanden. Im Futterkontext konnten keine geschlechtsspezifischen Unterschiede gefunden werden ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$<0,8; n.s.). Im Paarungskontext gaben bei beiden *M. murinus* Populationen Männchen pfiffartige Laute ab, Weibchen dagegen nicht ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>48; p<0,001). Bei *M. murinus* Weibchen traten mehr pfiffartige Laute beim gegenseitigen Anblicken auf als bei Männchen ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>7,7; p<0,01). Auch beim Schlafplatzkontext wurden mehr pfiffartige Laute von *M. murinus* Weibchen als von Männchen registriert, doch nur in Kirindy war dieser Unterschied signifikant ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>12; p<0,001). Zur Verteidigung benutzten mehr *M. ravelobensis* Männchen diese Laute ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>11; p<0,01). Beim Angriff waren es eher die Weibchen von *M. murinus* von Ampijoroa ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$>6,5; p<0,05), die pfiffartige Laute verwendeten. Bei der Beobachtung von erhöhter Position traten bei beiden Geschlechtern gleichermaßen pfiffartige Laute auf ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$<3,5; n.s.).

**Vergleich der Populationen**

Zwischen den Populationen wurden sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen Unterschiede im Auftreten der pfiffartigen Laute in den verschiedenen Verhaltenskontexten gefunden ($\chi^2$-Test; FG=12; Männchen: $\chi^2$=163; p<0,001; Weibchen: FG=6; $\chi^2$=53; p<0,001). Bei paarweisen Vergleichen zeigte sich, daß sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen Unterschiede zwischen den beiden Arten in Ampijoroa vorhanden waren ($\chi^2$-Test; FG=6;

$\chi^2$>35; p<0,001). Bei Männchen benutzten *M. ravelobensis* Individuen pfiffartige Laute besonders im Futterkontext und beim Anblicken (jeweils >20%), bei *M. murinus* wurden dagegen diese Laute fast ausschließlich im Paarungskontext abgegeben. *Microcebus ravelobensis* Weibchen benutzten die Laute besonders beim Futterkontext, beim Anblicken und beim Beobachtungskontext (jeweils >20%). Weibchen von *M. murinus* verwendeten pfiffartige Laute besonders im Verhaltenskontext Anblicken, Schlafplatz und Angriff (jeweils >20%).
Männchen der beiden *M. murinus* Populationen unterschieden sich nicht im Auftreten der pfiffartigen Laute ($\chi^2$-Test; FG=6; $\chi^2$=11,0; n.s.), Weibchen dagegen schon ($\chi^2$-Test; FG=5; $\chi^2$=32,8; p<0,001). In Kirindy verwendeten Weibchen viele pfiffartigen Laute im Schlafplatzkontext, dagegen fanden sich in Ampijoroa die Laute auch im Kontext des Angriffs.

Zusammenfassend kann zu den pfiffartigen Lauten gesagt werden, daß sie in sehr verschiedenen Kontexten auftraten. Beide *M. murinus* Populationen setzten aber generell die Laute in gleichen Kontexten vermehrt ein (Männchen besonders im Paarungskontext, Weibchen beim Anblicken und beim Schlafplatzkontext). Bei *M. ravelobensis* dagegen traten pfiffartige Laute vermehrt im Futterkontext auf, daneben auch im Beobachtungskontext und beim Anblicken. Über *M. myoxinus* können keine konkreten Aussagen gemacht werden, doch auffallend war das Auftreten von pfiffartigen Lauten im Futterkontext.

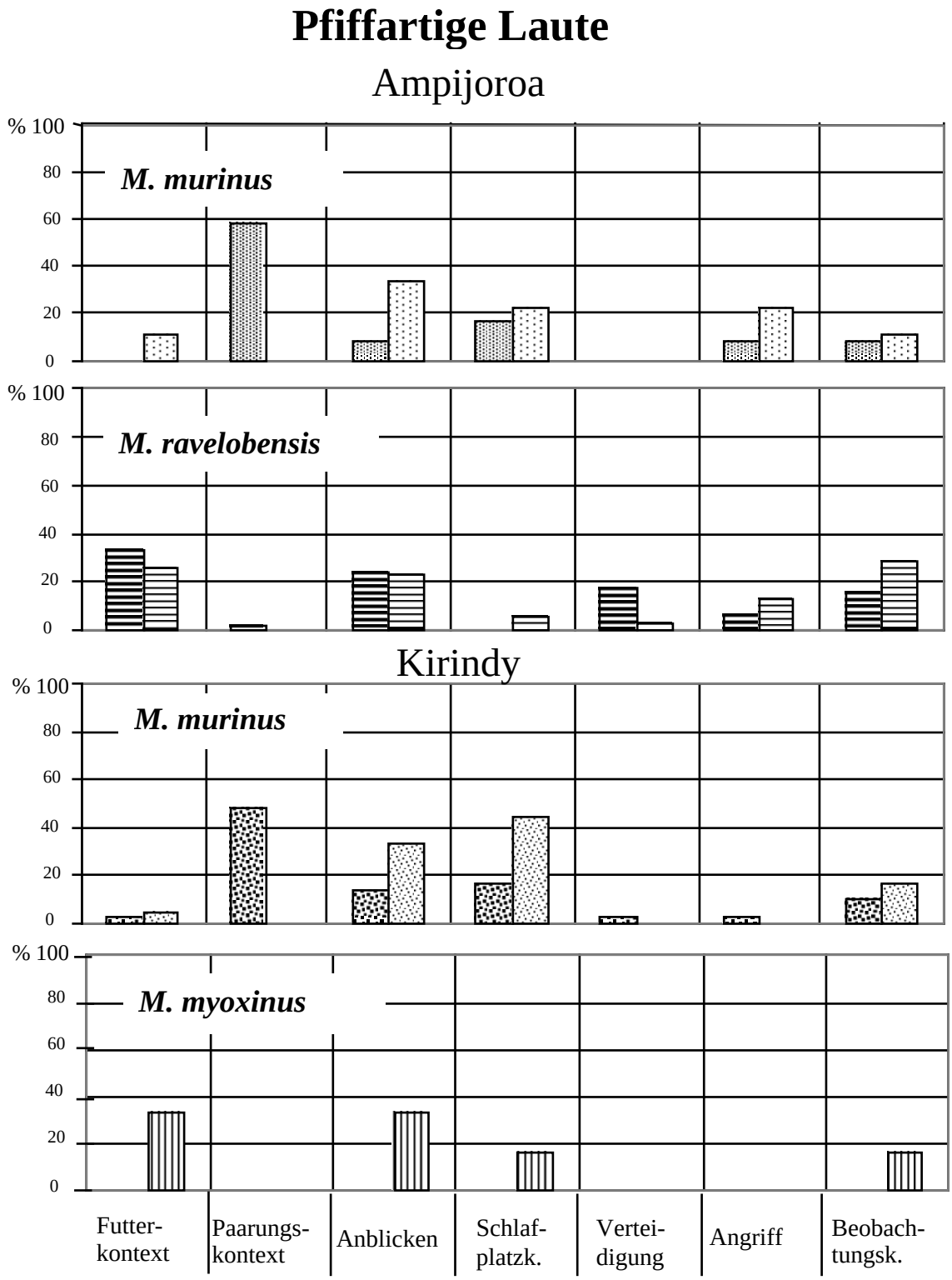


Abb. 24: Auftreten der pfiffartigen Laute in verschiedenen Verhaltenskontexten.

Jedes Individuum ging pro Verhaltenskontext nur mit einem Wert in diese Analyse ein. Links sind jeweils die Männchen, rechts die Weibchen innerhalb eines Kontextes dargestellt.

Stichprobengrößen:

Ampijoroa: *M. murinus*: ♂: 12 ( 9); ♀: 9 ( 4); *M. ravelobensis*: ♂: 45 (27); ♀: 31 (16);

Kirindy: *M. murinus*: ♂: 29 (18); ♀: 18 (10); *M. myoxinus*: ♂: 0; ♀: 6 (2);

Bei den verschiedenen Populationen traten pfiffartige Laute teilweise in verschiedenen Verhaltenskontexten vermehrt auf. Eine generelle Homologisierung der pfiffartigen Laute ist daher nicht zulässig.

3.2.2.3. Grunz-Laute

In Abbildung 25 ist die prozentuale Verteilung der Grunz-Laute auf die entsprechenden Verhaltenskontexte aufgetragen. Die Prozentzahlen beziehen sich auf die Summe der Verhaltenskontexte, in denen die entsprechende Lautform auftrat, in Klammer ist die Anzahl der verschiedenen Individuen angegeben (vgl. Methoden 2.3.1.2.).

| | | | |
|---|---|---|---|
| Ampijoroa: | *M. murinus*: | Männchen: 12 ( 9); | Weibchen: 15 (12); |
| | *M. ravelobensis*: | Männchen: 4 ( 4); | Weibchen: 5 ( 5); |
| Kirindy: | *M. murinus*: | Männchen: 3 ( 3); | Weibchen: 9 ( 9); |
| | *M. myoxinus*: | Männchen: 1 ( 1); | Weibchen: 2 ( 2); |

Nur von Individuen von Ampijoroa und von *M. murinus* Weibchen von Kirindy lagen viele Daten von Grunz-Lauten vor. Von *M. myoxinus* wurden von beiden Geschlechtern zu wenig Daten für eine Analyse erhalten.

**Allgemeine Aussagen**

Individuen aller Populationen gaben Grunz-Laute nur in agonistischen Verhaltenskontexten ab, d.h. bei Angriff, Verteidigung und Verteidigung des Schlafplatzes gegen ein sich näherndes Individuum. Der Empfänger der Laute befand sich in unmittelbarer Nähe des Rufers. Meist wurden Grunz-Laute von einem Individuum nur in einem Verhaltenskontext eingesetzt, nur bei *M. murinus* von Ampijoroa verwendeten 24% der Individuen Grunz-Laute in verschiedenen Kontexten.

**Vergleich der Geschlechter innerhalb einer Population**

Geschlechtsunterschiede mit gleicher Tendenz bei allen untersuchten Populationen wurden bei Grunz-Lauten nicht gefunden. Bei *M. ravelobensis* verwendeten Männchen ihre Grunzer mehr zur Verteidigung des Schlafplatzes als Weibchen ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=12,8; p<0,001), allerdings war die Stichprobengröße bei beiden Geschlechtern sehr gering. Bei *M. murinus* von Kirindy nutzten Männchen ihre Grunz-Laute mehr zur Verteidigung als Weibchen ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=5,1; p<0,05). Bei Weibchen traten Grunz-Laute dagegen auch beim Angriff auf ($\chi^2$-Test; FG=1; $\chi^2$=25; p<0,001). Bei *M. murinus* von Ampijoroa, von denen die größte Stichprobengröße vorlag, wurden keine signifikanten geschlechtsspezifischen Unterschiede gefunden.

**Vergleich der Populationen**

Zwischen den Populationen wurden sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen Unterschiede im Auftreten der Grunz-Laute in den verschiedenen Verhaltenskontexten gefunden ($\chi^2$-Test; FG=4; $\chi^2$>42,5; p<0,001). Bei den paarweisen Vergleichen zeigte sich, daß sowohl bei Männchen als auch bei Weibchen Unterschiede zwischen den beiden Arten in Ampijoroa vorhanden waren ($\chi^2$-Test; FG=2; $\chi^2$>10,8; p<0,01). Bei *M. murinus* verwendeten beide Geschlechter Grunz-Laute fast ausschließlich zur Verteidigung des Schlafplatzes, bei *M. ravelobensis* wurden sie auch zur Verteidigung und zum Angriff verwendet. Der Vergleich der *M. murinus* Populationen zeigte einen signifikanten Unterschied im Auftreten der Grunzer in den verschiedenen Verhaltenskontexten bei beiden Geschlechtern ($\chi^2$-Test; FG=2; $\chi^2$>32,8; p<0,01). Bei *M. murinus* Männchen von Ampijoroa traten Grunz-Laute auch beim Angriff auf, während Männchen sie in Kirindy vermehrt zur Verteidigung einsetzten. Bei Weibchen zeigte sich der gegenteilige Trend, in Kirindy verwendeten sie Grunzer mehr zum Angriff, in Ampijoroa mehr zur Verteidigung des Schlafplatzes.

Zusammenfassend läßt sich zu den Grunz-Lauten sagen, daß sie von allen Populationen im agonistischen Kontext verwendet wurden. Bei *M. murinus* beider Populationen traten sie vor allem bei der Verteidigung des Schlafplatzes auf. Bei *M. ravelobensis* zeigte sich ein Trend, daß Grunz-Laute auch zur Verteidigung oder beim Angriff verwendet wurden. Grunz-Laute traten bei *M. myoxinus* zu selten auf, um Aussagen machen zu können.

Bei Betrachtung des gesamten Repertoires können folgende Schlußfolgerungen gezogen werden:

* Generell glichen sich die verschiedenen Populationen im Auftreten von Tsäk-Lauten und Grunz-Lauten im agonistischen Kontext.
* Bei den pfiffartigen Lauten und bei der genaueren Analyse der Tsäk-Laute fanden sich artspezifische Unterschiede im Auftreten der Laute in den verschiedenen Kontexten, d.h. die beiden *M. murinus* Populationen zeigten größere Ähnlichkeit im Auftreten der Laute in den verschiedenen Kontexten als *M. ravelobensis* zu der grauen Art.

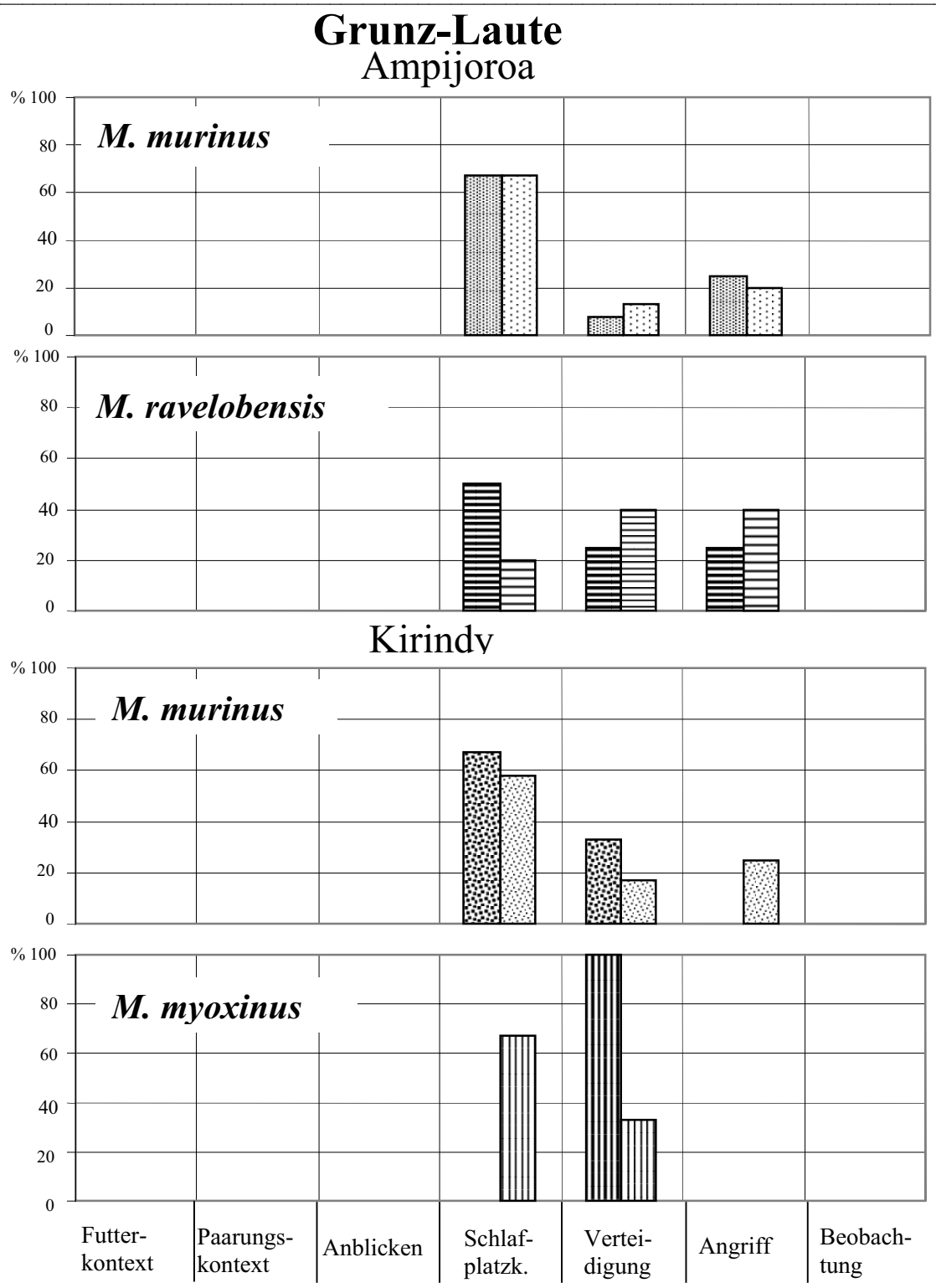


Abb. 25: Auftreten der Grunz-Laute in verschiedenen Verhaltenskontexten.
Jedes Individuum ging pro Verhaltenskontext nur mit einem Wert in diese Analyse ein. Links sind jeweils die Männchen, rechts jeweils die Weibchen innerhalb eines Kontextes dargestellt.
Stichprobengrößen:
Ampijoroa: *M. murinus*: ♂: 12 ( 9); ♀: 15 (12); *M. ravelobensis*: ♂: 4 ( 4); ♀: 5 ( 5);
Kirindy: *M. murinus*: ♂: 3 ( 3); ♀: 9 ( 9); *M. myoxinus*: ♂: 1 ( 1); ♀: 2 ( 2);
Bei allen Populationen traten Grunz-Laute im agonistischen Kontext auf (Verteidigung des Schlafplatzes, Verteidigung und Angriff). Eine Homologisierung der Grunz-Laute entsprechend dem Kontext war möglich.

### 3.2.3. Analyse zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis zwischen den Individuen einer Population und zwischen den sympatrischen Arten

Tsäk-Laute waren stets direkt an ein nahe anwesendes Individuum gerichtet und wurden im agonistischen Kontext abgegeben. Daher eignet sich diese Lautform, um Hinweise zum Dominanzverhältnis der Individuen innerhalb einer Art und zwischen sympatrischen Arten zu erhalten. Beim Paarungskontext war stets ein Männchen und ein Weibchen der gleichen Art beteiligt, beim Schlafplatzkontext hatte häufig eine Annäherung des anderen Individuums ohne direkten Blickkontakt ausgereicht, um Tsäk-Laute auszulösen. Auf diese beiden Verhaltenskontexte wurde daher nicht weiter eingegangen. Bei Angriff und Verteidigung dagegen standen die Individuen in unmittelbarer Konfrontation, diese Verhaltenskontexte sind zur Untersuchung von Dominanz geeignet. Die Tabellen 15 bis 18 geben einen Überblick, innerhalb welcher Paarkombinationen die Tsäk-Laute von welcher Art und welchem Geschlecht in den entsprechenden Verhaltenskontexten abgegeben wurden. Es muß beachtet werden, daß nicht alle Kombinationen in gleichen Verhältnissen beobachtet wurden (vgl. Methoden Tab. 2). Besonders bei *M. myoxinus* wurden nur wenige Individuen gefangen, so daß nur wenige innerartliche Paarkombinationen beobachtet werden konnten. In den folgenden Tabellen sind Prozentwerte (Anzahl der Paarkombinationen, in denen Tsäk-Laute abgegeben wurden / Anzahl der verschiedenen Paarkombinationen) angegeben (vgl. Methoden 2.3.1.3.). Tsäk-Laute, die gegen Besucher oder Individuen der Nachbarvoliere gerichtet waren, wurden in diese Analyse nicht eingebracht.

**Ampijoroa**

Tab. 15: Angabe der Angriffs-Tsäk-Laute in Bezug zu den Paarkombinationen in Ampijoroa

| Angreifer: diese Individuen geben die Tsäk-Laute ab | Verteidiger: gegen diese Individuen sind die Tsäk-Laute gerichtet | | | |
|---|---|---|---|---|
| | ***M. mur.*** ♂ | ***M. mur.*** ♀ | ***M. rav.*** ♂ | ***M. rav.*** ♀ |
| ***M. mur.*** ♂ | 59 | 6 | 8 | 0 |
| ***M. mur.*** ♀ | 29 | 8 | 6 | 6 |
| ***M. rav.*** ♂ | 4 | 0 | 7 | 2 |
| ***M. rav.*** ♀ | 0 | 0 | 14 | 0 |

Prozentzahlen, d.h. Anzahl der Paarkombinationen, in denen Angriffs-Tsäk-Laute abgegeben wurden / Anzahl der verschiedenen Paarkombinationen; grau hinterlegt: innerartliche Paarkombination.

Die meisten analysierten Tsäk-Laute im Angriffskontext wurden aufgezeichnet, wenn sie gegen die eigene Art gerichtet waren. Die Berechnungen aus den Rohdaten ergaben, daß 86% der Tsäk-Laute im **innerartlichen Kontext** abgegeben wurden (*M. murinus*: 83%; *M. ravelobensis*: 94%). Meist waren es Weibchen, die gegen Männchen Tsäk-Laute richteten (*M. murinus*: 57%, *M. ravelobensis*: 75%).

Zwischen *M. murinus* Männchen wurden, bezogen auf die Paarkombinationen, viele Angriffs-Tsäk-Laute abgegeben (in 59% der Männchen-Männchen Kombinationen), gefolgt von Angriffs-Tsäk-Lauten, die von Weibchen gegen Männchen gerichtet waren (in 29% der Kombinationen; Tab. 15). Bei *M. ravelobensis* traten die meisten Angriffs-Tsäk-Laute bei zwischengeschlechtlichen Paarkombinationen auf. Auch hier tsäkten Weibchen gegen Männchen, doch war das Vorkommen mit 14% der Kombinationen gering. *Microcebus ravelobensis* Männchen griffen sich mit Tsäk-Lauten in nur 7% der Kombinationen an.

Bei Tsäk-Lauten, die im **zwischenartlichen Kontext** abgegeben wurden, waren es fast nur *M. murinus* Individuen, die Angriffs-Tsäk-Laute an *M. ravelobensis* richteten, 83% der Angriffe im zwischenartlichen Kontext wurden von *M. murinus* abgegeben.

Tab. 16: Angabe der Verteidigungs-Tsäk-Laute in Bezug zu den Paarkombinationen in Ampijoroa

| Verteidiger: diese Individuen geben den Tsäk-Laut ab | Angreifer: gegen diese Individuen sind die Tsäks gerichtet | | | |
|---|---|---|---|---|
| | ***M. mur.*** ♂ | ***M. mur.*** ♀ | ***M. rav.*** ♂ | ***M. rav.*** ♀ |
| ***M. mur.*** ♂ | 29 | 39 | 0 | 0 |
| ***M. mur.*** ♀ | 0 | 31 | 0 | 0 |
| ***M. rav.*** ♂ | 27 | 33 | 25 | 33 |
| ***M. rav.*** ♀ | 20 | 19 | 4 | 25 |

Prozentzahlen, d.h. Anzahl der Paarkombinationen, in denen Angriffs-Tsäk-Laute abgegeben wurden / Anzahl der verschiedenen Paarkombinationen; grau hinterlegt: innerartliche Paarkombination.

Die analysierten Verteidigungs-Tsäk-Laute waren bei beiden Arten überwiegend gegen die **eigene Art** gerichtet, hier betrug der Wert berechnet aus den Rohdaten jedoch nur 70%. Bei *M. murinus* wurden alle Verteidigungs-Tsäk-Laute (in 100% der Kombinationen) gegen die eigene Art gerichtet. Bei *M. ravelobensis* waren es dagegen 57% der Kombinationen, d.h. bei *M. ravelobensis* traten zu hohem Prozentsatz Verteidigungs-Tsäk-Laute gegen *M. murinus* auf.

Bei *M. murinus* traten zu höchstem Prozentsatz (39%) Tsäk-Laute zur Verteidigung im zwischengeschlechtlichen Bereich auf, wobei sich Männchen gegen Weibchen wendeten. Verteidigungs-Tsäk-Laute wurden aber auch im gleichgeschlechtlichen Kontext oft angewendet (29% bei Männchen - Männchen Kombinationen, 31% bei Weibchen - Weibchen Kombinationen; Tab. 16). *Microcebus murinus* Weibchen gaben nie Tsäk-Laute zur Verteidigung gegen Männchen ab. Bei *M. ravelobensis* verteidigten sich Männchen mit Tsäk-Lauten in 33% der Kombinationen gegenüber Weibchen. Bei gleichgeschlechtlichen Paarkombinationen wurden in 25% bei beiden Geschlechtern Verteidigungs-Tsäk-Laute abgegeben. In nur 4% der Kombinationen verteidigten sich Weibchen gegen Männchen.

Verteidigungs-Tsäk-Laute im **zwischenartlichen Kontext** wurden nur von *M. ravelobensis* abgegeben. In keinem Fall wurden sie von *M. murinus* gegen *M. ravelobensis* angewandt. Vor allem waren es *M. ravelobensis* Männchen, die Verteidigungs-Tsäk-Laute gegenüber *M. murinus* Weibchen verwendeten (in 33% der Kombinationen). Im Gegensatz zu den innerartlichen Kombinationen, bei welchen Weibchen sich bei beiden Arten sehr selten gegen Männchen mit Tsäk-Lauten verteidigten, war zu beachten, daß *M. ravelobensis* Weibchen Verteidigungs-Tsäk-Laute gegenüber *M. murinus* Männchen abgaben (in 20% der Kombinationen).

**Kirindy**

Bei den Analysen zu Kirindy lagen von *M. myoxinus* nur Daten zu fünf Männchen und 11 Weibchen vor. Die Prozentangaben sind daher nur als „Tendenzen“ zu interpretieren.

Tab. 17: Angabe der Angriffs-Tsäk-Laute in Bezug zu den Paarkombinationen in Kirindy

| Angreifer: diese Individuen geben den Tsäk-Laut ab | Verteidiger: gegen diese Individuen sind die Tsäks gerichtet | | | |
|---|---|---|---|---|
| | ***M. mur.*** ♂ | ***M. mur.*** ♀ | ***M. myo.*** ♂ | ***M. myo.*** ♀ |
| ***M. mur.*** ♂ | 38 | 5 | 0 | 0 |
| ***M. mur.*** ♀ | 30 | 16 | 0 | 2 |
| ***M. myo.*** ♂ | 4 | 0 | 0 | 0 |
| ***M. myo.*** ♀ | 18 | 10 | 0 | 14 |

Prozentzahlen, d.h. Anzahl der Paarkombinationen, in denen Angriffs-Tsäk-Laute abgegeben wurden / Anzahl der verschiedenen Paarkombinationen; grau hinterlegt: innerartliche Paarkombination.

In Kirindy wurden bezogen auf die Rohdaten nur 65% der Tsäk-Laute im **innerartlichen Verhaltenskontext** abgegeben. Auffallend war das starke Ungleichgewicht zwischen *M. murinus* und *M. myoxinus.* Bei *M. murinus* wurden 97% der Angriffs-Tsäk-Laute gegen die eigene Art gerichtet, bei *M. myoxinus* dagegen waren es nur 7%, d.h. sie verwendeten mehr Angriffs-Tsäk-Laute im zwischenartlichen Bereich.

Beim Auftreten der Laute im innerartlichen Kontext fiel auf, daß zwischen *M. murinus* Männchen viele Angriffs-Tsäk-Laute abgegeben wurden (38% der Kombinationen), gefolgt von Angriffs-Tsäk-Lauten, die von Weibchen gegen die Männchen gerichtet wurden (39% der Kombinationen; Tab. 17). Bei *M. myoxinus* traten Angriffs-Tsäk-Laute nur bei Weibchenkombinationen auf.

Bei Tsäk-Lauten, die im **zwischenartlichen Kontext** abgegeben wurden, waren es insbesondere *M. myoxinus* Weibchen, die Angriffs-Tsäk-Laute an *M. murinus* richteten. Hierbei wurden insbesondere Tsäk-Laute gegen Männchen gerichtet (18% der Kombinationen).

Tab. 18: Angabe der Verteidigungs-Tsäk-Laute in Bezug zu den Paarkombinationen in Kirindy

| Verteidiger: diese Individuen geben den Tsäk-Laut ab | Angreifer: gegen diese Individuen sind die Tsäks gerichtet | | | |
|---|---|---|---|---|
| | ***M. mur.*** ♂ | ***M. mur.*** ♀ | ***M. myo.*** ♂ | ***M. myo.*** ♀ |
| ***M. mur.*** ♂ | 25 | 27 | 4 | 2 |
| ***M. mur.*** ♀ | 1 | 32 | 0 | 0 |
| ***M. myo.*** ♂ | 27 | 31 | 0 | 15 |
| ***M. myo.*** ♀ | 20 | 52 | 0 | 0 |

Prozentzahlen, d.h. Anzahl der Paarkombinationen, in denen Angriffs-Tsäk-Laute abgegeben wurden / Anzahl der verschiedenen Paarkombinationen; grau hinterlegt: innerartliche Paarkombination.

Verteidigungs-Tsäk-Laute bezogen auf die Rohdaten wurden im **innerartlichen Bereich** fast nur von *M. murinus* eingesetzt (93% der Tsäk-Laute). Bei *M. myoxinus* fand der Verteidigungs-Tsäk-Laut besonders bei zwischenartlichen Kontakten Anwendung (in 95% der Fälle).

Verteidigungs-Tsäk-Laute traten bei *M. murinus* zu hohem Prozentsatz bei gleichgeschlechtlichen Paarkombinationen auf (Weibchen: 32% Männchen: 25%; Tab. 18). Im zwischengeschlechtlichen Bereich verteidigten sich Männchen gegen Weibchen mit Tsäk-Lauten (27% der Kombinationen). Bei *M. myoxinus* wurden Verteidigungen mit Tsäk-Lauten nur von Männchen gegenüber Weibchen festgestellt.

Im **zwischenartlichen Kontext** waren es vor allem *M. myoxinus,* die Verteidigungs-Tsäk-Laute gegenüber *M. murinus* abgaben (94% der Kombinationen). Insbesondere bei Paarkombinationen mit zwei Weibchen verteidigte sich *M. myoxinus* gegen *M. murinus* (52% der Kombinationen). Auffallend war, daß kein Fall vorlag, in welchem *M. murinus* Weibchen sich mit Verteidigungs-Tsäk-Lauten gegen *M. myoxinus* wendeten.

Zusammenfassend läßt sich zu den Tsäk-Lauten sagen, daß sie von allen Populationen hauptsächlich zur innerartlichen Kommunikation eingesetzt wurden. Die roten Arten (*M. ravelobensis* und *M. myoxinus*) verwendeten Tsäk-Laute jedoch auch zur Verteidigung gegen *M. murinus.* Die Daten deuten darauf hin, daß die roten Arten der grauen Art gegenüber unterlegen waren.

## 3.3.Tsäk-Laute

### 3.3.1. Charakterisierung der Chevron-Tsäks der vier Populationen der drei Arten

In dieser Arbeit wurde - um den Rahmen der Arbeit nicht zu sprengen und da die Stichprobengröße extrem abnahm - bei den Analysen nur auf die am häufigsten auftretende Variation eingegangen, d.h. auf die Chevron-Tsäks. Bei den Chevron-Tsäks unterscheiden sich die Anfangs- und Endfrequenz um weniger als 2 kHz, der Mittelwert wurde als durchschnittliche Minimalfrequenz definiert (siehe Methoden Abb. 9). Im Anhang 3 (Tab. 50) sind die Mittelwerte der Lautmerkmale für jedes Individuum aufgelistet, mit Angaben der analysierten Laute pro Individuum. Eine detaillierte Auflistung der Werte getrennt nach Geschlecht findet sich im Anhang 3 (Tab. 51). Unterschiede in den Merkmalen der Chevron-Tsäks zwischen den Geschlechtern wurden bei allen Populationen gefunden. Höchstsignifikant verschieden war aber nur die Bandbreite bei der *M. murinus* Population von Kirindy. Die Laute der Männchen hatten größere Bandbreiten als die der Weibchen (Anhang 3, Tab. 51). In Abbildung 26 sind repräsentative Sonagramme der Chevron-Tsäks der vier Populationen dargestellt. Bereits bei Betrachtung der Sonagramme können Unterschiede in der Höchstfrequenz und als Folge davon auch in der Bandbreite festgestellt werden. Die Unterschiede der Tsäk-Laute bei den einzelnen Arten sind vom Menschen wahrnehmbar.

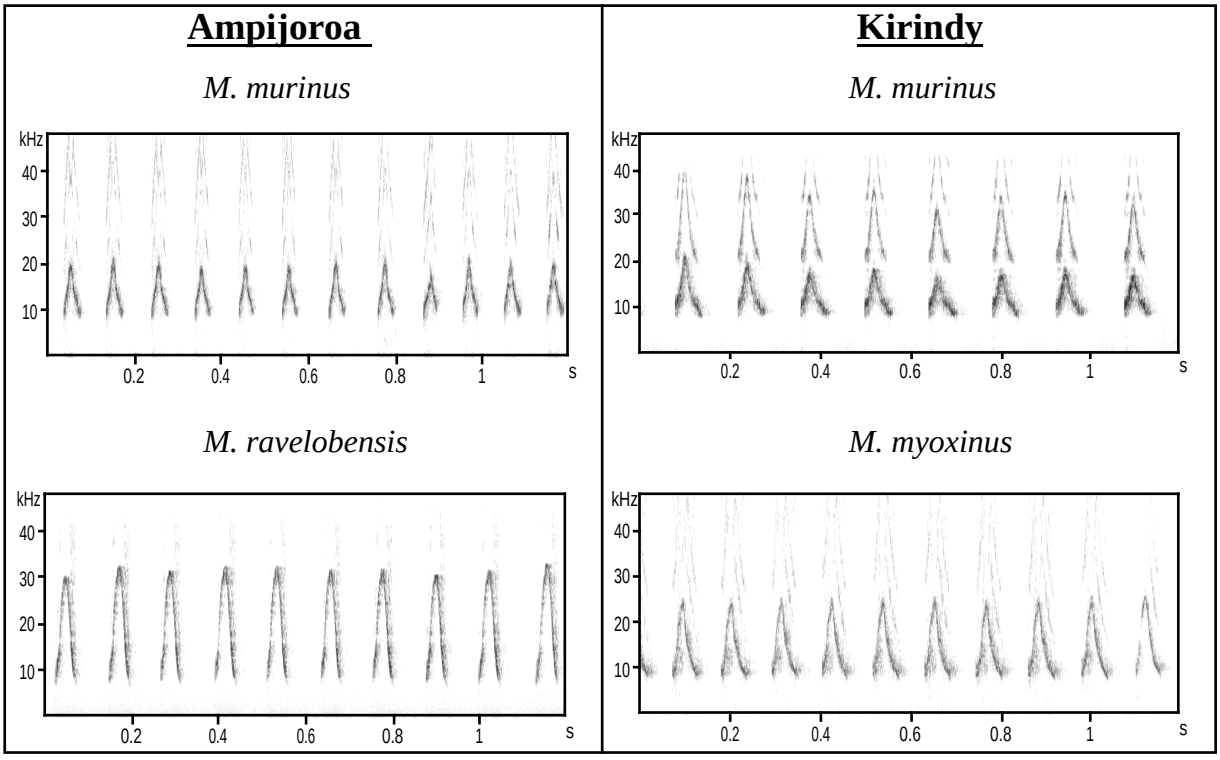


Abb. 26: Repräsentative Sonagramme der Chevron-Tsäks der vier Populationen.

In Tabelle 19 findet sich eine Zusammenstellung der Mittelwerte und Standardabweichungen der Merkmale der Chevron-Tsäks getrennt nach Population. In Abbildung 27 sind die Merkmale der Chevron-Tsäks der einzelnen Populationen zur Verdeutlichung anhand von Box-Plots (Median, Interquartilabstand und Spannweite) dargestellt.

Tab. 19: Charakterisierung der Chevron-Tsäklaute

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n = 31) | *M. ravelobensis* (n = 47) | *M. murinus* (n = 37) | *M. myoxinus* (n = 16) |
| durch. Minimalfrequenz (kHz) | 9,5 ± 0,8 | 7,9 ± 1,6 | 9,2 ± 1,2 | 8,7 ± 1,0 |
| Höchstfrequenz (kHz) | 19,2 ± 3,3 | 29,6 ± 2,5 | 18,6 ± 3,8 | 22,1 ± 2,9 |
| Bandbreite (kHz) | 9,8 ± 3,2 | 21,7 ± 2,4 | 9,3 ± 3,3 | 13,4 ± 3,3 |
| Dauer (ms) | 50,1 ±12,2 | 54,3 ± 8,9 | 44,1 ± 9,3 | 53,9 ± 6,0 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

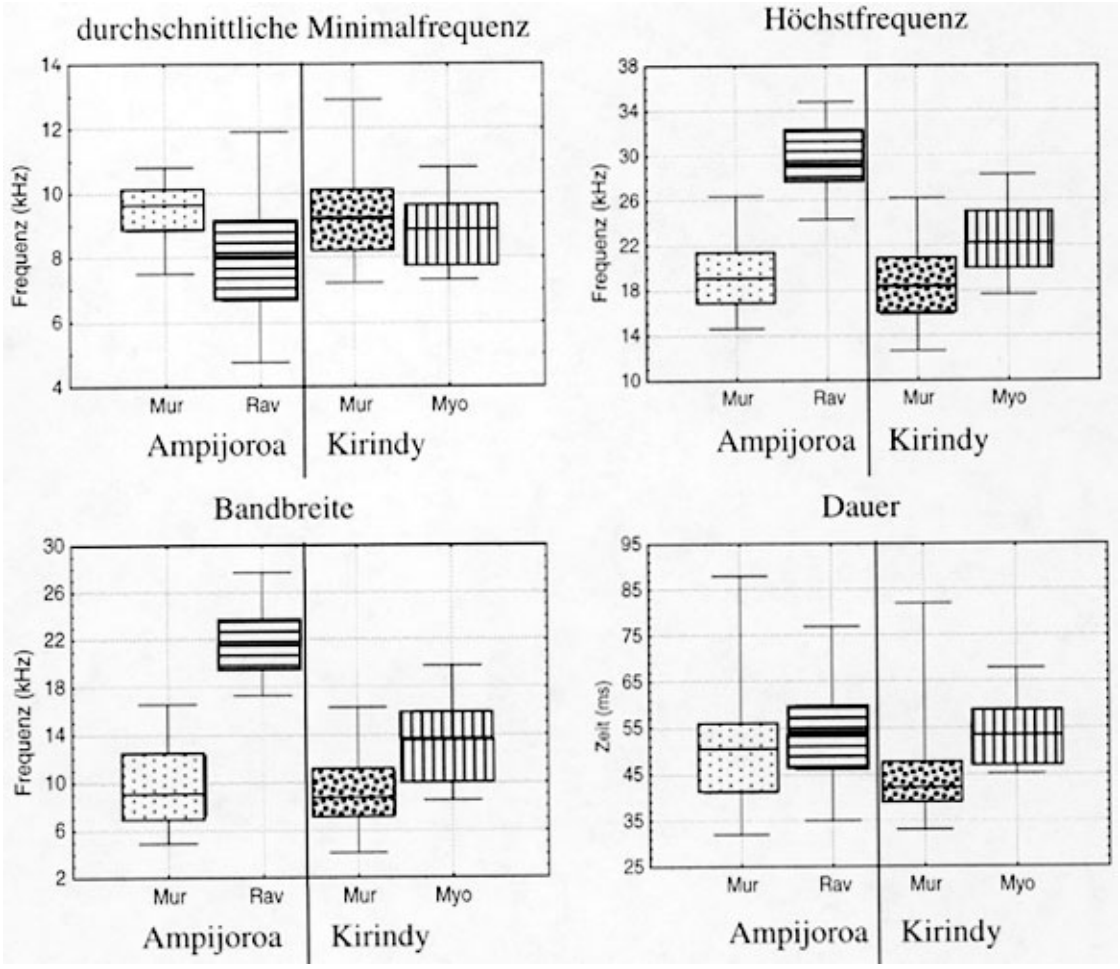


Abb. 27: Vergleich der Lautmerkmale der Chevron-Tsäks der vier Populationen.
Darstellung von Median, Interquartilabstand und Spannweite;
Mur : *M. murinus*; Rav: *M. ravelobensis*; Myo: *M. myoxinus.*
Stichprobengröße: *M. murinus* Ampijoroa: n=31; *M. ravelobensis*: n=47;
*M. murinus* Kirindy: n=37; *M. myoxinus*: n=16;

Tab. 20: Unterschiede zwischen den Populationen in den Merkmalen der Chevron-Tsäks

| | *M. mur.* A. - *M. rav.* A. | *M. mur.* K. - *M. myo.* K. | *M. mur.* A. - *M. mur.* K. | *M. rav.* A. - *M. myo.* K. | *M. mur.* A. - *M. myo.* K. | *M. rav.* A. - *M. mur.* K. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| d. Minimalfrq. | *** | n.s. | n.s. | n.s. | n.s | ** |
| | 4,6 *** | -1,3 n.s. | 1,4 n.s. | -1,8 n.s. | 2,4 n.s. | -3,7 ** |
| | 34,1 *** | 2,4 n.s. | 1,1 n.s. | 4,6 n.s. | 7,1 n.s. | 22,4 ** |
| Höchstfrq. | *** | * | n.s. | *** | n.s. | *** |
| | -7,3 *** | 3,1 * | 1,0 n.s. | 5,7 *** | -2,8 n.s. | 7,7 *** |
| | 232 *** | 16,1 ** | 0,8 n.s. | 109 *** | 9,4 n.s. | 289 *** |
| Bandbreite | *** | ** | n.s. | *** | ** | *** |
| | -7,4 *** | 3,5 ** | 0,4 n.s. | 5,7 *** | -3,4 * | 7,8 *** |
| | 337 *** | 22,4 ** | 0,4 n.s. | 115 *** | 14,3 ** | 455 *** |
| Dauer | n.s. | ** | n.s. | n.s. | n.s. | *** |
| | -2,0 n.s. | 4,2 ** | 2,2 n.s. | -0,5 n.s. | -2,0 n.s. | 4,8 *** |
| | 0,6 n.s. | 11,8 * | 4,9 n.s. | 0,2 n.s. | 7,2 n.s. | 17,0 *** |

Tukey HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
Mann-Whitney-U-Test; Z-Wert;
Genestete Varianzanalyse; F-Wert;
n.s. $p>0,05$; *$0,01< p<0,05$; ** $0,001<p<0,01$; ***$p<0,001$;
d.: durchschnittliche

Eine Kruskal-Wallis-Analyse ergab für alle untersuchten Merkmale eine höchstsignifikante Unterscheidung zwischen den Populationen (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=131; $H>27,1$; $p<0,001$; Anhang 3, Tab. 51). Die genestete Varianzanalyse über alle Populationen mit allen Lauten ergab ebenfalls mindestens ein hochsignifikantes Ergebnis für alle Merkmale (nested ANOVA; FG= 8078; $F=5,5$; $p<0,01$). Tabelle 20 zeigt, welche Populationen sich durch welche Merkmale abgrenzen lassen. Die Ergebnisse des Tukey-Tests, des adjustierten Mann-Whitney-U-Tests und der genesteten Varianzanalyse zur Trennung von zwei Populationen stimmten meist exakt überein. Die Merkmale Bandbreite und Höchstfrequenz zeigten eine starke Korrelation (Spearman-Korrelation; $r_s=0,97$, andere Merkmale $r_s<0,55$), daher ging nur die Bandbreite in die folgenden Diskriminanzanalysen ein.

In **Ampijoroa** unterschieden sich *M. murinus* und *M. ravelobensis* höchstsignifikant in allen Frequenzmerkmalen. *M. ravelobensis* Individuen hatten geringere durchschnittliche Minimalfrequenzen, höhere Höchstfrequenzen und sich daraus ergebende wesentlich größere Bandbreiten in ihren Chevron-Tsäks. Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ aus, durch welches bereits 99 % der Individuen der richtigen Art zugewiesen wurden (Anhang 3, Tab. 52). Eine Kreuzvalidierung bestätigte die Klassifikationsgüte (100% und 97%).

In **Kirindy** ließen sich die beiden Arten *M. murinus* und *M. myoxinus* ebenfalls anhand von Merkmalen der Chevron-Tsäks trennen. *M. myoxinus* Individuen hatten signifikant höhere Höchstfrequenzen und tendenziell geringere durchschnittliche Minimalfrequenzen. Die Frequenzbandbreite der Chevron-Tsäks war bei *M. myoxinus* dadurch hochsignifikant größer als bei *M. murinus.* Die beiden Arten von Kirindy unterschieden sich auch in der Dauer, wobei die Chevron-Tsäks von *M. murinus* kürzer waren. Die Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Bandbreite“ und „Dauer“ aus, durch welche 81 % der Individuen der richtigen Art zugewiesen wurden (Anhang 3, Tab. 52). Es zeigte sich insbesondere eine Falschzuordnung der *M. myoxinus* Individuen zu *M. murinus.* Eine Kreuzvalidierung bestätigte die Klassifikationsgüte der Diskriminanzanalyse (85% und 81%).

Die ***M. murinus*** **Populationen** von beiden Gebieten konnten anhand ihrer Chevron-Tsäks nicht voneinander getrennt werden, eine Diskriminanzanalyse fand keine Merkmale zur Trennung.

Die **roten Arten** der beiden Untersuchungsgebiete wurden anhand der Höchstfrequenz und Bandbreite sehr gut voneinander getrennt, wobei *M. ravelobensis* in beiden Merkmalen höhere Werte besaß. Eine Diskriminanzanalyse zeigte eine 98% korrekte Zuordnung der Individuen zur richtigen Art (Anhang 3, Tab. 52). Eine Kreuzvalidierung bestätigte die Klassifikationsgüte (97% und 97%).

Eine Diskriminanzanalyse mit den Chervon-Tsäks aller Arten zeigte, daß mit Hilfe des Merkmals „Bandbreite“ insgesamt 86 % der Individuen der richtigen Art zugewiesen werden konnten (Wilks‘Λ=0,2151; $F_{2,129}$=233,5; p<0,0001; Tab. 21). Dabei wurde *M. ravelobensis* anhand seiner Chevron-Tsäks von den beiden Arten *M. murinus* und *M. myoxinus* eindeutig getrennt. Die Chevron-Tsäks von *M. myoxinus* wurden dagegen nur zu 25% der eigenen Art zugeordnet. *M. murinus* und *M. myoxinus* ließen sich anhand ihrer Chevron-Tsäks nicht eindeutig der eigenen Art zuweisen. Die Tsäk-Laute von *M. myoxinus* Individuen lagen in ihrer Charakteristik zwischen den Tsäk-Lauten von *M. murinus* und *M. ravelobensis*. Das Ergebnis der Kreuzvalidierung betrug 86% und 88% korrekte Zuordnung, so daß von einer zuverlässige Diskriminanzfunktion mit einer guten Klassifikationsgüte auszugehen ist. Die „Bandbreite“ diente bei allen Analysen als einziges Diskriminierungsmerkmal.

Tab. 21: Artspezifische Klassifizierung der Individuen durch Merkmale der Chevron-Tsäks

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. ravelobensis* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 90 | **61** | 1 | 6 |
| *M. ravelobensis* | 100 | 0 | **47** | 0 |
| *M. myoxinus* | 25 | 9 | 3 | **4** |
| Gesamt | **86** | 70 | 51 | 10 |

Die Diskriminanzanalyse wählte aus den Merkmalen „durchschnittliche Minimalfrequenz“, „Bandbreite“ und „Dauer“ das Merkmal „Bandbreite“ zur Klassifikation aus (Wilks‘Λ=0,2151; $F_{2,129}$=233,5; p<0,0001).

Die hierarchische Darstellung der Variabilität der Merkmale der Chevron-Tsäks in einem Dendrogramm zeigte, daß sich für die Chevron-Tsäks der *M. ravelobensis* keine eigenständige Gruppe bildete (Abb. 28). Dies wurde verursacht durch die „Mittelstellung“, die die Struktur der Tsäk-Laute von *M. myoxinus* Individuen einnahm. Es sind aber Gruppierungen, die rein aus Individuen von *M. ravelobensis* gebildet wurden, zu erkennen. Tsäk-Laute von *M. myoxinus* sind sowohl in den Clustern von *M. ravelobensis* Individuen als auch in den Clustern von *M. murinus* Individuen zu finden.

Zusammenfassend kann man zu den Chevron-Tsäks sagen, daß *M. ravelobensis* höhere Höchstfrequenzen und wesentlich größere Frequenzbandbreiten besitzt als *M. murinus. M. myoxinus* nimmt eine Zwischenstellung zwischen *M. ravelobensis* und *M. murinus* in den Werten der Höchstfrequenz und Bandbreite ein.

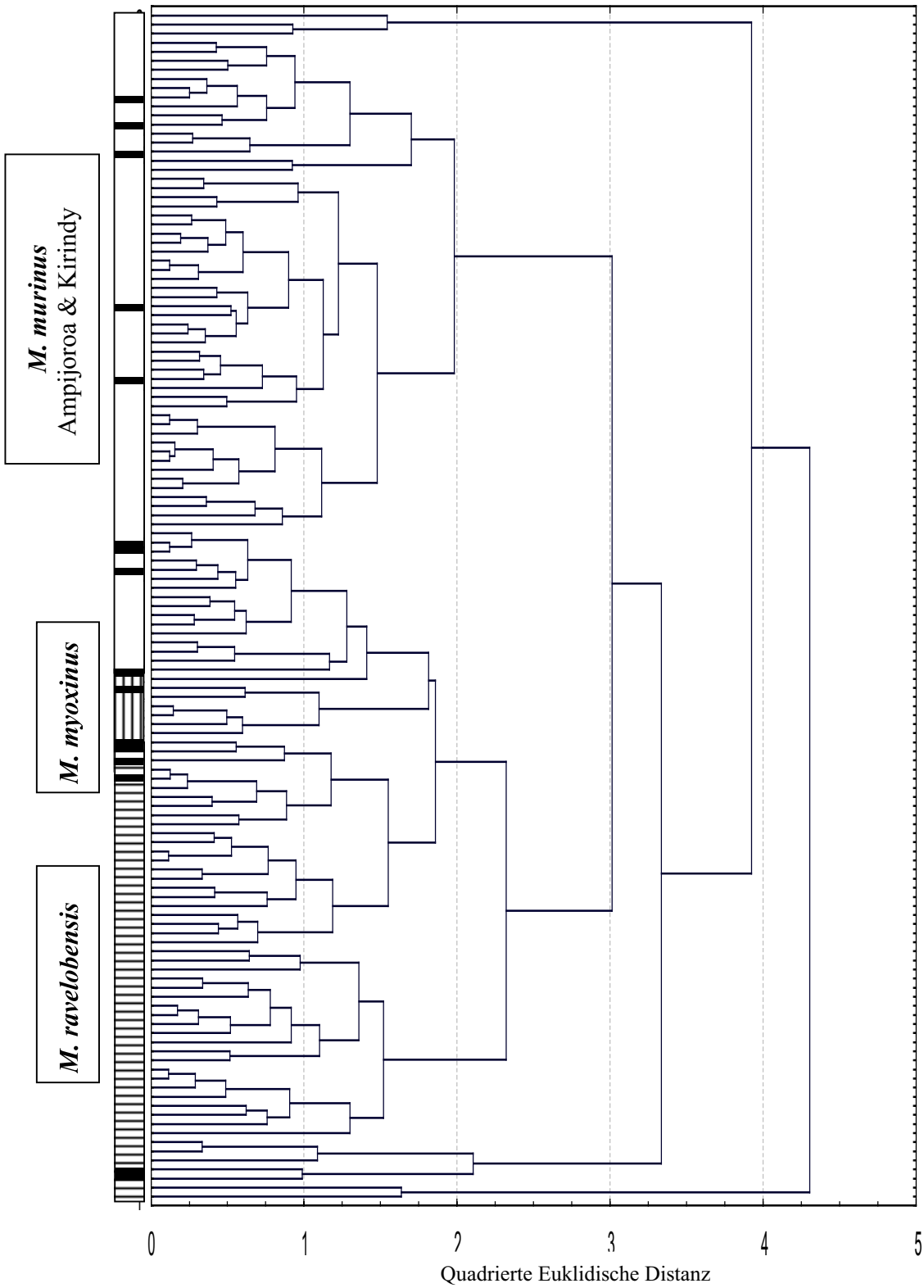


Abb.28: Hierarchische Darstellung der Ähnlichkeiten der Chevron-Tsäks: Dendrogramm für 47 *M. ravelobensis*, 16 *M. myoxinus* und 68 *M. murinus* . Das Dendrogramm ist das Ergebnis einer Unweighted-Pair-Group-Average-Clusteranalyse mit den Merkmalen „durchschnittliche Minimalfrequenz“,“Höchstfrequenz“ „Bandbreite“ und „Dauer“.
45 *M. ravelobensis* 6 *M. myoxinus* 63 *M. murinus*
Individuen, die nicht im „eigenen Cluster“ liegen.

### 3.3.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen

In Abbildung 29 sind durchschnittliche Minimalfrequenz, Höchstfrequenz und Dauer der Chevron-Tsäks gegen die Rumpflänge aufgetragen (vgl. Methoden 2.3.2.2.). Damit kann der Einfluß von Körpermerkmalen auf die Rufstruktur untersucht werden.

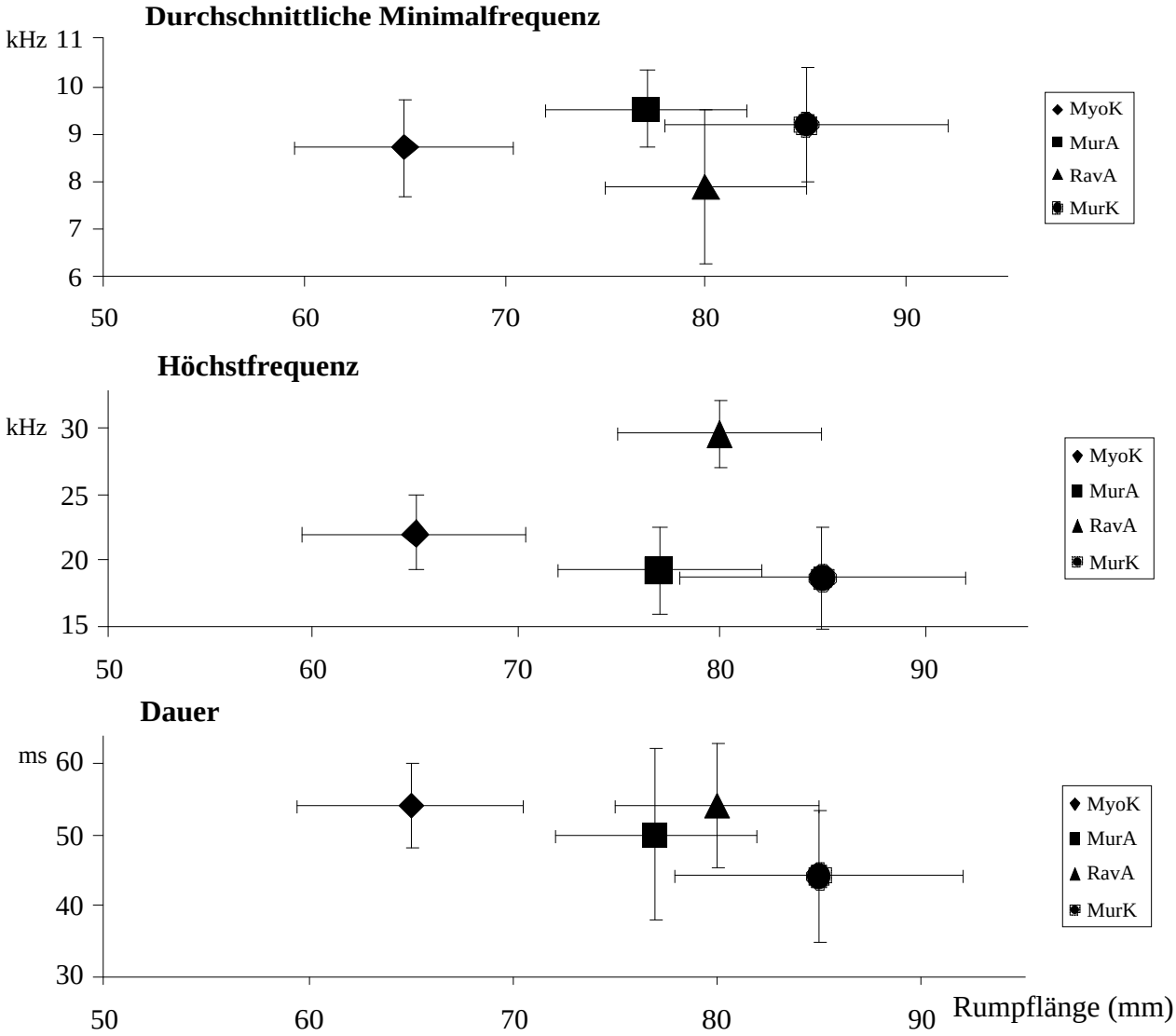


Abb. 29: Darstellung der Korrelation zwischen Rumpflänge und Strukturmerkmale der Chevron-Tsäks von vier Mausmakipopulationen.
Auf der X-Achse sind die Rumpflängen mit Mittelwert und Standardabweichung aufgetragen, auf der Y-Achse die Mittelwerte und Standardabweichungen der Lautmerkmale.
MyoK: *M. myoxinus* (n=16); MurA: *M. murinus* von Ampijoroa (n=31);
RavA: *M. ravelobensis* (n=47); MurK: *M. murinus* von Kirindy (n=37)

Es war kein deutlicher Zusammenhang zwischen Körpermerkmalen und Lautmerkmalen zu erkennen. *Microcebus myoxinus* zeigte im Vergleich zu den anderen Arten in den Merkmalen seiner Chevron-Tsäks keine Abweichung, die durch die Unterschiede in seinen Körpermerkmalen erklärt werden könnte.

### 3.3.3. Untersuchung des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Rufstruktur der Chevron-Tsäks

**Analyse des Einflusses des Kontextes auf die Struktur der Chevron-Tsäks**

In Tabelle 23 sind die Merkmale der Chevron-Tsäks getrennt nach Verhaltenskontext dargestellt. Um zu testen, ob die Chevron-Tsäks anhand ihrer akustischen Struktur dem richtigen Verhaltenskontext zugeordnet werden können, wurden Cluster- und Diskriminanzanalysen durchgeführt. Entsprechend den Ergebnissen einer Clusteranalyse mit den Merkmalen durchschnittliche Minimalfrequenz, Höchstfrequenz, Bandbreite und Dauer konnte keine deutliche Zuordnung zu den Verhaltenskontexten gefunden werden. Eine Diskriminanzanalyse über alle Arten und alle Kontexte mit den Merkmalen der Chevron-Tsäks ergab, daß hier eine korrekte Zuordnung zu den verschiedenen Kontexten 46% betrug (Tab. 22). Bei einer Analyse der einzelnen Populationen getrennt voneinander verbesserte sich die korrekte Zuordnung bei allen zumindest geringfügig (*M. murinus* von Ampijoroa: 54%; *M. ravelobensis*: 87%; *M. murinus* von Kirindy: 47%; *M. myoxinus:* 69%; vgl. Anhang 3, Tab. 53). Durch die Tatsache, daß in diese Analyse teilweise verschiedene Individuen in die verschiedenen Verhaltenskontexte eingingen, sollte das Ergebnis der Diskriminanzanalyse nur als ein Hinweis angesehen werden, daß sich die Kontexte voneinander unterscheiden könnten.

Tab. 22: Kontextspezifische Klassifizierung der Laute durch die Merkmale der Chevron-Tsäks über alle Populationen

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | Angriff | Verteidigung | Verteidigung Schlafplatz | Paarungs-kontext |
|---|---|---|---|---|---|
| Angriff | 38 | **23** | 26 | 11 | 0 |
| Verteidigung | 74 | 19 | **64** | 4 | 0 |
| Verteidigung Schlafplatz | 38 | 14 | 9 | **14** | 0 |
| Paarungskontext | 0 | 10 | 24 | 0 | **0** |
| Gesamt | **46** | 66 | 123 | 29 | 0 |

Die Diskriminanzanalyse wählte aus den Merkmalen „durchschnittliche Minimalfrequenz“, „Höchstfrequenz“„Bandbreite“ und „Dauer“ das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘$\Lambda$=0,7933; $F_{3,226}$=19,63; p<0,0001) aus.

Da nicht von mehreren Individuen Laute in allen Verhaltenskontexten erhalten wurden, ist kein statistisches Verfahren möglich, welches die einzelnen Kontexte direkt miteinander vergleichen kann. Abbildung 30 gibt jedoch einen Überblick, wie die einzelnen Verhaltenskontexte anhand ihrer Merkmale voneinander abwichen und welche Tendenzen sich in den Merkmalen von Kontext zu Kontext ergaben. In der Abbildung wurden jeweils die Mittelwerte für das Merkmal für die jeweilige Population angegeben (Werte und Stichprobengrößen sind Tabelle 23 zu entnehmen).

Bei der durchschnittlichen **Minimalfrequenz** stieg bei den Arten *M. murinus* und *M. ravelobensis* die Frequenz vom Schlafplatzkontext über Angriff und Verteidigung zum Paarungskontext an. Nur bei *M. myoxinus* zeigte sich ein gegenteiliger Trend. Bei der **Höchstfrequenz** und der **Bandbreite** stiegen bei allen untersuchten Populationen die Werte vom Schlafplatzkontext über Angriff und Verteidigung zum Paarungskontext an. Bei der **Dauer** der Chevron-Tsäks konnten dagegen von mir keine einheitlichen deutlichen Trends bei allen Populationen beobachtet werden.

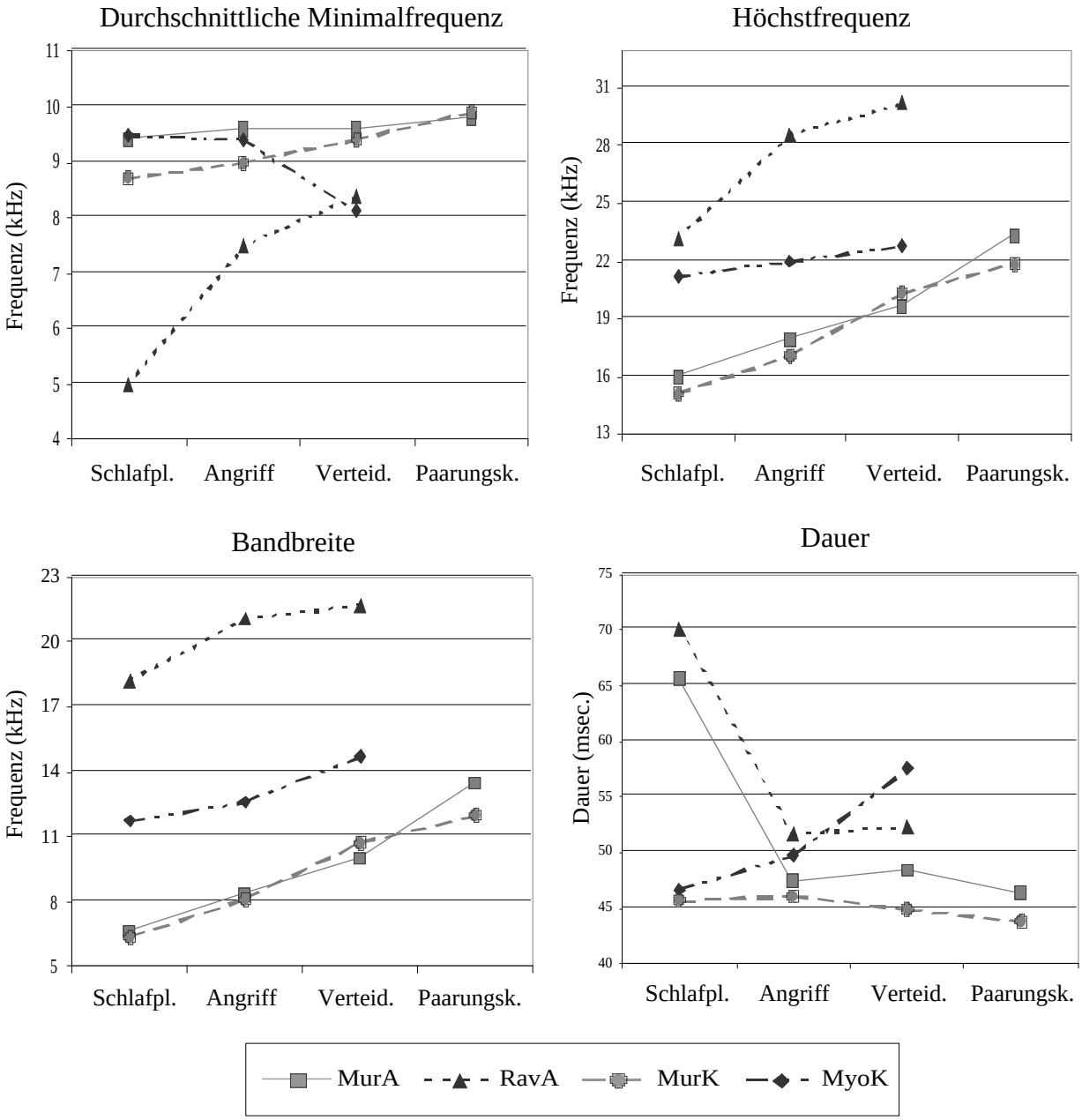


Abb. 30: Einfluß des Verhaltenskontextes auf die Lautstruktur.
In jeder Abbildung ist von den Individuen der vier Populationen (MurA: *M. murinus* von Ampijoroa; RavA: *M. ravelobensis*; MurK: *M. murinus* von Kirindy; MyoK: *M. myoxinus*) der Mittelwert des jeweilige Lautmerkmals gegen den entsprechenden Verhaltenskontext (Schlafplatz, Angriff, Verteidigung und Paarungskontext) aufgetragen. Stichprobengrößen sind Tab. 23 zu entnehmen.

Paarweise Vergleiche zwischen den verschiedenen Verhaltenskontexten mit gepaarten Stichproben bestätigten die Tendenzen, die in der Abbildung 30 deutlich werden. Die Ergebnisse im Detail sind im Anhang 3 (Tab. 54) zu finden, hier wird eine Zusammenfassung gegeben (vgl. Methoden 2.3.2.3.).

Bei der **durchschnittlichen Minimalfrequenz** fanden sich nur signifikante Unterschiede beim Vergleich von Schlafplatzkontext mit dem Paarungskontext. Hierbei zeigten sich höhere durchschnittliche Minimalfrequenzen beim Paarungskontext (Vorzeichentest; n=12; $p<0,05$).

Signifikante Unterschiede in der **Höchstfrequenz** waren dagegen bei vielen Paarvergleichen vorhanden. Der Verhaltenskontext Schlafplatz zeigte niedrigere Werte als der Kontext Angriff (Vorzeichentest; n=20; $p<0,05$), niedrigere Werte als der Kontext Verteidigung (Vorzeichentest; n=15; $p<0,05$) und niedrigere Werte als der Paarungskontext (Vorzeichentest; n=12; $p<0,001$). Der Verhaltenskontext Angriff seinerseits zeigte niedrigere Höchstfrequenzen im Vergleich zum Paarungskontext (Vorzeichentest; n=20; $p<0,01$) und tendenziell niedrigere Werte im Vergleich mit dem Kontext Verteidigung (bei 12 Individuen hatten die Angriffs-Höchstfrequenzen einen höheren Wert, bei 23 Individuen hatten die Verteidigungs-Höchstfrequenzen einen höheren Wert; Vorzeichentest; n=35; $0,1>p>0,05$).

Beim Merkmal **Bandbreite** ergaben sich bei fast allen Verhaltenskontext-Paarvergleichen signifikante Unterschiede. Die Laute im Schlafplatzkontext besaßen geringere Werte in der Bandbreite als die Chevron-Laute beim Angriff (Vorzeichentest; n=18; $p<0,05$), als die bei der Verteidigung (Vorzeichentest; n=20; $p<0,001$) und als die vom Paarungskontext (Vorzeichentest; n=11; $p<0,05$). Der Verhaltenskontext Angriff seinerseits zeigte niedrigere Bandbreiten im Vergleich zum Paarungskontext (Vorzeichentest; n=21; $p<0,01$) und tendenziell niedrigere Werte im Vergleich zum Kontext Verteidigung (bei 13 Individuen hatten die Angriffs-Bandbreiten einen höheren Wert, bei 22 Individuen hatten die Verteidigungs-Bandbreiten einen höheren Wert; Vorzeichentest; n=35; n.s.).

Beim Merkmal **Dauer** der Chevron-Tsäks konnten dagegen, außer beim Vergleich von Verteidigungskontext mit Schlafplatzkontext (Vorzeichentest; n=15; x=3; $p<0,05$) keine einheitlichen Tendenzen gefunden werden.

Zusammenfassend läßt sich die Auswirkung des Kontextes auf die Struktur der Chevron-Tsäks bei allen Populationen folgendermaßen formulieren:
Sowohl Höchstfrequenz als auch Bandbreite steigen vom Schlafplatzkontext zu Angriffskontext zu Verteidigungskontext zu Paarungskontext an.

**Verteidigung Schlafplatz < Angriff < Verteidigung < Paarungskontext**

Der Verhaltenskontext hat somit einen entscheidenden Einfluß auf die Struktur der Chevron-Tsäks und muß daher bei Analysen mit betrachtet werden.

Tab. 23: Akustische Charakterisierung der Chevron-Tsäks getrennt nach Verhaltenskontext

| Kontext | Merkmale | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | ***M. murinus*** | ***M. ravelobensis*** | ***M. murinus*** | ***M. myoxinus*** |
| Angriff | | (n = 22) | (n = 13) | (n = 16) | (n = 9) |
| | d. Minimalfrq. (kHz) | 9,6 ± 0,8<br>9,7 (8-11) | 7,5 ± 1,5<br>7,4 (4-10) | 9,0 ± 1,1<br>9,1 (7-12) | 9,4 ± 1,4<br>9,1 (7-12) |
| | Höchstfrq. (kHz) | 17,9 ± 3,1<br>16,9 (14- 25) | 28,6 ± 2,9<br>27,6 (24-34) | 17,1 ± 2,5<br>16,7 (12-22) | 22,0 ± 2,3<br>21,6 (18-25) |
| | Bandbreite (kHz) | 8,3 ± 3,1<br>8,0 (4,4-15,2) | 21,1 ± 2,4<br>21,2 (18-25) | 8,1 ± 2,3<br>7,7 (5-13) | 12,6 ± 2,7<br>12,5 (8-17) |
| | Dauer (ms) | 47,4 ± 9,9<br>47,7 (31-69) | 51,6 ± 6,5<br>53,7 (41-60) | 46,1 ± 17,0<br>41,5 (33-102) | 49,7 ± 3,8<br>49,0 (45-56) |
| Verteidi-gung | | (n = 19) | (n = 38) | (n = 16) | (n = 14) |
| | d. Minimalfrq. (kHz)) | 9,6 ± 1,0<br>9,8 (8-11) | 8,4 ± 1,5<br>8,5 (6-12) | 9,4 ± 1,8<br>9,6 (6-13) | 8,1 ± 1,2<br>7,9 (5-11) |
| | Höchstfrq. (kHz) | 19,7 ± 3,3<br>18,9 (15-25) | 30,2 ± 2,1<br>29,6 (26-35) | 20,3 ± 3,8<br>20,7 (13-26) | 22,8 ± 2,8<br>22,9 (18-28) |
| | Bandbreite (kHz) | 10,0 ± 3,2<br>9,6 (5-15) | 21,7 ± 2,2<br>21,7 (17-26) | 10,7 ± 2,7<br>10,8 (6-16) | 14,7 ± 2,9<br>15,2 (10-20) |
| | Dauer (ms) | 48,4 ± 13,2<br>44,5 (32-90) | 52,4 ± 8,5<br>52,0 (35-77) | 44,8 ± 9,6<br>43,5 (33-73) | 57,5 ± 7,2<br>59,0 (42-68) |
| Schlafplatz | | (n = 8) | (n = 1) | (n = 19) | (n = 9) |
| | d. Minimalfrq. (kHz) | 9,4 ± 1,2<br>9,1 (8-12) | 5,0 | 8,7 ± 1,0<br>8,6 (7-10) | 9,5 ± 1,0<br>9,7 (7-11) |
| | Höchstfrq. (kHz) | 16,0 ± 2,5<br>15,6 (13-19) | 23,2 | 15,1 ± 2,3<br>14,8 (12-21) | 21,2 ± 1,8<br>21,6 (18-24) |
| | Bandbreite (kHz) | 6,6 ± 2,3<br>6,0 (4-10) | 18,2 | 6,4 ± 1,8<br>6,0 (4-12) | 11,7 ± 2,5<br>11,9 (8-15) |
| | Dauer (ms) | 65,6 ± 35,3<br>56,5 (27-131) | 70,0 | 45,7 ± 8,8<br>44,0 (36-70) | 46,7 ± 8,0<br>46,0 (37-62) |
| Paarung | | (n = 13) | - | (n = 21) | - |
| | d. Minimalfrq. (kHz) | 9,8 ± 0,6<br>10,0 (9-11) | | 9,9 ± 1,3<br>9,5 (8-12) | |
| | Höchstfrq. (kHz)) | 23,3 ± 3,3<br>24,1 (16-27) | | 21,9 ± 3,2<br>22,6 (15-26) | |
| | Bandbreite (kHz) | 13,5 ± 3,5<br>15,2 (6-18) | | 12,0 ± 3,4<br>12,9 (6-17) | |
| | Dauer (ms) | 46,3 ± 6,1<br>45,2 (38-60) | | 43,8 ± 8,9<br>42,0 (32-68) | |

Mittelwert ± Standardabweichung;
Median (Min-Max);
d.: durchschnittliche;

**Analyse zur möglichen Trennung der verschiedenen Populationen unter Berücksichtigung der verschiedenen Verhaltenskontexte**

Im Anhang 3 (Tab. 55 bis 64) sind die Daten getrennt nach Verhaltenskontext angegeben, im Anhang 3 (Tab. 51 & 52) finden sich die Daten, die ohne Trennung vorliegen. In Tabelle 23 sind die Merkmale der Chevron-Tsäks getrennt nach Verhaltenskontext für die einzelnen Populationen angegeben. Generell ließen sich die einzelnen Populationen durch die gleichen Merkmale trennen, wie dies auch beim Zusammenfassen aller Verhaltenskontexte der Fall war (vgl. Abschnitt 3.3.1.). Daher wurde hier nicht nochmals in allen Einzelheiten darauf eingegangen, sondern nur Unterschiede in der Güte der Trennung aufgezeichnet.

Eine Unterscheidung der beiden Arten in **Ampijoroa** blieb bei getrennter Bearbeitung der Verhaltenskontexte in vergleichbarer Weise gut. Eine Diskriminanzanalyse ergab bei Zusammenfassung der Verhaltenskontexte eine korrekte Zuordnung von 99%. Beim Angriff betrug die korrekte Zuordnung der Individuen 97%, bei der Verteidigung 100% (Anhang 3, Tab. 57 & 60). Diese gute Trennung der Arten beruhte auf der wesentlich höheren Bandbreite der Chevron-Tsäks bei *M. ravelobensis* im Vergleich zu *M. murinus* (Anhang 3, Tab. 55, 56, 58 & 59). Im Schlafplatzkontext und Paarungskontext waren nicht genug Daten von *M. ravelobensis* für eine Analyse vorhanden.

Bei den beiden Arten in **Kirindy** wurden bei Zusammenfassung der Verhaltenskontexte die Individuen nur zu 81% der richtigen Art zugewiesen. Die korrekte Zugehörigkeit verbesserte sich, als die Verhaltenskontexte getrennt voneinander untersucht wurden. Beim Angriff konnten die Individuen anhand ihrer Chevron-Tsäks zu 88%, bei der Verteidigung zu 87% und beim Verhaltenskontext Schlafplatz zu 89% der richtigen Art zugeordnet werden (Anhang 3, Tab. 57, 60 & 63). Während bei Angriff und Schlafplatzkontext die größere Höchstfrequenz bei *M. myoxinus* die Trennung der Arten ermöglichte, war es bei der Verteidigung die größere Dauer der Chevron-Tsäks bei *M. myoxinus* (Anhang 3, Tab. 55, 56, 58, 59, 61 & 62). Die Bandbreite besaß bei *M. myoxinus* im Vergleich zu *M. murinus* unabhängig vom Kontext immer signifikant größere Werte.

Die Individuen der beiden ***M. murinus*** **Populationen** konnten weder über alle Verhaltenskontexte hinweg noch bei getrennter Betrachtung der Kontexte anhand ihrer Struktur der Chevron-Tsäks unterschieden werden (Anhang 3, Tab. 55 bis 64).

Die Individuen der beiden **roten Arten** *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* wurden bei zusammengefaßten Daten zu 98% der richtigen Art zugewiesen. Getrennt nach Verhaltens-kontexten war eine vergleichbar gute Trennung der Arten vorhanden. Beim Angriffskontext betrug der Wert 96%, beim Verteidigungskontext 98% (Anhang 3, Tab. 57 & 60). Diese Trennung wurde durch die höheren Werte bei Höchstfrequenz und Bandbreite bei *M. ravelobensis* im Vergleich zu *M. myoxinus* ermöglicht (Anhang 3, Tab. 55, 56, 58 & 59).

Beim Vergleich **aller Arten** getrennt nach Verhaltenskontext zeigte sich eine vergleichbar gute korrekte Zuordnung der Individuen zur eigenen Art wie bei den zusammengefaßten Daten. Die korrekte Zuordnung ohne Trennung der Verhaltenskontexte betrug 86%, bei den Verhaltenskontexten Angriff und Verteidigung waren es 85% (Anhang 3, Tab. 57 & 60).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei der Analyse getrennt nach Verhaltenskontext die Zuordnung der Laute zu den einzelnen Arten teilweise verbessert war. Die sympatrischen Arten wurden zumindest in Ampijoroa anhand der Chevron-Tsäks gut voneinander getrennt, in Kirindy wurden bei Berücksichtigung der Verhaltenskontexte ebenfalls korrekte Zugehörigkeiten von über 87% erreicht.

Auffallend waren die unabhängig vom Verhaltenskontext größeren Werte für die Höchstfrequenz und Bandbreite bei *M. ravelobensis* im Vergleich zu den anderen Arten in den Verhaltenskontexten Angriff und Verteidigung. Bemerkenswert war die erhöhte Höchstfrequenz und Bandbreite der Chevron-Tsäks bei *M. murinus* Männchen von beiden Populationen im Paarungskontext (der bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* nicht aufgezeichnet werden konnte). In Ampijoroa erreichten die Höchstfrequenzen von *M. murinus* Werte, die auch bei *M. ravelobensis* auftraten. Doch war die Bandbreite durch die geringere Minimalfrequenz bei *M. ravelobensis* weiterhin größer als die der Chevron-Tsäks von *M. murinus.* In Kirindy dagegen glichen die Chevron-Tsäks der *M. murinus* im Paarungskontext denen von *M. myoxinus.* Generell hatte der Verhaltenskontext einen deutlichen Einfluß auf die Struktur der Chevron-Tsäks.

### 3.3.4. Untersuchung der Variabilität der Chevron-Tsäks

**Vergleich der Variabilität der Laute eines Individuums**

Um zu untersuchen, ob ein Individuum stereotype Rufserien abgab, wurde für jedes Individuum der Variationskoeffizient errechnet (vgl. Methoden 2.3.2.4.). In Abbildung 31 sind die Mediane, Interquartilabstände und Spannweiten für die einzelnen Populationen und Merkmale der Chevron-Tsäks dargestellt.

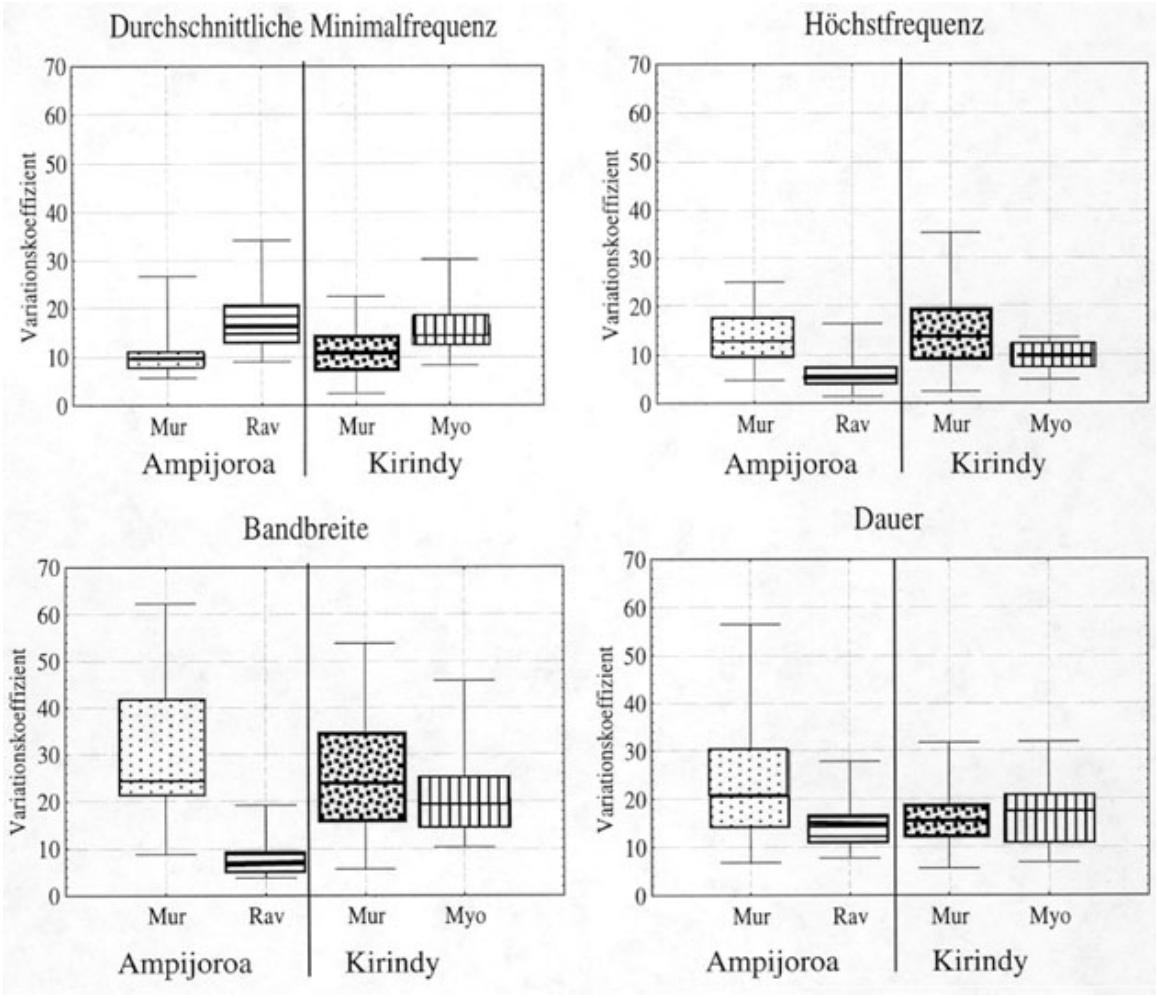


Abb. 31: Darstellung von Variationskoeffizienten der einzelnen Individuen für die einzelnen Merkmale der Chevron-Tsäks (Mur: *M. murinus*; Rav: *M. ravelobensis*; Myo: *M. myoxinus*).
Stichprobengrößen: *M. murinus* von Ampijoroa: n=31; *M. ravelobensis*: n=47;
*M. murinus* von Kirindy: n=37; *M. myoxinus*: n=16;

Beim Vergleich der verschiedenen Variationskoeffizienten der verschiedenen Populationen wurde ein Unterschied in den Frequenzmerkmalen zwischen den Populationen gefunden (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=131; $H>14,9$; $p<0,05$).

Beim paarweisen Vergleich zeigten sich Unterschiede in allen Frequenzmerkmalen zwischen den beiden Arten in Ampijoroa. Die Individuen von *M. ravelobensis* hatten eine höhere Variabilität in der durchschnittlichen Minimalfrequenz, dagegen waren die Höchstfrequenzen und Bandbreiten der Individuen von *M. murinus* variabler als die von *M. ravelobensis* (Mann-Whitney-U-Test: $Z>3,8$; $p<0,01$). In Kirindy wurde zwischen beiden Arten nur in der durchschnittlichen Minimalfrequenz ein Unterschied in der Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums festgestellt, dabei zeigte *M. myoxinus* eine höhere Variabilität (Mann-Whitney-U-Test: $Z>3,0$; $p<0,05$). Bei den beiden *M. murinus* Populationen der beiden Gebiete konnten keine Unterschiede in der Variabilität gefunden werden. Beim Vergleich der beiden roten Arten der Westküste traten Unterschiede auf, wobei *M. ravelobensis* eine geringere Variabilität in der Höchstfrequenz und der Bandbreite der Tsäk-Laute aufwies (Mann-Whitney-U-Test: $Z>3,8$; $p<0,01$).

**Vergleich der Variabilität der Laute abhängig vom Verhaltenskontext**

Zwischen den verschiedenen Kontexten waren kaum Unterschiede in der Variabilität zu erkennen. Die Analyse gab nur bei der durchschnittlichen Minimalfrequenz und der Bandbreite ein signifikantes Ergebnis (Kruskal-Wallis-ANOVA: $N=219$; $H>14,7$; $P<0,05$). Beim Verteidigungskontext war die durchschnittliche Minimalfrequenz variabler als beim Angriff, dem Schlafplatzkontext und dem Paarungskontext (Mann-Whitney-U-Test: $Z>2,8$; $p<0,05$). Die Bandbreite dagegen war im Verteidigungskontext etwas stereotyper im Vergleich zu den Kontexten Angriff und Schlafplatz (Mann-Whitney-U-Test: $Z>3,3$; $p<0,05$). Bedingt durch die sehr geringen Unterschiede zwischen den Kontexten zeigte sich bei Betrachtung der Populationen getrennt nach Verhaltenskontext der gleiche Trend wie bei zusammengefaßten Kontexten. Daher wurde nicht näher darauf eingegangen.

**Variabilität zwischen den Individuen einer Population**

Um zu überprüfen, ob die Individuen einer Population in den Chevron-Tsäk Merkmalen größere Variabilität besaßen als die Individuen einer anderen Population, wurde der Levene-Test durchgeführt (vgl. Methoden 2.3.2.4.). In Abbildung 32 sind die Variationskoeffizienten, gebildet über die Laute aller Individuen, dargestellt. Dabei schien *M. ravelobensis* einen scheinbar gegenläufigen Verlauf zu den anderen Populationen aufzuweisen. Der Levene-Test ergab für das Merkmal durchschnittliche Minimalfrequenz eine Varianzheterogenität für die verschiedenen Populationen (Levene-Test: $F=4,7$; $p<0,05$). Die Individuen von *M. ravelobensis* zeigten eine größere Variabilität als die Individuen von *M. murinus* von Ampijoroa. Der große Variationskoeffizient in der Bandbreite bei den *M. murinus* Populationen wird durch einige Individuen mit Extremwerten hervorgerufen, der Levene-Test ergab eine Varianzhomogenität für alle untersuchten Populationen in diesem Merkmal (Levene-Test; $F=1,6$; n.s.). Auch in den Merkmalen Höchstfrequenz und Dauer war der Levene-Test nicht signifikant (Levene-Test; $F<2,8$; n.s.).

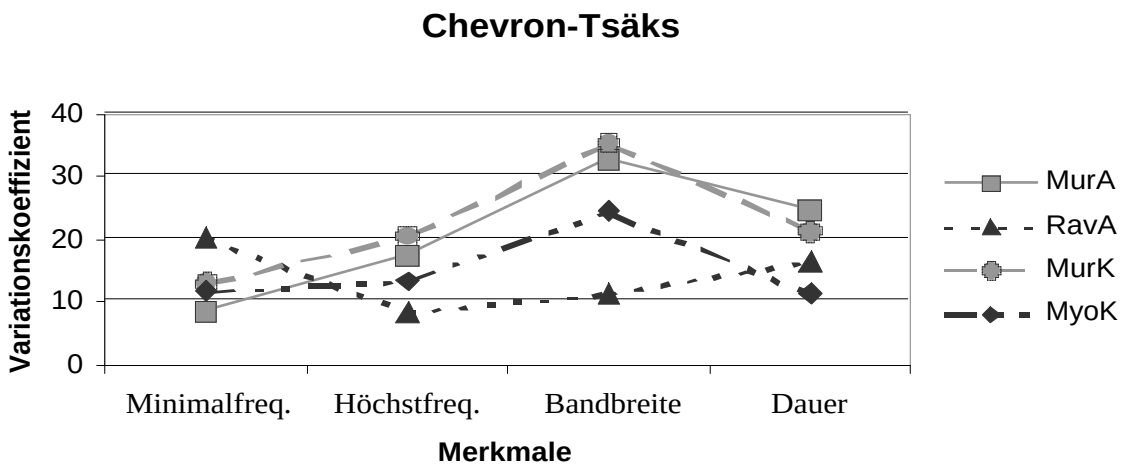


Abb. 32: Variationskoeffizienten der einzelnen Populationen getrennt dargestellt für jedes Merkmal der Chevron-Tsäks.
MurA: *M. murinus* von Ampijoroa; RavA: *M. ravelobensis*;
MurK: *M. murinus* von Kirindy; MyoK: *M. myoxinus.*

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß *M. ravelobensis* in seinen durchschnittlichen Minimalfrequenzen variabler war als die anderen Populationen. Diese große Variabilität zeigte sich sowohl innerhalb eines Individuums, als auch zwischen den Individuen der *M. ravelobensis* Population. Dagegen waren die Chevron-Tsäks in den Merkmalen Höchstfrequenz und Bandbreite innerhalb der *M. ravelobensis* Individuen sehr stereotyp. *Microcebus myoxinus* nahm in Bezug zur Variabilität der Chevron-Tsäks meist eine „Zwischenstellung" zwischen *M. ravelobensis* und *M. murinus* ein. Der Verhaltenskontext Verteidigung zeigte sich geringfügig abweichend in seiner Variabilität im Merkmal durchschnittliche Minimalfrequenz und Bandbreite von den anderen Verhaltenskontexten.

## 3.4. Pfiffartige Laute

### 3.4.1. Charakterisierung der pfiffartigen Laute

**Pfiffe** machten bei allen Populationen einen großen Anteil an den Serien aus (*M. murinus* von Ampijoroa: 72%, *M. ravelobensis*: 54%; *M. murinus* von Kirindy: 49%; *M. myoxinus*: 83%). **Absteigende Zips** traten bei *M. ravelobensis* immerhin bei ca. 32% der Laute auf (bei *M. murinus* und *M. myoxinus* sind es ca. 3%). **KFM-Laute** dagegen bestimmten zu ca. 37% das Bild von pfiffartigen Lauten bei *M. murinus* von Kirindy (*M. murinus* von Ampijoroa: 8%; *M. ravelobensis*: 12%; *M. myoxinus*: 0%). Da diese beiden letzt genannten Variationen der pfiffartigen Laute eine andere Struktur als die rein konstantfrequenten Pfiffe besitzen und aus der Literatur bekannt ist, daß das Vorkommen oder nicht Vorkommen von Frequenzmodulationen oft anders wahrgenommen wird, wurde auf diese drei Variationen (Pfiffe, absteigende Zips und KFM-Laute) genauer eingegangen. **Aufsteigende Zips** wurden mit in die Analysen integriert, da insbesondere der Gegensatz der Richtung der Frequenzänderung bei den sympatrischen Arten in Ampijoroa beachtet werden sollte (rein absteigende Modulationen vermehrt bei *M. ravelobensis*, rein aufsteigende Modulationen vermehrt bei *M. murinus* von Ampijoroa).

#### 3.4.1.1. Pfiffe

Pfiffe sind konstantfrequente Laute (Methodenteil 2.2.3.4.2.) und machten bei allen Arten den größten Anteil in den pfiffartigen Serien aus. Im Anhang 4 (Tab. 65) finden sich die Angaben zu den einzelnen Individuen mit Information zu den analysierten Lauten pro Individuum. Eine detaillierte Auflistung der Werte getrennt nach Geschlecht findet sich im Anhang 4 (Tab. 66). Signifikante Unterschiede zwischen den Geschlechtern fanden sich nur bei der *M. murinus* Population von Kirindy. Hier hatten die Weibchen längere Abstände zwischen den Pfiffen als die Männchen (Anhang 4, Tab. 66). In Abbildung 33 sind repräsentative Sonagramme von Pfiffen der vier Populationen dargestellt. In Tabelle 24 sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der Merkmale der Pfiffe für die einzelnen Populationen zusammengefaßt. In Abbildung 34 sind die Merkmale anhand Box-Plots (Mediane, Interquartilabstände und Spannweite) verdeutlicht. Bei den folgenden statistischen Analysen wurde *M. myoxinus* nicht berücksichtigt, da die Werte auf nur zwei Individuen zurückgehen.

Eine Analyse ergab für die Merkmale Intervall und Dauer hochsignifikante Ergebnisse (Kruskal-Wallis-ANOVA; $N=75$; $H>21,2$; $p<0,001$). Bei der genesteten Varianzanalyse konnten ebenfalls in diesen beiden Merkmale signifikante Unterschiede gefunden werden (nested ANOVA; $FG=5011$; $F>5,4$; $p<0,05$). Die Ergebnisse aller Tests zeigten, daß *M. murinus* von Kirindy signifikant längere Intervallabstände besaß als *M. murinus* von Ampijoroa (Tab. 25). Im Merkmal Dauer waren höchstens auf signifikantem Niveau Unterschiede zwischen den Populationen vorhanden. Eine genestete Varianzanalyse mit den Pfiffen von *M. myoxinus* und *M. murinus* von Kirindy ergab ein hochsignifikantes Ergebnis im Merkmal durchschnittliche Frequenz (nested ANOVA; $FG=2235$; $F=14,7$; $p<0,01$). Dieses Ergebnis sollte als „Tendenz“ betrachtet werden, da bei *M. myoxinus* nur zwei Individuen in die Analyse eingingen.

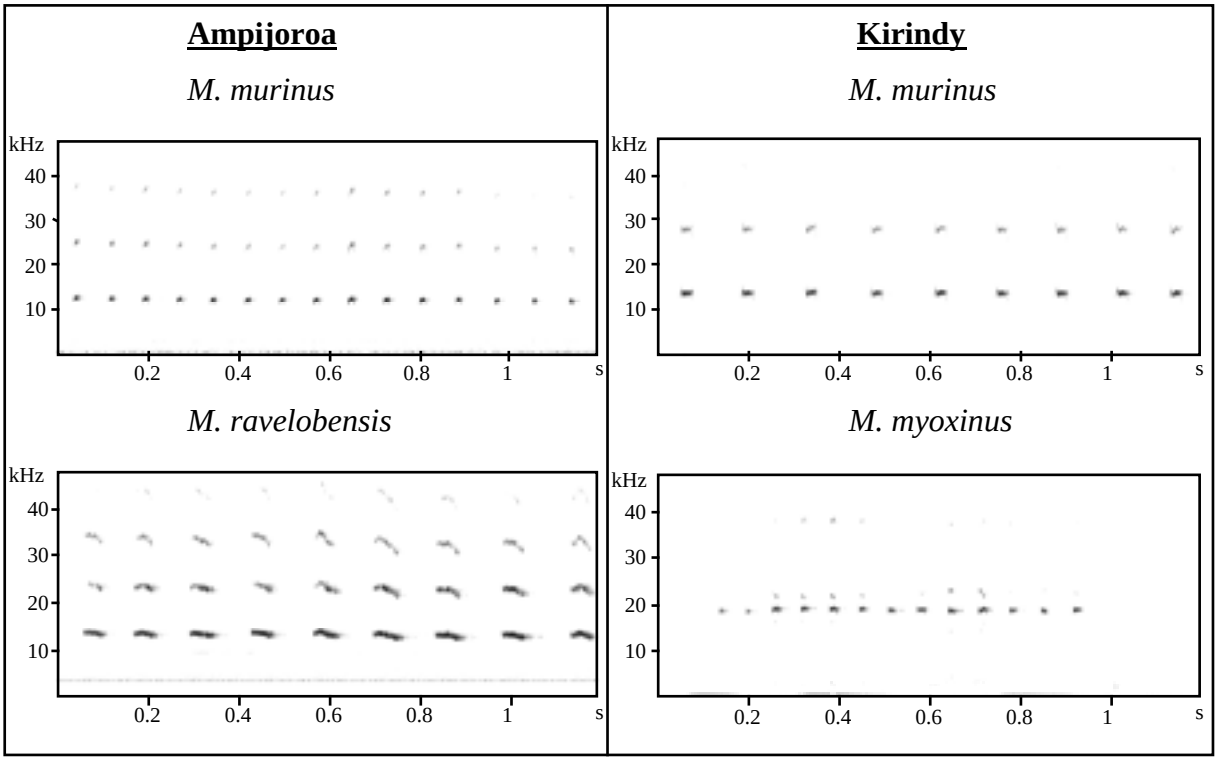


Abb. 33: Repräsentative Sonagramme von Pfiffen der vier Populationen

Tab. 24: Charakterisierung der Pfiffe

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n = 11) | *M. ravelobensis* (n = 38) | *M. murinus* (n = 24) | *M. myoxinus* (n = 2) |
| durch. Frequenz (kHz) | 13, 8 ± 2,7 | 16,0 ± 3,3 | 14,6 ± 1,5 | 18,5 ± 0,6 |
| Dauer (ms) | 13,0 ± 3,1 | 28,8 ± 18,3 | 22,5 ± 8,7 | 20,0 ± 1,4 |
| Intervall (ms) | 60,2 ± 17,2 | 89,9 ± 57,2 | 124,0 ± 40,4 | 52,0 ± 1,4 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
durch.: durchschnittliche

Tab. 25: Unterschiede zwischen den Populationen in den Merkmalen der Pfiffe

| | *M. mur.* Ampijoroa-*M. rav.* Ampijoroa | *M. mur.* Ampijoroa-*M. mur.* Kirindy | *M. rav.* Ampijoroa-*M. mur.* Kirindy |
|---|---|---|---|
| Dauer | * | n.s. | n.s. |
| | -4,2 * | -2,0 * | 1,2 n.s. |
| | 5,4 n.s. | 9,3 * | 1,7 n.s. |
| Intervall | n.s. | ** | * |
| | -2,1 n.s. | -4,3 *** | -3,9 * |
| | 7,1 * | 18,9 *** | 0,3 n.s. |

Tukey HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
Mann-Whitney-U-Test; Z-Wert;
Genestete Varianzanalyse; F-Wert;
n.s. p>0,05; *0,01< p<0,05; ** 0,001<p<0,01; ***p<0,001;

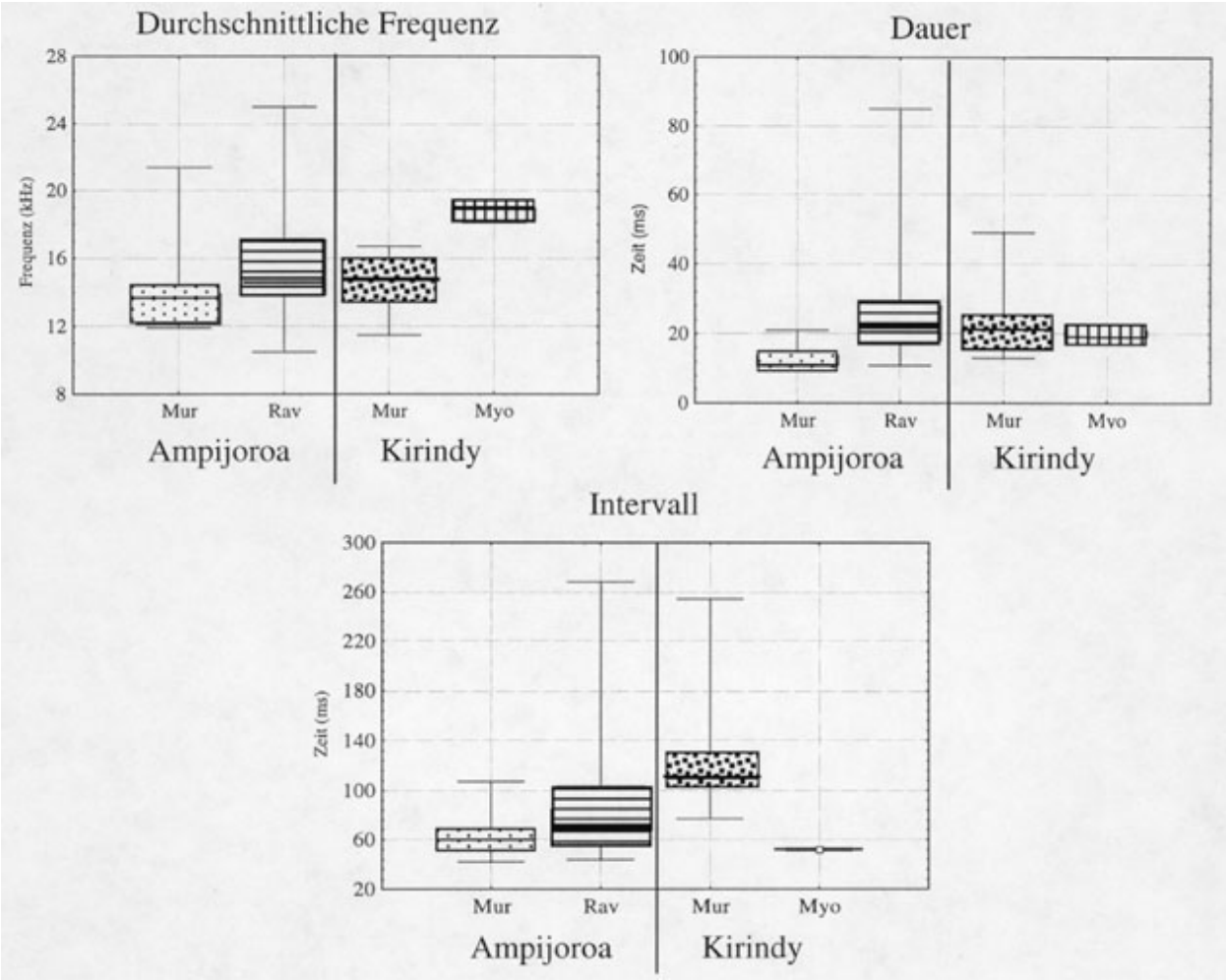


Abb. 34: Vergleich der Lautmerkmale von Pfiffen der vier Populationen.
Darstellung von Median, Interquartilabstand und Spannweite;
Mur: *M. murinus*; Rav: *M. ravelobensis*; Myo: *M. myoxinus;*
Stichprobengrößen: *M. murinus* Ampijoroa: n=11; *M. ravelobensis*: n=38;
*M. murinus* Kirindy: n=24; *M. myoxinus*: n= 2;

Da keine Korrelation zwischen den Zeitmerkmalen gefunden werden konnte (Spearman-Rang-Korrelation; $r_s$<0,48) gingen beide Merkmale in die folgende Diskriminanzanalyse ein. Die Pfiffe der Individuen der beiden Arten von Ampijoroa und *M. murinus* von Kirindy wurden zu 67% korrekt zugewiesen (Tab. 26). Fast alle Pfiffe der Individuen von *M. murinus* von Ampijoroa wurden *M. ravelobensis* zugeordnet, bei den Individuen von *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy dagegen erfolgte eine hohe korrekte Zuordnung zur eigenen Population. Bei der Kreuzvalidierung wurden allerdings keine Merkmale zur Diskriminanz gefunden. Bei einer hierarchischen Darstellung in einem Dendrogramm konnten ebenfalls keine populationsspezifischen Gruppen gefunden werden.

Tab. 26: Populationsspezifische Klassifizierung der Individuen durch Merkmale der Pfiffe

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* Ampijoroa | *M. ravelobensis* | *M. murinus* Kirindy |
|---|---|---|---|---|
| *M. murinus* Ampijoroa | 0 | **0** | 10 | 1 |
| *M. ravelobensis* | 84 | 0 | **32** | 6 |
| *M. murinus* Kirindy | 71 | 0 | 7 | **17** |
| Gesamt | **67** | 0 | 49 | 24 |

Die Diskriminanzanalyse wählte beide Merkmale „Intervall“ (Wilks‘$\Lambda$=0,821; $F_{2,7}$=7,70; p<0,0009) und „Dauer“ (Wilks‘$\Lambda$=0,58; $F_{4,138}$=10,7; p<0,0001) aus.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die sympatrischen Arten von Ampijoroa *M. murinus* und *M. ravelobensis* anhand ihrer Pfiffe nicht gut voneinander getrennt werden konnten. Die beiden *M. murinus* Populationen unterschieden sich dagegen signifikant in den Intervallabständen, wobei *M. murinus* von Kirindy längere Abstände zwischen ihren Pfiffen besaß als *M. murinus* von Ampijoroa.

### 3.4.1.2. Zips

Im Anhang 4 (Tab. 67) finden sich Angaben zu den Individuen mit Information zu den analysierten Lauten pro Individuum. Alle Daten getrennt nach Geschlecht sind im Anhang 4 (Tab. 68) aufgelistet. Bei den Zips wurden aufsteigende Zips und absteigende Zips unterschieden (Tabelle 27 und Tabelle 28).

Im folgenden werden Tabellen mit Mittelwerten und Standardabweichungen (Tab. 27 für absteigende Zips, Tab. 28 für aufsteigende Zips), repräsentative Sonagramme von absteigenden Zips (Abb. 35) und aufsteigenden Zips (Abb. 37) und Box-Plot-Darstellungen (Abb. 36 für absteigende Zips, Abb. 38 für aufsteigende Zips) angegeben.

Bei der ***M. murinus*** **Population von Ampijoroa** wurden von Männchen nur aufsteigende Zips, von Weibchen nur absteigende Zips erhalten. Die Rufe lagen bei Männchen in einem niedrigeren Frequenzbereich als bei Weibchen (Tabelle 27 & 28). Die Bandbreite war bei den Zips der Weibchen signifikant größer als bei denen der Männchen (Mann-Whintey-U-Test; $Z=-2,2$; $p<0,05$).

Bei ***M. ravelobensis*** wurden von beiden Geschlechtern fast nur absteigende Zips aufgezeichnet (Tab. 27). Da *M. ravelobensis* Individuen viele Zips in ihren pfiffartigen Serien verwendeten, lag von ihnen eine brauchbare Stichprobengröße (n=32) vor. Es waren keine signifikanten geschlechtsspezifischen Unterschiede vorhanden.

Bei den ***M. murinus*** **Individuen von Kirindy** wurden wie in Ampijoroa sowohl aufsteigende als auch absteigende Zips aufgenommen (Tab. 27 & 28). Dabei traten bei beiden Geschlechtern beide Formen der Zips auf und es konnten keine geschlechtsspezifischen Unterschiede gefunden werden. Bei den beiden ***M. myoxinus*** Individuen wurden nicht genug absteigende Zips für eine Analyse aufgezeichnet, aufsteigende Zips waren gar nicht in den Serien vorhanden.

Bei einer Kruskal-Wallis-Analyse konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen bei den **absteigenden Zips** gefunden werden (Kruskal-Wallis-ANOVA; $N=38$; $H<3,9$; n.s.). Auch bei der genesteten Varianzanalyse traten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Populationen auf (nested ANOVA; $FG=2443$; $F<2,1$; n.s.).

Tab. 27: Charakteristik der absteigenden Zips

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** |
|---|---|---|---|
| | *M. murinus* ♀ (n = 3) | *M. ravelobensis* (n = 32) | *M. murinus* (n = 3; 2♂, 1♀) |
| Anfangsfrequenz (kHz) | 19,9 ± 0,2 | 18,1 ± 2,8 | 16,7 ± 3,9 |
| Endfrequenz (kHz) | 15,5 ± 0,8 | 14,0 ± 3,0 | 11,9 ± 2,9 |
| Bandbreite (kHz) | 4,4 ± 0,7 | 4,1 ± 0,6 | 4,8 ± 1,0 |
| Dauer (ms) | 22,3 ± 10,5 | 20,0 ± 7,9 | 16,3 ± 6,6 |
| Intervall (ms) | 115 ± 56 | 74 ± 28 | 103 ± 6,2 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

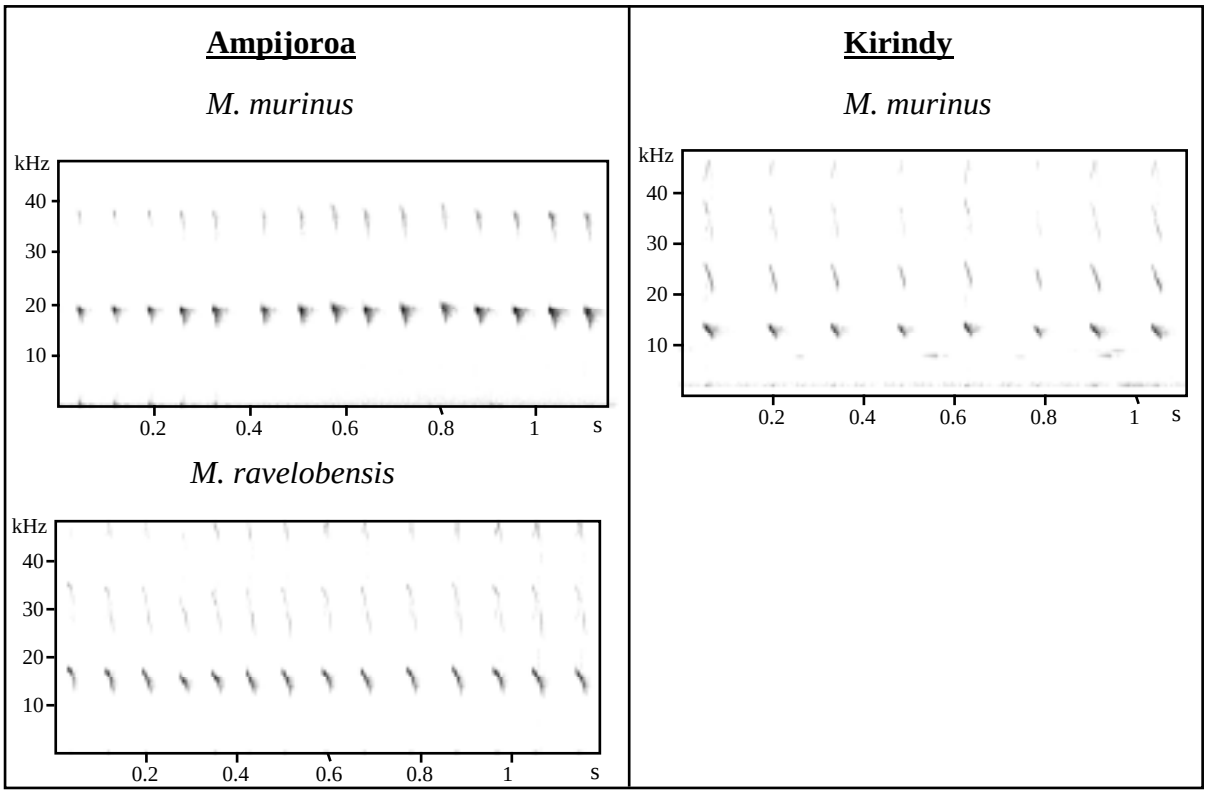


Abb. 35: Repräsentative Sonagramme von absteigenden Zips von drei Populationen

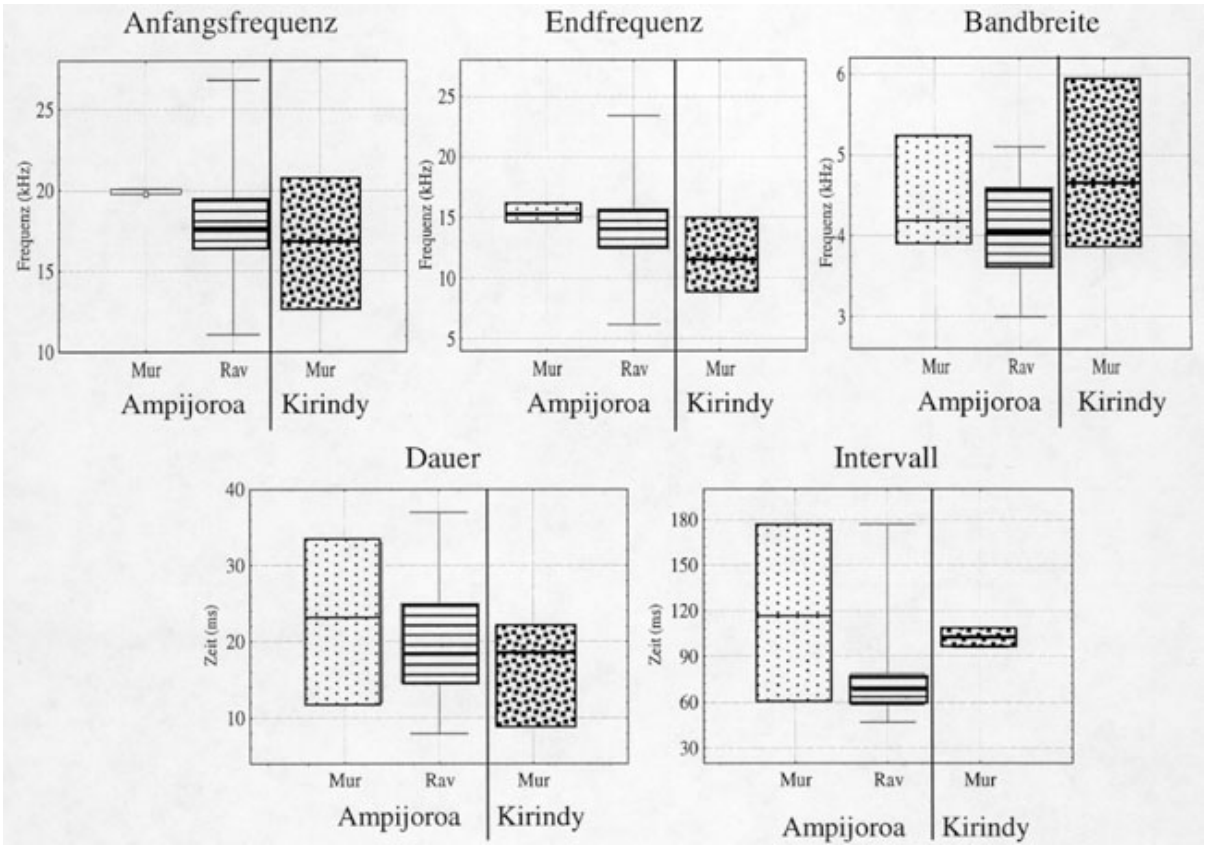


Abb. 36: Vergleich der Lautmerkmale von absteigenden Zips von drei Populationen
Darstellung von Median, Interquartilabstand und Spannweite; Mur: *M. murinus*; Rav: *M. ravelobensis*; Stichprobengrößen: *M. murinus* Ampijoroa: n=3; *M. ravelobensis*: n=32; *M. murinus* Kirindy: n=3.

Tab. 28: Charakteristik der aufsteigenden Zips von ***M. murinus***

| | **Ampijoroa** (n = 5♂) | **Kirindy** (n = 5; 3♂, 2♀) |
|---|---|---|
| Anfangsfrequenz (kHz) | 11,5 ± 1,5 | 12,9 ± 0,8 |
| Endfrequenz (kHz) | 14,5 ± 1,5 | 15,7 ± 0,7 |
| Bandbreite (kHz) | 2,9 ± 0,4 | 2,8 ± 0,3 |
| Dauer (ms.) | 16,4 ± 3,2 | 20,6 ± 8,9 |
| Intervall (ms.) | 53,4 ± 5,5 | 108,1 ± 13,2 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

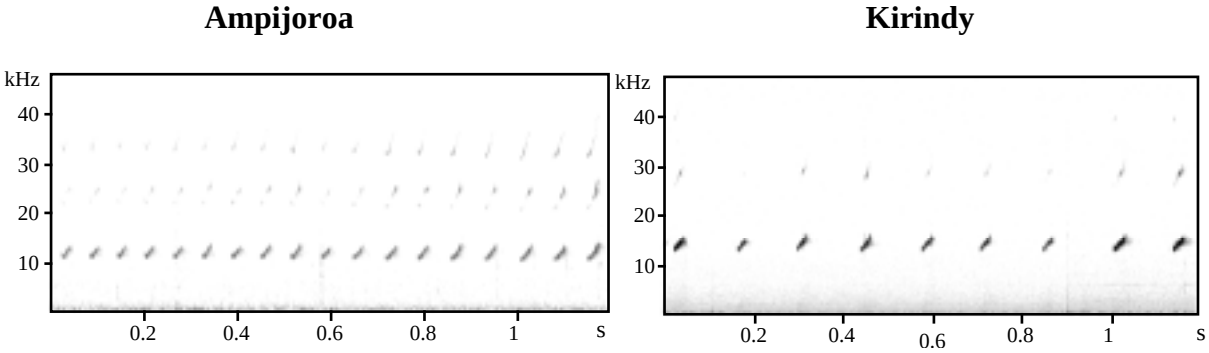


Abb. 37: Repräsentative Sonagramme von aufsteigenden Zips von ***M. murinus***

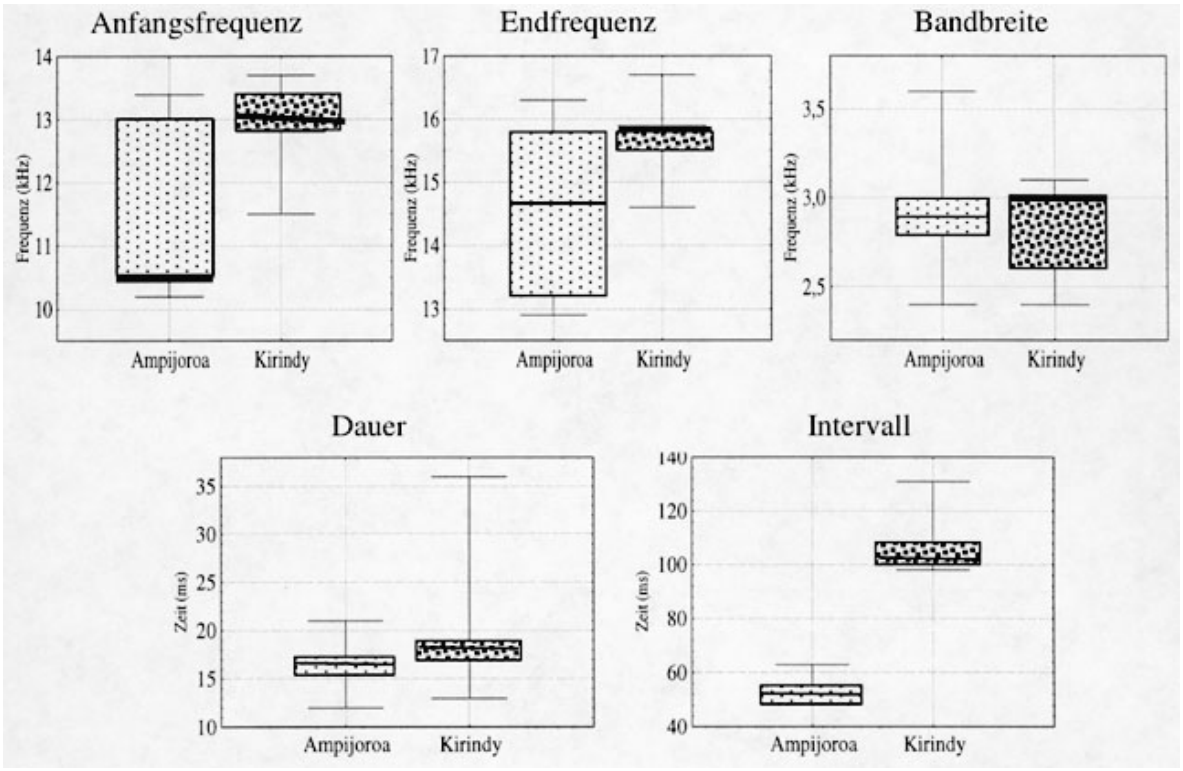


Abb. 38: Vergleich der Lautmerkmale von aufsteigende Zips von ***M. murinus.***
Darstellung von Median, Interquartilabstand und Spannweite.
Stichprobengrößen: *M. murinus* Ampijoroa: n=5; *M. murinus* Kirindy: n=5.

Die *M. murinus* Populationen unterschieden sich bei den **aufsteigenden Zips** in den Intervallabständen zwischen den Zips (Mann-Whitney-U-Test; Z=-2,6; p<0,01). *Microcebus murinus* von Kirindy hatte hochsignifikant größere Abstände zwischen den einzelnen aufsteigenden Zips als *M. murinus* von Ampijoroa. Dieser Unterschied wurde auch bei der genesteten Varianzanalyse gefunden (nested ANOVA; FG=529; F>4,5; p<0,05).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich mit den Strukturmerkmalen der **absteigenden Zips** weder eine eindeutige Trennung der Arten in Ampijoroa noch der verschiedenen *M. murinus* Populationen erreichen ließ.

Bei den **aufsteigenden Zips** konnten signifikante Unterschiede zwischen den *M. murinus* Populationen gefunden werden. Die Laute von *M. murinus* aus Kirindy besaßen längere Intervallabstände als die von *M. murinus* aus Ampijoroa.

### 3.4.1.3. KFM-Laute

Im Anhang 4 (Tab. 69) sind die einzelnen Individuen mit Angabe der analysierten Laute angegeben. KFM-Laute traten vor allem bei *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy auf. Von *M. myoxinus* wurden keine KFM-Laute aufgezeichnet. Unterschiede zwischen den Geschlechtern waren nur auf signifikantem Niveau bei *M. murinus* von Kirindy in der Endfrequenz vorhanden (Mann-Whitney-U-Test: $Z=2,7$; $p<0,05$). In Tabelle 29 sind Mittelwerte und Standardabweichung für die KFM-Laute der einzelnen Populationen angegeben. In Abbildung 39 finden sich repräsentative Sonagramme von KFM-Lauten, in Abbildung 40 Box-Plot-Darstellungen.

Tab. 29: Charakterisierung der KFM-Laute

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** |
|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n = 3) | *M. ravelobensis* (n = 15) | *M. murinus* (n = 21) |
| durch. Frequenz (kHz) | 14,9 ± 2,7 | 15,8 ± 4,0 | 15,0 ± 1,7 |
| Endfrequenz (kHz) | 12,8 ± 1,9 | 12,3 ± 4,1 | 12,3 ± 1,7 |
| Bandbreite (kHz) | 2,3 ± 0,6 | 3,6 ± 0,8 | 2,7 ± 0,4 |
| Dauer (ms) | 18,3 ± 8,7 | 30,1 ± 10,7 | 23,1 ± 5,7 |
| Intervall (ms) | 71,0 ± 32,5 | 85,5 ± 33,0 | 121,0 ± 43,4 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

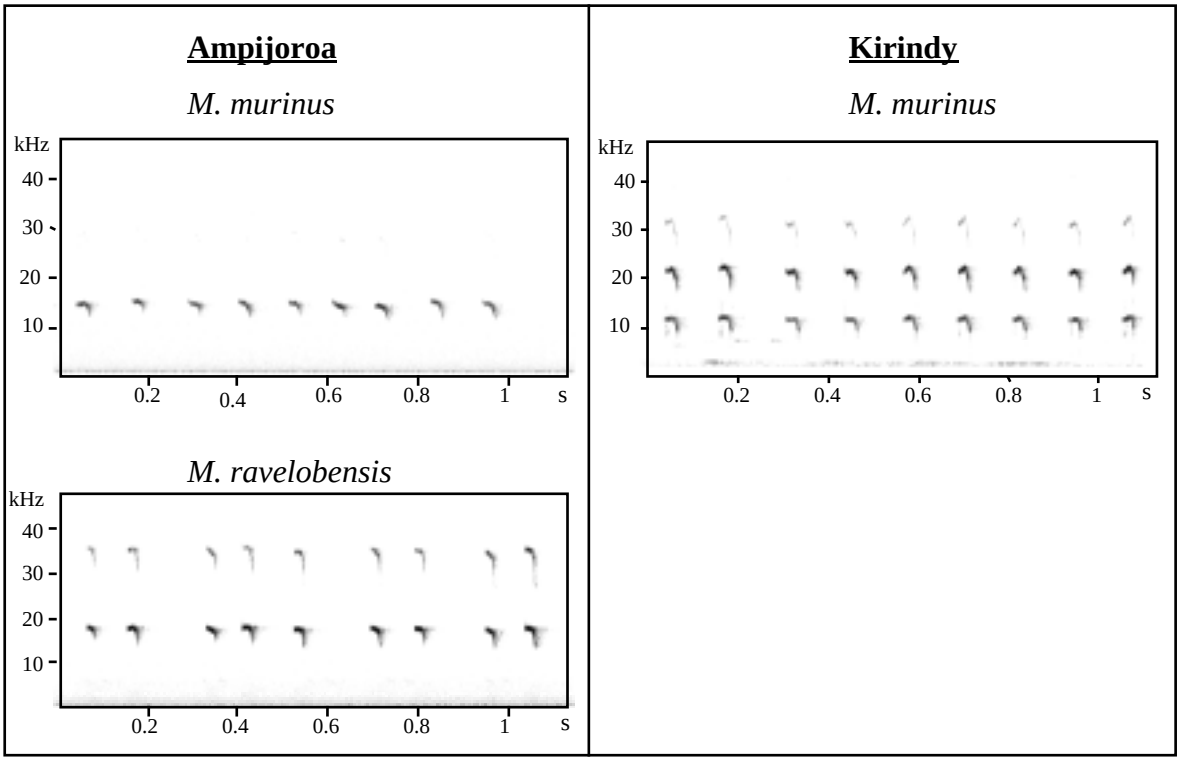


Abb. 39: Repräsentative Sonagramme von KFM-Lauten von drei Populationen.

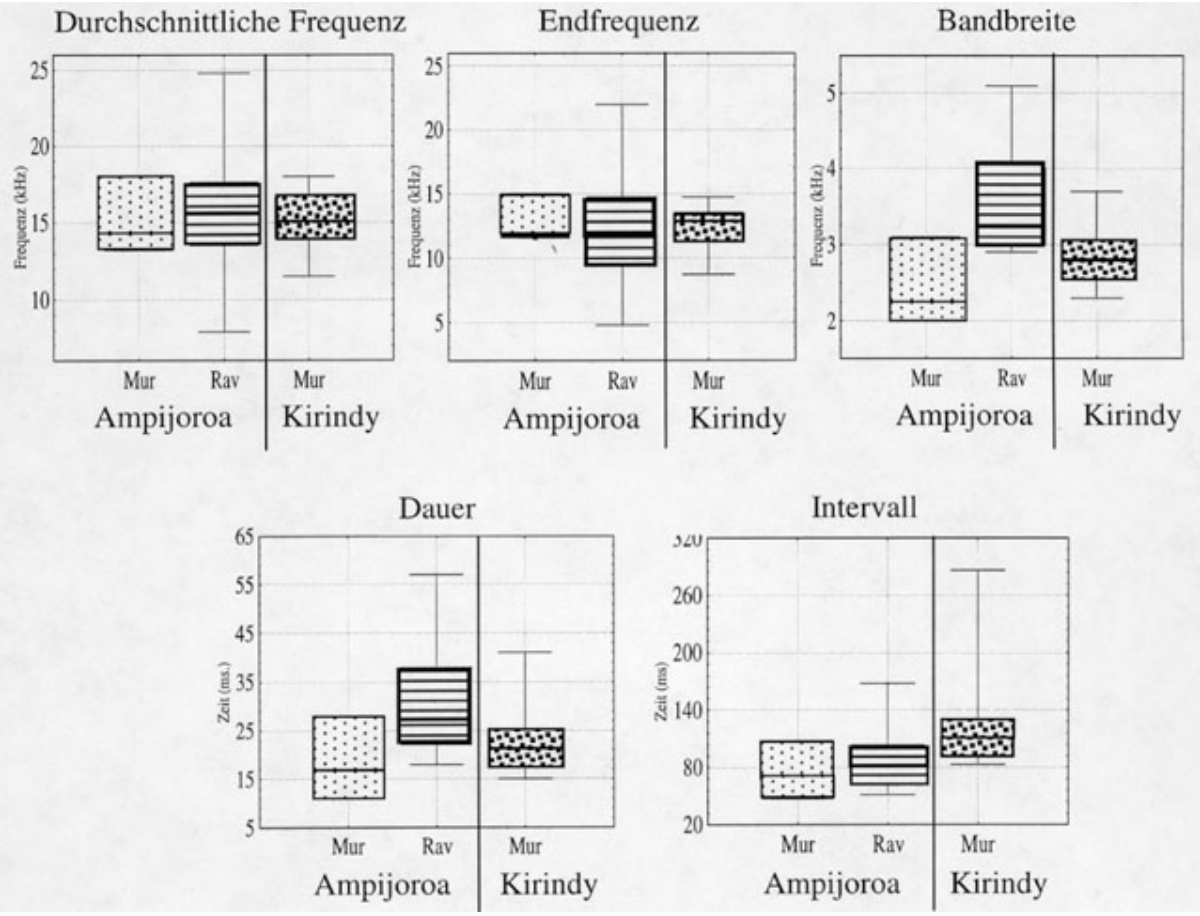


Abb. 40: Vergleich der Lautmerkmale von KFM-Lauten von drei Populationen
Darstellung von Median, Interquartilabstand und Spannweite;
Mur: *M. murinus*; Rav: *M. ravelobensis*;
Stichprobengrößen: *M. murinus* Ampijoroa: n=3; *M. ravelobensis*: n=15;
*M. murinus* Kirindy: n=21

Eine Analyse ergab für die Merkmale Bandbreite und Intervall einen signifikanten Unterschied (Kruskal-Wallis-ANOVA; H>11,3; p<0,05). Dabei zeigten *M. ravelobensis* Individuen in ihren KFM-Lauten größere **Bandbreiten** als die *M. murinus* Populationen beider Gebiete (*M. murinus* Ampijoroa – *M. ravelobensis*: Tukey HSD-Test: p<0,05; Mann-Whitney-U-Test: Z=-2,0; n.s.; *M. murinus* Kirindy – *M. ravelobensis*: Tukey HSD-Test: p<0,01; Mann-Whitney-U-Test: Z=3,3; p<0,01). Bei der genesteten Varianzanalyse fand sich nur im Merkmal Bandbreite ein signifikanter Unterschied, wobei *M. ravelobensis* eine größere Bandbreite besaß als *M. murinus* von Kirindy (nested ANOVA; FG=2007; F=12,3; p<0,05). Die **Intervalle** zwischen den KFM-Lauten waren bei *M. ravelobensis* signifikant kürzer als bei *M. murinus* von Kirindy (Tukey-Test: p<0,05; Mann-Whitney-U-Test: Z=-3,0; p<0,05). Ein signifikanter Unterschied zu *M. murinus* von Ampijoroa konnte bei den Intervallen nicht gefunden werden, was vermutlich auf die geringe Stichprobengröße von *M. murinus* von Ampijoroa (n=3) zurückzuführen ist.

Bei einer Diskriminanzanalyse mit den Merkmalen Bandbreite und Intervall wurden mit dem Merkmal Bandbreite 64% der Individuen korrekt der richtigen Population zugewiesen (Wilks‘Λ=0,66; $F_{9,36}$=9,31; p<0,0006; Tab. 30). *M. murinus* von Ampijoroa wurde bei dieser Klassifikation den *M. murinus* Individuen von Kirindy zugeordnet. Bei der Kreuzvalidierung konnten keine Merkmale zur Diskriminanz gefunden werden.

Tab. 30: Populationsspezifische Klassifizierung der Individuen durch Merkmale der KFM-Laute

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* Ampijoroa | *M. ravelobensis* | *M. murinus* Kirindy |
|---|---|---|---|---|
| *M. murinus* Amp. | 0 | **0** | 0 | 3 |
| *M. ravelobensis* | 40 | 0 | **6** | 9 |
| *M. murinus* Kiri. | 90 | 0 | 2 | **19** |
| Gesamt | **64** | 0 | 8 | 31 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,66; $F_{2,36}$=9,31; p<0,0006) aus den Merkmalen „Bandbreite“ und „Intervall“ aus.

Bei den KFM-Lauten konnten größere Bandbreiten bei *M. ravelobensis* im Vergleich zu *M. murinus* gefunden werden. Es zeigte sich ein Trend von größeren Intervallabständen von *M. murinus* von Kirindy im Vergleich zu den Arten von Ampijoroa.

Zusammenfassend läßt sich zur Struktur der pfiffartigen Laute sagen, daß bei *M. murinus* von Kirindy bei Pfiffen, aufsteigenden Zips und KFM-Lauten größere Intervallabstände im Vergleich zu den Lauten der Arten in Ampijoroa auftraten.

### 3.4.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen

In Abbildung 41 sind die durchschnittliche Frequenz und die Dauer der Pfiffe gegen die Rumpflänge aufgetragen. Damit kann der mögliche Einfluß von Körpermerkmalen auf die Rufstruktur getestet werden (vgl. Methoden 2.3.2.2.).

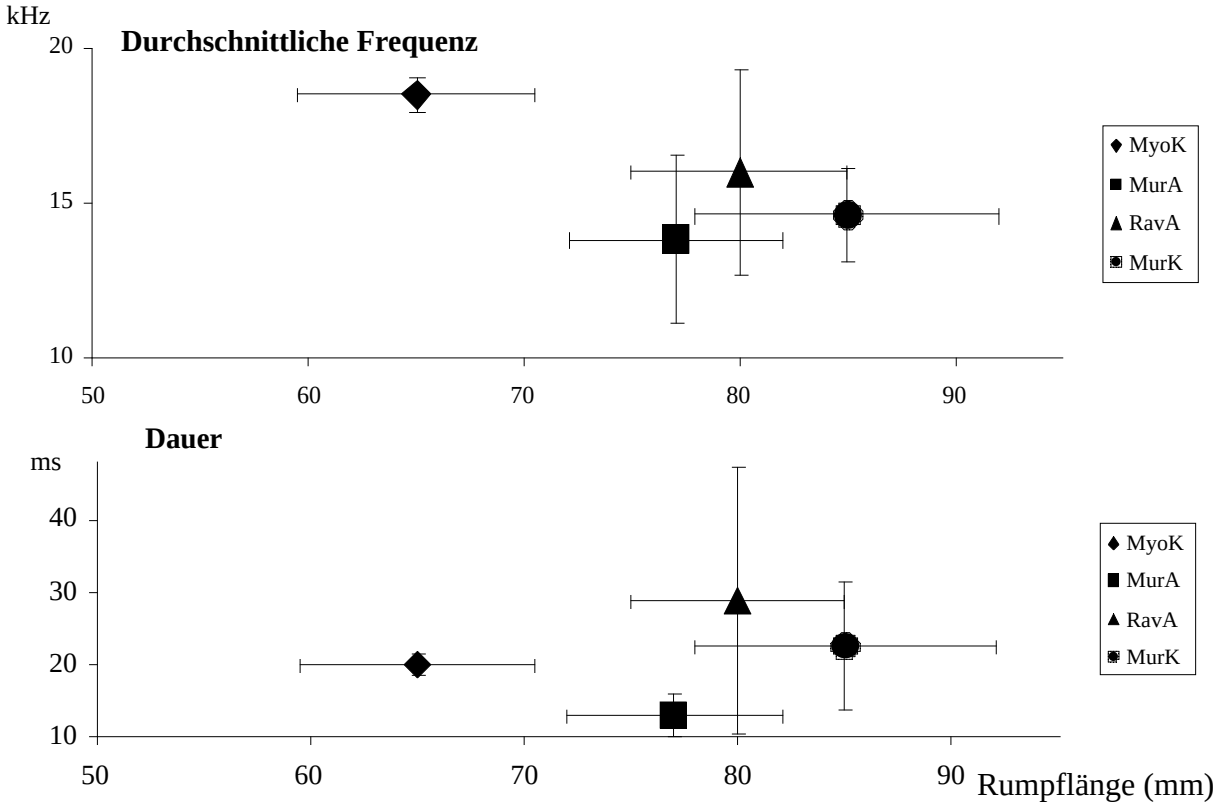


Abb. 41: Darstellung der Korrelation zwischen Rumpflänge und Strukturmerkmalen der Pfiffe von vier Mausmakipopulationen.
Auf der X-Achse sind die Rumpflängen mit Mittelwert und Standardabweichung aufgetragen, auf der Y-Achse die Mittelwerte und Standardabweichungen der Lautmerkmale.
MyoK: *M. myoxinus* (n=2) ; MurA: *M. murinus* von Ampijoroa (n=11);
RavA: *M. ravelobensis* (n=38); MurK: *M. murinus* von Kirindy (n=24).

Es konnte kein Zusammenhang zwischen Körpermerkmalen und den Merkmalen der Pfiffe festgestellt werden. *M. myoxinus* besaßen eine geringfügig höhere Frequenz als die anderen Arten. In der Dauer lagen die Pfiffe von *M. myoxinus* in ihren Werten zwischen denen der anderen Arten. Insgesamt waren nur geringe Unterschiede zwischen den Arten gegeben und betrugen bei den Frequenzwerten einen Maximalunterschied von 4,7 kHz, bei der Dauer einen Maximalunterschied von 16 ms.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Körpergröße keinen deutlichen Einfluß auf die Struktur der Pfiffe zu haben scheint.

### 3.4.3. Untersuchung des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Rufstruktur der pfiffartigen Laute

**Analyse des Einflusses des Kontextes auf die Struktur der Pfiffe, Zips und KFM-Laute**

Um zu überprüfen, ob die Struktur der Rufe Unterschiede je nach Verhaltenskontext aufweist, wurden Clusteranalysen und Diskriminanzanalysen durchgeführt. Da im Verhaltenskontext Angriff, Verteidigung und Anblicken insgesamt nur wenige pfiffartige Laute abgegeben wurden, wurden sie für die weiteren Analysen unter dem Oberbegriff „Sozialkontext“ zusammengefaßt. Insgesamt war die Stichprobengröße bei den pfiffartigen Lauten gering, die Analysen wurden stets mit allen Populationen durchgeführt. Cluster, gebildet aus Verhaltenskontexten konnten nicht entdeckt werden. Es fanden sich weder für die Pfiffe noch für die Zips Merkmale, mit deren Hilfe die Diskriminanzanalyse die Laute den Kontexten hätte zuordnen können. Bei der Analyse der **KFM-Laute** wies die Diskriminanzanalyse mit Hilfe der Merkmale „Bandbreite“ und „Intervallabstand“ 54% der Laute dem richtigen Kontext zu (Tab. 31). Dabei wurden fast alle Laute dem Sozial- und Paarungskontext zugeordnet. Bei der Kreuzvalidierung wurden keine Merkmale zur Diskriminanz gefunden.

Tab. 31: Verhaltenskontextspezifische Klassifikation der Laute durch die Merkmale der KFM-Laute

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | Futterk. | Sozialk. | Schlaf-platzk. | Paarungsk. | Beobachtung |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Futterkontext | 0 | **0** | 5 | 1 | 1 | 1 |
| Sozialkontext | 83 | 0 | **15** | 0 | 2 | 1 |
| Schlafplatzkontext | 50 | 0 | 2 | **4** | 2 | 0 |
| Paarungskontext | 62 | 0 | 5 | 0 | **8** | 0 |
| Beobachtung | 20 | 0 | 4 | 0 | 0 | **1** |
| Gesamt | **54** | 0 | 31 | 5 | 13 | 3 |

Die Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Intervall“ und „Bandbreite“ (Wilks‘$\Lambda$=0,444; $F_{8,92}$=5,74; p<0,0001) aus den Merkmalen „durchschnittliche Frequenz“, „Endfrequenz“, Bandbreite“, „Dauer“ und „Intervall“ aus.

Beim paarweisen Vergleich der Laute in verschiedenen Kontexten jeweils mit gepaarten Stichproben war in vielen Fällen die Stichprobengröße unter dem notwendigem Wert, um signifikante Ergebnisse erhalten zu können (vgl. Anhang 4, Tab. 71 und Methoden 2.3.2.3.).

Bei den **Pfiffen** konnte beim Vergleich von Futterkontext und Sozialkontext (n=11), Futterkontext und Beobachtungskontext (n=10), und Sozialkontext und Schlafplatzkontext (n=6) kein Unterschied zwischen den Pfiffen der verschiedenen Kontexte gefunden werden (Vorzeichentest; n.s.). Nur zwischen Sozialkontext und Beobachtungskontext wurde ein Trend gefunden, der eine höhere Frequenz im Beobachtungskontext andeutet. Jedoch war auch hier der Unterschied der Kontexte nicht signifikant (Vorzeichentest; n=13; x=3; 0,1>p>0,05).

Bei den **absteigenden Zips** waren nur beim Vergleich von Futterkontext mit Sozialkontext mehr als sechs Individuen zur Analyse vorhanden. Es war kein signifikanter Unterschied zwischen den Kontexten zu finden (Vorzeichentest: n=8; n.s.).

Bei den **aufsteigenden Zips** und den **KFM-Lauten** wurden nur von vier Individuen Rufe in jeweils den zu vergleichenden Kontexten abgegeben, so daß keine Aussagen möglich sind.

Insgesamt läßt sich zusammenfassen, daß zur Analyse des Einflusses des Verhaltenskontextes insgesamt sehr wenig Daten zur Verfügung standen. Es konnten bei den vorhandenen Daten keine signifikanten Unterschiede zwischen den Rufen in verschiedenen Kontexten gefunden werden, meist war auch kein Trend zu erkennen.

**Analyse zur möglichen Trennung der vier Populationen unter Berücksichtigung der verschiedenen Verhaltenskontexte**

In den Tabelle 32 bis 35 sind die Daten getrennt nach Verhaltenskontext angegeben, im Abschnitt 3.4.1. finden sich die Daten, die ohne Trennung erhalten wurden. Die drei Variationen der pfiffartigen Laute wurden wieder getrennt voneinander analysiert. Da die einzelnen Verhaltenskontexte von den einzelnen Populationen verschieden häufig in ihrem Repertoire verwendet wurden, war in den meisten Fällen ein Vergleich der Populationen bei getrennter Betrachtung der Verhaltenskontexte nicht möglich. Im Anhang 4 (Tab. 72 bis 78) sind Angaben zu den Analysen zu finden.

**Pfiffe**

Im **Futterkontext** lag nur von *M. ravelobensis* ausreichendes Datenmaterial vor, während bei den anderen Arten nur wenig Individuen Pfiffe in diesem Verhaltenskontext abgaben (Anhang 4, Tab. 72).

Beim **Sozialkontext** war von *M. murinus* und *M. ravelobensis* eine ausreichend große Stichprobe zur Analyse vorhanden (Tabelle 32; Anhang 4, Tab. 73 & 74). Es zeigte sich im Merkmal Dauer ein signifikanter Unterschied (Kruskal-Wallis-Test: $N=35$; $H=8,3$; $p<0,05$). Die Rufe von *M. ravelobensis* waren im Sozialkontext länger als die Rufe von *M. murinus* von Ampijoroa (Mann-Whintey-U-Test: $Z=-2,7$; $p<0,05$; Tukey-Test: $p<0,05$). Für eine Diskriminanzanalyse war der Unterschied aber nicht ausreichend, um die Pfiffe der richtigen Art zuordnen zu können.

Beim **Schlafplatzkontext** zeigten die Pfiffe von *M. murinus* von Kirindy ein längeres Intervall zwischen den Pfiffen als die Rufe der *M. murinus* von Ampijoroa (Mann-Whitney-U-Test; $Z=-2,6$; $p<0,05$; Anhang 4, Tab. 75). Allerdings gingen bei *M. murinus* von Ampijoroa nur Daten von drei Individuen ein.

Im **Paarungskontext** wurden Pfiffe fast ausschließlich von *M. murinus* abgegeben. Die Pfiffe der Individuen der beiden Gebiet wiesen Unterschiede in allen untersuchten Merkmalen auf (Anhang 4, Tab. 76). Die Rufe der Individuen von Ampijoroa hatten eine niedrigere Frequenz, eine geringere Dauer und ein kürzeres Intervall zwischen den Rufen (Mann-Whitney-U-Test; $Z>2,6$; $p<0,05$). Eine Diskriminanzanalyse wählte alle Merkmale zur Zuordnung zur richtigen Population aus. Dabei ergab sich eine korrekte Zuordnung von 100% (vgl. Anhang 4, Tab. 77).

Im Verhaltenskontext **Beobachtung** lag von *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy ausreichend viel Datenmaterial für eine Analyse vor, die Pfiffe der beiden Arten unterschieden sich aber in keinem der untersuchten Merkmale in diesem Verhaltenskontext (Anhang 4, Tab. 78).

Zusammenfassend läßt sich zu den Pfiffe sagen, daß bei der Analyse getrennt nach Verhaltenskontext im Paarungskontext eine deutlich verbesserte Trennung der beiden *M. murinus* Populationen nachgewiesen wurde. Insgesamt lag für einen Vergleich zwischen den Populationen meist nicht genug Datenmaterial vor, so daß keine endgültigen Aussagen zu den strukturellen Unterschieden bei den Pfiffen zwischen den Arten abhängig vom Verhaltenskontext getroffen werden konnten. Auffallend waren aber die im Schlafplatzkontext und Paarungskontext längeren Intervallabstände von *M. murinus* von Kirindy im Vergleich zu *M. murinus* von Ampijoroa.

Tab. 32: Charakterisierung der Pfiffe getrennt nach Verhaltenskontext

| Kontext | Merkmal | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | ***M. murinus*** | ***M. ravelobensis*** | ***M. murinus*** | ***M. myoxinus*** |
| Futterkontext | | (n = 1) | (n = 21) | (n = 2) | (n = 2) |
| | d. Frequenz (kHz) | 20,8 | 15,7 ± 3,0<br>15,7 (12-25) | 13,9 ± 0,8<br>13,9 (13-14) | 18,2 ± 0,2<br>18,2 (18-19) |
| | Dauer (ms) | 34 | 25,5 ± 1,3<br>23,0 (12-71) | 14,5 ± 0,7<br>14,5 (14-15) | 20,0 ± 1,4<br>20,0 (19-21) |
| | Intervall (ms) | 135 | 95 ± 56<br>69 (44-229) | 106 ± 8,5<br>106 (100-112) | 55 ± 2,8<br>55 (53-57) |
| Sozialkontext | | (n = 4) | (n = 21) | (n = 8) | (n = 2) |
| | d. Frequenz (kHz) | 15,9 ± 4,0<br>14,5 (13-22) | 15,6 ± 2,8<br>15,0 (10-23) | 14,6 ± 1,8<br>14,2 (12-17) | 19,1 ± 1,6<br>19,1 (18-20) |
| | Dauer (ms) | 14,0 ± 1,8<br>14,0 (12-16) | 31,7 ± 2,1<br>23,0 (11-85) | 19,6 ± 5,3<br>17,5 (14-30) | 19,0 ± 0<br>19 (19) |
| | Intervall (ms) | 69,5 ± 19<br>61,0 (58-98) | 92,2 ± 63<br>72,2 (44-308) | 112 ± 15<br>110 (92-136) | 52 ± 1,4<br>52 (51-53) |
| Schlafplatz | | (n = 3) | (n = 2) | (n = 12) | (n = 1) |
| | d. Frequenz (kHz) | 13,0 ± 1,1<br>12,6 (12-14) | 13,1 ± 1,1<br>13,1 (12-14) | 13,7 ± 1,1<br>13,9 (11-15) | 13,7 |
| | Dauer (ms) | 12,3 ± 2,6<br>11,0 (10-15) | 11,0 ± 0<br>11,0 (11) | 31,5 ± 27<br>22 (12-105) | 25 |
| | Intervall (ms) | 62,1 ± 7,5<br>63,0 (54-69) | 60,5 ± 7,8<br>60,5 (55-66) | 176 ± 100<br>136 (93-425) | 49 |
| Paarungs-kontext | | (n = 5) | (n = 1) | (n = 11) | - |
| | d. Frequenz (kHz) | 12,7 ± 0,7<br>13,0 (12-14) | 13,0 | 15,3 ± 1,3<br>15,6 (13-17) | |
| | Dauer (ms) | 11,6 ± 1,3<br>11,0 (10-13) | 25 | 19,9 ± 3,5<br>20,0 (14-27) | |
| | Intervall (ms) | 52,2 ± 6,0<br>54,0 (42-57) | 66 | 106 ± 23<br>103 (77-151) | |
| Beobachtung (Scanning) | | (n = 1) | (n = 15) | (n = 4) | (n = 1) |
| | d. Frequenz (kHz) | 13,9 | 16,6 ± 3,4<br>15,3 (12-24) | 14,1 ± 1,9<br>14,0 (12-16,4) | 23,4 |
| | Dauer (ms) | 14 | 39,3 ± 28<br>22,4 (13-96) | 32,0 ± 18<br>30,5 (12-55) | 22 |
| | Intervall (ms) | 46 | 132 ± 90<br>90 (39-283) | 117 ± 29<br>109 (95-157) | 46 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max);
d.: durchschnittliche;

### Absteigende Zips

Absteigende Zips wurden fast nur von *M. ravelobensis* in den verschiedenen Verhaltenskontexten abgegeben, so daß ein Vergleich der Struktur dieser Laute zwischen den verschiedenen Populationen bei getrennter Betrachtung der Verhaltenskontexte nicht möglich war. In Tabelle 33 sind die absteigenden Zips in den verschiedenen Kontexten charakterisiert.

Tab. 33: Charakterisierung der absteigenden Zips getrennt nach Verhaltenskontext

| Kontext | Merkmal | **Ampijoroa** | | **Kirindy** |
|---|---|---|---|---|
| | | *M. murinus* | *M. ravelobensis* | *M. murinus* |
| Futter-kontext | | - | (n = 18) | - |
| | Anfangsfrq. (kHz) | | 18,1 ± 3,3; 17,5 (11-27) | |
| | Endfrq. (kHz) | | 13,9 ± 3,5; 13,3 (6-23) | |
| | Bandbreite (kHz) | | 4,2 ± 0,7; 4,0 (3,3-5,1) | |
| | Dauer (ms) | | 21,2 ± 8,6; 22,0 (10-41) | |
| | Intervall (ms) | | 76,5 ± 39; 59,5 (47-206) | |
| Sozial-kontext | | (n = 3) | (n = 17) | (n = 1) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | 20,6 ± 1,4; 19,8 (19-22) | 18,4 ± 2,4; 18,3 (16-24) | 12,9 |
| | Endfrq. (kHz) | 16,3 ± 2,0; 15,8 (15-18) | 14,3 ± 2,3; 14,5 (11-19) | 9,0 |
| | Bandbreite (kHz) | 4,4 ± 0,7; 4,1 (3,8-5,2) | 4,2 ± 0,5; 4,0 (3,3-5,0) | 3,9 |
| | Dauer (ms) | 18,3 ± 13; 12,4 (10-33) | 21,1 ± 7,7; 18,2 (8-36) | 22,0 |
| | Intervall (ms) | 114 ± 56; 109 (61-173) | 68,5 ± 22; 65 (47-144) | 96,0 |
| Paarungs-kontext | | - | (n = 1) | (n = 1) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | | 18,6 | 20,7 |
| | Endfrq. (kHz) | | 15,6 | 14,9 |
| | Bandbreite (kHz) | | 3,0 | 5,9 |
| | Dauer (ms) | | 10,0 | 9,0 |
| | Intervall (ms) | | 47,0 | 108,0 |
| Beobach-tung | | (n = 1) | (n = 8) | (n = 1) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | 17,9 | 17,9 ± 2,7; 18,7 (13-20) | 16,4 |
| | Endfrq. (kHz) | 13,8 | 14,0 ± 2,4; 14,2 (10-16) | 11,7 |
| | Bandbreite (kHz) | 4,1 | 3,9 ± 0,6; 3,7 (3,3-5,3) | 4,7 |
| | Dauer (ms) | 34,0 | 18,7 ± 8,6; 17,5 (10-32) | 18,0 |
| | Intervall (ms) | 115 | 79,7±21,4; 72,5 (60-125) | 105,0 |

Mittelwerte ± Standardabweichung; Median (Min-Max);

### Aufsteigende Zips

Aufsteigende Zips, die von *M. murinus* in verschiedenen Verhaltenskontexten verwendet wurden, waren von den anderen beiden Arten nicht in ausreichender Menge vorhanden, um Analysen durchführen zu können. Auch von *M. murinus* in beiden Gebieten lagen in keinem Verhaltenskontext genug Daten vor, um einen statistischen Vergleich zu ermöglichen (Tabelle 34).

Tab. 34: Charakterisierung der aufsteigenden Zips getrennt nach Verhaltenskontext

| Kontext | Merkmale | **Ampijoroa** | **Kirindy** |
|---|---|---|---|
| | | *M. murinus* | *M. murinus* |
| Futter-kontext | | - | (n = 1) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | | 12,2 |
| | Endfrq. (kHz) | | 15,1 |
| | Bandbreite (kHz) | | 2,9 |
| | Dauer (ms) | | 20,0 |
| | Intervall (ms) | | 97,0 |
| Sozial-kontext | | (n = 1) | (n = 1) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | 9,0 | 12,8 |
| | Endfrq. (kHz) | 13,3 | 15,9 |
| | Bandbreite (kHz) | 4,3 | 3,1 |
| | Dauer (ms) | 17,0 | 36,0 |
| | Intervall (ms) | 60,0 | 108,0 |
| Schlafplatz | | (n = 1) | (n = 1) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | 13,4 | 11,2 |
| | Endfrq. (kHz) | 16,3 | 14,6 |
| | Bandbreite (kHz) | 2,9 | 3,4 |
| | Dauer (ms) | 17,0 | 22,0 |
| | Intervall (ms) | 50,0 | 100,0 |
| Paarungs-kontext | | (n = 4) | (n = 2) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | 11,4 ± 1,3; 11,3 (10-13) | 13,2 ± 0,4; 13,2 (13-14) |
| | Endfrq. (kHz) | 14,2 ± 1,4; 14,0 (13-16) | 15,6 ± 0,2; 15,6 (15-16) |
| | Bandbreite (kHz) | 2,8 ± 0,3; 2,8 (2,4-3,0) | 2,5 ± 0,1; 2,5 (2,4-2,6) |
| | Dauer (ms) | 16,0 ± 3,7; 15,5 (12-21) | 15,0 ± 2,8; 15,0 (13-17) |
| | Intervall (ms) | 52,5 ± 7,3; 50,5 (46-63) | 117 ± 19; 117 (104-131) |
| Beobach-tung | | - | (n = 2) |
| | Anfangsfrq. (kHz) | | 12,6 ± 1,6; 12,6 (11-14) |
| | Endfrq. (kHz) | | 15,5 ± 1,6; 15,5 (14-17) |
| | Bandbreite (kHz) | | 2,9 ± 0,1; 2,9 (2,8-3,0) |
| | Dauer (ms) | | 17,5 ± 0,7; 17,5 (17-18) |
| | Intervall (ms) | | 99,5 ± 2,1; 99,5 (98-101) |

Mittelwerte ± Standardabweichung; Median (Min-Max);

Durch das Auftreten absteigender Zips hauptsächlich bei *M. ravelobensis* und aufsteigender Zips hauptsächlich bei *M. murinus* war eine artvergleichende Analyse auf Grund der geringen Stichprobengröße nicht möglich.

**KFM-Laute**

Im Futterkontext wurden sie fast nur von *M. ravelobensis* eingesetzt, im Schlafplatz- und Paarungskontext fast nur von *M. murinus* von Kirindy (Tab. 35). Nur im Sozialkontext waren KFM-Laute von genügend *M. ravelobensis* und *M. murinus* Individuen von Kirindy vorhanden. Hier zeigten sich in keinem der untersuchten Merkmale signifikante Unterschiede (Mann-Whintey-U-Test; Z<1,5; n.s.). Im Beobachtungskontext wurden bei allen Arten nur wenige KFM-Laute eingesetzt, eine statistische Analyse war nicht möglich.

Tab. 35: Charakterisierung der KFM-Laute getrennt nach Verhaltenskontext

| Kontext | Merkmale | **Ampijoroa** | | **Kirindy** |
|---|---|---|---|---|
| | | ***M. murinus*** | ***M. ravelobensis*** | ***M. murinus*** |
| Futterk. | | - | (n = 7) | (n = 1) |
| | d. Frq. (kHz) | | 15,8 ± 5,4; 14,5 (8-25) | 13,4 |
| | Endfrq. (kHz) | | 12,2 ± 5,7; 10,2 (5-22) | 10,6 |
| | Bandbr. (kHz) | | 3,6 ± 1,0; 3,1 (2,9-5,5) | 2,8 |
| | Dauer (ms) | | 34,4 ± 15; 27,4 (22-63) | 25,0 |
| | Intervall (ms) | | 88,0 ± 42; 75,1 (51-168) | 115,0 |
| Sozialk. | | (n = 1) | (n = 10) | (n = 7) |
| | d. Frq. (kHz) | 18,0 | 15,1 ± 1,1; 15,2 (14-17) | 14,6 ± 2,4; 15,6 (11-17) |
| | Endfrq. (kHz) | 15,0 | 11,6 ± 1,5; 11,9 (9-14) | 11,6 ± 6,4; 11,7 (8-14) |
| | Bandbr. (kHz) | 3,0 | 3,5 ± 0,6; 3,3 (2,9-5,1) | 3,1 ± 0,5; 2,9 (2,7-3,8) |
| | Dauer (ms) | 28,0 | 27,7 ± 7,5; 25,0 (18-43) | 23,8 ± 5,4; 25,0 (17-29) |
| | Intervall (ms) | 108,0 | 78,1±24,1; 72,5 (52-130) | 101 ± 16; 96 (82120) |
| Schlafplatz | | - | - | (n = 8) |
| | d. Frq. (kHz) | | | 14,0 ± 1,4; 14,4 (12-15) |
| | Endfrq. (kHz) | | | 11,4 ± 1,5; 12,2 (9-13) |
| | Bandbr. (kHz) | | | 2,7 ± 0,4; 2,7 (2,3-3,3) |
| | Dauer (ms) | | | 25,1 ± 7,8; 23,0 (17-41) |
| | Intervall (ms) | | | 158 ±56; 138 (113-286) |
| Paarungsk. | | (n = 2) | - | (n = 11) |
| | d. Frq. (kHz) | 13,4 ± 0,3; 13,4 (13-14) | | 15,7 ± 1,7; 16,2 (13-18) |
| | Endfrq. (kHz) | 11,7 ± 0; 11,7 (11-7) | | 13,0 ± 1,7; 13,5 (9-15) |
| | Bandbr. (kHz) | 2,1 ± 0,1; 2,1 (2-2,1) | | 2,7 ± 0,4; 2,7 (2,1-3,3) |
| | Dauer (ms) | 13,5 ± 3,5; 13,5 (11-16) | | 22,5 ± 3,5; 23,0 (17-29) |
| | Intervall (ms) | 52,5 ± 7,8; 52,5 (47-58) | | 104±15,9; 103 (82-132) |
| Beob. | | - | (n = 3) | (n = 2) |
| | d. Frq. (kHz) | | 19,9 ± 6,9; 22,2 (12-25) | 15,3 ± 0,3; 15,3 (15-16) |
| | Endfrq. (kHz) | | 15,9 ± 6,2; 17,3 (9-21) | 11,8 ± 1,3; 11,8 (11-13) |
| | Bandbr. (kHz) | | 4,0 ± 1,0; 4,1 (3,0-4,9) | 3,5 ± 0,7; 3,5 (3-4) |
| | Dauer (ms) | | 28,3 ± 9,6; 30,0 (18-37) | 20,0 ± 7,1; 20,0 (15-25) |
| | Intervall (ms) | | 93 ± 29; 102 (61-117) | 108±35,4; 108 (83-133) |

Mittelwerte ± Standardabweichung; Median (Min-Max)

Bei den KFM-Laute konnten bei der vorhandenen Datenmenge keine Unterschiede zwischen den Populationen bei getrennter Analyse der Kontexte gefunden werden.

### 3.4.4. Untersuchung der Variabilität der pfiffartigen Laute

Für jedes Individuum wurde ein Variationskoeffizient für das jeweilige Merkmal jeweils für Pfiffe, Zips und KFM-Laute errechnet (vgl. Methoden 2.3.2.4.).

#### 3.4.4.1. Pfiffe

*M. myoxinus* wurde durch die geringe Stichprobengröße (zwei Weibchen) bei statistischen Analysen nicht integriert.

**Vergleich der Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums**

Die drei untersuchten Populationen glichen sich in der Variabilität der Merkmale ihrer Pfiffe (Tab. 36), es wurden keine Unterschiede in der Variabilität zwischen den Populationen gefunden (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=75; H<10,5; n.s.).

Tab. 36: Variationskoeffizienten der einzelnen Individuen für die Merkmale der Pfiffe

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n=11) | *M. ravelobensis* (n=38) | *M. murinus* (n=24) | *M. myoxinus* (n=2) |
| Durch. Frequenz | 5,3 (1,4-10,3) | 7,1 (1,4-20,4) | 4,0 (1,5-11,0) | 13,6 (9,9-17,4) |
| Dauer | 18,2 (4,8-27,3) | 25,0 (13,6-61,9) | 23,4 (9,5-95,9) | 22,5 (21,1-23,8) |
| Intervall | 13,0 (6,5-52,3) | 15,9 (2,0-65,7) | 14,2 (6,8-92,5) | 17,2 (13,7-20,7) |

Median (Min-Max);

**Vergleich der Variabilität der Laute abhängig vom Verhaltenskontext**

Auch zwischen den verschiedenen Kontexten waren keine Unterschiede in der Variabilität zu erkennen (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=117; H<10,5; n.s.). Die Individuen zeigten also bei allen Kontexten in ihren Pfiffen vergleichbare Variabilität. Bei Betrachtung der Populationen getrennt nach Kontext waren die Variabilitäten der Merkmale der Pfiffe bei den verschiedenen Populationen daher ebenfalls sehr ähnlich.

**Variabilität zwischen den Individuen einer Population**

In Abbildung 42 sind die Variationskoeffizienten für die einzelnen Populationen, gebildet über die Laute aller Individuen, dargestellt. Varianzhomogenität fand sich beim Merkmal Frequenz, d.h. bei allen untersuchten Populationen wichen die verschiedenen Individuen etwa gleich stark voneinander ab (Levene-Test: F=4,1; n.s.). Beim Intervallabstand und der Dauer zeigten die verschiedenen Individuen von *M. ravelobensis* größere Variabilität zueinander, doch dieser Unterschied zu *M. murinus* war in beiden Merkmalen nur statistisch auffällig (Levene-Test: F=4,2; p=0,056).

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die verschiedenen Populationen keine deutlichen Unterschiede in der Variabilität ihrer Pfiffe besaßen. Es konnten auch keine Unterschiede abhängig vom Verhaltenskontext gefunden werden.

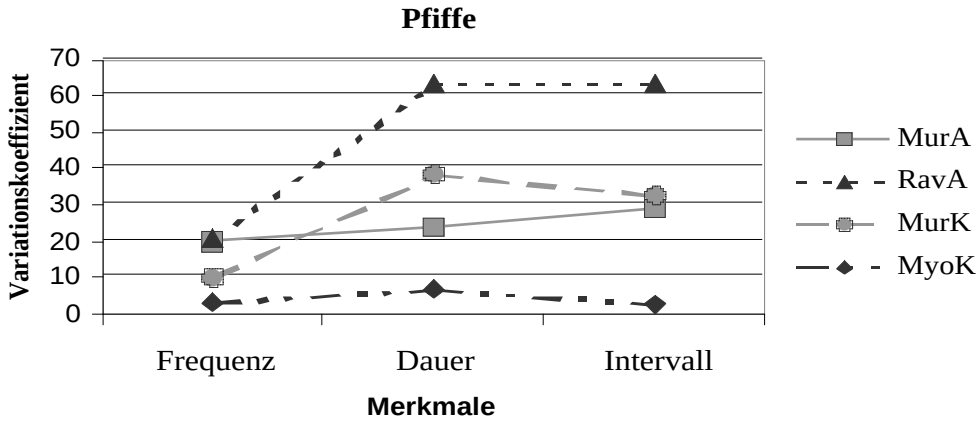


Abb. 42: Variationskoeffizienten der einzelnen Populationen getrennt dargestellt für jedes Merkmal der Pfiffe.
MurA: *M. murinus* von Ampijoroa; RavA: *M. ravelobensis*;
MurK: *M. murinus* von Kirindy; MyoK: *M. myoxinus.*

3.4.4.2. Zips

Da keine wesentlichen Unterschiede im Variationskoeffizient zwischen absteigenden und aufsteigenden Zips gefunden wurden, wurden sie hier zusammen dargestellt (Tab. 37).

**Vergleich der Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums**

In Anfangsfrequenz, Bandbreite und Dauer wurden keine Unterschiede zwischen den drei untersuchten Populationen in ihrer Variabilität gefunden (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=48; H<8,1; n.s.), bei Endfrequenz und Intervallabstand dagegen schon (Kruskal-Wallis-ANOVA; H=16,5; p<0,05). *M. ravelobensis* Individuen besaßen in diesen Merkmalen eine höhere Variabilität als *M. murinus* Individuen (Mann-Whitney-U-Test: *M. murinus* Ampijoroa - *M. ravelobensis*: Endfrequenz: Z=-2,7; 0,05; Intervall: Z=-2,0; n.s.; *M. murinus* Kirindy - *M. ravelobensis*: Endfrequenz: Z=-3,5; p<0,01; Intervall: Z=-3,8; p<0,001). Somit waren die Zips von *M. ravelobensis* Individuen etwas variabler als die Zips von *M. murinus* Individuen.

Tab. 37: Variationskoeffizienten der einzelnen Individuen für die Merkmale der Zips

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** |
|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n=8) | *M. ravelobensis* (n=32) | *M. murinus* (n=8) |
| Anfangsfrq. | 3,8 (2-17,1) | 6,6 (1,6-14,3) | 3,7 (1,4-7,8) |
| Endfrq. | 3,4 (1,8-16,1) | 9,2 (3,2-18,4) | 2,7 (1,7-8,9) |
| Bandbreite | 14,0 (12,2-27,8) | 15,0 (8,3-25) | 10,7 (8,5-16,7) |
| Dauer | 16,7 (6,3-59,1) | 20,7 (11,8-50) | 14,7 (11,1-23,5) |
| Intervall | 12,5 (5,2-27,7) | 18,4 (9,4-74) | 9,6 (6,7-15,7) |

Median (Min-Max);

**Vergleich der Variabilität der Laute abhängig vom Verhaltenskontext**

Insgesamt waren sich die Merkmale in der Variabilität bei den einzelnen Kontexten ähnlich. Unterschiede in der Variabilität wurden nur bei der Endfrequenz gefunden (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=64; H=21,7; p<0,01). Die Rufe im Paarungskontext schienen in diesem Merkmal geringfügig stereotyper zu sein als die Rufe in den anderen Kontexten außer dem Schlafplatzkontext (Mann-Whitney-U-Test: Z>2,8; p<0,05). Beim Populationsvergleich waren auf Grund der geringen Stichprobengrößen meist keine Aussagen möglich. Beim Beobachtungskontext fiel jedoch eine größere Variabilität von *M. ravelobensis* in den Merkmalen Endfrequenz, Bandbreite und Intervallabstand im Vergleich zu *M. murinus* von Kirindy auf (Mann-Whitney-U-Test: Z=2,45; p<0,05).

**Variabilität zwischen den Individuen einer Population**

Sowohl bei den **absteigende Zips** als auch bei den **aufsteigenden Zips** konnten keine Unterschiede zwischen den Populationen in der Variabilität gefunden werden (Levene-Test; F<6,9; n.s.). Allerdings waren die Stichprobengrößen von *M. murinus* beider Gebiet sehr gering, so daß keine endgültigen Aussagen zur Variationsheterogenität gemacht werden konnten.

Zusammenfassend läßt sich zu den Zips sagen, daß tendenziell die Individuen von *M. ravelobensis* in der Endfrequenz und im Intervall variabler zu sein schienen als *M. murinus.* Mehr Daten sind notwendig, um endgültige Aussagen treffen zu können.

3.4.4.3. KFM-Laute

Es ist zu beachten, daß die Stichprobengröße bei *M. murinus* von Ampijoroa mit drei Individuen für statistische Aussagen sehr gering war.

**Vergleich der Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums**

Bei den untersuchten Populationen konnten keine Unterschiede in der Variabilität der Merkmale der Laute gefunden werden (Tab. 38; Kruskal-Wallis-Test; N=39; H=8,0; n.s.).

Tab. 38: Variationskoeffizienten der einzelnen Individuen für die Merkmale der KFM-Laute

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** |
|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n=3) | *M. ravelobensis* (n=15) | *M. murinus* (n=21) |
| Durch. Frequenz | 3,0 (2,9-15) | 4,6 (2,3-20,9) | 3,6 (1,4-8,7) |
| Minimalfrequenz | 2,6 (2,6-17,3) | 7,6 (3,2-23,8) | 4,7 (1,6-17,2) |
| Bandbreite | 19,4 (14,3-20) | 19,4 (12,5-27) | 16,1 (10,7-26,7) |
| Dauer | 18,2 (14,3-18,8) | 14,3 (8,3-22,8) | 17,2 (8-26,3) |
| Intervall | 21,3 (15,5-37) | 24,2 (15,3-48,2) | 15,2 (6,1-68,3) |

Median (Min-Max);

**Vergleich der Variabilität der Laute abhängig vom Verhaltenskontext**

In den Frequenzmerkmalen und im Intervallabstand war die Variabilität in den verschiedenen Verhaltenskontexten nicht signifikant verschieden. Bei der Dauer konnten dagegen statistisch auffällige Unterschiede in der Variabilität gefunden werden (Kruskal-Wallis-ANOVA; N=52; H=15,2; p=0,06). Dabei schienen die Rufe der Individuen im Paarungskontext und im Beobachtungskontext etwas variabler zu sein als die Rufe im Futterkontext, im Sozialkontext und im Schlafplatzkontext (Mann-Whintey-U-Test: Z>-2,3; p<0,05). Beim Populationsvergleich getrennt nach Kontext konnten keine deutlichen Unterschiede in der Variabilität gefunden werden.

**Variabilität zwischen den Individuen einer Population**

Der Levene-Test ergab für alle Populationen etwa gleiche Variabilität der Individuen innerhalb der Populationen (Levene-Test: F<4,5; n.s.). Der wesentlich höhere Variationskoeffizient bei der Minimalfrequenz von *M. ravelobensis* wurde insbesondere durch ein Weibchen mit einem extrem hohen Wert (Weibchen Nr. 10) und ein Männchen mit einem extrem geringen Wert (Männchen Nr. 15) hervorgerufen (Abb. 43). Bei *M. murinus* von Ampijoroa sollte beachtet werden, daß nur drei verschiedene Individuen in die Analyse eingingen.

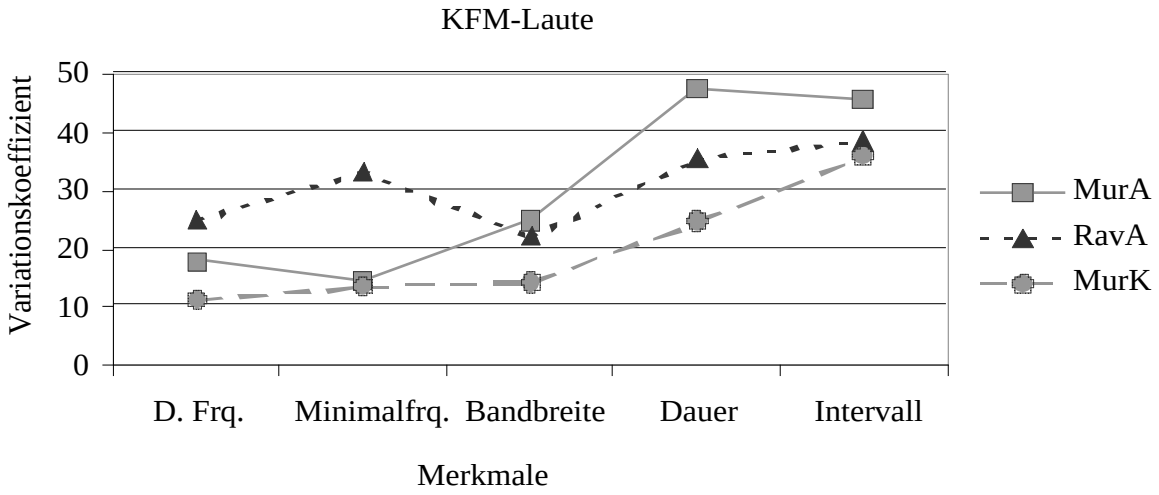


Abb. 43: Variationskoeffizienten der einzelnen Populationen getrennt dargestellt für jedes Merkmal der KFM-Laute.
MurA: *M. murinus* von Ampijoroa; RavA: *M. ravelobensis*; MurK: *M. murinus* von Kirindy.

Die Populationen zeigten keine großen Unterschiede in der Variabilität der KFM-Laute. Eine Studie mit mehr Individuen ist aber notwendig, um eine endgültige Aussage treffen zu können.

Zusammenfassend läßt sich zur Variabilität der pfiffartigen Laute sagen, daß keine deutlichen Unterschiede zwischen den Populationen weder in der Variabilität innerhalb der Individuen noch zwischen den Individuen gefunden wurden. Auch zwischen den Kontexten traten keine deutlichen Unterschiede in der Variabilität auf. Tendenziell schienen *M. ravelobensis* Individuen aber etwas variabler besonders in den Intervallabständen zu sein.

## 3.5. Grunz-Laute

Eine genaue Auflistung der Anzahl der analysierten Laute pro Individuum ist in Anhang 5 (Tab. 79) gegeben. In Anhang 5 (Tab. 80) sind detaillierte Daten getrennt nach Geschlecht angegeben. Es konnten keine Unterschiede zwischen den Geschlechtern gefunden werden (Mann-Whitney-U-Test; n.s.; $\chi^2$-Test; n.s.). In Abbildung 44 sind repräsentative Sonagramme von Grunzern dargestellt, in Tabelle 39 wurden die Merkmale für die einzelnen Populationen zusammengestellt.

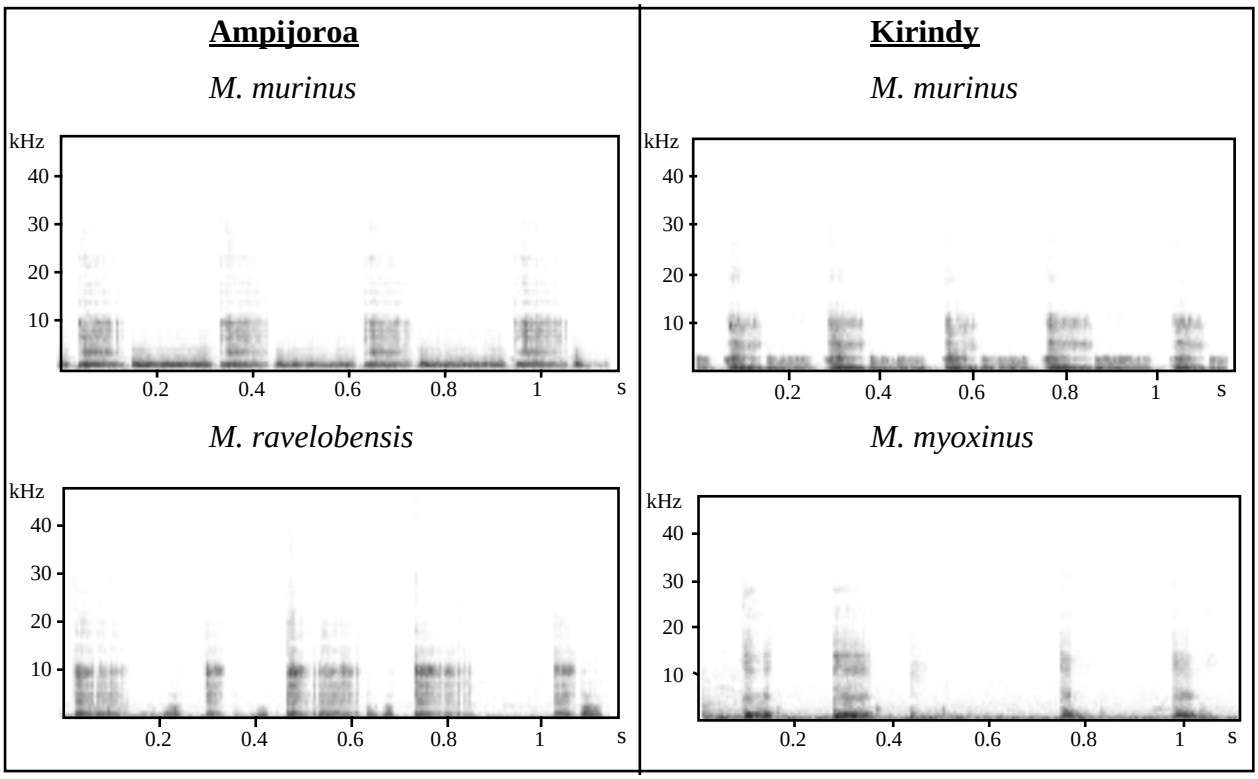


Abb. 44: Repräsentative Sonagramme von Grunz-Lauten

Tab. 39: Charakterisierung der Grunz-Laute

| | **Ampijoroa** | | **Kirindy** | |
|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* (n = 21) | *M. ravelobensis* (n = 9) | *M. murinus* (n = 12) | *M. myoxinus* (n = 3) |
| Dauer (ms) | 66,7 ± 14<br>68,1 (36-92) | 51,0 ± 24<br>48,4 (25-90) | 62,9 ± 19<br>65,0 (25-89) | 42,3 ± 8<br>44,0 (34-49) |
| Oberste Frequenz (kHz) | 16,2 ± 5,3<br>14,2 (10,6-28,6) | 11,2 ± 2,5<br>10,1 (9,1-16,6) | 12,9 ± 2,2<br>12,5 (9,5-18,2) | 17,5 ± 5,9<br>14,3 (13,9-24,4) |
| Vorhandensein von deutlichen Klicks | – 12<br>0 10<br>+ 10 | – 7<br>0 4<br>+ 3 | – 7<br>0 5<br>+ 6 | – 2<br>0 1 |
| Inspiration / Expiration | 0 14<br>+ 7 | 0 8<br>+ 1 | 0 11<br>+ 1 | 0 3 |

Mittelwerte ± Standardabweichung
Median (Min-Max)
– : Merkmal abwesend; 0 : Merkmal angedeutet vorhanden; + Merkmal deutlich ausgeprägt

Bei der Untersuchung der Populationen auf mögliche Unterschiede wurden die Daten der *M. myoxinus* auf Grund der geringen Stichprobengröße (drei verschiedene Individuen) nicht mit berücksichtigt. Eine Kruskal-Wallis-Analyse ergab für die Merkmale Dauer und Frequenz keine signifikante Unterscheidung zwischen den Populationen (Kruskal-Wallis-ANOVA: $H<7,6$; n.s.). Auch bei den Merkmalen „Vorhandensein von Klicks“ und „Inspiration / Expiration“ konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen den drei Populationen gefunden werden ($\chi^2$-Test: „Klicks“: $\chi^2=0,9$; FG=4; n.s.; „Inspiration / Expiration“: $\chi^2=3,5$; FG=2; n.s.).

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß bei den Grunzern in den untersuchten Populationen keine Unterschiede gefunden werden konnten.

Da die Stichprobengröße besonders bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* zu Analysen in verschiedenen Verhaltenskontexten extrem abnahm, wurden mit den Grunz-Lauten in dieser Arbeit keine weiteren Analysen durchgeführt.

## 3.6. Trillerartige Laute

### 3.6.1. Charakterisierung der trillerartigen Laute

Triller konnten nur von *M. murinus* Männchen von beiden Gebieten in ausreichender Menge aufgezeichnet werden, um statistische Analysen durchführen zu können. Triller wurden von *M. murinus* Männchen nur im Paarungskontext abgegeben. Zudem konnten von *M. murinus* Weibchen in Kirindy während eines heftigen Streites Triller aufgenommen werden. Bei der Paarkombination eines *M. ravelobensis* Männchens mit einem östrischen Weibchen dieser Art konnten „trillerartige Laute“ aufgenommen werden. In Abbildung 45 wurden Sonagramme von *M. murinus* Männchen von beiden Gebieten dargestellt. Zudem wurde ein Sonagramm von einem „Weibchen-Triller“ im Streitkontext und ein Sonagramm des „trillerartigen Lautes“ von *M. ravelobensis* abgebildet.

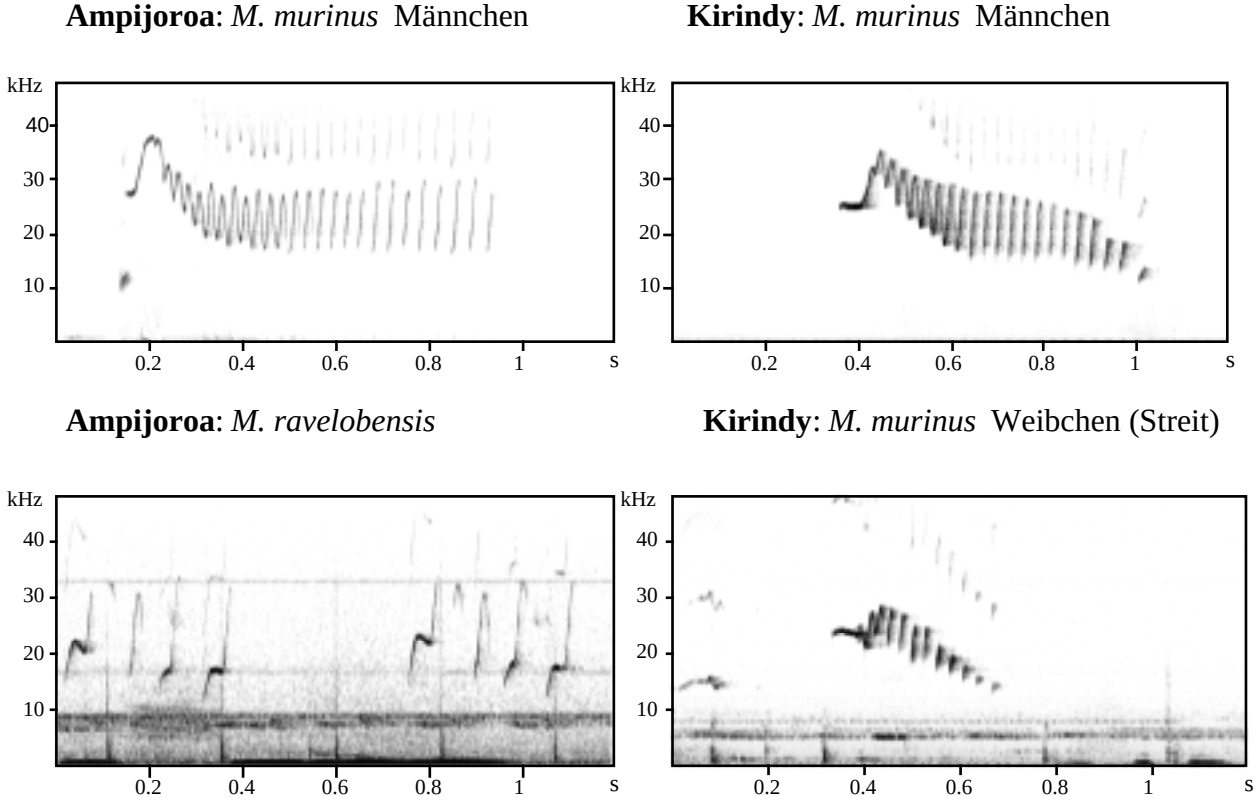


Abb. 45: Sonagramme von Trillerartigen Lauten

Bereits am Sonagramm ließ sich erkennen, daß die „Streit-Triller“ der Weibchen generell eine große Ähnlichkeit zu den Trillern der Männchen aufwiesen, doch sie lagen insgesamt bei einer tieferen Frequenz, hatten weniger Modulationen und eine geringere Dauer. Der „trillerartige Laut“ von *M. ravelobensis* dagegen besaß wenig Ähnlichkeit zu den Trillern der *M. murinus* Männchen. Zu *M. myoxinus* können keine Aussagen getroffen werden.

In Tabelle 40 wurden Merkmale der Triller von *M. murinus* Männchen zusammengestellt (vgl. Methoden Abb. 18 & Tab. 4). Im Anhang 6 (Tab. 81) finden sich detaillierte Daten zu den einzelnen Männchen und zu den möglichen Trillern der Weibchen. Strukturdaten zu dem möglichen Triller von *M. ravelobensis* wurden in dieser Arbeit nicht angegeben, da es sich um fünf Laute von einem Individuum handelte.

Tab. 40: Charakterisierung der Triller von ***M. murinus*** **Männchen**

| | **Ampijoroa** (n=10) | **Kirindy** (n=18) | MWU | NA |
|---|---|---|---|---|
| Höchstfrequenz (kHz) | 36, 5 ± 1,4<br>36,7 (33,6-38,1) | 36,5 ± 1,9<br>36,7 (32,6-39,1) | n.s. | n.s. |
| Anfangsfrequenz Pfiff (kHz) | 24,9 ± 2,5<br>25,3 (21,2-30,1) | 26,5 ± 1,9<br>26,4 (22,3-30,4) | n.s. | n.s. |
| Endfrequenz Pfiff (kHz) | 25,6 ± 2,2<br>25,6 (22,1-30,6) | 25,6 ± 1,9<br>26,0 (21,1-28,1) | n.s. | n.s. |
| Bandbreite Pfiff (kHz) | 0,7 ± 0,8<br>0,3 (0-2,7) | -1,0 ± 1,2<br>-1,0 (-3,9 - 0,9) | * | * |
| Bandbreite Steigung (kHz) | 11,0 ± 1,7<br>10,9 (7,1-13,5) | 10,9 ± 2,8<br>11,3 (6,1-17,2) | n.s. | n.s. |
| Mittlere Minimalfrq. Modulation (kHz) | 23,2 ± 1,9<br>24,0 (20-25,2) | 24,2 ±3,1<br>24,2 (19-31,2) | n.s. | n.s. |
| Mittlere Höchstfrq. Modulation (kHz) | 29,5 ± 1,8<br>29,7 (26,7-32,7) | 32,8 ±2,1<br>32,7 (28,8-36,7) | n.s. | * |
| Bandbreite Modulation 1 (kHz) | 3,4 ± 1,2<br>3,1 (2,2-5,6) | 5,9 ±1,7<br>5,8 (2,8-8,3) | ** | ** |
| Bandbreite Modulation 2 (kHz) | 4,4 ± 1,1<br>4,7 (3,1-6,3) | 6,7 ±1,5<br>6,7 (3,3-8,8) | ** | * |
| Bandbreite Modulation 3 (kHz) | 5,6 ± 1,4<br>6,0 (3,7-7,6) | 7,6 ±1,5<br>7,8 (4,5-9,5) | n.s. | n.s. |
| Bandbreite Modulation 4 (kHz) | 6,8 ± 1,6<br>7,4 (4,3-9,0) | 8,6 ±1,5<br>8,7 (5,5-10,6) | n.s. | n.s. |
| Bandbreite Modulation 5 (kHz) | 7,7 ± 1,6<br>8,1 (5,5-9,5) | 9,7 ±1,6<br>9,8 (6,7-12,2) | n.s. | n.s. |
| Bandbreite Modulation 6 (kHz) | 8,1 ± 1,5<br>8,4 (6,0-9,7) | 10,4 ±1,6<br>10,7 (7,4-13) | * | * |
| Bandbreite Modulation 7 (kHz) | 8,8 ± 1,6<br>8,8 (6,6-11) | 11,1 ± 1,5<br>11,3 (8,2-13,9) | * | n.s. |
| Bandbreite der ersten 7 Modulationen (kHz) | 6,3 ± 1,3<br>6,7 (4,5-8,1) | 8,6 ±1,5<br>8,7 (5,5-10,8) | ** | ** |
| Modulationen | 27 ± 5<br>27 (16-33) | 22 ± 5<br>22 (12-30) | n.s. | n.s. |
| Gesamtdauer (ms.) | 759 ± 104<br>772 (527-877) | 642 ± 110<br>660 (381-794) | n.s. | n.s. |
| Pfiffdauer (ms.) | 15 ± 7,7<br>15 (7-29) | 50 ± 20,7<br>45 (32-126) | *** | *** |
| Steigdauer (ms.) | 39,7 ± 6,0<br>38,0 (33-49) | 38,0 ± 7,8<br>35,5 (25-54) | n.s. | n.s. |
| Modulationsdauer (ms.) | 146 ± 7<br>144 (136-159) | 142 ± 11<br>142 (125-167) | n.s. | n.s. |

Mittelwerte ± Standardabweichung; Median (Min-Max);
MWU : Mann-Whitney-U-Test; NA: nested ANOVA;

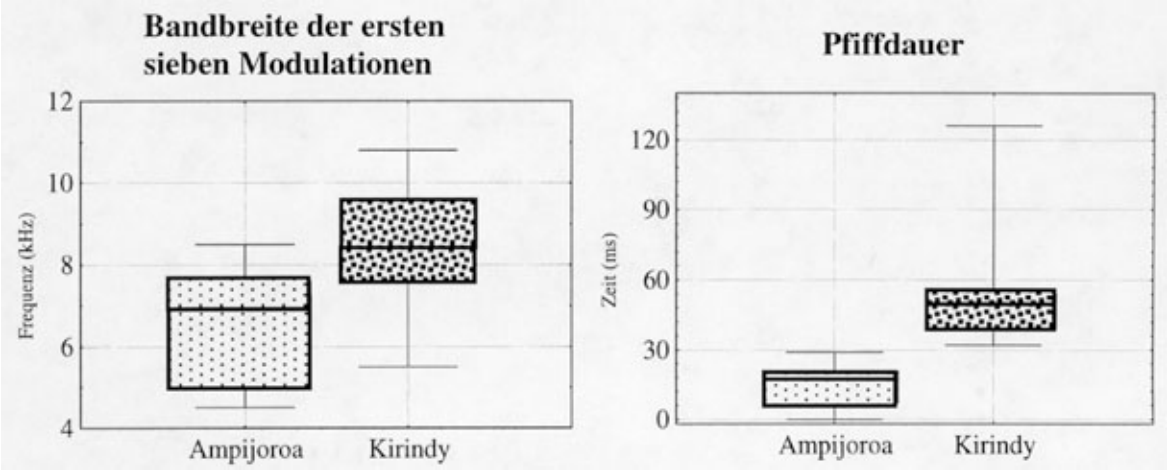


Abb. 46: Vergleich von zwei Lautmerkmalen der beiden *M. murinus* Populationen

Sieben der insgesamt 20 untersuchten Merkmale der Triller von *M. murinus* Männchen unterschieden sich mindestens auf dem signifikanten Niveau (Mann-Whitney-U-Test; Z>3,0; p<0,05; nested ANOVA; F>13,0; p<0,05; Tab. 40). Der Anfangspfiff der Individuen von Ampijoroa war höchstsignifikant kürzer als der von Individuen von Kirindy (Abb. 46). In Ampijoroa war der Anfangspfiff meist konstantfrequent oder die Frequenz stieg leicht an. Der Anfangspfiff der Männchen von Kirindy besaß dagegen meist eine absteigende Frequenzmodulation. Die Triller der Individuen von Kirindy überstrichen in allen untersuchten Modulationen größere Bandbreiten als die Triller der Individuen von Ampijoroa (Abb. 46). Dieser Unterschied war hochsignifikant bei den ersten beiden Modulationen des Trillers und signifikant bei der sechsten und siebten Modulation. Alle untersuchten Merkmale der Triller, außer den Bandbreiten-Merkmalen der Modulationen zueinander (ab der zweiten Modulation), zeigten keine hohe Korrelation (Spearman-Rang-Korrelation, $r_s$<0,9). Zwischen der ersten Bandbreite der Modulation konnte ebenfalls keine sehr hohe Korrelation mit den anderen Bandbreiten der Modulationen und der „Bandbreite der ersten sieben Modulationen“ gefunden werden (Spearman-Rang-Korrelation, $r_s$<0,78). Bei den anderen Bandbreiten-Merkmalen der Modulationen wurden dagegen hohe Korrelationskoeffizienten erhalten ($r_s$>0,91). Daher gingen in die folgenden Analysen die Werte der ersten beiden Bandbreiten der Modulationen ein.

Eine Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Pfiffdauer“ und „Bandbreite Pfiff“ aus den Merkmalen „Pfiffdauer“, „Bandbreite Pfiff“, „Bandbreite Modulation 1“ und „Bandbreite Modulation 2“ zur Diskriminierung aus (Tab.41). Die Individuen der *M. murinus* Populationen der beiden Gebiete Ampijoroa und Kirindy wurden anhand dieser Merkmale zu 100 % der richtigen Population zugeordnet. Eine Kreuzvalidierung brachte gleiche Klassifikationsgüte (100%).

Tab. 41: Populationsspezifische Klassifizierung der Männchen durch die Triller-Merkmale

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* **Ampijoroa** | *M. murinus* **Kirindy** |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* Ampijoroa | 100 | **10** | 0 |
| *M. murinus* Kirindy | 100 | 0 | **18** |
| Gesamt | **100** | 10 | 18 |

Die Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Pfiffdauer“ (Wilks‘ $\Lambda$=0,5043; $F_{1,26}$=25,5; p<0,0001) und „Bandbreite Pfiff“ (Wilks‘ $\Lambda$=0,3642; $F_{2,25}$=21,8; p<0,0001) aus den Merkmalen „Pfiffdauer“, „Bandbreite Pfiff“, „Bandbreite Modulation 1“ und „Bandbreite Modulation 2“ aus.

Die hierarchische Darstellung in einem Dendrogramm ergab einen eigenen Cluster für die Triller der Individuen aus Kirindy (Abb. 47). Die Triller eines Individuums aus Kirindy fielen wegen besonders langer Anfangspfiffe auf, dieses spaltete sich bereist am Anfang ab. Im Cluster der Triller der Individuen von Ampijoroa waren die Triller von einem *M. murinus* Individuum von Kirindy vorhanden, dieses besaß einen relativ kurzen Anfangspfiff.

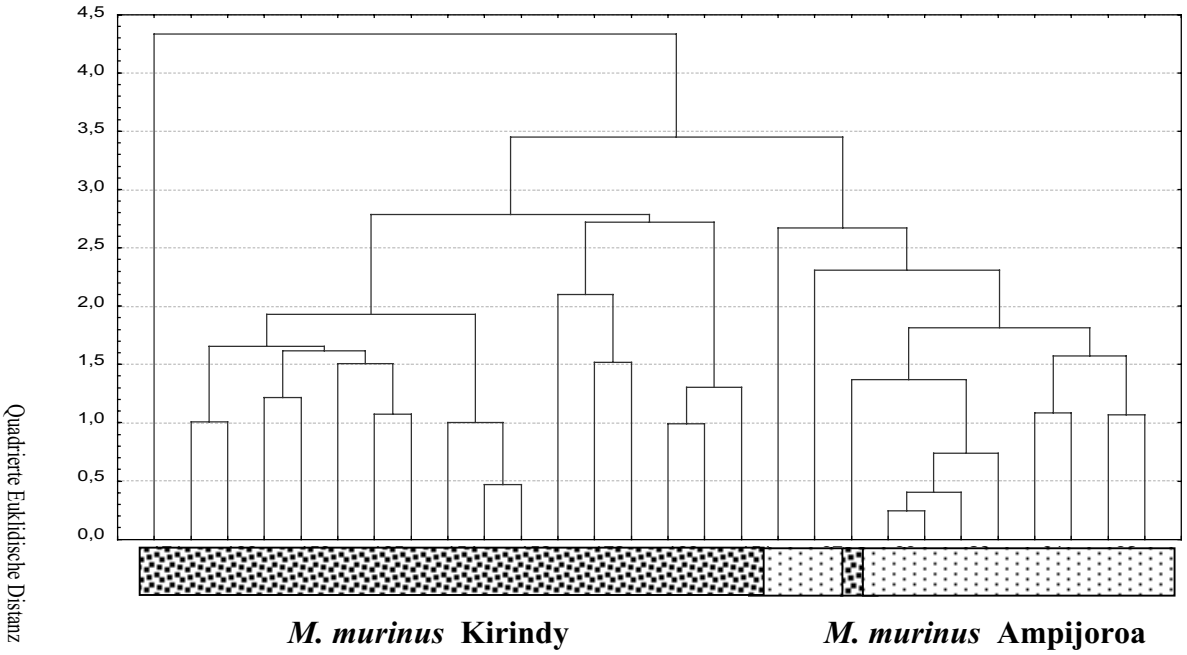


Abb. 47: Hierarchische Darstellung der Merkmale der Triller-Laute: Dendrogramm für 10 *M. murinus* von Ampijoroa (kleine Punkte) und 18 *M. murinus* von Kirindy (große Punkte).
Das Dendrogramm war das Ergebnis einer Unweighted-Pair-Group-Average-Clusteranalyse mit den Merkmalen „Pfiffdauer“, „Bandbreite Pfiff“, „Bandbreite Modulation 1“ und „Bandbreite Modulation 2“.

Zusammenfassend läßt sich zu den Trillern von *M. murinus* Männchen sagen, daß die Modulationen (Schwingungen) in Ampijoroa eine geringere Bandbreite besaßen und der Anfangspfiff in Kirindy wesentlich länger war.

### 3.6.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen

Die Rumpflänge der Individuen von Kirindy war länger als die der Individuen von Ampijoroa. Um mögliche Trends des Einflusses der Körpermaße auf die Rufstruktur entdecken zu können, wurden „mittlere Minimalfrequenz der Modulationen“ (als tiefster Wert), Höchstfrequenz und Gesamtdauer für Triller gegen die Rumpflängen aufgetragen (Abb. 48).

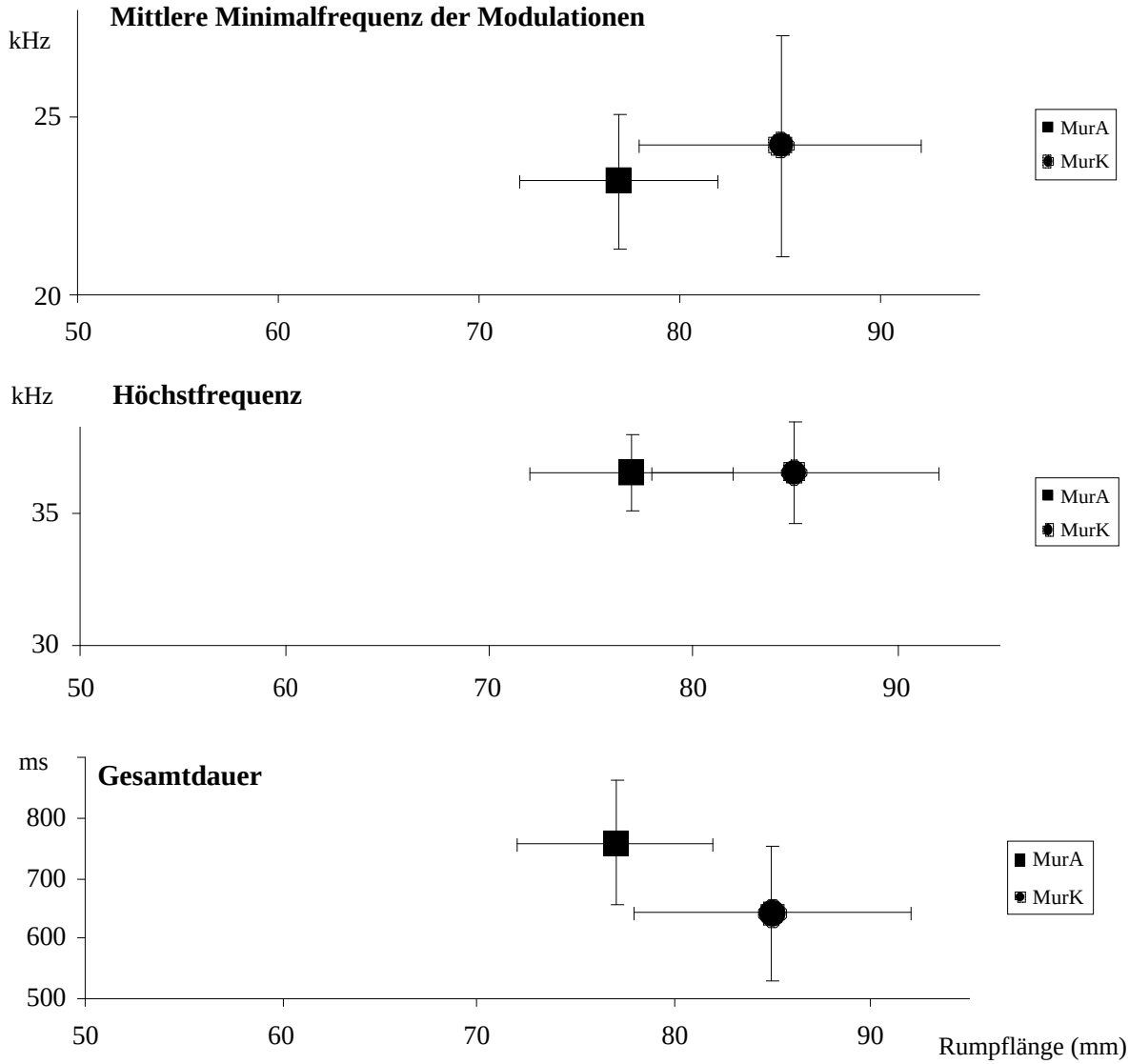


Abb. 48: Darstellung der Korrelation von Rumpflänge und Strukturmerkmalen von Trillern von *M. murinus* Männchen von Ampijoroa und Kirindy.
Auf der X-Achse sind die Rumpflängen mit Mittelwert und Standardabweichung aufgetragen, auf der Y-Achse die Mittelwerte und Standardabweichungen der Lautmerkmale.
MurA: *M. murinus* von Ampijoroa (n=10); MurK: *M. murinus* von Kirindy (n=18).

Es war ein Trend von höheren Minimalfrequenzen der Individuen von Kirindy im Vergleich zu Individuen von Ampijoroa bei Trillern festzustellen. Die Gesamtdauer der Triller von *M. murinus* von Kirindy war tendenziell kürzer als die von *M. murinus* von Ampijoroa.

### 3.6.3. Untersuchung der Variabilität der Triller

**Vergleich der Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums**

In allen vermessenen Merkmalen, außer der Steigdauer, war die Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums in Ampijoroa größer als in Kirindy (Tab. 42). Dies war bei den Frequenzmerkmalen aber nicht so deutlich ausgeprägt wie bei der Gesamtdauer des Lautes und der Pfiffdauer. Bei *M. murinus* von Ampijoroa zeigten einige Individuen mal etwas länger Anfangspfiffe und mal gar keine Anfangspfiffe.

Tab. 42: Variationskoeffizienten der einzelnen Individuen für die Merkmale der Triller

| Abk. | Merkmale | Ampijoroa (n=10) | Kirindy (n=18) | MWU |
|---|---|---|---|---|
| HF | Höchstfrequenz | 5,3 (2,4-6,7) | 4,0 (2,0-7,9) | n.s. |
| AfP | Anfangsfrq. Pfiff | 7,2 (6,1-10,7) | 6,5 (3,5-12,5) | n.s. |
| EfP | Endfrq. Pfiff | 7,2 (6,2-10,4) | 6,2 (3,5-12,4) | n.s. |
| BS | Bandbreite Steigung | 13,2 (11,3-24,1) | 12,0 (5,9-36,1) | n.s. |
| MM | Mittl. Minimalfrq. Mod. | 8,2 (6,9-12,7) | 8,0 (4,4-18,5) | n.s. |
| HM | Mittl. Höchstfrq. Mod. | 6,6 (4,1-11,4) | 4,3 (2,3-9,1) | n.s. |
| 1 | Bandbreite Mod. 1 | 28,0 (22,7-50) | 21,1 (15,0-31,3) | * |
| 2 | Bandbreite Mod. 2 | 23,2 (16,4-35,5) | 18,2 (9,5-26,8) | n.s. |
| 3 | Bandbreite Mod. 3 | 20,0 (16,2-27,3) | 18,2 (9,6-29,5) | n.s. |
| 4 | Bandbreite Mod. 4 | 19,0 (14,5-20,9) | 16,1 (8,0-31,0) | n.s. |
| 5 | Bandbreite Mod. 5 | 17,8 (11,8-27,7) | 14,6 (7,2-28,4) | n.s. |
| 6 | Bandbreite Mod. 6 | 17,6 (9,1-22,9) | 13,6 (5,4-26,3) | n.s. |
| 7 | Bandbreite Mod. 7 | 16,2 (9,1-22,9) | 11,7 (5,1-24,4) | n.s. |
| BM | Bandbreite der ersten 7 Mod. | 14,0 (11,1-18,0) | 11,2 (5,4-23,7) | n.s. |
| Mo | Modulationen | 36,4 (14,3-58,6) | 15,2 (8,7-72,2) | n.s. |
| GD | Gesamtdauer | 21,9 (16,6-35,5) | 13,6 (8,1-63,4) | * |
| PD | Pfiffdauer | 71,0 (24,1-142,9) | 18,9 (10,4-37,8) | ** |
| SD | Steigdauer | 21,7 (15,2-28,2) | 24,2 (14,0-76,0) | n.s. |
| DM | Dauer 1 bis 7 Modulation | 5,0 (2,9-7,1) | 3,5 (1,6-12,2) | n.s. |

Median (Min-Max); MWU: Mann-Whintey-U-Test; Abk.: Abkürzung (für Abb. 49)
n.s.: $p<0,05$; *: $0,05>p>0,01$; **: $p<0,01$;

**Variabilität zwischen den Individuen einer Population**

Die verschiedenen Individuen in Ampijoroa schienen in allen Merkmalen der Bandbreite der Modulationen mehr voneinander abzuweichen als die Individuen von Kirindy. In der Bandbreite der Steigung dagegen unterschieden sich die Individuen von Kirindy etwas stärker. Die Unterschiede in der Variabilität waren aber gering, die verschiedenen Individuen der beiden *M. murinus* Populationen zeigten sich in allen Merkmalen vergleichbar variabel (Levene-Test: $F<2,6$; n.s.).

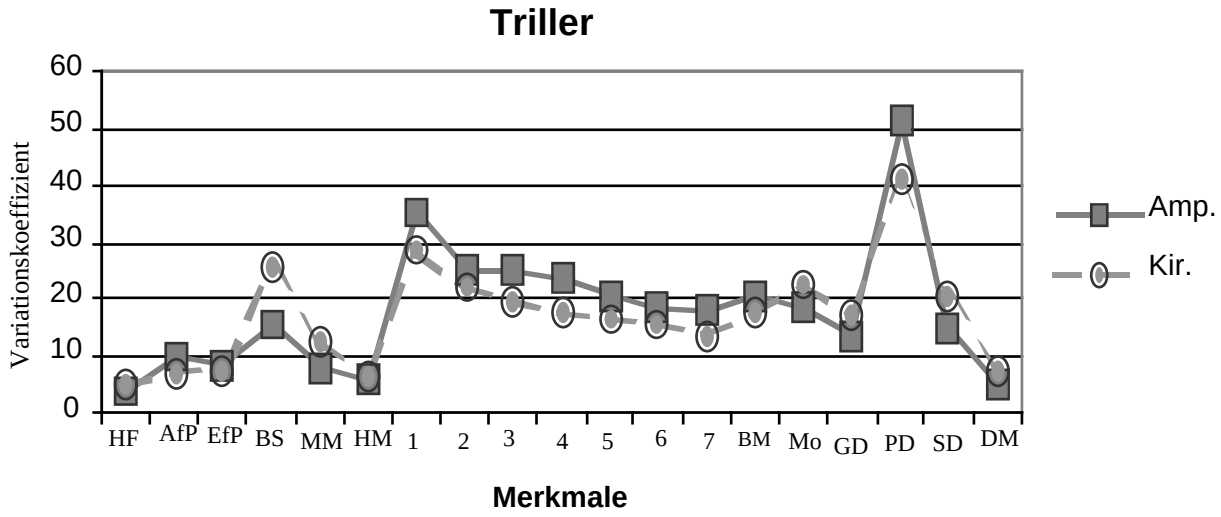


Abb. 49: Variationskoeffizienten der beiden *M. murinus* Populationen getrennt dargestellt für jedes Merkmal der Triller.
Amp.: Ampijoroa; Kir.: Kirindy;
Abkürzungen der Merkmale siehe Tabelle 42.

Zusammenfassend läßt sich festhalten, daß die Triller der Individuen von Ampijoroa sowohl innerhalb eines Individuums als auch zwischen den verschiedenen Individuen etwas variabler zu sein schienen als die Triller der Individuen von Kirindy.

## 3.7. Breitbandige Zips

### 3.7.1. Charakterisierung der breitbandigen Zips von drei Populationen zweier Arten

Breitbandige Zips konnten von beiden *M. murinus* Populationen erhalten werden. Sie traten ausschließlich zwischen Trillern während der Paarungszeit auf. Repräsentative Sonagramme von breitbandigen Zips sind in Abbildung 50 dargestellt, Box-Plots in Abbildung 51. In Tabelle 43 wurden die charakteristischen Daten der breitbandigen Zips zusammengefaßt. In Anhang 7 (Tab. 82) finden sich die Daten der einzelnen Individuen im Detail.

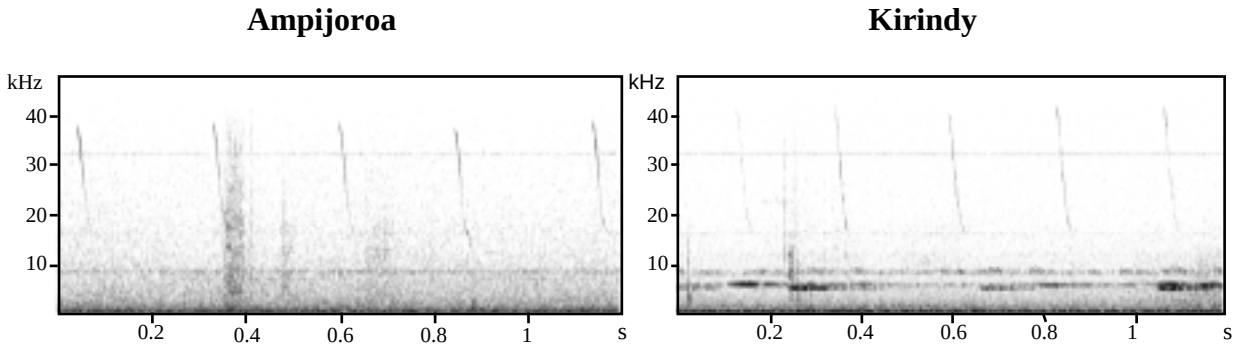


Abb. 50: Repräsentative Sonagramme von breitbandigen Zips von *M. murinus*

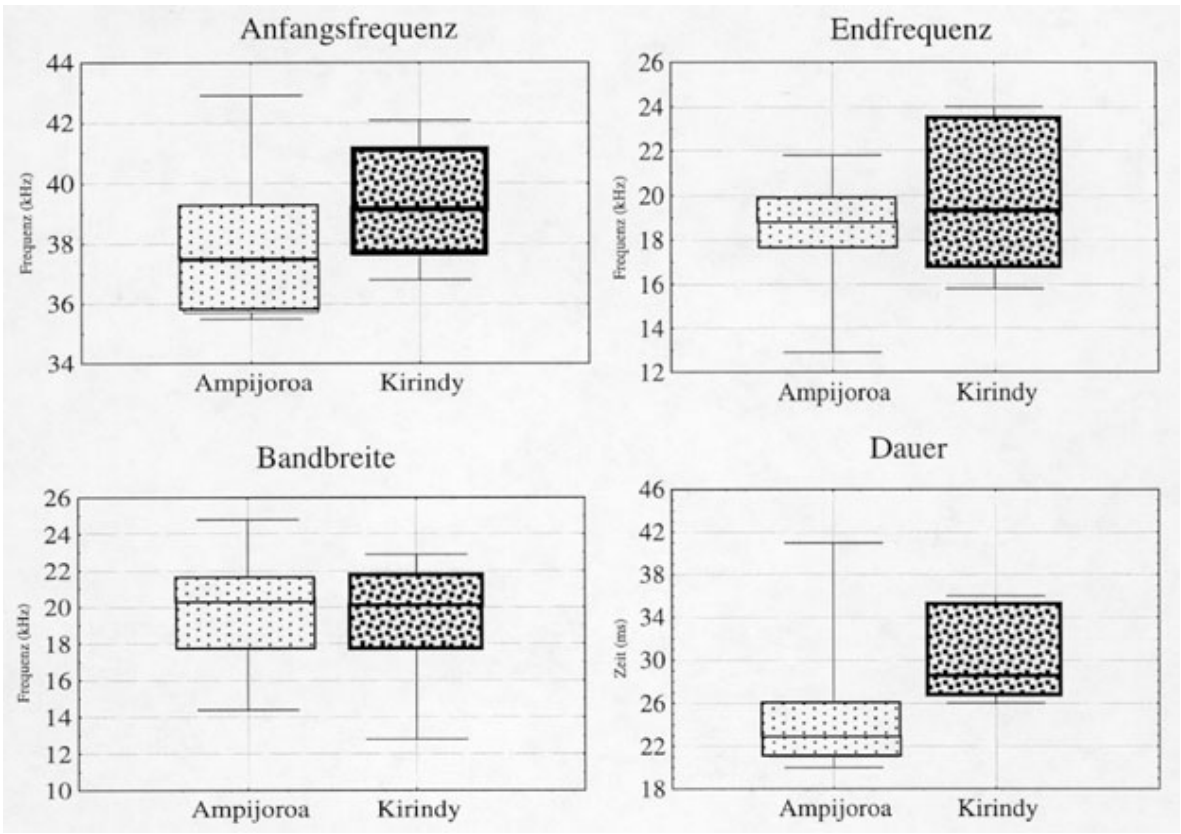


Abb. 51: Vergleich der Lautmerkmale der breitbandigen Zips der beiden *M. murinus* Populationen. *M. murinus* von Ampijoroa (n=9), *M. murinus* von Kirindy (n=7).

Tab. 43: Charakterisierung der breitbandigen Zips von ***M. murinus***

| | **Ampijoroa** (n=9) | **Kirindy** (n=7) | MWU | NA |
|---|---|---|---|---|
| Anfangsfrequenz (kHz) | 38,3 ± 2,8 | 39,2 ± 1,9 | n.s. | n.s. |
| Endfrequenz (kHz) | 18,6 ± 2,6 | 19,7 ± 3,1 | n.s. | n.s. |
| Bandbreite (kHz) | 19,7 ± 3,2 | 19,5 ± 3,4 | n.s. | n.s. |
| Dauer (msec.) | 24,9 ± 6,5 | 30,3 ± 4,0 | n.s. | n.s. |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
MWU: Mann-Whitney-U-Test; NA: nested ANOVA;

Zwischen den beiden *M. murinus* Populationen von Ampijoroa und Kirindy konnten keine signifikanten Unterschiede in den breitbandigen Zips gefunden werden (Mann-Whitney-U-Test: Z<2,4; n.s.; nested ANOVA; FG= 951; F<4,6; n.s.).

An dieser Stelle wird auch ein Sonagramm von den „trillerartigen Lauten“ von *M. ravelobensis* abgebildet, da auch bei diesen nach den aufsteigenden Modulationen teilweise absteigende Zips zu erkennen waren (Abb. 52). Diese waren den absteigenden Zips der *M. murinus* Individuen ähnlich, doch sie besaßen in ihrer gesamten Struktur niedrigere Frequenzen (niedrigere Anfangs- und Endfrequenzen). Im Gegensatz zu den Zips von *M. murinus*, die in sehr unregelmäßigen Abständen abgegeben wurden, schienen die breitbandigen Zips von *M. ravelobensis* unmittelbar nach den auftsteigenden Lauten in regelmäßigen Abständen aufzutreten. Mehr Daten sind notwendig, um dies zu belegen.

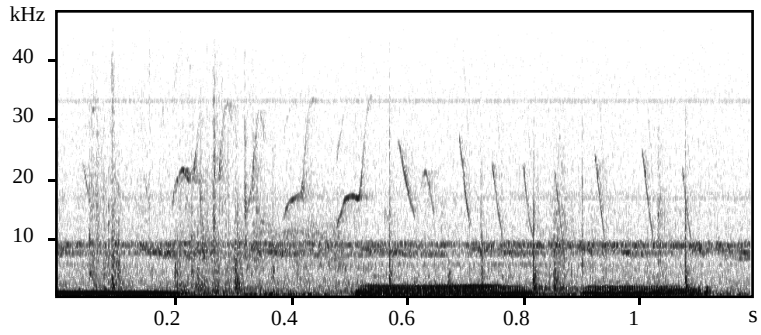


Abb. 52: „Trillerartiger Laut“ von *M. ravelobensis* mit absteigenden breitbandigen Zips

Zusammenfassend läßt sich zu den breitbandigen Zips sagen, daß keine Unterschiede zwischen den beiden *M. murinus* Populationen gefunden wurden. Sollte der „trillerartige Laut“ von *M. ravelobensis* den Trillern von *M. murinus* entsprechen, so wichen die breitbandigen Zips, die in diesem Zusammenhang abgegeben wurden, durch die niedrigeren Frequenzen wesentlich von den breitbandigen Zips von *M. murinus* ab.

### 3.7.2. Korrelation von Lautmerkmalen und Körpermerkmalen

Um einen möglichen Einfluß der Unterschiede in den Rumpflängen zwischen den beiden *M. murinus* Populationen zu untersuchen, wurden Endfrequenz, Anfangsfrequenz und Dauer für breitbandigen Zips gegen die Rumpflänge von *M. murinus* beider Gebiete aufgetragen (Abb. 53).

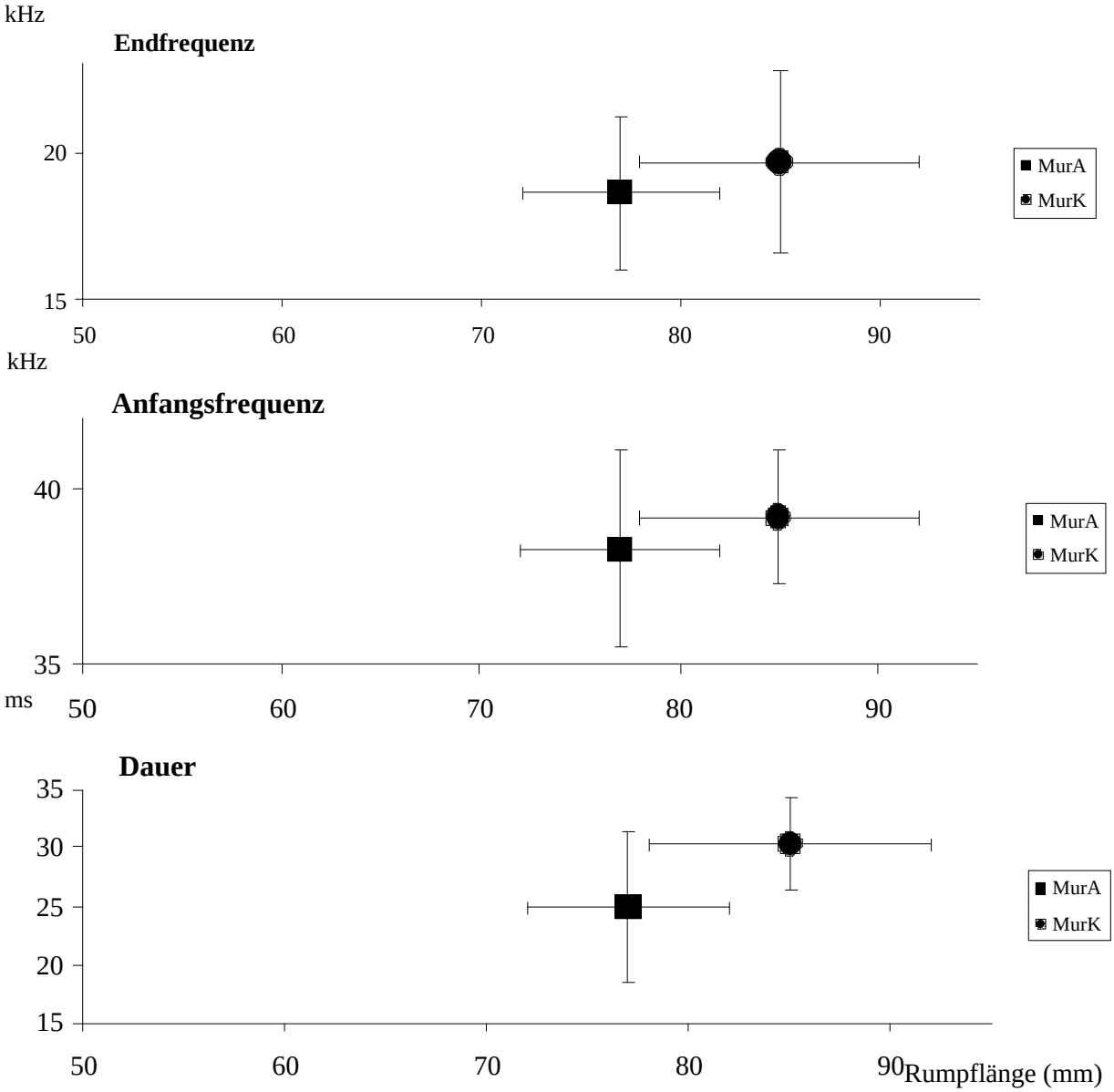


Abb. 53: Darstellung der Korrelation von Rumpflänge und Strukturmerkmalen von breitbandigen Zips von *M. murinus* Männchen von Ampijoroa und Kirindy.
Auf der X-Achse sind die Rumpflängen mit Mittelwert und Standardabweichung aufgetragen, auf der Y-Achse die Mittelwerte und Standardabweichungen der Lautmerkmale.
MurA: *M. murinus* von Ampijoroa (n=9); MurK: *M. murinus* von Kirindy (n=7).

Es war, vergleichbar zu den Befunden bei den Trillern, ein leichter Trend von höheren Minimalfrequenzen von Individuen von Kirindy im Vergleich zu Individuen von Ampijoroa bei breitbandigen Zips festzustellen. Die Gesamtdauer der breitbandigen Zips von *M. murinus* von Kirindy war tendenziell länger als die von *M. murinus* von Ampijoroa.

### 3.7.2. Untersuchung der Variabilität der breitbandigen Zips

**Vergleich der Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums**

Bei den breitbandigen Zips wurde in allen vermessenen Merkmalen eine höhere Variabilität bei den Individuen von Ampijoroa gegenüber den Individuen von Kirindy festgestellt (Tab. 44). Während die Anfangsfrequenz bei beiden Populationen relativ stereotyp war, konnte eine größere Variabilität in der Minimalfrequenz der Individuen von Ampijoroa im Vergleich zu den Individuen von Kirindy festgestellt werden. Bei der Bandbreite und der Dauer waren ebenfalls die Laute der Individuen von Ampijoroa variabler, doch dieser Unterschied war nicht signifikant.

Tab. 44: Variationskoeffizienten der einzelnen Individuen für die Merkmale der breitbandigen Zips

| | Ampijoroa (n=9) | Kirindy (n=7) | MWU |
|---|---|---|---|
| Anfangsfrequenz (kHz) | 5,1 (2,3-7,9) | 3,7 (1,7-5,8) | n.s. |
| Endfrequenz (kHz) | 13,3 (9,0-29,1) | 9,8 (5,6-11,7) | * |
| Bandbreite (kHz) | 19,0 (14,3-26,1) | 14,3 (9,4-19,2) | n.s. |
| Dauer (ms) | 14,1 (11,6-22,2) | 10,7 (8,3-28,9) | n.s. |

Median (Min-Max); MWU: Mann-Whitney-U-Test;
n.s.: $p<0,05$; *: $0,05>p>0,01$;

**Variabilität zwischen den Individuen einer Population**

Die verschiedenen Individuen beider Populationen zeigten Varianzhomogenität, d.h. die Variation von Individuum zu Individuum ähnelte sich bei beiden Populationen (Abb. 54; Levene-Test: $F<1,0$; n.s.).

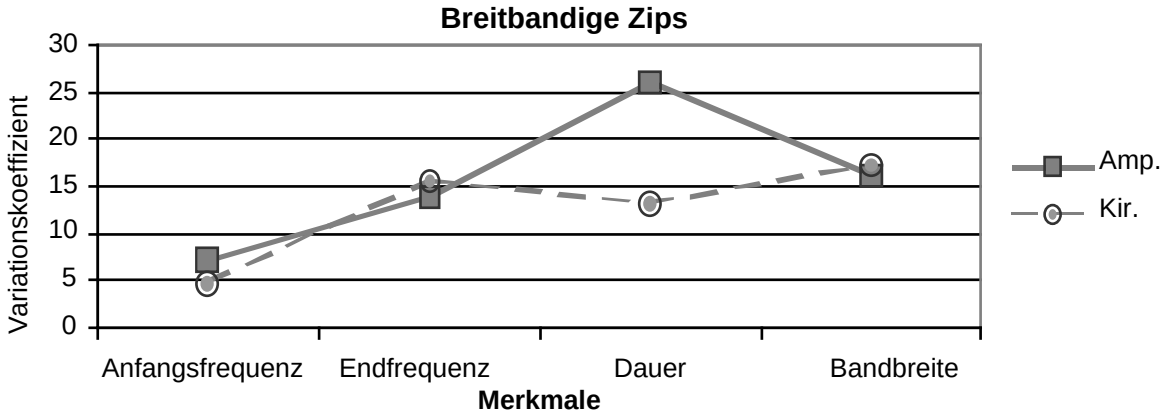


Abb. 54: Variationskoeffizienten der beiden *M. murinus* Populationen getrennt dargestellt für jedes Merkmal der breitbandigen Zips.
Amp.: Ampijoroa; Kir.: Kirindy;

Zusammenfassend läßt sich zu den breitbandige Zips sagen, daß die Variabilität der Laute innerhalb eines Individuums in Ampijoroa größer zu sein schienen als in Kirindy.

# 4. Diskussion

## 4.1. Morphometrische Charakterisierung

Die Trennung der Mausmakis in verschiedene Arten erfolgte bis jetzt anhand morphometrischer Charakterisierung und genetischer Untersuchungen. Um sicherzustellen, daß ich die Individuen eines Gebietes der korrekten Art zugeordnet hatte, wurde eine morphometrische Charakterisierung der Individuen durchgeführt. Meine Ergebnisse bestätigten die in der Literatur beschriebenen Unterschiede zwischen den **Arten** *M. myoxinus, M. ravelobensis* und *M. murinus* (Schmid & Kappeler, 1994; Zimmermann et al., 1998).

Es konnten aber nicht immer alle gefangenen Individuen eindeutig anhand der morphometrischen Daten jeweils einer der sympatrischen Arten zugewiesen werden. In Kirindy waren von mir sechs von insgesamt 92 gefangenen Individuen (ca. 7 %) nicht *M. murinus* oder *M. myoxinus* zuzuordnen. Dieser Prozentsatz liegt geringfügig über dem Befund von Schmid & Kappeler (1994). In Ampijoroa konnten im Gebiet, in welchem die Mausmakiarten sympatrisch vorkommen (Gebiet 1), von mir ebenfalls 7 von insgesamt 105 gefangenen Individuen (ca. 7%) nicht eindeutig zu *M. murinus* oder *M. ravelobensis* zugeordnet werden. Die hier beschriebenen Befunde deuten an, daß eine **Hybridisierung** der sympatrischen Arten nicht auszuschließen ist. Rumpler et al. (1998) berichteten ebenfalls von Hybriden zwischen *M. murinus* und *M. myoxinus* in Kirindy, obwohl genetische Unterschiede in der mitochondrialen DNA zwischen den Arten nachgewiesen wurden (Leipoldt, pers. Mitt. in Rumpler et al., 1998). Hybride von verschiedenen Arten, die fruchtbare Nachkommen zeugen können, werden keineswegs selten in der Literatur beschrieben (Marler, 1973; Costello et al., 1993; Bearder et al. 1996; Kroodsma & Miller, 1996). Sind Hybride nicht gut lebensfähig, so wird die Anzahl der Fehlverpaarungen weit unterschätzt (Wiley, 1994). Bei Totenkopfaffen konnten keine Isolationsmechanismen gefunden werden, die eine Paarung zwischen verschiedenen Arten verhindern (Costello et al., 1993). Die soziale Organisationsform und das akustische Repertoire verschiedener Totenkopfaffenarten scheint sich stark zu unterscheiden, doch es gibt keinen Paarungsruf, also keine Vermeidung von Hybridisierung durch akustische Kommunikation. Ein Fitnessnachteil durch Nichtbeantwortung der Laute von Hybriden wurde aber diskutiert (Costello et al., 1993). Bei Galapagos-Finken wurde nachgewiesen, daß eine zwischenartliche Partnerwahl durch auditorische und visuelle Erfahrungen durch Eltern beeinflußt wurde (Grant & Grant, 1997).

Um den Rahmen dieser Arbeit nicht zu sprengen, bin ich nur auf die Individuen eingegangen, die ich eindeutig einer Art zuweisen konnte. Akustische Daten zu den nach den morphometrischen Daten möglichen Hybriden wurden von mir aber in beiden Gebieten gesammelt.

Erstmalig wurde ein morphometrischer Vergleich der beiden *M. murinus* Populationen von Ampijoroa und Kirindy durchgeführt. Mit Hilfe von Diskriminanz- und Clusteranalyse konnten beide Populationen nicht eindeutig voneinander getrennt werden. Gruppen, die überwiegend aus Individuen einer Population gebildet wurden, ließen sich aber erkennen. Die Trennung der beiden *M. murinus* Populationen ist nicht so deutlich wie die Trennung zu den Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus.* Meine morphometrischen Befunde deuten daher auf eine mögliche Trennung höchstens auf **Unterart-Niveau** hin. Auch genetische Untersuchungen (Pastorini et al., eingereicht) deuten darauf hin, daß die *M. murinus* Populationen der beiden Gebiete Ampijoroa und Kirindy Unterarten darstellen könnten.

Morphometrische Vergleiche der roten Formen der Westküste (*M. ravelobensis* und *M. myoxinus*) mit der roten Form der Ostküste, ***M. rufus***, könnten wichtige Informationen zur Verwandtschaftsbeziehung der verschiedenen Arten liefern. Neben der Fellfärbung konnte Martin (1995) bei Schädelvermessungen Ähnlichkeiten zwischen *M. rufus* und roten Formen der Westküste feststellen. Zwei Individuen von der Ankarafantsika-Region (vermutlich handelte es sich um Individuen von *M. ravelobensis*) fielen in ihren Schädelmaßen eindeutig in die Verteilung der *M. rufus* Individuen. Ein Individuum von der Morondava-Region (Westküste) zeigte sehr kleine Maße (vermutlich handelte es sich um *M. myoxinus*), insgesamt glich die Schädelform eher der von *M. rufus* als der von *M. murinus.* Der Vergleich der Schädel von *M. murinus* und *M. rufus* gab wichtige Hinweise auf die Ernährung der verschiedenen Arten (Martin, 1995). *M. rufus* ist durch den relativ langen Gaumen gut an Insektennahrung angepaßt, *M. murinus* durch die relativ kräftige Kiefermuskulatur an pflanzliche Nahrung.

Da es bei nachtaktiven Arten, bei denen der visuelle Sinn eine geringere Rolle spielen könnte, zu großen morphologischen und Farbvariationen innerhalb einer Art kommen kann (Bearder et al., 1995), sollten zur Artbestimmung mehrere Ansätze herangezogen werden. In dieser Arbeit wird auf das akustische Repertoire verschiedener Mausmakiarten eingegangen.

## 4.2. Hinweise zu den „Kommunikations-Modellen“ angewendet auf Mausmakis

Um eine sinnvolle Diskussion der Modelle zur Kommunikation überhaupt zu erlauben, sind bei einigen Modellen weitere Kenntnisse zu Mausmakis notwendig, auf die in der Einleitung nicht eingegangen wurde. Im folgenden wurde das notwendige Wissen zu einigen Modellen, soweit vorhanden, zusammengetragen.

### 4.2.1. Gewichts-/ Körpergrößen-Modell

Nur *M. myoxinus* wich in seinen Körpermerkmalen wesentlich von den anderen beiden untersuchten Arten ab, so daß ein Einfluß von den Körpermerkmalen auf die Rufstruktur (Grundfrequenzhöhe und Dauer) besonders bei dieser Art im Vergleich zu den anderen zu erwarten wäre. Nach dem Gewichts-Modell sollte *M. myoxinus* als die mit Abstand kleinste Form höhere Frequenzen und eine kürzere Dauer in den Lauten aufweisen als *M. murinus* und *M. ravelobensis* (Hauser, 1993; Fitch & Hauser, 1995). Bei den beiden *M. murinus* Populationen konnte eine größere Rumpflänge bei den Individuen von Kirindy festgestellt werden, auch dieser Unterschied wird diskutiert. Nach Gould (1983) sollten durch die Größe bedingte Unterschiede in der Lautstruktur zwischen den Geschlechtern eher zu erwarten sein, wenn geschlechtsspezifische Größenunterschiede vorliegen. Da die Körpergröße bei Mausmakis sich nicht wesentlich zwischen den Geschlechtern unterschied, sind Unterschiede in der Struktur der Laute zumindest aufgrund dieses Modells nicht zu erwarten. Auf geschlechtsspezifische Unterschiede wurde daher nicht weiter untersucht.

Es sollte beachtet werden, daß Individuen einer Art oft in der Lage sind, sehr verschiedene Lautformen von sich zu geben, die sich in der Ruffrequenz stark unterscheiden können (Hauser, 1993). Dies wurde in der Literatur bereits für *M. murinus* beschrieben (Charles-Dominique, 1979; Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Zimmermann, 1995a) und konnte auch in dieser Studie erstmalig an drei verschiedenen Mausmakiarten beobachtet werden. Tonale Laute, die von einem Individuum abgegeben wurden, konnte Grundfrequenzen von 10 bis 40 kHz enthalten. Somit sind Mausmakis vermutlich in der Lage, durch ihre Muskulatur die Spannung der Stimmlippen und Weite und Form der Stimmritzen entsprechend zu verändern.

### 4.2.2. Habitat-Modell

Die Untersuchungsgebiete liegen beide an der Westküste von Madagaskar, bei der Vegetation handelt es sich in beiden Fällen um einen **regengrünen Trockenwald** (Ramangason, 1986; Razafy Fara, 1987; Kappeler & Ganzhorn, 1993; Ganzhorn et al., 1996; Rendigs, 1999). Akustische Unterschiede zwischen zwei Waldgebieten desselben Waldtypes wurden bis jetzt als gering dokumentiert (Brown & Waser, 1984), oft wurden dann keine Unterschiede zwischen Populationen gefunden (Date & Lemon, 1993; Daniel & Blumstein, 1998). Unterschiede könnten jedoch durch unterschiedliche ‚Bewohner‘ in den Gebieten entstehen (Brown & Waser, 1988; Doutrelant et al., 1998). Eine Überprüfung auf mögliche Unterschiede im Habitat der beiden Untersuchungsgebiete kann der Vergleich des Repertoires der beiden *M. murinus* Populationen liefern, da es sich zumindest um die gleiche Art zu handeln scheint. Unterschiede in den Lauten können dann nicht auf größeren genetischen Unterschieden basieren (Hailman & Ficken, 1996).

Morphometrische und genetische Untersuchungen an *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* weisen auf eine nahe Verwandtschaft dieser beiden roten Arten zu der roten Art an der Ostküste (*M. rufus*) hin. Dies kann zu der Spekulation führen, daß die beiden roten Arten ursprünglich von der Ostküste nach Westen eingewandert sein könnten. Somit könnte ihr

ursprüngliches Habitat der Regenwald sein, der eine andere Habitat-Akustik besitzen sollte als der Trockenwald. Sollten die roten Arten nicht an der Küste entlang, sondern über das Hochland gewandert sein, so ist auch eine Anpassung an offene, buschige Vegetation denkbar. Die Luftfeuchtigkeit spielt bei der Abschwächung der Laute eine Rolle, Laute ab ca. 10 kHz werden bei sehr geringer und sehr hoher Luftfeuchtigkeit am geringsten abgeschwächt (Griffin, 1971). Bis auf rauschhafte Laute, die in Savannengebieten und Regenwaldgebieten wenig Verzerrung erfahren, werden alle Laute im Regenwald besonders bei größeren Entfernungen weniger verzerrt als in der Savanne (Brown & Gomez, 1992).

In Südmadagaskar wurden von McGeorge (1978) Untersuchungen zum **Hintergrundgeräuschpegel** bis ca. 6 kHz durchgeführt. Zur Habitat-Akustik im höherfrequenten Bereich und in anderen Habitaten sind keine Informationen aus Madagaskar vorhanden. Ich beziehe mich daher bei meinen Interpretationen auf Ergebnisse aus der Literatur (z.B. Wiley & Richards, 1978; Richards & Wiley, 1980; Wiley & Richards 1982; Brown & Waser, 1988; Brown & Gomez, 1992) und auf eigene Beobachtungen. In meinen Untersuchungsgebieten wurde von mir während der gesamten Beobachtungszeit ein starkes Hintergrundrauschen insbesondere zwischen 6 kHz und 10 kHz beobachtet. Im Gegensatz zum Kirindy-Gebiet, in welchem während meiner Beobachtungszeit meist Windstille vorherrschte, wurde in Ampijoroa zumindest während des Paarungszeitraumes oft ein heftiger Wind bemerkt. In Kirindy, wo die erste Paarungszeit beider Arten wesentlich später liegt als die erste Paarungszeit beider Arten in Ampijoroa, fiel diese in den Beginn der Regenzeit. In dieser Zeit waren Zikaden-Laute in der Dämmerung besonders häufig aufgetreten. Dieses spätere Einsetzen der Paarungszeit könnte bereits einen Effekt auf die Lautstruktur haben. Die höhere Luftfeuchtigkeit könnte zu einer höheren Reichweite führen. Andererseits könnte das Auftreten erster Blätter zu Beginn der Regenzeit die Reflexion und Absorption der Laute erhöhen (Emlen, 1972).

Ein weiterer wichtiger Unterschied zwischen Ampijoroa und Kirindy könnte in der Anzahl nahe verwandter **sympatrischer Arten** liegen. Bei Meisen wurden Unterschiede im Auftreten von Trillern bei zwei Populationen einer Art gefunden. Diese Unterschiede wurden darauf zurückgeführt, daß eine der Populationen sympatrisch mit einer anderen Meisenart zusammen vorkommt, die andere Population dagegen keine nahe verwandten Arten im Gebiet hat (Doutrelant et al., 1998). Bei meiner Studie waren in beiden Gebieten jeweils zwei Mausmakiarten und *Cheirogaleus medius* vorhanden. Das Repertoire von *C. medius* zeigt viele Ähnlichkeiten zum Repertoire von *Microcebus* (Stanger, 1992, 1995). Abgesehen vom Triller wurden alle Lautformen stets bei beiden Gattungen gefunden. Wie stark sich die Laute der beiden Gattungen in ihrer Struktur überlappen, so daß es zu ‚Fehlklassifikationen' kommen könnte, ist nicht bekannt. Anhand der abgebildeten Sonagramme bei Stanger (1988 & 1995) halte ich es für möglich, daß einige Lautformen (pfiffartige Laute, Grunzer, Tsäk-Laute) sich zwischen den beiden Gattungen nicht gut unterscheiden lassen. Nur in Kirindy finden sich zusätzlich zu *Cheirogaleus medius* die ebenfalls dem Mausmaki sehr nahe verwandten Gattungen *Mirza coquereli* und *Phaner furcifer*. Während die Laute von *Phaner furcifer* vor allem im niederfrequenten Bereich liegen (Petter & Charles-Dominique, 1979; Stanger, 1993 & 1995) hat das akustische Repertoire von *Mirza coquereli* zum Repertoire von *Microcebus* große Ähnlichkeiten (Stanger, 1992). Daher könnte das Vorkommen dieser Gattung einen Einfluß auf das Repertoire von *Microcebus* in Kirindy im Vergleich zum Repertoire von *Microcebus* in Ampijoroa haben. Untersuchungen zu möglichen strukturellen Unterschieden der Lautformen zwischen den Gattungen wurden bis jetzt noch nicht durchgeführt. Die Sonagramme deuten auf eine möglicherweise große Überlappung der Struktur einiger Lautformen hin (Stanger, 1992 & 1995). Zumindest der Triller, der während des Paarungszeitraumes abgegeben wird, unterscheidet sich aber stark zwischen den Gattungen durch die wesentlich tiefere Frequenz der Triller bei *Mirza coquereli* (Stanger, 1992 & 1995).

### 4.2.3. Wahrnehmungs-Modell

Zur Wahrnehmung von akustischen Signalen ist bei Mausmakis nicht viel bekannt. **Hörkurven** wurden 1980 von Niaussat & Petter an mehreren *M. murinus* Individuen bestimmt. Die Hörkurve zeigt, daß *M. murinus* schlecht tiefere Frequenzen als ca. 1,5 kHz hören, eine hohe Sensitivität im Bereich von ca. 10 bis 24 kHz besitzen, und ab ca. 35 kHz eine stark zunehmende Verschlechterung der Sensitivität aufweisen. Beste Hörfähigkeit der Mausmakis liegt im Bereich von 12 kHz. Sollte eine Anpassung der Rufe der Mausmakis an die Sensitivität des Gehörorgans vorhanden sein, so sollten die Laute von *M. murinus* in den Bereich der höchsten Sensitivität fallen.

Hinweise über mögliche **Frequenz- und Zeitdiskriminierungsfähigkeiten** der Mausmakis liegen nicht vor. So wie Hörkurven von Art zu Art Unterschiede aufweisen können, so sind auch Unterschiede bei Frequenz- und Zeitunterscheidungsvermögen möglich (Fay, 1988). In dieser Arbeit wird auf Informationen anderer Arten zurückgegriffen. Endgültige Aussagen lassen sich aber erst treffen, wenn die entsprechenden Untersuchungen an den Mausmakiarten selbst vorgenommen wurden.

Bei Tupaia und Galagos, die eine ähnliche Hörkurve besitzen wie *M. murinus*, wurden viele Untersuchungen zur Unterscheidungsfähigkeit durchgeführt (Fay, 1988; Stebbins & Moody, 1994). Das Frequenzunterscheidungsvermögen ist generell stark abhängig von der untersuchten Frequenz. Es sinkt mit steigender angebotener Frequenz. Bei reinen Tönen mit Frequenzen von ca. 1 kHz – 10 kHz können von Galagos Unterschiede zwischen ca. 10 Hz – 40 Hz wahrgenommen werden, bei Frequenzen von über 10 kHz ist die Unterscheidungsfähigkeit stark herabgesetzt und beträgt ca. 200 Hz – 400 Hz. Tupaias haben in allen Frequenzbereichen ein schlechteres Unterscheidungsvermögen, es liegt bei tiefen Frequenzen bei ca. 40 Hz, bei hohen Frequenzen bei ca. 400 Hz. Das Frequenzunterscheidungsvermögen ist von der Reihenfolge der Präsentation der Frequenzen der reinen Töne abhängig und verschlechtert sich, wenn Frequenzmodulationen anstelle von reinen Tönen präsentiert werden. Bezogen auf diese Literaturangaben kann angenommen werden, daß *Microcebus* zu Frequenzunterscheidungen von mindestens 1000 Hz auch bei hohen Frequenzen und Frequenzmodulationen befähigt sein sollte. Im Hinblick auf mögliche Fernkommunikationsfunktion der Laute sollte bedacht werden, daß bei sinkender Lautstärke das Frequenzunterscheidungsvermögen abnimmt (Dooling & Hulsen, 1989).

Durch Untersuchungen zum Zeitunterscheidungsvermögen an mehreren Arten konnte von Weber eine allgemeine Regel aufgestellt werden, die besagt, daß Laute meist erst dann unterschieden werden können, wenn die Signaldauer um mindestens ca. 7-20% differiert (Fay, 1988). D.h. bei einer Lautdauer von 10 ms ist der hörbare Unterschied etwa 1 ms, bei 100 ms Dauer des Lautes ist der hörbare Unterschied etwa 10 ms.

Neben den Hinweisen zur Unterscheidungsfähigkeit ist jedoch auch notwendig zu untersuchen, welche Parameter des Lautes möglicherweise kategoriell, welche kontinuierlich wahrgenommen werden (Ehret, 1987; Stebbins & Moody, 1994). Scharfe Grenzen der **Wahrnehmung** könnten zur deutlichen Trennung von kontinuierlich erscheinenden Lautformen führen (Snowdon & Pola, 1978a,b; Masataka, 1983). Welche Parameter als kommunikationsrelevant und daher gut unterscheidbar gelten, kann wiederum von Art zu Art verschieden sein (Ehret, 1987; Stebbins & Moody, 1994). Studien an Mausmakis zum Unterscheidungsvermögen und zur Wichtigkeit des Merkmals als Signal sind notwendig, um abgesicherte Resultate liefern zu können.

## 4.3. Charakterisierung des Lautrepertoires

Zunächst wird allgemein das Lautrepertoire vorgestellt und auf mögliche Erklärungen für gefundene Unterschiede eingegangen. Im Abschnitt 4.3.2.6. werden die Hinweise auf das Dominanzverhältnis zwischen Individuen einer Art und zwischen den Individuen der sympatrischen Arten diskutiert. In den darauf folgenden Kapiteln wird die Struktur der einzelnen Lautformen und Erklärungen für Unterschiede besprochen.

### 4.3.1. Unterschiede zwischen den Populationen und Arten

Ein wichtiges Ziel bei der Untersuchung von akustischer Kommunikation verschiedener Arten ist die Entschlüsselung der Funktion von Lauten und der Form der Codierung der Information. Mit Hilfe dieser Studien können Hypothesen formuliert werden, die die Entstehung des Kommunikationssystems und die Anpassung einzelner Arten an die ökologischen Bedingungen zu erklären versuchen (Hailman & Ficken, 1996). Die detaillierte Untersuchung des Repertoires mit dem lautbegleitenden Verhalten ist eine notwendige Voraussetzung für derartige Studien (Zimmermann, 1995a). Doch nur wenige Arbeiten sind bekannt, in welchen ein Forscher mehrere Arten mit vergleichbaren Methoden untersucht und das vokale Repertoire aufgezeichnet hat (Hailman & Ficken, 1996; Gouzoules & Gouzoules, 2000).

Das akustische Repertoire von ***M. murinus*** wurde an **Laborindividuen** bereits detailliert untersucht (vgl. Glatston, 1979; Stanger, 1988; Kuhn, 1991; Stanger, 1992; Zimmermann, 1995a). Folgende Lautformen wurden von allen Forschern übereinstimmend unterschieden: „Triller“, „Tsäks“, „Grunzer“, „Pfiffe“ und „Schnurren“. Bei den „Pfiffen“ wurden meist „Langpfiffe“ und „Kurzpfiffe“ getrennt beschrieben, doch wurde stets auf die große Variabilität der Pfiffe hingewiesen. Stark frequenzabwärtsmodulierte Laute hoher Frequenz wurden von *M. murinus* Jungtieren durch Stanger (1988 & 1995) beschrieben. Erstmalig bei Bunte (1998) wurden dann „Zip-Laute“ bei adulten *M. murinus* nachgewiesen.

Von ***M. rufus*** liegen Untersuchungen zu einzelnen Lauten vor. Alle Untersuchungen zum Lautrepertoire von *M. rufus* basieren auf kleinen Stichprobengrößen (Glatston (1979): 8 Individuen; Bunte (1998): 5 Individuen; Zimmermann et al. (2000): 6 Individuen). Es handelt sich teilweise um Aufzeichnungen von Wildtieren, die jedoch bereits seit längerer Zeit im Labor - und vermutlich im akustischen Austausch mit *M. murinus* Individuen - gehalten wurden. Diese Haltung könnte das Repertoire der Individuen beeinflußt haben, da bei *M. murinus* ein Einfluß von Lernen auf die Struktur von Lauten vermutet wird (Zimmermann, 1992).

In dieser Arbeit wurde erstmalig das Repertoire von **drei Mausmakiarten (*M. murinus*, *M. ravelobensis*** und ***M. myoxinus*****)** beschrieben. Zudem erfolgte erstmalig ein Vergleich von zwei Populationen einer Art (*M. murinus*) von zwei geographisch getrennten Gebieten (Distanz ca. 400 km). Es konnten von *M. murinus* in beiden Gebieten alle in der Literatur häufig beschriebenen Lautformen gehört werden. Der „Schnurrlaut“ wurde im Freiland bei *M. murinus* von mir nur selten wahrgenommen und wurde auf Grund der geringen Lautstärke nicht aufgezeichnet. Bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* konnten „Schnurrlaute“ von mir gar nicht registriert werden. Die Analyse des Repertoires der verschiedenen Arten ergab, daß das Repertoire der von mir untersuchten Mausmakiarten strukturell als auch funktionell sehr ähnlich war. Eine Ähnlichkeit des Repertoires von nahe verwandten Arten wurde in vielen Untersuchungen an verschiedenen Ordnungen beschrieben (vgl. Cleveland & Snowdon, 1982; Becker, 1982; Gautier-Hion, 1988; Zimmermann et al., 1988, Zimmermann, 1990; Biben & Symmes, 1991; Gautier & Martens, 1996).

Zum Lautrepertoire fehlen in den meisten Arbeiten Angaben, die die Häufigkeit des Auftretens der verschiedenen Lautformen verdeutlichen. Meist gehen die Daten auf eine geringe Zahl von Individuen zurück, so daß Häufigkeitsangaben zum Auftreten der Lautformen bei verschiedenen Individuen auch keine Aussagekraft hätten. In dieser Arbeit wurden insgesamt 196 verschiedene Individuen beobachtet, 47 *M. murinus* in Ampijoroa, 50 *M. murinus* in Kirindy, 82 *M. ravelobensis* und 17 *M. myoxinus* Individuen. Bei *M. myoxinus* wurden Prozentangaben zum Auftreten von Lautformen bereits als problematisch angesehen und wurden daher nicht in statistische Analysen integriert. Die Daten von *M. myoxinus* konnten aber als Anhaltspunkte für Tendenzen gesehen werden und ermöglichen somit einen generellen Vergleich mit den anderen Arten.

Beim Vergleich der Geschlechter zeigte sich, daß Tsäk-Laute und pfiffartige Laute bei allen Arten häufiger bei Männchen auftraten, während bei Weibchen häufiger Grunzer aufgenommen wurden (außer bei *M. myoxinus*, hier traten bei geringfügig mehr Männchen Grunzer auf). Dieser Befund deutete auf ein generell **ähnliches geschlechtsspezifisches Auftreten** der Lautformen bei allen untersuchten Arten hin**.** Die Häufigkeit des Auftretens einiger Lautformen unterschied sich aber zwischen den Populationen.

**Tsäk-Laute** traten bei allen Arten etwa gleich häufig auf und sind auch von *M. rufus* bekannt (Glatson, 1979). Sie finden sich mit vergleichbarer Struktur ebenfalls bei anderen Cheirogaleidae (Stanger, 1992).

**Pfiffartige Laute** wurden von *M. murinus* von Ampijoroa insgesamt seltener aufgezeichnet als von *M. murinus* von Kirindy und von *M. ravelobensis*. Das geringe Auftreten dieser Laute bei *M. murinus* von Ampijoroa im Vergleich zu *M. murinus* von Kirindy ist möglicherweise durch verschiedene Haltungsbedingungen zu erklären. In Ampijoroa dienten Bambusrohre als Schlafplätze, in Kirindy dagegen hölzerne Schlafboxen. Zumindest pfiffartigen Laute, die im Schlafplatz abgegeben wurden, traten möglicherweise bei *M. murinus* von Ampijoroa weniger auf, da sie sich in dem Bambusrohr weniger sicher fühlten als die Individuen in der Box in Kirindy. Von *M. myoxinus* wurden trotz langer Beobachtungszeiten nur von zwei Weibchen pfiffartige Laute erhalten. Bei *M. rufus* stellte Glatston (1979) eine generell geringe Rufaktivität fest. Dagegen konnte Bunte (1998) von drei von insgesamt fünf beobachteten Laborindividuen Pfiffe aufzeichnen. Dies würde eine relativ hohe Rufhäufigkeit (60% der Individuen) andeuten, doch wurden die einzelnen Individuen länger beobachtet als dies in dieser Studie der Fall war und es wurden teilweise Feindattrappen angeboten, welche möglicherweise bei einzelnen Individuen Rufaktivität auslösten.

**Grunz-Laute** wurden von *M. ravelobensis* Weibchen insgesamt weniger aufgezeichnet als von *M. murinus* Weibchen. Bei Männchen traten nur in Ampijoroa bei *M. murinus* viele Laute auf, von *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy wurden sie selten abgegeben. Der Unterschied der Häufigkeit des Auftretens von Grunzern von *M. murinus* zwischen Ampijoroa und Kirindy könnte durch unterschiedliche Schlafplätze resultieren. Die Bambusrohre in Ampijoroa wurden in die Volieren gehängt, in Kirindy dagegen wurden Schlafboxen außen an den Volieren mit einer Eingangsöffnung befestigt. Zumindest Grunz-Laute, die im „Schlafplatzkontext“ abgegeben wurden, könnten in der Häufigkeit des Auftretens durch diesen Unterschied beeinflußt sein. Grunzer wurden in Ampijoroa auch ausgelöst, wenn ein anderes Individuum auf die Bambusröhre sprang und sich darauf Richtung „Eingang“ näherte. Diese Annäherung war bei den Boxen von Kirindy nicht möglich. Es ist auch vorstellbar, daß sich die Mausmakis in den Boxen sicherer fühlten als in den Bambusrohren, und daher bei den Bambusrohren schneller Grunzer vom Insassen ausgelöst wurden. Bei Vergleichen des Auftretens von Grunz-Lauten in den beiden Gebieten sollte dies berücksichtigt werden. Von *M. myoxinus* wurde von vergleichsweise vielen Männchen Grunzer abgegeben, allerdings beziehen sich diese Prozentangaben auf nur 5 Individuen. Bei Weibchen waren es vergleichbare Werte zu denen von *M. ravelobensis*, d.h. es traten selten Grunz-Laute bei Weibchen auf. Bei *M. rufus* wurden Grunzer als Bestandteil des Lautrepertoires nie erwähnt (Glatston,

1979). Ob Individuen dieser Art keine Grunzer abgeben, oder ob sie nur sehr selten auftreten und daher bis jetzt in der Literatur nicht erwähnt wurden, bedarf weiterer Studien.

**Triller und breitbandige Zips** wurden von *M. murinus* in beiden Gebieten meist in Verbindung mit östrischen Weibchen beobachtet. Dabei zeigten die Männchen starkes olfaktorisches Interesse an den Weibchen (beschnüffeln der Schlafhöhle des Weibchens bzw. des Weibchens selbst), dem meist Kopulationsversuche und Kopulationen folgten. Triller von Laborindividuen von *M. murinus* wurden sowohl von Männchen (Lerch, 1991; Zimmermann & Lerch, 1993; Lindemann, 1996; Hafen, 1998) als auch von Weibchen (Büsching, 1995) eingehend untersucht. Meine Arbeit konnte das Vorhandensein von Trillern bei *M. murinus* Weibchen auch von nicht im Labor geborenen Individuen bestätigen, allerdings traten sie sehr selten auf. Auch das Vorkommen von breitbandigen Zips - in der Arbeit von Bunte (1998) nur „Zip“ genannt – konnte bei *M. murinus* in beiden Gebieten bestätigt werden. Bei Bunte (1998) fehlen Angaben zur Zuordnung der Laute zu den Individuen, so daß meine Vermutung, daß die Laute nur von Männchen stammten, durch die Untersuchungen von Bunte nicht bestärkt werden.

Bei *M. ravelobensis* wurde kein deutliches Interesse der Männchen an den Weibchen in den Volieren festgestellt. Nur bei zwei Männchen wurde „olfaktorisches Untersuchen“ des Weibchens beobachtet, wobei in einem der Fälle die „trillerartigen Laute“ aufgezeichnet wurden. Auffallend war, daß beim Hinzusetzen eines weiteren Männchens sich grundsätzlich die Männchen untereinander groomten und das Weibchen ignorierten (dieses Experiment wurde fünfmal durchgeführt). Eine nachfolgende Studie (S. Polenz; Diplomarbeit) zur Klärung des „ungewöhnlichen Verhaltens“ der *M. ravelobensis* in der Paarungszeit bestätigte weitestgehend meine Befunde. S. Polenz konnte „trillerartige Laute“, die meinen gefundenen Lauten ähnlich sehen, im Werbungskontext bei *M. ravelobensis* bei Beobachtungen der Tiere in Volieren aufzeichnen.

Bei *M. myoxinus* konnten zur Paarungszeit zwar zwei „attraktive“ Weibchen gefangen werden, doch leider nur ein Männchen. Bei diesem einen Männchen wurden keine speziellen Laute in Verbindung mit der Paarungszeit gefunden. Es zeigte kein besonderes Interesse an den beiden Weibchen (keine verstärkte „olfaktorische Untersuchung“ der Weibchen, keine Paarungsversuche). Daher ließen sich keine Aussagen zu möglichen Lauten im Paarungskontext machen.

Das Auftreten spezieller Laute bei reproduktiv aktiven Männchen von *M. rufus* während der Paarungszeit wurde von Glatston (1979) und Zimmermann et al. (2000) bei Laborindividuen beschrieben. Hierbei handelt es sich um einen Laut, der bei Glatston aus einer aufsteigenden Modulation (‚squeak-call‘), bei Zimmermann et al. aus einer aufsteigenden und davon getrennten absteigenden Modulation (‚chirp-call‘) besteht. Laute, die den „chirp-calls“ von *M. rufus* von Zimmermann et al. (2000) entsprechen, wurden von Bunte (1998) auch von *M. rufus* Jungtieren im Labor aufgezeichnet.

**Übergänge** zwischen Tsäk-Lauten mit anderen Lautformen konnten bei allen untersuchten Arten gefunden werden, insgesamt machten diese Übergänge jedoch einen geringen Anteil im Repertoire der Mausmakis aus. Nur die *M. murinus* Populationen besaßen Übergänge von Tsäk-Lauten zu Grunzern und Trillern. *M. ravelobensis* Individuen verwendeten dagegen häufiger Übergänge von Tsäk-Lauten zu pfiffartigen Lauten. Übergänge zwischen verschiedenen Lautformen wurden bei *M. murinus* auch in der Literatur beschrieben (Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Zimmermann, 1995a). Das Repertoire der Mausmakis besteht demnach nicht nur aus diskreten Lautformen, doch graduelle Übergänge sind eher selten. Dies stimmt mit der Hypothese von diskreten Lautformen bei waldbewohnenden Arten, bei denen visuelle Signale weniger eine Rolle spielen, überein (Marler, 1973; Waser, 1982; Gould, 1983; Brown, 1986).

### 4.3.2. Erklärungsansätze zu den Befunden des Repertoires der vier Populationen

Unterschiede zwischen Lautrepertoiren verschiedener Arten zu finden ist der erste Schritt, um das ‚Geheimnis' der Kommunikation zu lüften. Mögliche Ursachen zu diskutieren ist der kritische Teil (Gouzoules & Gouzoules, 2000). In den meisten Arbeiten werden nur einzelne mögliche Erklärungen angesprochen, selten werden viele Ursachen und ihre Zusammenwirkung diskutiert. Viele der in meiner Arbeit diskutierten „Modelle" können nicht getrennt voneinander betrachtet werden, dennoch werden in dieser Arbeit einzelne Erklärungsansätze diskutiert.

#### 4.3.2.1. Kontext-Modell

Rufe, die ähnliche Struktur besitzen, können auch bei nahe verwandten Arten verschiedene Funktionen haben (vgl. Struhsaker, 1981; Whitehead, 1995). Andererseits können Rufe mit gleichem Verhaltenskontext verschiedene Strukturen besitzen (vgl. Cheney & Seyfarth, 1988). Die genaue Kenntnis des Verhaltenskontextes verbessert nicht nur wesentlich die Interpretation der analysierten Laute (Hailman & Ficken, 1996), sondern stellt die notwendige Basis für Vergleiche verschiedener Gattungen oder Arten dar (Zimmermann et al., 1988; Stanger, 1995).

Von **Laborindividuen von *M. murinus*** liegen Informationen zum lautbegleitenden Verhalten von mehreren Forschern vor, bei den meisten Lautformen stimmt die Interpretation der möglichen Funktion gut überein (vgl. Glatston, 1979; Stanger, 1988; Zimmermann, 1995a). Triller werden insbesondere von Männchen während der Paarungszeit abgegeben, Tsäk-Laute gelten als „aggressive calls" bei agonistischen Interaktionen, Grunz-Laute als „defensive calls" , die meist in der Schlafhöhle abgegeben werden. Schnurrlaute können bei affiliativem Sozialverhalten (Groomen) gehört werden. Die Interpretationen beim Auftreten von pfiffartigen Lauten zeigen die Problematik dieses Lautes. Viele Autoren stimmen überein, daß sie meistens bei „Störung im Umfeld", nach einer agonistischen Interaktion vom unterlegenen Individuum und bei Beobachtung der Umgebung von erhöhter Position aus abgegeben werden, eine mögliche Funktion als Warnrufe, Alarmrufe und Territorialrufe wird teilweise diskutiert.

Ausführliche Beschreibungen zum Verhaltenskontext bei vielen verschiedenen Lautformen liegen von den im Labor beobachteten ***M. rufus*** nicht vor. Der ‚squeak-call' von Glatston (1979) und der ‚chirp-call' von Zimmermann et al. (2000) entspricht in der Funktion vermutlich dem Triller von *M. murinus.* Pfiffartige Laute traten nach Bunte (1998) bei Laborindividuen sowohl bei Präsentation als auch ohne Präsentation von Raubfeindattrappen auf. Vergleichende Analysen der Laute mit und ohne Raubfeindattrappe fehlen. Ob sich die Rufe dieser beiden Verhaltenskontexte unterschieden, ist daher nicht bekannt. Ob mögliche „Auslöser" bei Pfiffen ohne Raubfeindattrappen erkannt werden konnten, ist nicht angegeben. Zimmermann et al. (2000) beschreiben Pfiffe, die während der Präsentation von Raubfeind-attrappen von Laborindividuen abgegeben wurden.

Erstmalig werden in dieser Arbeit Lautform und lautbegleitendes Verhalten von einer großen Anzahl verschiedener Individuen von drei verschiedenen Mausmakiarten präsentiert, die alle ausschließlich von einer Person beobachtet wurden und somit mögliche Unterschiede nicht auf unterschiedlicher Interpretation des Verhaltens - was bei verschiedenen Beobachtern der Fall sein kann – resultieren können.

In **agonistischen Verhaltenskontexten** dienten bei allen untersuchten Microcebusarten insbesondere Tsäk-Laute und Grunzer der Kommunikation. Bei beiden *M. murinus* Populationen traten **Grunz-Laute** vor allem bei der Verteidigung des Schlafplatzes auf. Bei den roten Arten waren sie insgesamt sehr selten zu hören, so daß ihr prozentuales Auftreten kaum Aussagekraft besitzt. Grunzer wurden nur in leiser bis normaler Lautstärke abgegeben (siehe Methoden 2.2.3.3.) und waren nicht über weite Bereiche hörbar. Sie dienten vermutlich nur zur unmittelbaren Verteidigung des Schlafplatzes gegen nah anwesende Individuen.

**Tsäk-Laute** wurden bei allen Populationen bei unmittelbarer Konfrontation mit einem Gegner abgegeben und waren meist von normaler oder großer Lautstärke. Während bei den *M. murinus* Populationen Tsäk-Laute sowohl bei Angriff als auch bei Verteidigung ihren Einsatz fanden, wurden sie bei den roten Arten überwiegend zur Verteidigung eingesetzt. Bei genauer Analyse der Funktion ließen sich also Tendenzen zur unterschiedlichen Verwendung der Tsäk-Laute bei der grauen Art gegenüber den roten Arten der Westküste Madagaskars feststellen. Ein Geschlechtsunterschied fand sich jedoch mit gleicher Tendenz bei allen Populationen, wobei Männchen Tsäk-Laute mehr zur Verteidigung, Weibchen diese mehr zum Angriff nutzten. Dies bestätigt die nachgewiesene Dominanz der Weibchen gegenüber den Männchen bei *M. murinus* (Radespiel, 1998) und deutet auch auf eine Dominanz der Weibchen bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* gegenüber Männchen hin.

Im Zusammenhang mit agonistischen Interaktionen wurden **pfiffartige Laute** in der Literatur für *M. murinus* beschrieben (Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Lerch, 1991). Insbesondere das unterlegene Individuum gab nach einem Kampf pfiffartige Laute ab. In meiner Studie wurden pfiffartige Laute im Vergleich zu Tsäk-Lauten und Grunzern selten bei agonistischen Interaktionen eingesetzt und traten dann oft in Zusammenhang mit Tsäk-Lauten auf (mit Übergängen von Tsäk-Lauten zu pfiffartigen Lauten). Sie wurden zur Verteidigung fast nur bei *M. ravelobensis* Individuen aufgenommen, zum Angriff fand ich sie dagegen bei beiden Arten von Ampijoroa.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die beiden Lautformen Tsäk-Laute und Grunz-Laute bei allen untersuchten Arten im agonistischen Kontext auftraten. Dennoch fanden sich **artspezifische Unterschiede**. *M. murinus* gab Tsäk-Laute sowohl in Angriffs- als auch Verteidigungssituation ab, die roten Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* dagegen hauptsächlich zur Verteidigung.

Als **Fernkommunikationsruf** könnten die **pfiffartigen Laute** dienen, die von erhöhter Position während der Beobachtung der Umgebung und in meist großer Lautstärke abgegeben wurden. Bei 29% der Fälle, wenn pfiffartige Laute in diesem Kontext abgegeben wurden, konnten von mir andere pfiffartige Laute in der Umgebung aufgezeichnet werden. Es ist daher möglich, daß auch bei den anderen pfiffartigen Lauten eine „Konversation“ stattgefunden hat, die von mir aber nicht registriert wurde. Dies stimmt mit Beobachtungen von Petter & Charles-Dominique (1979), Kuhn (1998) und Zimmermann (1995) an *M. murinus* überein, die ebenfalls teilweise „Antwortpfiffe“ registrieren konnten. Zusammentreffen von *M. murinus* beiderlei Geschlechts wurde in Ampijoroa von mehreren Forschern beobachtet (Pagès-Feuillade, 1988; Radespiel, 1998; Sarikaya, 1999; Peters, 1999). Eine Studie von Pagès-Feuillade (1988) ergab, daß sich in 11% der Beobachtungszeit mindestens noch ein weiteres Individuum im Umkreis von 10 Metern aufhielt. *M. murinus* Weibchen schienen sich teilweise im Wald auf dem Weg zurück zu einer Höhle zu treffen, um diese gemeinsam aufzusuchen (Pagès-Feuillade, 1988; Radespiel, 1998). Von Pagès-Feuillade (1988) wurden Rufe in diesem Zusammenhang gehört, es fehlt allerdings die Angabe, ob es sich um pfiffartige Laute handelte. Nach den Befunden ist es aber möglich, daß sich *M. murinus* Weibchen akustisch verständigen, um das Aufsuchen der Höhle zu koordinieren (Pagès-Feuillade). Ganzhorn konnte bei *M. rufus* dagegen nur in 6,2% innerhalb von 10 Metern mindestens einen weiteren Mausmaki beobachten (Kappeler, 1997). Weitere Untersuchungen

insbesondere zu *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* sind nötig, um die mögliche Funktion der pfiffartigen Laute als ‚Kohäsions-Laute' zu klären. Die Beobachtung von Barre et al. (1988), daß insbesondere an der Peripherie des Aktionsraumes Laute abgegeben wurden, was eine ‚Abwehr-Funktion' als Territorial-Laut bedeuten könnte, wurde von anderen Forschern nicht beobachtet. Problematisch ist die Beurteilung der Funktion der pfiffartigen Laute im Verhaltenskontext „Schlafplatz", welcher auch von Kuhn (1998) an *M. murinus* im Labor beobachtet wurde. Auch sie könnten der Fernkommunikation dienen, doch wurden sie in meiner Studie im Bereich von leiser bis lauter Intensität abgegeben. Bei Rufen, abgegeben in der Schlafhöhle, saß das rufende Individuum meist allein in der Voliere. In welcher Lautstärke die Rufe abgegeben wurden schien nicht im Zusammenhang zu stehen mit der Anwesenheit von anderen Individuen in unmittelbarer Nähe. Ob die Beobachtung, daß Schlafplätze oft an den Aktionsraumrändern gefunden wurden (Barre et al., 1988; Pagès-Feuillade, 1988; Sarikaya, 1999), eine wichtige Rolle für die Funktion der pfiffartigen Laute im Schlafplatzkontext spielt, müßte untersucht werden.

Als **Sozialrufe** könnten **pfiffartige Laute** in den Verhaltenskontexten „Anblicken" und „Paarungskontext" gelten. Diese Rufe wurden oft mit normaler und großer Lautstärke abgegeben und könnten über weitere Entfernungen hörbar sein. Das Auftreten der pfiffartigen Laute im Zusammenhang mit sexueller Aktivität (**Paarungskontext**) war bei *M. murinus* Männchen in beiden Gebieten die Regel. Diese Laute wurden meist während und unmittelbar nach der Paarung abgegeben und das Männchen hielt sich nach der Paarung in der Nähe des Weibchens auf. Dies könnte eine Art von „mate-guarding" darstellen, wobei Männchen versuchten, unmittelbar nachfolgende Kopulationen zu verhindern, indem sie ihre Präsens in unmittelbarer Nähe der Weibchen demonstrierten (Radespiel, 1998). Die Länge der pfiffartigen Serien der *M. murinus* Männchen nach der Kopulation schwankten von Männchen zu Männchen sehr, einige beendeten die Serien bereits nach wenigen Minuten, bei anderen konnten sie bis zu ca. 30 Minuten lang andauern. Weitere Untersuchungen sind erforderlich, um die mögliche Funktion als „mate-guarding" zu überprüfen. Auch bei Makaken wurden Kopulationsrufe beschrieben, deren Funktion noch ungeklärt ist (Oda & Masataka, 1995; Manson, 1996). Bei Laborindividuen von *Mirza coquereli* und *Cheirogaleus medius* konnten ebenfalls pfiffartige Laute von Männchen aufgezeichnet werden, wenn diese die Genitalregion der Weibchen beschnüffelten (Stanger, 1995). Kuhn (1989) konnte bei einem Labormännchen von *M. murinus* vor und während zweier Kopulationen ebenfalls konstantfrequente Laute (mit geringer Bandbreite) aufzeichnen, die von ihm als „Kopulationslaut" bezeichnet wurden. Lange Serien von pfiffartigen Lauten nach Kopulationen wurden dagegen von mir erstmals von Mausmakis beschrieben.

Pfiffartige Laute, die besonders von *M. ravelobensis* im **Futterkontext** abgegeben wurden und meist von lauter Intensität waren, könnten ebenfalls einen sozialen Charakter haben. Nach Dittus (1984, 1988) leiten sich Futterrufe von Kontakt-Rufen ab und werden von vielen Arten sowohl bei Futter als auch in anderen sozialen Situationen geäußert. Ein Beispiel dafür sind die ‚whinnies' der Klammeraffen, die in verschiedenen Verhaltenskontexten, darunter Futterkontext und Gruppenbewegung, abgegeben wurden und sich in der Struktur über alle Individuen betrachtet nicht unterschieden (Teixidor & Byrne, 1999). Bei *M. ravelobensis* traten die Rufe insbesondere dann auf, wenn das Individuum sich einer Futterquelle näherte oder es vergeblich versuchte, an diese Futterquelle heranzukommen. Futterrufe wurden aber auch zwischen oder unmittelbar nach dem Fressen abgegeben. Von *M. ravelobensis* konnten von mir in einem Fall Futterrufe auch außerhalb der Volierensituation beobachtet werden. Tsäk-Laute lockten mich an einen Baum, an welchem Sekret von Zikadenlarven war. Ein Individuum verließ den Baum, während ein anderes im Baum sitzen blieb und das Sekret ableckte. Der „Vertriebene" blieb in unmittelbarer Nähe zum Baum sitzen und gab pfiffartige Laute von sich, wurde aber nicht in die Nähe des Futters gelassen.

Weitere Analysen sind notwendig, um die Funktion dieser Laute bei *M. ravelobensis* zu klären. Pfiffartige Laute, die abgegeben wurden, wenn das Futter bei Beginn der Dunkelphase noch nicht zur Verfügung stand, wurden von Stanger (1988) für *M. murinus* beschrieben. Bei zwei sympatrisch vorkommenden Fledermausformen von *Pipistrellus pipistrellus* (‚phonic-types', vermutlich Schwesternarten) konnte nachgewiesen werden, daß beide Formen verschiedene Laute im Futterkontext abgaben und die Laute der Futterverteidigung dienten (Barlow & Jones, 1997). Besonders bemerkenswert war der Befund, daß nur die eigene Fledermausform auf die Laute reagierte, es sich bei den sozialen Lauten somit nur um innerartliche Kommunikation handelte.

**Triller** wurden in größerer Menge nur von *M. murinus* Männchen abgegeben und waren meist von leiser oder normaler, selten von großer Lautstärke. Übereinstimmend ist in der Literatur angegeben, daß Triller von *M. murinus* Männchen besonders bei Anwesenheit von östrischen Weibchen abgegeben werden (Glatston, 1979; Stanger, 1988; Lerch, 1991; Zimmermann, 1995; Hafen, 1998). Doch scheinen sie sich nicht ausschließlich an diese zu richten. Während der Paarungszeit suchen *M. murinus* Männchen Weibchen an ihren Schlafhöhlen auf und warten dort auf diese, wobei meist mehrere Männchen an einer Weibchenhöhle angetroffen wurden (Radespiel, 1998; Peters, 1999). Zu ernsthaften agonistischen Interaktionen zwischen den Männchen scheint es dabei nicht zu kommen (Pagès-Feuillade, 1988; Peters, 1999). Vermutlich besitzen Triller, wie viele „Loud-calls" bei anderen Arten, eine „spacing-function" zwischen Männchen (Marler & Mitani, 1988). Durch die Abgabe von Trillern besonders in Nähe der Weibchen könnten Männchen ihre „Kampfbereitschaft" und durch die Häufigkeit des Trillerns ihre Stärke gegenüber anderen Männchen demonstrieren (Lerch, 1991; Zimmermann & Lerch, 1993). Diese Funktionen konnten durch meine Volierenbeobachtungen bestätigt werden, denn die Männchen richteten sich oft mit den Trillern an Nachbarvolieren, in denen meistens andere Männchen saßen. Bei einem freilaufenden Besucher war dies besonders auffällig, da er sich zu einer reinen Männchen-Voliere begeben hatte und dort lange trillerte. Triller gerichtet an Weibchen könnten diesen wiederum als Anzeiger von Paarungsbereitschaft und „Qualität" dienen (Zimmermann & Lerch, 1993). Eine Stimulierung der Weibchen durch Triller der Männchen ist nicht auszuschließen. So konnte in einem Fall von mir beobachtet werden, daß ein Weibchen nach mehreren Trillern eines Männchens ihre Höhle verließ und sich mit dem Männchen paarte. Die Abgabe von Trillern schien aber in den Volieren nicht eine notwendige Voraussetzung für Paarungen zu sein, denn es wurden mehrere Paarungen beobachtet, bei denen vorher keine Triller vom Männchen aufgezeichnet wurden (obwohl das Nagra-Tonbandgerät die ganze Zeit aufnahm).

Triller von Weibchen konnten nur während eines heftigen Streites zwischen zwei Weibchen in der Paarungszeit sicher einem Weibchen als Rufer zugeordnet werden. Auch in der Literatur werden Triller von Weibchen außerhalb des Mutter-Kind-Kontextes als seltene Ereignisse beschrieben. Sie konnten überwiegend bei agonistischen Interaktionen (Kuhn, 1989; Zimmermann, 1995a) und als „Östrus-Anzeigesignale" (Büsching, 1995; Zimmermann, 1995a) aufgezeichnet werden.

Bei den **breitbandige Zips,** die zwischen Trillern bei *M. murinus* Männchen während der Paarungszeit aufgezeichnet wurden, ist die mögliche Funktion unklar. Bei der Laborstudie von Bunte (1998), die ebenfalls breitbandige Zips beschrieb, fehlt die Information, ob zu dieser Zeit östrische Weibchen anwesend waren. Bei *Cheirogaleus medius* konnten vergleichbare frequenzabwärtsmodulierte Laute von adulten Männchen aufgezeichnet werden, wenn sich diese den Weibchen näherten (Stanger, 1995). Diese Beobachtung bestärkt meine Annahmen zum Auftreten von breitbandigen Zips nur bei Männchen von *M. murinus.*

In der Literatur wird auf das Vorhandensein von **Warn- bzw. Alarmrufen** bei Mausmakis hingewiesen (Petter & Charles-Dominique, 1979; Stanger, 1988; Kuhn, 1989; Bunte, 1998; Zimmermann et al., 2000), welche meist in Form von pfiffartigen Lauten abgegeben werden. Beweise, daß die Laute eindeutig durch den Stimulus ausgelöst wurden und daß sich die Laute in ihrer Struktur von Lauten, die in anderen Kontexten abgegeben werden, unterscheiden, fehlen allerdings. Dies sind aber notwendige Voraussetzungen, um dem Laut die vermutete Funktion zusprechen zu können (Dittus, 1984). Goodman et al. (1993) bezweifelte das Vorhandensein von Alarmrufen mit dem Hinweis, daß zumindest *M. murinus* solitär auf Futtersuche geht und Rufe nur das Risiko erhöhen würde, vom Räuber gefunden zu werden. Ganzhorn (1985) beobachtete bei *M. rufus* einen Angriff durch eine Eule, wobei das angegriffene Individuum diese nicht bemerkte sondern nur durch das dichte Gestrüpp geschützt war. Ähnliche Beobachtungen konnte ich in Ampijoroa sowohl an *M. murinus* als auch an *M. ravelobensis* machen. Mehreren Individuen in verschiedenen Volieren wurden insgesamt von vier Schlangen (darunter *Acrantophis* und *Ithycyphus*), zwei Fossa und einem Hund Besuche abgestattet. Die Reaktion der Individuen war meist ein ruhiges Verhalten im Versteck, Vokalisationen wurden nicht festgestellt. Es wurden aber auch Beobachtungen gemacht, die auf ein Vorhandensein von Alarmrufen hindeuten. So wurde ich Zeuge eines freilaufenden Mausmakis, der unter Abgabe vieler pfiffartiger Laute großer Lautstärke immer wieder auf eine Boa zulief, um sich wieder zu entfernen und erneut zu nähern. Dieser Vorgang dauerte mindestens 15 Minuten, der Mausmaki (vermutlich handelte es sich um *M. ravelobensis*) folgte der Boa in ca. ein bis drei Meter Abstand, der ganze Vorgang war stets von pfiffartigen Lauten (mittlerer Länge und Frequenz) begleitet. Auch B. Schmelting konnte an einem *M. murinus* Männchen derartiges Verhalten beobachten (mdl. Mitt.). Es ist daher möglich, daß Mausmakis nur in Volieren nicht auf Raubfeinde reagieren. Zimmermann (1995) konnte durch Studien belegen, daß in Labor geborene Mausmakis, aufgezogen durch unerfahrene adulte Individuen, keine Form von Feindvermeidung zu Schlangen zeigten. Weitere Studien an Mausmakis unter natürlichen Bedingungen sind notwendig, um das Vorhandensein und die Funktion von Alarmrufen klären zu können.

#### 4.3.2.2. Motivations-Modell

Rufe, die in einer **Angriffs-Motivation** vorkommen, sind laut Literatur rauschhaft und von tiefer Grundfrequenz. Nach diesem Modell spiegeln **Grunz-Laute** Rufe mit Angriffs-Motivation wieder, da sie die einzige Lautform im Repertoire von Mausmakis mit rauschhafter Struktur sind. Grunzer wurden im agonistischen Kontext überwiegend bei der Verteidigung des Schlafplatzes eingesetzt. Da in dieser Situation der Rufer nicht gesehen werden konnte, könnte dieser durch Verwendung der Grunzer eine größere Körpergröße vorgeben, als vielleicht vorhanden ist und somit seinen Schlafplatz wirkungsvoll verteidigen. Grunzer wurden insgesamt wesentlich häufiger von *M. murinus* im Repertoire eingesetzt als von *M. ravelobensis*. In diesem Zusammenhang sollte aber die Situation berücksichtigt werden, in welcher Grunzer auftraten. *M. murinus* benutzen als Schlafplätze in beiden Untersuchungsgebieten überwiegend Höhlen (Fietz, 1995; Schmid, 1997; Radespiel, 1998; Ehresmann, 2000). Von *M. ravelobensis* ist dagegen bekannt, daß sie selten in Höhlen schlafen, sondern eher in Nestern oder frei im Geäst (Randrianambinina, 1997; Ehresmann, 2000). Zudem konnte von Ehresmann (2000) im Gebiet, in welchem *M. ravelobensis* mit *M. murinus* sympatrisch vorkommen, beobachtet werden, daß *M. ravelobensis* ihre Schlafplätze tagsüber bei Annäherung oft schnell verließen, d.h. sie zeigten ein hohes Fluchtverhalten und nicht den Versuch, ihren Schlafplatz zu verteidigen. Diese Beobachtung kann durch meine Daten bestätigt werden. *M. ravelobensis* bevorzugten meist große gerollte Blätter in der Voliere, doch wurde auch von ca. 25% der Individuen das Bambusrohr als Schlafplatz genutzt. Es konnte dabei in vier Fällen beobachtet werden, daß *M. murinus* einen *M. ravelobensis* aus dem Bambusrohr vertreiben konnte, wobei *M. ravelobensis* sich nur in einem Fall mit Grunzern verteidigte. Meist wurde das Bambusrohr schnell verlassen. Es konnte nie beobachtet werden, daß *M. murinus* durch *M. ravelobensis* aus dem Bambusrohr vertrieben wurde. Auffällig war, daß *M. ravelobensis*, wenn er mal aus dem Bambus vertrieben worden war, diesen selten erneut benutzte, d.h. das Bambusrohr wurde meist nur zu Beginn meiner Beobachtungsphasen von *M. ravelobensis* aufgesucht, bis die erste „negative Erfahrung" mit *M. murinus* erfolgte. Grunzer konnten jedoch von zwei *M. ravelobensis* aufgezeichnet werden, als sich ein anderes Individuum dem gerollten Blatt näherte, in welchem das Tier saß. Doch auch dieser Schlafplatz wurde meist fluchtartig verlassen und nur selten verteidigt. Ähnliches wurde auch in Kirindy zwischen *M. murinus* und *M. myoxinus* beobachtet. Hier benutzten fast alle *M. myoxinus* die Schlafboxen am Tag, in der Nacht wurde von mir in vier Fällen eine Vertreibung von *M. myoxinus* durch *M. murinus* beobachtet. Bei zwei Weibchen von *M. myoxinus* wurde die Box mit Grunzern verteidigt, in einem Fall blieb das *M. myoxinus* Weibchen in der Box. Auch in Kirindy verließen in vielen Fällen Individuen von *M. myoxinus* den Schlafplatz. Besonders nach einer negativen Erfahrung mit *M. murinus* wurde zumindest in der Nacht die Schlafbox meist nicht mehr aufgesucht. Weitere Untersuchungen in beiden Gebieten sind notwendig, um diese Beobachtungen absichern zu können.

Rufe, die eine **Verteidigungs-Motivation** widerspiegeln, sind laut Literatur tonal und von hoher Grundfrequenz und großer Bandbreite. Hierzu zählen **Tsäk-Laute** ebenso wie **pfiffartige Laute**. Sie wurden von allen untersuchten Arten in sehr unterschiedlichen Verhaltenskontexten verwendet. Im Abschnitt 4.4. wird in diesem Zusammenhang auf die Tsäk-Laute und im Abschnitt 4.5. auf die pfiffartigen Laute näher eingegangen.

#### 4.3.2.3. Sozialsystem-Modell

Da für *M. murinus* ein disperses Mehr-Männchen-System beschrieben ist (Müller & Thalmann, in Druck), sollte diese Art über Fern-Werbungsrufe verfügen, die energetische Kosten durch langes Suchen verhindern sollten (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Bei *M. murinus* Männchen konnten während der Paarungszeit sehr viele verschiedene Lautformen aufgezeichnet werden (Triller, breitbandige Zips, pfiffartige Laute), ob alle oder einige dieser Lautformen jedoch der Kommunikation auch über größere Distanzen und dem Anlocken von Weibchen dienen könnten, ist nicht geklärt. Das Auftreten der Laute in diesem Kontext könnte aber als Hinweis auf vorhandene „**(Fern-)Werbungsrufe**“ bei *M. murinus* gedeutet werden, was die Beschreibung der sozialen Organisation als geschlechtlich getrennt lebende Art bestärkt (Bradbury & Vehrencamp, 1998). Nach Ehresmann (2000) besitzt auch *M. ravelobensis* ein disperses Mehr-Männchen System, auch hier sollten Fern-Werbungsrufe zu finden sein. Der aufgenommene trillerartige Laut könnte eine derartige Funktion besitzen. Da keine Kopulationen dieser Art in den Volieren beobachtet wurden und der trillerartige Laut nur bei einem Individuum aufgezeichnet werden konnte, sind jedoch kaum Aussagen hierzu möglich. Eine Studie über Rennmäuse diskutiert die Möglichkeit des Einflusses der sozialen Struktur (die von solitär bis sozial tolerant reicht) auf arttypische Laute während Männchen-Weibchen Begegnungen (Dempster & Perrin, 1991). Die soziale Art (*Gerbillurus vallinus*) wich im akustischen Repertoire von den anderen Arten *(G. p. paeba, G.p.exilis, G.tytonis, G. setzeri*) stärker ab.

Bei **Konflikten** setzten *M. murinus* überwiegend Tsäk-Laute und Grunzer ein, wobei Grunzer durch ihre rauschhafte Struktur erhöhte Aggressivität widerspiegeln könnten (Morton, 1977 & 1982). Auch fanden sich bei beiden *M. murinus* Populationen **Übergänge zwischen Tsäks und Grunzern**, was ein Hinweis darauf ist, daß auch die Tsäk-Laute einen eher aggressiven Charakter besitzen könnten. Bei den roten Arten fanden hauptsächlich Tsäk-Laute bei Konflikten ihren Einsatz, Grunzer traten selten im Repertoire auf. Bei *M. ravelobensis* kamen auch pfiffartige Laute in diesem Verhaltenskontext vor. Diese werden durch ihre tonale Struktur eher der Verteidigung und somit der Abschwächung der Aggressivität des Gegners zugeschrieben (Morton, 1977 & 1982). **Übergänge zwischen Tsäks und Pfiffen** fanden sich häufiger bei *M. ravelobensis* als bei den anderen Arten, ein Hinweis auf eine mögliche aggressionsabschwächende Funktion der Tsäk-Laute bei *M. ravelobensis*. *M. murinus* hatte somit bei der allgemeinen Betrachtung des Repertoires bei Konfliktsituationen eher aggressive Laute, während sich bei *M. ravelobensis* mehr Lautformen zur möglichen Verminderung der Aggressivität des Gegners fanden. Dies entspricht den Annahmen von Morton (1982), daß verschiedene Arten verschiedene Aspekte von der ‚Motivations-Struktur-Regel‘ verwenden, d.h. einige Arten zum Beispiel den gesamten Code, andere dagegen nur bestimmte Teile davon.

Das Auftreten von Rufen bei Anwesenheit von **Futter** insbesondere bei *M. ravelobensis* sollte nach dem Sozialsystem-Modell auf eine Gruppenstruktur bei dieser Art hindeuten. Schlafplatzanalysen zeigten, daß *M. ravelobensis* in Schlafgruppen angetroffen werden (Ehresmann, 2000). Fokustierbeobachtungen, die über die soziale Organisation in der Nacht Aufschluß geben könnten, liegen noch nicht vor. Auch bei *M. murinus* konnten Rufe in diesem Kontext beobachtet werden, allerdings traten sie seltener auf. Bei *M. murinus* wurden insbesondere bei Weibchen ebenfalls Schlafgruppen beschrieben (Radespiel, 1998), soziale Begegnungen in der Nacht von Weibchen untereinander und von Weibchen mit Männchen sind bereits bekannt (Sarikaya, 1999). Schlafgruppen bei *M. murinus* Männchen sind dagegen eher die Ausnahme, meist sind sie allein am Schlafplatz zu finden (Radespiel, 1998).

#### 4.3.2.4. Habitat-Modell

Die rauschhaften **Grunz-Laute** wurden in meiner Studie meist mit sehr geringer Lautstärke abgegeben (vgl. Abschnitt 2.2.3.3.), vermutlich sind sie nicht über weite Entfernungen wahrzunehmen. Somit wurde die Lautform, die sich von ihren Strukturmerkmalen her für Fernkommunikation in Waldgebieten eignen würde, offenbar nicht zur Fernkommunikation verwendet. Verständlich wird die Vermeidung tiefer Frequenzen, wenn man das starke Hintergrundrauschen im Frequenzbereich von 6 kHz bis 10 kHz berücksichtigt. Rufe in diesem Frequenzbereich würden bei Distanzen bis ca. 100 Meter stark davon beeinflußt werden. Tiefe Frequenzen können auch von Feinden besser gehört und lokalisiert werden. Eulen, die wesentliche Feinde von Mausmakis darstellen, besitzen eine obere Hörschwelle von ca. 12 kHz (Konishi, 1973; Knudsen, 1981) und können somit die meisten Kommunikationslaute von Mausmakis nicht mehr wahrnehmen (Zimmermann, 1995a).

**Triller**, die während der Paarungszeit hauptsächlich von *M. murinus* Männchen abgegeben wurden, scheinen durch ihre meist sehr hohe Frequenz, ihre Modulationen und ihre nicht sehr große Lautstärke für Fernkommunikationszwecke in Waldgebieten nicht optimal angepaßt zu sein. Die Struktur von Trillern von Mausmakis, die mehr als ca. 10 Meter entfernt saßen, zeigte bereits eine starke Verzerrung in meinen Aufnahmen. In der Literatur sind jedoch ungewöhnliche Eigenschaften von trillerartigen Lauten beschrieben (Brown & Waser, 1988), so daß weitere Untersuchungen zur Ausbreitung des Trillers im Trockenwald notwendig sind, um Aussagen zur möglichen Fernkommunikation treffen zu können. Durch die großen Frequenzbandbreiten, die bei den Trillern mehrmals überstrichen werden, scheint es wahrscheinlich, daß der Ort und die Entfernung des Rufers gut lokalisiert werden kann (Stanger, 1995). Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß der Rufer Aufmerksamkeit gewinnen will und genauere „Angaben“ zu seiner Individualität und seinem Ort machen möchte (vgl. Wiley & Richards, 1982). Die Benutzung von Frequenzmodulationen eignet sich gut zur Codierung von viel Information auch über etwas weitere Bereiche (Richards & Wiley, 1980). Eine „absichtliche“ Benutzung sehr hoher und daher schneller abschwächender Frequenzen bei diesen Rufen wäre ebenfalls denkbar (vgl. Wiley & Richards, 1982). Nur bereits näher anwesende Individuen (die Weibchen und bereits anwesende Männchen) würden über den gewünschten Vorgang der Kopulation informiert werden.

**Breitbandige Zips**, die meist nur in sehr geringer Lautstärke von mir aufgezeichnet wurden (vgl. Abschnitt 2.2.3.3.), scheiden durch diese Tatsache als Fernkommunikationssignal aus. Die große Frequenzbandbreite, die bei diesem Laut überstrichen wird, dürfte aber die genaue Lokalisierbarkeit des Rufers in dem oft undurchsichtigem Dickicht des Waldes wesentlich erleichtern.

Bei den **pfiffartigen Lauten** war auffallend, daß sie stets in Serie auftraten und der Rufer meist ruhig auf der Stelle sitzen blieb. Bei Rufen, die in der Schlafhöhle abgegeben wurden, saß das rufende Individuum direkt am Höhleneingang und schaute nach außen. Bei dem Versuch, Laute auch über größere Distanz hinweg aufzunehmen (z.B. Laute von Individuen aus anderen Volieren, die weiter weg standen) zeigte sich, daß bei den pfiffartigen Lauten Verzerrungen auftraten. Da häufige Wiederholungen von Lauten (unabhängig von ihrer Struktur) jedoch die Wahrnehmung auch bei stärkeren Windverhältnissen erleichtern (Masters, 1991; Clark, 1988), sollten pfiffartige Laute eine geeignete Lautform darstellen, um Kommunikation über weite Distanzen zu führen. Auf diesen Punkt wird im Abschnitt 4.5. genauer eingegangen.

**Tsäk-Laute** wurden oft mit großer Lautstärke abgegeben. Durch die große Frequenzbandbreite, die bei dieser Lautform meist überstrichen wurde, eignen sie sich weniger für Fernkommunikation, doch sie erleichtern die Lokalisierbarkeit des Rufers.

#### 4.3.2.5. Wahrnehmungs-Modell

Neben konstantfrequenten Lauten werden von Mausmakis auch viele frequenzmodulierte Laute und der rauschhafte Grunzer abgegeben. Eine exakte Anpassung mit einer steilen Sensitivitätszunahme in einem bestimmten Frequenzbereich ist daher nicht zu erwarten. Die gute Hörfähigkeit der Mausmakis auch in tiefen Frequenzbereichen (tiefer als 5 kHz) ist bei Betrachtung der Minimalfrequenzen der harmonischen Laute, die bei *M. murinus* nicht unter 7 kHz lagen, im ersten Moment überraschend. Die gute Hörfähigkeit in diesem tieffrequenten Bereich scheint nach meinen Beobachtungen eine Anpassung an das Jagen von Beute nach Gehör zu sein. Bei Fledermäusen, die nach Geräuschen der Beute (z.B. Rascheln am Boden) jagen, wurde eine gute Hörfähigkeit bei tiefen Frequenzen als Anpassung an ihre Nahrungssuche nachgewiesen (Neuweiler et al., 1984). Eigene Beobachtungen bestätigen, daß Mausmakis zur Nahrungssuche auf den Boden gingen. Oft verweilten sie ein paar Zentimeter über dem Boden auf einem Ast, starrten auf den Boden (oft begleitet von Ohrbewegungen) und griffen dann schnell nach der Beute. Die Erbeutung von Käfern und von einem Skorpion konnte von mir beobachtet werden. Diese Jagdmethode wurde auch von Martin (1972 & 1973) beschrieben. Mausmakis sind vermutlich ebenfalls fähig, fliegende Insekten nur nach Gehör zu lokalisieren. So konnte ich in mehreren Fällen beobachten, wie ein Mausmaki aus seinem Versteck (Bambus, Blätter, Box) herausgerannt kam und das Insekt ergriff. Von seinem Versteck aus war es unmöglich gewesen, das Insekt zu sehen. Auch von Pariente (1979) wird vermutet, daß Mausmakis die Ultraschallgeräusche, die von fliegenden Insekten produziert werden, lokalisieren können und somit das Gehör den Mausmakis das Jagen der Insekten wesentlich erleichtert.

### 4.3.3. Analyse zum Erlangen von Hinweisen zum Dominanzverhältnis zwischen den Individuen einer Population und zwischen sympatrischen Arten

Eine Studie an Rennmäusen ergab ein höheres Auftreten von Lauten im innerartlichen als im zwischenartlichen Kontext (Dempster & Perrin, 1991). Meine Analyse bezogen auf die beobachteten Paarkombinationen zeigte ebenfalls, daß Tsäk-Laute insbesondere im Angriff hauptsächlich der innerartlichen Kommunikation dienten. Die hohe Rate des Angriffes von Männchen gegen Männchen bei *M. murinus* entspricht nicht den Fokustierbeobachtungen im Freiland (Pagès-Feuillade, 1988; Peters, 1999). Die Forscherinnen beobachteten hauptsächlich agonistische Interaktionen von Weibchen gegen Männchen, was in meinen Volierenbeobachtungen als zweit häufigste agonistische Interaktion bei *M. murinus* auftrat. Die hohe Agonistik der Männchen gegeneinander in den Volieren ist vermutlich damit zu erklären, daß das unterlegene Individuum nicht wie im Freien dem dominanten Individuum ganz aus dem Blick entfliehen konnte. *M. myoxinus* stellt bei den untersuchten Populationen eine Ausnahme dar. Bei ihnen kamen Tsäk-Laute mehr bei zwischenartlicher als bei innerartlicher Kommunikation vor. Der Mangel an Individuen und die dadurch resultierende geringe Anzahl an innerartlichen Paarkombinationen könnte eine Erklärung für diesen Befund sein.

Im Verteidigungskontext traten Tsäk-Laute sowohl von *M. ravelobensis* als auch *M. myoxinus* gegenüber *M. murinus* sehr häufig auf. Diese Analyse deutet an, daß ***M. murinus*** in beiden Untersuchungsgebieten gegenüber der sympatrisch lebenden roten Art **dominant** sein könnte. Dabei schienen in Ampijoroa auch die Männchen von *M. murinus* gegenüber den Weibchen von *M. ravelobensis* dominant zu sein. Meine Befunde zur Dominanz von *M. murinus* gegenüber *M. ravelobensis* werden durch die Beobachtungen von Petter (1962) bestärkt. Bei in Gefangenschaft gehaltenen grauen und roten Formen von Ankarafantsika wurde die rote Form von der grauen Form gejagt, wobei dies sogar zum Tode der roten Form führte (Petter, 1962). Todesfälle kamen in meiner Studie nicht vor, doch wurden die Individuen meist sofort getrennt, wenn ernsthafte Kämpfe beobachtet wurden. In Kirindy war der allgemeine Trend der Dominanz von *M. murinus* gegenüber *M. myoxinus* nicht so deutlich zu erkennen, da *M. myoxinus* Weibchen auch relativ viele Angriff-Tsäk-Laute gegen *M. murinus* richteten. Allerdings war es meist schwierig, „echte Angriffe“ von „Scheinangriffen“ zu unterscheiden, da die angegriffenen *M. murinus* kaum auf die Angriffe reagierten (vgl. Perret, 1992). Schwab (2000) nimmt an, daß von *M. myoxinus* fast keine Schlafhöhlen benutzt werden konnten, da sie bei einer Konfrontation keine Chance gegen die größeren *M. murinus* Individuen hätten. Sie konnte aber *M. myoxinus* Weibchen im Gegensatz zu Männchen auch mal in Baumhöhlen finden. Dies steht in Übereinstimmung mit meinen Befunden einer großen Aggressivität von *M. myoxinus* Weibchen.

Da Tsäk-Laute in normaler bis großer Lautstärke abgegeben werden (vgl. Abschnitt 2.2.3.3.) und vermutlich über weitere Bereiche zu hören sind, kann nicht ausgeschlossen werden, daß insbesondere Tsäk-Laute im Verteidigungskontext dem Anlocken von Verbündeten dienen könnte (Gouzoules & Gouzoules, 1984 & 1990a & 1990b). Tsäk-Laute von Weibchen im Paarungskontext, wie sie bei *M. murinus* in beiden Gebieten oft aufgenommen wurden, könnten der Anlockung anderer Männchen und somit der Verstärkung vom Männchen - Wettbewerb im promisken Paarungssystem dienen (vgl. Oda & Masataka, 1995). Das mögliche Auftreten von Tsäk-Lauten bei den roten Arten im Zusammenhang mit Paarungen könnte einen Hinweis auf dessen Paarungssystem liefern. Weitere Studien sind notwendig, um Aussagen zu den hier dargestellten möglichen Funktionen von Tsäk-Lauten treffen zu können. In der Literatur wurden bis jetzt Tsäk-Laute und ihr Auftreten bei Mausmakis nicht genauer analysiert.

## 4.4. Tsäk-Laute

### 4.4.1. Unterschiede in der Struktur der Tsäk-Laute zwischen den Populationen und Arten

Bei den Tsäk-Lauten fanden sich Unterschiede insbesondere zwischen *M. ravelobensis* und den anderen untersuchten Arten. Dies zeigte sich in der Struktur der Chevron-Tsäks, aber auch im Auftreten von Abweichungen von Chevron-Tsäks. *M. ravelobensis* betonten insbesondere den absteigenden Teil ihrer Laute und besaßen im Vergleich zu *M. murinus* wesentlich größere Höchstfrequenzen und Bandbreiten. *Microcebus murinus* von Ampijoroa gab dagegen den aufsteigenden Ast verstärkt ab (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Die beiden sympatrischen Arten von Kirindy (*M. murinus* und *M. myoxinus*) wiesen geringere Unterschiede in ihren Tsäk-Laut-Serien auf. *M. murinus* von Kirindy und *M. myoxinus* hatten meist keine großen Abweichungen im Verhältnis vom aufsteigenden zum absteigenden Ast (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Bei den Chevron-Tsäks glichen sich die verschiedenen Arten weitgehendst in der Minimalfrequenz, bei der Höchstfrequenz lag *M. myoxinus* zwischen den Merkmalen von *M. ravelobensis* und *M. murinus.*

Die beiden *M. murinus* Populationen ließen sich durch keine Merkmale ihrer Chevron-Tsäks trennen. Auffällig war jedoch eine Tendenz zu gebietsspezifischen Unterschieden bei Mehrfach-Tsäklauten (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Tsäk-Laute, die ohne Unterbrechung direkt ineinander übergingen, wurden fast ausschließlich bei den beiden Arten in Ampijoroa gefunden. Sie traten insbesondere bei *M. ravelobensis* auf, doch auch von *M. murinus* wurden sie in Ampijoroa aufgenommen. Ob es sich hier um einen Lerneffekt handeln könnte, wie es zum Beispiel bei Schimpansen beobachtet wurde (Marshall et al., 1999), bleibt ohne weitere Untersuchungen Spekulation. Da diese Mehrfach-Tsäks bei *M. murinus* von Kirindy nicht auftraten, könnten in Ampijoroa *M. murinus* diese von *M. ravelobensis* übernommen haben, bei denen diese Tsäk-Variation besonders häufig auftrat.

Unterschiede in Maximalfrequenz und / oder Lautdauer wurden bei verschiedenen Arten einer Gattung in der Literatur bereits mehrfach beschrieben (Snowdon et al., 1986; Mitani, 1987; Gautier & Gautier-Hion, 1988; Mitani & Gros-Louis, 1995; Whitehead, 1995). Artspezifische Frequenzbandbreiten wurden bei Vögeln festgestellt (Emlen, 1972). Neben generellen Ähnlichkeiten in der akustischen Struktur von ‚long calls' konnten bei sympatrischen Tamarin-Arten auch arttypische Unterschiede nachgewiesen werden (Snowdon & Hodun, 1985). Daß jedoch auch weit voneinander entfernt lebende Populationen dennoch gleichartige Rufe besitzen können, wurde sowohl bei Vögeln (Hunter & Krebs, 1979; Martens, 1996) als auch Primaten (Waser, 1982) beobachtet.

### 4.4.2. Erklärungsansätze zu den Befunden der Struktur der Tsäk-Laute der vier Populationen

#### 4.4.2.1. Gewichts-/ Körpergrößen- Modell

*M. ravelobensis*, der in seinem Gewicht und seiner Größe nicht wesentlich von *M. murinus* abwich, hatte die größte Höchstfrequenz von allen untersuchten Populationen. Die durchschnittliche Minimalfrequenz der Chevron-Tsäks stellte die niedrigste tonale Frequenz dar, die im Repertoire der Mausmakis gefunden wurde. *M. ravelobensis* konnte die Frequenz bis auf ca. 5 kHz absenken, *M. murinus* und *M. myoxinus* erreichten Frequenzen von ca. 7 kHz. Ob dieser Unterschied auf anatomischen Begebenheiten beruhen könnte, muß noch untersucht werden. Die größte Art (*M. murinus* aus Kirindy) besaß die kürzeste Dauer bei den Chevron-Tsäks, was dem Modell widerspricht, nach dem die größten Individuen die längste Dauer in den Lauten besitzen sollten. Bei Löwenaffen wurde ebenfalls beobachtet, daß die kleinste Art (*Leontopithecus rosalia*) in den Frequenzen der Laute zwischen den größeren Arten (*L. chrysopygus* & *L. chrysomelas*) lag und die Laute sehr lange Dauern besaßen (Snowdon, 1986). Zusammenfassend läßt sich sagen, daß das Gewichts- / Körpergrößen- Modell die gefundenen Unterschiede zwischen den Arten nicht erklären kann.

#### 4.4.2.2. Motivations-Modell

Nach dem Modell von Morton (1977 & 1982) und Jürgens (1979 & 1982) besitzen Laute mit geringer Bandbreite und tiefer Grundfrequenz eine Angriffs-Motivation, dagegen Laute mit großer Bandbreite und hoher Grundfrequenz eine Flucht-Motivation bzw. freundliche Absicht.

Dieses Modell wird von den Ergebnissen meiner Studie an den Chevron-Tsäks bestätigt. Bei der Verteidigung des Schlafplatzes saß der Rufer in einer Box bzw. einem Bambusrohr und hatte durch den schmalen Eingang eine relativ sichere Position gegenüber dem sich nähernden Individuum. **Aggressiv** klingende Rufe, die eine große Körpergröße demonstrieren, erhöhen vermutlich die erfolgreiche Verteidigung des Schlafplatzes. Dies spiegelte sich in den Chevron-Tsäks dieses Verhaltenskontextes wider. Die Laute hatten im Vergleich zu den Lauten in den anderen Kontexten eine geringe durchschnittliche Minimal- und Höchstfrequenz und eine geringe Frequenzbandbreite. Bei den anderen Verhaltenskontexten befanden sich die Kontrahenten in unmittelbarer Konfrontation, die Erregung dürfte dabei generell erhöht sein. In Übereinstimmung mit dem Modell fand sich die Tendenz einer größeren Höchstfrequenz und Bandbreite bei der **Verteidigung** im Vergleich zu den Lauten im Angriff. Im Paarungskontext traten bei *M. murinus* Individuen nochmals erhöhte Frequenzwerte auf, was eine freundliche Absicht des Rufers nach dem Modell widerspiegeln könnte.

Aggressives Verhalten im Paarungskontext wurde in der Literatur als Isolationsmechanismus zur Verhinderung einer Paarung mit der falschen Art diskutiert (Nevo et al. 1986). Bei den Mausmakis ähnelten jedoch die Tsäk-Laute der *M. murinus* Individuen im Paarungskontext stark denen der sympatrisch lebenden Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus.* Dies zeigte sich in der Struktur der Chevron-Tsäks und im Auftreten von Abweichungen von Chervron-Tsäks (Tsäk-Varianten). Bei *M. murinus* traten besonders bei Männchen verstärkt Tsäk-Laute mit Betonung der Energie im absteigenden Ast im Paarungskontext auf (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Damit ähnelten sie den Tsäk-Serien von *M. ravelobensis*, die ebenfalls besonders den absteigenden Ast der Tsäk-Laute betonten. Die generell höheren Frequenzwerte bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* im Vergleich mit den sympatrisch vorkommenden *M. murinus* könnten mit einer generell höheren Erregung erklärt werden.

Artspezifische Unterschiede in agonistischen Interaktionen und Beziehungen wurden auch bei zwei näher verwandten Lemurenarten (*Lemur catta* und *Eulemur fulvus rufus*) von Pereira & Kappeler (1997) beobachtet. Studien zu Rufen im agonistischen Kontext wurden von Gouzoules & Gouzoules (1990a & b) an Makaken durchgeführt. Bei Auseinandersetzungen mit direktem Körperkontakt waren die Frequenzmerkmale (Höchstfrequenz, Minimalfrequenz, Bandbreite) höher als bei Auseinandersetzungen ohne Körperkontakt. Neueste Untersuchungen von Gouzoules & Gouzoules (2000) an vier verschiedenen Makaken-Arten zeigten, daß sich ihre Schreie bei direkten Auseinandersetzungen mit höherrangigen Individuen arttypisch unterschieden. Obwohl die vier untersuchten Arten ähnliche soziale Systeme besitzen, konnten Unterschiede in der Gewalttätigkeit bei Auseinandersetzungen gefunden werden. Dabei zeigte die Art mit den seltensten ernsthaften Verletzungen chevron-artige Laute, die Art mit den meisten Verletzungen dagegen nach dem Modell von Morton die aggressivsten Laute. Gouzoules & Gouzoules (2000) interpretierten diese Befunde damit, daß bei ernsthafteren Verletzungen die Aggressivität steigt. Ich dagegen interpretiere ihre Ergebnisse in der Hinsicht, daß bei Benutzung von beschwichtigenden Lauten eine ernsthafte Verletzung vermieden werden kann. Nicht geklärt ist die Frage, warum bei einigen Arten Verletzungen vermieden werden, bei anderen dagegen nicht.

#### 4.4.2.3. Sozialsystem – Modell

Wie bereits angedeutet, könnten die bei den roten Formen der Westküste gefundenen erhöhten Frequenzwerte das Resultat einer anderen Konfliktlösung, bedingt durch eine andere Sozialstruktur, sein. Bei einem **komplexeren Sozialsystem** sollten insbesondere zur Konfliktlösung Laute vorhanden sein, die den inneren Zustand genau wiedergeben. Bei Gruppensystemen sollte die Kommunikation einer Aggressionsverminderung dienen, was für solitär lebende Arten weniger entscheidend ist. Das Beispiel der Makaken und Lemuren zeigt, daß auch sehr ähnliche Sozialsysteme nur in der Form der Konfliktlösung Unterschiede aufweisen können (Pereira & Kappeler, 1997; Gouzoules & Gouzoules, 2000).

Generell spiegelte die Kommunikation der beiden roten Arten in der Konfliktsituation eine freundliche Absicht mit Fluchttendenz wider. Nach diesem Befund sollten sie nach dem Modell ein komplexes Sozialsystem besitzen, welches auf **Gruppenleben** basiert. Dies wird jedoch nur durch Beobachtungen zur Schlafgruppenzusammensetzung bei *M. ravelobensis* gestützt, bei ihren nächtlichen Aktivitäten wurden keine Unterschiede zu *M. murinus* gefunden (Ehresmann, 2000). Bei *M. ravelobensis* konnten in Gebiet 1 (Ehresmann, 2000) und Gebiet 2 (mdl. Mitt. B. Randrianambinina) selten Individuen beobachtet werden, die alleine den Tag verbrachten. In Gebiet 1 handelte es sich allerdings meist um gemischtgeschlechtliche Schlafgruppen (Ehresmann, 2000), in Gebiet 2 dagegen hauptsächlich um gleichgeschlechtliche (mdl. Mitt. B. Randianambinina). Bei *M. myoxinus* dagegen wurden vor allem Individuen alleine im Schlafplatz angetroffen (Schwab, 2000). Dieser Widerspruch mit meinen Befunden könnte auf der geringen Anzahl besenderter Individuen (zwei Männchen, zwei Weibchen) bei der Studie von Schwab beruhen. Auch in meiner Studie war die Anzahl beobachteter *M. myoxinus* im Vergleich zu den anderen Populationen jedoch gering, so daß weitere Untersuchungen zu den Schlafgruppen und zur akustischen Kommunikation zu *M. myoxinus* notwendig sind. Die Kommunikation der grauen Art *M. murinus* zeigte nur im Paarungskontext durch die erhöhte Höchstfrequenz und Bandbreite eine Lautstruktur, welche einer Verminderung der Aggressivität dienen könnte. In den andern Verhaltenskontexten war der Chevron-Tsäk eher von aggressiver Natur. Nach diesem Befund sollte eine eher **solitäre Lebensweise** bei *M. murinus* vorhanden sein. Auch dieser Befund wird jedoch nur teilweise durch Studien an Schlafgruppenzusammensetzungen

gestützt. Männchen wurden zwar meist allein im Schlafplatz angetroffen, doch bei *M. murinus* Weibchen ist das Schlafen vor allem in Gruppen bekannt (Radespiel, 1998; Peters, 1999; Sarikaya, 1999; Ehresmann, 2000). Das seltenere Auftreten von Angriffs-Tsäks und das häufigere Auftreten von Verteidigungs-Tsäks bei Paarkombinationen von *M. murinus* Weibchen spricht für das Vorhandensein von Schlafgruppen.

Bei der **„Erkennbarkeit" der Anzeige des inneren Zustandes** konnten keine wesentlichen Unterschiede zwischen den Arten gefunden werden. Die Spannweite der genutzten Frequenzen vom Schlafplatzkontext zum Verteidigungskontext war bei der durchschnittlichen Minimalfrequenz und Höchstfrequenz für *M. ravelobensis* mit Abstand am größten, die Bandbreite änderte sich bei den verschiedenen Populationen abhängig vom Verhaltenskontext aber etwa gleich. Bei den Chevron-Tsäks besaß *M. ravelobensis* innerhalb eines Individuums eine hohe Variabilität bei der durchschnittlichen Minimalfrequenz, aber in der Höchstfrequenz und insbesondere in der Bandbreite wurden sehr stereotype Chevron-Tsäks von den Individuen verwendet. Dieser Trend konnte auch bei nach Verhaltenskontext getrennt betrachteter Analyse nachgewiesen werden. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß *M. ravelobensis* den inneren Zustand des rufenden Individuums besser wahrnehmen kann als *M. murinus*, deren Individuen variablere Höchstfrequenzen und Bandbreiten in ihren Tsäk-Serien benutzten. Bei den Rufen der *M. myoxinus* Individuen zeichnete sich ein vergleichbarer Trend wie bei *M. ravelobensis* ab. Eine Untersuchung zur Variabilität der Chevron-Tsäks abhängig vom Verhaltenskontext ergab nur geringfügige Unterschiede, bei der Verteidigung war zwar die durchschnittliche Minimalfrequenz variabler als bei anderen Kontexten, dafür war aber die Bandbreite stereotyper. Weitere Studien sind notwendig, um eine endgültige Aussage zur Möglichkeit des Erkennens des Motivationszustandes des rufenden Individuums treffen zu können.

Einen anderen Erklärungsansatz als den hier vorgestellten verfolgten Mitani & Gros-Louis (1995) beim Erklärungsversuch der gefundenen Frequenzunterschiede agonistischer Laute bei Schimpansen und Bonobos. Die gefundenen höheren Frequenzen bei Bonobos wurden einerseits durch Differenzen im Körpergewicht zwischen den beiden Arten erklärt, andererseits damit, daß Bonobos mehr zusammenhängende Gruppen bilden als Schimpansen. Wegen der schnelleren Abschwächung höherer Frequenzen benutzten Schimpansen mit ihrer verstreuten Verteilung der Individuen tiefere Frequenzen. Angewendet auf meine Studie an Mausmakis würde dies bedeuten, daß *M. ravelobensis* und möglicherweise *M. myoxinus* eher zusammenhängende Gruppen besitzen sollten, bzw. weniger weit voneinander entfernt auf Futtersuche gehen sollten als *M. murinus.*

#### 4.4.2.4. Wahrnehmung-Modell

Die gefundenen durchschnittlichen Minimalfrequenzunterschiede in Ampijoroa zwischen *M. murinus* und *M. ravelobensis* von ca. 1500 Hz sollten nach den Studien an anderen Arten von Mausmakis unterschieden werden können (vgl. Kapitel 4.2.3.). Der Unterschied der Höchstfrequenz betrug zwischen den sympatrischen Arten in Ampijoroa ca. 10000 Hz, in Kirindy zwischen *M. murinus* und *M. myoxinus* ca. 3500 Hz und sollte von Mausmakis als Unterschied relativ sicher wahrnehmbar sein. Die Bandbreiten unterschieden sich zwischen den Arten der einzelnen Gebiete stark, in Ampijoroa betrug die Differenz ca. 12000 Hz, in Kirindy ca. 4500 Hz. Diese artspezifischen Unterschiede der Chevron-Tsäks sind bereits vom Menschen wahrnehmbar und es ist davon auszugehen, daß Mausmakis zu einer Unterscheidung in der Lage sind. Ob jedoch die teilweise geringfügigen Unterschiede abhängig vom Kontext von Mausmakis unterschieden werden können, müssen weitere Untersuchungen zeigen. Sie lagen bei der Höchstfrequenz und Bandbreite jedoch mit ca. 1000 Hz

Unterschied in einem Bereich, der eine Erkennung des Unterschiedes durchaus für möglich erscheinen läßt.

Die Lokalisierbarkeit des Rufers von Tsäk-Lauten sollte bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* bei allen Kontexten und bei *M. murinus* im Paarungskontext durch die große Bandbreite und lange Dauer verbessert sein im Vergleich zur Lokalisierbarkeit der Tsäk-Laute abgegeben im Schlafplatz- und Angriffs-Kontext bei *M. murinus* (vgl. Brown, 1982; Masataka & Symmes, 1986). Ob diese bessere Lokalisierbarkeit vom Rufer gewünscht ist oder nur ein Effekt der höheren Erregung ist, kann nicht entschieden werden.

Bei den Chevron-Tsäks wurde in Kirindy zwischen *M. murinus* und *M. myoxinus* ein Unterschied der Lautdauer von ca. 10 ms bei einer mittleren Lautdauer von ca. 50 ms gefunden. Diese Differenz erscheint nach der Regel von Weber als zu gering, um eine Unterscheidung der Laute durch die Mausmakis sicher annehmen zu können. Mitani (1992) konnte mit Play-Back-Experimenten bei Gibbons zeigen, daß auch signifikant längere Laute nicht verschiedene Antworten bei Artgenossen bewirken müssen.

## 4.5. Pfiffartige Laute

### 4.5.1. Unterschiede in der Struktur der pfiffartigen Laute

Fast alle in der Literatur vorgestellten pfiffartigen Laute von *M. murinus* und *M. rufus* stellen vermutlich konstantfrequente Laute, d.h. Pfiffe dar (vgl. Glatston, 1979; Stanger, 1988; Kuhn, 1991; Stanger, 1992; Zimmermann, 1995 a; Bunte, 1998; Zimmermann, 2000). Bei allen Populationen meiner Studie wurden **Pfiffe** ebenfalls am häufigsten abgegeben, sie nahmen über 49% der Laute bei den Populationen ein (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Das Auftreten von **KFM-Lauten** wurde bei Glatston erwähnt, von ihr wurden sie als ‚intermediate whistles' bezeichnet. Bei Bunte (1998) lassen Sonagramme von *M. murinus* Individuen ebenfalls das Auftreten von KFM-Lauten erkennen. Ein Sonagramm von einem *M. rufus* Individuum zeigte eine Tendenz zu KFM-Lauten (Bunte, 1998). Bei meiner Studie war diese Form der pfiffartigen Laute insbesondere bei *M. murinus* von Kirindy zu hören, sie nahmen bei diesen etwa 37% der Laute in den Serien ein. Bei *M. murinus* von Ampijoroa waren es ca. 8%, bei *M. ravelobensis* 12% und bei den zwei *M. myoxinus* Weibchen wurden keine KFM-Laute gefunden (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Laute mit leicht aufsteigender Frequenzmodulation (**aufsteigende Zips**) zeigen Sonagramme von Stanger (1988) und die Daten von Bunte (1998) für *M. murinus.* In meiner Arbeit traten sie fast nur bei *M. murinus* von Ampijoroa (ca. 5%) und *M. murinus* von Kirindy (ca. 2%) auf. Stark abwärtsmodulierte Laute (**absteigende Zips**) im hörbaren Frequenzbereich und einer Bandbreite zwischen 2 und 6 kHz wurden erstmalig in dieser Arbeit beschrieben, durch die strukturelle Ähnlichkeit zu den von Bunte (1998) beschriebenen „Zip-Lauten" wurden sie Zips genannt. Diese Form der pfiffartigen Laute trat zu hohem Prozentsatz in den Serien bei *M. ravelobensis* auf (32% der pfiffartigen Laute bestanden nur aus einer abwärtsgerichteten Modulation; nichtpublizierte eigene Auswertungen). Ein Zusammenhang zwischen dem Auftreten verschiedener Variationen der pfiffartigen Laute (Pfiffe, Zips, KFM-Laute) und dem Verhaltenskontext wurde sowohl bei Zusammenfassung aller Populationen als auch bei nach Populationen getrennter Betrachtung nicht gefunden (nichtpublizierte eigene Auswertungen).

Im folgenden werden zuerst Pfiffe (Abschnitt 4.5.2.1.), Zips (Abschnitt 4.5.2.2.) und KFM-Laute (Abschnitt 4.5.2.3.) dargestellt. Im Anschluß daran wird kurz auf das Auftreten verschiedener Variationen der pfiffartige Laute eingegangen (nichtpublizierte eigene Auswertungen), da dies einen wichtigen Hinweis für das Habitat-Modell liefert (Abschnitt 4.5.2.4.).

### 4.5.2. Erklärungsansätze zu den Befunden der Struktur der pfiffartigen Laute

#### 4.5.2.1. Pfiffe

Die allgemeine Struktur der Pfiffe der verschiedenen Populationen zeigte in allen untersuchten Merkmalen große Ähnlichkeiten. Auffallend war die Tendenz zu etwas höheren Frequenzen bei *M. myoxinus* im Vergleich zu den anderen Arten. Auch bei *M. ravelobensis* sind tendenziell hohe Frequenzen auffallend. Studien zu Pfiffen von im Labor gehaltenen *M. rufus* (Bunte, 1998; Zimmermann et al., 2000) zeigten ebenfalls, daß die rote Form der Ostküste tendenziell höhere Frequenzen in ihren Pfiffen verwendet als *M. murinus.* Deutliche Unterschiede zwischen den Populationen wurden in meiner Arbeit aber nur bei den Intervallabständen und der Dauer gefunden. Deutlich längere Intervallabstände lagen von *M. murinus* von Kirindy im Vergleich zu den Arten von Ampijoroa vor. *M. murinus* von Ampijoroa besaß im Verhältnis zu den anderen Populationen Pfiffe von sehr kurzer Dauer. Zu *M. myoxinus* ließen sich kaum Aussagen machen, da nur von zwei Individuen Daten vorhanden waren. Auffallend waren die geringeren Intervallabstände von *M. myoxinus* (Maximalwert der Mittelwerte der Individuen unter 53 ms) im Vergleich zu *M. murinus* von Kirindy (Minimalwerte der Mittelwerte der Individuen über 77 ms). Angaben in der Literatur zu Intervallabständen von *M. rufus* widersprechen sich (Bunte, 1998; Zimmermann et al., 2000), so daß zu dieser Art keine Aussage möglich ist. Bei Vögeln konnte nachgewiesen werden, daß sie Unterschiede im Intervall zwischen einzelnen Tönen wahrnehmen können und diese Intervallabstände arttypisch ausgeprägt sind (Emlen, 1972).

##### 4.5.2.1.1. Gewichts-/ Körpergrößen-Modell

Tendenziell zeigten die Individuen von *M. myoxinus* höhere durchschnittliche Frequenzen (ca. 18,5 kHz) als Individuen von *M. murinus* und *M. ravelobensis* (meist unter 16 kHz). Die Pfiffe von *M. rufus*, die mit ihrem Gewicht und ihrer Körperlänge zwischen *M. murinus* / *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* liegen (Atsalis, 1996, Zimmermann et al., 1998) hatten durchschnittliche Frequenzen von ca. 17 kHz (Bunte, 1998). Damit besitzen *M. rufus* sowohl bei den Körpermerkmalen als auch bei den Frequenzmerkmalen der Pfiffe eine Zwischenstellung zwischen dem kleineren *M. myoxinus* und den größeren *M. murinus* und *M. ravelobensis*. Bei der Dauer traten bei *M. murinus* von Ampijoroa die kleinsten Werte auf, *M. myoxinus* lag mit seinen Werte bei den anderen Populationen, so daß die Unterschiede in der Dauer nicht mit dem Modell erklärt werden können. Das Körpergewicht bzw. die Körpergröße könnte für gefundene Tendenzen in der Frequenz verantwortlich gemacht werden, doch weitere Untersuchungen mit größerer Stichprobengröße sind erforderlich.

##### 4.5.2.1.2. Kontext-Modell

Bei den Pfiffen konnten keine Merkmale erkannt werden, die eine Zuordnung zu den verschiedenen Verhaltenssituationen ermöglicht hätten. Allerdings wurden nicht von vielen Individuen Pfiffe in verschiedenen Kontexten abgegeben, so daß eine umfangreiche Analyse nicht möglich war. Eine Untersuchung der Variabilität der Rufe der Individuen getrennt nach Kontext konnte keine Unterschiede aufdecken, d.h. die Rufe der Individuen waren in allen Kontexten etwa gleich variable bzw. stereotyp. Bei Studien an Klammeraffen bezüglich struktureller Unterschiede einer Lautform (‚whinny') bei verschiedenen Verhaltenskontexten konnten ebenfalls keine für alle Individuen geltenden Unterschiede festgestellt werden (Teixidor & Byrne, 1999). Es wurden aber deutliche Unterschiede zwischen den Individuen nachgewiesen. Bei drei Klammeraffen wurden Unterschiede in der Lautstruktur je nach

Verhaltenskontext gefunden, doch die verschiedenen Individuen codierten die Verhaltenskontexte nicht in übereinstimmender Form. Das genaue Kennen des Repertoires des Rufers müßte vorausgesetzt werden, wenn ein Erkennen des Verhaltenskontextes anhand der Lautstruktur durch andere Individuen möglich sein soll (Teixidor & Byrne, 1999).

Analysen zur Struktur der Pfiffe zwischen den Populationen getrennt nach Verhaltenskontext konnten oft nicht durchgeführt werden, da die verschiedenen Populationen Pfiffe meist in unterschiedlichen Kontexten abgaben. Ein Trend ließ sich jedoch feststellen. War eine Analyse getrennt nach Kontexten möglich, so ließen sich häufig Unterschiede zwischen den Populationen nachweisen. Beim Sozialkontext z.B. benutzten *M. ravelobensis* Individuen längere Dauern als *M. murinus* von Ampijoroa. Beim Schlafplatzkontext wurde ein längeres Intervall bei *M. murinus* von Kirindy im Vergleich zu *M. murinus* von Ampijoroa nachgewiesen. Besonders auffällig war aber der Unterschied der Laute der *M. murinus* Populationen der beiden Gebiete im Paarungskontext. *M. murinus* von Ampijoroa benutzten niedrigere Frequenzen, kürzere Dauern und kürzere Intervallabstände als die Individuen von Kirindy.

Diese Ergebnisse sind ein Hinweis darauf, daß:
1. Unterschiede zwischen den Populationen vorhanden sind, wenn eine Analyse getrennt nach Verhaltenskontext durchgeführt werden kann.
2. Unterschiede je nach Verhaltenskontext vorhanden sind.

Eine größere Anzahl verschiedener Individuen ist notwendig, um endgültige Aussagen zu den Unterschieden je nach Verhaltenskontext und Population treffen zu können.

#### 4.5.2.1.3. Sozialsystem-Modell

Beim Sozialsystem-Modell kann mit Hilfe der Ruffrequenz ein Hinweis auf die **Aktionsraumgröße** erhalten werden. Dies ist insbesondere dann möglich, wenn die Individuen Territorien verteidigen und somit mit den Nachbarn kommunizieren müssen. Bei *M. murinus* Männchen wird davon ausgegangen, daß sie keine strikte Territorialität besitzen (Fietz, 1995; Radespiel, 1998). Bei *M. murinus* im Kirindy (Fietz, 1995) und *M. rufus* (Atsalis, 1999) wird allerdings vermutet, daß Männchen früher als Weibchen vom Torpor erwachen, um eine Hierarchie zu bilden, bevor die Weibchen in Östrus kommen. Bei Weibchen könnten räumlich voneinander abgegrenzte soziale Einheiten existieren, die sich in den Schlafgruppen widerspiegeln (Radespiel, 1998). Dabei überlappen sich die Aktionsräume der Weibchen von verschiedenen Schlafgruppen wenig und aggressive Auseinandersetzungen wurden besonders zwischen Individuen verschiedener Schlafgruppen gefunden (Fietz, 1999; Sarikaya, 1999). Daher wird hier nur auf die Aktionsraumgröße der Weibchen in Bezug zu ihren Lauten eingegangen, da nur bei Weibchen ein engerer Zusammenhalt von Individuen einer Schlafgruppe mit Abgrenzung gegen andere Schlafgruppen diskutiert wird.

Die Aktionsräume von *M. murinus* Weibchen betragen ca. 1,5 Hektar (Fietz, 1995; Radespiel, 1998). Pfiffe, die der Fernkommunikation dienen könnten (Beobachtungskontext, Schlafplatzkontext, Futterkontext), besaßen bei den Weibchen eine Frequenz von ca. 14 kHz. Bei *M. ravelobensis* nutzen die Weibchen Aktionsräume von ca. 2,5 ha (Ehresmann, 2000) und die Rufe hatten eine Frequenz von ca. 17 kHz. *Microcebus myoxinus* Weibchen haben einen Aktionsraum von ca. 1,2 ha (Schwab, 2000), ihre Ruffrequenz lag bei ca. 18 kHz. Ein deutlicher Zusammenhang von tiefen Ruffrequenzen für Fernkommunikationsrufe bei großen Aktionsräumen kann anhand der hier präsentierten Daten nicht gefunden werden. Dies kann bedeuten, daß entweder die Weibchen keine deutliche Territorialität besitzen, oder daß andere Faktoren die Rufstruktur stärker beeinflussen als die Aktionsraumgröße, oder daß ganz andere Laute für die Territorialanzeige verwendet werden.

#### 4.5.2.1.4. Habitat-Modell

Im Beobachtungskontext schienen beide *M. murinus* Populationen durch ihre etwas tieferen durchschnittlichen Frequenzen geringfügig besser an Waldhabitat angepaßt zu sein als die roten Arten. Jedoch war der Unterschied zwischen den Arten sehr gering, so daß ein Einfluß des Habitats auf die Laute eher unwahrscheinlich ist. In Kirindy traten signifikant längere Intervallabstände zwischen den Pfiffen bei *M. murinus* im Vergleich zu den Arten in Ampijoroa auf. Eine Vermeidung von schnellen Wiederholungsraten deutet auf eine Anpassung an ein Waldhabitat hin. Bei der Variabilität der Pfiffe innerhalb der Individuen wurden keine bemerkenswerten Unterschiede zwischen den Populationen entdeckt. Bei *M. ravelobensis* Individuen schienen die Pfiffe geringfügig stärker voneinander abzuweichen als bei Individuen von *M. murinus.* Insgesamt war ein leichter Trend einer etwas besseren Anpassung der *M. murinus* Individuen an ein Waldhabitat zu vermerken.

#### 4.5.2.1.5. Wahrnehmungs-Modell

Die Hörkurve von *M. murinus* zeigt eine besonders gute Sensibilität bei ca. 12 k Hz. Konstantfrequente Laute sind besonders gut wahrnehmbar, wenn sie genau in diesen Frequenzbereich fallen. Diese Anpassung der konstantfrequenten Pfiffe scheint bei *M. murinus* gut verwirklicht zu sein. Die durchschnittliche Frequenz lag bei *M. murinus* von Ampijoroa bei ca. 13 kHz und bei *M. murinus* von Kirindy bei ca. 14,5 kHz. Die etwas höher liegende durchschnittliche Frequenz bei *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* macht eine Studie der Hörkurve dieser beiden Arten interessant. Die Höhe der Laute hat auch einen Einfluß auf die Lokalisierbarkeit des Rufers. Mausmakis können durch ihren geringen Ohrabstand (ca. 22 mm) immerhin bis ca. 15 kHz auch die Zeitdifferenz zum Richtungshören verwenden, für größere Individuen (z.B. Räuber) ist dies nicht möglich. Zumindest bei *M. murinus* liegen die Pfiffe in einem Frequenzbereich, der ein verbessertes Richtungshören mittels Zeitdifferenzcodierung vermuten läßt.

Artunterschiede konnten in Ampijoroa im Sozialkontext gefunden werden. So waren die Laute von *M. ravelobensis* etwa 18 ms länger als von *M. murinus* (bei einer mittleren Gesamtdauer von ca. 23 ms) Die beiden *M. murinus* Populationen von Ampijoroa und Kirindy zeigten beim Paarungskontext Unterschiede in der Dauer von ca. 8 ms (bei einer mittleren Gesamtdauer von ca. 15 ms). Ob derartige minimale Unterschiede gehört werden können, müssen Play-Back-Experimente klären. Bei den Intervallabständen, die bei den Individuen von Kirindy größer waren als bei den Individuen von Ampijoroa, zeigte sich folgendes Bild. Beim Schlafplatzkontext war die Differenz zwischen den Populationen ca. 123 ms (bei einem mittleren Gesamtabstand von ca. 124 ms), beim Paarungskontext ca. 58 ms (bei einem mittleren Gesamtabstand von ca. 92 ms). Diese Unterschiede müßten von den Individuen nach der Regel von Weber wahrgenommen werden. Der Frequenzunterschied zwischen den *M. murinus* Populationen beim Paarungskontext von ca. 2,6 kHz (bei einer mittleren Gesamtfrequenz von ca. 14 kHz) dürfte ebenfalls von den Individuen wahrnehmbar sein, insbesondere, da es sich um konstantfrequente Laute handelt (Stebbins & Moody, 1994).

#### 4.5.2.2. Zips

Bei Zips müssen aufsteigende und absteigende Zips unterschieden werden. In dieser Arbeit erfolgte erstmalig eine Beschreibung von absteigenden Zips mit Bandbreiten kleiner als 6 kHz. Dies beruht vermutlich auf der Tatsache, daß sie vor allem bei *M. ravelobensis* auftraten und diese Art in dieser Arbeit erstmalig untersucht wurde. Unterschiede in der Steigung der Laute je nach Geschlecht wurden in Ampijoroa bei *M. murinus* gefunden. Dort tauchten bei Männchen vermehrt aufsteigende Zips im Repertoire auf, während bei Weibchen nur absteigende Zips aufgenommen wurden. In Kirindy wurden aufsteigende Zips bei *M. murinus* sowohl von Männchen als auch von Weibchen abgegeben. Es wurden keine Unterschiede in der Struktur der **absteigenden Zips** zwischen den Populationen festgestellt. Bei den **aufsteigenden Zips** hatte *M. murinus* von Kirindy längere Intervallabstände als *M. murinus* von Ampijoroa. Gould (1979) konnte an zwei Fledermausarten, die gemeinsam in einer Höhle ihre Jungen aufziehen, feststellen, daß eine Art zur Kommunikation aufsteigende Laute, die andere Art absteigende Laute verwendete. Das die Richtung der Frequenzmodulation (absteigend oder aufsteigend) eine wichtige Rolle bei der Kommunikation spielt, ist an mehreren Arten gezeigt worden (vgl. Stebbins & Moody, 1994). Unterschiede in der Wahrnehmungsschwelle von aufsteigenden und absteigenden Lauten trotz sonst ähnlicher Struktur kann unterschiedliche Funktionen der Laute bewirken (Turnbull & Terhune, 1994).

##### 4.5.2.2.1. Kontext-Modell

Strukturelle Unterschiede abhängig vom Verhaltenskontext konnten auf Grund der geringen Stichprobengrößen nicht analysiert werden. Im Paarungskontext fiel eine geringfügig höhere Stereotypie der Zips innerhalb der Individuen auf. Dies könnte eine verbesserte Erkennung des Rufers bedeuten. Weitere Untersuchungen zu den verschiedenen Verhaltenskontexten bei den Zips sind notwendig.

##### 4.5.2.2.2. Habitat-Modell

Es wurden keine Unterschiede in der Ruffrequenz und der Bandbreite der Zips zwischen den verschiedenen Arten gefunden. Allerdings war die Stichprobengröße sehr gering, insbesondere wenn man nur die Laute berücksichtigt, die eine Fernkommunikationsfunktion besitzen könnten. Bei *M. murinus* von Kirindy waren ebenso wie bei den Pfiffen die Intervallabstände zwischen den aufsteigenden Zips größer als bei den Arten in Ampijoroa, was eine gute Anpassung der *M. murinus* Individuen in Kirindy an die Waldstruktur andeutet.

Die Rufe der *M. ravelobensis* Individuen schienen in der Endfrequenz und dem Intervallabstand eine höhere Variabilität zu besitzen als die Rufe der *M. murinus* Individuen. Dieser Unterschied fiel insbesondere beim Verhaltenskontext Beobachtung zwischen *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy auf. Diese höhere Variabilität der Zips von *M. ravelobensis* könnte nach dem Habitat-Modell ein Hinweis auf das Vorkommen dieser Art in einem weniger dicht bewaldeten Gebiet oder in einer akustisch artenärmeren Umwelt sein. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß *Mirza coquereli*, die sympatrisch mit *M. murinus* in Kirindy, jedoch nicht in Ampijoroa vorkommt, in ihrem Repertoire absteigende Laute (‚Zek-calls') vergleichbarer Struktur besitzt (Stanger, 1995).

#### 4.5.2.3. KFM-Laute

Bei den KFM-Lauten wurden Unterschiede zwischen *M. ravelobensis* und *M. murinus* gefunden. Der absteigende Teil der Laute überstrich bei *M. ravelobensis* einen höheren Frequenzbereich als bei *M. murinus,* d.h. die Bandbreite war bei den KFM-Lauten von *M. ravelobensis* größer. Die Intervallabstände waren bei *M. murinus* von Kirindy im Vergleich zu den Intervallabständen der Individuen von Ampijoroa wie bereits bei den Pfiffen und aufsteigenden Zips größer.

##### 4.5.2.3.1. Kontext-Modell

Bei einer Analyse konnten 54% der KFM-Laute dem richtigen Kontext zugewiesen werden. Da jedoch die einzelnen Arten bei den verschiedenen Kontexten unterschiedlich häufig auftraten, ist diese gefundene Zuordnung kein sicherer Hinweis auf eine mögliche Unterscheidung der Struktur der Laute in den verschiedenen Kontexten. Ein paarweiser Vergleich war auf Grund der geringen Stichprobengrößen nicht möglich. Eine Analyse auf Unterschiede zwischen den Populationen getrennt nach Verhaltenskontext konnte nur im Sozialkontext durchgeführt werden. Hier zeigten sich keine Unterschiede zwischen *M. ravelobensis* und *M. murinus* von Kirindy. Ob die gefundenen Populationsunterschiede daher vielleicht auf Kontextunterschieden beruhen, kann nicht ausgeschlossen werden. Beim Paarungs- und Beobachtungskontext zeigte sich innerhalb eines Individuums tendenziell eine höhere Variabilität in der Lautdauer.

##### 4.5.2.3.2. Habitat-Modell

Bei den KFM-Lauten konnten keine deutlichen Unterschiede in der Variabilität der verschiedenen Populationen gefunden werden. Untersuchungen mit mehr Individuen sind notwendig, um Aussagen zu den KFM-Lauten treffen zu können.

##### 4.5.2.3.3. Wahrnehmungs-Modell

Vergleichbar zu den Pfiffen lag der konstantfrequente Teil der KFM-Laute etwas über dem Bereich der höchsten Sensibilität der grauen Mausmakis (ca. bei 14 kHz), das Ende der Laute (Minimalfrequenz) lag genau im Bereich des besten Hörens (ca. bei 12 kHz). Somit sind diese Laute optimal an das Hörsystem und die Möglichkeiten der Richtungswahrnehmung der Mausmakis angepaßt. Ob der Unterschied der Bandbreite der Laute in Ampijoroa (ca. 1 kHz Differenz bei einer mittleren Gesamtbandbreite von ca. 2,5 kHz in einem Frequenzbereich von etwa 13 kHz) zwischen *M. ravelobensis* und *M. murinus* Individuen wahrgenommen werden kann, müßte untersucht werden.

4.5.2.4. Hinweise durch das Auftreten der Variationen der pfiffartigen Laute

Der Vollständigkeit halber wird auf das Auftreten der Variationen näher eingegangen, da dies wichtige Hiweis zum Habitat-Modell liefert (nichtpublizierte eigene Auswertungen). Konstantfrequente Laute stellen laut Literatur eine gute Anpassung an Waldgebiete dar (Hunter & Krebs, 1979; Wiley & Richards, 1982; Brown, 1986). Frequenzmodulierte Laute dagegen erleichtern die Lokalisierung des Rufers (Wiley & Richards, 1982; Norcross & Newman, 1993). Die KFM-Laute mit ihrer Kombination aus konstantfrequentem Anfang und frequenzmoduliertem Ende können sowohl gut wahrgenommen als auch gut lokalisiert werden. In die folgenden Prozentangaben ging diese Lautform in beide Berechnungen ein (konstantfrequent und frequenzmoduliert), wodurch sich größere Werte als 100% ergaben.

***M. murinus* von Ampijoroa** zeigte eine Bevorzugung von Lauten mit **konstantfrequentem Anteil** (ca. 80% der Laute) in den Serien. Laute mit frequenzmoduliertem Anteil traten eher selten auf (ca. 28% der Lauten). Laute mit konstantfrequentem Anteil nahmen bei ***M. ravelobensis*** ca. 66% der Laute ein, Laute mit frequenzmoduliertem Anteil lagen bei ca. 44%. Somit war das Verhältnis von konstantfrequenten zu frequenzmodulierten Lauten bei *M. ravelobensis* im Verhältnis zu *M. murinus* stark zu den **frequenzmodulierten Lauten** hin verschoben. Diese Laute entsprechen eher den Gesängen von Vögeln, die in offenen Habitaten vorkommen (Hunter & Krebs, 1979; Krebs & Davies, 1993). Die Laute von ***M. murinus* von Kirindy** hatten meist einen konstantfrequenten Anteil (ca. 86% der Laute), jedoch oft auch einen frequenzmodulierten Anteil (ca. 41% der Laute). Durch den hohen Prozentsatz **von konstantfrequenten Anteilen** in den Serien (der Wert liegt noch über dem von *M. murinus* von Ampijoroa) wird eine gute Anpassung an Waldgebiete vermutet. Zu ***M. myoxinus*** lassen sich auf Grund der geringen Stichprobengröße (zwei Weibchen) keine Aussagen machen. Ein hoher Prozentsatz konstantfrequenter Laute war auffällig.

Die Befunde deuten an, daß *M. murinus* eine gute Anpassungen an das Waldhabitat besitzt, während *M. ravelobensis* mit dem hohen Prozentsatz insbesondere an reinen frequenzmodulierten Lauten eine eher schlechte Anpassung an das Waldhabitat hat. *M. ravelobensis* wurde auch in einem Waldgebiet, welches in eine Savannenlandschaft übergeht und eine offene, buschige Vegetation besitzt, häufig gefangen (Jardin Botanik B; Rendigs, 1999; mdl. Mitt. B. Randrianambinina; eigene Beobachtung). Dies könnte die hier gefundenen Beobachtungen der schlechten Anpassung an das Waldhabitat möglicherweise erklären. Bevorzugungen von bestimmten Gebieten, d.h. eine allotopische Lebensweise (Otte, 1989), konnten für *M. murinus* und *M. ravelobensis* in Ampijoroa nachgewiesen werden (Rendigs, 1999). Ob diese Unterschiede im Microhabitat bereits auf die Habitat-Akustik Einfluß haben, muß noch untersucht werden. In Kirindy deutet sich eine Tendenz zu einer partiell räumlichen Abgrenzung der beiden Arten an, weiträumige Überlappungszonen sind jedoch vorhanden (mdl. Mitt. D. Schwab). Weiterführende Studien zu pfiffartigen Lauten von *M. myoxinus* könnten wichtige Informationen liefern.

Auffallend ist die Tatsache, daß in Ampijoroa, wo absteigende Zips häufig von *M. ravelobensis* geäußert wurden, die pfiffartigen Laute von Männchen von *M. murinus* im **Paarungskontext** nie absteigende Zips waren, sondern die Laute eher aufsteigende Zips darstellten. Dadurch grenzten sich die Laute in diesem Kontext von den Lauten der *M. ravelobensis* Individuen deutlicher ab. In Kirindy, wo von *M. myoxinus* nur selten absteigende Zips aufgenommen wurden, fand ich bei den pfiffartigen Lauten der *M. murinus* Männchen im Paarungskontext sowohl absteigende als auch aufsteigende Zips.

## 4.6. Grunz-Laute

Grunz-Laute wurden nur im agonistischen Kontext abgegeben. Von *M. murinus* wurden sie meistens im Schlafplatz benutzt, wenn sich ein anderes Individuum diesem näherte. Grunzer sind von rauschhafter Struktur, bei einigen Individuen bildeten einzelne Klicks die Grunzer, bei einigen wurden sie vermutlich sowohl bei Ein- als auch Ausatmung abgegeben. Die Fähigkeit zur Lautäußerung sowohl beim Ein- als auch beim Ausatmen scheint ein ursprüngliches Merkmal der ‚loud calls' von Altweltprimaten (Catarrhini) zu sein (Geissmann, 2000). In der Literatur sind vermutlich auf Grund ihrer rauschhaften und daher schwer charakterisierbaren Struktur keine genaueren Analysen zu Grunzer von Mausmakis zu finden. In dieser Arbeit wurde erstmalig eine Analyse von Grunz-Lauten verschiedener Populationen und Arten durchgeführt. Es konnten keine populations- bzw. artspezifischen Unterschiede in der Struktur der Laute der untersuchten Merkmale festgestellt werden. Tendenziell besaßen die Grunzer von *M. murinus* eine längere Dauer als die Grunzer der roten Arten der Westküste Madagaskars. Die Stichprobengröße zumindest von *M. myoxinus* war zu klein, um eine endgültige Aussage über mögliche Unterschiede zu treffen. Eine Studie von Zimmermann et al. (1988) an Buschbabys deutet darauf hin, daß rauschhafte Laute, die meist im aggressiven Kontext abgegeben werden, große Ähnlichkeit auch zwischen verschiedenen Arten besitzen.

Eine Untersuchung des Einflusses des Kontextes (Angriff, Verteidigung und Verteidigung des Schlafplatzes) auf die Rufstruktur war nicht möglich, da von zu wenig Individuen Grunzer in verschiedenen Kontexten erhalten wurden.

## 4.7. Trillerartige Laute

### 4.7.1. Unterschiede in der Struktur der Triller bei den verschiedenen Populationen

Triller wurden in der Literatur oft als ‚advertisement calls' bezeichnet und waren wegen ihres Auftretens während der Paarungszeit und ihrer Stereotypie in der Form bereits intensives Untersuchungsobjekt von Maumakis im Labor (Stanger, 1988; Lerch, 1991; Kugel, 1993; Büsching, 1995; Lindemann, 1996;). Populationsvergleiche mit *M. murinus* Trillern wurden von Hafen (1998) durchgeführt. Bei der Untersuchung von zwei Freilandpopulationen (die in einem Abstand von ca. 3km vorkamen) und drei Laborpopulationen konnte er insbesondere Unterschiede in der Gesamtdauer des Lautes zwischen den Populationen feststellen. Die Studien von Hafen (1998) deuten auf die Ausbildung von Dialekten hin.

Meine Studie an Trillern von *M. murinus* Männchen von Kirindy und Ampijoroa zeigten deutliche Unterschiede besonders in der Pfiffdauer, der Richtung der Frequenzänderung des Pfiffes und in der Bandbreite der ersten Modulationen. Im Vergleich zu den bis jetzt in der Literatur beschriebenen Trillern (Hafen, 1998) fiel insbesondere der kaum vorhandene Anfangspfiff bei den Individuen von Ampijoroa auf. Unterschiede in der Gesamtdauer konnten bei meinen Untersuchungen nach einer $\alpha$-Adjustierung nicht mehr nachgewiesen werden, doch war eine Tendenz von längeren Trillern in Ampijoroa gegenüber Kirindy gegeben. Unterschiede in einem arttypischen Laut in zwei weit voneinander entfernt lebenden Schimpansen-Populationen konnten von Mitani et al. (1999) festgestellt werden. Während bei Nachbarpopulationen, die sich nicht wesentlich genetisch unterscheiden lassen, Lernen eine Rolle spielen dürfte (Marschall et al., 1999), wird dies bei weit entfernt lebenden Populationen, die nicht mehr im genetischen Austausch stehen, weniger angenommen (Krebs & Kroodsma, 1980; Mitani et al., 1999). Akustische Unterschiede müssen kein Hinweis auf getrennte Arten bedeuten, auch Unterarten und verschiedene Populationen unterscheiden sich (Becker, 1982; Clark, 1988). Bei Vögeln wurde beobachtet, daß Unterarten mit deutlichen morphometrischen und akustischen Unterschieden in einer Kontaktzone viele Hybride zeugten, d.h. hier stellten weder morphometrische noch akustische Unterschiede einen effektiven Isolationsmechanismus dar (Martens, 1996). Auch bei Primaten wurden derartige Beobachtungen gemacht. Bei Unterarten der Tamarine (*Sanguinus fuscicollis*) konnten deutliche Unterschiede in der akustischen Kommunikation gefunden werden (Hodun et al., 1981). In Gefangenschaft ließen sich die einzelnen Unterarten jedoch erfolgreich kreuzen. Da genetische Unterschiede auf der Ebene von Unterarten bei den beiden Mausmakipopulationen von Ampijoroa und Kirindy nachgewiesen wurden (Pastorini et al., eingereicht), und meine eigenen morphometrischen Daten auf Unterschiede hinweisen, wird in dieser Arbeit angenommen, daß die gefundenen Unterschiede nicht auf erlernten Variationen auf Dialektebene basieren. Ob Unterschiede in Trillern als Isolationsmechanismen / Erkennungsmechanismen dienen könnten, bedarf einer Untersuchung.

Informationen zur Struktur von Trillern von Weibchen wurden von Büsching (1995) erhoben. Allerdings wurden die Triller nicht während eines Streites zwischen Weibchen registriert, sondern wurden als „Östrus-Anzeige-Triller" bei einzeln gehaltenen Weibchen verstanden. Die „Streit-Triller" dieser Arbeit entsprechen in ihrer generellen Struktur etwa den „Östrus-Anzeige-Triller". Da jedoch von nur drei Labor-Weibchen „Östrus-Anzeige-Triller" (Büsching et al., 1998) und in dieser Arbeit von nur einem Weibchen „Streit-Triller" vorhanden sind, können keine aussagekräftigen Vergleiche gezogen werden.

### 4.7.2. Erklärungsansätze zu den Befunden der Struktur der Triller der Populationen

#### 4.7.2.1. Gewichts-/ Körpergrößen-Modell

Die Männchen aus den beiden Untersuchungsgebieten unterschieden sich in der Rumpflänge voneinander. *M. murinus* von Kirindy hatten eine größere Rumpflänge als die Individuen von Ampijoroa. Tendenziell zeigte sich aber eine höhere mittlere Minimalfrequenz der Modulationen und eine kürzere Gesamtdauer der Triller von Kirindy im Vergleich zu Ampijoroa. Die Rumpflänge schien demnach keinen Einfluß auf die Rufstruktur zu haben. Daher kann die Tendenz einer längeren Gesamtdauer (resultierend aus mehr Modulationen) trotz kürzerer Pfiffdauer nicht durch morphometrische Charakteristika erklärt werden.

#### 4.7.2.2. Kontext-Modell

In mehreren Studien (Lerch; 1991; Kugel, 1993; Hafen, 1998) wurde der Einfluß des Kontextes auf die Trillerstruktur eingehend untersucht. In den Arbeiten konnte kein eindeutiger Hinweis gefunden werden, daß der Kontext einen Einfluß auf die Rufe hat. Nach Hafen (1998) zeigt sich beim Kontext „Annäherung“ eine geringfügig höhere Frequenz im gesamten Laut als im Kontext „Abwehr“. Bei den Merkmalen, die zu einer Diskriminierung der beiden *M. murinus* Populationen meiner Studie führten, konnten bei den Studien von Lerch (1991), Kugel (1993) und Hafen (1998) an *M. murinus* im Labor nie kontextspezifische Unterschiede gefunden werden. Zudem wurden in meiner Studie in beiden Gebieten viele Triller während unterschiedlicher Kontexte (Annäherung an Weibchen, Annäherung an Männchen, Kopulation) aufgezeichnet, es kann daher davon ausgegangen werden, daß die dargestellten Ergebnisse nicht auf Unterschieden im Kontext beruhen.

#### 4.7.2.3. Habitat-Modell

Die Triller von *M. murinus* der beiden Gebiete sind durch ihre Modulationen insgesamt eher schlecht als Fernkommunikationsruf an ein Waldhabitat angepaßt. Auch die bei *M. ravelobensis* gefundene Lautstruktur eignet sich durch die starke Modulation nicht für eine Fernkommunikation im Wald. Auffallend war aber der in Kirindy wesentlich längere Anfangspfiff, der durch seine meist konstantfrequente Struktur als Hilfe zur Wahrnehmung bei einer verrauschten Umwelt verstanden werden könnte (Dabelsteen, 1993; Wiley & Richards, 1982). Auch bei Betrachtung der Variationskoeffizienten sowohl innerhalb eines Individuums als auch zwischen Individuen einer Population fiel eine meist etwas größere Stereotypie der Trillermerkmale in Kirindy im Verhältnis zu den Trillermerkmalen in Ampijoroa auf. Diese Befunde - ein langer Anfangspfiff und eine größere Stereotypie der Laute - könnten ein Hinweis auf eine andere Habitat-Akustik oder eine akustisch artenreichere Umwelt in Kirindy sein. Mitani et al. (1999) konnten gefundene Unterschiede in den Lauten von zwei Schimpansen-Populationen mit unterschiedlichen Umweltfaktoren erklären, doch auch bei dieser Studie wären weitere Untersuchungen notwendig gewesen, um die Hypothesen zu belegen.

#### 4.7.2.4. Wahrnehmungs-Modell

Der verlängerte meist konstantfrequente Anfangspfiff bei den Individuen von Kirindy könnte als „Wachsamkeits-Signal“ dienen und deutet somit auf eine stark verrauschte Umwelt hin (Wiley & Richards, 1982). Das Fehlen eines solchen Signals in Ampijoroa könnte eine weniger stark verrauschte Umwelt bedeuten.

## 4.8. Breitbandige Zips

Wie die Triller so wurden auch die breitbandigen Zips nur während des Paarungszeitraumes von *M. murinus* in beiden Gebieten von mehreren Individuen aufgezeichnet. Von *M. ravelobensis* konnten ebenfalls absteigende breitbandige Zips in diesem Zeitraum in Zusammenhang mit einem „trillerartigen Laut“ registriert werden, jedoch stammten sie nur von einem Individuum und konnten nicht sicher dem Männchen zugeordnet werden. Breitbandige Zips wurden hier erstmalig in diesem Zusammenhang beschrieben und bedürfen weiterer Untersuchungen um ihre Funktion zu klären. Sie dürften anhand ihrer Struktur (breitbandige Laute von kurzer Dauer und geringer Lautstärke) nicht der Fernkommunikation dienen, aber sie müßten die Lokalisierbarkeit des Rufers erleichtern. Im Gegensatz zu den Trillern und den pfiffartigen Lauten im Paarungskontext konnten keine Unterschiede zwischen den beiden *M. murinus* Populationen in der Struktur der breitbandigen Zips nachgewiesen werden. Allerdings war die Minimalfrequenz und die Dauer der breitbandigen Zips innerhalb eines Individuums variabler in Ampijoroa als in Kirindy und dieser Befund stimmte mit den Befunden einer größeren Variabilität der Triller von Individuen von Ampijoroa überein. Dies könnte ein Hinweis auf eine akustisch artenreichere oder verrauschtere Umwelt in Kirindy sein.

## 4.9 Zusammenfassung der Befunde und Beantwortung der Fragestellungen

In diesem Abschnitt werden die zu Beginn der Arbeit gestellten Fragen im Überblick beantwortet und allgemeine Anmerkungen zu Mausmakis, ihre Kommunikation und ihre Lebensweise gemacht.

- **In welchem Ausmaß unterscheiden sich sympatrische Arten, allopatrische Arten und geographisch getrennte Populationen in morphometrischen Merkmalen?**

Zwischen den **sympatrischen Arten** konnten sowohl in Ampijoroa als auch in Kirindy wesentliche morphometrische Unterschiede in sehr vielen verschiedenen Merkmalen gefunden werden, die die Arten deutlich voneinander trennen. Dabei waren die Unterschiede zwischen den Arten in Kirindy größer als in Ampijoroa.

In dieser Arbeit konnte auch der eindeutige Unterschiede zwischen den beiden **allopatrischen Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus*** nachgewiesen werden, da erstmals eine Person beide Arten vermessen hatte. Außer der übereinstimmenden Färbung zeigte *M. myoxinus* in allen Merkmalen deutlich geringere Werte. Bezogen auf die Rumpflänge besaßen jedoch beide rote Formen verhältnismäßig lange Hinterbeine und Schwänze.

Morphometrische Unterschiede zwischen den beiden **geographisch getrennten *M. murinus* Populationen** konnten nur in der Schnauzenlänge, der Unterschenkellänge und der Rumpflänge gefunden werden.

In Abbildung 55 ist die durch die Fellfärbung und durch morphometrische und genetische Ergebnisse vermutete Verwandtschaftsbeziehung zwischen den von mir untersuchten Populationen dargestellt (vgl. Pastorini et al., 2000; Samersiki, 1996; Martin, 1995).

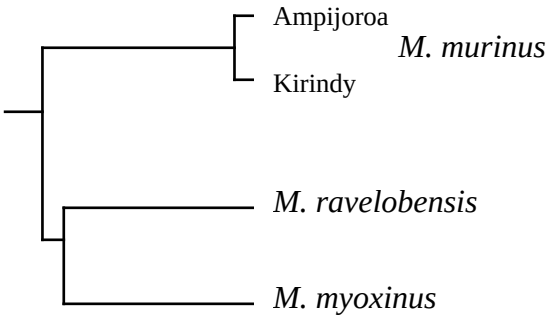


Abb. 55: **Vermutete Verwandtschaft** der von mir untersuchten Populationen an Hand von Fellfärbung, morphometrischen Vermessungen und in der Literatur vorhandenen genetischen Daten (vgl. Martin, 1995; Samersiki, 1996; Pastorini et al., 2000; eigene Ergebnisse).

- **In welchem Ausmaß unterscheiden sich sympatrische Arten, allopatrische Arten und geographisch getrennte Populationen im akustischen Repertoire und in welchen Lauten und durch welche Struktur sind diese Unterschiede charakterisiert?**

Deutliche Unterschiede konnten bei den **sympatrischen Arten** bereits im Auftreten verschiedener Lautformen im Repertoire gefunden werden. So waren rauschhafte Grunz-Laute hauptsächlich bei *M. murinus,* Übergänge von Tsäk-Lauten zu Grunzern und Trillern nur von *M. murinus* zu hören. In der Struktur des Grunz-Lautes wurden keine Unterschiede gefunden. Bei den harmonischen Lautformen konnten dagegen insbesondere in Ampijoroa wesentliche Unterschiede zwischen den Arten beobachtet werden. Die Chevron-Tsäks besaßen bei *M. ravelobensis* höhere Höchstfrequenzen und wesentlich größere Bandbreiten. Auch bei den KFM-Lauten waren die Bandbreiten größer als bei *M. murinus.* Die Struktur eines trillerartigen Lautes von *M. ravelobensis* unterschied sich wesentlich von der Struktur des Trillers von *M. murinus.* Die beiden sympatrischen Arten von Ampijoroa konnten vor allem durch das häufige Auftreten von großen Bandbreiten in den Lauten von *M. ravelobensis* im Vergleich zu *M. murinus* unterschieden werden. Bei den sympatrischen Arten in Kirindy zeigte sich ein vergleichbarer struktureller Unterschied in den Chevron-Tsäks, die Unterschiede waren aber nicht so deutlich wie in Ampijoroa. Zu den pfiffartigen Lauten ließ sich auf Grund der kleinen Stichprobengröße von *M. myoxinus* keine Aussage machen.

Die **allopatrischen Arten *M. ravelobensis* und *M. myoxinus*** zeigten viele Ähnlichkeiten im Gesamtrepertoire und in der Struktur der Chevron-Tsäks (hohe Höchstfrequenzen im Vergleich zu *M. murinus*). Dennoch konnten sie anhand der Tsäk-Laute deutlich voneinander unterschieden werden. Frequenzmerkmale dienten der Unterscheidung der Laute.

Im Auftreten von Lautformen im Repertoire konnten keine deutlichen Unterschiede zwischen den beiden **geographisch getrennten *M. murinus* Populationen** gefunden werden. Die Struktur der Tsäk-Laute unterschied sich bei den beiden Populationen nicht signifikant, bei Pfiffen und aufsteigenden Zips wurden insbesondere Unterschiede in den Intervallabständen gefunden. Deutliche Unterschiede, die die beiden Populationen trennten, waren im Anfangspfiff und der Bandbreite der Modulationen bei Trillern vorhanden.

In Tabelle 45 sind die Unterschiede zwischen den Arten und Populationen nochmals im Überblick zusammengestellt. Der Vollständigkeit halber sind auch Ergebnisse in der Tabelle verzeichnet, die nicht in dieser Arbeit dokumentiert sind, um den Rahmen dieser Arbeit nicht zu sprengen. Sie sind mit einem Stern („*“) gekennzeichnet.

**Tab. 45: Überblick über die gefundenen allgemeinen Unterschiede zwischen den Arten und Populationen**

| | Unterschiede zwischen **sympatrischen Arten** | | Unterschiede zwischen **allopatrischen Arten** | Unterschiede zwischen **geograpisch getrennten Populationen** (*M. murinus*) |
|---|---|---|---|---|
| | **Ampijoroa** *M. mur. - M. rav.* | **Kirindy** *M. mur. – M. myo.* | *M. rav. - M. myo.* | Ampijoroa – Kirindy |
| **Repertoire**: Grunzer: | > | > | ≅ | ≅ |
| Triller: | Ja Vielleicht! | Ja ? | ? | ≅ |
| Ts-Gr: | Ja Keine | Ja Keine | Keine | ≅ |
| Ts-Pf: | < | ≅ | > | ≅ |
| ***Tsäk-Laute**: Betonung Abstieg: | < | ≅ | > | ≅ |
| Mehrfach-Tsäk: | ≅ | ≅ | > | ≥ |
| Chevron-Tsäk: Minimalfrq.: | > | ≅ | ≅ | ≅ |
| Höchstfrq.: | < | < | > | ≅ |
| Bandbreite: | < | < | > | ≅ |
| Dauer: | ≅ | < | ≅ | ≅ |
| ***Pfiffartige Laute:** Absteig. Zip: | < | ? | ? | ≅ |
| KFM-Laute: | ≅ | ? | ? | < |
| Aufsteig. Zip: | > | ? | ? | > |
| Pfiffe: Intervall | ≅ | ? | ? | < |
| Aufsteig. Zips: Intervall | (♂ Keine) | (♂ & ♀ Keine) | (Keine) | < |
| KFM-Laute: Bandbreite | < | (♂ & ♀ Keine) | (♂ & ♀ Keine) | ≅ |
| **Triller**: Bandbreite Modul | (♂ ? ) | (♂ ? ) | KEINE AUSSAGE MÖGLICH | < |
| Anfangspfiffdauer | | | | < |

In der Zeile von Repertoire, Tsäk-Laute, Pfiffartige Laute: Angabe zur Häufigkeit des Auftretens der Laute: (*****: Nichtpublizierte eigene Auswertungen)
Häufiges Auftreten > Seltenes Auftreten; ≅ : kein Unterschied gefunden; ≥ : nur Tendenz;
Ja: Laute dieser Form aufgezeichnet; Keine: Laute dieser Form nicht aufgezeichnet;
In der Zeile von Chevron-Tsäks, Pfiffe, Aufsteig. Zips, KFM-Laute, Triller: Angaben zur Struktur der Laute:
kleine Werte < große Werte; ≅ : kein Unterschied gefunden;

- **Lassen sich gefundene Unterschiede anhand der in der Literatur genannten Modelle erklären?**

Das **Gewichts- / Körpergrößen-Modell** konnte keinen der gefundenen Unterschiede eindeutig erklären. *M. myoxinus*, die mit Abstand kleinste Art, zeigte im Vergleich zu den anderen Arten keine höhere Grundfrequenz und kürzere Dauer in ihren Rufen, was nach dem Modell der Fall sein sollte (bei den Pfiffen zeigten sich Tendenzen zur Bestätigung des Modells, doch eine größere Stichprobengröße ist erforderlich).

Das **Motivations-Modell** konnte durch die gefundenen Unterschiede in der Struktur der **Chevron-Tsäks** innerhalb jeder Art für sich bestätigt werden, in jeder Art zeigten sich niedrigere Frequenzen und kleinere Bandbreiten bei Angriffsmotivation, höhere Frequenzen und größere Bandbreiten bei Fluchtmotivation. Das Modell konnte jedoch nicht die gefundenen Unterschiede zwischen den Arten *M. murinus*, *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* eindeutig erklären. Die Ergebnisse deuten die Möglichkeit an, daß die roten Arten der Westküste generell eine höhere innere Erregung besitzen. Das Motivations-Modell könnte als Erklärung für gefundene Unterschiede bei den Tsäk-Lauten zwischen den **sympatrischen Arten** herangezogen werden.

Das **Kontext-Modell** könnte möglicherweise einige Unterschiede in den **pfiffartigen Lauten** zwischen den **sympatrischen Arten** *M. murinus* und *M. ravelobensis* erklären. Diese Lautform wurde bei den verschiedenen Arten vermehrt in unterschiedlichen Kontexten abgegeben, doch die vorhandenen Stichprobengrößen reichten in dieser Studie nicht aus, um eindeutig den Einfluß des Kontextes auf die **Struktur** zu klären. Einige Unterschiede zwischen den Arten aber auch zwischen den beiden *M. murinus* Populationen waren auch innerhalb eines Kontextes vorhanden, so daß der Kontext auf keinen Fall als Erklärung für alle Unterschiede in den pfiffartigen Lauten herangezogen werden konnte. Das häufigere **Auftreten von Grunz-Lauten** bei *M. murinus* im Vergleich zu den roten Arten der Westküste könnte durch den fehlenden Kontext der Verteidigung einer Schlafhöhle resultieren, da *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* meist die Tage nicht in Höhlen verbringen (Ehresmann, 2000; Schwab, 2000).

Bei der Untersuchung des **Sozialsystem-Modells** fielen insbesondere mögliche Unterschiede bei Konflikten ins Auge. Besonders Individuen, die in Gruppen leben, sollten Laute besitzen, die der Beschwichtigung der Artgenossen dienen. Das Modell könnte die Unterschiede zwischen den **sympatrischen Arten** in der Häufigkeit des **Auftretens von Grunzern** und **Übergängen von Tsäks zu Grunzern und Pfiffen** und die Unterschiede in den Bandbreiten der **Chevron-Tsäks** erklären, wenn Unterschiede bei Konflikten zwischen den sympatrischen Arten ausgebildet sein sollten. Bei *M. murinus* traten in beiden Gebieten bei Konfliktsituationen vermehrt Laute mit **aggressiver Motivation** auf (Grunzer, Übergänge Tsäk-Grunzer, schmalbandige Tsäk-Laute), bei *M. ravelobensis* (und *M. myoxinus*) dagegen waren in Konfliktsituationen vermehrt Laute mit **freundlicher Absicht** zu hören (Übergänge Tsäk-Pfiffe, breitbandige Tsäk-Laute). Das Sozialsystem-Modell könnte auch das Vorhandensein von Trillern, pfiffartigen Lauten und breitbandigen Zips im Paarungskontext bei *M. murinus*, und das Vorhandensein von Futterlauten insbesondere bei *M. ravelobensis* (und *M. myoxinus*) erklären, wenn Unterschiede im sozialen System ausgebildet wären. Ergebnisse anderer Studien deuten jedoch nicht auf Unterschiede im sozialen System hin (vgl. Ehresmann, 2000).

Das **Habitat-Modell** ließ nur Spekulationen zu, da zur Habitat-Akustik der beiden Gebiete und zum genauen Vorkommen von den roten Formen der Westküste nichts genaues bekannt ist. Sollte *M. ravelobensis* ursprünglich aus einer offeneren Vegetation stammen oder noch immer vermehrt in derartiger Vegetation vorkommen (vgl. Rendigs, 1999), so könnte damit die etwas **höhere Ruffrequenz**, die generell **große Frequenzbandbreite** bei **pfiffartigen Lauten** und die in den pfiffartigen Lauten gefundene **Tendenz zu höherer Variabilität** der Laute gegenüber *M. murinus* erklärt werden. Eine artenreichere Umwelt in Kirindy (mit mehr sympatrischen nahe verwandten Arten) könnte eine brauchbare Erklärungen für die Unterschiede der beiden *M. murinus* **Populationen** in den **Intervall-abständen** der pfiffartigen Laute, in der **Dauer des Anfangspfiffs** des Trillers und der **Variabilität** der Triller und breitbandigen Zips liefern.

Zum **Wahrnehmungs-Modell** ließen sich anhand der vorliegenden Daten keine konsistenten Aussagen treffen. Nach Vorhersage dieses Modells schienen die *M. murinus* Populationen in Ampijoroa und Kirindy unterschiedliche „Strategien“ zur Lokalisierbarkeit bei pfiffartigen Lauten zu benutzen. In Ampijoroa müßte gemäß dem Modell der kleine Intervallabstand zwischen den Lauten die Lokalisierbarkeit erhöhen, in Kirindy dagegen erleichtert das häufigere Auftreten von Frequenzmodulationen die Lokalisierbarkeit.

In Abbildung 56 und 57 sind **Hypothesen** über das soziale System und die mögliche Anpassung an das Habitat anhand der Ergebnisse der akustischen Kommunikation für die einzelnen Populationen dargestellt. Insbesondere für *M. myoxinus* sind mehr Informationen notwendig, um die gefundenen Tendenzen absichern zu können.

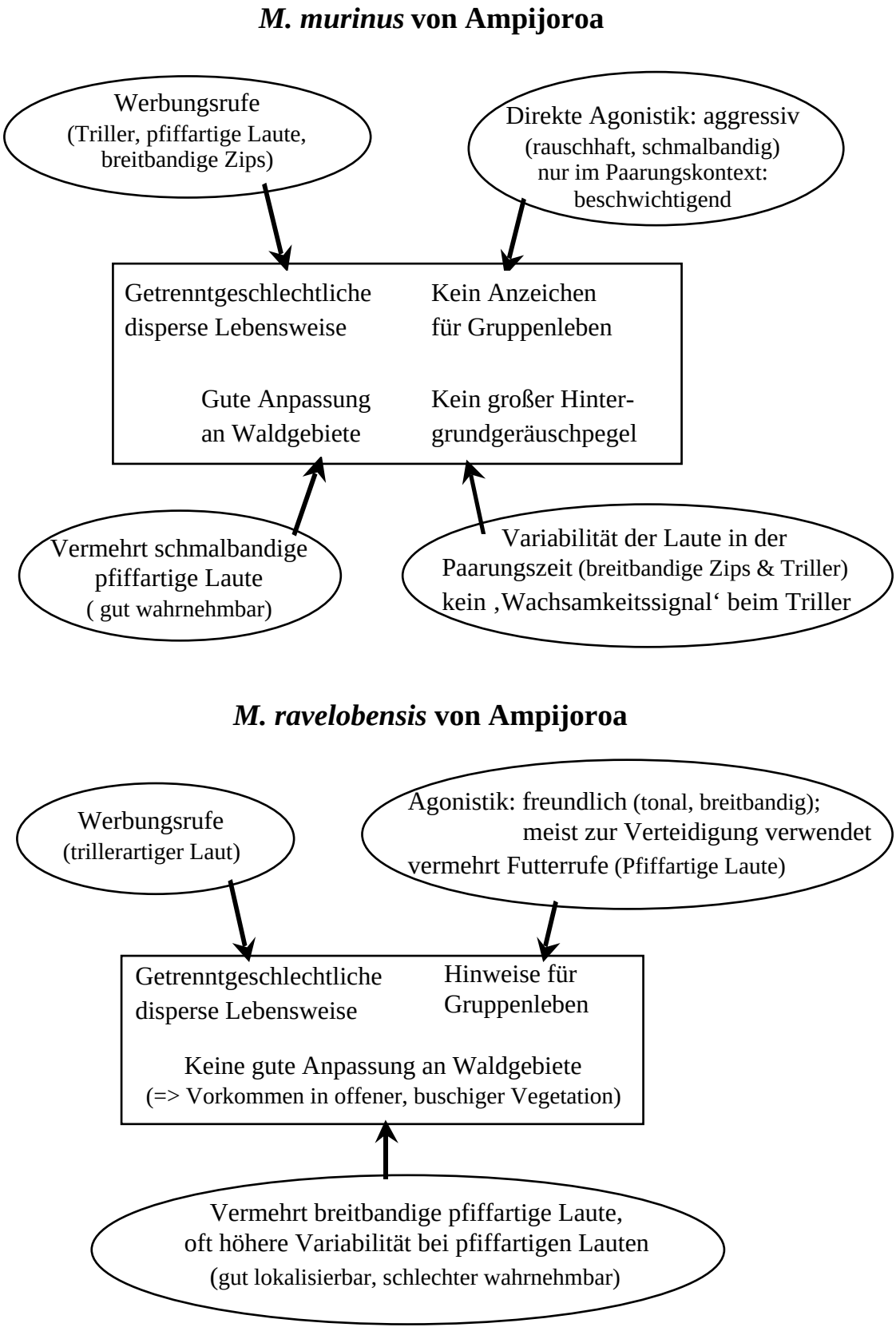


Abb. 56: Übersicht über die **hypothetische** soziale Organisation und Anpassung an das Habitat für die sympatrischen Arten von Ampijoroa. Die Pfeile deuten an, daß die Befunde der akustischen Kommunikation auf diese Sozialstruktur und dieses Habitat hinweisen.

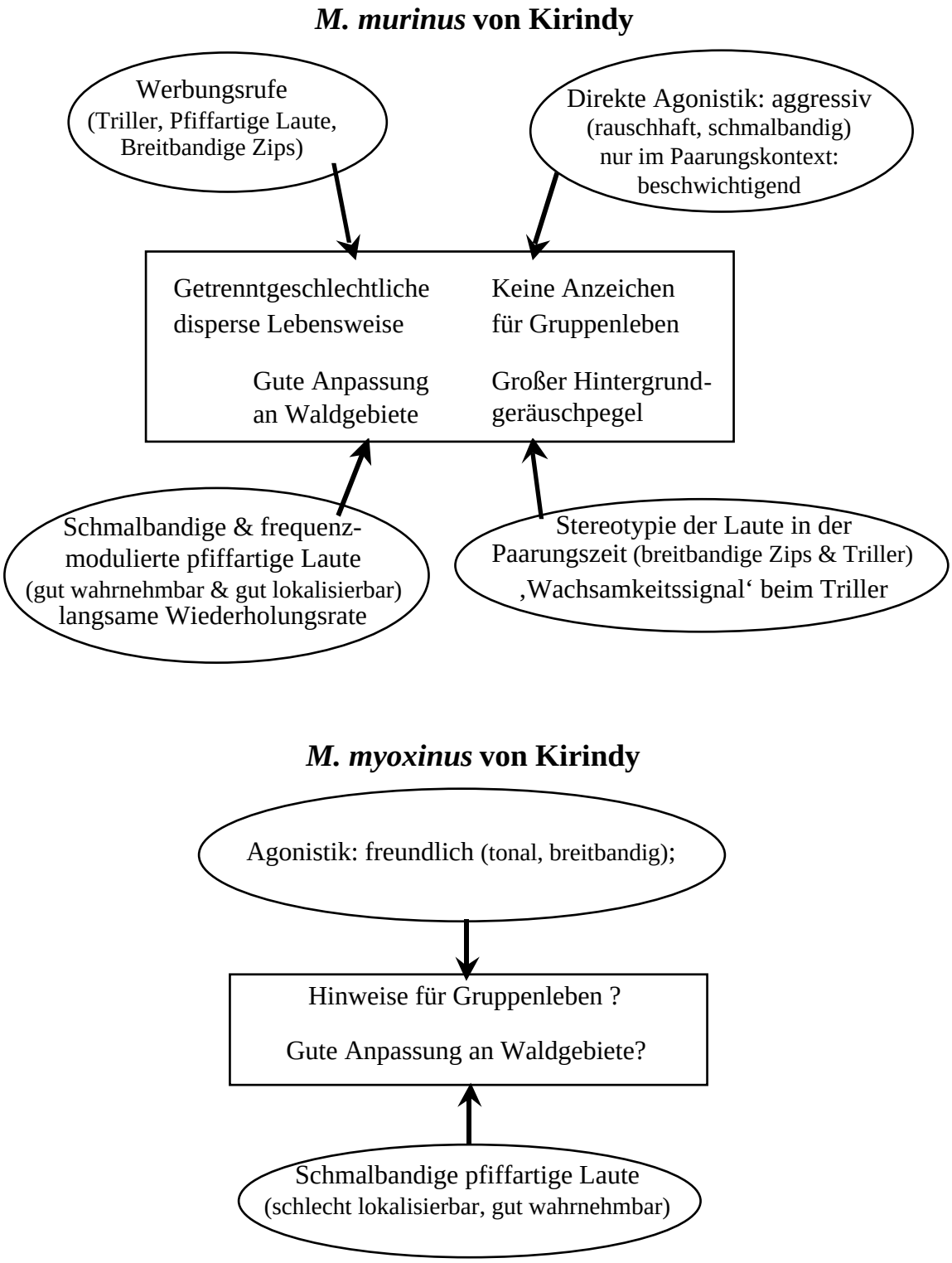


Abb. 57: Übersicht über die **hypothetische** soziale Organisation und Anpassung an das Habitat für die sympatrischen Arten von Kirindy. Die Pfeile deuten an, daß die Befunde der akustischen Kommunikation auf diese Sozialstruktur und dieses Habitat hinweisen.

Der **Grad der Assoziation von sympatrischen Arten** ist ein wichtiger Punkt, wenn die Kommunikation verschiedener Arten untersucht wird (Marler, 1973). Obwohl sich die Gebiete verschiedener Buschbaby-Arten überlappen, wird von Clark (1988) vermutet, daß sich Individuen verschiedener Arten im Wald nicht treffen. Schließen sich die Arten gegenseitig weitestgehend im Gebiet aus, d.h. treffen sie sich gar nicht, so wären artspezifische Signale nicht wesentlich um eine Hybridisierung zu vermeiden. Bei den Studien der sympatrischen Mausmakis von Ampijoroa (Zimmermann et al., 1998; Ehresmann, 2000; eigene Fangergebnisse) und Kirindy (Schmid & Kappeler, 1994; mdl. Mitt. D. Schwab; eigene Fangergebnisse) deuten die Ergebnisse darauf hin, daß sich die Aktionsräume der Individuen beider Arten in einigen Gebieten vollkommen überlappen. Tendenzen zu einer **partiellen räumlichen Abgrenzung** zwischen den sympatrischen Arten lassen sich aber erkennen (mdl. Mitt. D. Schwab und P. Ehresmann). Studien von Ehresmann (2000) konnten zeigen, daß *M. murinus* und *M. ravelobensis* niemals gemeinsame Schlafplätze benutzten. Schlafplätze von Individuen beider Arten, die stark überlappende Aktionsräume besaßen, lagen mindestens zwei Meter voneinander entfernt. Rendigs (1999) wies nach, daß die zwei Mausmakiarten von Ampijoroa verschiedene Mikrohabitate präferierten. Ob sich die sympatrischen Arten im Wald direkt begegnen oder ob sie sich räumlich „bewußt aus dem Weg gehen“ und zur Vermeidung von Begegnungen z.B. olfaktorische und / oder akustische Signale verwenden, müssen weitere Studien klären. Meine Befunde deuten darauf hin, daß *M. murinus* gegenüber den roten Formen der Westküste bei direkten Konfrontationen dominant sind, doch auch die agonistischen Kommunikationslaute dienten meist der innerartlichen Kommunikation.

Meine Studien zur akustischen Kommunikation verdeutlichen die wichtige Funktion dieser **Sinnesmodalität** im Leben der Mausmakis. Dennoch sollen die anderen Sinnesmodalitäten nochmals kurz angesprochen werden, da für Individuen verschiedener Arten innerhalb einer Gattung verschiedene Modalitäten verschieden wichtig sein können (Endler, 1992).

Der **visuelle Sinn** der Mausmakis ist an das nachtaktive Leben gut angepaßt. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß die verschieden gefärbten und morphologisch unterschiedlichen sympatrischen Arten einander mit Hilfe des visuellen Sinns unterscheiden können (Pariente, 1979). Ein langer Schwanz, wie ihn insbesondere *M. ravelobensis* und *M. myoxinus* besitzen, kann ein wirkungsvolles optisches Signal darstellen (Endler, 1992). Untersuchungen zur visuellen Kommunikation und möglicherweise Arterkennung sind notwendig, um die Bedeutung dieses Sinnes für Mausmakis erfassen zu können.

Zur Bedeutung der **olfaktorischen Kommunikation** innerhalb einer Art wurden viele Studien betrieben (z.B. Schilling & Perret, 1993; Büsching, 1998; Sarikaya, 1999). Zur zwischenartlichen Kommunikation liegen dagegen bis jetzt keine Hinweise vor. Daß zumindest die beiden sympatrischen Arten in Kirindy unterschiedliche Körpergerüche haben, konnte J. Schmid anhand ihrer eigenen olfaktorischen Wahrnehmung feststellen (mdl. Mitt.). Sie konnte *M. myoxinus* anhand des Geruches von *M. murinus* unterscheiden. Es ist daher sehr wahrscheinlich, daß sich die verschiedenen Arten geruchlich voneinander abgrenzen. Dies ist ein wesentlicher Aspekt der Kommunikation, insbesondere wenn man berücksichtigt, daß *M. murinus* Männchen zur Paarungszeit Weibchen an den Höhlen abfangen, welche vorher geruchlich inspiziert wurden (Sarikaya, 1999; Peters, 1999).

Daß die **sympatrischen Arten die Artgenossen der eigenen Art erkennen** können, zeigten die Beobachtungen in den Volieren. Bei Paarkombinationen zwischen verschiedenen Arten, wobei die Individuen in enger Nachbarschaft gefangen wurden, konnte nie ein Interesse der Männchen an den Weibchen der anderen Art beobachtet werden. Noch deutlichere Hinweise gaben die Besucher an den Volieren. Insbesondere während der Paarungszeit gehörten diese stets der Art an, die in den Volieren saß, obwohl beide Arten regelmäßig in dieser Gegend gefangen wurden. So kamen mehrere (mindestens vier verschiedene Individuen, erkannt an ihrer Schwanzmarke) *M. murinus* Männchen regelmäßig zu den Volieren, in denen „attraktive" *M. murinus* Weibchen saßen. Ein *M. ravelobensis* Männchen konnte als Besucher beobachtet werden, als zwei Weibchen seiner Art im „attraktiven" Zustand waren. Zu dieser Zeit kam kein einziges *M. murinus* Männchen als Besucher. Vermutlich spielte der Geruchsinn und die akustische Kommunikation eine Rolle zum Auffinden der „Weibchen-Aufenthaltsorte" durch die Männchen. Weibchen von *M. ravelobensis* verwenden seltener Höhlen als Weibchen von *M. murinus*, und sie scheinen diese auch häufiger zu wechseln als *M. murinus* Weibchen (Ehresmann 2000). Bei *M. myoxinus* wird auch ein entsprechender Trend vermutet (mdl. Mitt. D. Schwab). Sollten Männchen der roten Formen der Westküste eine ähnliche Paarungsstrategie (mit Aufsuchen der Weibchen-Schlafplätze durch die Männchen) und eine ähnliche getrenntgeschlechtliche Lebensweise besitzen, so müßte es für die Männchen mehr Zeitaufwand und Energie bedeuten, die öfter wechselnden Schlafplätze zu finden, wenn nicht entsprechende Werbungssignale vorhanden sind. Fokustierbeobachtungen zu den roten Arten der Westküste müssen klären, welche Form der Sozialität in der Nacht gegeben ist. Sozioökologische Untersuchungen (vgl. Tab.1) als auch meine Studien weisen darauf hin, daß Unterschiede in der sozialen Struktur insbesondere zwischen den verschiedenen Arten ausgebildet sein könnten.

# 5. Ausblick

Qualitätsmäßig gute Lautaufnahmen mit gleichzeitiger Erkennung des rufenden Individuums und des lautbegleitenden Verhaltens sind im Freiland insbesondere dann problematisch, wenn es sich um nachtaktive Arten handelt (Masters, 1991). Fast unlösbar ist dieses Problem, wenn die untersuchten Individuen ausgesprochen klein sind, sich hoch in den Bäumen aufhalten und in einem Frequenzbereich rufen, der oftmals oberhalb der menschlichen Hörschwelle liegt. Reine Laboruntersuchungen von meist bereits im Labor geborenen Tieren sind einfach durchzuführen, doch die Laborhaltung kann die Kommunikation durch die Abwesenheit bestimmter Stimuli, die im Freiland gegeben sind, wesentlich beeinträchtigen (Zimmermann, 1995a). In dieser Studie wurde das akustische Repertoire kleiner nachtaktiver Arten mit Ruffrequenzen oberhalb der menschlichen Hörschwelle unter Volierenbedingungen aufgezeichnet. Die Aufnahme von Trillern unter Volierenbedingungen wurde von Hafen bereits (1998) durchgeführt, in meiner Studie wurde das Design durch den erstmaligen Ansatz mit der Bildung von gezielten Paarkombinationen in Volieren weiter verfeinert. Durch den Kompromiß von Volierenbeobachtungen in natürlicher Umgebung mit Individuen, die nur für kurze Zeit aus ihrem Habitat genommen wurden, erreichte ich folgende Vorteile:

1. Eine große Anzahl verschiedener Individuen konnte untersucht werden.
2. Mögliche Einflüsse, bedingt durch lange Laborhaltung, wie z.B. dem Einfluß vom Lernen artfremder Laute durch lange Haltung verschiedener Arten in akustischem Kontakt, können sicher ausgeschlossen werden (vgl. Petersen, 1982; Martens, 1996;).
3. Durch Besucher an den Volieren können auch von „freilaufenden Individuen“ Laute mit guter Qualität aufgezeichnet werden.

Meine Studien an vier *M. murinus* Männchen, die sowohl in der Voliere als auch als Besucher auf den Volieren genügend Triller für eine statistische Analyse abgegeben haben, zeigten, daß die Triller nicht signifikant voneinander abwichen. Auch die Tatsache, daß in vier Fällen *M. murinus* Individuen alleine in die Voliere zurückkehrten (wodurch ich gezwungen war, die Volieren zu schließen, auch wenn kein Mausmaki darin gehalten wurde, um zu vermeiden, daß die Voliere „besetzt“ war, wenn ich sie benötigte), deutet darauf hin, daß die Volieren offenbar keinen negativen Eindruck auf die Mausmakis ausübten.

Bei der Untersuchung der Einflüsse auf die Lautstruktur sollten grundsätzlich mehrere **Erklärungsansätze (Modelle)** berücksichtigt werden (Scherer & Kappas, 1988; Marler, 1992). Waser (1982) konnte mit seiner Studie an Arten der Meerkatzenartigen zeigen, daß Unterschiede in der Rufstruktur Unterschiede in der Natur von Männchen-Wettbewerb mindestens ebenso reflektieren wie Unterschiede in der akustischen Umwelt. In dieser Arbeit wurde erstmalig der Versuch unternommen, viele verschiedene Einflüsse auf die akustische Kommunikation zu analysieren.

Die hier vorgestellten Analysen liefern eine **exzellente Grundlage für fortführende Verhaltensexperimente**. Bevor eine enge Korrelation von akustischer Kommunikation mit dem sozialen Verhalten erstellt werden kann, müssen die physikalischen Charakteristika und die natürliche strukturelle Variation von komplexen Rufen bekannt sein (Kanwal et al., 1994). Bei der Studie zur Funktion der Laute sollte neben der Untersuchung zum Kontext des Rufers und der Lautstruktur auch die Antwort des Empfängers berücksichtigt werden. Kontext-homologe Rufe ähnlicher Struktur können unterschiedliche Antworten bei verschiedenen Arten auslösen (Waser, 1982). Die von mir erhobene große Menge an akustischen Daten mit dem genauen Wissen des Verhaltenskontextes und der vorhandenen Unterschiede ermöglicht ein interessantes Design von bis jetzt bei Mausmakis fehlenden Play-Back-Untersuchungen.

Um Aussagen darüber machen zu können, ob die untersuchten Individuen die‚vom Menschen mit Hilfe von computerspektrographischen Analysen‘ gefundenen Unterschiede auch wahrnehmen können, oder vielleicht Unterschiede wahrnehmen, die vom Menschen nicht gefunden wurden (Becker, 1982), sind folgende Untersuchungen nötig:
1. Testen von Frequenz- und Zeitunterscheidungsvermögen bei verschiedenen Frequenzen, Lautstrukturen (rauschhaft oder tonal, konstantfrequent oder frequenzmoduliert) und Intensitäten.
2. Testen der Wahrnehmung, um kommunikationsrelevante Parameter zu bestimmen und Informationen zur kategorischen oder graduellen Wahrnehmung zu erhalten. Interessant in diesem Zusammenhang ist die Untersuchung der Tsäk-Laute. Sie zeigen Übergänge zu anderen Lautformen und eine Variabilität innerhalb der Lautform abhängig vom inneren Zustand. Ich vermute, daß die Hauptinformation (Artzugehörigkeit; agonistischer Konflikt mit direkter Konfrontation) kategorisch wahrgenommen wird (Wahrnehmungskonstanz), während die Information über den inneren Zustand graduiert wahrgenommen werden könnte (vgl. Petersen, 1982; Ehret, 1987; Stebbins & Moody, 1994).

Bei Vögeln ist bekannt, daß populationsspezifische Gesänge nicht notwendigerweise als artspezifische Signale bei allen Populationen der Art wirksam sind. Einzelne Populationen reagierten auf die Gesänge anderer Populationen, jedoch nicht umgekehrt (Becker, 1982). Erfahrungen mit Gesängen nahe verwandter Arten kann die Diskriminierungsfähigkeit verbessern, so daß einige Arten möglicherweise unterschiedlich auf Gesänge reagieren, andere Arten ohne Erfahrungen dagegen nicht unterschiedlich auf verschiedenartige Gesänge antworten (Becker, 1982). Untersuchungen in diese Richtung fehlen bei Primaten, sind aber wichtig für das Verständnis der akustischen Kommunikation.

Um erfolgreich in Gefangenschaft insbesondere gefährdete Arten **züchten** zu können, ist das Erkennen von verschiedenen Arten eine Grundvoraussetzung (Endler, 1989). Nur wenige Arbeiten sind bekannt, bei denen mehrere methodenübergreifende Analysen durchgeführt wurden. Eine Studie an Lepilemuren (allerdings ohne Angabe der Zahl der untersuchten Individuen) konnte zeigen, daß morphologisch ähnliche Arten anhand ihrer Fernkommunikationsrufe differenziert werden konnten, wobei dieser Befund durch cytogenetische Unterschiede zwischen den Arten unterstützt wurde (Petter & Charles-Dominique, 1979). Untersuchungen an Galagos deuten auf artspezifische Unterschiede in der akustischen Kommunikation, der Chromosomenzahl und der Reproduktionsbiologie hin (Izard & Nash, 1989; Nash et al., 1989). Die hier präsentierte Studie zeichnet sich neben den umfangreich vorhandenen akustischen Daten auch durch die Eingliederung in laufende Projekte an Mausmakiarten aus (P. Ehresmann, J. Pastorini, B. Randrianambinina, R. Rasoloarison, D. Schwab). Nur durch das Zusammentragen von Information aus vielen Forschungsrichtungen sind Aussagen zu den verschiedenen Arten, ihre Lebensweise und ihre Entstehung möglich.

# 6. Zusammenfassung

An der Westküste Madagaskars wurde in zwei ca. 400 km entfernt liegenden Untersuchungsgebieten mit jeweils zwei sympatrischen Mausmakiarten (Ampijoroa: *Microcebus murinus* & *M. ravelobensis*; Kirindy: *M. murinus* & *M. myoxinus*) die akustische Kommunikation dieser Arten untersucht. Ziel der Arbeit war, mögliche Unterschiede im Repertoire und / oder der Struktur der Laute zwischen sympatrischen Arten, allopatrischen Arten und zwischen geographisch getrennten Populationen aufzudecken. Diese Unterschiede wurden anhand mehrerer Modelle zur Kommunikation auf ihre Ursache hin analysiert und diskutiert.

Die Datenaufnahme erfolgte in Madagaskar 1997 und 1998 jeweils in der Trockenzeit (zwischen April und Dezember), wobei die Paarungszeit der Mausmakis in beiden Gebieten im Untersuchungszeitraum lag. Die Tiere wurden gefangen, individuell markiert und morphometrisch vermessen. Insgesamt 196 Individuen beiderlei Geschlechts wurden für je ca. fünf Tage in Volieren beobachtet, die im Fanggebiet aufgestellt waren. Gleichzeitig mit den Lauten wurde die Identität des Rufers und das lautbegleitende Verhalten mit auf Band aufgezeichnet.

Bei allen untersuchten Arten konnten generell große Übereinstimmungen im Repertoire festgestellt werden. Die Lautformen Tsäk-Laute, pfiffartige Laute und Grunz-Laute wurden von Individuen aller Arten aufgezeichnet. Triller und breitbandige Zips, abgegeben im Paarungskontext, wurden nur eindeutig von *M. murinus* erhalten. Ein „trillerartiger Laut“ wurde aber auch von *M. ravelobensis* während der Paarungszeit in Gegenwart eines östrischen *M. ravelobensis* Weibchens aufgezeichnet.

Zwischen den **sympatrischen Arten** (**Ampijoroa:** *M. murinus* & *M. ravelobensis***; Kirindy:** *M. murinus* & *M. myoxinus*) konnten Unterschiede bereits in der Häufigkeit bestimmter Lautformen, Übergänge von einzelnen Lautformen und dem Auftreten bestimmter Laute in unterschiedlichen Verhaltenskontexten gefunden werden. Grunz-Laute und Übergänge zwischen Tsäk-Lauten und Grunz-Lauten traten häufiger bei *M. murinus* als bei den roten Arten auf. Pfiffartige Laute wurden von *M. ravelobensis* vermehrt im Futterkontext, von *M. murinus* Männchen im Paarungskontext aufgenommen. In der Struktur der Tsäk-Laute wurden insbesondere bei den sympatrischen Arten in Ampijoroa deutliche Unterschiede nachgewiesen. Bei pfiffartigen Lauten konnte bei *M. ravelobensis* das häufige Vorkommen von rein frequenzabwärstmodulierten Lauten (Zips) festgestellt werden. Die von mir untersuchten sympatrisch vorkommenden Arten unterschieden sich eindeutig in ihren morphometrischen Merkmalen und in der Fellfärbung.

Die **allopatrischen roten Arten der Westküste**, ***M. ravelobensis* und *M. myoxinus*,** zeigten tendenziell Ähnlichkeiten im Repertoire und dem Auftreten bestimmter Laute in den meisten Verhaltenskontexten (wenig Grunz-Laute und keine Übergänge Tsäk-Grunzer). Unterschiede in der Lautstruktur konnten aber bei Tsäk-Lauten gefunden werden. Beide Arten glichen sich in der Fellfärbung, doch *M. myoxinus* war wesentlich kleiner als *M. ravelobensis*.

***Microcebus murinus*** ist entlang der gesamten Westküste und somit in beiden Untersuchungsgebieten vertreten. Das Lautrepertoire und die Lautstruktur der **geographisch getrennten Populationen** in Ampijoroa und Kirindy glich sich weitestgehend. Bei zwei Lautformen, die während der Paarungszeit von Männchen abgegeben wurden (Triller, pfiffartige Laute), konnten aber Unterschiede nachgewiesen werden. Beide Populationen besaßen ähnliche morphometrische Merkmale und gleiche Fellfärbung. Gruppierungen nach Ähnlichkeit, die die Individuen der verschiedenen Gebiete repräsentieren, konnten jedoch gefunden werden.

Eine Analyse der gefundenen Unterschiede anhand der Kommunikations-Modelle ergab folgendes Ergebnis:

Die gefundenen Unterschiede konnten nicht eindeutig mit Unterschieden in Körpermerkmalen erklärt werden (**Gewichts-/ Körpergrößen-Modell**).

Unterschiede zwischen den sympatrischen Arten im agonistischen Tsäk-Laut deuten auf eine möglicherweise generell höhere Erregung der roten Formen im gleichen Kontext hin (**Motivations-Modell**).

Pfiffartige Laute wurden von *M. ravelobensis* und *M. murinus* teilweise in sehr verschiedenen Verhaltenskontexten eingesetzt, wodurch eine geringe Stichprobengröße innerhalb eines Kontextes meist eine detaillierte Analyse verhinderte. Zumindest bei einigen Verhaltenskontexten konnten aber dennoch Unterschiede in der Lautstruktur zwischen den Arten / Populationen innerhalb eines Kontextes nachgewiesen werden, so daß der Verhaltenskontext für einige, aber nicht alle gefundenen Differenzen verantwortlich sein könnte (**Kontext-Modell**).

Unterschiede in der Häufigkeit des Auftretens bestimmter Lautformen und strukturelle Unterschiede bei den agonistischen Tsäk-Lauten ließen sich erklären, wenn bei *M. murinus* und *M. ravelobensis* von Unterschieden im Verhalten insbesondere bei Konflikten ausgegangen wird (**Sozialsystem-Modell**). Das Repertoire von *M. murinus* besaß vermehrt Laute mit nach Morton (1977 & 1982) definierter aggressiven Motivation (Grunzer, Übergänge Tsäk-Grunzer, schmalbandige Chevron-Tsäks), das Repertoire von *M. ravelobensis* dagegen vermehrt aggressionshemmende Lautformen (wenig Grunzer, Übergänge Tsäk-Pfiffe, breitbandige Chevron-Tsäks).

Unterschiede zwischen den beiden *M. murinus* Populationen insbesondere in den Lauten während der Paarungszeit weisen darauf hin, daß die Cheirogaleiden-Gemeinschaft in Kirindy einen Einfluß auf das Repertoire von *M. murinus* in Kirindy haben könnte (**Habitat-Modell**). Die höhere Variabilität einiger Rufe bei *M. ravelobensis* könnte als Hinweis verstanden werden, daß *M. ravelobensis* in offeneren, buschigen, dicht bewaldeten Gebieten vorgekommen sein könnte.

Der längere Anfangspfiff bei Trillern von *M. murinus* von Kirindy könnte als „Wachsamkeits-Signal“ die Wahrnehmung in einer stärker verrauschten Umwelt in Kirindy verbessern **(Wahrnehmungs-Modell)**.

# 7. Literaturverzeichnis

Aich, H., Zimmermann, E. & Rahmann, H. (1987) Social position reflected by contact call emission in gelada baboons (*Theropithecus gelada*). Z. Säugetierkunde 52, 58-60.

Aich, H., Moos-Heilen, R. & Zimmermann, E. (1990) Vocalizations of adult gelada baboons (*Theropithecus gelada*): Acoustic structure and behavioural context. Folia Primatol. 55, 109-132.

Albignac, R. (1973) Mammifères Carnivores, Faune de Madagascar, ORSTOM and CNRS, Vol. 36, Paris, 5-206.

Albignac, R. (1981) Lemurine social and territorial organization in a North-Western Malagasy forest (Restricted Area of Ampijoroa). In: A.B. Chiarelli & R.S. Corruccini (Eds.), Primate Behavior and Sociobiology, Berlin Heidelberg New York, 25-29.

Albrecht, G.H. & Miller, J.M.A. (1993) Geographic variation in primates. A review with implication for interpreting fossils. In: W.H. Kimbel & B.M. Lawrence (Eds.), Species, Species Concepts, and Primate Evolution, Plenum Press, New York, 123-161.

Andriantsiferana, R, Rarijaona, Y. & Randrianaivo, A. (1974) Oberservations sur la reproduction du Microcebe (*Microcebus murinus*, Miller 1777) en captivite a Tananarive. Mammalia 38, 234-243.

Atsalis, S. (1999a) Diet of the brown mouse lemur (*Microcebus rufus*) in Ranomafana National Park, Madagascar. Int. J. Primatol. 20, 193-229.

Atsalis, S. (1999b) Seasonal fluctuations in body fat and activity levels in a rain-forest species of mouse lemur, *Microcebus rufus.* Int. J. Primatol. 20 (6): 883-910.

Atsalis, S., Schmid, J. & Kappeler, P.M. (1996) Metrical comparisons of three species of mouse lemurs. J. Hum. Evol. 31, 61-68.

Ausilio, E. & Raveloanrinoro, G. (1998) Les Lémuriens de la région de Bemaraha: Forêts de Tsimembi, de l'Antsingy et de la région de Tsiandro. Lemur News (3), 4-7.

Bakemann R. & Goffman, T. (1986) Observing interaction. Cambridge University Press, Cambridge.

Barlow, K.E. & Jones, G. (1997) Function of pipistrelle social calls: field data and a playback experiment. Anim. Behav. 53, 991-999.

Barre, V., Lebec, A., Petter, J.J. & Albignac, R. (1988) Etude du Microcèbe par radiotracking dans la forêt de l'Ankarafantsika. In: L. Rakotovao, V. Barre & J. Sayer (Eds.), L'Equilibre des Ecosystemes Forestiers à Madagascar, IUCN, Gland, 61-71.

Beani, L. & Dessi-Fulgheri, F. (1995) Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural traits. Anim. Behav. 49, 347-356.

Bearder, S.K. (1987) Lorises, bushbabies and tarsiers: Diverse societies in solitary foragers. In: D. Cheney, R. Seyfarth, B. Smuts, T. Struhsaker & R. Wrangham (Eds.) Primate Societies, Chicago, University of Chicago Press.

Bearder, S.K., Honess, P.E. & Ambrose, L. (1995) Species diversity among galagos with special reference to mate recognition. In: L. Alterman, G. Doyle & M. Izard (Eds.) Creatures of the dark, Plenum , New York, 331-352.

Bearder, S.K., Honess, P.E., Bayes, M., Ambrose, L. & Anderson, M. (1996) Assessing galago diversity – a call for help. African Primates, Vol. 2, 11-15.

Beecher, M.D., Petersen, M.R., Zoloth, S.R., Moody, D.B.& Stebbins, W.C. (1979) Perception of conspecific vocalizations by Japanese macaques: Evidence for selective attention and neural lateralization. Brain Behav. Evol. 16: 443-460.

Becker, P.H. (1982) The coding of species-specific characteristics in bird sounds. In: D.E. Kroodsma, E.H. Miller & H. Ouellet (Eds.), Acoustic Communication in Birds, Vol. 1: Production, Perception, and Design Features of Sounds, Academic Press, New York, 213-252.

Becker, P.H., Thielcke, G. & Wüstenberg, K. (1980) Der Tonhöhenverlauf ist entscheidend für das Gesangserkennen des mitteleuropäischen Zilpzalps (*Phylloscopus collybita*). J. Ornithol. 121: 229-244.

Beyerbach, M., Bartels, D., Aukes, E., Rohn, K., Meyer, R., Berke, O. & Kreienbrock, L. (1999) Computergestützte veterinärmedizinische Biometrie und Epidemiologie mit SAS für WINDOWS, Schriftreihe des Instituts für Biometrie, Epidemiologie und Informationsverarbeitung, Tierärztliche Hochschule Hannover.

Biben, M. & Symmes, D. (1991) Playback studies of affiliative vocalizing in captive squirrel monkeys: familiarity as a cue to response. Behav. 117: 1-19.

Blumstein, D.T. (1999) Alarm calling in three species of marmots. Behav. 136: 731-757.

Blumstein, D.T. & Armitage, K.B. (1997) Alarm calling in yellow-bellied marmots: I. The meaning of situationally variable alarm calls. Anim. Behav. 53: 143-171.

Blumstein, D.T. & Daniel, J. (1997) Inter- and intraspecific variation in the acoustic habitats of three marmot species. Ethology 103: 325-338.

Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. (1998) Principles of animal communication. Sinauer Associates, Inc.

Brown, A.M. (1973) High levels of responsiveness from the inferior colliculus of rodents at ultrasonic frequencies. J. Comp. Physiol. 83: 393-406.

Brown, C.H. (1982) Auditory localization and primate vocal behavior. In: C.T. Snowdon, C.H. Brown & M.R. Petersen (Eds.), Primate Communication, Cambridge University Press, Cambridge, 144-170.

Brown, C.H. (1986) The perception of vocal signals by blue monkeys and grey-cheeked mangabeys- Exp. Biol. 45: 145-165.

Brown, C.H. (1989) The active space of blue monkey and grey-cheeked mangabey vocalizations. Anim. Behav. 37: 1023-1034.

Brown, C.H. & Gomez, R. (1992) Functional design features in primate vocal signals: the acoustic habitat distortion. In: T. Nishida, W.C. McGrew, P. Marler, M. Pickford & F.B.M. de Waal (Eds.), Topics in Primatology, Vol. 1: Human Origins, University of Tokyo Press, Tokyo, 177-198.

Brown, C.H., Gomez, R. & Waser, P.M. (1995) Old World monkey vocalizations: adaptation to the local habitat? Anim. Behav. 50: 945-961.

Brown, C.H. & Waser, P.M. (1984) Hearing and communication in blue monkeys (*Cercopithecus mitis*). Anim. Behav. 32: 66-75.

Brown, C.H. & Waser, P.M. (1988) Environmental influences on the structure of primate vocalizations. In: D. Todt, P. Goedeking & D. Symmes (Eds.), Primate Vocal Communication, Springer Verlag, Berlin, 51-68.

Büsching, C.D. (1995) Verhaltensbiologische und endokrinologische Untersuchungen zur Reproduktionsbiologie von Mausmaki-Weibchen (*Microcebus murinus*, Miller 1777). Diplomarbeit, Friedrich-Alexander-Universität, Erlangen / Nürnberg.

Buesching, C.D., Heistermann, M., Hodges, J.K. & Zimmermann, E. (1998) Multimodal oestrus advertisement in a small nocturnal prosimian, *Microcebus murinus.* Folia Primatol. 69: 295-308.

Bunte, S. (1998) Verhaltensbiologische und bioakustische Untersuchungen zum Wachsamkeitsverhalten und zur Räubervermeidung bei Mausmakis (*Microcebus ssp*.) in Gefangenschaft. Diplomarbeit, Technische Universität München.

Byrne, R.W. (1982) Primate vocalizations: structural and functional approaches to understanding. Behav. 80: 241-258.

Charles-Dominique, P. (1974) Aggression and territoriality in nocturnal prosimians. In : R.L. Holloway, Primate Aggression, Territoriality, and Xenophobia. A cpmparative perspective, Academic Press, New York & London, 31-48.

Charles-Dominique, P. (1977) Ecology and behaviour of Nocturnal Primates. Gerald Duckworth & Co Ltd.

Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1988) Assessment of meaning ant the detection of unreliable signals by vervet monkeys. Anim. Behav. 36: 477-486.

Cheney, D.L. & Seyfarth, R.M. (1990) How monkeys see the world. The University of Chicago Press, Chicago.

Clark, A.B.(1988) Interspecific differences and discrimination of auditory and olfactory signals of *Galago crassicaudatus* and *Galago garnettii.* Int. Journal of Primatology, Vol 9, No. 6.

Clark, A.P. & Wrangham, R.W. (1993) Acoustic analysis of wild chimpanzee pant hoots: Do Kibale forest chimpanzees have an acoustically distinct food arrival pant hoot?. Am. J. Primatol. 31: 99-110.

Cleveland, J. & Snowdon, C.T. (1982) The complex vocal repertoire of the adult cotton-top tamarin (*Sanguinus oedipus*). Z. Tierpsychol. 58: 231-270.

Colquhoun, I.C. (1998) The lemur community of Ambato Massif: an example of the species richness of Madagascar's classified forests. Lemur News (3), 11-14.

Corbin, G.D. & Schmid, J. (1995) Insect secretions determine habitat use patterns by a female lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). Am. J. Primatol. 37: 317-324.

Costello, R.K., Dickinson, C., Rosenberger, A.L., Boinski, S. & Szalay, F.S. (1993) Squirrel monkey (genus *Saimiri*) taxonomy: A multidisciplinary study of the biology of species. In: W.H. Kimbel & B.M. Lawrence (Eds.), Species, Species Concepts, and Primate Evolution, Plenum Press, New York, 177-210.

Cracraft, J. (1989) Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. In: D. Otte & J.A. Endler (Eds.), Speciation and its consequences, Sinauer Associates, Inc.

Dabelsteen, T., Larsen, O.N. & Pedersen, S.B. (1993) Habitat-induced degradation of sound signals: quantifying the effects of communication sound and bird location on blur ratio, excess attenuation, and signal-to-noise ratio in blackbird song. J. Acoust. Soc. Am. 93: 2206-2220.

Daniel, J.C. & Blumstein, D.T. (1998) A test of the acoustic adaptation hypothesis in four species of marmots. Anim. Behav. 56: 1517-1528.

Date, E.M. & Lemon, R.E. (1993) Sound transmission: a basis for dialects in birdsong?. Behav. 124: 3-4.

Deichsel, G. & Trampisch, H.J. (1985) Clusteranalyse und Diskriminanzanalyse. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

Dempster, E.R. & Perrin, M.R. (1991) Ultrasonic vocalizations of six taxa of southern african gerbils (rodentia: Gerbillinae). Ethology 88: 1-10.

Dittus, W.P.J. (1984) Toque macaque food calls: semantic communication concerning food distribution in the environment. Anim. Behav. 32: 470-477.

Dittus, W.P.J. (1988) An analysis of toque macaque cohesion calls from an ecological perspective. In: D. Todt, P. Goedeking & D. Symmes (Eds.), Primate Vocal Communication, Springer Verlag, Berlin, 31-50.

Dooling, R.J., Brown, S.D., Klump, G.M. & Okanoya, K. (1992) Auditory perception of conspecific and heterospecific vocalizations in birds: Evidence for special processes. Journal of Comparative Psychology, Vol.106, No. 1: 20-28.

Dooling, R.J. & Hulse, S.H. (1989) The comparative psychology of audition. Lawrence Erlbaum Associates, Inc. 201-239.

Doutrelant, C., Aubin, T., Hitier, S. & Lambrechts, M.M. (1998) Two distinct song populations of blue tit *Parus caeruleus* in the french mediterranean. Bioacoustics, Vol. 9 (1), 1-16.

Doutrelant, C., Leitao, A., Giorgi, M. & Lambrechts, M.M. (1999) Geographical variation in blue tit song, the result of an adjustment to vegetation type? Behav. 136: 481-493.

Ehresmann, P. (2000) Ökologische Differenzierung von zwei sympatrischen Mausmaki-Arten (*M. murinus* und *M. ravelobensis*) im Trockenwald Nordwest-Madagaskar. Dissertation, Universität Hannover, Hannover.

Ehret, G. (1987) Categorical perception of sound signals: Facts and hypotheses from animal studies. In: S. Harnad (Ed.), Categorical Perception, University Press Cambridga, 301-329.

Elowson, A.M., Tannenbaum, P.L. & Snowdon, C.T. (1991) Food-associated calls correlate with food preferences in cotton-top tamarins. Anim. Behav. 42: 931-937.

Emlen, S.T. (1972) An experimental analysis of the parameters of bird song eliciting species recognition. Behav. 41: 130-171.

Endler, J. A. (1989) Conceptual and other problems in speciation. In: D. Otte & J.A. Endler (Eds.), Speciation and its consequences, Sinauer Associates, Inc.

Endler, J.A. (1992) Signals, signal conditions and the direction of evolution. Am. Nat. Vol. 139: 125-S153.

Epple, G. (1986) Communication by chemical signals. In: G. Mitchell & I. Erwin (Eds), Comparative primate biology, Alan R. Liss, New York, Vol. 2A: 531-580.

Epple, G., Belcher, A.M., Küderling, I., Zeller, U., Scolnick, L., Greenfield, K.L. & Smith, A.B. (1993) Marking sense out of scents: species differences in scent glands, scent-marking behaviour, and scent-mark composition in the Callitrichidae. In: A.B. Rylands (Ed.), Marmosets and tamarins: Systematics, behaviour and ecology, Oxford Univ. Press, Oxford: 123-151.

Fay, R.R. (1988) Hearing in Vertebrates: A psychophysics data-book. Hill and Fay Assiciates, Winnetka II.

Fietz, J. (1995) Paarungs- und Sozialsystem des grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*, Cheirogaleidae; J. F. Miller 1777) im laubabwerfenden Trockenwald West-Madagaskars. Diplomarbeit, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.

Fietz, J (1999) Mating system of *Microcebus murinus*. Am. J. Primatol. 48: 127-133.

Fischer, J. (1996) Perzeption von Lautkategorien bei Berberaffen (*Macaca sylvanus*). Dissertation, Universität Berlin.

Fischer, J. (1998) Barbary macaques categorize shrill barks into two call types. Anim. Behav. 55, 799-807.

Fischer, J., Hammerschmidt, K. & Todt, D. (1995) Factors affecting acoustic variation in barbary-macaque (*Macaca sylvanus*) disturbance calls. Ethology 101: 51-66.

Fitch, W.T. & Hauser, M.D. (1995) Vocal production in nonhuman primates: Acoustics, physiology, and functional constraints on „honest“ advertisement. Am. J. Primatol. 37: 191-219.

Fooden, J. (1975) Taxonomy and evolution of liontail and pigtail macaques (Primates: Cercopithecidae). Fieldiana, Zool. 67, 1-169.

Fotheringham, J.R., Martin, P.R. & Ratcliffe, L. (1997) Song transmission and auditory perception of distance in wood warblers (Parulinae). Animal Behav. 53: 1271-1285.

Fujita, K. (1987) Species recognition by five macaque monkeys. Primates 28: 353-366.

Ganzhorn, J.U. (1988) Food partitioning among Malagasy primates. Oecologia (Berlin) 75: 436-450.

Ganzhorn, J.U. (1995) Low-level forest disturbance effects on primary production, leaf chemistry, and lemur population. Ecology 76: 2084-2096.

Ganzhorn, J.U., Abraham, J.P. & Razanahoera-Rakotomalala, M. (1985) Some aspects of the natural history and food selection of *Avahi laniger*. Primates 26: 425.

Ganzhorn, J.U., Ganzhorn, A.W., Abraham, J.-P., Andriamanarivo, L. & Ramananjatovo, A. (1990) The impact of selective logging on forest structure and tenrec populations in western Madagascar. Oecologia 84: 126-133.

Ganzhorn, J.U. & Kappeler, P.M. (1993) Lemuren Madagaskars, Tests zur Evolution von Primatengemeinschaften. Naturwissenschaften 80, 195-208.

Ganzhorn, J.U., Langrand, O., Wright, P.C., O'Connor, S., Rakotosamimanana, B., Feistner, A.T.C. & Rumpler, Y. (1996/97) The state of lemur conservation in Madagascar. Primate Conservation (17): 70-86.

Gautier, J.P. & Gautier, A. (1977) Communication in old world monkeys. In T.A. Sebeok (Ed.), How animals communicate. Indiana Univ. Press, Bloomington, Indiana.

Gautier, J.P. & Gautier-Hion, A. (1988) Vocal quavering: a basis for recognition in forest guenons. In: D. Todt, P. Goedeking & D. Symmes (Eds.), Primate Vocal Communication, Springer Verlag, Berlin, 15-30.

Geissmann, T. (1993) Evolution of communication in gibbons (Hylobatidae). Ph.D. Thesis, Anthropological Institute, Philisoph. Faculty II, Zürich University.

Geissmann, T. (1995) Gibbon systematics and species identification. International Zoo News 42: 467-501.

Geissmann, T. (1997) New sounds from the crested gibbons (*Hylobates concolor* group): First results of a systematic revision. Verhandlungen der Deutschen Zoolog. Gesellschaft: Short Communications, 90, 170.

Geissmann, T. (1999) Duet songs of the siamang, *Hylobates syndactylus*: II. Testing the pair-bonding hypothesis during a partner exchange. Behav. 136 (8): 1005-1039.

Geissmann, T. (2000) Gibbon songs and human music from an evolutionary perspective. In: N.L. Wallin, B. Merker, S. Brown, The origins of music, Massachusetts Institute of Technology, 103-123.

Gish, S.L. & Morton, E.S. (1981) Structural adaptations to local habitat acoustics in carolina wren songs. Z. Tierpsychol. 56, 74-84.

Glatston, A.R.H. (1979) Reproduction and behaviour of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*, Miller 1777) in captivity. Dissertation, University of London.

Glaw, F. & Vences, M. (1994) Amphibians and reptiles of Madagascar. M. Vences & F. Glaw Verlag GbR, Köln.

Goedeking, P. (1988) Vocal play behavior in cotton-top tamarins. In. D. Todt, p. Goedeking & D. Symmes (Eds.), Primate Vocal Communication, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Goodman, S.M., Langrand, O. & Raxworthy, C.J., (1993a) Food habits of the barn owl *Tyta alba* at three sites of Madagascar. Ostriches 64: 160-171.

Goodman, S.M., Langrand, O. & Raxworthy, C.J., (1993b) Food habits of the Madagascar long-eared owl *Asio madagascariensis* in two habitats in southern Madagascar: Ostriches 64: 79-85.

Goodman, S.M., O'Connor, S. & Langrand, O. (1993c) A review of predation on lemurs: Implications for the evolution of social behavior in small, nocturnal primates. In: P.M. Kappeler & J.U. Ganzhorn (Eds.), Lemur social systems and their ecological basis, Plenum Press, New York, 51-66.

Gould, E. (1979) Neonatal vocalizations of ten species of Malaysian bats (Megachiroptera and Microchiroptera). Amer. Zool. 19: 481-491.

Gould, E. (1983) Mechanisms of mammalian auditory communication. In: J.F. Eisenberg & D.G. Kleinman (Eds.) Advances in the study of mammalian behavior. Sec. Publ. Amer. Soc. Mamm 7, 265-342.

Gouzoules, H & Gouzoules, S. (1990a) Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. Behav. 115 (3-4): 327-347.

Gouzoules, H. & Gouzoules, S. (1990b) Body size effects on the acoustic structure of pigtail macaque (*Macaca nemestrina*) screams. Ethology 85: 324-334.

Gouzoules, H. & Gouzoules, S. (2000) Agonistic screams differ among four species of macaques: the significance of motivation-structural rules. Anim. Behav. 59: 501-512.

Gouzoules, S., Gouzoules, H. & Marler, P. (1984) Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. Anim. Behav. 32: 182-193.

Grant, P.R. & Grant, B.R. (1989) Sympatric speciation and darwin's finches. In: Otte, D. & Endler, J. A. (Eds), Speciation and its consequences, Sinauer Association.

Grant, P.R. & Grant, B.R. (1997) Hybridization, sexual imprinting, and mate choice. Am. Naturalist, Vol. 149 (1), 1-28.

Greene, E. & Meagher, T. (1998) Red squirrels, *Tamiasciurus hudsonicus*, produce predator-class specific alarm calls; Anim. Behav. 55: 511-518.

Griffin, D.R. (1971) The importance of atmospheric attenuation for the echolocation of bats (Chiroptera). Anim. Behav. 19: 55-61.

Hafen, T. (1998) Dialekte bei Lemuren: bioakustische, morphometrische und molekulargenetische Untersuchungen zur intraspezifischen Variabilität beim grauen Mausmaki. Dissertation, Universität Konstanz, Cuvillier Verlag, Göttingen.

Hafen, T., Neveu, H., Rumpler, Y., Wilden, I. & Zimmermann, E. (1998) Acoustically dimorphic advertisement calls separate morphologically and genetically homogenous populations of the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*). Folia Primatol. 69 (1): 342-256.

Hailman, J.P. & Ficken, M.S. (1996) Comparative analysis of vocal repertoires, with Reference to Chickadees. In: D. E. Kroodsma & E.H. Miller (Eds.), Ecology and evolution of acoustic communication in birds, Cornell University Press, Ithaca and London, 136-159.

Harcourt, C (1987) Brief trap / retrap study of the brown mouse lemur (*Microcebus rufus*). Folia Primatol. 49: 209-211.

Harcourt, A.H. & Stewart, K.J. (1996) Function and meaning of wild gorilla 'close' calls: 2. Correlations with rank and relatedness. Behav. 133: 827-845.

Harcourt, A.H., Stewart, K.J. & Hartcourt, D.E. (1986) Vocalizations and social relationships of wild Gorillas: a preliminary analysis. In Taub, D.M. & King, F.A. (Eds.), Current perspectives in primate social dynamics, Van Nostrand Reinhold Company.

Harcourt, C. & Thornback, J. (1990) Lemurs of Madagascar and the Comoros. The IUCN Red Data Book, Gland.

Hauser, M.D. (1991) Sources of acoustic variation in rhesus macaque (*Macaca mulatta*) vocalizations. Ethology 89: 29-46.

Hauser, M.D. (1993) The evolution of nonhuman primate vocalizations: effects of phylogeny, body weight, and social context. Am. Nat. 142: 528-542.

Hauser, M.D. & Wrangham, R.W. (1987) Manipulation of food calls in captive chimpanzees. Folia Primatol. 48: 207-210.

Hawkins & Stevens (1950) Masking of pure tones and speech by noise; J. Acoust. Soc. Am 22, 6-13.

Hawkins, A.F.A., Durbin, J.C. & Reid, D.B. (1998) The primates of the Baly Bay Area, North-Western Madagascar. Folia Primatol. 69: 337-345.

Herzog, M.O. & Hohmann, G.M. (1984) Male loud calls in *Macaca silenus* and *Presbytis johnii*. Folia Primatol. 43: 189-197.

Hladik, A. (1980) The dry forest of the west coast of Madagascar: climate, phenology, and food available for prosimians. In: P. Charles-Dominique, H.M. Cooper, A. Hladik, C.M. Hladik, E. Pages, G.F. Pariente, A. Petter-Rousseaux, A. Schilling & J.J. Petter (Eds.), Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology, and Behavior, Academic Press, New York, 3-40.

Hladik, C.M., Charles-Dominique, P. & Petter, J.J. (1980) Feeding strategies of five nocturnal prosimians in the dry forest of the west coast of Madagascar. In: P. Charles-Dominique, H.M. Cooper, A. Hladik, C.M. Hladik, E. Pages, G.F. Pariente, A. Petter-Rousseaux, A. Schilling & J.J. Petter (Eds.), Nocturnal Malagasy Primates: Ecology, Physiology, and Behavior, Academic Press, New York, 41-73.

Hodun, A., Snowdon, C. & Soini, P. (1981) Subspecific variation in the long calls of the tamarin, *Sanguinus fuscicollis*. Z. Tierpsychol. 57: 97-110.

Horn, E. (1982) Vergleichende Sinnesphysiologie. VEB Gustav Fischer Verlag Jena.

Hrdy, S.B. & Whitten, P.L. (1987) Patterning of sexual activity. In: B.B. Smuts, D.L. Cheney, R.M. Seyfarth, R.W. Wrangham & T.T. Struhsaker (Eds.), Primate Societies, Chicago, The Univ. of Chicago Press, 370-384.

Hunter, M.L. & Krebs, J.R. (1979) Geographical Variation in the song of the great tit (*Parus major*) in relation to ecological factors. J. of Anim. Ecology 48: 759-785.

Inoue, M. (1988) Age gradations in vocalization and body weight in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). Folia Primatol. 51: 76-86.

Izard, K. & Nash, L.T. (1989) Contrasting reproductive parameters in *Galago senegalensis braccatus* and *G.s. moholi*. Int. J. Primatol. 9, 519-527.

Jones, G. (1997) Acoustic signals and speciation: The roles of natural and sexual selection in the evolution of cryptic species. Advances in the study of behavior. Vol.26, Academic Press.

Jürgens, U. (1979) Vocalization as an emotional indicator. A neuroethological study in the squirrel monkey. Behaviour 69: 88-117.

Jürgens, U. (1982) A neuroethological approach to the classification of vocalization in the squirrel monkey. In: Snowdon, C.T., Brown, C.H. & Petersen, M.R. (Eds), Primate Communication, Cambridge Univ. Press, 50-62.

Kanwal, J.S., Matsumura, S., Ohlemiller, K. & Suga, N. (1994) Analysis of acoustic elements and syntax in communication sounds emitted by mustached bats. J. Acoust. Soc. Am. 96 (3), 1229-1254.

Kappeler, P.M. (1996) Intrasexual selection and testis size in strepsirhine primates. Behav. Ecology, 8. 10-19.

Kappeler, P.M. (1997) Determinants of primate social organization: comparative evidence and new insights from malagasy lemurs. Biol. Rev. 72, 111-151.

Kappeler, P.M. & Ganzhorn, J.U. (1993) The evolution of primate communities and societies in Madagascar. Evolut. Anthropol. 2 (5), 159-171.

Kimbel, W.H. & Martin, L.B. (1993) Species and speciation: Conceptual issues and their relevance for primate evolutionary biology. In: W.H. Kimbel & B.M. Lawrence (Eds.), Species, Species Concepts, and Primate Evolution, Plenum Press, New York, 539-553.

Klump, G.M. & Shalter, M.D. (1983) Acoustic behavior of birds and mammals in the predator context. Z. Tierpsychol. 66: 189-226.

Knudsen, E.I. (1981) The hearing of the barn owl. Scientific American 245: 83-91.

Konishi, M. (1973) How the owl tracks its prey. American Scientist 61: 414-424.

Krebs, J.R. & Davies, N.B. (1993) An introduction to behavioural ecology. Chapter 14. The design of signals: ecology and evolution, Blackwell Scientific Publications, Oxford.

Krebs, J. & Kroodsma, D. (1980) Repertoires and geographical variation in bird song. Advances Study Behav. 11: 143-177.

Kugel, S. (1993) Verhaltensbiologische und bioakustische Untersuchungen zur strukturellen Variabilität des Soziallauts „Triller“ beim Mausmaki (*Microcebus murinus* Miller 1777). Diplomarbeit, Universität Hohenheim, Stuttgart-Hohenheim.

Kuhn, M. (1989) Verhaltensbiologische Untersuchungen zur Ontogenese von Mausmakis (*Microcebus murinus* Miller 1777) mit besonderer Berücksichtigung der akustischen Kommunikation. Diplomarbeit, Universität Hohenheim, Stuttgart-Hohenheim.

Lamprecht, J. (1992) Biologische Forschung: Von der Planung bis zur Publikation. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Langmore, N.E. & Davies, N.B. (1997) Female dunnocks use vocalizations to compete for males. Anim. Behav. 53: 881-890.

Lerch, C. (1991) Bioakustische und verhaltensbiologische Untersuchungen zur akustischen Kommunikation bei Mausmakis (*Microcebus murinus*). Diplomarbeit, Universität Konstanz, Konstanz.

Le Grand, Y. (1956) 'Optique physiologique' Vol. 3, Masson, Paris, 1-390.

Lindemann, A. (1996) Einfluss von Dominanz auf das Reproduktionsverhalten und das akustische Verhalten bei männlichen Mausmakis (*Microcebus murinus*). Diplomarbeit, Universität Hannover, Hannover.

Macedonia, J.M. (1986) Individuality in a contact call of the ringtailed lemur. Am. J. Primatol. 11: 163-179.

Macedonia, J.M. (1990) Vocal communication and antipredator behavior in the ringtailed Lemur (*Lemur catta*). Ph.D. Duke University.

Macedonia, J.M. (1993) Adaptation and phylogenetic constraints in the antipredator behavior of ringtailed and ruffed lemurs. In: P.M. Kappeler & J.U. Ganzhorn (Eds), Lemur social systems and their ecological basis.

Macedonia, J.M. & Evans, C.S. (1993) Variation among mammalian alarm call systems and the problem of meaning in animal signals. Ethology 93: 177-197.

Manson, J.H. (1996) Rhesus macaque copulation calls: re-evaluating the „honest signal" hypothesis. Primates, 37(2): 145-154.

Marler, P.(1973) A comparison of vocalizations of red-tailed Monkeys and Blue Monkeys, *Cercopithecus ascanius* and *C. mitis*, in Uganda. Z. Tierpsychol.,33, 223-247.

Marler, P. (1975) On the origin of speech from animal sounds. In: J.R. Kavanagh & J.E. Cutting (Eds.) The role of speech in language, MIT Press, Cambridge MA, 11-40.

Marler, P. (1992) Functions of arousal and emotion in primate communication: a semiotic approach. In: T. Nishida, W.C. McGrew, P. Marler, M. Pickford & F.B.M. de Waal (Eds.), Topics in Primatology, Vol. 1: Human Origins, University of Tokyo Press, Tokyo, 225-233.

Marler, P., Evans, C. & Hauser, M. (1992) Animal vocal signals: reference, motivation or both? In: H. Papousek, U. Jürgens & M. Paousek (Eds.), Nonverbal vocal communication, Cambridge University Press, Cambridge, 65-86.

Marler, P. & Mitani, J. (1988) Vocal communication in primates and birds: Paralleles and contrasts. In: D.Todt, P. Goedeking & D. Symmes (Eds), Primate Vocal Communication, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.

Marler, P., Zoloth, S. & Dooling, R.J. (1981) Innate programs for perceptual development: An ethological view. In: G. Gollin (Ed.), Developmental plasticity: behavioral and biological aspects of variations in development. Academic Press, New York, 135-172.

Marschall, A.J., Wrangham, R.W. & Arcadi, A.C. (1999) Does learning affect the structure of vocalizations in chimpanzees?. Anim. Behav. 58: 825-830.

Marten, K. & Marler, P. (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization: I. Temperate habitats. Behav. Ecol. Sociobiol. 2: 271-290.

Marten, K., Quine, D. & Marler, P. (1977) Sound transmission and its significance for animal vocalization: II. Tropical forest habitats. Behav. Ecol. Sociobiol. 2: 291-302.

Martens, J. (1996) Vocalizations and speciation of palearctic birds. In: D.E. Kroodsma & E.H. Miller (Eds.), Ecology and evolution of acoustic communication in birds, Cornell University Press Ithaca and London, 221-240.

Martin, R.D. (1972a) A preliminary field-study of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J. F. Miller 1777). Z. Tierpsychol. Suppl. 9: 43-89.

Martin, R.D. (1972b) A laboratory breeding colony of the lesser mouse lemur. Breeding Primates, 161-171.

Martin, R.D. (1973) A review of the behaviour and ecology of the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus* J. F. Miller 1777). In: R.P. Michael & J.H. Crook (Eds.), Comparative Ecology and Behaviour of Primates, Academic Press, London, 1-68.

Martin, R.D. (1995) Prosimians: from obscurity to extinction? In: L. Alterman, G.A. Doyle & M.K. Izard (Eds.), Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians, Plenum Press, New York, 535-564.

Martin, P. & Bateson, P. (1986) Measuring Behaviour. Cambridge University Press, Cambridge.

Masataka, N. (1983) Categorical response to natural and synthesized alarm calls in goeldi‘s monkeys (*Callimico goeldii*). Primates 24: 40-51.

Masataka, N. & Symmes, D. (1986) Effect of separation distance on isolation call structure in squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). Am. J. Primatol. 10: 271-278.

Masataka, N. & Thierry, B. (1993) Vocal communication of tonkean macaques in confined environments. Primates 34(2): 169-180.

Masters, J.C. (1991) Loud Calls of *Galago crassicaudatus* and *G. gernettii* and their relation to habitat structur. Primates, 32 (2): 153-167.

Mathevon, N., Aubin, T. & Dabelsteen, T. (1996) Song degradation during propagation: Importance of song post for the wren *Troglodytes troglodytes.* Ethology 102: 397-412.

Maurus, M., Streit, K.M., Barclay, D., Wiesner, E. & Kühlmorgen, B. (1988) A new approach to finding component´s essential for intraspecific communication. In. D. Todt, p. Goedeking & D. Symmes (Eds.), Primate Vocal Communication, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.

Mayr, E. (1975) Grundlagen der zoologischen Systematik. Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin.

Mayr, E. (1979) Evolution und die Vielfalt des Lebens. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg.

McConnell, P.B. & Snowdon, C.T. (1986) Vocal interactions between unfamiliar groups of captive cotton-top tamarins. Behav. 96: 273-296.

McGeorg, L.W. (1978) Influences on the structure of vocalizations of three malagasy prosimians. In: D.J. Chivers & K.A. Joysey (Eds.), Recent advances in primatology, Vol. 3, Evolution, Academic Press London New York San Francisco. 103-108.

Michelsen, A. & Larsen (1983) Strategies for acoustic communication in complex environments. In: F. Huber & H. Markl (Eds.), Neuroethology and Behavioral Physiology, Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Miller, E.H. (1982) Character and variance shift in acoustic signals of birds. In: D.E. Kroodsma, E.H. Miller & H. Ouellet (Eds.), Acoustic Communication in Birds, Vol. 1: Production, Perception, and Design Features of Sounds, Academic Press, New York, 253-295.

Mitani, J. (1985) Location-specific responses of gibbons (*Hylobates muelleri*) to male songs. Z. Tierpsychol. 70: 219-224.

Mitani, J. (1987) Species discrimination of male song in gibbons. Am. J. of Primatol. 13: 413-423.

Mitani, J. (1992) Singing behavior of male gibbons: Field observations and experiments. In: T. Nishida, W.C. McGrew, O. Marler & M. Pickford (Eds.), Topics in primatology, Vol. 1, Human origins, Tokyo Univ. of Tokyo Press, 199-210.

Mitani, J.C. & Gros-Louis, J. (1995) Species and sex differences in the screams of chimpanzees and bonobos. Int. J. Primatol. 16: 393-411.

Mitani, J.C., Hunley, K.L. & Murdoch, M.E. (1999) Geographic variation in the calls of wild chimpanzees: A reassessment. Am. J. Primatol. 47: 133-151.

Mitani, J.C. & Nishida, T. (1993) Contexts and social correlates of long-distance calling by male chimpanzees. Anim. Behav. 45: 735-746.

Mittermeier, R.A., Tattersall, I., Konstant, W.R., Meyers, D.M., & Mast, R.B. (1994) Lemurs of Madagascar. Conservation International, Washington D.C.

Morton, E.S. (1975) Ecological sources of selection on avian sounds. Am. Nat. 109: 17-34.

Morton, E.S. (1977) On the occurrence and significance of motivation-structural rules in some bird and mammal sounds. Am. Nat. 111: 855-869.

Morton, E.S. (1982) Grading, discreteness, redundancy, and motivational-structural rules. In: D.E. Kroodsma, E.H. Miller & H. Ouellet (Eds.), Acoustic Communication in Birds, Vol.1: Production, Perception, and Design Features of Sounds, Academic Press, New York, 183-212.

Müller, A.E. & Thalmann, U. (in Druck) Origin and evolution of primate social organisation: A reconstruction. Biol. Rev. of the Cambr. Phil. Soc. (in Druck).

Nash, L.T., Bearder, S.K. & Olson, T. (1989) A synoptic overview of galago species differences. Int. J. Primatol. 8, 45-53.

Nelson, D.A. (1989) The importance of invariant and distinctive features in species recognition of bird song. The Condor 91: 120-130.

Neuweiler, G., Singh, S. & Sripathi, K. (1984) Audiograms of a south indian bat community. J. Comp. Physiol. A 154: 133-142.

Nevo, E., Heth, G. & Beiles, A. (1986) Aggression patterns in adaptation and speciation of subterranean mole rats. J. Genet. 65: 65-78.

Newman, J.D., Smith, H.J. & Talmage-Riggs, G. (1983) Structural variability in primate vocalizations and its functional significance: An analysis of squirrel monkey chuck calls. Folia Primatol. 40: 114-124.

Niaussat, M.M. & Perret, J.J. (1980) Etude de la sensibilité auditive d'un Lémurien malgache: *Microcebus murinus* (J.-F. Miller, 1777). Mammalia, t.44, no.4.

Nietsch, A. (1999) Duet vocalizations among different populations of sulawesi tarsiers. Int. J. Primatol. 20: 567-583.

Norcross, J.L. & Newman, J.D. (1993) Context and gender-specific differences in the acoustic structure of common marmoset (*Callithrix jacchus*) phee calls. Am. J. Primatol. 30: 37-54.

Norcross, J.L., Newman, J.D. & Cofrancesco, L.M. (1999) Context and sex differences exist in the acoustic structure of phee calls by newly-paired common marmosets (*Callithrix jacchus*). Am. J. of Primatol. 49: 165-181.

Oates, J.F. & Trocco, T.F. (1983) Taxonomy and phylogeny of black-and-white colobus monkeys: inferences from an analysis of loud call variation. Folia Primatol., 40: 83-113.

Oda, R. & Masataka, N (1995) Function of copulatory vocalizations in mate choice by females of japanese macaques (*Macaca fuscata*). Folia. Primatol. 64: 132-139.

Okanoya, K. & Dooling, R.J. (1988) Hearing in the swamp sparrow, *Melospirza georgiana,* and the song sparrow, *Melospirza melodia*. Anim. Behav. 36: 726-732.

Ostner, J., Schülke, O. & Zinner, D. (1999) Der Trockenwald Westmadagaskars. Z. des Kölner Zoo 42 (3): 125-142.

Otte, D. (1989) Speciation in hawaiian crickets. In: D. Otte & J. A. Endler (Eds), Speciation and its consequences, Sinauer Association, Inc.

Owings, D.H. & Morton, E.S. (1998) Animal Vocal Communication: a New Approach. Cambridge, Cambridge University Press.

Pagès-Feuillade, E. (1988) Modalités de l'occupation de l'espace et relations interindividuelles chez un prosimien nocturne malgache (*Microcebus murinus*). Folia Primatol. 50: 204-220.

Pariente, G. (1979) The role of vision in prosimian behavior. In: G.A. Doyle & R.D. Martin (Eds.), The Study of Prosimian Behavior, Academic Press, New York, 411-460.

Pastorini, J., Ehresmann, P., Zimmermann, E., Martin, R.D. & Forstner, M.R.J. (2000) Phylogenetic relationships within the lemur family cheirogaleidae from mtDNA sequence analyses. American J. Physical Anthropology, Supp. 30, 246.

Pastorini, J., Martin, R.D., Ehresmann, P., Zimmermann, E. & Forstner, M.R.J. (eingereicht) Moleculas phylogeny of the lemur family cheirogaleidae (Primates) based on mitochondrial DNA sequences.

Pereira, M.E. & Kappeler, P.M. (1997) Divergent systems of agonistic behaviour in lemurid primates. Behav. 134, 225-274.

Perret, M. (1985) Influence of social factors on seasonal variations in plasma testosterone levels of *Microcebus murinus*. Z. Tierpsychol. 69: 265-280.

Perret, M. (1986) Social influences on oestrus cycle length and plasma progesterone concentrations in the female lesser mouse lemur. J. Reprod. Fertil., 77: 303-311.

Perret, M. (1992) Environmental and social determinants of sexual function in the male lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). Folia Primatol. 59: 1-25.

Perret, M. (1995) Chemocommunication in the reproductive function of mouse lemurs. In: L. Alterman, G. Doyle & M. Izard (Eds.) Creatures of the dark, Plenum , New York, 377-392.

Peters, C (1999) Intrasexuelle Konkurrenz bei grauen Mausmaki-Männchen (*Microcebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar. Diplomarbeit, Universität Göttingen.

Peters, W.H.C. (1852) Naturwissenschaftliche Reise nach Mossambique. Berlin, Keimer.

Petersen, M.R. (1982) The perception of species-specific vocalizations by primates: A conceptual framework. In: C.T. Snowdon, G.H. Brown & M.R. Petersen (Eds.), Primate communication, Cambridge Univ. Press, Cambridge.

Petter, J.J. (1962) Recherches sur l'écologie et l'éthologie des lémuriens malgaches. Mém. du Mus. Nat. d'Hist. Nat. (nouv. sér. ) Sér. A: Zoologie 27: 267-281.

Petter, J.J. (1978) Ecological and physiological adaptations of five sympatric nocturnal lemurs to seasonal variation in food production. In: D.J. Chivers & J. Herbert (Eds.), Recent Advances in Primatology 1: Behaviour, Academic Press, London, 211-223.

Petter, J.J., Albignac, R. & Rumpler, Y. (1977) Faune de Madagascar. Mammifères Lémuriens (Primates Prosimiens), Paris ORSTOM and CNRS.

Petter, J.J. & Charles-Dominique, P. (1979) Vocal communication in prosimians. In: G.A. Doyle & R.D. Martin (Eds.), The Study of Prosimian Behaviour, Academic Press, New York, 247-305.

Purvis, A. (1995) A composite estimate of primate phylogeny. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B, Biological Science 348: 405-421.

Radespiel, U. (1998) Die soziale Organisation des grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*, J.F. Miller 1777) - Eine freilandökologische und laborexperimentelle Studie. Dissertation, Universität Hannover, Hannover.

Radespiel ,U., Cepok, S., Zietemann, V. & Zimmermann, E. (1998) Sex-specific usage patterns of sleeping-sites in grey mouse Lemurs (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. Am. J. Primatol. 46: 77-84.

Radespiel, U. & Zimmermann, E. (1997) Estrous synchrony in grey mouse lemurs (*Microcebus murinus*)?. Verh. Dtsch. Zool. Ges., 90.1: 252.

Radespiel, U. (2000) Sociality in the Gray Mouse Lemur (*Microcebus murinus*) in Northwestern Madagascar. Am. J. Primatol. 51: 21-40.

Radespiel, U. & Zimmermann, E. (2000) Dynamics of estrous synchrony in captive gray mouse lemurs (*Microcebus murinus*). Int. JJ. Primatol. 21, (in Druck).

Ramangason, G.-S.H. (1986) Analyse de la Structure horizontale et verticale de la Foret seche d'Ampijoroa. These de Docteur de troisièm cycle, Universite de Madagascar, Antananarivo.

Randrianambinina, B. (1997) Contribution à l'etude biologique de *Microcebus ravelobensis* (Zimmermann 1998) dans la region d'Ampijoroa / Ankarafantsika. Memoire de D.E.A., Univertite d'Antananarivo.

Rasoloarison, R.M. (2000) Taxonomie et biogeographie des *Microcebus spp.* dans la portion ouest de Madagascar. Universite d'Antananarivo, Faculte des Sciences, Departement de Paleontologie et d'Anthropologie Biologique, Thèse.

Rasoloarison, R.M., Rasolonandrasana, B.P.N., Ganzhorn, J.U. & Goodman, S.M. (1995) Predation on vertebrates in the Kirindy forest, western Madagascar. Ecotropica 1, 59-65.

Razafy Fara, L. (1987) La Reserve Forestière d'Ampijoroa: Son modèle et son bilan. Département des Eaux et Fôrets.

Rendall, D., Seyfarth, R.M., Cheney, D.L. & Owren, M.J. (1999) The meaning and function of grunt variants in baboons. Anim. Behav. 57: 583-592.

Rendigs, A. (1999) Freilandökologische Untersuchungen zur Habitatstruktur und Ernährung sympatrisch und exclusiv lebender Mausmakiarten im Trockenwald Nordwest-Madagaskars. Diplomartbeit, Universität Göttingen.

Richards, D.G. & Wiley, R.H. (1980) Reverberations and amplitude fluctuations in the propagation of sound in a forest: implications for animal communication. Am. Nat. 115: 381-399.

Riede, T. (1997) Individual differences in vocalization of japanese macaque infants (*Macaca fuscata*). Primate Report 47: 31-47.

Robinson, J.G. (1982) Vocal systems regulating within-group spacing. In: Snowdon, C.T., Brown, C.H. & Petersen, M.R.(Eds.), Primate Communication, Cambridge University Press, 94-116.

Robinson, J.G. (1984) Syntactic structures in the vocalizations of wedge-capped capuchin monkeys, *Cebus olivageus*. Behaviour 90: 46-79.

Roush, R.S. & Snowdon, C.T. (1999) The effects of social status on food-associated calling behaviour in captive cotton-top tamarins. Anim. Behav. 58: 1299-1305.

Rumpler, Y., Ganzhorn, J.U., Tomiuk, J., Leipoldt, M. & Warter, S. (1998) A cytogenetic study of *Microcebus myoxinus*. Folia Primatol. 69: 307-311.

Ryan, M.J. & Rand, A.S. (1990) The sensory basis of sexual selection for complex calls in the tungara frog, *Physalaemus pustulosus* (sexual selection for sensory exploitation). Evolution 44: 305-314.

Ryan, M.J., Cocroft, R.B. & Wilczynski, W. (1990) The role of environmental selection in intraspecific divergence of mate recognition signals in the cricket frog, *Acris crepitans*. Evolution 44: 1869-1872.

Samerski, S. (1996) Ribosomale und mitochondriale DNA-Marker zur Differenzierung von *Microcebus*-Arten. Diplomarbeit, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.

Sarikaya, Z. (1999) Fortpflanzungsstrategien von Weibchen des grauen Mausmakis (*Microcebus murinus*) in Nordwest-Madagaskar. Diplomarbeit, Universität Göttingen.

Scherer, K.R. & Kappas, A. (1988) Primate vocal expression of affective state. In: D. Todt, P. Goedeking & D. Symmes (Eds.), Primate Vocal Communication, Springer Verlag, Berlin, 172-194.

Schilling, A. & Perret, M. (1987) Chemical signals and reproductive capacity in a male prosimian primate (*Microcebus murinus*). Chem. Senses 12: 143-158.

Schilling, A. & Perret, M. (1993) Removal of the olfactory bulbs modifies the gonadal reponses to photoperiod in the lesser mouse lemur (*Microcebus murinus*). Biology of Reproduction 49: 58-65.

Schilling, A., Perret, M. & Predine, J. (1984) Sexual inhibition in a prosimian primate: a pheromone-like effect. J. Endocr. 102: 143-151.

Schilling, A., Serviere, J., Gendrot, G. & Perret, M. (1990) Vomeronasal activation by urine in the primate *Microcebus murinus*: a 2DG study. Experimental Brain Research, 81: 609-618.

Schmid, J. (1997) Torpor beim grauen Mausmaki (*Microcebus murinus*) in Madagaskar: Energetische Konsequenzen und ökologische Bedeutung. Dissertation, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.

Schmid, J. Atsalis, S., Leipoldt, M. & Kappeler, M (1995) Metric and genetic comparison of three species of mouse lemur. Abstr. Int. Symp. Biogeography Madagascar, 28.

Schmid, J. & Kappeler, P.M. (1994) Sympatric mouse lemurs (*Microcebus spp*.) in western Madagascar. Folia Primatol. 63: 162-170.

Schmid; J. & Kappeler, P.M. (1998) Fluctuating sexual dimorphism and differential hibernation by sex in a primate, the gray mouse lemur (*Microcebus murinus*). Behav. Ecol. Sociobiol. 43: 125-132.

Schrader, L. & Todt, D. (1993) Contact call parameters vary with social context in common marmosets, *Callithrix j. jacchus*. Anim. Behav. 46: 1026-1028.

Schwab, D. (1998a) Social system of the pygmy mouse lemur (*Microcebus myoxinus*). Abstract, IPS Madgascar, 061.

Schwab, D. (1998b) Coexistence and ecology of three sympatric lemurs (*Microcebus myoxinus, Microcebus murinus* and *Cheirogaleus medius*) in Kirindy forest (West-Madagascar). Abstract, IPS Madgascar, 116.

Schwab, D. (2000) A preliminary study of spatial distribution and mating system of pygmy mouse lemurs (*Microcebus cf myoxinus*). AJP 2000, Nr. 51.

Siegel, S. & Castellan, N.J., Jr. (1988) Nonparametric statistics for the behavioral sciences. 2. Edn., McGraw-Hill Book Company, New York.

Snowdon, C.T. (1986) Vocal communication. In: G. Mitchell & J. Erwin (Eds.), Comparative Primate Biology, Vol. 2A, Behavior, Conservation and Ecology, Alan R. Liss, Inc., New York, 495-530.

Snowdon, C.T., Cleveland, J. & French, J.A. (1983) Responses to context- and individual-specific cues in cotton-top tamarin long calls. Anim. Behav. 31: 92-101.

Snowdon, C.T. & Hodun, A. (1985) Troop-specific responses to long calls of isolated tamarins (*Sanguinus mystax*). Am. J. Primatol. 8: 205-213.

Snowdon, C.T., Hodun, A., Rosenberger, A.L. & Coimbra-Filho, A.F. (1986) Long-call structure and its relation to taxonomy in lion tamarins. Am. J. of Primatol. 11: 253-261.

Snowdon, C.T. & Pola, Y.V. (1978a) Interspecific and intraspecific responses to synthesized pygmy marmoset vocalizations. Anim. Behav. 26: 192-206.

Snowdon, C.T. & Pola, Y.V. (1978b) Responses of pygmy marmosets to synthesized variations of their own vocalizations. In: D.J. Chivers & J. Herbert (Eds.), Recent Advances in Primatology, Vol. 1: Behaviour, Academic Press, London, 811-813.

Stanger, K. (1988) Lautrepertoire und begleitendes Verhalten von nachtaktiven Halbaffen. Eine Untersuchung an *Galago demidovii* (Zwerggalago), *Microcebus murinus* (Mausmaki) und *Cheirogaleus medius* (Katzenmaki) in Gefangenschaft. Diplomarbeit, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen.

Stanger, K. (1992) Structure and function of the vocalizations of nocturnal prosimians (Cheirogaleidae). Dissertation, Universität Tübingen.

Stanger, K.F. (1995) Vocalizations of some cheirogaleid prosimians evaluated in a phylogenetic context. In: L. Alterman, G. Doyle & M. Izard (Eds.) Creatures of the dark, Plenum , New York, 353-376.

StatSoft, I. (1995) STATISTICA for Windows [Computer program manual]. StatSoft, Inc., Tulsa, OK.

Stebbins, W.C. & Moody, D.B. (1994) How monkeys hear the world: Auditora perception in nonhuman primates. In: R.R. Fay & A.N. Popper (Eds.), Comparative Hearing: Mammals, Springer-Verlag New York, Inc.

Struhsaker, T.T. (1981) Vocalisations, phylogeny and palaeogeography of red colobus monkeys (*Colobus badius*). Afr. J. Ecol., Vol. 19: 265-283.

Sugiura, H. (1998) Matching of acoustic features during the vocal exchange of coo calls by Japanese macaques. Anim. Behav. 55: 673-687.

Teixidor, P. & Byrne, R.W. (1999) The 'whinny' of spider monkeys: individual recognition before situational meaning. Behav. 136: 279-308.

Templeton, A.R. (1981) Mechanisms of speciation – a population genetic approach. Annu. Rev. Ecol. System, 12: 23-48.

Templeton, A.R. (1989) The meaning of species and speciation: A genetic perspective. In: D. Otte & J.A. Endler (Eds.): Speciation and its consequences, Sinauer Associates, Inc.

Thalmann, U., Müller, A.E., Kerloc'h, P. & Zaramody, A. (1999) A visit to the strict nature reserve Tsingy de Namoroka (NW Madagascar). Lemur News, 16-19.

Thalmann, U. & Rakotoarison, N. (1995) Distribution of lemurs in Central Western Madagascar, with a regional distribution hypothesis. Folia Primatol. 63: 156-161.

Tomiuk, J., Bachmann, L., Leipoldt, M., Atsalis, S., Kappeler, P.M., Schmid, J. & Ganzhorn, J.U. (1998) The impact of genetics on the conservation of Malagasy lemur species. Folia Primatol. 69 (1): 121-126.

Turnbull, S.D. & Terhune, J.M. (1994) Descending frequency swept tones have lower thresholds than ascending frequency swept tones for a harbor seal (Phoca vitulina) and human listeners. J. Acoustic Soc. Am., Vol. 96 (5), 2631-2636.

Waser, P.M. (1982) The evolution of male loud calls among mangabeys and baboons. In: Snowdon, C.T., Brown, C.H., Petersen, M.R. (Eds.), Primate Communication, Cambridge University Press.

Waser, P.M. & Waser, M.S. (1977) Experimental studies of primate vocalization: specializations for long-distance propagation. Z. Tierpsychol. 43: 239-263.

Wehner, R. & Gehring, W. (1990) Zoologie. Georg Thieme Verlag Stuttgart, New York.

Whitehead, J.M. (1995) *Vox alouattinae*: a preliminary survey of the acoustic characteristics of long-distance calls of howling monkeys. Int. J. of Primatol., Vol. 16(1), pp121-144.

Whitney, C. (1981) Patterns of singing in the varied thrush: I The similarity of songs within individual repertoires. Z. Tierpsychol. 57: 131-140.

Wiley, R.H. (1983) The evolution of communication: information and manipulation. In: T. Halliday & P.J.B. Slater (Eds.), Animal Behaviour, Vol. 2: Communication, New York, W.H. Freeman, 156-189.

Wiley, R.H. (1994) Errors, exaggeration and deception in animal communication. In: L.A. Real (Ed.), Behavioral mechanisms in evolutionary ecology, University of Chicago Press, 157-189.

Wiley, R.H. & Richards, D.G. (1978) Physical constraints on acoustic communication in the atmosphere: implications for the evolution of animal vocalizations. Behav. Ecol. Sociobiol. 3: 69-94.

Wiley, R.H. & Richards, D.G. (1982) Adaptations for acoustic communication in birds: Sound transmission and signal detection. In: D.E. Kroodsma, E.H. Miller & H. Ouellet (Eds.), Acoustic Communication in Birds, Vol. 1: Production, Perception, and Design Features of Sounds, Academic Press, New York, 131-181.

Wright, P.C. & Martin, L.B. (1995) Predation, pollination and torpor in two nocturnal prosimians: *Cheirogaleus major* and *Microcebus rufus* in the rainforest of Madagascar. In: L. Alterman, G. Doyle & M. Izard (Eds.) Creatures of the dark, Plenum , New York, 45-60.

Wrogemann, D., Radespiel, U. & Zimmermann, E. (in press) Comparison of reproductive characteristics and changes in body weight between captive populations of rufous and gray mouse lemus. Int. J. Primatol. (in press).

Yoder, A.D. (1997) Back to the future: A synthesis of strepsirrhine systematics. Evolutionary Anthropology; Articles 11-22.

Zimmermann, E. (1985a) The vocal repertoire of the adult senegal bushbaby (*Galago senegalensis*). Behav. 94, 212-233.

Zimmermann, E. (1985b) Vocalizations and associated behaviours in adult slow loris (*Nycticebus coucang*). Folia primatol. 44, 52-64.

Zimmermann, E. (1990) Differentiation of vocalizations in bushbabies (Galaginae, Prosimiae, Primates) and the significance for assessing phylogenetic relationships. Z. zool. Syst. Evolut.forsch. 28: 217-239.

Zimmermann, E. (1992) Vocal communication by non-human primates. In: S Jones, R. Martin, D. Pilbeam (Eds.), Human Evolution, Cambridge University Press, 124-127.

Zimmermann, E. (1995a) Acoustic communication in nocturnal prosimians. In: L. Alterman, G.A. Doyle & M.K. Izard (Eds.), Creatures of the Dark: The Nocturnal Prosimians, Plenum Press, New York, 311-330.

Zimmermann, E. (1995b) Loud calls in nocturnal prosimians: structure, evolution and ontogeny. In: E. Zimmermann, J.D. Newman & U. Jürgens (Eds.), Current Topics in Primate Vocal Communication, Plenum Press, New York, 47-72.

Zimmermann, E. (1998) Waldgeister der Tropen – die nachtaktiven Lemuren Madagaskars. Biologie in unserer Zeit 28 (5): 294-303.

Zimmermann, E., Cepok, S., Rakotoarison, N., Zietemann, V. & Radespiel, U. (1998) Sympatric mouse lemurs in north-west Madagascar: a new rufous lemur species (*Microcebus ravelobensis*). Folia Primatol. 69: 106-114.

Zimmermann, E. & Lerch, C. (1993) The complex acoustic design of an advertisement call in male mouse lemurs (*Microcebus murinus*, Prosimii, Primates) and sources of its variation. Ethology 93: 211-224.

Zimmermann, E., Bearder, S.K., Doyle, G.A. & Andersson, A.B. (1988) Variations in vocal patterns of Senegal and South African lesser bushbabies and their implications for taxonomic relationships. Folia Primatol. 51: 87-105.

Zimmermann, E. (1990) Differentiation of vocalisations in bushbabies (Galaginae, Prosimiae, Primates) and the significance for assessing phylogenetic relationships. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 28: 217-239.

Zimmermann, E., Vorobieva, E., Wrogemann, D. & Hafen, T. (in press) The use of vocal fingerprinting for species-discrimination of two nocturnal Malagasy primates, the gray (*Microcebus murinus*) and the rufous mouse lemur (*Microcebus rufus*). Int. J. Primatol. (in press)

Zöfel, P. (1988) Statistik in der Praxis. Gustav Fischer Verlag Stuttgart.

Zoloth, S.R., Petersen, M.R., Beecher, M.D., Green, S., Marler, P., Moody, D.B. & Stebbins, W.C. (1979) Species-specific perceptual processing of vocal sounds by Old World monkeys. Science 204: 870-873.

# 8. Anhang

## Abkürzungen

Die verschiedenen Populationen werden im Anhang folgendermaßen abgekürzt:

| | |
|---|---|
| AMM: | Ampijoroa *M. murinus* Männchen |
| AMW: | Ampijoroa *M. murinus* Weibchen |
| AM: | Ampijoroa *M. murinus* |
| ARM: | Ampijoroa *M. ravelobensis* Männchen |
| ARW: | Ampijoroa *M. ravelobensis* Weibchen |
| AR: | Ampijoroa *M. ravelobensis* |
| KMM: | Kirindy *M. murinus* Männchen |
| KMW: | Kirindy *M. murinus* Weibchen |
| KM: | Kirindy *M. murinus* |
| KXM: | Kirindy *M. myoxinus* Männchen |
| KXW: | Kirindy *M. myoxinus* Weibchen |
| KX: | Kirindy *M. myoxinus* |
| Ind.: | Individuum |
| d.: | durchschnittliche |
| Kont.: | Kontext: Zahl der verschiedenen Verhaltenskontexte, in denen der Laut erhalten wurde |

| | |
|---|---|
| n : | Anzahl der verschiedenen Individuen |
| N : | Anzahl der Laute pro Individuum |
| MWU: | Mann-Whitney-U-Test |
| KWA: | Kruskal-Wallis-ANOVA-Test |
| n.s. : | $p>0,05$ |
| * : | $0,05<p<0,01$ |
| ** : | $0,01<p<0,001$ |
| *** : | $p<0,001$ |

## Anhang 1: Morphometrische Charakterisierung

Tab. 46: Morphometrische Merkmale der vier Populationen getrennt nach Geschlecht

| Art | n | Kopflänge (mm) | Kopfbreite (mm) | Ohrlänge (mm) | Ohrbreite (mm) | Schnauzen-länge (mm) | Unterschen-kel. (mm) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 20 | 34 ± 1,6<br>34 (30-37) | 21 ± 1,0<br>21 (20-23) | 26 ± 0,9<br>26 (23-27) | 16 ± 0,9<br>16 (15-18) | 9 ± 0,6<br>9 (8-10) | 39 ± 1,1<br>39 (37-41) |
| AMW | 17 | 35 ± 2,1<br>35 (28-38) | 21 ± 1,0<br>21 (19-23) | 24 ± 1,6<br>23 (21-26) | 16 ± 1,6<br>16 (14-18) | 9 ± 0,5<br>9 (8-10) | 39 ± 2,8<br>39 (29-41) |
| MWU | | **n.s.** | **n.s.** | * | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| ARM | 40 | 36 ± 1,2<br>36 (34-40) | 22 ± 1,4<br>22 (19-26) | 24 ± 1,6<br>24 (20-27) | 15 ± 1,0<br>15 (13-18) | 10 ± 0,8<br>10 (8-12) | 42 ± 1,8<br>42 (39-45) |
| ARW | 26 | 36 ± 1,3<br>37 (33-38) | 23 ± 1,7<br>22 (20-26) | 24 ± 1,6<br>24 (18-26) | 15 ± 1,0<br>15 (13-17) | 10 ± 0,6<br>10 (9-12) | 42 ± 1,8<br>41 (38-45) |
| MWU | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s** |
| KMM | 25 | 35 ± 1,7<br>35 (32-39) | 22 ± 1,2<br>22 (19-24) | 24 ± 1,4<br>24 (22-28) | 17 ± 0,9<br>17 (15-18) | 10 ± 1,1<br>10 (8-12) | 40 ± 1,3<br>36-42) |
| KMW | 20 | 35 ± 1,2<br>36 (33-37) | 22 ± 1,1<br>22 (20-24) | 25 ± 1,4<br>25 (22-27) | 17 ± 0,9<br>17 (15-18) | 10 ± 0,9<br>10 (9-12) | 40 ± 1,7<br>41 (37-44) |
| MWU | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KXM | 5 | 31 ± 1,1<br>31 (30-33) | 19 ± 1,1<br>18 (18-21) | 19 ± 0,6<br>19 (18-20) | 13 ± 0,6<br>13 (12-14) | 9 ± 0,2<br>9 (8-9) | 36 ± 2,4<br>36 (32-38) |
| KXW | 11 | 31 ± 0,9<br>31 (29-32) | 19 ± 1,3<br>19 (17-21) | 18 ± 0,8<br>18 (16-20) | 13 ± 0,8<br>13 (11-14) | 8 ± 0,9<br>8 (7-9) | 35 ± 2,3<br>36 (30-37) |
| MWU | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KWA<br>H-Werte<br>(N=162) | | ***<br>**68,4** | ***<br>**51,9** | ***<br>**51,0** | ***<br>**70,5** | ***<br>**59,7** | ***<br>**81,1** |

| Art | Fußlänge (mm) | Schwanzlänge (mm) | Rumpflänge (mm) | Gewicht: BT (g) | Gewicht: ET (g) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 31 ± 1,4<br>31 (29-34) | 124 ± 4,8<br>125 (117-130) | 77,5 ± 41<br>80,0 (700-850) | 54,9 ± 8,3; n=11<br>54,1 (44-75) | 58,7 ± 5,2; n=11<br>60,0 (47-66) |
| AMW | 31 ± 1,0<br>31 (29-34) | 128 ± 6,2<br>128 (120-145) | 75,9 ± 57<br>75,0 (650-850) | 52,7 ± 6,9; n=7<br>55,0 (44-61) | 56,3 ± 7,4; n=12<br>58,1 (44-64) |
| MWU | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| ARM | 35 ± 1,1<br>35 (32-37) | 151 ± 6,2<br>150 (140-170) | 79,7 ± 49<br>80,0 (650-850) | 61,6 ± 8,7; n=16<br>63,2 (49-81) | 57,9 ± 8,0; n=32<br>59,3 (41-70) |
| ARW | 34 ± 1,7<br>35 (31-37) | 153 ± 6,1<br>155 (140-165) | 81,3 ± 56<br>80,0 (700-900) | 59,6 ± 11; n=16<br>57,5 (43-80) | 56,8 ± 6,8; n=14<br>56,0 (47-68) |
| MWU | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KMM | 32 ± 1,4<br>32 (30-35) | 131 ± 6,7<br>130 (110-140) | 83,8 ± 71<br>80,0 (700-950) | 57,2 ± 12; n=19<br>56,3 (40-99) | 61,5 ± 10; n=16<br>59,6 (47-82) |
| KMW | 32 ± 1,2<br>32 (29-34) | 130 ± 6,6<br>130 (120-140) | 85,7 ± 71<br>85,0 (750-999) | 73,5 ± 17; n=17<br>76,0 (47-112) | 57,3 ± 4,5; n=14<br>57,5 (50-64) |
| MWU | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | ** | **n.s.** |
| KXM | 28 ± 0,7<br>28 (29-29) | 119 ± 8,3<br>120 (110-128) | 66,0 ± 42<br>65,0 (600-700) | 33,0 ± 2,9; n=4<br>32,5 (30-37) | 35,0 ± 0; n=2<br>35,0 (35) |
| KXW | 29 ± 1,1<br>29 (26-31) | 120 ± 6,6<br>120 (110-135) | 63,6 ± 60<br>65,0 (500-700) | 32,0 ± 6,5; n=8<br>30,5 (22-43) | 32,7 ± 2,8; n=6<br>33,5 (28-36) |
| MWU | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KWA<br>H-Werte | ***<br>**101,8** | ***<br>**125,1** | ***<br>**66,9** | ***<br>**36,4 (N=98)** | ***<br>**22,3 (N=107)** |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max)
BT: Beginn Trockenzeit (April bis Juli); ET: Ende Trockenzeit (Auguste bis Dezember)
MWU: Mann-Whitney-U-Test; KWA: Kruskal-Wallis-Analyse;

## Anhang 2: Charakterisierung des Lautrepertoires

Tab. 47: Anteil rufender Individuen an der Gesamtzahl beobachteter Individuen (in Prozent)

| | **Ampijoroa** | | | | **Kirindy** | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | *M. murinus* | | *M. ravelobensis* | | *M. murinus* | | *M. myoxinus* | |
| | ♂ (n=26) | ♀ (n=21) | ♂ (n=46) | ♀ (n=36) | ♂ (n=27) | ♀ (n=23) | ♂ (n=5) | ♀ (n=12) |
| Tsäks | 69 | 62 | 70 | 50 | 81 | 78 | 100 | 92 |
| Pfiffartige | 35 | 19 | 59 | 44 | 66 | 43 | 0 | 17 |
| Grunzer | 35 | 57 | 9 | 14 | 11 | 39 | 20 | 17 |
| Triller | 38 | ? | ? | ? | 67 | ? | 0 | 0 |

n : Anzahl der insgesamt beobachteten Individuen;
? : Rufe konnten nicht sicher einem Individuum zugeordnet werden;

Tab. 48: Anzahl der Individuen, die Übergänge zwischen Tsäk-Lauten und anderen Lautformen verwendeten

| Art | Pfiffe - Tsäks | Grunzer - Tsäks | Triller - Tsäks |
|---|---|---|---|
| AMM (n=18) | 1 | 7 | 5 |
| AMW (n=13) | 1 | 10 | - |
| ARM (n=32) | 9 | 0 | - |
| ARW (n=18) | 6 | 0 | - |
| KMM (n=22) | 2 | 11 | 5 |
| KMW (n=18) | 0 | 4 | - |
| KXM (n= 5) | 0 | 0 | - |
| KXW (n=11) | 1 | 0 | - |

n: Anzahl der Individuen, die Tsäk-Laute abgaben;

Tab. 49: Auftreten der verschiedenen Lautformen in den verschiedenen Kontexten bei den verschiedenen Populationen

| Ind. | Futter-kontext | Paarkontext | Beobach-tung | Schlafplatzkontext | Angriff | Verteidigung | An-blicken |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| AMM | | | | | | | |
| 1 | | | | Gr | | | |
| 2 | | | | | | Ts | |
| 3 | | | | Gr | Ts | Ts | |
| 4 | | Ts Tr Bz | | | Ts | Ts | |
| 5 | | Ts Tr Bz | | Pf Gr | Ts Gr | Ts | Pf |
| 6 | | | | Gr | | Ts | |
| 7 | | | Pf | Pf | Ts | | |
| 8 | | Ts | | Ts Gr | | Ts | |
| 9 | | Ts Pf Tr Bz | | | Ts | Ts | |
| 10 | | Ts Pf Tr Bz | | | Ts | Ts | |
| 11 | | Ts Pf Tr | | | Ts | Ts | |
| 12 | | Pf Tr Bz | | | Ts | Ts | |
| 13 | | Ts Pf Tr | | | Ts Pf Gr | Ts Gr | |
| 14 | | Ts Pf Tr Bz | | | Ts | Ts | |
| 15 | | | | Gr | Gr | Ts | |
| 16 | | Ts Tr Bz | | Gr | Ts | Ts | |
| 17 | | | | | | Ts | |
| 18 | | Ts Pf Tr | | | | Ts | |
| 19 | | Ts | | | | Ts | |
| 20 | | | | Gr | | | |
| AMW | | | | | | | |
| 1 | | Tr? | | Ts Pf Gr | Ts Pf | | Pf |
| 2 | | Tr? | | Ts Pf Gr | Ts Gr | Gr | |
| 3 | | | | | Ts | | Pf |
| 4 | | | | Gr | Ts | | |
| 5 | | Ts | | Ts | Ts | | |
| 6 | | | | | Ts | | |
| 7 | | | | | Ts | Ts | |
| 8 | | | | | Ts Gr | Ts | |
| 9 | | Ts | | Ts Gr | Ts | | |
| 10 | | | | Ts Gr | | | |
| 11 | | | | | Ts | Ts | |
| 12 | | Ts | | Gr | Ts | Gr | |
| 13 | | | | Gr | Ts | | |
| 14 | Pf | | Pf | | Pf Gr | | Pf |
| 15 | | | | Gr | | | |
| 16 | | | | Gr | | | |
| 17 | | | | Gr | | | |

Ts: Tsäk-Laute (mindestens 20); Pf: Pfiffartige Laute (mindestens 20); Gr: Grunzer (mindestens 10);
Tr: Triller (mindestens 10); Bz: Breitbandige Zips (mindestens 10);
Fortsetzung auf den nächsten zwei Seiten;

| Ind. | Futtek. | Paarkontext | Beobacht. | Schlafplatzkontext | Angriff | Verteidigung | Anblick. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ARM | | | | | | | |
| 1 | | | | | | Ts Pf | |
| 2 | | | | | | Ts | |
| 3 | | | | Gr | | Ts | |
| 4 | Pf | | Pf | | Gr | Ts | Pf |
| 5 | | | | | | Ts | |
| 6 | Pf | | Pf | | | Ts Pf | Pf |
| 7 | Pf | | | | | Ts | |
| 8 | | | | Ts Gr | Ts | Ts Gr | |
| 9 | | | | | | | |
| 10 | Pf | | Pf | | Pf | Ts Pf | Pf |
| 11 | Pf | | | | | Ts | |
| 12 | | | | | | Ts | |
| 13 | Pf | | Pf | | | Ts | Pf |
| 14 | Pf | | | | | Ts | |
| 15 | Pf | | | | | Ts | |
| 16 | Pf | | | | | | Pf |
| 17 | Pf | | | | | | |
| 18 | | | | | | Ts Pf | |
| 19 | | | | | | | Pf |
| 20 | | | Pf | | | | Pf |
| 21 | | | | | | Ts Pf | |
| 22 | | | | | | Ts | Pf |
| 23 | Pf | | | | Ts Pf | | Pf |
| 24 | | | | | | Ts | |
| 25 | | | | | | Ts Pf | |
| 26 | | | | | | Ts | |
| 27 | Pf | | | | Ts Pf | Ts | Pf |
| 28 | | | | | Ts | | |
| 29 | | | | | | Ts | |
| 30 | | | Pf | | | Ts Pf | |
| 31 | Pf | | | | Ts | | |
| 32 | | | | | | | |
| 33 | | | | | | Ts Pf | |
| 34 | | | | | | Ts | |
| 35 | Pf | | | | | Ts | |
| 36 | Pf | | Pf | | | | |
| 37 | | | | | | Ts | Pf |
| 38 | | Pf | | | | | |
| 39 | | | | | | Pf | |
| 40 | | | | | | Ts | |
| ARW | | | | | | | |
| 1 | Pf | | Pf | | Pf | | Pf |
| 2 | Pf | | | | | | |
| 3 | | | Pf | | | | Pf |
| 4 | | | | | Pf | | |
| 5 | | | Pf | Pf | | | |
| 6 | | | | | | Ts | |
| 7 | Pf | | | | | Ts | Pf |
| 8 | Pf | | Pf | | Gr | Ts | |
| 9 | | | | | | Ts Gr | |
| 10 | Pf | | | | Ts | Ts | |
| 11 | Pf | | | | Ts | Ts | |
| 12 | | | | | Ts | Ts | |
| 13 | | | Pf | | Ts Pf | | Pf |
| 14 | | | | | Ts | | |
| 15 | | | Pf | | Pf | | Pf |
| 16 | | | | Pf Gr | | Gr | |
| 17 | | | Pf | | | | |
| 18 | | | | | | Ts | |
| 19 | | | | | | Ts | |
| 20 | | | | | Ts Gr | Ts | |
| 21 | | | | Ts | Ts | Ts | |
| 22 | | | Pf | | | Ts | Pf |
| 23 | Pf | | Pf | | Ts | Pf | Pf |
| 24 | | | | | | | |
| 25 | | | | | | Ts | |
| 26 | Pf | | | | | Ts | |

| Ind. | Futterk. | Paarkontext | Beobacht. | Schlafplatzkontext | Angriff | Verteidigung | Anblick. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| KMM | | | | | | | |
| 1 | | Ts Pf Tr | | | | Ts | |
| 2 | | Ts Pf Tr | | | | | Pf |
| 3 | | Ts | | | | Ts | |
| 4 | | Tr | | | Ts | Ts | |
| 5 | | Ts | | | Ts | Ts | |
| 6 | | Ts Pf Tr | | Ts | Ts Pf | | |
| 7 | | Ts Pf Tr | | | | Ts | |
| 8 | | | | Ts Gr | | | |
| 9 | | Ts Pf Tr | | | | | |
| 10 | | Ts Pf Tr | | Ts Pf | | Ts | |
| 11 | | Ts Tr | | | | Ts | |
| 12 | Pf | Ts | Pf | Pf | Ts | Ts | |
| 13 | | Pf Tr | | Ts Gr | | Ts | Pf |
| 14 | | Pf Tr Bz | Pf | | | Ts Pf | |
| 15 | | Ts Pf Tr Bz | | | | | |
| 16 | | Ts Tr Bz | | | Ts | Ts | Pf |
| 17 | | Pf Tr | | Ts Pf | | | |
| 18 | | Ts Pf Tr | | | | Gr | |
| 19 | | Pf Tr | | Ts | | Ts | Pf |
| 20 | | Ts Tr | | Pf | | | |
| 21 | | Ts Pf Tr Bz | | | | | |
| 22 | | Ts Pf Tr Bz | | | | | |
| 23 | | | Pf | | | | |
| 24 | | Ts | | | | | |
| 25 | | | | Pf | | | |
| KMW | | | | | | | |
| 1 | | | | Ts Gr | | | |
| 2 | | Ts | | Gr | Ts Tr? | | |
| 3 | | | | | Ts | | |
| 4 | | | | Ts Pf Gr | Ts | | Pf |
| 5 | | Ts | | Pf | Gr | Ts | |
| 6 | | Ts | | Ts | | | |
| 7 | | Ts | | Ts | | | |
| 8 | | Ts | | Gr | Ts | Ts Gr | |
| 9 | | Ts | | Ts Pf | Ts Gr | Ts | Pf |
| 10 | | Ts | | Ts | Tr? | | |
| 11 | | | | Ts | | | |
| 12 | | | | Ts | Ts | | |
| 13 | | Ts | Pf | Ts Pf Gr | Ts Gr | Ts | Pf |
| 14 | | | | Ts Gr | | | |
| 15 | | Ts | | Ts Pf | Ts | | |
| 16 | | Ts | Pf | Pf | | | Pf |
| 17 | | | Pf | Ts | | | |
| 18 | | | | Ts Pf | Ts | | Pf |
| 19 | | | | Ts Pf | | Gr | Pf |
| 20 | Pf | | | | | | |
| | | | | | | | |
| KXM | | | | | | | |
| 1 | | | | | | Ts Gr | |
| 2 | | | | | | Ts | |
| 3 | | | | Ts | | Ts | |
| 4 | | | | | Ts | Ts | |
| 5 | | | | Ts | | Ts | |
| KXW | | | | | | | |
| 1 | | | | Ts | Ts | Ts | |
| 2 | | | | | Ts | Ts | |
| 3 | | | | Gr | Ts | Ts Gr | |
| 4 | Pf | | Pf | Ts Pf | Ts | Ts | Pf |
| 5 | | | | Ts Gr | Ts | Ts | |
| 6 | | | | Ts | Ts | Ts | |
| 7 | Pf | | | | Ts | Ts | Pf |
| 8 | | | | | | Ts | |
| 9 | | | | Ts | | Ts | |
| 10 | | | | Ts | | | |
| 11 | | | | | Ts | | |

## Anhang 3: Tsäk-Laute

Die Gesamtzahl der vermessenen Tsäk-Laute betrug **45394** Laute. Aus dieser Anzahl wurden zufällig von möglichst vielen verschiedenen Tagen und Serien von den verschiedenen Individuen Chevron-Tsäks ausgewählt. Daher konnten die einzelnen Laute als unabhängige Datenpunkte betrachtet werden.

Tab. 50: Charakteristik der Chevron-Tsäks der einzelnen Individuen

| Ind. | N / Kont. | durch. Minimal-frq. (kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | | | | | |
| 2 | 21 / 1 | 10,6 ± 0,6 ** | 18,1 ± 1,7 ** | 7,4 ± 1,8 ** | 32 ± 3 - |
| 3 | 59 / 2 | 9,0 ± 1,0 * | 21,3 ± 3,1 ** | 12,3 ± 2,9 ** | 46 ± 10 - |
| 4 | 69 / 3 | 10,6 ± 1,1 ** | 19,6 ± 3,4 - | 8,9 ± 3,7 - | 41 ± 8 - |
| 5 | 111 / 3 | 10,4 ± 0,9 ** | 25,0 ± 2,6 - | 14,6 ± 2,9 - | 50 ± 11 ** |
| 6 | 40 / 1 | 9,7 ± 1,1 - | 17,3 ± 1,1 ** | 7,5 ± 1,6 ** | 39 ± 4 ** |
| 7 | 19 / 1 | 10,8 ± 1,0 ** | 16,0 ± 2,1 ** | 5,2 ± 1,4 ** | 44 ± 14 ** |
| 8 | 90 / 4 | 9,4 ± 1,0 ** | 17,8 ± 4,3 - | 8,3 ± 4,0 - | 39 ± 8 - |
| 9 | 107 / 3 | 8,95± 0,9 - | 23,1 ± 2,4 * | 14,1 ± 2,6 - | 49 ± 10 - |
| 10 | 123 / 3 | 9,8 ± 0,9 - | 16,8 ± 3,3 - | 7,0 ± 2,9 - | 39 ± 9 - |
| 11 | 67 / 3 | 9,7 ± 0,8 ** | 16,9 ± 2,9 - | 7,2 ± 2,9 - | 49 ± 12 ** |
| 12 | 90 / 2 | 8,7 ± 0,8 - | 17,7 ± 2,3 - | 9,0 ± 2,4 - | 53 ± 7 ** |
| 13 | 72 / 3 | 9,9 ± 1,2 ** | 18,8 ± 4,7 - | 8,9 ± 4,8 - | 50 ± 15 * |
| 14 | 50 / 2 | 9,8 ± 0,8 * | 26,4 ± 2,0 * | 16,6 ± 2,2 - | 57 ± 8 ** |
| 15 | 30 / 1 | 8,4 ± 0,6 ** | 17,9 ± 2,2 - | 9,5 ± 2,4 - | 44 ± 3 ** |
| 16 | 82 / 3 | 9,2 ± 1,0 * | 23,4 ± 3,5 - | 14,1 ± 3,3 - | 41 ± 6 - |
| 17 | 30 / 1 | 10,4 ± 0,8 - | 25,3 ± 1,6 ** | 14,8 ± 1,3 ** | 47 ± 7 ** |
| 18 | 20 / 1 | 9,8 ± 0,8 ** | 24,4 ± 1,6 - | 14,6 ± 1,6 ** | 43 ± 6 ** |
| 19 | 74 / 2 | 10,4 ± 0,7 * | 25,4 ± 1,2 ** | 14,9 ± 1,5 * | 43 ± 8 ** |
| AMW | | | | | |
| 1 | 48 / 3 | 7,5 ± 2,0 - | 16,9 ± 4,0 - | 9,3 ± 5,8 - | 88 ± 30 - |
| 2 | 92 / 3 | 8,3 ± 1,1 - | 14,8 ± 2,7 - | 6,5 ± 2,7 - | 59 ± 19 - |
| 3 | 23 / 1 | 9,7 ± 0,8 ** | 14,6 ± 1,3 - | 4,9 ± 1,4 ** | 37 ± 12 - |
| 4 | 42 / 1 | 8,6 ± 0,6 ** | 16,7 ± 1,4 - | 8 ± 1,5 - | 52 ± 15 * |
| 5 | 100 / 3 | 9,8 ± 1,0 - | 16,6 ± 1,9 - | 6,6 ± 1,7 - | 62 ± 25 - |
| 6 | 41 / 1 | 9,2 ± 0,8 - | 18,6 ± 1,9 * | 9,4 ± 2,4 - | 56 ± 7 ** |
| 7 | 41 / 2 | 10,6 ± 0,6 * | 17,5 ± 1,7 * | 6,8 ± 1,8 ** | 69 ± 39 - |
| 8 | 80 / 2 | 9,8 ± 1,0 - | 19,0 ± 2,2 - | 9,1 ± 2,8 - | 38 ± 5 - |
| 9 | 123 / 3 | 9,3 ± 0,9 - | 19,9 ± 3,3 - | 10,5 ± 3,2 - | 42 ± 6 * |
| 10 | 40 / 2 | 8,8 ± 1,2 - | 19,2 ± 4,5 - | 10,4 ± 5,6 - | 76 ± 23 - |
| 11 | 63 / 2 | 8,0 ± 0,7 - | 16,5 ± 1,8 - | 8,4 ± 2,1 ** | 64 ± 9 ** |
| 12 | 80 / 2 | 10,0 ± 0,8 ** | 17,1 ± 2,0 ** | 7,0 ± 1,9 * | 51 ± 11 - |
| 13 | 35 / 2 | 8,4 ± 0,9 * | 19,7 ± 2,3 ** | 11,3 ± 2,7 - | 54 ± 8 ** |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** p>0,05; * 0,05>p>0,01; - p<0,01;
Die Merkmale der Chevron-Tsäks der Individuen von *M. murinus* von Ampijoroa zeigten Varianzheterogenität (Levene-Test; FG=30; F>12,8; p<0,001).
Fortsetzung der Tabelle auf den nächsten drei Seiten;

| Ind. | N / Kont. | d. Minimalfrq.(kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| ARM | | | | | |
| 1 | 18 / 1 | 9,2 ± 1,2 ** | 30,3 ± 4,5 - | 21,0 ± 4,0 - | 46 ± 5 - |
| 2 | 24 / 1 | 8,8 ± 2,0 - | 32,0 ± 1,2 ** | 23,2 ± 2,0 ** | 45 ± 8 - |
| 3 | 12 / 1 | 8,7 ± 1,2 ** | 28,3 ± 0,4 ** | 19,7 ± 1,1 ** | 54 ± 5 ** |
| 4 | 39 / 1 | 9,8 ± 1,1 ** | 27,5 ± 1,6 ** | 17,7 ± 1,5 ** | 52 ± 6 - |
| 5 | 64 / 1 | 7,2 ± 1,4 - | 31,8 ± 1,4 - | 24,6 ± 1,6 ** | 54 ± 15 - |
| 6 | 41 /1 | 5,7 ± 1,0 * | 28,8 ± 2,1 - | 23,1 ± 2,2 * | 61 ± 12 - |
| 7 | 30 / 2 | 6,0 ± 1,5 - | 24,4 ± 2,2 ** | 18,4 ± 1,6 ** | 63 ± 11 ** |
| 8 | 12 / 1 | 10,0 ± 0,9 ** | 31,9 ± 0,6 * | 21,8 ± 1,0 ** | 46 ± 4 ** |
| 10 | 112 / 2 | 7,5 ± 2,5 - | 29,3 ± 1,5 - | 21,8 ± 2,2 * | 56 ± 8 - |
| 11 | 14 / 1 | 8,5 ± 1,7 - | 27,0 ± 2,7 ** | 18,4 ± 1,7 ** | 44 ± 6 ** |
| 12 | 36 / 1 | 6,6 ± 0,8 ** | 32,2 ± 1,5 ** | 25,5 ± 1,2 * | 60 ± 5 ** |
| 13 | 46 / 1 | 8,3 ± 1,4 - | 33,2 ± 1,4 ** | 24,9 ± 1,8 ** | 54 ± 12 ** |
| 14 | 30 / 1 | 6,2 ± 0,8 ** | 28,4 ± 1,3 ** | 22,2 ± 1,8 ** | 61 ± 7 ** |
| 15 | 26 / 1 | 6,4 ± 1,0 ** | 29,5 ± 1,2 ** | 23,1 ± 1,2 ** | 56 ± 6 ** |
| 21 | 15 / 1 | 9,2 ± 1,7 ** | 26,5 ± 1,0 ** | 17,3 ± 2,2 ** | 35 ± 4 ** |
| 22 | 73 / 1 | 7,3 ± 1,5 * | 31,5 ± 1,2 ** | 24,2 ± 1,6 ** | 51 ± 9 - |
| 23 | 31 / 2 | 7,3 ± 2,5 - | 31,3 ± 4,5 - | 23,9 ± 4,4 - | 54 ± 9 ** |
| 24 | 17 / 1 | 11 ± 1,8 ** | 34,8 ± 0,8 ** | 23,8 ± 2,0 ** | 40 ± 6 - |
| 25 | 29 / 1 | 9,3 ± 1,7 ** | 33,1 ± 2,3 ** | 23,7 ± 2,2 ** | 49 ± 6 - |
| 26 | 37 / 1 | 9,2 ± 1,1 ** | 28,8 ± 2,1 ** | 19,6 ± 2,2 ** | 62 ± 8 ** |
| 27 | 62 / 2 | 5,2 ± 1,7 - | 29,2 ± 1,6 ** | 23,9 ± 1,4 ** | 52 ± 8 - |
| 28 | 21 / 1 | 7,3 ± 0,9 - | 31,0 ± 1,2 ** | 23,6 ± 1,3 ** | 48 ± 5 * |
| 29 | 15 / 1 | 7,7 ± 0,9 ** | 28,3 ± 0,9 ** | 20,6 ± 1,4 ** | 64 ± 6 ** |
| 30 | 24 / 1 | 8,1 ± 1,6 - | 28,6 ± 1,5 - | 20,5 ± 1,0 ** | 52 ± 6 ** |
| 31 | 25 / 1 | 6,2 ± 1,3 ** | 27,5 ± 1,0 * | 21,2 ± 2,0 - | 60 ± 11 ** |
| 32 | 30 / 1 | 5,5 ± 0,7 ** | 33,2 ± 1,8 ** | 27,7 ± 1,7 ** | 73 ± 9 ** |
| 33 | 15 / 1 | 11,45 ± 1,9 ** | 31,2 ± 2,3 ** | 19,8 ± 1,8 ** | 43 ± 6 ** |
| 34 | 12 / 1 | 7,75 ± 1,1 ** | 34,0 ± 0,8 ** | 26,2 ± 1,0 ** | 77 ± 6 ** |
| 35 | 53 / 2 | 8,3 ± 1,7 * | 32,6 ± 1,8 - | 24,3 ± 3,0 - | 59 ± 8 ** |
| ARW | | | | | |
| 6 | 13 / 1 | 8,4 ± 0,9 ** | 28,4 ± 1,0 ** | 20,0 ± 1,2 ** | 55 ± 7 ** |
| 7 | 14 / 1 | 9,2 ± 1,8 ** | 29,7 ± 2,0 - | 20,4 ± 1,0 ** | 40 ± 6 ** |
| 8 | 23 / 1 | 9,1 ± 1,6 ** | 30,4 ± 1,4 ** | 21,3 ± 1,6 ** | 46 ± 6 ** |
| 9 | 32 / 1 | 6,0 ± 1,7 - | 28,6 ± 1,9 ** | 22,6 ± 1,4 * | 49 ± 6 ** |
| 10 | 48 / 2 | 9,5 ± 1,7 ** | 32,8 ± 1,6 ** | 23,3 ± 1,9 ** | 53 ± 10 ** |
| 11 | 39 / 2 | 6,3 ± 2,0 - | 27,3 ± 3,9 - | 21,0 ± 2,6 * | 59 ± 11 ** |
| 12 | 58 / 2 | 6,8 ± 1,4 - | 29,4 ± 2,4 - | 22,6 ± 1,9 ** | 57 ± 9 ** |
| 13 | 40 / 1 | 6,2 ± 1,0 - | 24,3 ± 2,9 * | 18,1 ± 2,6 ** | 57 ± 7 ** |
| 14 | 38 / 1 | 7,7 ± 0,8 ** | 27,4 ± 2,0 * | 19,6 ± 2,3 - | 46 ± 7 - |
| 18 | 60 / 2 | 6,8 ± 2,0 - | 27,5 ± 4,5 - | 20,7 ± 4,0 - | 48 ± 8 ** |
| 19 | 11 / 1 | 8,4 ± 0,8 ** | 32,6 ± 1,6 * | 24,2 ± 1,7 ** | 45 ± 5 ** |
| 20 | 33 / 2 | 8,3 ± 1,4 ** | 28,1 ± 1,1 - | 19,8 ± 1,9 ** | 48 ± 8 ** |
| 21 | 31 / 2 | 8,8 ± 1,6 ** | 29,3 ± 2,2 ** | 20,5 ± 1,4 ** | 43 ± 6 * |
| 22 | 13 / 1 | 11,9 ± 2,3 ** | 31,0 ± 2,4 ** | 19,1 ± 3,0 ** | 43 ± 7 ** |
| 23 | 53 / 1 | 7,0 ± 0,7 ** | 25,8 ± 1,5 ** | 18,8 ± 1,6 ** | 60 ± 7 ** |
| 24 | 46 / 1 | 4,7 ± 0,8 * | 27,0 ± 1,8 - | 22,0 ± 1,9 - | 66 ± 9 ** |
| 25 | 39 / 1 | 8,4 ± 1,3 ** | 29,1 ± 0,9 ** | 20,7 ± 1,0 * | 62 ± 6 ** |
| 26 | 29 / 1 | 9,1 ± 1,0 ** | 28,7 ± 1,2 * | 19,5 ± 1,2 ** | 58 ± 7 * |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** $p>0,05$; * $0,05>p>0,01$; - $p<0,01$;

Die Merkmale der Chevron-Tsäks der Individuen von *M. ravelobensis* von Ampijoroa zeigten Varianzheterogenität (Levene-Test; FG=46; $F>5,9$; $p<0,001$).

| Ind. | N / Kont. | d. Minimalfrq.(kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| KMM | | | | | |
| 1 | 102 / 2 | 8,8 ± 1,1 - | 25,1 ± 2,2 - | 16,3 ± 2,4 - | 48 ± 6 - |
| 2 | 57 /1 | 9,5 ± 0,8 ** | 25,0 ± 1,9 - | 15,4 ± 2,2 - | 44 ± 9 - |
| 3 | 80 / 2 | 10,6 ± 1,0 - | 22,6 ± 2,3 * | 12,0 ± 2,5 * | 43 ± 4 - |
| 4 | 47 / 2 | 9,4 ± 1,3 - | 19,2 ± 5,2 - | 9,8 ± 4,1 - | 43 ± 7 - |
| 5 | 148 / 3 | 9,6 ± 0,8 * | 23,6 ± 2,7 - | 13,9 ± 2,9 - | 38 ± 4 - |
| 6 | 149 / 3 | 9,3 ± 0,9 - | 19,1 ± 4,1 - | 9,9 ± 4,0 - | 39 ± 7 ** |
| 7 | 66 / 2 | 9,8 ± 0,9 ** | 20,0 ± 2,7 - | 10,2 ± 2,8 * | 39 ± 5 ** |
| 8 | 25 / 1 | 7,9 ± 0,2 ** | 12,9 ± 0,6 * | 5,0 ± 0,7 ** | 42 ± 5 ** |
| 9 | 19 / 1 | 8,1 ± 1,5 ** | 23,9 ± 1,8 ** | 15,8 ± 0,9 ** | 48 ± 3 ** |
| 10 | 116 / 4 | 10,3 ± 1,5 - | 20,8 ± 4,6 - | 10,4 ± 4,0 - | 44 ± 9 - |
| 11 | 19 / 1 | 12,9 ± 1,8 * | 24,1 ± 1,8 ** | 11,2 ± 0,9 ** | 33 ± 5 * |
| 12 | 115 / 3 | 7,3 ± 1,2 - | 15,3 ± 5,4 - | 8,0 ± 4,3 - | 40 ± 6 - |
| 13 | 165 / 2 | 10,2 ± 1,2 - | 20,0 ± 3,8 - | 9,9 ± 4,1 - | 41 ± 9 - |
| 14 | 28 / 1 | 7,9 ± 0,4 ** | 15,8 ± 2,3 * | 8,0 ± 2,4 ** | 51 ± 13 ** |
| 15 | 24 / 1 | 8,8 ± 0,9 - | 24,5 ± 2,2 ** | 15,8 ± 2,5 - | 42 ± 4 ** |
| 16 | 67 / 2 | 8,3 ± 0,9 - | 18,6 ± 3,8 - | 10,3 ± 3,6 - | 47 ± 6 - |
| 17 | 30 / 1 | 10,2 ± 0,3 ** | 15,2 ± 0,5 ** | 5,0 ± 0,7 ** | 36 ± 2 ** |
| 18 | 15 / 1 | 11,8 ± 0,6 * | 26,2 ± 2,1 - | 14,4 ± 2,4 * | 34 ± 2 ** |
| 19 | 65 / 2 | 7,2 ± 0,4 ** | 19 ± 3,7 - | 11,9 ± 3,6 - | 56 ± 8 ** |
| KMW | | | | | |
| 2 | 142 / 2 | 10,8 ± 1,1 ** | 18,7 ± 2,3 - | 7,9 ± 2,2 - | 36 ± 6 * |
| 3 | 60 / 1 | 9,2 ± 0,6 ** | 16,7 ± 1,5 ** | 7,5 ± 1,7 ** | 44 ± 7 - |
| 4 | 74 / 2 | 7,9 ± 1,3 - | 13,8 ± 3,3 - | 5,9 ± 2,3 - | 39 ± 7 - |
| 5 | 105 / 3 | 8,3 ± 1,3 - | 17,9 ± 3,7 - | 9,6 ± 2,9 - | 45 ± 8 - |
| 6 | 168 / 2 | 10,5 ± 2,0 - | 17,8 ± 3,0 - | 7,2 ± 1,6 - | 43 ± 5 - |
| 7 | 90 / 2 | 8,3 ± 0,7 - | 14,3 ± 2,4 - | 6,0 ± 2,0 - | 52 ± 8 ** |
| 8 | 97 / 3 | 11,0 ± 1,7 - | 20,6 ± 3,9 - | 9,5 ± 2,9 - | 38 ± 6 * |
| 9 | 310 / 4 | 8,9 ± 2,0 - | 16,7 ± 3,9 - | 7,8 ± 2,6 - | 40 ± 7 - |
| 10 | 77 / 2 | 10,0 ± 1,6 - | 20,8 ± 2,5 * | 10,8 ± 2,5 - | 41 ± 7 * |
| 11 | 90 / 1 | 8,6 ± 1,1 - | 14,0 ± 1,5 - | 5,4 ± 0,8 ** | 44 ± 11 - |
| 12 | 46 / 2 | 8,5 ± 0,6 ** | 16,4 ± 1,8 ** | 7,9 ± 1,6 ** | 57 ± 15 * |
| 13 | 164 / 4 | 9,5 ± 1,2 ** | 17,3 ± 2,2 - | 7,8 ± 2,1 - | 82 ± 26 - |
| 14 | 49 / 1 | 8,6 ± 0,3 ** | 14,9 ± 0,9 * | 6,3 ± 1,0 ** | 44 ± 5 ** |
| 15 | 143 / 3 | 7,8 ± 0,6 ** | 16,1 ± 2,9 - | 8,3 ± 2,8 - | 62 ± 12 - |
| 16 | 28 / 1 | 9,1 ± 0,8 ** | 16,3 ± 1,5 - | 7,2 ± 1,6 * | 43 ± 6 * |
| 17 | 40 / 1 | 9,5 ± 0,6 ** | 14,8 ± 0,6 - | 5,2 ± 0,7 ** | 49 ± 12 - |
| 18 | 57 / 2 | 9,0 ± 0,7 ** | 16,2 ± 2,5 - | 7,3 ± 2,4 - | 44 ± 7 - |
| 19 | 14 / 1 | 8,5 ± 0,2 ** | 12,6 ± 0,3 ** | 4,1 ± 0,4 ** | 36 ± 2 * |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** $p>0,05$; * $0,05>p>0,01$; - $p<0,01$;

Die Merkmale der Chevron-Tsäks der Individuen von *M. murinus* von Kirindy zeigten Varianzheterogenität (Levene-Test; FG=36; F>28,9; $p<0,001$).

| Ind. | N / Kont. | d. Minimalfrq.(kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| KXM | | | | | |
| 1 | 117 / 1 | 8,5 ± 1,8 - | 28,3 ± 1,8 - | 19,8 ± 3,0 - | 56 ± 9 - |
| 2 | 31 / 1 | 7,6 ± 1,1 * | 17,6 ± 2,4 ** | 9,9 ± 2,6 ** | 68 ± 7 ** |
| 3 | 110 / 2 | 8,2 ± 1,0 - | 24,7 ± 1,2 - | 16,5 ± 1,7 - | 58 ± 6 - |
| 4 | 132 / 3 | 7,6 ± 1,4 ** | 24,1 ± 2,1 - | 16,6 ± 2,9 - | 55 ± 10 - |
| 5 | 144 / 2 | 7,6 ± 1,1 - | 22,9 ± 1,6 - | 15,3 ± 2,3 - | 61 ± 7 - |
| KXW | | | | | |
| 1 | 134 / 3 | 10,8 ± 0,9 * | 20,7 ± 2,1 * | 9,9 ± 1,8 * | 45 ± 8 - |
| 2 | 102 / 2 | 7,3 ± 0,7 ** | 21,1 ± 2,7 - | 13,8 ± 3,0 - | 52 ± 5 ** |
| 3 | 90 / 2 | 9,4 ± 1,8 - | 25,3 ± 2,0 - | 15,9 ± 2,8 - | 62 ± 9 ** |
| 4 | 158 / 3 | 8,8 ± 1,3 - | 21,7 ± 2,0 ** | 13,0 ± 1,9 ** | 47 ± 9 - |
| 5 | 100 / 3 | 8,7 ± 1,6 ** | 21,8 ± 2,2 * | 13,0 ± 3,1 - | 48 ± 8 - |
| 6 | 131 / 3 | 8,7 ± 1,2 * | 23,6 ± 1,8 ** | 14,8 ± 1,8 - | 47 ± 7 - |
| 7 | 57 / 2 | 8,6 ± 2,6 - | 18,3 ± 2,4 - | 9,6 ± 4,4 - | 55 ± 11 - |
| 8 | 100 / 1 | 8,1 ± 0,9 ** | 24,1 ± 2,0 - | 16 ± 2,1 - | 58 ± 4 ** |
| 9 | 77 / 2 | 9,8 ± 1,8 - | 19,6 ± 1,7 * | 9,7 ± 2,4 - | 54 ± 10 ** |
| 10 | 30 / 1 | 9,7 ± 1,2 * | 18,3 ± 2,4 ** | 8,5 ± 3,5 * | 47 ± 15 * |
| 11 | 60 / 1 | 10,4 ± 1,5 ** | 22,2 ± 2,5 ** | 11,8 ± 2,9 ** | 56 ± 15 ** |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** p>0,05; * 0,05>p>0,01; - p<0,01;
Die Merkmale der Chevron-Tsäks der Individuen von *M. myoxinus* von Kirindy zeigten Varianzheterogenität (Levene-Test; FG=15; F>7,4; p<0,001).

Tab. 51: Charakteristik der Chevron-Tsäks: Überblick zum Geschlechtsunterschied

| Art | n | d. Minimalfrq.(kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 18 | 9,8 ± 0,7<br>9,8 (8,4-10,8) | 20,6 ± 3,6<br>19,2 (16,0-26,4) | 10,8 ± 3,6<br>9,8 (5,2-16,6) | 44,8 ± 6,0<br>44,0 (32-57) |
| AMW | 13 | 9,1 ± 0,9<br>9,2 (7,5-10,6) | 17,5 ± 1,7<br>17,1 (14,6-19,9) | 8,3 ± 1,9<br>8,4 (4,9-11,3) | 57,5 ± 14,7<br>56,0 (37-88) |
| **MWU** | | **n.s.** | * | **n.s.** | ** |
| ARM | 29 | 7,9 ± 1,6<br>7,8 (5,2-11,4) | 30,2 ± 2,5<br>30,3 (24,4-34,8) | 22,3 ± 2,6<br>23,1 (17,3-27,7) | 54,2 ± 9,3<br>54,0 (35-77) |
| ARW | 18 | 7,9 ± 1,6<br>8,3 (4,7-11,9) | 28,7 ± 2,1<br>28,7 (24,3-32,8) | 20,8 ± 1,6<br>20,6 (18,1-24,2) | 51,9 ± 7,6<br>51,0 (40-66) |
| **MWU** | | **n.s.** | **n.s.** | * | **n.s.** |
| KMM | 19 | 9,4 ± 1,4<br>9,4 (7,2-12,9) | 20,6 ± 3,9<br>20,0 (12,9-26,2) | 11,2 ± 3,4<br>10,4 (5,0-16,3) | 42,4 ± 6,2<br>42,0 (33-56) |
| KMW | 18 | 9,1 ± 0,9<br>7,4 (4,1-10,8) | 16,4 ± 2,2<br>16,4 (12,6-20,8) | 7,3 ± 1,7<br>7,4 (4,1-10,8) | 47,1 ± 10,8<br>44,0 (36-82) |
| **MWU** | | **n.s.** | ** | *** | **n.s.** |
| KXM | 5 | 7,9 ± 0,4<br>7,6 (7,6-8,5) | 23,5 ±3,9<br>24,1 (17,6-28,3) | 15,6 ±3,6<br>16,5 (9,9-19,8) | 60,2 ± 4,8<br>58 (55-68) |
| KXW | 11 | 9,1 ± 1,0<br>8,8 (7,3-10,8) | 21,5 ±2,3<br>21,7 (18,3-25,3) | 12,4 ±2,6<br>13,0 (8,5-16) | 52,3 ± 5,2<br>52, 0 (45-62) |
| **MWU** | | * | **n.s.** | * | * |
| **KWA<br>H-Wert; (N=131)** | | ***<br>**27,1** | ***<br>**91,3** | ***<br>**94,9** | ***<br>**28,7** |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max);

**Tab. 52: Populations- bzw. Artspezifische Klassifizierung durch Merkmale der Chevron-Tsäks**

Klassifizierung der Individuen in **Ampijoroa**:

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. ravelobensis* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 97 | 30 | 1 |
| *M. ravelobensis* | 100 | 0 | 47 |
| Gesamt | 99 | 30 | 48 |

Die Diskriminanzanalyse wählte nur das Merkmal „Bandbreite“ aus (Wilks‘Λ=0,1773; $F_{1,76}$=352,577; p<0,001).

Klassifizierung der Individuen in **Kirindy**:

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 89 | 33 | 4 |
| *M. myoxinus* | 63 | 6 | 10 |
| Gesamt | 81 | 39 | 14 |

Die Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,75170; $F_{1,51}$=16,8; p<0,0001) und „Dauer“ (Wilks‘??=0,61286; $F_{2,50}$=11,3; p<0,0015) aus.

Klassifizierung der Individuen der Arten ***M. ravelobensis* und *M. myoxinus***:

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. ravelobensis* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. ravelobensis* | 100 | 47 | 0 |
| *M .myoxinus* | 94 | 1 | 15 |
| Gesamt | 98 | 48 | 15 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ aus (Wilks‘Λ=0,3383; $F_{1,62}$=119,32; p<0,0001).

**Tab. 53: Kontextspezifische Klassifizierung der Laute durch Merkmale der Chevron-Tsäks**

Klassifizierung bei ***M. murinus*** **von Ampijoroa**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | Angriff | Verteidigung | Verteidigung Schlafplatz | Paarungs-kontext |
|---|---|---|---|---|---|
| Angriff | 0 | 0 | 5 | 17 | 0 |
| Verteidigung | 83 | 0 | 72 | 15 | 0 |
| Verteidigung Schlafplatz | 68 | 0 | 12 | 25 | 0 |
| Paarungskontext | 0 | 0 | 30 | 4 | 0 |
| Gesamt | 54 | 0 | 119 | 61 | 0 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘$\Lambda$=0,6347; $F_{3,17}$=33,8; p<0,0001) aus.

Klassifizierung bei ***M. ravelobensis***:

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | Angriff | Verteidigung |
|---|---|---|---|
| Angriff | 0 | 0 | 13 |
| Verteidigung | 100 | 0 | 87 |
| Gesamt | 87 | 0 | 100 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘$\Lambda$=0,929; $F_{1,98}$=7,489; p<0,0074) aus.

Klassifizierung bei ***M. murinus*** **von Kirindy**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | Angriff | Verteidigung | Verteidigung Schlafplatz | Paarungs-kontext |
|---|---|---|---|---|---|
| Angriff | 19 | 3 | 2 | 9 | 2 |
| Verteidigung | 6 | 1 | 1 | 4 | 10 |
| Verteidigung Schlafplatz | 84 | 2 | 0 | 16 | 1 |
| Paarungskontext | 67 | 1 | 4 | 2 | 14 |
| Gesamt | 47 | 7 | 7 | 31 | 27 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘$\Lambda$=0,5293; $F_{3,68}$=20,15; p<0,0001) aus.

Klassifizierung bei ***M. myoxinus***

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | Angriff | Verteidigung | Verteidigung Schlafplatz |
|---|---|---|---|---|
| Angriff | 44 | 4 | 2 | 3 |
| Verteidigung | 79 | 1 | 11 | 2 |
| Verteidigung Schlafplatz | 78 | 0 | 2 | 7 |
| Gesamt | 69 | 5 | 15 | 12 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Dauer“ (Wilks‘$\Lambda$=0,6428; $F_{2,29}$=8,0568; p<0,0016) aus.

**Tab. 54: Analyse des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Struktur der Chevron-Tsäks**

Gepaarte Vergleiche mit dem Vorzeichentest (zweiseitig): Wenn das entsprechende Merkmal nicht angegeben ist, so war für diesen Vergleich die Stichprobengröße für einen statistischen Vergleich zu klein!

**Angriff – Verteidigung:**

Ampijoroa: *M. murinus* (9,3); *M. ravelobensis* (1,5);
Kirindy: *M. murinus* (5,4); *M. myoxinus* (1,7);

| | | |
|---|---|---|
| Minimalfrq.: | n=32; x=15; n.s.; | 17 Angr; 15 Vert; |
| Höchstfrq.: | n=35; x=12; n.s. | 12 Angr; 23 Vert; |
| Bandbreite: | n=35; x=13; n.s. | 13 Angr; 22 Vert; |
| Dauer: | n=35; x=13; n.s. | 13 Angr; 22 Vert; |

**Angriff –Schlafplatzkontext:**

Ampijoroa: *M. murinus* (1,5); *M. ravelobensis* (1,0);
Kirindy: *M. murinus* (2,6); *M. myoxinus* (1,4);

| | | |
|---|---|---|
| Minimalfrq: | n=20; x=10; n.s. | 10 Angr; 10 Schl; |
| Höchstfrq: | n=19; x= 4; p<0,02 | 15 Angr; 4 Schl; |
| Bandbreite: | n=18; x= 4; p<0,03 | 14 Angr; 4 Schl; |
| Dauer: | n=20; x=10; n.s. | 10 Angr; 10 Schl; |

**Angriff – Paarungskontext:**

Ampijoroa: *M. murinus* (8,3);
Kirindy: *M. murinus* (4,6);

| | | |
|---|---|---|
| Minimalfrq.: | n=20; x= 9; n.s. | 9 Angr; 11 Paar; |
| Höchstfrq: | n=20; x= 3; p<0,002 | 3 Angr; 17 Paar; |
| Bandbreite: | n=21; x= 4; p<0,008 | 4 Angr; 17 Paar; |
| Dauer: | n=20; x=10; n.s. | 10 Angr; 10 Paar; |

**Verteidigung –Schlafplatzkontext:**

Ampijoroa: *M. murinus* (2,0);
Kirindy: *M. murinus* (3,2); *M. myoxinus* (3,5);

| | | |
|---|---|---|
| Minimalfrq.: | n=14; x= 5; n.s. | 5 Vert; 9 Schl; |
| Höchstfrq: | n=15; x= 3; p<0,036 | 12 Vert; 3 Schl; |
| Bandbreite: | n=14; x= 0; p<0,001 | 14 Vert; 0 Schl; |
| Dauer: | n=15; x= 3; p<0,036 | 12 Vert; 3 Schl, |

**Verteidigung - Paarungskontext**

Ampijoroa: *M. murinus* (9,0);
Kirindy: *M. murinus* (4,4);

| | | |
|---|---|---|
| Minimalfrq: | n=17; x= 8; n.s. | 9 Vert; 8 Paar; |
| Höchstfrq.: | n=17; x= 3; p<0,012 | 3 Vert; 14 Paar; |
| Bandbreite: | n=17; x= 1; p<0,001 | 1 Vert; 16 Paar; |
| Dauer: | n=16; x= 8; n.s. | 8 Vert; 8 Paar; |

**Schlafplatzkontext – Paarungskontext**

Ampijoroa: *M. murinus* (2,2);
Kirindy: *M. murinus* (2,6);

| | | |
|---|---|---|
| Minimalfrq.: | n=12; x= 2; p<0,038 | 2 Schl; 10 Paar; |
| Höchstfrq.: | n=11; x= 0; p<0,001 | 0 Schl; 11 Paar; |
| Bandbreite: | n=11; x= 1; p<0,012 | 1 Schl, 10 Paar; |
| Dauer: | n=12; x= 6; n.s. | 6 Vert; 6 Paar; |

**Untersuchung auf Unterschiede in den Chevron-Tsäks zwischen den Populationen getrennt nach Verhaltenskontext**

**Verhaltenskontext „Angriff“:**

Tab. 55: Charakteristik der Chevron-Tsäks im Verhaltenskontext **„Angriff“**;

| Art | n | d. Minimalfrq. (kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 10 | 9,8 ± 0,7 | 18,6 ± 4,0 | 8,8 ± 3,9 | 43,2 ± 8,4 |
| AMW | 12 | 9,3 ± 0,9 | 17,2 ± 1,9 | 7,9 ± 5,1 | 50,9 ± 10,0 |
| AM | 22 | 9,6 ± 0,8 | 17,9 ± 3,1 | 8,3 ± 3,1 | 47,4 ± 9,9 |
| ARM | 5 | 7,0 ± 1,8 | 29,5 ± 3,1 | 22,5 ± 2,5 | 52,9 ± 6,0 |
| ARW | 8 | 7,7 ± 1,4 | 28,0 ± 2,8 | 20,2 ± 2,1 | 50,9 ± 7,1 |
| AR | 13 | 7,5 ± 1,5 | 28,6 ± 2,9 | 21,1 ± 2,4 | 51,6 ± 6,5 |
| KMM | 6 | 9,0 ± 1,6 | 16,7 ± 3,4 | 7,7 ± 3,1 | 42,3 ± 5,8 |
| KMW | 10 | 9,0 ± 0,7 | 17,4 ± 2,0 | 8,3 ± 1,7 | 48,4 ± 21,1 |
| KM | 16 | 9,0 ± 1,1 | 17,1 ± 2,5 | 8,1 ± 2,3 | 46,1 ± 17,0 |
| KXM | 1 | 8,2 | 24,9 | 16,7 | 54,0 |
| KXW | 8 | 9,5 ± 1,5 | 21,6 ± 2,1 | 12,1 ± 2,4 | 49,1 ± 3,6 |
| KX | 9 | 9,4 ± 1,4 | 22,0 ± 2,3 | 12,6 ± 2,7 | 49,7 ± 3,8 |
| KWA<br>H-Werte (N=60) | | **<br>15,3 | ***<br>**37,3** | ***<br>**36,8** | n.s.<br>9,3 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

Tab. 56: Populationsspezifische Unterschiede bei den Chevron-Tsäks im „**Angriff**“

| | *M. mur.* A.-<br>*M. rav.* A. | *M. mur.* K.-<br>*M. myo.* K. | *M. mur.* A.-<br>*M. mur.* K. | *M. rav.* A.-<br>*M. myo.* K. | *M. mur.* A.-<br>*M. myo.* K. | *M. rav.* A -<br>*M. mur.* K. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Minimalfrq. | ** | n.s. | n.s. | ** | n.s. | * |
| Höchstfrq. | *** | * | n.s. | *** | * | *** |
| Bandbreite | *** | * | n.s. | *** | * | *** |

Tukey HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
n.s. p>0,05; *0,01< p<0,05; ** 0,001<p<0,01; ***p<0,001;

Tab. 57: Artspezifische Klassifizierung der Individuen im Verhaltenskontext „**Angriff**“

Klassifizierung der Arten von **Ampijoroa**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. ravelobensis* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 96 | 21 | 1 |
| *M. ravelobensis* | 100 | 0 | 13 |
| Gesamt | 97 | 21 | 14 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,1697; $F_{1,34}$=161,49; p<0,0001) aus.

Klassifizierung der Arten von **Kirindy**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 88 | 2 | 14 |
| *M. myoxinus* | 89 | 8 | 1 |
| Gesamt | 88 | 10 | 15 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘Λ=0,5022; $F_{1,24}$=22,79; p<0,0001) aus.

Klassifizierung der Arten ***M. ravelobensis* und *M. myoxinus***

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. ravelobensis* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. ravelobensis* | 100 | 13 | 0 |
| *M. myoxinus* | 89 | 1 | 8 |
| Gesamt | 96 | 14 | 8 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,2535; $F_{1,21}$=58,88; p<0,0001) aus.

Klassifizierung aller untersuchter **Arten**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. ravelobensis* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 92 | 35 | 0 | 3 |
| *M. ravelobensis* | 100 | 0 | 13 | 0 |
| *M. myoxinus* | 33 | 5 | 1 | 3 |
| Gesamt | 85 | 40 | 14 | 6 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,2019; $F_{2,58}$=112,68; p<0,0001) aus.

## Verhaltenskontext „Verteidigung“

Tab. 58: Charakteristik der Chevron-Tsäks im Verhaltenskontext „**Verteidigung**“

| Art | n | d. Minimalfrq. (kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 16 | 9,7 ± 0,8 | 20,0 ± 3,5 | 10,3 ± 3,4 | 45,6 ± 7,9 |
| AMW | 3 | 9,5 ± 1,4 | 18,0 ± 2,3 | 8,6 ± 1,4 | 62,8 ± 26,9 |
| AM | 19 | 9,6 ± 1,0 | 19,7 ± 3,3 | 10,0 ± 3,2 | 48,4 ± 13,2 |
| ARM | 24 | 8,3 ± 1,5 | 30,3 ± 2,3 | 22,0 ± 2,5 | 52,9 ± 9,1 |
| ARW | 14 | 8,5 ± 1,6 | 29,8 ± 1,7 | 21,3 ± 1,6 | 51,7 ± 7,8 |
| AR | 38 | 8,4 ± 1,5 | 30,2 ± 2,1 | 21,7 ± 2,2 | 52,4 ± 8,5 |
| KMM | 12 | 9,6 ± 1,7 | 21,1 ± 3,5 | 11,4 ± 2,7 | 42,9 ± 7,0 |
| KMW | 4 | 8,6 ± 2,2 | 18,2 ± 4,6 | 9,5 ± 2,5 | 50,5 ± 15,0 |
| KM | 16 | 9,4 ± 1,8 | 20,3 ± 3,8 | 10,7 ± 2,7 | 44,8 ± 9,6 |
| KXM | 5 | 7,7 ± 0,6 | 23,7 ± 3,9 | 16,0 ± 3,7 | 60,4 ± 4,5 |
| KXW | 9 | 8,3 ± 1,5 | 22,3 ± 2,1 | 14,0 ± 2,2 | 55,9 ± 8,2 |
| KX | 14 | 8,1 ± 1,2 | 22,8 ± 2,8 | 14,7 ± 2,9 | 57,5 ± 7,2 |
| KWA | | ****** | ******* | ******* | ******* |
| H-Werte (N=87) | | **15,1** | **65,0** | **67,3** | **19,2** |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

Tab. 59: Populationsspezifische Unterschiede bei den Chevron-Tsäks bei der „**Verteidigung**“

| | *M. mur.* A.-*M. rav.* A. | *M. mur.* K.-*M. myo.* K. | *M. mur.* A.-*M. mur.* K. | *M. rav.* A.-*M. myo.* K. | *M. mur.* A.-*M. myo.* K. | *M. rav.* A -*M. mur.* K. |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Minimalfrq. | * | n.s. | n.s. | n.s. | * | n.s. |
| Höchstfrq. | *** | n.s. | n.s. | *** | n.s. | *** |
| Bandbreite | *** | * | n.s. | *** | ** | *** |
| Dauer | n.s. | ** | n.s. | n.s. | n.s. | ** |

Tukey HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
n.s. p>0,05; *0,01< p<0,05; ** 0,001<p<0,01; ***p<0,001;

Tab. 60: Artspezifische Klassifizierung der Individuen im Verhaltenskontext „**Verteidigung**“

Klassifizierung der Arten von **Ampijoroa**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. ravelobensis* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 100 | 19 | 0 |
| *M. ravelobensis* | 100 | 0 | 38 |
| Gesamt | 100 | 19 | 38 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,1723; $F_{1,56}$=264,19; p<0,0001) aus.

Klassifizierung der Arten von **Kirindy**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 81 | 13 | 3 |
| *M. myoxinus* | 93 | 1 | 13 |
| Gesamt | 87 | 14 | 16 |

Die Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Dauer“ (Wilks‘Λ=0,6322; $F_{1,29}$=16,289; p<0,0004) und „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,4934; $F_{1,28}$=7,589; p<0,0102) aus.

Klassifizierung der Arten ***M. ravelobensis*** **und** ***M. myoxinus***

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. ravelobensis* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. ravelobensis* | 100 | 38 | 0 |
| *M. myoxinus* | 93 | 1 | 13 |
| Gesamt | 98 | 39 | 13 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘Λ=0,3209; $F_{1,51}$=105,79; p<0,0001) aus.

Klassifizierung der **Arten**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % korrekt | *M. murinus* | *M. ravelobensis* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 83 | 29 | 0 | 6 |
| *M. ravelobensis* | 100 | 0 | 38 | 0 |
| *M. myoxinus* | 50 | 4 | 3 | 7 |
| Gesamt | 85 | 33 | 41 | 13 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Bandbreite“ (Wilks‘Λ=0,2007; $F_{2,85}$=167,26; p<0,0001) aus.

## Verhaltenskontext „Schlafplatz“

Tab. 61: Charakteristik der Chevron-Tsäks im Verhaltenskontext „**Schlafplatz**“

| Art | n | d. Minimalfrq. (kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 2 | 10,5 ± 1,9 | 16,3 ± 3,2 | 5,8 ± 1,3 | 31,1 ± 5,4 |
| AMW | 6 | 8,9 ± 0,7 | 15,9 ± 2,5 | 6,9 ± 2,5 | 77,1 ± 33,1 |
| AM | 8 | 9,4 ± 1,2 | 16,0 ± 2,5 | 6,6 ± 2,3 | 65,6 ± 35,3 |
| ARM | 1 | 5,0 | 23,2 | 18,2 | 70,0 |
| KMM | 6 | 8,8 ± 1,4 | 15,4 ± 3,3 | 6,5 ± 2,6 | 42,0 ± 5,9 |
| KMW | 13 | 8,6 ± 0,8 | 14,9 ± 1,8 | 6,3 ± 1,5 | 47,5 ± 9,6 |
| KM | 19 | 8,7 ± 1,0 | 15,1 ± 2,3 | 6,4 ± 1,8 | 45,7 ± 8,8 |
| KXM | 3 | 8,7 ± 1,2 | 22,6 ± 1,7 | 13,8 ± 2,4 | 51,7 ± 13,0 |
| KXW | 6 | 9,9 ± 0,7 | 20,5 ± 1,5 | 10,6 ± 1,9 | 44,2 ± 3,5 |
| KX | 9 | 9,5 ± 1,0 | 21,2 ± 1,8 | 11,7 ± 2,5 | 46,7 ± 8,0 |
| KWA<br>H-Werte (N=37) | | **n.s.**<br>**7,7** | ***<br>**19,6** | **<br>**17,5** | **n.s.**<br>**3,5** |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

Tab. 62: Populationsspezifische Unterschiede bei den Chevron-Tsäks im Verhaltenskontext „**Schlafplatz**“

| | *M. mur.* K.-<br>*M. myo.* K. | *M. mur.* A.-<br>*M. mur.* K. | *M. mur.* A.-<br>*M. myo.* K. |
|---|---|---|---|
| Höchstfrq. | *** | n.s. | ** |
| Bandbreite | *** | n.s. | ** |

Tukey HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
n.s. p>0,05; *0,01< p<0,05; ** 0,001<p<0,01; ***p<0,001;

Tab. 63: Artspezifische Klassifizierung der Individuen beim Verhaltenskontext „**Schlafplatz**“

Klassifizierung der Individuen von **Kirindy**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 95 | 18 | 1 |
| *M. myoxinus* | 89 | 1 | 8 |
| Gesamt | 93 | 19 | 9 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘$\Lambda$=0,3438; $F_{1,27}$=48,60; p<0,0001) aus.

Klassifizierung aller untersuchten **Arten**

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* | *M. myoxinus* |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* | 96 | 26 | 1 |
| *M. myoxinus* | 89 | 1 | 8 |
| Gesamt | 93 | 27 | 9 |

Die Diskriminanzanalyse wählte das Merkmal „Höchstfrequenz“ (Wilks‘$\Lambda$=0,2966; $F_{1,57}$=135,14; p<0,0001) aus.

**Verhaltenskontext „Paarungskontext“**

Tab. 64: Charakteristik der Chevron-Tsäks im Paarungskontext;

| Art | n | d. Minimalfrq. (kHz) | Höchstfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 10 | 9,8 ± 0,7 | 24,7 ± 1,9 | 15,0 ± 2,0 | 46,9 ± 6,9 |
| AMW | 3 | 9,9 ± 0,5 | 18,5 ± 1,9 | 8,4 ± 2,4 | 44,4 ± 1,7 |
| AM | 13 | 9,8 ± 0,6 | 23,3 ± 3,3 | 13,5 ± 3,5 | 46,3 ± 6,1 |
| KMM | 11 | 9,5 ± 1,1 | 24,4 ± 1,2 | 14,9 ± 1,3 | 41,6 ± 5,4 |
| KMW | 10 | 10,3 ± 1,4 | 19,2 ± 2,3 | 8,9 ± 1,8 | 46,1 ± 11,4 |
| KM | 21 | 9,9 ± 1,3 | 21,9 ± 3,2 | 12,0 ± 3,4 | 43,8 ± 8,9 |
| AM; MWU | | n.s. | * | * | n.s. |
| KM; MWU | | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Weibchen; MWU | | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| Männchen; MWU | | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
MWU: Mann-Whitney-U-Test;

## Anhang 4: Pfiffartige Laute

Die Gesamtzahl der vermessenen pfiffartige Laute betrug **40383** Laute. Aus dieser Anzahl wurden zufällig von möglichst vielen verschiedenen Tagen und Serien von den verschiedenen Individuen Pfiffe, Zips und KFM-Laute ausgewählt. Daher konnten die einzelnen Laute als unabhängige Datenpunkte betrachtet werden.

Tab. 65: Charakteristik der **Pfiffe** der einzelnen Individuen

| Ind. | N / Kont. | durch. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| AMM | | | | |
| 5 | 65 / 2 | 14,9 ± 0,8 - | 11 ± 2 ** | 62 ± 7 ** |
| 7 | 30 / 1 | 13,9 ± 0,2 ** | 14 ± 2 - | 46 ± 3 ** |
| 9 | 239 / 1 | 13,0 ± 0,8 - | 11 ± 3 - | 57 ± 10 - |
| 10 | 106 / 1 | 11,9 ± 0,8 - | 13 ± 3 ** | 52 ± 4 ** |
| 13 | 64 / 1 | 13,5 ± 0,4 - | 11 ± 3 ** | 42 ± 6 - |
| 14 | 194 / 1 | 13,1 ± 0,3 - | 13 ± 2 - | 54 ± 7 - |
| 18 | 27 / 1 | 11,9 ± 0,3 ** | 10 ± 1 ** | 56 ± 9 ** |
| AMW | | | | |
| 1 | 123 / 2 | 13,1 ± 0,7 - | 15 ± 4 - | 56 ± 8 - |
| 2 | 78 / 1 | 12,1 ± 0,3 - | 11 ± 2 - | 69 ± 9 * |
| 3 | 60 / 1 | 12,9 ± 0,7 - | 13 ± 3 - | 61 ± 7 ** |
| 14 | 92 / 2 | 21,4 ± 2,2 - | 21 ± 1 - | 107 ± 56 - |
| ARM | | | | |
| 4 | 134 / 3 | 15,0 ± 1,0 - | 32 ± 12 - | 214 ±126 - |
| 6 | 220 / 3 | 14,6 ± 2,4 - | 40 ± 19 - | 111 ± 43 - |
| 7 | 16 / 1 | 12,8 ± 0,3 * | 27 ± 7 ** | 138 ± 43 - |
| 10 | 162 / 3 | 14,7 ± 1,7 - | 25 ± 11 - | 128 ± 9,9 - |
| 11 | 44 / 1 | 16,4 ± 1,3 ** | 19 ± 4 ** | 59 ± 13 ** |
| 13 | 154 / 3 | 14,7 ± 1,5 - | 18 ± 8 - | 78 ± 3 - |
| 14 | 25 / 1 | 12,5 ± 0,3 ** | 28 ± 9 ** | 150 ± 6 - |
| 16 | 55 / 1 | 16,1 ± 2,4 - | 49 ± 21 - | 76 ± 3 - |
| 17 | 35 / 1 | 13,0 ± 0,3 - | 21 ± 3 ** | 69 ± 11 - |
| 18 | 17 / 1 | 15,1 ± 0,3 ** | 21 ± 3 ** | 69 ±11 * |
| 19 | 51 / 1 | 18,9 ± 0,9 - | 25 ± 4 ** | 44 ± 6 ** |
| 20 | 167 / 2 | 16,6 ± 2,1 - | 22 ± 6 - | 58 ± 14 - |
| 21 | 89 / 1 | 10,5 ± 0,9 - | 58 ±23 - | 91 ± 3 - |
| 22 | 19 / 1 | 14,8 ± 0,2 ** | 19 ± 4 ** | 72 ± 2 * |
| 25 | 54 / 2 | 17,0 ±1,0 * | 19 ± 3 ** | 44 ± 7 - |
| 27 | 15 / 1 | 15,8 ± 1,2 * | 17 ± 3 ** | 58 ± 14 ** |
| 31 | 68 / 2 | 12,9 ± 0,3 ** | 19 ± 3 ** | 60 ± 12 - |
| 33 | 89 / 1 | 14,6 ± 1,1 - | 23 ± 4 - | 54 ± 11 - |
| 35 | 13 / 1 | 14,5 ± 0,3 ** | 24 ± 5 ** | 123 ± 48 - |
| 36 | 62 / 1 | 19,6 ± 4,0 - | 18 ± 8 - | 56 ± 13 - |
| 37 | 73 / 2 | 13,8 ± 0,7 ** | 13 ± 3 * | 57 ± 9 - |
| 38 | 25 / 1 | 15,7 ± 1,4 - | 14 ± 4 * | 48 ± 7 * |
| 39 | 66 / 1 | 13,0 ± 0,4 ** | 25 ± 6 ** | 66 ± 13 ** |

Fortsetzung auf der nächsten Seite;

| Ind. | N / Kont. | durch. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| ARW | | | | |
| 1 | 275 / 3 | 21,0 ± 3,2 - | 79 ± 38 - | 205 ± 128 - |
| 2 | 30 / 1 | 17,1 ± 0,9 ** | 23 ± 6 ** | 78 ± 3 - |
| 3 | 83 / 2 | 13,9 ± 1,7 - | 62 ± 27 - | 104 ± 6 - |
| 4 | 37 / 1 | 17,2 ± 1,7 - | 23 ± 5 ** | 62 ± 14 - |
| 5 | 70 / 2 | 12,4 ± 0,5 * | 15 ± 4 - | 54 ± 7 * |
| 8 | 101 / 2 | 22,4 ± 4,2 - | 85 ± 36 - | 250 ± 146 - |
| 10 | 22 / 1 | 25,0 ± 0,8 ** | 20 ± 3 * | 70 ± 46 - |
| 11 | 88 / 1 | 12,6 ± 0,8 - | 22 ± 3 ** | 49 ± 7 * |
| 13 | 171 / 2 | 13,6 ± 2,0 - | 47 ± 28 - | 68 ± 3 - |
| 15 | 135 / 2 | 20,0 ± 2,1 - | 63 ± 26 - | 268 ± 124 - |
| 16 | 39 / 1 | 13,9 ± 0,8 ** | 11 ± 2 * | 66 ± 14 * |
| 17 | 17 / 1 | 18,3 ± 0,7 * | 18 ± 4 * | 48 ± 4 ** |
| 22 | 54 / 2 | 17,1 ± 2,2 - | 22 ± 5 ** | 45 ± 7 - |
| 23 | 108 / 3 | 15,7 ± 2,9 - | 21 ± 13 - | 62 ± 1,4 - |
| 26 | 35 / 1 | 13,9 ± 0,4 ** | 13 ± 2 ** | 65 ± 1,3 * |
| KMM | | | | |
| 5 | 10 / 1 | 15,6 ± 0,3 * | 18 ± 2 ** | 77 ± 11 ** |
| 6 | 85 / 1 | 16,7 ± 0,6 - | 16 ± 5 - | 103 ± 7 ** |
| 9 | 24 / 1 | 13,1 ± 0,6 - | 20 ± 3 ** | 89 ± 16 - |
| 10 | 94 / 2 | 15,4 ± 0,8 - | 22 ± 7 - | 187 ± 144 - |
| 12 | 77 / 3 | 14,0 ± 1,0 - | 13 ± 3 - | 104 ± 15 - |
| 13 | 151 / 2 | 16,2 ± 1,3 - | 16 ± 4 - | 88 ± 13 - |
| 14 | 314 / 3 | 14,8 ± 1,0 - | 27 ± 4 - | 102 ± 13 - |
| 15 | 74 / 1 | 16,4 ± 0,4 ** | 21 ± 5 ** | 137 ± 16 ** |
| 16 | 77 / 1 | 14,7 ± 0,6 - | 17 ± 3 * | 124 ± 14 * |
| 17 | 84 / 2 | 16,2 ± 1,6 - | 33 ± 4 - | 207 ± 186 - |
| 18 | 49 / 1 | 15,9 ± 0,5 * | 22 ± 5 ** | 104 ± 14 ** |
| 19 | 113 / 2 | 13,0 ± 0,5 ** | 24 ± 7 ** | 98 ± 12 * |
| 20 | 52 / 1 | 11,5 ± 0,3 - | 25 ± 4 ** | 93 ± 13 ** |
| 21 | 23 / 1 | 14,5 ± 0,4 ** | 21 ± 2 - | 104 ± 10 - |
| KMW | | | | |
| 4 | 161 / 2 | 12,3 ± 0,6 - | 49 ± 47 - | 254 ± 235 - |
| 5 | 60 / 1 | 15,3 ± 0,3 - | 14 ± 2 * | 123 ± 9 - |
| 9 | 97 / 2 | 13,6 ± 1,5 - | 36 ± 24 - | 185 ± 155 - |
| 13 | 35 / 2 | 16,0 ± 1,3 - | 20 ± 5 * | 126 ± 25 - |
| 15 | 53 / 1 | 12,7 ± 0,6 * | 18 ± 5 * | 111 ± 16 - |
| 16 | 183 / 2 | 14,4 ± 1,0 - | 25 ± 12 - | 154 ± 68 - |
| 17 | 46 / 1 | 16,4 ± 0,5 - | 37 ± 6 ** | 122 ± 21 - |
| 18 | 40 / 1 | 13,8 ± 0,3 ** | 15 ± 4 ** | 132 ± 15 - |
| 19 | 14 / 1 | 15,3 ± 0,4 ** | 16 ± 4 ** | 121 ± 12 ** |
| 20 | 17 / 1 | 13,3 ± 0,2 ** | 14 ± 3 * | 112 ± 11 ** |
| KXW | | | | |
| 4 | 209 / 4 | 19,0 ± 3,3 - | 21 ± 5 - | 51 ± 7 * |
| 7 | 95 / 2 | 18,1 ± 1,8 - | 19 ± 4 - | 53 ± 11 - |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** p>0,05; * 0,05>p>0,01; - p<0,01;

Die Merkmale der Pfiffe der Individuen von *M. murinus* von Ampijoroa (Levene-Test; FG=10; F>78,1; p<0,001), von *M. ravelobensis* (Levene-Test; FG=37; F>56,1; p<0,001) und von *M. murinus* von Kirindy (Levene-Test; FG=23; F>18,3; p<0,001) zeigten Varianzheterogenität.

Tab. 66: Charakteristik der **Pfiffe**: Überblick zum Geschlechtsunterschied

| Art | n | d. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| AMM | 7 | 13,2 ± 1,1<br>13,1 (11,9-14,9) | 11,8 ± 1,5<br>11,0 (10-14) | 52,7 ± 6,8<br>54,0 (42-62) |
| AMW | 4 | 14,9 ± 4,4<br>13,0 (12,1-21,4) | 15,0 ± 4,3<br>14,0 (11,21) | 73,3 ± 23,1<br>65,1 (56-107) |
| **MWU** | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| ARM | 23 | 15,3 ± 2,9<br>14,8 (10,5-24,7) | 24,8 ± 10,9<br>22,0 (13-58) | 83,6 ± 42,0<br>69,3 (44-214) |
| ARW | 15 | 16,9 ± 3,8<br>17,1 (12,4-25,0) | 34,9 ± 25,2<br>22,4 (11-85) | 99,6 ± 75,5<br>66,7 (45-268) |
| **MWU** | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KMM | 14 | 14,8 ± 1,5<br>15,1 (11,5-16,7) | 21,2 ± 5,2<br>21,0 (13-33) | 111,7 ± 32,0<br>103 (77-207) |
| KMW | 10 | 14,3 ± 1,4<br>14,1 (12,3-16,4) | 24,4 ± 12,2<br>19,3 (14-49) | 144,0 ± 44,6<br>124 (111-254) |
| **MWU** | | **n.s.** | **n.s.** | ***** |
| KXW | 2 | 18,5 ± 0,6<br>18,5 (18,1-19,0) | 20,0 ± 1,4<br>20,0 (19-21) | 52,0 ± 1,4<br>52,0 (51-53) |
| **KWA**<br>**H-Wert; (N=75)** | | **n.s.**<br>**11,1** | ******<br>**21,2** | *******<br>**27,6** |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max)

Tab. 67: Charakteristik der **Zips** der einzelnen Individuen

| Ind. | N / Ko. | Anfangsfrq. (kHz) | Endfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) | Stg. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| AMM | | | | | | | |
| 5 | 18 / 1 | 13,4 ± 0,3 ** | 16,3 ± 0,3 ** | 2,9 ± 0,4 ** | 17 ± 2 ** | 50 ± 10 - | Auf |
| 11 | 41 / 1 | 13,0 ± 0,5 * | 15,8 ± 0,4 ** | 2,8 ± 0,4 ** | 12 ± 2 ** | 63 ± 5 ** | Auf |
| 12 | 64 / 1 | 10,5 ± 0,4 * | 12,9 ± 0,4 - | 2,4 ± 0,3 - | 16 ± 1 * | 51 ± 6 - | Auf |
| 13 | 113 / 2 | 10,5 ± 1,8 - | 14,1 ± 1,0 - | 3,6 ± 1,0 - | 16 ± 2 - | 53 ± 11 - | Auf |
| 18 | 97 / 1 | 10,2 ± 0,5 - | 13,2 ± 0,4 * | 3,0 ± 0,4 * | 21 ± 4 - | 50 ± 6 ** | Auf |
| AMW | | | | | | | |
| 1 | 30 / 1 | 19,8 ± 0,5 ** | 15,8 ± 0,6 ** | 4,1 ± 0,5 - | 12 ± 2 ** | 61 ± 8 ** | Ab |
| 3 | 20 / 1 | 19,8 ± 0,4 ** | 14,6 ± 0,9 ** | 5,2 ± 0,9 - | 33 ± 6 ** | 173 ± 9 - | Ab |
| 14 | 87 / 2 | 20,1 ± 2,5 - | 16,1 ± 2,6 - | 3,9 ± 0,7 ** | 22 ± 13 - | 112 ± 31 - | Ab |

Fortsetzung der Tabelle auf der nächsten Seite
Stg.: Steigung; Auf: Frequenzaufwärtsmodulation; Ab: Frequenzabwärtsmodulation;
Ko.: Kontext;

| Ind. | N / Ko. | Anfangsfrq. (kHz) | Endfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) | Stg. |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| ARM | | | | | | | |
| 1 | 50 / 1 | 17,8 ± 1,4 ** | 12,9 ± 1,2 - | 4,9 ± 0,9 ** | 16 ± 3 - | 58 ± 8 - | Ab |
| 4 | 60 / 2 | 17,5 ± 1,9 - | 14,0 ± 2,0 - | 3,5 ± 0,5 ** | 37 ± 9 ** | 177 ± 99 - | Ab |
| 5 | 15 / 1 | 18,2 ± 0,3 ** | 14,4 ± 0,6 * | 3,8 ± 0,5 ** | 15 ± 4 ** | 47 ± 5 ** | Ab |
| 6 | 30 / 1 | 17,6 ± 0,9 ** | 14,3 ± 1,1 ** | 3,3 ± 0,4 ** | 11 ± 2 - | 72 ± 16 - | Ab |
| 7 | 50 / 1 | 16,3 ± 1,6 - | 11,1 ± 2,0 ** | 5,1 ± 0,8 ** | 27 ± 8 - | 124 ± 28 * | Ab |
| 10 | 66 / 2 | 16,9 ± 0,6 ** | 13,0 ± 0,9 ** | 3,9 ± 0,6 * | 23 ± 6 ** | 65 ± 12 - | Ab |
| 13 | 30 / 1 | 20,2 ± 0,8 ** | 16,1 ± 1,0 * | 4,0 ± 0,6 ** | 11 ± 3 ** | 80 ± 14 ** | Ab |
| 14 | 25 / 1 | 16,0 ± 1,0 - | 11,2 ± 0,8 ** | 4,8 ± 1,0 ** | 28 ± 6 ** | 115 ± 33 * | Ab |
| 15 | 25 / 1 | 11,1 ± 0,4 ** | 6,2 ± 0,8 * | 4,9 ± 0,9 ** | 26 ± 5 ** | 86 ± 15 * | Ab |
| 16 | 135 / 2 | 17,6 ± 1,4 - | 12,8 ± 1,6 - | 4,8 ± 1,1 ** | 34 ± 13 - | 59 ± 17 - | Ab |
| 19 | 80 / 1 | 19,1 ± 2,6 - | 15,1 ± 2,4 - | 4,0 ± 0,6 * | 32 ± 16 - | 60 ± 17 - | Ab |
| 22 | 36 / 1 | 16,6 ± 0,5 * | 13,0 ± 0,5 - | 3,6 ± 0,3 ** | 18 ± 3 - | 73 ± 11 ** | Ab |
| 23 | 60 / 2 | 17,4 ± 1,6 - | 14,0 ± 1,6 - | 3,4 ± 0,4 ** | 19 ± 3 ** | 55 ± 15 - | Ab |
| 24 | 15 / 1 | 23,7 ± 0,8 * | 19,4 ± 0,8 * | 4,4 ± 0,5 ** | 8 ± 1 ** | 73 ± 54 - | Ab |
| 27 | 248 / 1 | 17,4 ± 2,1 - | 12,6 ± 2,2 - | 4,8 ± 1,1 * | 14 ± 3 * | 58 ± 9 - | Ab |
| 30 | 38 / 1 | 13,2 ± 0,6 * | 9,6 ± 0,7 - | 3,6 ± 0,5 - | 21 ± 4 ** | 125 ± 15** | Ab |
| 31 | 78 / 1 | 16,6 ± 0,6 - | 13,1 ± 0,6 * | 3,5 ± 0,5 - | 24 ± 4 ** | 58 ± 10 ** | Ab |
| 33 | 76 / 1 | 16,5 ± 1,4 - | 11,5 ± 1,1 - | 5,0 ± 0,7 * | 21 ± 4 ** | 72 ± 17 * | Ab |
| 35 | 56 / 1 | 26,8 ± 0,7 * | 23,4 ± 0,9 - | 3,5 ± 0,4 * | 10 ± 2 ** | 56 ± 9 - | Ab |
| 36 | 91 / 2 | 15,8 ± 1,6 - | 11,9 ± 1,1 - | 3,9 ± 0,9 - | 11 ± 3 - | 58 ± 8 * | Ab |
| 37 | 50 / 1 | 18,6 ± 1,6 - | 14,5 ± 1,8 - | 4,1 ± 0,6 * | 17 ± 2 ** | 51 ± 9 - | Ab |
| 38 | 20 / 1 | 18,6 ± 0,4 * | 15,6 ± 0,5 ** | 3,0 ± 0,4 ** | 10, ± 2 ** | 47 ± 6 - | Ab |
| 39 | 44 / 1 | 19,0 ± 1,4 ** | 15,0 ± 1,4 ** | 4,0 ± 0,7 * | 16 ± 3 * | 87 ± 27 ** | Ab |
| ARW | | | | | | | |
| 1 | 141 / 3 | 19,6 ± 2,8 - | 15,2 ± 2,8 - | 4,4 ± 0,8 - | 28 ± 10 - | 76 ± 33 - | Ab |
| 2 | 31 / 1 | 18,2 ± 0,7 - | 14,2 ± 1,1 ** | 4,0 ± 0,6 ** | 23 ± 5 ** | 97 ± 49 - | Ab |
| 3 | 117 / 2 | 19,6 ± 1,7 - | 15,7 ± 2,0 - | 3,8 ±0,7 - | 22 ± 7 - | 66 ± 13 ** | Ab |
| 7 | 105 / 2 | 21,8 ± 1,5 - | 16,7 ± 1,5 ** | 5,0 ± 1,0 ** | 13 ± 3 ** | 51 ± 9 - | Ab |
| 8 | 100 / 2 | 21,0 ± 2,1 - | 16,6 ± 1,9 - | 4,4 ± 0,8 * | 19 ± 5 ** | 70 ± 15 - | Ab |
| 11 | 56 / 1 | 16,2 ± 0,8 * | 12,3 ± 1,2 ** | 4,0 ± 1,0 - | 15 ± 3 ** | 53 ± 5 ** | Ab |
| 13 | 23 / 1 | 15,8 ± 0,5 ** | 12,1 ± 0,4 ** | 3,7 ± 0,4 ** | 36 ± 5 ** | 79 ± 24 - | Ab |
| 17 | 26 / 1 | 19,8 ± 1,1 ** | 16,2 ± 1,4 ** | 3,6 ± 0,5 ** | 15 ± 3 ** | 60 ± 11 ** | Ab |
| 23 | 108 / 2 | 18,6 ± 2,1 - | 15,0 ± 2,1 - | 3,8 ± 0,5 - | 20 ± 6 ** | 60 ± 11 - | Ab |
| KMM | | | | | | | |
| 2 | 29 / 1 | 12,9 ± 0,5 * | 9,0 ± 0,8 - | 3,9 ± 0,6 ** | 22 ± 3 ** | 96 ± 11 - | Ab |
| 9 | 22 / 1 | 12,9 ± 0,9 ** | 15,5 ± 0,3 ** | 2,6 ± 0,3 ** | 17 ± 4 ** | 131 ±14 ** | Auf |
| 12 | 111 / 3 | 11,5 ± 0,5 - | 14,6 ± 0,4 - | 3,0 ± 0,4 - | 19 ± 3 - | 98 ± 8 - | Auf |
| 21 | 21 / 1 | 13,4 ± 0,3 ** | 15,8 ± 0,4 ** | 2,4 ± 0,4 ** | 13 ± 3 ** | 104 ± 7 ** | Auf |
| 22 | 52 / 1 | 20,7 ± 0,3 ** | 14,9 ± 0,4 ** | 5,9 ± 0,5 ** | 9 ± 2 - | 108 ± 17 - | Ab |
| KMW | | | | | | | |
| 9 | 21 / 1 | 12,8 ± 1,0 * | 15,9 ± 1,1 - | 3,1 ± 0,3 ** | 36 ± 4 ** | 108 ± 13** | Auf |
| 13 | 26 / 1 | 13,7 ± 0,5 - | 16,7 ± 0,6 * | 3,0 ± 0,3 ** | 16 ± 2 - | 101 ± 8 ** | Auf |
| 16 | 34 / 1 | 16,4 ± 0,4 ** | 11,7 ± 0,2 ** | 4,7 ± 0,4 * | 18 ± 2 ** | 105 ± 9 - | Ab |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** p>0,05; * 0,05>p>0,01; - p<0,01;

Die Merkmale der Zips der Individuen von *M. murinus* von Ampijoroa (Levene-Test; FG=7; F>21,8; p<0,001), von *M. ravelobensis* (Levene-Test; FG=31; F>10,3; p<0,001) und von *M. murinus* von Kirindy (Levene-Test; FG=7; F>2,8; p<0,05) zeigten Varianzheterogenität.

Tab. 68: Charakteristik der **Zips**: Überblick zum Geschlechtsunterschied

| Art | n | Anfangsfrq. (kHz) | Endfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 5 / | 11,5 ± 1,5 | 14,5 ± 1,5 | 2,9 ± 0,4 | 16,4 ± 3,2 | 53,4 ± 5,5 |
| | | 10,5 (10-13) | 14,1 (13-16) | 2,9 (2,4-3,6) | 16,0 (12-21) | 51,0 (50-63) |
| AMW | 3 \ | 19,9 ± 0,2 | 15,5 ± 0,8 | 4,4 ± 0,7 | 22,3 ± 10,5 | 115 ± 56 |
| | | 19,8 (19,8-20) | 15,8 (14-16) | 4,1 (3,9-5,2) | 22,0 (12-33) | 112 (61-173) |
| **MWU** | | | | * | **n.s.** | **n.s.** |
| ARM | 23 \ | 17,8 ± 3,1 | 13,7 ± 3,3 | 4,1 ± 0,6 | 19,5 ± 8,2 | 76 ± 31 |
| | | 17,5 (11-27) | 13,1 (6-23) | 4,0 (3,0-5,1) | 18,0 (8-37) | 65 (47-177) |
| ARW | 9 \ | 18,9 ± 2,0 | 14,9 ± 1,7 | 4,1 ± 0,4 | 21,2 ± 7,2 | 68 ± 14 |
| | | 19,6 (16-22) | 15,2 (12-17) | 4,0 (3,6-5,0) | 20,0 (13-36) | 66 (51-97) |
| RA | 32 \ | 18,1 ± 2,8 | 14,0 ± 3,0 | 4,1 ± 0,6 | 20,0 ± 7,9 | 74 ± 28 |
| | | 17,7 (11-27) | 14,1 (6-23) | 4,0 (3,0-5,1) | 19,0 (8-37) | 66 (47-177) |
| **MWU** | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KMM | 2 \ | 16,8 ± 5,5 | 11,9 ± 4,2 | 4,9 ± 1,4 | 15,5 ± 9,2 | 102 ± 8,5 |
| | | 16,8 (13-21) | 11,9 (9-15) | 4,9 (3,9-5,9) | 15,5 (9-22) | 102 (96-108) |
| | 3 / | 12,6 ± 1,0 | 15,3 ± 0,6 | 2,7 ± 0,3 | 16,3 ± 3,0 | 111 ± 17,6 |
| | | 12,9 (11-13) | 15,5 (15-16) | 2,6 (2,4-3,0) | 17,0 (13-19) | 104 (98-131) |
| KMW | 1 \ | 16,4 | 11,7 | 4,7 | 18,0 | 105,0 |
| | 2 / | 13,3 ± 0,6 | 16,3 ± 0,6 | 3,0 ± 0,1 | 27,0 ± 12,7 | 104 ± 4,9 |
| | | 13,3 (13-14) | 16,3 (16-17) | 3,0 (3,0-3,1) | 27,0 (18-36) | 104 (101-108) |
| KM | 3 \ | 16,7 ± 3,9 | 11,9 ± 2,9 | 4,8 ± 1,0 | 16,3 ± 6,6 | 103 ± 6,2 |
| | | 16,4 (13-21) | 11,7 (9-15) | 4,7 (3,9-5,9) | 18,0 (9-22) | 105 (96-108) |
| | 5 / | 12,9 ± 0,8 | 15,7 ± 0,7 | 2,8 ± 0,3 | 20,6 ± 8,9 | 108 ± 13,2 |
| | | 12,9 (11-14) | 15,8 (15-17) | 3,0 (2,4-3,1) | 18,0 (13-36) | 104 (98-131) |
| MWU | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KWA (N=38) | | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. |
| H-Wert: \ | | 3,6 | 3,9 | 2,7 | 0,8 | 2,7 |
| MWU | | n.s. | n.s. | n.s. | n.s. | ** |
| Z-Wert: / | | -1,2 | -1,2 | 0 | -1,0 | -2,6 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max)

Tab. 69: Charakteristik der KFM-Laute der Individuen

| Ind. | N / Kon. | Durch. Frq. (kHz) | Minimalfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| AMM | | | | | | |
| 9 | 37 / 1 | 13,2 ± 0,4 ** | 11,7 ± 0,3 ** | 2,0 ± 0,4 ** | 16 ± 3 ** | 47 ± 10 - |
| 14 | 16 / 1 | 13,6 ± 0,4 ** | 11,7 ± 0,3 * | 2,1 ± 0,3 ** | 11 ± 2 ** | 58 ± 9 - |
| AMW | | | | | | |
| 14 | 65 / 1 | 18,0 ± 2,7 - | 15,0 ± 2,6 ** | 3,1 ± 0,6 ** | 28 ± 4 - | 108 ± 40 - |
| ARM | | | | | | |
| 4 | 27 / 1 | 15,3 ± 0,4 ** | 12,1 ± 0,4 ** | 3,2 ± 0,4 ** | 24 ± 2 ** | 68 ± 12 ** |
| 10 | 23 / 1 | 14,8 ± 1,3 * | 11,8 ± 0,9 - | 3,1 ± 0,8 ** | 21 ± 3 - | 72 ± 11 ** |
| 14 | 28 / 1 | 13,0 ± 0,9 * | 9,1 ± 1,0 * | 4,0 ± 0,9 ** | 43 ± 9 ** | 168 ± 81 - |
| 15 | 31 / 1 | 7,9 ± 0,3 - | 4,8 ± 0,4 - | 3,1 ± 0,7 - | 38 ± 4 ** | 122 ± 28 - |
| 16 | 89 / 2 | 14,7 ± 0,5 - | 9,5 ± 1,5 - | 5,1 ± 1,2 - | 57 ± 13 - | 74 ± 18 * |
| 27 | 68 / 2 | 13,5 ± 0,4 ** | 10,3 ± 0,5 ** | 3,2 ± 0,5 ** | 23 ± 2 ** | 56 ± 10 - |
| 30 | 64 / 2 | 13,3 ± 0,8 - | 9,6 ± 1,0 - | 3,7 ± 0,8 * | 31 ± 6 ** | 95 ± 23 - |
| 33 | 23 / 1 | 15,4 ± 0,4 - | 12,4 ± 0,4 ** | 3,0 ± 0,5 ** | 24 ± 3 ** | 130 ± 55 - |
| 37 | 47 / 1 | 16,6 ± 1,3 - | 13,4 ± 1,0 - | 3,1 ± 0,6 ** | 18 ± 2 ** | 54 ± 10 - |
| 39 | 28 / 1 | 15,1 ± 0,7 ** | 12,0 ± 0,6 ** | 2,9 ± 0,4 ** | 26 ± 5 ** | 104 ± 34 - |
| ARW | | | | | | |
| 1 | 84 / 2 | 20,6 ± 4,3 - | 16,8 ± 4,0 - | 3,7 ± 1,0 - | 41 ± 8 ** | 87 ± 23 * |
| 2 | 21 / 1 | 17,6 ± 0,7 * | 14,7 ± 0,9 * | 2,9 ± 0,5 ** | 27 ± 4 ** | 62 ± 18 - |
| 4 | 87 / 1 | 14,1 ± 0,7 ** | 9,0 ± 1,4 * | 5,1 ± 1,2 - | 34 ± 4 ** | 73 ± 16 ** |
| 8 | 77 / 2 | 21,0 ± 1,5 - | 16,5 ± 1,4 * | 4,5 ± 0,7 ** | 22 ± 5 ** | 67 ± 19 - |
| 10 | 21 / 1 | 24,8 ± 0,7 * | 22,0 ± 1,0 * | 2,9 ± 0,5 ** | 22 ± 2 ** | 51 ± 10 - |
| KMM | | | | | | |
| 1 | 66 / 1 | 14,0 ± 0,4 ** | 11,2 ± 0,4 * | 2,9 ± 0,4 * | 23 ± 2 * | 86 ± 13 - |
| 2 | 149 / 2 | 12,5 ± 0,9 - | 9,1 ± 1,0 - | 3,4 ± 0,6 ** | 27 ± 3 - | 91 ± 8 - |
| 6 | 70 / 2 | 16,9 ± 0,6 ** | 14,7 ± 0,5 ** | 2,4 ± 0,4 ** | 20 ± 4 ** | 90 ± 20 - |
| 9 | 45 / 1 | 16,9 ± 0,3 - | 14,4 ± 0,3 - | 2,7 ± 0,5 - | 19 ± 5 - | 99 ± 11 ** |
| 10 | 111 / 2 | 16,6 ± 1,1 - | 13,9 ± 0,9 - | 2,7 ± 0,5 ** | 23 ± 4 ** | 115 ± 15 - |
| 13 | 91 / 2 | 16,8 ± 0,8 - | 14,0 ± 0,8 - | 2,7 ± 0,5 - | 19 ± 4 - | 88 ± 13 - |
| 14 | 50 / 1 | 14,9 ± 0,6 ** | 12,5 ± 0,6 * | 2,6 ± 0,3 * | 20 ± 3 ** | 103 ± 19 ** |
| 15 | 39 / 1 | 16,6 ± 0,6 - | 13,5 ± 0,6 * | 3,0 ± 0,5 - | 24 ± 6 ** | 132 ± 20 - |
| 16 | 117 / 1 | 15,6 ± 0,6 - | 12,8 ± 0,7 * | 3,1 ± 0,5 - | 25 ± 3 * | 120 ± 82 - |
| 17 | 21 / 1 | 15,0 ± 0,4 ** | 12,5 ± 0,4 ** | 2,7 ± 0,4 ** | 19 ± 2 ** | 139 ± 11 ** |
| 18 | 158 / 1 | 16,1 ± 0,8 - | 13,5 ± 0,8 - | 2,6 ± 0,3 - | 23 ± 6 * | 110 ± 17 - |
| 19 | 49 / 2 | 13,6 ± 0,4 ** | 11,4 ± 0,3 * | 2,6 ± 0,5 - | 29 ± 5 * | 93 ± 20 - |
| 22 | 16 / 1 | 18,0 ± 0,9 - | 14,4 ± 0,7 ** | 3,3 ± 0,5 - | 17 ± 3 ** | 125 ± 27 ** |
| 23 | 33 / 1 | 15,6 ± 0,3 - | 12,7 ± 0,6 - | 3,0 ± 0,6 - | 15 ± 3 ** | 83 ± 8 - |
| KMW | | | | | | |
| 4 | 171 / 2 | 11,5 ± 1,0 - | 8,7 ± 1,5 - | 3,0 ± 0,8 - | 31 ± 4 - | 127 ± 22 - |
| 9 | 31 / 1 | 11,9 ± 0,3 ** | 9,8 ± 0,2 ** | 2,5 ± 0,4 * | 41 ± 4 - | 286 ± 177 - |
| 13 | 34 / 1 | 14,6 ± 0,6 - | 12,3 ± 0,9 - | 2,6 ± 0,4 ** | 25 ± 2 ** | 169 ± 39 - |
| 16 | 177 / 3 | 14,9 ± 1,1 - | 11,2 ± 0,8 - | 3,7 ± 0,6 - | 23 ± 4 - | 138 ± 48 - |
| 18 | 52 / 1 | 14,2 ± 0,2 * | 12,1 ± 0,2 - | 2,3 ± 0,3 - | 17 ± 3 * | 127 ± 8 - |
| 19 | 30 / 1 | 15,4 ± 0,3 ** | 12,3 ± 0,3 ** | 3,3 ± 0,5 ** | 21 ± 3 ** | 113 ± 12 - |
| 20 | 30 / 1 | 13,4 ± 0,2 * | 10,6 ± 0,3 ** | 2,8 ± 0,3 * | 25 ± 3 ** | 115 ± 7 ** |

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** p>0,05; * 0,05>p>0,01; - p<0,01;

Die Merkmale der KFM-Laute der Individuen von *M. murinus* von Ampijoroa (Levene-Test; FG=2; F>5,2; p<0,01), von *M. ravelobensis* (Levene-Test; FG=14; F>12,7; p<0,001) und von *M. murinus* von Kirindy (Levene-Test; FG=20; F>11,1; p<0,001) zeigten Varianzheterogenität.

Tab. 70: Charakteristik der KFM-Laute: Überblick zum Geschlechtsunterschied

| Art | n | Durch. Frq. (kHz) | Endfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 2 | 13,4 ± 0,3<br>13,4 (13-14) | 11,7 ± 0<br>11,7 (11,7) | 2,0 ± 0,7<br>2,0 (2,0-2,1) | 13,5 ± 3,5<br>13,5 (11-16) | 52,5 ± 7,8<br>52,5 (47-58) |
| AMW | 1 | 18,0 | 15 | 3,1 | 28,0 | 140,0 |
| ARM | 10 | 14,0 ± 2,4<br>14,7 (8-17) | 10,5 ± 2,5<br>11,0 (5-13) | 3,4 ± 0,7<br>3,2 (2,9-5,1) | 30,5 ± 12,1<br>25,0 (18-57) | 94,3 ± 37<br>84,5 (54-168) |
| ARW | 5 | 19,6 ± 4,0<br>20,6 (14-25) | 15,8 ± 4,7<br>16,5 (9-22) | 3,8 ± 1,0<br>3,7 (2,9-5,1) | 29,2 ± 8,2<br>27,0 (22-41) | 68,1 ± 13,3<br>67,0 (51-87) |
| **MWU** | | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| KMM | 14 | 15,6 ± 1,5<br>15,8 (12-18) | 12,9 ± 1,5<br>13,1 (9-15) | 2,8 ± 0,3<br>2,7 (2,4-3,4) | 21,6 ± 3,9<br>21,5 (15-29) | 105 ± 18,3<br>101 (83-139) |
| KMW | 7 | 13,7 ± 1,5<br>14,2 (11-15) | 11,0 ± 1,4<br>11,2 (9-12) | 2,9 ± 0,5<br>2,8 (2,3-3,7) | 26,1 ± 7,8<br>25,0 (17-41) | 153 ± 61<br>127 (113-286) |
| **MWU** | | **n.s.** | ***** | **n.s.** | **n.s.** | **n.s.** |
| **KWA**<br>**H-Wert; (N=39)** | | **n.s.**<br>**0,2** | **n.s.**<br>**0,4** | ******<br>**12,9** | **n.s.**<br>**6,0** | *****<br>**11,3** |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max);

**Tab. 71: Analyse des Einflusses des Verhaltenskontextes auf die Struktur der Pfiffe, Zips und KFM-Laute:**
Gepaarte Vergleiche mit dem Vorzeichentest (zweiseitig): Wenn eine Paarkombination nicht angegeben ist, so waren für diese Paarkombinationen nicht genug Daten (n<6) für eine statistische Analyse vorhanden. Wenn das entsprechende Merkmal nicht angegeben ist, so war für diesen Vergleich die Stichprobengröße durch Nichtbenutzung der Variation für einen statistischen Vergleich zu klein.

**Pfiffe:**
**Futterkontext – Sozialkontext:**
Ampijoroa: *M. murinus* (0,1); *M. ravelobensis* (6,2);
Kirindy: *M. myoxinus* (0,2);

| | | |
|---|---|---|
| Frequenz.: | n=11; x= 5; n.s.; | 5 Futterk; 6 Sozialk.; |
| Dauer: | n= 8; x= 4; n.s. | 4 Futterk.; 4 Sozialk.; |
| Intervall: | n= 7; x= 3; n.s. | 4 Futterk.; 3 Sozialk.; |

**Futterkontext - Beobachtung:**
Ampijoroa: *M. ravelobensis* (5,3);
Kirindy: *M. murinus* (1,0); *M. myoxinus* (0,1);

| | | |
|---|---|---|
| Frequenz: | n= 9; x= 4; n.s. | 5 Futterk.; 4 Beob.; |
| Dauer: | n= 9; x= 2; n.s. | 2 Futterk.; 7 Beob.; |
| Intervall: | n=10; x= 2; n.s. | 2 Futterk.; 8 Beob.; |

**Sozialkontext – Schlafplatzkontext:**
Ampijoroa: *M. murinus* (1,1);
Kirindy: *M. murinus* (0,3); *M. myoxinus* (0,1);

| | | |
|---|---|---|
| Frequenz.: | n= 6; x= 2; n.s. | 4 Sozialk.; 2 Schlp.; |
| Intervall: | n= 6; x= 2; n.s. | 2 Sozialk.; 4 Schlp.; |

**Sozialkontext - Beobachtung:**
Ampijoroa: *M. ravelobensis* (5,6);
Kirindy: *M. murinus* (1,0); *M. myoxinus* (0,1);

| | | |
|---|---|---|
| Frequenz: | n=13; x= 3; n.s. | 3 Sozialk.; 10 Beob.; |
| Dauer: | n=13; x= 4; n.s. | 4 Sozialk.; 9 Beob.; |
| Intervall: | n=12; x= 6; n.s. | 6 Sozialk.; 6 Beob.; |

**Absteigende Zips:**
**Futterkontext – Sozialkontext:**
*M. ravelobensis* (5,3);

| | | |
|---|---|---|
| Höchstfrq: | n= 8; x= 3; n.s. | 5 Futterk.; 3 Sozialk.; |
| Minimalfrq.: | n= 8; x= 3; n.s. | 5 Futterk.; 3 Sozialk.; |
| Bandbreite: | n= 7; x= 3; n.s. | 3 Futterk.; 4 Sozialk.; |
| Dauer: | n= 6; x= 2; n.s. | 4 Futterk.; 2 Sozialk.; |
| Intervall: | n= 8; x= 1; n.s. | 7 Futterk.; 1 Sozialk.; |

**Untersuchung der Pfiffe auf Unterschiede zwischen den Populationen abhängig vom Verhaltenskontext**

Tab. 72: Charakteristik der Pfiffe im Verhaltenskontext „**Futter**“

| Art | n | d. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| AM | 1 | 20,8 | 34,0 | 135 |
| AR | 21 | 15,7 ± 3,0 | 25,5 ± 1,3 | 138 ± 71 |
| KM | 2 | 13,9 ± 0,8 | 14,5 ± 0,7 | 126 ± 5,7 |
| KX | 2 | 18,2 ± 0,2 | 20,0 ± 1,4 | 163 ± 45 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

Tab. 73: Charakteristik der Pfiffe im „**Sozialkontext**“

| Art | n | d. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| AM | 4 | 15,9 ± 4,0 | 14,0 ± 1,8 | 94 ± 30 |
| AR | 21 | 15,6 ± 2,8 | 31,7 ± 2,1 | 136 ± 71 |
| KM | 8 | 14,6 ± 1,8 | 19,6 ± 5,3 | 125 ± 28 |
| KX | 2 | 19,1 ± 1,6 | 19,0 ± 0 | 141 ± 62 |
| KWA<br>H-Werte (N=35) | | n.s.<br>3,9 | *****<br>**8,3** | n.s.<br>5,9 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

Tab. 74: Populationsspezifische Unterschiede bei der Struktur der Pfiffe im „**Sozialkontext**“

| | AM - AR | AM - KM | AR - KM |
|---|---|---|---|
| Dauer | * | n.s. | n.s. |

Tukey-HSD-Test für ungleiche Stichprobengrößen;
n.s. $p>0,05$; * $0,01<p<0,05$;

Tab. 75: Charakteristik der Pfiffe im „**Schlafplatzkontext**“

| Art | n | d. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| AM | 3 | 13,0 ± 1,1 | 12,3 ± 2,6 | 63 ± 7,9 |
| AR | 2 | 13,1 ± 1,1 | 11,0 ± 0 | 134 ± 99 |
| KM | 12 | 13,7 ± 1,1 | 31,5 ± 27 | 186 ± 97 |
| KX | 1 | 13,7 | 25 | 49 |
| MWU<br>AM-KM | | n.s.<br>Z=0,9 | n.s.<br>Z=-2,2 | *<br>Z=-2,6 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
MWU: Mann-Whitney-U-Test;

Tab. 76: Charakteristik der Pfiffe im „**Paarungskontext**“

| Art | n | Frequenz | Dauer | Intervall |
|---|---|---|---|---|
| AM | 5 | 12,7 ± 0,7 | 11,6 ± 1,3 | 63 ± 5,7 |
| AR | 1 | 13,0 | 25 | 66 |
| KM | 11 | 15,3 ± 1,3 | 19,9 ± 3,5 | 121 ± 33 |
| MWU<br>AM-KM | | *<br>Z=2,6 | **<br>Z=3,1 | **<br>Z=-3,1 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
MWU: Mann-Whitney-U-Test;

Tab. 77: Populationsspezifische Klassifizierung der Individuen durch die Merkmale der Pfiffe im „**Paarungskontext**“

| Tatsächliche Zugehörigkeit | % Korrekt | *M. murinus* Ampijoroa | *M. murinus* Kirindy |
|---|---|---|---|
| *M. murinus* Ampijoroa | 100 | 5 | 0 |
| *M. murinus* Kirindy | 100 | 0 | 11 |
| Gesamt | 100 | 5 | 11 |

Die Diskriminanzanalyse wählte die Merkmale „Intervall“ (Wilks‘ $\Lambda$=0,3565; $F_{1,14}$=25,26; p<0,0002) „Dauer“ (Wilks‘ $\Lambda$=0,1860; $F_{2,13}$=28,45; p<0,0001) und „durchschnittliche Frequenz“ (Wilks‘ $\Lambda$=0,1259; $F_{3,12}$=27,77; p<0,0001) aus.

Tab. 78: Charakteristik der Pfiffe im „**Beobachtungskontext**“

| Art | n | d. Frequenz (kHz) | Dauer (ms) | Intervall (ms) |
|---|---|---|---|---|
| AM | 1 | 13,9 | 14 | 46 |
| AR | 15 | 16,6 ± 3,4 | 39,3 ± 28 | 178 ± 113 |
| KM | 4 | 14,1 ± 1,9 | 32,0 ± 18 | 157 ± 27 |
| KX | 1 | 23,4 | 22 | 46 |
| MWU<br>AR-KM | | n.s.<br>Z=1,5 | n.s.<br>Z=0,1 | n.s.<br>Z=0,3 |

Mittelwerte ± Standardabweichung;

## Anhang 5: Grunz-Laute

Tab. 79: Charakterisierung der Grunz-Laute der einzelnen Individuen

| Ind. | N / Kont. | Dauer (ms) | Frequenz (kHz) | Klicks | Inspiration/ Expiration |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | | | | | |
| 1 | 25 / 1 | 76 ± 19 | 14,6 ± 3,8 | -1 | 0 |
| 3 | 291/ 1 | 78 ± 16 | 11,0 ± 1,5 | 1 | 0 |
| 5 | 95 / 2 | 59 ± 8 | 23,1 ± 6,3 | -1 0 | 0 |
| 6 | 16 / 1 | 64 ± 12 | 12,2 ± 1,4 | -1 | 1 |
| 8 | 63 / 1 | 59 ± 35 | 11,8 ± 1,5 | 0 1 | 0 |
| 13 | 13 / 2 | 53 ± 12 | 24,4 ± 6,6 | -1 | 0 |
| 15 | 54 / 2 | 68 ± 37 | 13,1 ± 6,0 | -1 1 | 0 |
| 16 | 162 / 1 | 79 ± 18 | 20,4 ± 5,1 | -1 0 1 | 1 |
| 20 | 51 / 1 | 92 ± 50 | 12,4 ± 1,3 | -1 0 1 | 1 |
| AMW | | | | | |
| 1 | 150 / 1 | 60 ± 14 | 14,2 ± 4,5 | 0 | 0 1 |
| 2 | 269 / 3 | 68 ± 17 | 16,5 ± 4,7 | 0 1 | 0 |
| 4 | 112 / 1 | 89 ± 17 | 19,6 ± 7,7 | 0 | 1 |
| 8 | 45 / 1 | 71 ± 20 | 10,9 ± 0,9 | 1 | 0 |
| 9 | 22 / 1 | 72 ± 25 | 20,2 ± 6,9 | -1 0 1 | 0 |
| 10 | 174 / 1 | 69 ± 15 | 24,0 ± 7,2 | -1 | 1 |
| 12 | 24 / 2 | 78 ± 26 | 14,9 ± 3,0 | 1 | 0 |
| 13 | 96 / 1 | 36 ± 11 | 14,0 ± 3,6 | -1 | 0 |
| 14 | 15 / 1 | 37 ± 26 | 12,8 ± 2,0 | 0 | 0 |
| 15 | 291 / 1 | 56 ± 7 | 10,6 ± 2,4 | 0 1 | 0 |
| 16 | 44 / 1 | 72 ± 9 | 11,9 ± 3,1 | -1 | 0 |
| 17 | 55 / 1 | 65 ± 10 | 28,6 ± 7,9 | -1 | 1 |
| ARM | | | | | |
| 3 | 15 / 1 | 57 ± 13 | 12,1 ± 0,6 | -1 | 0 |
| 4 | 11 / 1 | 29 ± 12 | 9,1 ± 1,1 | 0 | 0 |
| 8 | 265 / 1 | 90 ± 24 | 9,8 ± 2,3 | -1 0 1 | 1 |
| 23 | 13 / 1 | 32 ± 4 | 13,2 ± 0,4 | -1 | 0 |
| ARW | | | | | |
| 8 | 13 / 1 | 25 ± 4 | 10,1 ± 2,5 | -1 | 0 |
| 9 | 11 / 1 | 48 ± 13 | 9,2 ± 1,5 | -1 0 | 0 |
| 16 | 17 / 1 | 40 ± 10 | 16,6 ± 3,5 | -1 0 1 | 0 |
| 18 | 11 / 1 | 87 ± 19 | 9,1 ± 1,5 | -1 | 0 |
| 20 | 80 / 1 | 51 ± 23 | 11,7 ± 1,3 | 1 | 0 |
| KMM | | | | | |
| 1 | 14 / 1 | 76 ± 7 | 11,8 ± 0,7 | -1 | 0 |
| 8 | 97 / 1 | 71 ± 15 | 11,3 ± 1,0 | -1 0 1 | 0 |
| 13 | 39 / 1 | 36 ± 10 | 13,6 ± 2,0 | -1 | 0 |
| KMW | | | | | |
| 1 | 20 / 1 | 64 ± 21 | 15,6 ± 1,1 | 1 | 0 |
| 2 | 33 / 1 | 78 ± 9 | 18,2 ± 3,9 | 0 | 0 |
| 4 | 68 / 1 | 66 ± 20 | 12,1 ± 1,4 | 0 1 | 0 |
| 5 | 143 / 1 | 43 ± 20 | 11,3 ± 0,6 | 1 | 0 |
| 8 | 30 / 1 | 64 ± 13 | 12,9 ± 1,7 | -1 1 | 0 |
| 9 | 120 / 1 | 80 ± 31 | 9,5 ± 1,9 | -1 | 1 |
| 13 | 69 / 1 | 63 ± 3 | 13,7 ± 4,7 | -1 0 1 | 0 |
| 14 | 53 / 1 | 89 ± 5 | 11,7 ± 2,3 | 0 | 0 |
| 19 | 14 / 1 | 25 ± 6 | 13,0 ± 1,2 | -1 | 0 |

| Ind. | N / Kont. | Dauer | Frequenz | Klicks | Inspiration/ Expiration |
|---|---|---|---|---|---|
| KXM | | | | | |
| 1 | 17 / 1 | 49 ± 18 | 14,3 ± 2,1 | -1 | 0 |
| KXW | | | | | |
| 3 | 19 / 1 | 44 ± 13 | 13,9 ± 1,4 | 0 | 0 |
| 5 | 31 / 1 | 34 ± 12 | 24,4 ± 5,3 | -1 | 0 |

Ind.: Individuum (Nr. bezogen auf den Methodenteil)
N: Anzahl der analysierten Laute
Kont.: Anzahl der verschiedenen Verhaltenskontexte, in denen der Laut abgegeben wurde
Mittelwerte ± Standardabweichung;
-1 : Merkmal nicht vorhanden; 0 : Merkmal angedeutet; 1: Merkmal deutlich ausgebildet

Tab. 80: Charakteristik der Grunzer: Überblick über Geschlechtsunterschiede

| Art | N | Dauer (ms) | Frequenz (kHz) | Klicks | Ins./Esp. |
|---|---|---|---|---|---|
| AMM | 9 | 69,8 ± 12,4<br>68,0 (53-92) | 15,9 ± 5,2<br>13,1 (11-24) | – 7<br>0 4<br>+ 5 | 0 5<br>+ 3 |
| AMW | 12 | 64,4 ± 15,5<br>68,0 (36-89) | 16,5 ± 5,6<br>14,6 (11-29) | – 5<br>0 6<br>+ 5 | 0 10<br>+ 4 |
| | | MWU: n.s. | MWU: n.s. | $\chi^2$-Test: n.s. | $\chi^2$-Test: n.s. |
| ARM | 4 | 52,0 ± 28,3<br>44,5 (29-90) | 11,0 ± 1,9<br>11,0 (9-13) | – 3<br>0 2<br>+ 1 | 0 3<br>+ 1 |
| ARM | 5 | 50,2 ± 22,9<br>48,0 (25-87) | 11,3 ± 3,1<br>10,1 (9,1-17) | – 4<br>0 2<br>+ 2 | 0 5 |
| | | MWU: n.s. | MWU: n.s. | $\chi^2$-Test: n.s. | $\chi^2$-Test: n.s. |
| KMM | 3 | 61,0 ± 21,8<br>71,0 (36-76) | 12,2 ± 1,2<br>11,8 (11-14) | – 3<br>0 1<br>+ 1 | 0 3 |
| KMW | 9 | 63,5 ± 19,5<br>64,1 (25-89) | 13,1 ± 2,5<br>12,9 (9-18) | – 4<br>0 4<br>+ 5 | 0 8<br>+ 1 |
| | | MWU: n.s. | MWU: n.s. | $\chi^2$-Test: n.s. | $\chi^2$-Test: n.s. |
| KXM | 1 | 49 | 14,3 | – 1 | 0 1 |
| KXW | 2 | 39,0 ± 7,1<br>39,0 (34-44) | 19,2 ± 7,4<br>19,2 (14-24) | – 1<br>0 1 | 0 2 |
| | | KWA: H=3,9<br>n.s. | KWA: H=7,6<br>n.s. | $\chi^2$-Test: $\chi^2$= 0,9<br>n.s. | $\chi^2$-Test: $\chi^2$= 3,5<br>n.s. |

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Median (Min-Max);
–: Merkmal nicht vorhanden; 0 : Merkmal angedeutet; +: Merkmal deutlich ausgebildet

## Anhang 6: Trillerartige Laute

Tab. 81: Charakteristik der Triller der einzelnen Individuen

| Ort: | Ind. | N | HF (kHz) | AfP (kHz) | EfP (kHz) | BP (kHz) | BS (kHz) | MM (kHz) | HM (kHz) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ampi | 4 | 51 | 35,6 ± 2,2 ** | 23,7 ± 2,5 ** | 25,2 ± 1,9 ** | 1,5 ± 1,9 - | 10,4 ± 2,0 - | 22,6 ± 1,9 ** | 30,1 ± 2,1 ** |
| | 5 | 28 | 37,7 ± 2,2 ** | 30,1 ± 2,1 ** | 30,6 ± 1,9 - | 0,5 ± 1,3 - | 7,1 ± 1,1 ** | 24,3 ± 1,8 * | 28,9 ± 1,6 * |
| | 9 | 93 | 36,1 ± 2,0 * | 25,4 ± 1,7 ** | 25,6 ± 1,7 ** | 0,2 ± 0,6 - | 10,6 ± 1,2 - | 24,4 ± 2,2 ** | 28,1 ± 3,2 - |
| | 10 | 49 | 37,8 ± 1,6 ** | 26,1 ± 1,8 ** | 26,4 ± 1,9 ** | 0,3 ± 1,0 - | 11,4 ± 1,6 ** | 24,9 ± 2,2 ** | 30,1 ± 2,0 ** |
| | 11 | 19 | 38,1 ± 0,9 ** | 25,3 ± 1,7 * | 25,5 ± 1,8 ** | 0,2 ± 0,7 - | 12,6 ± 1,5 ** | 24,7 ± 1,7 ** | 32,7 ± 1,4 ** |
| | 12 | 39 | 35,6 ± 1,8 ** | 21,2 ± 2,1 ** | 22,1 ± 2,1 ** | 0,9 ± 1,9 - | 13,5 ± 2,5 ** | 21,0 ± 2,1 - | 27,5 ± 2,1 ** |
| | 13 | 19 | 37,1 ± 1,9 ** | 25,7 ± 2,2 ** | 25,9 ± 2,7 * | 0,2 ± 0,8 ** | 11,2 ± 2,7 ** | 23,7 ± 3,0 ** | 31,3 ± 1,9 - |
| | 14 | 83 | 36,4 ± 2,1 - | 26,1 ± 1,9 - | 26,2 ± 1,8 ** | 0,1 ± 0,7 - | 10,2 ± 1,2 - | 25,2 ± 2,0 ** | 30,1 ± 2,2 ** |
| | 16 | 90 | 37,4 ± 2,5 - | 22,5 ± 2,4 ** | 25,2 ± 1,9 - | 2,7 ± 1,9 - | 12,2 ± 1,5 - | 21,2 ± 1,7 ** | 29,3 ± 1,9 - |
| | 18 | 14 | 33,6 ± 1,4 ** | 23,0 ± 1,4 ** | 23,0 ± 1,6 ** | 0,0 ± 0,9 - | 10,6 ± 1,2 ** | 20,0 ± 1,5 ** | 26,7 ± 1,1 ** |
| Kiri | 1 | 33 | 33,9 ± 2,4 ** | 25,7 ± 3,2 ** | 21,8 ± 2,7 ** | -3,9 ± 2,2 ** | 12,1 ± 2,0 ** | 19,0 ± 1,4 ** | 28,8 ± 1,5 ** |
| | 2 | 65 | 36,8 ± 1,4 ** | 25,8 ± 1,7 ** | 24,3 ± 1,6 * | -1,4 ± 1,3 ** | 12,5 ± 1,5 ** | 25,1 ± 2,0 ** | 32,6 ± 1,5 ** |
| | 4 | 17 | 36,7 ± 1,2 ** | 28,3 ± 1,0 ** | 26,7 ± 1,0 ** | -1,6 ± 0,7 ** | 10,0 ± 1,3 ** | 22,2 ± 1,7 ** | 31,3 ± 0,9 ** |
| | 6 | 33 | 38,0 ± 1,5 ** | 25,6 ± 1,9 ** | 26,5 ± 1,9 ** | 0,9 ± 1,0 - | 11,5 ± 1,2 ** | 24,2 ± 1,4 ** | 34,0 ± 1,5 ** |
| | 7 | 22 | 38,2 ± 1,5 ** | 25,3 ± 1,7 ** | 24,7 ± 2,2 ** | -0,6 ± 1,0 ** | 13,5 ± 1,3 ** | 29,5 ± 2,9 ** | 35,6 ± 1,9 ** |
| | 9 | 19 | 35,1 ± 1,7 ** | 26,8 ± 1,8 ** | 27,2 ± 2,2 ** | 0,3 ± 1,2 ** | 7,9 ± 1,1 ** | 25,3 ± 2,2 ** | 32,8 ± 1,5 ** |
| | 10 | 169 | 32,6 ± 1,3 ** | 23,9 ± 1,4 ** | 24,3 ± 1,5 ** | 0,5 ± 0,9 - | 8,3 ± 1,0 ** | 19,8 ± 1,9 ** | 29,7 ± 1,3 ** |
| | 11 | 55 | 36,7 ± 2,2 ** | 28,2 ± 1,8 ** | 25,5 ± 1,6 ** | -2,7 ± 1,2 ** | 11,2 ± 1,3 ** | 22,0 ± 2,3 ** | 32,9 ± 1,6 ** |
| | 13 | 11 | 36,5 ± 1,1 ** | 30,4 ± 1,1 ** | 28,1 ± 1,0 ** | -2,3 ± 0,6 * | 8,4 ± 1,0 ** | 25,1 ± 1,1 * | 34,3 ± 0,8 ** |
| | 14 | 33 | 39,1 ± 0,8 ** | 25,1 ± 1,6 ** | 25,9 ± 0,9 ** | 0,7 ± 1,6 - | 13,2 ± 0,8 ** | 31,2 ± 1,7 ** | 36,7 ± 0,9 ** |
| | 15 | 111 | 38,2 ± 1,6 - | 25,7 ± 2,1 ** | 24,3 ± 1,5 ** | -1,4 ± 1,3 - | 13,9 ± 1,3 ** | 27,9 ± 2,3 - | 34,7 ± 1,5 - |
| | 16 | 17 | 38,0 ± 1,0 ** | 27,3 ± 1,0 ** | 26,1 ± 1,1 - | -1,2 ± 0,9 * | 11,8 ± 0,7 ** | 23,4 ± 1,4 ** | 32,6 ± 0,9 ** |
| | 17 | 20 | 38,3 ± 2,0 ** | 22,3 ± 2,1 ** | 21,1 ± 2,3 ** | -1,2 ± 1,4 ** | 17,2 ± 1,8 ** | 25,1 ± 1,7 ** | 33,3 ± 1,3 * |
| | 18 | 16 | 36,0 ± 1,4 ** | 26,1 ± 1,1 ** | 26,2 ± 1,1 ** | 0,0 ± 0,8 ** | 9,8 ± 1,4 ** | 24,0 ± 2,3 ** | 32,4 ± 1,4 ** |
| | 19 | 18 | 33,9 ± 2,4 ** | 28,5 ± 2,5 * | 27,8 ± 2,6 * | -0,8 ± 0,7 ** | 6,1 ± 2,2 * | 20,2 ± 3,6 * | 29,5 ± 1,8 ** |
| | 20 | 11 | 37,0 ± 1,5 ** | 26,6 ± 1,3 ** | 25,6 ± 1,3 ** | -1,1 ± 1,7 ** | 11,4 ± 1,1 ** | 24,2 ± 1,1 * | 32,5 ± 1,0 ** |
| | 21 | 58 | 34,1 ± 2,7 - | 27,6 ± 1,9 - | 27,3 ± 2,6 - | -0,3 ± 1,0 ** | 6,8 ± 1,2 ** | 23,8 ± 4,4 - | 32,0 ± 2,9 - |
| | 22 | 13 | 37,9 ± 1,5 ** | 28,5 ± 1,0 ** | 27,5 ± 1,5 ** | -1,0 ±1,3 ** | 10,4 ± 1,7 ** | 24,2 ± 1,2 ** | 34,9 ± 0,9 ** |
| Ampi | ? | 9 | 35,1 ± 0,7 | 26,9 ± 2,0 | 26,9 ± 2,0 | 0 ± 0 | 8,2 ± 1,8 | 19,6 ± 1,5 | 28,2 ± 0,8 |
| Kiri | ? | 10 | 32,4 ± 2,5 | 25,2 ± 1,3 | 24,1 ± 1,3 | -1,1 ± 0,5 | 8,4 ± 1,8 | 22,1 ± 1,1 | 30,0 ± 0,9 |
| | ?Streit | 23 | 27,0 ± 1,6 | 21,2 ± 3,7 | 21,5 ± 2,7 | 0,2 ± 1,2 | 5,5 ± 1,6 | 8,5 ± 1,4 | 11,3 ± 8,4 |

| Ort: | Ind. | 1 (kHz) | 2 (kHz) | 3 (kHz) | 4 (kHz) | 5 (kHz) | 6 (kHz) | 7 (kHz) | BM (kHz) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Ampi | 4 | 3,3 ± 0,9 ** | 5,0 ± 1,7 - | 6,6 ± 1,4 ** | 8,0 ± 1,6 - | 9,3 ± 2,0 ** | 9,6 ± 1,8 - | 10,5 ± 2,0 ** | 7,5 ± 1,2 ** |
| | 5 | 2,4 ± 0,6 - | 3,2 ± 0,7 ** | 3,7 ± 0,6 ** | 4,3 ± 0,9 ** | 5,5 ± 0,9 ** | 6,0 ± 1,0 ** | 6,6 ± 1,0 ** | 4,5 ± 0,5 ** |
| | 9 | 2,2 ± 1,1 - | 3,1 ± 1,1 ** | 4,4 ± 1,2 * | 5,3 ± 0,9 * | 6,1 ± 1,3 - | 6,6 ± 1,2 * | 7,2 ± 1,4 ** | 5,0 ± 0,9 - |
| | 10 | 2,5 ± 0,7 - | 3,4 ± 0,7 ** | 4,1 ± 0,8 ** | 5,2 ± 1,0 ** | 6,4 ± 1,4 ** | 7,1 ± 1,3 ** | 7,6 ± 1,3 ** | 5,2 ± 0,7 ** |
| | 11 | 5,6 ± 1,5 * | 5,2 ± 1,1 ** | 7,0 ± 1,4 ** | 8,2 ± 1,6 ** | 9,3 ± 1,1 ** | 9,6 ± 1,5 ** | 11,0 ± 1,0 ** | 7,1 ± 1,2 ** |
| | 12 | 4,3 ± 1,2 ** | 5,5 ± 0,9 ** | 6,0 ± 1,2 ** | 7,2 ± 1,4 ** | 7,8 ± 1,3 ** | 8,2 ± 1,4 ** | 8,3 ± 1,0 ** | 6,8 ± 0,8 ** |
| | 13 | 3,9 ± 1,2 ** | 4,9 ± 1,2 ** | 6,5 ± 1,2 ** | 8,0 ± 1,5 ** | 9,4 ± 2,6 ** | 9,7 ± 1,8 ** | 10,6 ± 1,8 ** | 7,6 ± 1,1 ** |
| | 14 | 2,2 ± 05 - | 3,3 ± 1,0 * | 4,5 ± 1,0 ** | 5,1 ± 0,9 ** | 5,8 ± 1,1 ** | 6,3 ± 1,3 ** | 7,0 ± 1,6 * | 4,9 ± 0,8 - |
| | 16 | 5,0 ±1,4 ** | 6,3 ± 1,3 - | 7,6 ±1,4 * | 9,0 ± 1,6 ** | 9,5 ± 1,5 ** | 9,5 ± 1,5 * | 9,8 ± 1,5 ** | 8,1 ± 1,0 ** |
| | 18 | 2,8 ± 1,1 ** | 4,5 ± 1,2 ** | 6,0 ± 1,3 ** | 7,6 ± 1,1 ** | 8,4 ± 1,1 ** | 8,7 ± 0,7 ** | 9,2 ± 1,3 ** | 6,7 ± 0,8 ** |
| Kiri | 1 | 8,2 ± 1,7 ** | 8,4 ± 0,8 ** | 9,4 ± 0,9 ** | 10 ± 1,0 ** | 10,7 ± 1,0 ** | 10,8 ± 1,3 ** | 11,3 ± 1,2 ** | 9,8 ± 0,7 ** |
| | 2 | 6,0 ± 1,4 ** | 5,8 ± 1,1 ** | 6,8 ± 1,1 ** | 7,4 ± 1,2 ** | 8,1 ± 1,5 ** | 9,0 ± 1,5 ** | 9,3 ± 1,2 ** | 7,5 ± 0,9 ** |
| | 4 | 4,3 ± 1,0 ** | 6,6 ± 1,2 ** | 8,1 ± 1,5 ** | 10 ± 1,6 ** | 11,2 ± 2,0 * | 11,8 ± 1,8 ** | 11,8 ± 1,8 ** | 9,1 ± 1,4 ** |
| | 6 | 7,8 ± 1,4 ** | 8,3 ± 1,2 ** | 9,0 ± 1,0 ** | 9,9 ± 0,8 ** | 10,4 ± 1,0 ** | 11,2 ± 0,9 ** | 11,8 ± 1,0 ** | 9,8 ± 0,7 ** |
| | 7 | 4,0 ± 1,0 * | 4,5 ± 1,2 ** | 4,8 ± 1,3 ** | 5,8 ± 1,8 ** | 6,8 ± 1,7 ** | 7,8 ± 1,8 ** | 9,2 ± 1,8 ** | 6,1 ± 1,4 ** |
| | 9 | 5,0 ± 1,2 ** | 5,7 ± 1,0 ** | 6,7 ± 1,2 ** | 7,6 ± 0,8 ** | 8,6 ± 1,0 ** | 9,2 ± 1,0 ** | 10,2 ± 0,7 ** | 7,6 ± 0,8 ** |
| | 10 | 7,7 ±1,3 ** | 8,8 ±1,4 ** | 9,1 ± 1,2 ** | 9,7 ± 1,2 ** | 10,7 ± 1,1 * | 11,5 ± 1,0 - | 11,9 ± 0,9 * | 9,9 ± 1,0 * |
| | 11 | 8,0 ± 1,2 ** | 8,8 ± 1,2 ** | 9,4 ± 1,3 ** | 10,6 ± 1,4 ** | 12,2 ± 1,2 ** | 13,0 ± 1,1 ** | 13,9 ± 0,9 ** | 10,8 ± 1,0 ** |
| | 13 | 7,3 ± 1,1 ** | 7,6 ± 0,9 ** | 8,0 ± 1,3 ** | 8,7 ± 0,7 ** | 9,7 ± 0,7 ** | 11,1 ± 0,6 ** | 11,8 ± 0,6 ** | 9,2 ± 0,5 ** |
| | 14 | 2,8 ± 0,5 ** | 3,3 ± 0,6 ** | 4,5 ± 1,1 ** | 5,5 ± 1,2 ** | 6,7 ± 1,7 - | 7,4 ± 1,6 - | 8,2 ± 1,6 - | 5,5 ± 1,0 - |
| | 15 | 5,4 ± 1,5 - | 5,1 ± 1,1 ** | 5,7 ± 1,3 ** | 6,8 ± 1,5 - | 7,6 ± 1,7 - | 8,3 ± 1,9 - | 8,9 ± 1,9 - | 6,8 ± 1,2 - |
| | 16 | 5,9 ± 1,2 ** | 7,2 ± 0,9 ** | 8,1 ± 0,8 ** | 9,1 ± 0,9 ** | 10,4 ± 0,8 ** | 11,4 ± 1,0 ** | 11,9 ± 0,8 ** | 9,1 ± 0,6 ** |
| | 17 | 3,3 ± 0,9 * | 6,3 ± 1,5 ** | 7,7 ± 1,5 - | 8,6 ± 1,6 ** | 9,8 ± 1,9 ** | 10,7 ± 1,8 ** | 11,3 ± 2,0 ** | 8,2 ± 1,3 ** |
| | 18 | 5,7 ± 0,9 ** | 6,6 ± 1,3 ** | 7,4 ± 1,4 ** | 8,8 ± 1,7 ** | 9,4 ± 1,6 ** | 10,2 ± 1,6 ** | 10,9 ± 1,6 ** | 8,4 ± 1,2 ** |
| | 19 | 4,8 ± 1,5 * | 7,1 ± 1,9 ** | 8,8 ± 2,6 - | 10,0 ± 3,1 - | 10,9 ± 3,1 - | 11,4 ± 3,0 - | 11,9 ± 2,9 - | 9,3 ± 2,2 - |
| | 20 | 5,8 ± 1,0 ** | 6,0 ± 0,8 ** | 7,0 ± 0,7 ** | 7,7 ± 1,3 ** | 9,8 ± 1,2 ** | 10,5 ± 1,1 ** | 11,2 ± 0,6 ** | 8,3 ± 0,6 ** |
| | 21 | 5,2 ± 1,4 ** | 6,7 ± 1,6 ** | 7,7 ± 1,9 - | 8,5 ± 2,0 * | 9,0 ± 1,9 ** | 9,7 ± 1,6 ** | 10,2 ± 1,7 ** | 8,2 ± 1,6 - |
| | 22 | 8,3 ± 1,8 ** | 8,3 ± 1,6 ** | 9,5 ± 1,8 ** | 10,0 ± 1,0 ** | 12,0 ± 1,0 ** | 13,0 ± 1,1 ** | 13,4 ± 0,9 ** | 10,6 ± 1,0 ** |
| Ampi | ? | 2,8 ± 0,9 | 7,9 ± 2,2 | 9,0 ± 1,8 | 10,2 ± 1,3 | 9,9 ± 1,0 | 9,9 ± 0,7 | 10,1 ± 0,7 | 8,5 ± 0,7 |
| Kiri | ? | 4,7 ± 2,0 | 7,3 ± 1,1 | 7,4 ± 1,3 | 8,1 ± 1,1 | 8,8 ± 0,7 | 9,3 ± 0,7 | 9,7 ± 0,3 | 7,9 ± 0,8 |
| | ?Streit | 6,6 ± 2,1 | 6,7 ± 2,0 | 6,4 ± 1,9 | | | | | 6,6 ± 1,9 |

| Ort: | Ind. | Mo | GD (ms) | PD (ms) | SD (ms) | DM (ms) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Ampi | 4 | 30 ± 11 * | 877 ± 188 - | 19 ± 10 - | 39 ± 11 - | 150 ± 8 - |
| | 5 | 25 ± 9 - | 735 ± 261 - | 16 ± 9 - | 34 ± 7 ** | 144 ± 9 * |
| | 9 | 30 ± 16 - | 781 ± 175 - | 7 ± 9 - | 49 ± 10 ** | 144 ± 7 ** |
| | 10 | 33 ± 15 - | 833 ± 191 ** | 7 ± 10 - | 45 ± 12 - | 139 ± 7 ** |
| | 11 | 28 ± 4 ** | 763 ± 127 ** | 7 ± 9 - | 40 ± 8 * | 136 ± 4 ** |
| | 12 | 29 ± 17 - | 690 ± 144 ** | 14 ± 12 - | 36 ± 9 - | 141 ± 4 ** |
| | 13 | 27 ± 4 ** | 863 ± 164 ** | 22 ± 11 - | 37 ± 9 * | 156 ± 11 ** |
| | 14 | 27 ± 6 - | 823 ± 148 - | 8 ± 8 - | 49 ± 8 ** | 146 ± 8 - |
| | 16 | 26 ± 13 - | 700 ± 208 - | 29 ± 7 - | 35 ± 8 - | 142 ± 5 ** |
| | 18 | 16 ± 6 * | 527 ± 176 * | 21 ± 7 * | 33 ± 5 ** | 159 ± 8 ** |
| Kiri | 1 | 19 ± 6 ** | 600 ± 152 * | 50 ± 11 ** | 33 ± 8 - | 149 ± 4 ** |
| | 2 | 21 ± 10 - | 528 ± 90 - | 42 ± 8 ** | 33 ± 8 - | 125 ± 4 ** |
| | 4 | 16 ± 2 ** | 507 ± 74 ** | 37 ± 7 ** | 37 ± 6 ** | 148 ± 5 ** |
| | 6 | 21 ± 3 ** | 641 ± 86 ** | 42 ± 12 - | 35 ± 7 ** | 148 ± 4 ** |
| | 7 | 28 ± 16 - | 699 ± 96 * | 48 ± 5 ** | 48 ± 10 ** | 132 ± 6 ** |
| | 9 | 23 ± 3 ** | 679 ± 68 ** | 58 ± 11 ** | 47 ± 12 ** | 137 ± 5 ** |
| | 10 | 12 ± 3 - | 381 ± 80 - | 54 ± 9 * | 31 ± 11 - | 142 ± 4 ** |
| | 11 | 21 ± 4 - | 639 ± 95 - | 53 ± 10 ** | 36 ± 10 ** | 146 ± 6 * |
| | 13 | 26 ± 4 ** | 698 ± 82 ** | 46 ± 7 ** | 25 ± 19 - | 128 ± 2 ** |
| | 14 | 26 ± 3 ** | 794 ± 84 ** | 40 ± 10 ** | 44 ± 7 ** | 142 ± 4 ** |
| | 15 | 22 ± 3 - | 699 ± 74 ** | 56 ± 8 ** | 46 ± 9 ** | 148 ± 6 - |
| | 16 | 30 ± 4 ** | 791 ±104 ** | 55 ± 7 ** | 29 ± 5 ** | 126 ± 3 ** |
| | 17 | 23 ± 2 ** | 694 ± 56 ** | 32 ± 6 ** | 43 ± 6 ** | 142 ± 8 ** |
| | 18 | 20 ± 3 ** | 601 ± 72 ** | 38 ± 10 ** | 35 ± 10 ** | 156 ± 7 ** |
| | 19 | 26 ± 4 ** | 770 ± 113 ** | 37 ± 14 ** | 31 ± 9 ** | 148 ± 18 - |
| | 20 | 18 ± 13 - | 503 ± 319 - | 34 ± 9 ** | 33 ± 11 ** | 129 ± 3 ** |
| | 21 | 25 ± 5 * | 721 ± 111 ** | 126 ± 20 - | 43 ± 15 ** | 138 ± 16 - |
| | 22 | 17 ± 2 ** | 610 ± 54 ** | 44 ± 9 ** | 54 ± 10 * | 167 ± 6 ** |
| Ampi | ? | 21 ± 3 | 641 ± 77 | 0 ± 0 | 62 ± 8 | 160 ± 5 |
| Kiri | ? | 24 ± 6 | 680 ± 148 | 47 ± 12 | 46 ± 14 | 136 ± 4 |
| | ?Streit | 7 ± 3 | 295 ± 69 | 60 ± 11 | 67 ± 15 | |

AfP: Anfangsfrq. Pfiff; EfP: Endfrq. Pfiff; BP: Bandbreite Pfiff; BS: Bandbreite Steigung;
MM: Mittlere Minimalfrq. Modulationen; HM: Mittlere Höchstfrq. Modulationen;
1-7: Bandbreite Modulation 1-7; BM: Bandbreite der ersten sieben Modulationen;
Mo: Modulationen; GD: Gesamtdauer; PD: Pfiffdauer; SD: Steigdauer;
DM: Dauer der ersten sieben Modulationen;
(Abkürzungen vergleiche Tab. 42)

Mittelwerte ± Standardabweichung;
Shapiro-Wilks' W-Test: ** p>0,05; * 0,05>p>0,01; - p<0,01;
Die Merkmale PfAf, PfEf, Höchstfrequenz, Modulationen, MitMf, BB6 und BB7 zeigten bei *M. murinus* von Ampijoroa Varianzhomogenität (Leven-Test; FG=9; F<2,2; n.s.), alle anderen Merkmale der Triller der *M. murinus* von Ampijoroa (Levene-Test; FG=9; F>2,9; p<0,05) und alle Merkmale der Triller von *M. murinus* von Kirindy (Levene-Test; FG=17; F>2,8; p<0,001) zeigten Varianzheterogenität.

## Anhang 7: Breitbandige Zips

Tab 82: Charakteristik der breitbandigen Zips der einzelnen Individuen

| Ort | Ind. | N | Anfangsfrq. (kHz) | Endfrq. (kHz) | Bandbreite (kHz) | Dauer (ms) |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Ampijoroa | 4 | 66 | 35,5 ± 2,8 - | 21,1 ± 1,9 ** | 14,4 ± 3,1 ** | 21 ± 4 ** |
| | 5 | 88 | 37,6 ± 2,8 - | 19,7 ± 2,4 - | 17,9 ± 3,9 - | 23 ± 5 - |
| | 9 | 101 | 38,8 ± 1,3 * | 17,5 ± 2,6 - | 21,3 ± 2,8 - | 27 ± 5 ** |
| | 10 | 267 | 35,5 ± 1,8 ** | 12,9 ± 2,1 - | 22,5 ± 2,6 ** | 41 ± 9 - |
| | 11 | 8 | 36,9 ± 2,6 | 19,2 ± 2,9 | 17,7 ± 2,5 | 21 ± 3 |
| | 12 | 100 | 42,2 ± 2,6 - | 21,8 ± 2,9 - | 20,4 ± 2,8 ** | 20 ± 4 * |
| | 14 | 124 | 39,3 ± 1,7 - | 17,7 ± 2,2 * | 21,6 ± 2,6 - | 26 ± 4 * |
| | 16 | 12 | 35,7 ± 1,6 ** | 19,0 ± 2,3 * | 16,7 ± 2,9 ** | 22 ± 4 ** |
| | 18 | 5 | 42,9 ± 1,0 | 18,2 ± 5,3 | 24,8 ± 5,5 | 23 ± 6 |
| Kirindy | 13 | 6 | 40,2 ± 1,5 | 19,8 ± 1,1 | 20,3 ± 1,7 | 32 ± 3 |
| | 14 | 19 | 41,1 ± 1,0 ** | 23,4 ± 2,0 ** | 17,7 ± 2,2 ** | 28 ± 5 ** |
| | 15 | 43 | 38,8 ± 1,9 ** | 17,1 ± 2,0 - | 21,7 ± 3,5 * | 35 ± 5 ** |
| | 16 | 52 | 37,6 ± 1,1 ** | 15,8 ± 1,6 ** | 21,8 ± 1,8 ** | 36 ± 6 ** |
| | 20 | 6 | 42,1 ± 0,7 | 19,3 ± 2,0 | 22,9 ± 2,4 | 27 ± 3 |
| | 21 | 54 | 36,8 ± 2,0 - | 24,0 ± 2,3 - | 12,8 ± 3,7 - | 26 ± 5 ** |
| | 22 | 20 | 38,1 ± 2,2 ** | 18,3 ± 1,8 ** | 19,7 ± 2,1 ** | 28 ± 3 ** |

Ind.: Indiviuum (Nr. bezogen auf den Methodenteil)

Mittelwerte ± Standardabweichung;

Shapiro-Wilks‘ W-Test: ** $p>0,05$; * $0,05>p>0,01$; - $p<0,01$;

Bei *M. murinus* von Ampijoroa zeigten alle Merkmale der breitbandigen Zips Varianzheterogenität (Leven-Test; FG=8; $F>3,7$; $p<0,001$), bei *M. murinus* von Kirindy zeigten die Merkmale Endfrequenz und Dauer Varianzhomogenität (Levene-Test; FG=6; $F<2,1$; n.s.) und die Merkmale Anfangsfrequenz und Bandbreite Varianzheterogenität (Levene-Test; FG=6; $F>4,4$; $p<0,001$).

## Danksagung

Frau Prof. Dr. Zimmermann danke ich für die Aufnahme in das Graduiertenkolleg durch die Überlassung des Themas und die dadurch erhaltene Unterstützung für meine Arbeit.

Ich danke den madagassischen Behörden und Institutionen, insbesondere der Direktion des ‚Eaux et Forêts', die ‚Association Nationale pour la Gestion des Aires Protégées', ‚Conservation International' und dem ‚Centre de Formation Professionelle Forestière Morondava', die mir die Arbeit in Ampijoroa und Kirindy ermöglicht haben. Die gewährte Unterstützung von Frau Prof. Berthe Rakotosamimanana zur Beschaffung aller notwendigen Unterlagen in Madagaskar war eine große Hilfe.

In Ampijoroa danke ich für die seelische und tatkräftige Unterstützung von Petra Ehresmann, Vanessa Rasoamampianina und Dag Hennecke. Vanessas Interesse an der Arbeit und ihre Ausdauer, 1998 fast alle Nächte mit mir vor den Volieren als Praktikantin zu verbringen, haben wesentlich zu der großen Datenmenge in Ampijoroa beigetragen. Blanchard Randrianambinina danke ich für die Zusammenarbeit beim Fangen in JBB.

PD Dr. P. Kappeler und dem Deutschen Primatenzentrum verdanke ich ausgezeichnete Arbeitsbedingungen im Kirindy. Durch die problemlose Ausweitung des Themas auch auf dieses Gebiet war meine vergleichende Studie beider Gebiete möglich geworden! Die selbstverständliche Bereitschaft zur Kooperation von Manfred Eberle ermöglichte die große Datenmenge in Kirindy. Ohne Jutta Schmid und Léon Razafimanantsoa hätte ich die morphometrische Datenerhebung im Kirindy nicht durchführen können, vielen Dank für das Halten der „Mausis".

Die Gastfreundschaft von Familie Ranaivo ersparte mir das ewige ‚Herumgeschleppe' der Unmengen an Gepäck in Tana. In Hannover verdankte ich Karsten Pohl und Petra Ehresmann mein Zuhause, somit blieb mir die alle Jahre wiederkehrende Zimmersuche erspart!

Ein ganz liebes Dankeschön geht an Petra Ehresmann, sie war mir auch während meiner Zeit des Auswertens, Zusammenschreibens eine riesige Hilfe! Bei den beiden ‚Thomassen' (Dr. T. Geissmann und Dr. T. Hafen) bedanke ich mich für ihre Diskussionsbereitschaft und ihre kompetente Beratung bei fachlichen Fragen. Sie waren mir auch bei der Erstellung des englischen Abstracts eine große Hilfe. Thomas Hafen verhalf mir durch die Überlassung seiner Unmengen von Literatur und einiger Dateien mit Abbildungen von Kirindy und Literaturverzeichnissen zu einer schnellen Fertigstellung meiner Arbeit. Ratschläge von Herrn W. Zocher, aber insbesondere sein Interesse an meiner Arbeit, haben mir über einige statistische Probleme hinweggeholfen. Statistische Beratung erhielt ich auch von Herrn Rohn und Herrn Prof. Kreienbrock. Dr. Alexander Kaiser danke ich für die stets schnelle Hilfeleistung, wenn ich an der Computertechnik verzweifelte. Herrn Brüning werde ich seine Fähigkeit, geduldig wunderbare Abbildungen herzustellen, nicht vergessen.

Mihai Cikala danke ich ganz herzlich für seine Hilfe bei der Erstellung der elektronischen Form meiner Arbeit.

Nasolo Rakotoarison und Fidy Ranaivo danke ich dafür, daß sie mich zu einer Arbeit in ihrem Land ermuntert haben. Ulrike Gerloff, Helmut Steiner, und Léon Razafimanantsoa danke ich für die vielen hilfreichen Tips für meine Arbeit und für die ‚Durchhalteparolen', die mich dazu antrieben, die unendlich vielen Tonbänder abzuhören. Das große Interesse meiner Familie an meiner Arbeit und die finanzielle Unterstützung in der Endphase haben insbesondere die schnelle Fertigstellung der Arbeit möglich gemacht. Der Freude meines Vaters am Basteln verdanke ich, daß einiges in Madagaskar leichter von der Hand ging.

Ich möchte an dieser Stelle insbesondere all den Menschen danken, die mir in der schweren Zeit ab Mai 2000 zur Seite standen. Ein großes Dankeschön geht an Herrn Prof. Steinlechner, ohne sein Engagement als Vermittler wäre diese Arbeit vielleicht nie abgegeben worden. Meiner Familie, Doris Hauck, Bettina Bauermann und Petra Ehresmann danke ich ganz herzlich dafür, daß sie mich auch auf „unangenehmen Wegen" stets begleitet und mir somit die nötige Kraft gegeben haben, niemals zu verzweifeln.

**Misaotra betsaka tompoko!**

Die vorliegende Arbeit wurde durch das Graduiertenkolleg „Perspektiven der Primatologie" und den DAAD finanziell unterstützt.