

Dominanz und Führung in Brieftaubengruppen

Andreas Ninck und Gerhart Wagner

Inhaltsübersicht

Abstract

1. Einleitung und Problemstellung
2. Material und Methode
 - 2.1. Versuchstiere und technische Hilfsmittel
 - 2.2. Untersuchung der verschiedenen Rangordnungen
 - 2.2.1. Dominanzordnung im Schlag
 - 2.2.1.2. Methodik der Untersuchung
 - 2.2.1.3. Statistische Auswertung
 - 2.2.2. Flugzeit beim Einzelheimflug
 - 2.2.3. Flugführung beim Gruppenheimflug
 - 2.2.3.1. Die durchgeführten Verfolgungsflüge
 - 2.2.3.2. Methodik der Beobachtung
 - 2.2.3.3. Statistische Auswertung
 - 2.2.4. Flugführung beim Gruppenfreiflug
 3. Resultate: Vergleich der verschiedenen Rangordnungen
 - 3.1. Vergleich Gruppenheimflug - Gruppenfreiflug
 - 3.2. Vergleich Gruppenheimflug - Einzelheimflug
 - 3.3. Vergleiche Gruppenheimflug - Dominanz im Schlag
 - 3.4. Vergleiche Gruppenfreiflug - Dominanz im Schlag
 - 3.5. Vergleich Gruppenfreiflug - Einzelheimflug
 - 3.6. Vergleich Dominanz im Schlag - Einzelheimflug
 4. Diskussion

Zusammenfassung
Literatur
Tabellen und Abbildungen

Abstract

Dominance and Leadership in Groups of Homing Pigeons

The rank order within groups of 5 homing pigeons was tested in regard to four different parameters: dominance in the loft (1), homing time when released singly as a measure for the orientation capacity (2), leadership in the flying flock within the home range (3), leadership in the homing flock (4). The four rank orders within each group were pairwise compared. Statistically significant positive correlations resulted only in the comparison of (1) with (3). Another pair with many cases of highly positive correlations, though statistically not significant, was the comparison of (2) with (4). No correlations resulted in the four other combination pairs. In particular, a correlation between (1) and (4) can be excluded with high probability. The two cases of significant (or nearly so) positive correlations are the biologically most plausible ones. Our results in homing pigeons corroborate the observations

of Stewart & Scott (1947) in goats, Katz (1949) in sheep, and Altmann (1957) in moose that dominance and leadership in groups of animals are independent parameters.

Key words: Homing Pigeons – Rank Order – Dominance – Leadership

1. Einleitung und Problemstellung

Zur Untersuchung des Orientierungsverhaltens verfolgte Wagner (1974, 1975, 1982) kleine Gruppen von Brieftauben auf ihrem Heimflug mittels eines Helikopters. Dabei bot sich die Gelegenheit, neben dem genauen Heimflugweg auch das Verhalten der einzelnen Vögel in der Gruppe zu analysieren. Es wurde mit Gruppen von vier oder fünf Tauben gearbeitet, die durch natürliche oder künstlich angebrachte Farbunterschiede auch im Flug als Individuen erkennbar waren. Durch systematische Protokollierung der oft wechselnden Flugordnung in Zeitintervallen von etwa einer halben Minute wurde die Frage geprüft, ob es in der Gruppe führende Individuen gibt, oder ob die Flugordnungen, d. h. die Reihenfolgen der Individuen im Flug, zufallsverteilt sind. Bei den Versuchen von 1974/1975 ergaben sechs von sieben Flügen, bei den Versuchen von 1982 sechs von sechs Flügen nicht Zufallsverteilungen, sondern das Bild einer geführten Gruppe.

Die Frage, ob die führenden Individuen diejenigen sind, die im Schlag dominieren oder diejenigen, welche beim Einzelheimflug die besten Leistungen zeigen, konnte nicht beantwortet werden, da keine Versuche mit dieser speziellen Fragestellung durchgeführt wurden. Die Anzeichen waren eher negativ. Die Arbeit von 1982 schliesst jedoch mit der Feststellung: „Die Frage der Korrelation zwischen den von uns festgestellten Rangordnungen auf dem Heimflug und den aufgrund anderer Kriterien aufgenommenen Rangfolgen (...) ist Gegenstand weiterer Untersuchungen.“

1983/1984 ergab sich die Möglichkeit, diese Frage im Rahmen der Lizentiatsarbeit von A. Ninck (Fächerkombination Zoologie - Mathematik) an der Universität Bern erneut anzugehen und in einen weiteren Rahmen zu stellen. Bei Brieftauben als sozial lebenden Vögeln können Rangordnungen innerhalb einer Gruppe nach mindestens vier Gesichtspunkten festgestellt werden: 'Hackordnung' im Schlag, Flugführung beim Freiflug im Schlagbereich, Flugführung beim Heimflug, Heimkehrleistung beim Einzelflug. Die vier Kriterien können unabhängig voneinander geprüft werden. Es stellt sich die Frage, ob sich identische oder verschiedene Rangordnungen ergeben.

Die Arbeit wurde von A. Ninck unter der Leitung von G. Wagner durchgeführt. Eine Publikation, die eine gründliche Überarbeitung und Kürzung der umfangreichen Studie benötigt hätte, ist aber infolge anderweitiger beruflicher Inanspruchnahme beider Autoren bisher unterblieben. Da die Thematik in der Zwischenzeit ihr Interesse nicht verloren hat und Arbeiten ähnlicher Fragestellung seither unseres Wissens nicht veröffentlicht wurden, erscheint eine Publikation in gekürzter Form auch heute noch sinnvoll. Es handelt sich dabei gewissermassen um eine späte Einlösung des am Schluss der Arbeit von 1982 in dieser Zeitschrift gegebenen Versprechens.

2. Material und Methode

2.1. Versuchstiere und technische Hilfsmittel

Eine Grundvoraussetzung für die Durchführung der Arbeit, insbesondere für den Einsatz eines Helikopters, war die Tatsache, dass die Schweizer Armee damals einen Brieftaubendienst besass, mit dem G. Wagner seit langem zusammenarbeitete. Während der ganzen Untersuchungszeit von August 1983 bis September 1984 standen A. Ninck in der Militärbrieftauben-Station Sand-Schönbühl, 7 km NE von Bern, zwei durch eine Schiebetüre voneinander getrennte Taubenschläge zur Verfügung, beide mit einer Fläche von 3,0 m x 1,8 m und 2,2 m hoch, einer von ihnen mit einer Volière versehen. In diesem wurden 30 Brieftauben gehalten. Normalerweise konnten sich die Tiere frei zwischen Schlag und Volière bewegen. Zu besonderen Zwecken konnte ein Teil der Vögel in der Volière oder im Nebenschlag abgetrennt werden. Der Hauptschlag besass an der Rückwand 40 Nistzellen. Eine Brut wurde nur einmal, im Mai/Juni 1984, zugelassen. Zwei- bis dreimal pro Woche erhielten die Vögel freien Ausflug.

Für die Versuche wurden die Tauben in Fünfergruppen eingeteilt (Tab. 1): zwei Gruppen aus adulten Männchen, zwei aus adulten Weibchen und zwei aus Jungtieren des Jahrgangs 1983, bei denen die Unterscheidung von Männchen und Weibchen noch nicht mit Sicherheit möglich war. Mit dieser Gruppierung konnten bei der Ermittlung der Dominanz Verhaltensweisen, die allenfalls mit der Fortpflanzung (mit der 'Nestverfassung') im Zusammenhang standen, weitestgehend ausgeschaltet werden. Die einzelnen Gruppen konnten nicht getrennt gehalten werden. Aufgrund vieler Beobachtungen darf jedoch angenommen werden, dass die Dominanzverhältnisse zwischen den Individuen in den separierten Fünfergruppen dieselben waren wie innerhalb des Gesamtkollektivs.

Zur individuellen Unterscheidung auf Distanz wurden die Tiere jeder Gruppe an Flügel, Brust- und Schwanzfedern verschieden eingefärbt. Dazu diente eine alkohollösliche

Markierfarbe von Sandoz. Durch die künstliche Färbung wurden die Tiere nicht behindert. Aus zahlreichen Beobachtungen kann geschlossen werden, dass auch das gegenseitige Verhalten der Tauben dadurch nicht beeinflusst wurde.

Nur zwei Gruppen blieben über die ganze Untersuchungszeit unverändert. Vier Gruppen, am stärksten die Gruppen der Jungen, erlitten Ausfälle (u. a. durch Habicht) und mussten ergänzt werden. Der dadurch bedingte Einfluss auf die Beantwortung der Hauptfrage, ob es Korrelationen zwischen den verschiedenen aufgenommenen Rangordnungen gibt, wurde dadurch minimiert, dass für die Vergleiche immer nur die zeitlich am nächsten liegenden Versuche ausgewertet wurden.

2.2. Untersuchung der verschiedenen Rangordnungen

2.2.1. Dominanzordnung im Schlag

2.2.1.1 Die untersuchten Verhaltensweisen

Der Begriff Dominanz wird hier auf das normale Verhalten innerhalb einer Gruppe von zusammenlebenden Individuen einer Art bezogen. Dominanz äussert sich nicht notwendigerweise in aggressivem Verhalten. Die zur Diskussion stehenden Verhaltensweisen können als ‘agonistisches Verhalten’ (Tembrock 1964, 1982) umschrieben werden. Dazu gehören alle Bewegungen, die in ihrer Motivation auf Angriff, Drohen oder Fliehen bezogen sind. Bei der Brieftaube kommen die folgenden Verhaltensweisen im Frage: Eine Vorstufe des Drohens ist ein rhythmisch wiederholtes Flügelzucken. Beim eigentlichen Drohen sträubt die Taube das Gefieder, nickt mit dem Kopf oder hackt in der Richtung des Gegners. Dabei wird der Kropf aufgeblasen, der Schwanz gespreizt, ein Flügel angehoben. Weicht der Gegner nicht aus, so kommt es zum Abwehdrohen, zum gegenseitigen Flügelschlagen, zum gezielten Hacken nach den Köpfen. Das meist kurze, manchmal aber minutenlange Hin und Her endet mit der Flucht eines Tieres und einer nur wenige Sekunden dauernden Verfolgung durch den Sieger.

2.2.1.2. Methodik der Untersuchung

Jede Fünfergruppe wurde ein bis zweimal pro Woche auf agonistische Verhaltensweisen geprüft. Alle andern Tauben des Gesamtkollektivs wurden für diese Zeit entfernt. Agonistische Aktionen kommen im ganzen Schlagbereich und auch in der Volière vor. Um jede Art von ‘Territorialverhalten’ wie z. B. die Verteidigung eines bevorzugten Sitzplatzes auszuschalten, wurde nur im ‘neutralsten Bereich’, d. h. in der Mitte des Schlagbodens, beobachtet. Dort wurde während der Testzeit in einer grossen Schale Futter geboten, was die Zahl der Interaktionen stark erhöhte. Der Beobachter sass hinter der Türöffnung im

Nebenschlag. Jede agonistische Bewegung wurde protokolliert, sobald eines der zwei beteiligten Tiere erkennbar auswich. Nach einer halben Stunde wurde eine andere Fünfergruppe in den Schlag gesetzt und nach einer Wartezeit von zehn Minuten mit dem Protokollieren begonnen.

Die Zahl der während je einer halben Stunde festgestellten eindeutigen Interaktionen lag zwischen 0 und 45, im Mittel bei 13. Meist waren es nur ein oder zwei Individuen, welche den grössten Teil der Interaktionen auslösten. In den Männchengruppen kamen deutlich mehr vor als in den Weibchengruppen. Zwischen rangniedrigen Tieren war oft über mehrere Intervalle keine einzige Interaktion zu beobachten

2.2.1.3. Statistische Auswertung

Für die statistische Auswertung der Dominanzverhältnisse wurde für jede Gruppe eine Interaktionsmatrix erstellt, in der die Anzahl der Siege und Niederlagen während einer Beobachtungsperiode eingetragen wurde (Tab. 2). Zum Ordnen der Individuen nach Rängen verwendeten wir eine von Boyd & Silk (1983) beschriebene Methode zur Berechnung von Kardinalrängen aus der ungeordneten Interaktionsmatrix. Dabei wird mittels eines iterativen Algorithmus die Wahrscheinlichkeit berechnet, mit der A bei einer Begegnung B schlägt.

Wenn eine Aufnahme keine lineare Reihenfolge ergab, d. h. wenn Dreiecksverhältnisse vorkamen (A dominiert über B, B über C, C über A), wurde auf die Erstellung einer Dominanzordnung verzichtet. Solche nicht lineare Verhältnisse dauerten in mehreren Fällen während Monaten an.

Die angewendete Methode lässt die Reihenfolge der Ereignisse unbeachtet. Sie ist also nur dann relevant, wenn sich die Rangordnung im Laufe der Zeit nicht verändert. In Wirklichkeit kamen aber Veränderungen vor. Sie hingen mindestens teilweise mit dem Verpaarungszustand der Tiere zusammen. Um sie sicher zu erkennen, wurde eine Sequenzanalyse nach Bross (in Sachs 1979) angewendet. Für die Rangordnungsvergleiche wurden nur Zeitperioden ohne Dominanzänderungen berücksichtigt. Nur bei einer der sechs Gruppen (bei der Weibchengruppe Blau) gab es während des ganzen Untersuchungsjahres keine Dominanzänderung. Die festgestellten Rangverhältnisse sind in Fig. 1 dargestellt.

2.2.2. Flugzeit beim Einzelheimflug

Zur Prüfung der individuellen Orientierungsleistung wurden die Tauben von Auflassplätzen mit möglichst freiem Horizont einzeln auf die Reise geschickt und im Feldstecher bis zum optischen Verschwinden verfolgt. Erst nach dem Verschwinden einer Taube wurde die nächste freigelassen. Die fünf Tiere einer Gruppe wurden nacheinander aufgelassen.

Gemessen wurden Sichtzeit, Verschwindeazimut und Heimkehrzeit. Alle drei Parameter sind aus vielerlei Gründen mit Ungenauigkeiten behaftet. Als am besten vergleichbar erwiesen sich die Heimkehrzeiten. Diese allein wurden für die Vergleichsstatistik verwendet. Um die durch Nestverfassung bedingte ungleiche Heimkehrmotivation möglichst aus dem Spiel zu lassen, wurde während der Brutperiode auf Heimkehrexperimente verzichtet. Unterschiede in der momentanen Körperverfassung bis hin zu möglichen unerkannten Krankheiten konnten freilich nie ausgeschlossen werden.

Es wurden insgesamt 17 Auflassungen mit Heimdistanzen von 7 bis 44 km aus verschiedenen Richtungen durchgeführt (Fig. 2). Grössere Distanzen erbringen wesentlich grösseren Aufwand und vermehrte Ausfälle, aber nach Schmidt-Koenig (1979) kaum andere Ergebnisse.

2.2.3. Flugführung beim Gruppenfreiflug

2.2.3.1. Flugformationen und Methodik der Beobachtung

Eine Gruppe freifliegender Brieftauben bildet nach Heppner (1974) einen Flugverband (flight flock) mit einer gewissen raum-zeitlichen Koordination zwischen Individuen (Formationsflug) im Gegensatz zur Flug-Aggregation, bei der keine solche Koordination besteht. Formations-Grundtypen im Flugverband sind Linienflug und Haufen- oder Schwarmflug (Cluster-Formation). Beim Taubenschwarm handelt es sich eindeutig um Cluster-Formationen. Für diese typisch ist die dreidimensionale Struktur. Heppner nennt drei Untertypen: globuläre, frontale und gestreckte Cluster-Formation (Fig. 3). Alle drei Bilder sind beim Taubenschwarm häufig zu sehen, aber ebenso Zwischenformen aller Art. Oft, aber durchaus nicht immer, kann eine Flugordnung im Sinne von Ordinalrängen erkannt werden. Sooft dies möglich war, aber in Zeitintervallen von wenigstens einer halben Minute, wurde bei den Testflügen die Rangordnung notiert oder auf Band gesprochen.

Die jeweilige Versuchsgruppe wurde für einen Testflug neben dem Schlag aus einem Korb freigelassen. Während der Beobachtungszeit flogen keine anderen Tauben im Gebiet. Die Versuchsgruppe kreiste meist direkt über dem Schlaggebiet, so dass die Tiere leicht identifiziert werden konnten. Meist gingen sie nach 10 bis 15 Minuten auf die Volière oder auf das Schlagdach nieder. Diese Freiflugzeit genügte für die Aufnahme von 15 bis 30 Momentflugordnungen

Die Gruppen flogen meist Kreise oder Schleifen in Form einer 8 in einer Höhe von etwa 20 m. Einige Flugbilder einer Fünfergruppe sind in Fig. 4 dargestellt. Die Abstände zwischen den Tieren betragen meist nur 1 - 2 Meter, so dass die Flugordnung häufig unklar war. Bei

den Jungtiergruppen war der Flug anfänglich wenig koordiniert. Oft nahm jedes Tier seinen eigenen Weg. Nur allmählich erlernten die Jungtauben den Gruppenflug. Bei den adulten Tauben kam es öfters vor, dass ein Tier aus der Gruppe ausscherte. Meist schloss es sich aber bald wieder der Gruppe an. Es kam auch vor, dass die Gruppe der ausschierenden Taube folgte.

2.2.3.2. Die Versuchsflüge

In der Regel wurde pro Gruppe alle zwei bis drei Wochen ein Testflug durchgeführt. Während der Monate November und Dezember 1983 durften wegen einer in der Region Bern aufgetretenen Taubenkrankheit (Paramixose) keine Freiflüge durchgeführt werden. Der Versuchsschlag blieb von der Krankheit verschont, aber die Durchführung unserer Arbeiten wurde durch das Flugverbot eingeschränkt. Auf die Resultate hatte der zweimonatige Flugunterbruch vermutlich höchstens bei den Jungtaubengruppen Weiss und Braun einen Einfluss, indem sie während dieser Zeit ihre Freiflugerfahrung nicht steigern konnten.

2.2.3.3. Statistische Auswertung

Die Daten wurden nach dem bei Wagner (1975) beschriebenen Verfahren ausgewertet: Aus den Momentflugordnungen wurde für jedes Tier die Rangsumme (Summe der Ränge aus n Momentordnungen) berechnet. Den Rangsummen wurden Ordinalränge zugeordnet. Aus den Rangsummen kann mittels des Friedmann-Tests (Noether 1971) ein Chi-Quadrat berechnet werden, welches die Feststellung erlaubt, mit welcher Wahrscheinlichkeit die beobachteten Rangsummen einer Zufallsverteilung entsprechen. Der Friedmann-Test erlaubt auch Paarvergleiche, in welchen festgestellt wird, mit welcher Wahrscheinlichkeit die Rangsummen zweier beliebiger Tauben voneinander abweichen.

Die Voraussetzungen für die Anwendung des Friedmann-Testes sind nicht streng erfüllt. Dieser fordert, dass die einzelnen Momentrangordnungen voneinander unabhängig sind. Da es sich in unserem Fall um einen stetigen Vorgang handelt, trifft dies nicht zu. Der Einwand wird aber dadurch abgeschwächt, dass nicht jede Flugordnung protokolliert wurde, sondern dass sich diese in dem Zeitintervall von 30 Sekunden mehrfach ändern konnte. Die protokollierten Flugordnungen gingen daher in den meisten Fällen nicht direkt auseinander hervor.

Von den bei insgesamt 89 Freiflügen aufgenommenen Rangordnungen weichen nur 28 mit $p < 0.05$ von einer Zufallsverteilung ab. Bei den Männchengruppen sind es 15 von 32 Aufnahmen, bei den Weibchen 10 von 30, bei den Jungtieren nur 3 von 27. Der Vergleich von

je zwei aufeinanderfolgenden Flügen gibt in insgesamt 55 von 78 Fällen positive Korrelationskoeffizienten.

2.2.4. Flugführung beim Gruppenheimflug

2.2.4.1 Die ausgeführten Verfolgungsflüge

Zur Prüfung der Flugführung beim Heimflug in der von Wagner (1974, 1975, 1982) beschriebenen Weise standen uns insgesamt fünf Helikopter-Flugstunden mit einem Armeehelikopter des Typs 'Alouette III' zur Verfügung. Am 31. Juli und am 16. August 1984 konnten bei wolkenlosem Wetter insgesamt 11 Verfolgungsflüge durchgeführt werden. Am jeweiligen Auflassplatz wurden die Versuchstauben von einer Hilfsperson am Boden freigelassen, wenn der Helikopter eine Höhe von etwa 30 m erreicht hatte. Es dauerte dann meist einige Minuten, bis sich die Tauben zu einem geschlossenen Schwarm fanden und eine \pm bestimmte Richtung einschlugen. Erst dann konnte mit der Protokollierung nach der unter 2.2.3. beschriebenen Methode begonnen werden. Die Resultate wurden in gleicher Weise statistisch ausgewertet. Die Formationsbilder des heimkehrenden Schwarms unterschieden sich von dem der frei über dem Schlagareal kreisenden Gruppe insofern vorteilhaft, als seltener unklare globuläre oder frontale Cluster-Formationen vorkamen.

Die Flüge vom 16. 8. mit Auflassplätzen im Alpeninnern und am Alpenrand verliefen unbefriedigend, da die Tauben während der Beobachtungszeit in ständig wechselnder Formation 'herumirrten'. Die Flüge des zweiten Versuchstages wurden daher im schweizerischen Mittelland gestartet. Dort flogen die Gruppen meist kurz nach der Auflassung \pm zielstrebig vom Auflassplatz weg. Die Flughöhe betrug meist 50 bis 150 m über Grund, die Abstände im Schwarm 1 bis 7 Meter. Gelegentlich flog ein einzelnes Tier aber auch 20 bis 30 Meter vor oder hinter der Gruppe. Einzelne Tiere, besonders die führenden, nahmen oft minutenlang dieselbe Position ein.

2.2.4.2. Statistische Auswertung

Die Resultate der statistischen Auswertung sind aus Tab. 3 ersichtlich. Sieben von elf Flügen ergaben mit $p < 0,05$ nicht zufallsverteilte mittlere Flugordnungen. Bei zwei der drei nicht signifikanten Fälle ($p < 0,1$) handelt es sich um Flüge, bei denen nur 10 bzw. 11 Flugordnungen aufgenommen werden konnten. In sieben Fällen finden sich innerhalb einer Gruppe auch Vergleichspaare mit signifikant verschiedenen Rangsummen. Es sind dabei stets die führenden Tiere, die sich von den hinteren Rängen abheben. Signifikante Unterschiede in den hinteren Rängen kommen kaum vor.

3. Resultate: Vergleich der verschiedenen Rangordnungen

Die eigentliche Thematik unserer Studie war die Frage, ob und gegebenenfalls in welcher Weise die nach verschiedenen Kriterien aufgenommenen Rangordnungen miteinander korreliert sind. Die vier Typen von Rangordnungen ermöglichen sechs paarweise Vergleiche (Fig. .5). Zur Beantwortung der Frage, ob es korrelierte Rangordnungspaare gibt oder nicht, wurde zwischen je zwei zu vergleichenden Rangordnungen der Spaerman'sche Rangkorrelationskoeffizient r berechnet. Bei dem kleinen Stichprobenumfang (Anzahl der Tiere in der Gruppe) von $n = 5$ muss nach Riedwyl (1978)

$r > 0,9$ sein, um mit $p < 0,05$ eine Abweichung von Null nachzuweisen.

Zum Paarvergleich eignen sich diejenigen Aufnahmen am besten, welche zeitlich am nächsten beieinander liegen. Von den aufgenommenen Dominanzordnungen wurden nur solche verwendet, die in einer Periode konstanter linearer Rangordnung lagen (vgl. 2.2.1.3).

3.1. Vergleich Gruppenheimflug - Gruppenfreiflug

Die fünf Heimflugordnungen vom 16. 8. wurden verglichen mit den zwei zeitlich am nächsten liegenden Freiflugordnungen derselben Gruppe. Die zehn errechneten Rangkorrelationskoeffizienten betragen $+0,7$ und $-0,2$ bei Gruppe Rot, $-0,7$ und $-0,5$ bei Gruppe Gelb, $-0,3$ und $-0,4$ bei Gruppe Grün, $-0,4$ und $-0,8$ bei Gruppe Blau, $+0,3$ und $-0,1$ bei Gruppe Weiss. Acht von zehn Korrelationskoeffizienten sind negativ. Bei der kleinen Zahl von Elementen weicht aber keiner signifikant von einer Nullverteilung ab. Es kann immerhin festgestellt werden, dass keinerlei Anzeichen einer positiven Korrelation zwischen den Rangordnungen beim Gruppenheimflug und beim Gruppenfreiflug vorliegen.

3.2. Vergleich Gruppenheimflug - Einzelheimflug

Die Ergebnisse der Gruppenheimflüge vom 16. 8. wurden mit denjenigen der zeitlich am nächsten liegenden Einzelheimflüge vom 15. und 22. 8 verglichen (Tab. 4). Bei vier der fünf Taubengruppen resultieren bei beiden Vergleichen positive Rangkorrelationskoeffizienten. Obgleich bei der kleinen Zahl von Elementen keiner eine statistisch gesicherte Abweichung von einer Nullverteilung aufweist, kann doch mindestens von einer klar positiven Korrelationstendenz gesprochen werden. Die Gruppe Blau fällt mit einem positiven und einem negativen Koeffizienten aus dem Rahmen. Bei ihr hatte auch der Gruppenheimflug keine signifikante Rangordnung ergeben.

3.3. Vergleiche Gruppenheimflug - Dominanz im Schlag

Die Gruppenheimflugversuche vom 16. 8. 1984 fielen bei allen 5 Taubengruppen in Perioden konstanter linearer Rangordnung. Die zwischen Heimflugordnung und Schlag-Dominanzordnung ermittelten Korrelationskoeffizienten sind alle negativ ($-0,10$ bei Gruppe

Rot, $-0,7$ bei Gelb, $-0,5$ bei Grün, $-0,8$ bei Blau, $-0,1$ bei Weiss). Daraus auf eine grundsätzlich negative Korrelation zwischen Führung beim Gruppenheimflug und Dominanz im Schlag zu schliessen ist aber nicht erlaubt, da keiner der Koeffizienten signifikant von einer Nullverteilung abweicht. Aber auch hier gibt es sicher kein Anzeichen einer positiven Korrelation.

3.4. Vergleiche Gruppenfreiflug - Dominanz im Schlag

Alle während der Perioden konstanter linearer Dominanzverhältnisse aufgenommenen Freiflugordnungen wurden mit den gleichzeitigen Dominanzordnungen verglichen (Tab. 5). In den Männchengruppen Rot und Gelb ist der Korrelationskoeffizient in allen 21 Fällen positiv, jedoch nur in 3 Fällen signifikant von Null verschieden. Ein ähnlich klares Resultat ergab sich auch in der Weibchengruppe Grün: In drei der vier Zeitperioden ist der Korrelationskoeffizient immer positiv, aber nicht signifikant von Null verschieden. In der Weibchengruppe Blau, in der auch die Dominanzverhältnisse wenig klar waren, und in den beiden Jungengruppen ist die Situation nicht eindeutig. Insgesamt sind aber von 66 Korrelationskoeffizienten 51 positiv und nur 11 negativ. Betrachten wir nur die aufgrund signifikanter Freiflugordnungen berechneten Koeffizienten, so wird die Situation noch deutlicher: 19 von 21 sind positiv.

3.5. Vergleich Gruppenfreiflug - Einzelheimflug

Jede der 91 aufgenommenen Freiflugordnungen wurde verglichen mit der zeitlich am nächsten liegenden Einzelheimflugordnung. Von den 91 Korrelationskoeffizienten sind 42 positiv und 49 negativ, wovon je 3 mit $p < 0,05$ von Null verschieden. Auch eine gesonderte Betrachtung nach Gruppen bringt kein anderes Resultat: Von einer positiven Korrelation kann hier nicht die Rede sein.

3.6. Vergleich Dominanz im Schlag - Einzelheimflug

Alle während Perioden konstanter Dominanzverhältnisse aufgenommenen Einzelheimflugordnungen wurden mit den gleichzeitigen Dominanzordnungen verglichen. Die 80 berechneten Korrelationskoeffizienten streuten gleichmässig zwischen $-0,6$ und $+0,6$; 42 waren positiv. Von irgendeiner Korrelation kann nicht die Rede sein.

4. Diskussion

Unsere Versuche bestätigen zunächst ganz allgemein die Annahme, dass namhafte individuelle Unterschiede zwischen den einzelnen Tieren eines Taubenkollektivs existieren und quantifiziert werden können. Die sechs möglichen Vergleiche zwischen je zwei der nach vier verschiedenen Kriterien aufgenommenen Rangordnungen ergeben sehr verschiedene

Korrelationen (Tab. 6). Als signifikant positiv korreliert erscheint nur der Vergleich Dominanz im Schlag zu Gruppenfreiflug im Schlagbereich. An zweiter Stelle, wenn auch statistisch nicht gesichert, steht der Vergleich Flugführung beim Gruppenheimflug mit Flugzeit beim Einzelheimflug. Die Resultate der übrigen Paarvergleiche erscheinen rein zufällig. Insbesondere kann ausgeschlossen werden, dass zwischen Dominanz im Schlag und Flugführung beim Heimflug eine positive Korrelation besteht.

Altmann 1957 (zitiert nach Tembrock 1964) unterscheidet bei Elchen zwischen Dominanz und Leadership. Dass in einer Gruppe von Artgenossen dominante Tiere nicht mit Leittieren identisch zu sein brauchen, hatten schon Katz 1949 bei Schafen und Stewart & Scott 1947 bei Ziegen gezeigt. Es bestätigt sich auch bei Brieftauben: Bei der Flugführung auf dem Heimflug handelt es sich offenbar nicht um Dominanz, sondern um Leadership.

Es stellt sich die Frage, ob einzelne der sechs möglichen Rangordnungs-Vergleichspaare einen biologischen Sinnzusammenhang aufweisen und daher zwischen ihnen eine positive Korrelation zu erwarten ist. Bei den beiden auf den Heimbereich fokussierten Verhaltensweisen Dominanz im Schlag und Flugführung beim Gruppenfreiflug im Schlagbereich erscheint eine positive Korrelation naheliegend. Ebenso erscheint der Vergleich der beiden auf den Heimflug bezogenen Rangordnungen sinnvoll: Es ist zwar nicht für das einzelne Individuum, aber für die Gruppe nützlich, wenn die Tiere mit der besten Orientierungsfähigkeit beim Gruppenflug führen. Bei den vier andern Vergleichen wird je eine Aktivität im Schlagbereich mit einer solchen beim Heimflug in Bezug gesetzt. Da es sich hier um grundsätzlich verschiedene Verhaltenskreise handelt, ist ein Zusammenhang kaum zu erwarten. Von den sechs möglichen Paarvergleichen zeigen also nur gerade jene zwei eine positive Korrelation, bei denen es biologisch sinnvoll erscheint.

Zusammenfassung

Sechs Gruppen zu je fünf Brieftauben wurden nach vier verschiedenen Kriterien auf ihre Rangordnung getestet: Dominanzordnung im Schlag (1), Heimkehrzeit beim Einzelheimflug als Mass für die Orientierungsfähigkeit (2), Flugführung beim Gruppenfreiflug im Schlagbereich (3), Flugführung beim Gruppenheimflug (4). Die vier verschiedenen Rangordnungen innerhalb einer Gruppe wurden paarweise verglichen. Signifikant positive Korrelationen ergaben nur die Vergleiche von (1) mit (3). An zweiter Stelle, jedoch statistisch in keinem Fall signifikant, stehen die Vergleiche von (2) mit (4). Die übrigen Paarvergleiche ergaben keine positiven Resultate. Insbesondere kann eine Korrelation zwischen (1) und (4) mit grosser Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden..

Die beiden Vergleichspaare mit den besten positiven Korrelationen erscheinen als die biologisch sinnvollsten. Unsere Befunde bestätigen an Brieftauben die Feststellung von Stewart & Scott (1947) an Ziegen, von Katz (1949) an Schafen und Altmann (1957) an Elchen, dass Dominanz und Leadership in einer strukturierten Gruppe von Artgenossen voneinander unabhängige Grössen sind.

Literatur

- Altmann, J. 1957. A study of group dynamics in moose during rutting season. *Anat. Record* 128,3.
- Boyd, R. & Silk, J. B. 1983. A Method for Assigning Cardinal Dominance Ranks. *Anim. Behav.* 31: 45-58.
- Heppner, F. H. 1974. Avian Flight Formations. *Bird-Banding* 45: 160-169.
- Katz, I. 1949. Behavioral interaction in a herd of barbary sheep (*Ammotragus lervia*). *Zoologica* 34: 9-18.
- Noether, G. 1971. Introduction to Statistics. *Houghton Mifflin, Boston*.
- Riedwyl, H. 1978. Angewandte mathematische Statistik in Wissenschaft, Administration und Technik. *Paul Haupt, Bern*.
- Sachs, L. 1979. Angewandte Statistik, 4. Auflage. *Springer, Heidelberg*.
- Schmidt-Koenig, K. 1979. Das Rätsel des Vogelzugs. *Hoffman und Campe, Hamburg*.
- Stewart, J. C. & Scott, J. P. 1947. Lack of correlation between leadership and dominance relationship in a herd of goats. *J. Comp. Physiol. Psychol.* 40: 225-264.
- Tembrock, G. 2. Aufl. 1964. Verhaltensforschung. *Fischer Jena*, 521 pp.
- Tembrock, G. 1982. Spezielle Verhaltensbiologie der Tiere, Bd. 1. *Fischer, Stuttgart*.
- Wagner, G. & Senn H. 1974. Führende und geführte Individuen in heimkehrenden Brieftaubengruppen. *Experientia* 30: 1401-1402.
- Wagner, G. 1975. Zur Frage des Flugführens bei heimkehrenden Brieftaubengruppen. *Z.Tierpsychol.* 39: 61-74.
- Wagner, G. 1982. Flugführung bei heimkehrenden Brieftaubengruppen. *Rev.suisse Zool.* 89: 297-305.

Tabellen und Abbildungen

Geschlecht und Alter der Gruppen	Farbe des Fussringes	Gefiederfärbung				
		Gelb	Orange	Rot	Grün	Blau
Männchen, Alttiere	Rot	24/80	206/77	83/79	181/80	22/82
Männchen, Alttiere	Gelb	92/81	1585/79 260/82	69/82	9/82	156/82
Weibchen, Alttiere	Grün	224/82 61/81	2209/81	150/80 182/80	432/78	492/81 197/82
Weibchen, Alttiere	Blau	703/81	179/82	222/81	59/80	55/80
Gemischt, Jungtiere	Weiss	2937/83 129/83	2929/83 49/83	181/83 240/83	2930/83 232/83	2908/83 2958/83
Gemischt, Jungtiere	Braun	2945/83 336/83	2920/83 61/83	463/83	2924/83	2909/83

Tabelle 1. Zusammensetzung der Versuchsgruppen. Angegeben sind Ringnummer und Jahrgang der Individuen. Die Gruppen Rot und Blau blieben während der ganzen Versuchszeit unverändert. Bei den andern Gruppen mussten ein oder mehrere Tiere wegen Ausfällen ersetzt werden. Von den insgesamt 11 Ausfällen betrafen 7 die Jungtiergruppen Weiss und Braun.

↓A siegt über B →	Or	Gr	Ge	Ro	Bl
Or	-	5	7	5	3
Gr	0	-	7	1	0
Ge	0	0	-	0	1
Ro	3	6	15	-	2
Bl	21	25	26	22	-

Tabelle 2. Dominanzverhältnisse der Gruppe Blau während der Zeit 20. 3. - 30. 8. 1983: Beispiel einer ungeordneten Dominanzmatrix.

Gruppe	Datum	Heimflugordnungen					n	p	Paare mit signifikant unterschiedlichen Rangsummen
		Ge	Or	Ro	Gr	Bl			
Rot	16.8.84	135(5)	125(3)	94(1)	111(2)	120(4)	39	< 0.05	Ro - Ge
Gelb	31.7.84	20(1)	40(5)	29(3)	27(2)	34(4)	10	< 0.1	Ge - Or
	16.8.84	84(2)	113(5)	85(3)	87(4)	81()	30	< 0.05	Bl - Or
	16.8.84	54(2)	80(5)	65(4)	55(3)	46(1)	20	< 0.01	Bl, Ge - Or
Grün	31.7.84	33(2.5)	33(2.5)	35(4)	23(1)	41(5)	11	< 0.1	
	16.8.84	66(1)	118(4)	110(3)	108(2)	133(5)	36	< 0.005	Ge - Gr, Ro, Or, Bl
Blau	16.8.84	—	103(3)	83(1)	100(2)	114(4)	40	< 0.1	Ro - Or
Weiss	31.7.84	91(5)	72(4)	71(3)	37(1)	59(2)	22	< 0.0005	Gr - Ge, Or, Or; Bl - Ge
	16.8.84	95(2)	128(4)	151(5)	112(3)	84(1)	38	< 0.0005	Bl - Or; Bl, Ge, Gr - Ro
Braun	31.7.84	—	51(4)	43(2)	48(3)	28(1)	17	< 0.05	Bl - Or, Gr
	31.7.84	—	80(4)	68(3)	59(2)	43(1)	25	< 0.005	

Tabelle 3. Rangsummen der n aufgenommenen Momentflugordnungen bei den neun Gruppenheimflügen vom 31. 7. und 16. 6. 1984. Bei den Flügen Gelb vom 16.8. und Braun vom 31.7. wurden die Aufnahmen gleichzeitig von zwei Beobachtern (Ninck und Wagner) durchgeführt. Die Ziffern in Klammern geben den Rang an. p = Wahrscheinlichkeit einer Zufallsverteilung.

Gruppe	Gruppenheimflug vom 16. 8. verglichen mit Einzelheimflug vom	
	15. 8.	22. 8.
Rot	+ 0,50	+ 0,20
Gelb	+ 0,30	+ 0,50
Grün	+ 0,70	+ 0,40
Blau	+ 0,80	- 0,80
Weiss	+ 0,36	+ 0,60

Tabelle 4. Rangkorrelationskoeffizienten beim Vergleich Gruppenheimflug – Einzelheimflug.

Gruppe	Zeit- periode	Berechnete Rangkorrelationskoeffizienten										
Rot	t ₁	0.10	0.60	0.10	0.30							
	t ₂	0.70	0.30	0.60	0.10							
Gelb	t ₃	0.60	0.10	0.60	0.63	0.90	0.20	0.20				
	t ₄	0.60	1.00	0.10	0.88							
	t ₅	0.80	0.90									
Grün	t ₆	0.80	0.68	-0.03	-0.30	0.30						
	t ₇	0.60	0.83	0.80	0.20	1.00						
	t ₈	0.10	0.70									
	t ₉	0.00	0.90	0.70								
Blau	t ₁₀	-0.30	-0.20	0.50								
	t ₁₁	0.33	-0.60	0.00	-0.30	0.40	0.48	0.63				
Weiss	t ₁₂	0.70	0.23	-0.60	0.60							
	t ₁₃	0.68	-0.60	0.48								
Braun	t ₁₄	0.00	0.30	-0.10	0.70	0.56	0.30	0.20	0.00	-0.50	0.10	0.90
	t ₁₅	0.70	-0.08									

Tabelle 5. Rangkorrelationskoeffizienten beim Vergleich Dominanz im Schlag - Gruppenfreiflug.

Paarvergleich	Anzahl positive Korrelationskoeffizienten (in Klammern die Fälle mit signifikanten Flugordnungen)
1. Gruppenheimflug - Einzelheimflug	9 von 10 (8 von 8) = 90% (100%)
2. Dominanz im Schlag - Gruppenfreiflug	51 von 66 (19 von 21) = 77 % (90%)
3. Dominanz im Schlag - Einzelheimflug	42 von 80 = 52 %
4. Gruppenfreiflug - Einzelheimflug	42 von 91 (12 von 27) = 46 % (44%)
5. Gruppenfreiflug - Gruppenheimflug	7 von 22 (0 von 7) = 32 % (0%)
6. Dominanz im Schlag - Gruppenheimflug	3 von 11 (2 von 8) = 27 %

Tabelle 6. Übersicht der sechs Rangordnungs-Vergleichspaare.

Gruppe Rot

5.9.-15.12.83	28.1.-23.5.84	17.6.-30.8.84
<p>1.Or 2.Ro 3.Ge 4.Gr 5.Bl</p>		<p>1.Or 2.Bl 3.Ro 4.Ge 5.Gr</p>

Gruppe Gelb

5.9.83-12.3.84	8.5.-5.7.84	15.7.-30.8.84
<p>1.Gr 2.Ge 3.Or 4.Ro 5.Bl</p>	<p>1.Ro 2.Gr 3.Ge 4.Or 5.Bl</p>	<p>1.Ro 2.Or 3.Gr 4.Ge 5.Bl</p> <p>Bem: Or neu</p>

Gruppe Grün

5.9.83-28.1.84	15.2.-29.5.84	6.6.-7.7.84	15.7.-30.8.84
<p>1.Or 2.Gr 3.Ge 4.Bl 5.Ro</p>	<p>1.Gr 2.Or 3.Ro 4.Ge 5.Bl</p> <p>Bem: Ro, Ge neu</p>	<p>1.Or 2.Gr 3.Ro 4.Ge 5.Bl</p>	<p>1.Or 2.Gr 3.Bl 4.Ro 5.Ge</p> <p>Bem: Bl neu</p>

Gruppe Blau

5.9.-20.12.83	18.1.-25.2.84	20.3.-30.8.84
<p>1.Bl 2.Ge 3.Gr 4.Or 5.Ro</p>		<p>1.Bl 2.Or 3.Ro 4.Gr 5.Ge</p>

Gruppe Weiss

5.9.83-8.2.82	15.2.-24.6.84	15.7.-30.8.84
<p>1.Ro 2.Bl 3.Gr 4.Ge 5.Or</p>	<p>Bem: Ro, Gr, Bl neu</p>	<p>Bem: Or, Ge neu</p>

Gruppe Braun

5.9.-20.12.84	11.1.-24.6.84	1.7.-4.8.84
	<p>1.Ge 2.Bl 3.Ro 4.Gr 5.Or</p>	<p>1.Bl 2.Ro 3.Gr 4.Ge 5.Or</p> <p>Bem: Ge, Or neu</p>

Fig.1. Die Dominanzverhältnisse in den sechs Versuchsgruppen während Perioden konstanter Rangordnung. Schlangenlinien deuten nichtsignifikante Beziehungen, Pfeile die Verhältnisse in Dreiecksbeziehungen an.

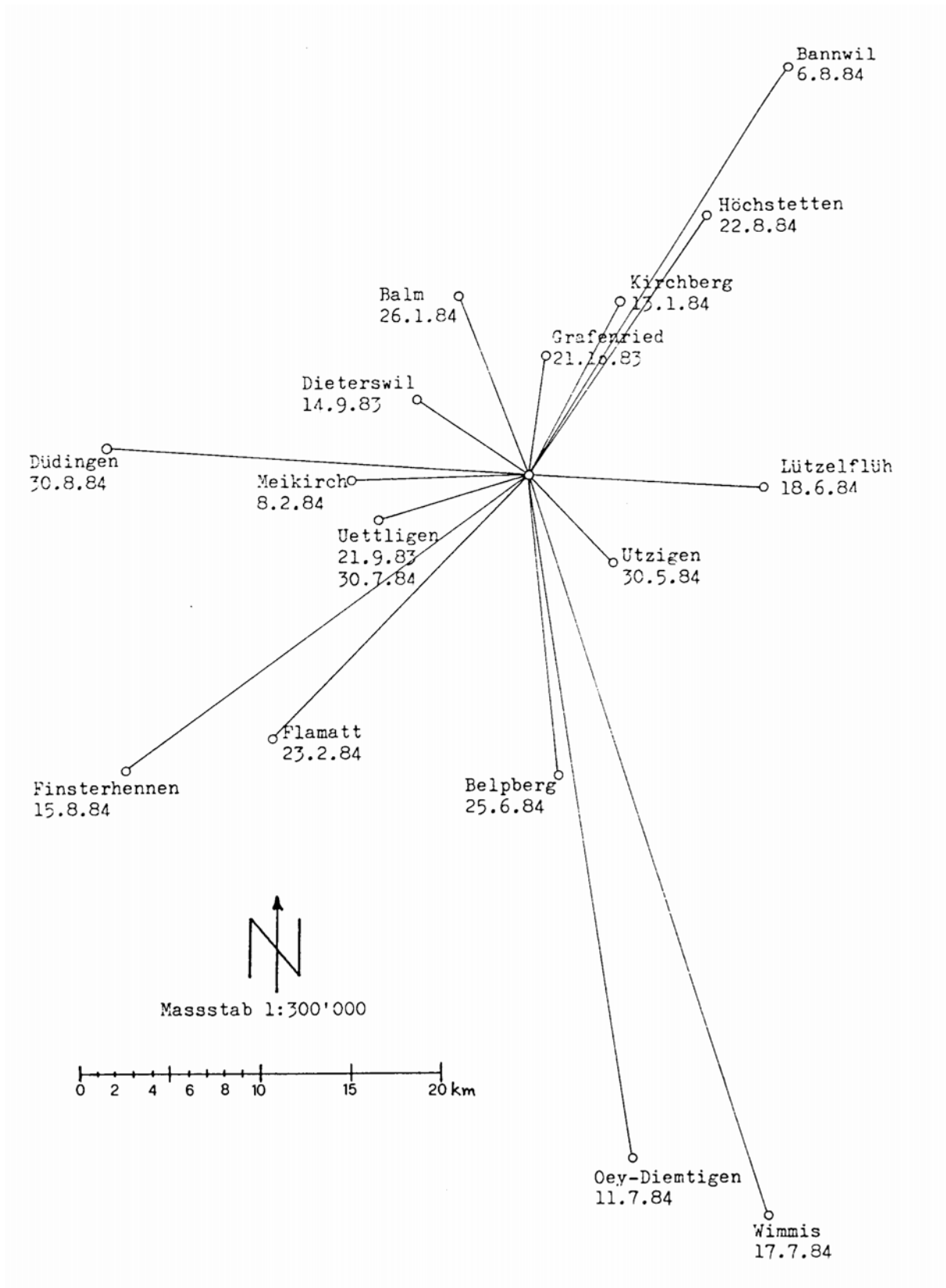


Fig. 2. Richtung und Distanz der Auflagplätze für die Einzelheimkehrversuche.

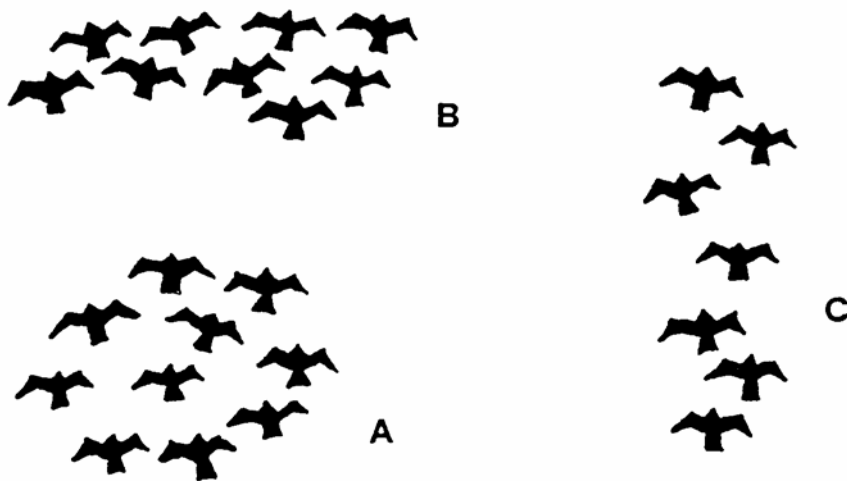


Fig. 3. Verschiedene Cluster-Formationen nach Heppner (1974): A globuläre, B frontale, C gestreckte Formation.

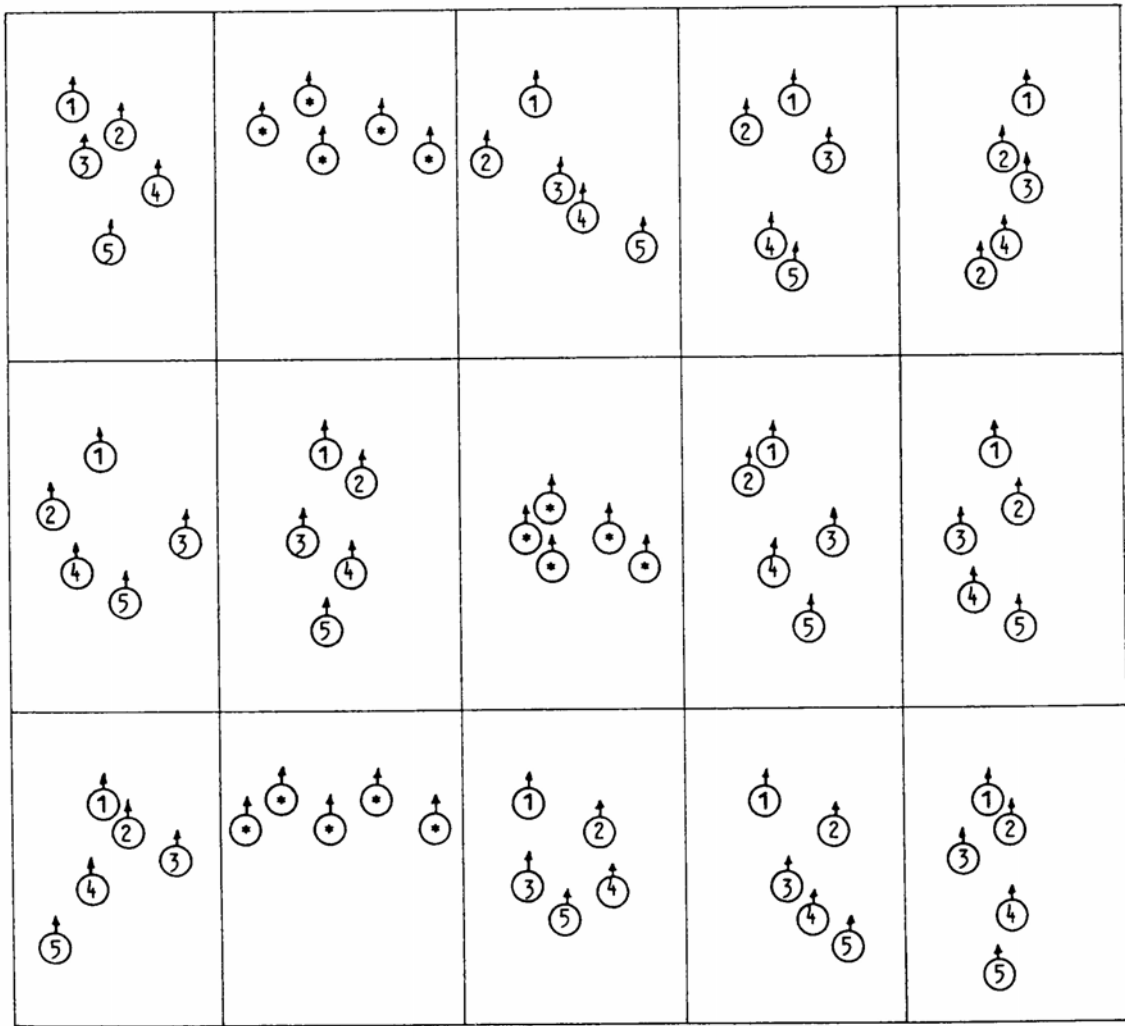


Fig. 4. Beispiele von Momentflugordnungen beim Freiflug einer Gruppe über dem Schlagareal.

Mit * sind nicht verwertbare Positionen markiert.

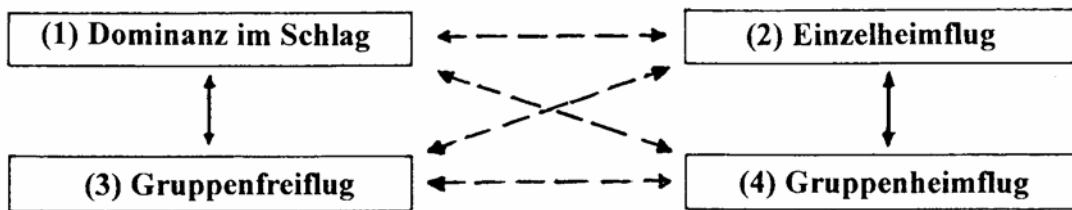


Fig. 5. Die 6 Paarvergleichsmöglichkeiten zwischen den 4 Rangordnungen. Die durchgezogenen Pfeile zeigen die zwei Vergleichspaare, bei denen eine positive Korrelation wahrscheinlich erscheint.